

Conclusions

Introduction

The original proposal for this thesis was based on colonization experiments that had been underway since 1993 (A. Groot & J.H.D. Wolf pers. comm.). These experiments consisted of a series of wooden boards which were intended as substrate for the colonization of epiphytes. A few months into the project it became clear that these experiments would not yield any data within the time span of this thesis. In the upper montane forest only a few small lichens had colonized the boards. In the lowland forest they had been effectively recycled by termites. New colonization experiments were set up during this project, with different substrates and constructions, to no avail (VanDunné & Wolf 2001). As a consequence, in this thesis, only chapter 4 includes an experimental approach. All other chapters emphasize the distribution of epiphytes in relation to each other and to their surrounding environment.

Spatial patterns provide a link between theoretical ecology and field ecology. According to some theorists this is “the age of individual based, spatially explicit, computer based models” (Law *et al.* 2000). However, comparisons to field data are much fewer in number than studies with only a theoretical or computer based approach. So far no computer simulations and spatial models specific for epiphyte ecology have been published. However, a combination of theoretical models and field data is probably the most efficient way to understand the development of epiphytic plants in secondary forests. It went beyond my expertise and the scope of this thesis to do so here. In this thesis I have explored a number of approaches to describe the spatial distribution of epiphytes. In the absence measurements repeated in time this form of ‘snap shot ecology’ cannot identify the main processes underlying these patterns. Nevertheless I hope that my study will contribute to finding appropriate methods for pattern recognition in canopy biology.

Constraints for epiphyte settlement in secondary forests

In the terms of the model presented in Figure 1, the chance of successful establishment of propagules from the background propagule supply determines species richness in a stand. The chance of successful establishment from local propagule supply determines the abundance of a species in a stand. Quantifying these probabilities requires experiments that incorporate the various aspects of successful establishment. In the case of bromeliads, for example, these aspects range from the amount of seeds available, through their chance of adhering to a suitable substrate, to their chance of survival and reproduction. However, even if these

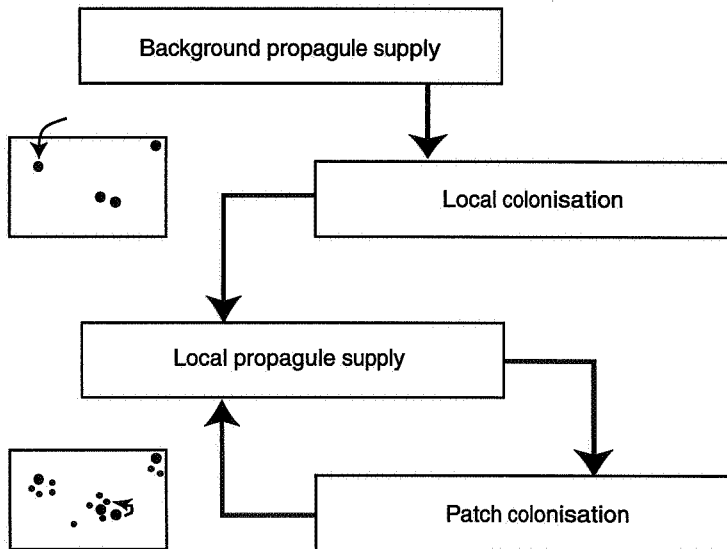


Figure 1. Conceptual model of epiphyte colonization on coffee trees. The background propagule supply is the regional pool of species from which propagules are available for the first colonization events in a new stand of trees. This leads to local colonization. As these first colonists reach sexual maturity or start to produce asexual propagules, the local propagule supply is formed. These latter propagules can then colonize available patches within the local area. The drawings on the side of the diagram show the different expected spatial distribution that results from the two different sources of propagules. In the upper part of the diagram, the distribution of individual stemming from the background propagule supply will not show spatial dependence. In the lower part of the diagram, individuals stemming from the local propagule supply are expected to have a spatially aggregated distribution.

intermediate steps could not be quantified, the patterns which were observed in the field were close to those we expected to find: bromeliads show an aggregated distribution around older individuals (Chapters 2 and 3). Such a pattern was not found for ant dispersed species on ant gardens (Chapter 4).

