

# Juwelen in de kroon

Vossiuspers UvA

Deze uitgave is totstandgekomen onder auspiciën van de Universiteit van Amsterdam.

Omslag: Colorscan, Voorhout

Opmaak: JAPES, Amsterdam

Foto omslag: Carmen Freudenthal, Amsterdam

ISBN 90 5629 216 1

© Vossiuspers UvA, Amsterdam, 2001

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt, in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen of enige andere manier, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.

Voorzover het maken van kopieën uit deze uitgave is toegestaan op grond van artikel 16B Auteurswet 1912 j<sup>o</sup> het Besluit van 20 juni 1974, St.b. 351, zoals gewijzigd bij het Besluit van 23 augustus 1985, St.b. 471 en artikel 17 Auteurswet 1912, dient men de daarvoor wettelijk verschuldigde vergoedingen te voldoen aan de Stichting Reprorecht (Postbus 882, 1180 AW Amstelveen). Voor het overnemen van gedeelte(n) uit deze uitgave in bloemlezingen, readers en andere compilatiewerken (artikel 16 Auteurswet 1912) dient men zich tot de uitgever te wenden.

# Juwelen in de kroon

*Rede*

Uitgesproken bij de aanvaarding van het ambt van bijzonder hoogleraar  
op de Mej. dr. Jakoba Ruinen-leerstoel Fylosfeerwetenschappen  
vanwege de Stichting Het Kronendak  
aan de Universiteit van Amsterdam  
op vrijdag 26 oktober 2001

door

Jan H.D. Wolf



VOSSIUSPERS UvA



*Mijnheer de Rector Magnificus,  
zeer gewaardeerde toehoorders,*

## Jakoba Ruinen, de fyllosfeer en epiphytosis

De nieuwe leerstoel 'Fyllosfeerwetenschappen' aan de Universiteit van Amsterdam is vernoemd naar Jakoba Ruinen en daarom wil ik mijn oratie graag beginnen met een korte introductie van haar. Hierbij zal tevens het begrip 'fyllosfeer' aan de orde komen, en nee: de fyllosfeer heeft niets te maken met glazen bollen of het fileren van vis, zoals mij onlangs nog gevraagd werd.

Mej. Ruinen, zoals ze tot op hoge leeftijd genoemd wenste te worden, is lange tijd als biologe en wetenschappelijk onderzoeker verbonden geweest aan het Treub Laboratorium in de Botanische Tuin te Bogor, Indonesië. In de jaren zestig was zij o.a. werkzaam op het microbiologisch laboratorium van de Wageningen Universiteit en Researchcentrum. Haar onderzoek heeft twee belangrijke bijdragen geleverd aan onze kennis over epifyten (Grieks:  $\epsilon\pi$  = op,  $\phi\upsilon\tau\omicron\nu$  = plant). In wetenschappelijke tekstboeken worden epifyten gedefinieerd als 'organismen die op planten leven zonder hieraan water of voedingsstoffen te onttrekken' (*Henderson's Dictionary of Biological terms*, 11th edition, 1995).<sup>42</sup> Daarentegen worden in tropische gebieden epifytische planten, zoals orchideeën en bromelia's, als 'parasieten' aangeduid, en praktisch ingestelde koffieboeren in Azië en in Midden- en Zuid-Amerika schonen derhalve regelmatig hun struiken van de in hun ogen schadelijke epifyten. De eerste bijdrage van Ruinen is dat zij al in de jaren vijftig uitgebreid onderzoek heeft verricht naar de achteruitgang van waardplanten. Zij heeft hiervoor de term 'epiphytosis' geïntroduceerd.<sup>52</sup> Uit het werk van Ruinen blijkt dat hier volkswijsheid wellicht te prefereren is boven wetenschappelijk inzicht. Niet alleen heeft ze duidelijke gevallen van epiphytosis gedocumenteerd, maar ze heeft ook een hypothese gegeven over het hieraan ten grondslag liggende proces. Blijkbaar kun-

nen schimmelhyfen een brug vormen tussen waardboom en epifytische orchidee. Of er inderdaad ook transport van (voedings)stoffen plaatsvindt via deze weg is evenwel nog niet aangetoond.

De tweede bijdrage van Ruinen is dat ze de aandacht heeft gevestigd op een bijzondere groep van epifyten: die op bladeren groeien. Het milieu van deze epifyllen (Grieks:  $\epsilon\pi\iota$  = op,  $\phi\upsilon\lambda\lambda\alpha$  = bladeren) heeft zij de fyllosfeer genoemd en zij schreef destijds dat dit een wetenschappelijk verwaarloosd milieu was.<sup>53, 54</sup> Dat is nog zo.

Op bladeren kunnen we naast microscopische organismen, zoals bacteriën, gisten en schimmels, ook mossen, korstmossen, algen en zelfs hogere planten aantreffen. De relatie van deze organismen met de waardplant is complex en varieert van schadelijk (sommige schimmels) tot symbiotisch (N-bindende bacteriën). Ruinen heeft destijds veel bladbewonende organismen verzameld en op het Centraalbureau voor Schimmelcultures (CBS) zijn nu nog steeds enkele van haar stammen in cultuur.

In tropische regenwouden zijn vooral bladeren in de ondergroei bezet.<sup>32</sup> De invloed van processen in de fyllosfeer reikt echter tot in het kronendak van het bos. N-bindende bacteriën in de fyllosfeer bijvoorbeeld maken stikstof beschikbaar voor het bos in zijn geheel. Schattingen van de betrokken hoeveelheden, bemoeilijkt door de ruimtelijke en temporele variatie in activiteit van de micro-organismen, liggen voor tropische bossen tussen de 0.7 en 5 kg N ha<sup>-1</sup> jaar<sup>-1</sup> met uitzonderingen tot 62 kg.<sup>14, 16, 19, 43, 51, 56</sup> Deze hoeveelheden zijn vergelijkbaar met de hoeveelheid N die planten in de vorm van neerslag aangeboden krijgen.<sup>14, 55, 69, 71</sup> Op haar beurt wordt de groei van N-bindende bacteriën gestimuleerd door suikers die uit het kronendak lekken (bergbos Guadeloupe: 122 kg per hectare per jaar).<sup>11</sup>

Vanwege de samenhang van processen in de fyllosfeer van de ondergroei met die in het kronendak en overeenkomstig de brede belangstelling die Mej. Ruinen gedurende haar leven tentoon heeft gespreid, beperkt de leerstoel Fyllosfeerwetenschappen zich niet tot bladepifyten.

In het vervolg van mijn oratie zal ik een kort en enigszins gekleurd overzicht geven van de voortgang van het onderzoek aan de fyllosfeer in haar brede betekenis. De nadruk zal hierbij op de floristische samenstelling en ecologie van epifytische vegetaties in het kronendak liggen. Vervolgens zal ik mijn visie geven op de invulling van de leeropdracht.

## Kronendakonderzoek ‘op afstand’

Kenmerkend voor een nat tropisch regenwoud is de hoge diversiteit aan bomen, die bovendien zelf ook begroeid zijn met een weelderige vegetatie. Ongeveer 10% van alle soorten hogere planten ter wereld wortelen niet in de grond, en in tropische bossen kunnen deze epifyten tot 35% bijdragen aan de totale diversiteit van de flora.<sup>4, 36, 72</sup>

Epifyten zijn niet alleen interessant vanwege hun hoge diversiteit. Veelal groeit meer dan de helft van alle vaatplanten op bomen, en met name in bergbossen kan het grootste deel van de groene plantaardige component epifytisch zijn.<sup>22</sup> Hierdoor spelen ze een rol in de cycli van water- en voedingsstoffen binnen het bos. Voor vele dieren vormen epifyten ook een habitat en voedselbron. Indianengemeenschappen ten slotte gebruiken epifyten in ceremoniële en religieuze festivals.<sup>6</sup>

Met Schimpers klassieke studie kregen de epifyten al in 1888 speciale aandacht.<sup>58</sup> Vervolgonderzoek bleef echter beperkt, waarschijnlijk als gevolg van de moeilijke toegankelijkheid van het kronendak.<sup>40</sup> In navolging van Schimper betroffen latere studies vooral de systematiek, ecologie en fyto geografie van vaatplanten.<sup>17, 24-26, 30, 36, 52, 57, 64, 65, 68, 73</sup> Barkman (1958) beschreef in detail de epifytische cryptogamenvegetaties in Nederland.<sup>2</sup>

De eerste onderzoekers benadrukten allen dat de floristische samenstelling van de epifytische vegetatie sterk verandert met toenemende hoogte binnen de waardboom. In ongestoord bos werden soorten van de takuiteinden maar zelden onderin het bos aangetroffen. Zonder dat er veel metingen werden verricht, werd aangenomen dat belangrijk geachte milieuv variabelen, zoals temperatuur, licht en de beschikbaarheid van water en voedingsstoffen, eveneens sterk varieerden met de hoogte. Dit leidde al gauw tot ecologische indelingen van epifyten, zoals in zon- en schaduwplanten, nat- en droogteplanten, humus- en bastplanten.<sup>27, 30, 50, 58, 67, 68</sup>

Terwijl deze benadering veel gegevens (en nog meer hypothesen) heeft opgeleverd over de ecologie van epifyten werd er voorbijgegaan aan het feit dat soorten maar zelden op hun voorkeursplek binnen de boom werden aangetroffen. Uit de grondige studie van Johansson (1974) bleek bijvoorbeeld dat de meeste soorten in minder dan 10% van de gevallen in hun eigen levensgemeenschappen aanwezig waren.<sup>30</sup> In tegenstelling tot wat deze onderzoekers in de gematigde gebieden, waar ze veelal vandaan kwamen, gewoon waren, bleek dus dat een gedetailleerde kennis van

de habitat weinig voorspellende waarde had omtrent de plantensoorten aldaar. Blijkbaar was er meer aan de hand.

Naast de ecologie van epifyten kreeg ook hun systematiek veel aandacht. Epifytisme komt binnen meer dan tachtig families van vaatplanten voor, maar geen enkele familie heeft uitsluitend epifytisch groeiende vertegenwoordigers.<sup>17</sup> Interessant is dat alle belangrijke epifytische plantenfamilies tot de eenzaadlobbigen behoren, zoals orchideeën, bromelia's en planten in de aronskelkfamilie. Vertegenwoordigers van deze groep van planten zijn in staat om na een eenmalige kolonisatie grote delen van een gastboom te koloniseren met behulp van vegetatieve uitlopers. Varens, een andere belangrijke groep epifyten, hebben dezelfde capaciteit door middel van rhizomen. De dominantie van eenzaadlobbigen en varens suggereert dat agressieve kolonisatie een belangrijke eigenschap van epifyten is. In overeenstemming hiermee is ook dat epifyten – zowel vaatplanten als lagere organismen – vaak grote hoeveelheden zaad, sporen of andere propagulen per tijds- en gewichtseenheid produceren.<sup>4, 62</sup>

Zou de floristische samenstelling van epifytische gemeenschappen op delen van de bast beter verklaard kunnen worden door aspecten van de kolonisatie te benadrukken? Onafhankelijk van elkaar dachten Schuster (1957) en Barkman (1958) in veel gevallen van wel.<sup>2, 59</sup> In Schusters visie kan de toevallige toevoer van sporen en andere propagulen de grote verschillen tussen mosvegetaties op takken die onder ogenschijnlijk identieke omstandigheden voorkomen, verklaren. Barkman noemt de toegankelijkheid van propagulen en hun volgorde van aankomst als factoren die, naast milieu en concurrentie, mede de vestiging van epifyten op een gastboom bepalen.

Barkman en Schuster waren voorlopers in een actuele discussie onder ecologen betreffende de samenstelling van ecologische gemeenschappen. Deze discussie kwam, achteraf gezien, in 1967 in een stroomversnelling met de publicatie van een theorie door MacArthur en Wilson die de samenstelling van eilandgemeenschappen poogde te verklaren (*Island Biogeography Theory*).<sup>35</sup> In de discussie staan twee standpunten centraal die elkaar niet uitsluiten. De meest gangbare mening, die ik hier *niche-ecologie* noem (*niche-assembly perspective*<sup>28</sup>; *demand ecology*<sup>46</sup>), verkondigt dat gemeenschappen bestaan uit soorten wier aan- of afwezigheid en aantallen individuen afgeleid kunnen worden van de ecologische niches of functies van de soorten, *e.g.*<sup>34</sup> Concurrentie en andere biotische relaties zijn hierbij bepalend. Benzing (1990) concludeert evenwel dat als concurrentie al bijdraagt aan floristische veran-



## JUWELEN IN DE KROON

deringen binnen de kroon, dit nog nooit is aangetoond.<sup>4</sup> Aan de andere kant legt *verspreidingsecologie* (*dispersal-assembly perspective*<sup>28</sup>; *supply ecology*<sup>46</sup>) de nadruk op de kolonisatie (verspreiding) van soorten en neemt een stochastisch uitsterven van plaatselijke populaties aan. Naast de gerapporteerde dominantie van eenzaadlobbigen duiden andere patronen eveneens op het belang van kolonisatie als factor die de samenstelling van epifytische gemeenschappen bepaalt. Zo komt de vegetatie op naast elkaar staande bomen meer overeen dan die tussen ver verwijderde bomen<sup>9,81</sup> en neemt het aantal soorten op alleenstaande bomen af met de afstand tot de bosrand.<sup>21</sup> Bovendien dragen oudere bomen en takken vaak meer soorten.<sup>10,20,66,83</sup> Daarentegen wijst de verticale zonering van soorten op het belang van eigenschappen van het milieu.