For non-vascular epiphytes however, even though an aggregated distribution was expected, we only found this for few species with a high reproductive effort (Chapters 5 and 6). Our results suggest that despite various modes of asexual reproduction, dispersal at short distances is not very successful. Factors influencing the establishment of non-vascular epiphytes are listed in the discussion of Chapter 6.

Establishment

The results of this thesis suggest that the establishment of wind-dispersed bromeliads is not constrained by the amount of available tree surface. Judging from their occurrence, establishment appears to be determined by the distance from the seed source and quality of the tree surface in terms of the surrounding forest structure (Chapter 3). Forest structure determines the amount of light and rain available to the bromeliads and has a significant effect on their distribution. There was no indication that the chemical composition of the bark had any influence on the distribution of bromeliads (unpublished data).

In secondary forests in lowland rain forests few epiphytes were observed without and association with ant nests. Ants effectively disperse epiphyte seeds and actively aid their establishment by placing seeds in their nests (Chapter 4).

Bryophytes and lichens are so abundant in montane forests that the failure of our experiments was unexpected. The low similarities between neighbouring conspecific hosts observed in Chapters 5 and 6 suggest that dispersal is limited both by the restricted availability of propagules, and the low chance of successful establishment of the propagules produced. This is supported by the general consensus that spore production is relatively rare for bryophytes (During 1992) and for epiphytic bryophytes in particular (Mishler 1989). Especially when the space between trees needs to be crossed, vegetative propagules are probably too heavy to bridge the gap. Dispersal by birds and other animals has been recorded (Van Zanten & Pócs 1981) but only in very few cases.

Development

The epiphytic vegetation in forests may take a long time to develop and chances are low that the same, or even a similar vegetation will reappear on the same site, especially on the scale of a single tree. Nadkarni (2000) concludes the same on the basis of a long-term experiment with stripped branches. In the first five years of the latter experiment there was no visible recolonization.

The forestry service of the U.S.A. has adopted a green tree retention programme whereby remnant trees are left standing in plots of production forests to act as propagule sources for the recovery of epiphytes (Peck & McCune 1997). Conservation measures such as these may not be sufficient to repopulate secondary tropical forests, especially where bryophytes are concerned. In the case of vascular epiphytes, the results of this thesis suggest that such an approach may be feasible, at least for bromeliads (Chapters 2 and 3) and epiphytes associated with ant gardens (Chapter 4). Few tropical forests are managed for sustainable production with native species and rates at which epiphytes and associated animal species are lost are almost certain to be correlated with the rates of deforestation.

Methodology

A good picture can be more convincing than any level of significance in a statistical test. With the current state of information technology, however, visualizing three-dimensional patterns involves substantial amounts of work (Chapter 2). For studies that generate a large amount of field data geographical information systems (GIS) offer many benefits for data management. Visualization aids are usually part of a GIS software package and can be useful for data exploration and presentation. Another useful characteristic is the ease with which spatial averaging can be performed. I used this in Chapter 3 to characterize the forest structure around epiphytes on the basis of window averages of canopy openness and branch length. This proved to be a relatively straightforward way to incorporate forest structure in the analysis of the bromeliad data.

Out of the methods employed in this thesis, two are especially recommendable. First, the combination of multivariate analyses and mapping techniques advocated by Legendre & Legendre (1998) has many possible applications. Software packages are available to apply these methods and the techniques are well documented. Second, randomization tests proved most flexible in assigning probabilities to hypotheses. Various types of randomization tests (Manly 1991, Good 1994) were used in this thesis, including permutational regressions (Chapter 3), tests of significance for Mantel correlations (Chapter 6) and custom-built tests (Chapter 4 and 5). Randomization tests were also used to test the significance of the Mantel correlograms in Chapter 6. Most of these can be performed with free software packages. To design randomization tests for specific hypotheses is more elaborate, but offers many possibilities for epiphyte studies.