Voor genoemde studies vonden plaats voor het begin van de jaren tachtig en waren gebaseerd op waarnemingen vanaf de grond (*stretcher canopy ecology*). Om de relatieve invloed van kolonisatie en milieu te kunnen bepalen, waren dringend nieuwe technieken nodig om snel en veilig toegang te verkrijgen tot het kronendak, ‘*the last frontier*’.<sup>41</sup>

### De opening van het kronendak

Het was uiteindelijk Perry die eind jaren zeventig een bruikbare klimmethode voor bomen beschreef die gebaseerd was op technieken uit de speleologie.<sup>47</sup> Bepakt met touwen, pijl en boog, en meetapparatuur ging ik in 1985 naar bergbossen in de Centrale Cordillera van Colombia met de opdracht om daar de epifytische vegetaties en hun milieu *in situ* te beschrijven. Uiteindelijk zijn er langs een helling (1000-4130 m) in de kronen van 60 gastbomen ongeveer 600 soorten epifyten aangetroffen in honderden proefvlakjes waarvan onder andere de positie binnen de gastboom en de hoogte boven zeeniveau werden opgetekend.<sup>74,75</sup>

Verskillende waarnemingen steunen de veronderstelling dat *niche-ecologie* de samenstelling van gezelschappen op taksegmenten bepaalt. Zo dragen oude takken in de kruinen van bomen minder soorten mossen en korstmossen per dm<sup>2</sup> takoppervlak doordat sommige soorten grote delen van de tak hebben weten te bezetten.<sup>77</sup> De diversiteit is het hoogste bij een gemiddeld gewicht per dm<sup>2</sup> van de vegetatie. Bovendien blijken soorten een voorkeur voor bepaalde soorten waardbomen te hebben.<sup>76</sup> *Verspreidingsecologie* kan evenwel niet uitgesloten worden. Met name het

feit dat twee belangrijke groepen van milieuv variabelen, die gerelateerd aan hoogte in de waardboom en aan hoogte boven zeeniveau, tezamen slechts 3.2% van de totale floristische variatie tussen proefvlakjes op taksegmenten verklaren, wijst hierop.<sup>76</sup> In overeenstemming met eerdere studies lijkt prioriteit, i.e. de volgorde in de aankomst van soorten uit een grote groep van soorten met vergelijkbare milieueisen, de samenstelling van de vegetatie mede te bepalen.

Een interessant aspect is dat bij de analyse van de ecologie van epifytische gezelschappen blijkt dat de ruimtelijke schaal waarop gekeken wordt de resultaten beïnvloedt. Terwijl de epifytische cryptogamenvegetatie tussen taksegmenten sterk varieert, is deze tussen gehele bomen meer uniform. Een analyse van een vijfde boom voegt op deze schaal weinig informatie toe aan vier daarvoor bemonsterde gastbomen. Daarnaast komt het schaalaspect naar voren bij een evaluatie van de verschillen in soortenrijkdom langs de helling. De levermossen dragen als groep het meest bij aan de totale diversiteit op een bepaalde hoogte en de diversiteit van deze vertoont een unimodale distributie met een piek tussen de 2550 en 3370 m. In deze hoogtezone komen circa tweemaal zoveel soorten voor dan op hoogtes onder de 2000 of boven de 3500 m. Tegelijkertijd zijn er in deze zone geen speciale milieuomstandigheden en, daaraan aangepast, exclusieve soorten die de hoge diversiteit kunnen verklaren, aangetroffen. Daarentegen komt zij precies overeen met een overlappingsgebied van een laaglandflora met die van een bergflora. Hier en op deze schaal geeft *verspreidingsecologie* dus inzicht in de vraag waarom het aantal soorten langs de helling varieert.

## Epifyten en de mens

De voornoemde onderzoeken hebben nog een gemeenschappelijke deler waaraan ik in het vervolg van mijn rede graag aandacht wil besteden: ze hebben alle plaatsgevonden in ongestoord of vrijwel ongestoord bos. Het is niet verwonderlijk dat de eerste onderzoekers, die meestal uit de gematigde gebieden afkomstige waren, zich aangetrokken voelden tot het 'maagdelijke' tropisch regenwoud. Tegelijkertijd worden 'oude' bossen wereldwijd evenwel steeds zeldzamer en bestaat een modern landschap in ontwikkelingslanden, in het bijzonder in bergachtige gebieden, uit in meer of mindere mate verstoorde bosfragmenten, gelegen in een matrix van landbouw- en cultuurgronden.<sup>7</sup> Er bestaat derhalve een toenemende behoefte aan ge-

## JUWELEN IN DE KROON

vens uit regenererende bossen, welke natuurbeschermers, bosbouwers en beheerders hulp kunnen bieden bij het opstellen van richtlijnen voor een ecologisch verantwoord beheer. Momenteel wordt er bij het opstellen van plannen om tot een duurzaam bosbeheer te komen geen rekening gehouden met de epifytische vegetatie, en dat terwijl epifyten – zoals gezegd – tot 35% van alle soorten vaatplanten in het bos kunnen uitmaken.

Ter illustratie van de invloed van menselijk ingrijpen op de vegetatie in boomkronen neem ik u mee naar de hooglanden van Chiapas in het zuiden van Mexico. Ik wil kort aandacht besteden aan twee aspecten: (1) de invloed van de wijze van bosbeheer op epifyten en (2) epifyten als alternatief niet-houtig bosproduct (*Canopy Farming*<sup>®</sup>). Bij de kap van het bos worden de epifyten gewoonlijk verwijderd en weggegooid. Tegelijkertijd hebben juist veel van deze planten in het Westen economische waarde als sierplanten in onze huiskamers.

### *Bosbeheer en Epifyten*

Bossen in de hooglanden van Chiapas zijn van oudsher belangrijk als leverancier van bouwhout, voedsel en medicinale planten. En ook in 2001 is een groot deel van de talrijke Indiaanse bevolking voor het koken nog steeds afhankelijk van eikenhout. Daarnaast wordt bos gekapt om plaats te maken voor akkers en weidegronden voor schapen. Het gecontroleerd branden van akkers, secundaire vegetatie en de ondergroei van het bos aan het einde van de droge tijd is een vast onderdeel van traditioneel bosbeheer. ‘Oude’ bossen komen vrijwel niet meer voor. Het beheer van individuele bospercelen is niet uniform en afhankelijk van de traditie van de plaatselijke indianengemeenschap. Daar waar brandhout een belangrijk bosproduct is, kan onderscheid gemaakt worden tussen dorpen die percelen in een rotatiesysteem van tientallen jaren volledig kaalkappen en dorpen die, al naar gelang de behoefte, een voortdurende exploitatie van eiken voeren. Herbeplanting vindt niet plaats, maar er wordt gepoogd de eiken zodanig te kappen dat de eikenstompen opnieuw uitlopen.

In de Colombiaanse bergbossen waren de blad- en levermossen door hun hoge bezettingsgraad de meest opvallende groep van epifyten. Deze positie wordt in de eiken/dennen-bergbossen van Chiapas, waarin eiken en dennen dominant zijn en die een droge winterse periode kennen, ingenomen door de bromelia's.<sup>78</sup> In de ge-

hele staat (ca. 75.000 km<sup>2</sup>) zijn ruim 1000 soorten epifytische vaatplanten aangetroffen op een geschat totaal van 9000 soorten vaatplanten<sup>5</sup> (Wolf ongepubliceerd).

Uit een gedetailleerde inventarisatie van de epifyten op eiken in bosfragmenten met verschillend beheer blijkt dat zowel de intensiteit als de wijze van beheer de vegetatie op bomen beïnvloeden. In kaalslagbossen is tientallen jaren na exploitatie de epifytische vegetatie nog nauwelijks hersteld. Daarentegen kunnen bossen waaruit voortdurend hout geoogst wordt een grote diversiteit aan epifyten bevatten, mits enkele volwassen bomen gespaard blijven.<sup>79</sup> Het aantal epifytische planten is in deze bossen eveneens hoog in vergelijking met kaalslagbossen. Vanuit de verspreidings-ecologie kan dit verklaard worden door aan te nemen dat gespaarde oude bomen dienen als zaadbomen waaruit een versnelde kolonisatie van opgroeiende jonge bomen plaatsvindt. Soms is de diversiteit in deze verstoorde bossen zelfs hoger dan die in 'oude' ongestoorde bossen, wat verklaard wordt door hun open karakter. Hierdoor kunnen meer xerofytische soorten zich vestigen, terwijl de oorspronkelijke vochtminnende soorten zich (nog) handhaven.

Evenals het onderzoek in Colombia maakt ook deze studie duidelijk dat voor een goed begrip van epifytische vegetaties aspecten van zowel de kolonisatie als het milieu relevant zijn.

#### *Canopy Farming*<sup>©</sup>

Menselijke activiteiten veranderen niet alleen de structuur van bossen maar leiden ook tot een absolute afname van het bosoppervlak. De ontbossing tussen 1984 en 1990 wordt in de centrale hooglanden van Chiapas geschat op 2.13% per jaar.<sup>45</sup> Eén van de redenen waarom wereldwijd bossen verdwijnen, is dat ontbossing en landbouw vaak direct economisch voordeel oplevert, terwijl de rentabiliteit van natuurlijke gebieden, met name voor de direct belanghebbenden, laag is.<sup>80</sup> De overvloed aan bromelia's in Chiapas doet vermoeden dat de verkoop van deze gewaardeerde huiskamerplanten mogelijk de economische waarde van deze bossen zou kunnen verhogen. Wanneer duurzaamheid van handelen gegarandeerd kan worden zonder daarbij de ecologische integriteit van het bos aan te tasten, is de commercialisering van bromelia's direct verbonden met de bescherming van de bossen waarin ze voorkomen. Dit concept staat bekend als 'boeren in het kronendak' of *Canopy Farming*<sup>© 44, 70</sup>.

## JUWELEN IN DE KROON

In Europa en de Verenigde Staten worden bromelia's te koop aangeboden als sierplanten. In de gematigde zone kunnen, ondanks de hoge energie- en arbeidskosten, snel groeiende soorten blijkbaar in kassen commercieel gekweekt worden. De ontwikkeling van cultivars verbreedt het aanbod. Daarnaast worden vooral langzaam groeiende tillandsia's geïmporteerd uit de landen van herkomst, uitsluitend op het Amerikaanse continent. Volgens Rauh (1992), een specialist in bromelia's, suggereert informatie van het WWF in Duitsland dat alleen al vanuit Guatemala gedurende de eerste drie maanden van 1988 circa zes miljoen bromelia's werden geëxporteerd.<sup>49</sup> De Verenigde Staten importeerden in 1989 circa zeven miljoen bromelia's vanuit Guatemala en Mexico.<sup>13</sup> Deze aantallen zijn sindsdien nog toegenomen. Exacte gegevens over de oorsprong van deze planten ontbreken. Deels zijn zij afkomstig uit de vrije natuur en deels worden zij gekweekt in kassen vanuit zaad of door middel van zijscheuten. Rauh veronderstelt dat in Guatemala ook van de kasplanten minstens 75% in de natuur verzameld is. De schatting van het aantal verzamelde wilde planten wordt bemoeilijkt doordat onduidelijk is welk deel aan de vereiste exportkwaliteit voldoet. Dimmitt neemt aan dat slechts 10% van de verzamelde wilde planten voor export in aanmerking komt.<sup>13</sup>

Belangrijker dan de discussie over precieze aantallen is de vaststelling dat deze ongecontroleerde activiteit plaatselijk reeds tot een achteruitgang van de bromeliastand heeft geleid.<sup>23,49</sup> In een poging om meer duidelijkheid te verkrijgen en de export te controleren hebben Duitsland en Oostenrijk in Kyoto (1992) voorgesteld alle tillandsia's op te nemen in appendix II van de CITES-overeenkomst betreffende de internationale handel in bedreigde wilde planten en dieren. Uiteindelijk zijn zeven Tillandsia-soorten opgenomen.<sup>33</sup>

Aan de hand van een studie in de indianengemeenschap 'La Florecilla' in Chiapas is getracht om criteria te formuleren en drempelwaarden vast te stellen die een constante oogst van 'wilde' populaties van bromelia's garanderen.<sup>78</sup> Daarnaast is een gebruikersvriendelijke methode ontwikkeld om deze drempelwaarden vast te stellen. Indien beoogd wordt dat het oogsten van bromelia's bijdraagt aan het beschermen van het bos zal deze activiteit ook socio-economisch en ecologisch duurzaam moeten zijn.<sup>15</sup> De studie in 'La Florecilla' richtte zich uitsluitend op duurzaamheid in het natuurlijk aanbod van bromelia's.

Bij het bepalen van de voorwaarden voor een duurzame oogst heeft men keuze uit twee wijzen van aanpak. Men kan de grootte die een levensvatbare populatie minimaal moet hebben, proberen af te leiden uit de demografische en genetische op-

bouw van de populatie. Hierbij wordt gebruikgemaakt van mathematische modellen, e.g.<sup>38,39</sup> De gevonden waarde die de basis vormt voor het te voeren beheer is niet universeel.<sup>63</sup> Voor epifyten zal deze variëren tussen bomen van verschillende structuur, tussen bostypen en hij dient apart bepaald te worden voor alleenstaande individuen en klonen.<sup>12</sup> Een betrouwbare schatting van de vereiste minimale grootte vraagt bovendien langdurige waarnemingen van de populatie. Voor de onmiddellijk bedreigde bromelia's stellen we een meer empirische aanpak voor die sneller is en bovendien weinig voorkennis van de uitvoerenden vereist.<sup>78</sup> Hierbij wordt eerst nagegaan of de populaties aan enkele criteria voldoen, gebaseerd op algemeen aanvaarde principes in de ecologie. De drempelwaarden van de criteria zijn enigszins arbitrair maar uiterst streng. Als de populaties aan de criteria voldoen, kan een oogstprogramma worden geïmplementeerd waarvan het vervolgen van de populatie een essentieel onderdeel is. In een later stadium kunnen de drempels behorende bij de criteria mogelijk verlaagd worden.