All case studies in this thesis would have benefited from additional data. However, as mentioned in the Chapter 1, defining the extent and sampling grain of a study is difficult without some a priori knowledge about the distribution of the species under study. This information was not available at the start of the project, and only a handful of publications have appeared since. Hopefully, this thesis will offer some basis for further studies on this topic.

Recommendations

Much work remains to be done before we have a comprehensive understanding of the establishment and development of epiphytes in secondary tropical forests. More studies are needed on the dispersal biology, population dynamics and diversity patterns of epiphytes, both vascular and non-vascular. As recommended in Chapter 6, the quickest way to obtain results is to use spatially explicit sampling designs in epiphyte censuses. The “daunting complexity” I referred to in Chapter 1 will be more manageable once a consensus among canopy biologists is reached about the appropriate scales to study the various groups of epiphytic organisms. There are

methods available to relate the spatial patterns of these organisms to their surrounding environments. Nevertheless, many of these methods need further refinement and extrapolation to three-dimensions. Studies in a single point in time, however, even when carried out in chronosequences, cannot replace long term monitoring studies.

References

- During HJ. 1992. Ecological classifications of bryophytes and lichens. Pp. 1-31 in: Bates JW and Farmer AM, eds. *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Oxford University Press, Oxford.
- Good P. 1994. *Permutation tests, a practical guide to resampling methods for testing hypotheses*. Springer, New York.
- Law R, Dieckmann U, and Metz JAJ. 2000. Introduction. Pp. 1-6 in: Law R, Dieckmann U and Metz JAJ, eds. *The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Legendre P, and Legendre L. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Manly BFJ. 1991. *Randomization and monte carlo methods in biology*. Chapman and Hall, New York.
- Mishler BD. 1988. Reproductive ecology of bryophytes. Pp. 285-305 in: *Plant reproductive ecology - patterns and strategies*. Oxford University press, Oxford.
- Nadkarni NM. 2000. Colonization of stripped branch surfaces by epiphytes in a lower Montane Cloud Forest, Monteverde, Costa Rica. *Biotropica* 32: 358-363.
- Peck JE, and McCune B. 1997. Remnant trees and canopy lichen communities in western Oregon: A retrospective approach. *Ecological Applications* 7: 1181-1187.
- Van Zanten BO, and Pócs T. 1981. Distribution and dispersal of bryophytes. Pp. 479-562 in: Schultze-Motel W, ed. *Advances in Bryology*. Cramer, Vaduz.
- VanDunné HJF, and Wolf JHD. 2001. Experimental studies of non-vascular epiphyte colonization on artificial substrates in the tropics. *ICAN-newsletter* 7(2): 2-4.

Samenvatting**Vestiging en ontwikkeling van epifyten in secundaire neotropische bossen**

Kronendak onderzoek, is de studie van ecosysteem processen boven het grondoppervlak. Hoewel het een relatief jonge tak van de wetenschap is, ontwikkelt het kronendak onderzoek zich snel en belooft het ons begrip van bos-ecosystemen te verbeteren, met name in de tropen. Dit proefschrift gaat over planten die hun gehele levenscyclus in het kronendak doorbrengen. Deze planten worden epifyten genoemd en leven niet-parasitisch op bovengrondse plantweefsels (meestal een boom).

Epifyten zijn een belangrijke component van veel tropische bossen, zowel in termen van soortenversiteit als van ecosysteem functies. Desondanks is er relatief weinig onderzoek gedaan naar de vestiging en ontwikkeling van epifyten in secundaire - of regenererende - bossen. Dit proefschrift heeft als doel om deze ontwikkeling te bestuderen in zowel laaglandbossen als bergbossen in Colombia. Een neven doelstelling is om de ruimtelijke verspreiding van epifyten te bestuderen in relatie tot hun omgeving.