De eerste vereiste om eventueel plaatselijk tot oogst van een soort over te kunnen gaan, is de aanwezigheid van een groot aantal individuen omdat dan de overlevingskans groter lijkt, e.g.<sup>61,82</sup> Theoretisch zijn kleine populaties kwetsbaarder door hun geringere genetische variatie en zijn ze minder goed aangepast om stochastische variatie in demografie en milieu en om natuurrampen op te vangen. Probleem is wel dat er weinig studies zijn waaruit af te leiden is hoe groot een bromeliapopulatie moet zijn om stabiel te blijven. Benzing beschrijft een blijkbaar gezonde bromeliapopulatie in Florida waarbij de grotere bomen gemiddeld circa drie bromeliarozetten droegen.<sup>3</sup> Voorzichtigheidshalve hebben wij voor Chiapas de drempelwaarde tienmaal zo hoog gesteld, hetgeen overeenkomt met een minimale populatiegrootte van 10.000 rozetten per ha. In 'La Florecilla' voldoet alleen de bromelia *Tillandsia vicentina* aan deze eis.

Als tweede criterium stellen wij dat de bromelia's homogeen verdeeld moeten zijn over het bos. Overwegingen vanuit de verspreidingsecologie geven aan dat als de planten geclusterd voorkomen de populatie niet optimaal ontwikkeld is, omdat alle beschikbare bastsegmenten (nog) niet gekoloniseerd zijn. In de praktijk betekent dit criterium dat grotere bomen ongeveer evenredig meer bromelia's moeten dragen. In Chiapas blijkt in weinig verstoord bos de correlatiecoëfficiënt tussen boomgrootte en aantal gastplanten  $>0.90$  te zijn, waarvan een drempelwaarde voor homogene verdeling is afgeleid waar *Tillandsia vicentina* eveneens aan voldeed.<sup>78</sup>

## JUWELEN IN DE KROON

Als derde criterium streven wij ernaar dat de natuurlijke reproductie van de populatie gegarandeerd is. *Tillandsia*'s produceren veel gepluimde zaden die door de wind verspreid worden en lijken ook ecofysiologisch het best aangepast aan het leven in de kronen van bomen.<sup>4</sup> Het is zelfs niet ondenkbaar dat bromelia's in de ondergroei van het bos afhankelijk zijn van een aanvoer van zaden van bovenaf en dat de populatie in de ondergroei op zichzelf niet levensvatbaar is. Om de reproductie te garanderen, stellen we voorzichtigheidshalve voor om alleen bromelia's uit de ondergroei te oogsten, hetgeen ook om praktische redenen voor de hand ligt. In 'La Florecilla' (160 ha) komen meer dan 1 miljoen planten in de ondergroei voor, wat overeenkomt met circa 17% van de totale populatie. In een vierjarig rotatieschema en met inachtneming van enkele aanvullende kwaliteitscriteria schatten wij dat er jaarlijks 100.000 *Tillandsia* *vicentina* planten duurzaam geoogst kunnen worden uit de ondergroei.

In de praktijk zullen slechts enkele natuurlijke populaties aan alle criteria voldoen om opgenomen te worden in een exploitatieschema dat streeft naar een duurzame oogst. Een commercieel interessant continu aanbod kan voor de meeste soorten alleen via kunstmatige productie worden verkregen. Bromelia's worden al van oudsher gekweekt, zelfs in Nederland. In het Amsterdams Historisch Museum, niet ver hiervandaan, hangt een schilderij van Jan Weenix (1642-1719) waarop Agneta Block te zien is met haar kweek van ananasplanten uit Suriname. Mevrouw Block moet een geduldig tuinierster zijn geweest, want bromelia's, zoals de ananas, groeien langzaam als gevolg van hun fysiologie die erop gericht is om de droogteresistentie te verhogen.<sup>37</sup> Derhalve is de kweek van de ananas in gematigde gebieden economisch niet haalbaar. Voor veel epifyten geldt hetzelfde. Het kweken van *tillandsia*'s in vitro biedt echter goede perspectieven om de groeisnelheid gedurende de eerste fase in de ontwikkeling sterk te verhogen.<sup>48</sup>

### Perspectief

Dit overzicht van onderzoek in de fylosfeer in ruimere zin is sterk gekleurd en verre van compleet geweest. Onderzoek aan de interacties tussen organismen, de voortplanting en aan de ecofysiologische processen is bijvoorbeeld niet genoemd. Toch denk ik wel dat het duidelijk geworden is dat het kronendakonderzoek in het algemeen nog in haar kinderschoenen staat en zich nog vrijwel in de fase van inven-

tarisatie en verwondering bevindt. De moeilijke toegankelijkheid en de grote complexiteit van dit ecosysteem spelen hierbij een rol. Er is dringend behoefte aan een standaardmethode van inventarisatie die verder gaat dan het meten van relevant geachte milieuv variabelen. Bij deze bepleit ik om in de toekomst vooral ook aandacht te besteden aan de ruimtelijke structuur van de waardbomen en hun afhankelijke vegetatie.

In de eerste plaats zijn gegevens over de driedimensionale structuur onontbeerlijk om de epifytische vegetaties in bossen die verschillen in structuur zinvol te kunnen vergelijken. Dat men in bossen met hogere en meer bomen per grondoppervlakteenheid veelal meer epifyten aantreft, zal weinigen verbazen. Interessant is het pas om aantallen epifyten op basis van een ruimtelijke eenheid, zoals houtvolume, met elkaar te vergelijken. Dat dit nog zelden gebeurt, is een grote beperking van het beschrijvend onderzoek. Zo wordt algemeen aangenomen dat droge bossen minder rijk zijn aan epifyten, maar door het ontbreken van een standaard ruimtelijke monstergrootte ontbreken de harde ondersteunende gegevens voor deze aanname.

Ten tweede geven gegevens over de structuur van het bos, zoals boomhoogte en frequentieverdeling van stamdiktes, informatie over het voorafgaande beheer van het perceel. Dit is belangrijk omdat de geschiedenis van een bos inzicht geeft in de dynamiek van de kolonisedruk (kaalslagbossen).

Ten derde biedt de ruimtelijke verdeling van de epifytische planten binnen het bos inzicht in de kolonisedruk op een taksegment. Er zijn sterke aanwijzingen dat in het algemeen veel geschikte locaties onbezet blijven vanwege de te grote afstanden tot de moederplant.<sup>8</sup> De afstand-afhankelijke kolonisedruk leidt tot een gegroepeerde verdeling van individuen.<sup>1,9</sup> Een geclusterde verdeling van soorten over een habitat die ruimtelijk discontinu is, maakt het theoretisch mogelijk dat ecologisch vergelijkbare soorten samen kunnen voorkomen zonder elkaar weg te concurreren, e.g.<sup>18,29,60</sup> Dit is interessant gezien het grote aantal soorten planten dat we in bomen kunnen aantreffen.

Ten vierde kan de ruimtelijke verdeling van een populatie in een combinatie met haar demografische en genetische structuur (diversiteit; verwantschap) inzicht geven in het proces van kolonisatie in (secundaire) bossen.

De studie van ruimtelijke patronen vereist een aangepaste methode van monsterring en analyse.<sup>31</sup> Geografische Informatie Systemen (GIS) kunnen hierbij een rol vervullen.<sup>1</sup>



## JUWELEN IN DE KROON

Het zal u niet ontgaan zijn dat de fyllosfeer *sensu stricto* weinig in mijn rede is voorgekomen. Zoals eerder opgemerkt had Ruinen de fyllosfeer al een wetenschappelijk verwaarloosd milieu genoemd en nu lijkt ook ik daar aan bij te dragen. In de toekomst zal ik daar echter verandering in brengen. In eerste instantie zal ik mij erop richten om met behulp van moderne moleculaire technieken tot een meer volledige beschrijving van de microbiologische gemeenschappen op en in bladeren te komen. Hierbij hoop ik op een vruchtbare samenwerking met het Centraalbureau voor Schimmelcultures, binnen de Onderzoeksschool Biodiversiteit.

Terwijl onderzoek aan de fyllosfeer veel in het laboratorium plaatsvindt, voel ik me vooral ook een veldbioloog. En wie kan zich een uitdagender werkomgeving voorstellen dan het kronendak van het tropisch regenwoud? Zoals we allen weten wordt dit laboratorium echter met afbraak bedreigd. Statistieken over de voortschrijdende ontbossing geven een duidelijk beeld, maar ik werd mij vooral bewust van de dreiging toen ik op een dag in Colombia afdaalde uit ‘mijn’ boom en beneden een verbaasde illegale houthakker met zijn bijl in de aanslag aantrof.

Het komen tot een verantwoord bosbeheer is meer dan eigenbelang. Binnen de leerstoel zal ik een evenwicht proberen te zoeken tussen theoretisch en toegepast onderzoek, gericht op epifyten als duurzaam niet-houtig bosproduct. Mijn verblijf in verschillende ontwikkelingslanden heeft me geleerd dat natuurbescherming lokaal vaak het best gegarandeerd wordt door de direct belanghebbenden een financieel interessant voorstel te doen. Derhalve neem ik mij voor in de toekomst nader te onderzoeken of de epifytische juwelen in de kroon inderdaad geogst kunnen worden met instandhouding van de ecologische integriteit van het bos, en ik weet dat Jakoba Ruinen het hiermee eens geweest zou zijn.

## Dankwoord

Aan het slot van mijn rede maak ik graag van de mij geboden gelegenheid gebruik om enkele woorden van dank uit te spreken.

In de eerste plaats dank ik de leden van het College van Bestuur van de Universiteit van Amsterdam, het Bestuur van de Stichting Het Kronendak en het curatorium van deze leerstoel voor het in mij gestelde vertrouwen.

De Mej. dr. Jakoba Ruinen-leerstoel Fyllosfeerwetenschappen is een nieuwe leerstoel en ik waardeer de inzet van iedereen die betrokken is geweest bij de vesti-

JAN H.D. WOLF

ging ervan. Hooggeleerde Oldeman, beste Roelof, jou wens ik speciaal te bedanken voor jouw inspanning om dit vakgebied de erkenning te geven die het verdient.

Ondanks de inzet en het enthousiasme van de betrokkenen zou de instelling van de leerstoel niet mogelijk zijn geweest zonder financiële steun uit de nalatenschap van mej. Ruinen en het verheugt me zeer hier zoveel leden van de familie Ruinen te mogen begroeten.

Mijn dank gaat ook uit naar degenen die mij in 1985 op de weg van het kronendakonderzoek gezet hebben, hooggeleerden Cleef, Gradstein, Werger en in het bijzonder mijn promotor, hooggeleerde Van der Hammen. Nooit is me helemaal duidelijk geworden of ik gevraagd of aangewezen werd om dit pionierswerk te gaan uitvoeren, maar het heeft wel goed uitgekapt.

Hooggeleerde Cleef, beste Antoine, jij hebt het kronendakonderzoek aan de Universiteit van Amsterdam altijd gestimuleerd en gedurende mijn afwezigheid een internationaal netwerk van wetenschappers opgebouwd en onderhouden. Dit netwerk zal onontbeerlijk zijn voor een verdere ontwikkeling van het vakgebied.

In het verleden heb ik vaak gesproken over de verwondering die een bezoek aan het kronendak met zich meebrengt. Deze schoonheid wordt door Sean Connery in de film *Rain Man* sterk geromantiseerd, maar ik kan u verzekeren dat de lol van het hangen in een boom er op een gegeven moment wel af is. Zonder de steun van mijn vriend en klimpartner Jan Klomp had ik het die eerste jaren nooit volgehouden. Jan, ik heb je de laatste jaren veel gemist.

Veel heb ik altijd genoten van de discussies met studenten en collega's. Zonder anderen tekort te willen doen, wil ik Frans van Dunné, Kees Konings en Gerard Oostermeijer met name noemen.

Tegen mijn kennissen zeg ik altijd dat ik mij gelukkig prijs dat ik van mijn hobby mijn vak heb kunnen maken en dat ik daarbij bovendien mijn niet aflatende reislust kan botvieren is mooi meegenomen. Dat de waarheid veel genuanceerder is, weten alleen mijn beste vrienden en familieleden. Patricia, zonder jouw onvoorwaardelijke steun en liefde had ik hier vandaag niet gestaan. Jouw liefde is het mooiste resultaat van mijn onderzoek. Jan en Laura, nu weten jullie wat pappie de laatste tijd in de tot studeerkamer omgebouwde babykamer heeft uitgevoerd.

Ten slotte wil ik deze rede opdragen aan mijn ouders, die mij zelfs bleven steunen toen dat betekende dat ze hun kleinkinderen naar de andere kant van de wereld zagen verhuizen.

Ik heb gezegd.

## Literatuur

1. Bader M., Van Dunne H.J.F., and Stuiver H. J. (2000), 'Epiphyte distribution in a secondary cloud forest vegetation; a case study of the application of GIS in epiphyte ecology'. *Ecotropica*. 6, 181-195.
2. Barkman J.J. (1958), *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes*. Van Gorcum, Assen.
3. Benzing D.H. (1978), 'The population dynamics of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae): Cypress crown colonies in southern Florida'. *Selbyana*. 5, 256-263.
4. Benzing D.H. (1990), *Vascular Epiphytes*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
5. Breedlove D.E. (1986), *Listados florísticos de México IV Flora de Chiapas*. UNAM, Mexico City, Mexico.
6. Breedlove D.E. and Laughlin R.M. (1993), 'The flora'. In: *The flowering of man. A tzotzil botany of Zinacantan* (eds. D.E. Breedlove and R.M. Laughlin), Smithsonian. Contr. Anthropol. 35, Washington, D.C.
7. Brown S. (1990), 'Tropical secondary forests'. *Journal of Tropical Ecology*. 6, 1-32.
8. Cain M.L. and B.G. Milligan A.E.S. (2000), 'Long-distance seed dispersal in plant populations'. *American Journal of Botany*. 87(9), 1217-1227.
9. Catling P.M., Brownell V.R., and Lefkovich L.P. (1986), 'Epiphytic orchids in a Belizean grapefruit orchard: distribution, colonization and association'. *Lindleyana*. 1, 194-202.
10. Catling P.M. and Lefkovich L.P. (1989), 'Associations of vascular epiphytes in a Guatemalan cloud forest'. *Biotropica*. 21, 35-40.
11. Coxson D.S., McIntyre D.D., and Vogel H.J. (1992), 'Pulse release of sugars and polyols from canopy bryophytes in tropical montane rain forest (Guadeloupe, French West Indies)'. *Biotropica*. 24(2a), 121-133.
12. Damman H. and Cain M.L. (1998), 'Population growth and viability analyses of the clonal woodland shrub, *Asarum canadense*'. *Journal of Ecology*. 86, 13-26.
13. Dimmitt M. (2000), 'Endangered Bromeliaceae'. In: *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation* (ed. D.H. Benzing), pp. 609-620. Cambridge University Press, Cambridge.
14. Edmisten J. (1970), 'Preliminary studies of the nitrogen budget of a tropical rain forest'. In: *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico* (eds. H.T. Odum and R.F. Pigeon), pp. H211-H215. Division of Technical Information, US Atomic Energy Commission, Springfield, Virginia, USA.
15. Freese C. (1996), *The commercial, consumptive use of wild species: managing it for the benefit of biodiversity*. World Wildlife Fund, Washington D.C.
16. Freiberg E. (1998), 'Microclimatic parameters influencing nitrogen fixation in the phyllosphere in a Costa Rican premontane rain forest'. *Oecologia*. 117.

17. Gentry A.H. and Dodson C.H. (1987), 'Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes'. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 74, 205-233.
18. Hanski I. (1981), 'Coexistence of competitors in patchy environments with and without predation'. *Oikos*. 38, 210-221.
19. Harrelson M.A. (1969), *Tropical epiphyllae and nitrogen fixation*. University of Georgia, Athens, Georgia, USA.
20. Hietz P. and Hietz-Seifert U. (1995), 'Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in Central Veracruz, Mexico'. *Journal of Vegetation Science*. 6, 487-498.
21. Hietz-Seifert U., Hietz P., and Guevara S. (1996), 'Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico'. *Biological Conservation*. 75, 103-111.
22. Hofstede R.G.M., Wolf J.H.D., and Benzing D.H. (1993), 'Epiphytic mass and nutrient status of an Upper Montane Rain Forest'. *Selbyana*. 14, 37-45.
23. Holbrook N.M. (1991), 'Small plants in high places: the conservation and biology of epiphytes'. *TREE*. 6(10), 314.
24. Hosokawa T. (1943), 'Studies on the life-forms of vascular epiphytes and the epiphyte flora of Ponape, Micronesia' (I). *Trans Nat Hist Soc Taiwan*. 33(234), 35-55.
25. Hosokawa T. (1943), 'Studies on the life-forms of vascular epiphytes and the epiphyte flora of Ponape, Micronesia' (II). *Trans Nat Hist Soc Taiwan*. 33(235), 71-89.
26. Hosokawa T. (1943), 'Studies on the life-forms of vascular epiphytes and the epiphyte flora of Ponape, Micronesia' (III). *Trans Nat Hist Soc Taiwan*. 33(236), 113-141.
27. Hosokawa T., Odani N., and Tagawa H. (1964), 'Causality of the distribution of Corticolous species in forests with special reference to the physio-ecological approach'. *The Bryologist*. 67, 396-411.
28. Hubbell S.P. (2000), *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
29. Ives A.R. (1988), 'Aggregation and the coexistence of competitors'. *Annales Zoologici Fennici*. 25, 75-88.
30. Johansson D. (1974), 'Ecology of vascular epiphytes in west African rain forest'. *Acta Phytogeographica Suecica*. 59, 1-123.
31. Legendre P. and Legendre L. (1998), *Numerical Ecology*, 2 edn. Elsevier Science.
32. Lücking A. (1995), 'Diversität und Mikrohabitatpräferenzen epiphyller Moose in einem tropischen Regenwald in Costa Rica unter besonderer Berücksichtigung der Familie Lejeuneaceae'. In: *Abteilung Spezielle Botanik*. Universität Ulm, Ulm.
33. Luther H.E. (1994), 'A guide to the species of Tillandsia regulated by Appendix II of CITES'. *Selbyana*. 15, 112-131.
34. MacArthur R.H. and MacArthur J.W. (1961), 'On bird species diversity'. *Ecology*. 42, 594-598.

35. MacArthur R. H. and Wilson E.O. (1967), *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
36. Madison M. (1977), 'Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features'. *Selbyana*. 2, 1-13.
37. Medina E., Lüttge U., Leal F., and Ziegler H. (1991), 'Carbon and hydrogen isotope ratios in bromeliads growing under different light environments in natural conditions'. *Botanica Acta*. 104, 47-52.
38. Menges E.S. (1990), 'Population viability analysis for endangered plants'. *Conservation Biology*. 4, 52-62.
39. Menges E.S. (2000), 'Population viability analyses in plants: challenges and opportunities'. *TREE*. 15, 51-56.
40. Mitchell A.W. (1986), *The enchanted canopy. Secrets from the rainforest roof*. William Collins Sons & Co. Ltd., Glasgow.
41. Moffett M.W. (1993), *The high frontier: exploring the tropical rain forest canopy*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
42. Moffett M.W. (2000), 'What's "up"? A critical look at the basic terms of canopy biology'. *Biotropica*. 32, 569-596.
43. Murty M.G. (1983), 'Nitrogen fixation (acetylene reduction) in the phyllosphere of some economically important plants'. *Plant and Soil*. 73, 151-153.
44. Neugebauer B., Oldeman R.A.A., and Valverde P. (1996), 'Key principles in ecological silviculture'. In: *Fundamentals of organic agriculture. 11th IFOAM International Scientific Conference* (ed. T. V. Ostergaard), Vol. Vol.1, Copenhagen, Denmark.
45. Ochoa-Gaona S. and González-Espinosa M. (2000), 'Land use and deforestation in the highlands of Chiapas, Mexico'. *Applied Geography*. 20, 17-42.
46. Oksanen J. (1988), 'Impact of habitat, substrate and microsite classes on the epiphyte vegetation: Interpretation using exploratory and canonical correspondence analysis'. *Annales Botanici Fennici*. 25, 59-71.
47. Perry D.R. (1978), 'A method of access into the crowns of emergent and canopy trees'. *Biotropica*. 10(2), 155-157.
48. Pickens K.A., Wolf J.H.D., Affolter J.M., and Wetzstein H.Y. (2000), 'In vitro propagation of the ornamental bromeliad, *Tillandsia eizii*'. *Hortscience*. 35, 447.
49. Rauh W. (1992), 'Are Tillandsias endangered plants?' *Selbyana*. 13, 138-139.
50. Richards P.W. (1954), 'Notes on the bryophyte communities of lowland tropical rain forest, with special reference to Moraballi Creek, British Guiana'. *Vegetatio*. 6, 319-328.
51. Rososki J.P. (1980), 'N<sub>2</sub> fixation (C<sub>2</sub>H<sub>2</sub> reduction) by epiphylls on coffee, *Coffea arabica*'. *Microb Ecol*. 6, 349-355.
52. Ruinen J. (1953), 'Epiphytosis'. *Annales Bogorienses*. 1(2), 101-170.
53. Ruinen J. (1956), 'Occurrence of *Beijerinckia* species in the "phyllosphere"'. *Nature*. 177, 220-221.

54. Ruinen J. (1961), 'The phyllosphere. I. An ecologically neglected milieu'. *Plant and Soil*. 15, 81-101.
55. Ruinen J. (1965), 'The phyllosphere. III. Nitrogen fixation in the phyllosphere'. *Plant and Soil*. 22, 375-395.
56. Ruinen J. (1974), 'Nitrogen fixation in the phyllosphere'. In: *The biology of nitrogen fixation* (ed. A. Quispel), pp. 121-167. North-Holland Publishing, Amsterdam.
57. Sanford W.W. (1967), 'Distribution of epiphytic orchids in semi-deciduous tropical forest in southern Nigeria'. *Journal of Ecology*, 697-705.
58. Schimper A.F.W. (1888), *Die epiphytische Vegetation Amerikas*. Fischer, Jena.
59. Schuster R.M. (1957), 'Boreal Hepaticae, a manual of the liverworts of Minnesota and adjacent regions II'. *Ecology. American Midland Naturalist*. 57, 203-299.
60. Sevenster J.G. (1996), 'Aggregation and coexistence. I. Theory and analysis'. *Journal of Animal Ecology*. 65, 297-302.
61. Shaffer M.L. (1981), 'Minimum population sizes for species conservation'. *BioScience*. 31, 131-134.
62. Smith A.J.E. (1982), *Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall, London, New York.
63. Soulé M.E. (1987), 'Introduction'. In: *Viable populations for conservation* (ed. M. E. Soulé), pp. 1-10. Cambridge University Press, Cambridge.
64. Sugden A.M. (1981), 'Aspects of the ecology of vascular epiphytes in two Colombian cloud forests. II. Habitat preferences of Bromeliaceae in the Serrania de Macuira'. *Selbyana*. 5(3-4), 264-273.
65. Sugden A.M. and Robins R.J. (1979), 'Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forests. I. The distribution of the epiphytic flora'. *Biotropica*. 11(3), 173-188.
66. Ter Steege H. and Cornelissen J.H.C. (1989), 'Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana'. *Biotropica*. 21, 331-339.
67. Tixier P. (1966), *Flore et végétation orophiles de l'Ase tropicale*, Paris.
68. Van Oye P. (1924), 'Sur L'écologie des épiphytes de la surface des troncs d'arbres a Java'. *Revue Générale Botanique*. 36, 12-30, 68-83.
69. Veneklaas E.J., R.J. Zagt A.V.L., R. Van Ek, A.J. Broekhoven, and Genderen M.V. (1990), 'Hydrological properties of the epiphyte mass of a montane tropical rain forest, Colombia'. *Vegetatio*. 89, 183-192.
70. Verhoeven K.J.F. and Beckers G.J.L. (1999), 'Canopy farming: an innovative strategy for the sustainable use of rain forests'. *Selbyana*. 20(1), 191-193.
71. Vitousek P.M. and Sanford R.L.J. (1986), 'Nutrient cycling in moist tropical forests'. *Ann Rev Ecol Syst*. 17, 137-167.
72. Webster G. L. and Rhode R. M. (2001), *Plant diversity of an Andean cloud forest - checklist of the vascular flora of Maquipucuna, Ecuador*. University of California Press, Berkeley-Los Angeles-London.

73. Went F.W. (1940), 'Soziologie der Epiphyten eines tropischen Urwaldes'. *Ann Jard Bot Buitenz.* 50, 1-98.
74. Wolf J.H.D. (1993), 'Epiphyte communities of tropical montane rain forest in the northern Andes. I. Lower montane communities'. *Phytocoenologia.* 22, 1-52.
75. Wolf J.H.D. (1993), 'Epiphyte communities of tropical montane rain forests in the northern Andes. II. Upper montane communities'. *Phytocoenologia.* 22, 53-103.
76. Wolf J.H.D. (1994), 'Factors controlling the distribution of vascular and non-vascular epiphytes in the northern Andes'. *Vegetatio.* 112, 15-28.
77. Wolf J.H.D. (1995), 'Non vascular epiphyte diversity patterns in the canopy of an Upper Montane Rain Forest, Central Cordillera, Colombia'. *Selbyana.* 16(2), 185-195.
78. Wolf J.H.D. and Konings C.J.F. (2001), 'Toward the sustainable harvesting of epiphytic bromeliads: a pilot study from the highlands of Chiapas, Mexico'. *Biological Conservation.* 101, 23-31.
79. Wolf J.H.D. and Santiago-Vera T. (1998), 'Epiphytic vegetation in disturbed pine-oak forest at the highlands of Chiapas, Mexico'. In: *VII Congreso Latinoamericano de Botánica.* UNAM, Mexico City, Mexico.
80. WRI, IUCN, and UNEP (1992), *Global biodiversity strategy: guidelines for action to save, study, and use earth's biotic wealth sustainably and equitably.* World Resources Institute, The World Conservation Union and United Nations Environment Program, USA.
81. Yeaton R.I. and Gladstone D.E. (1982), 'The pattern of Colonization of epiphytes on Calabash Trees (*Crescentia alata* HBK.) in Guanacaste Province, Costa Rica'. *Biotropica.* 14, 137-140.
82. Young A., Boyle T., and Brown T. (1996), 'The population genetic consequences of habitat fragmentation in plants'. *TREE.* 11, 413-418.
83. Zimmerman J.K. and Olmsted I.C. (1992), 'Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (Tintal) in Mexico'. *Biotropica.* 24, 402-407.