In het eerste hoofdstuk wordt een methode uiteengezet om geografische informatie systemen (GIS) te gebruiken voor de visualisatie en het beheer van veldgegevens. Als voorbeeld zijn gegevens gebruikt uit een secundair bos in de Centrale Cordillera van Colombia (op 3000 m hoogte). In dit bos zijn de ruimtelijke posities van vasculaire epifyten, bomen, boomkronen en ondergroei vastgelegd in een driedimensionaal coördinaten stelsel. Visuele inspectie van de driedimensionale data wordt vergemakkelijkt door het gecombineerde gebruik van GIS en dynamische driedimensionale computer modellen. Hieruit blijkt dat individuen meestal voorkomen binnen clusters van een enkele soort. Verder is er op de verticale as een relatie tussen kroonvolume en aantal epifyten.

Een GIS is ook gebruikt bij het bestuderen van de relatie tussen de ruimtelijke distributie van bomen, epifyten en geomorfologie op de distributie van epifytische bromelias. In een jong secundair bos in de Centrale Cordillera (op 3150 m hoogte) is een telling gedaan van alle bromelias in een proefvlak van 50 m x 50 m. In dit proefvlak zijn zes bromelia soorten gevonden, waarvan vijf een geclusterde ruimtelijke distributie vertonen. De distributie van bromelias is afhankelijk van de beschikbaarheid van substraat (hoeveelheid tak oppervlakte per oppervlakte eenheid), de nabijheid van soortgenoten en de geomorfologie van het terrein. De structuur van het bos rond een epifyt heeft invloed op de positie van de epifyt in de boom (hoogte gemeten als afstand tot het kronendak).

In een laagland bos in Colombia is de epifytische vegetatie op mierentuinen

bestudeerd. Mierentuinen zijn een bijzonder habitat voor epifyten. Dit onderzoek heeft drie componenten. De eerste component is een rekolonisatie experiment, waarmee de vestiging van mieren rond epifyten is geobserveerd. De tweede component is de beschrijving van de interne structuur van mierentuinen van verschillende grootte en de identificatie van de bewoners. Als derde is de ruimtelijke distributie van de epifyten op de mierentuinen beschreven en geanalyseerd met behulp van permutatie toetsen. Er zijn 153 nesten gevonden in twee 20 m x 20 m proefvlakken in jonge secundaire bossen nabij Araracuara en Monochoa (Caquetá). Het rekolonisatie experiment laat zien dat mieren aangetrokken worden door de individuele epifyten, maar niet tot de oorspronkelijke locatie van hun nest. Individuele planten worden binnen een paar dagen door mieren verdedigd en voorzien van nestmateriaal. Acht soorten epifyten en twee soorten mieren zijn op en in de mierentuinen aangetroffen. In de mierentuinen worden deze twee mierensoorten vaak in aparte ruimtes aangetroffen. Er is geen effect van de nabijheid van soortgenoten op de ruimtelijke verdeling van de planten op de mierentuinen. Daarnaast is er geen consistente volgorde van planten op mierentuinen van verschillende grootte. Mogelijk is er geen successie gradiënt van epifyten soorten op deze mierentuinen.

Naast vasculaire epifyten, zoals hierboven besproken, wordt in dit proefschrift ook aandacht besteed aan niet-vasculaire epifyten (mossen, levermossen en korstmossen). In hetzelfde gebied waar de mierentuinen zijn bestudeerd zijn mossen en levermossen op stammen van palmen gemonsterd, waarbij de palmen in kaart zijn gebracht. Er is gemonsterd op drie hoogtes (1 m, 3 m, 5 m) en van alle aanwezige soorten is het drooggewicht bepaald. De soorten samenstelling van de opnames komt meer overeen binnen palmen dan tussen palmen. Van de onafhankelijke soorten zijn er slechts drie (uit 42) die een ruimtelijke afhankelijkheid laten zien. Met de hoogte op de stam neemt het aantal soorten toe, als ook de verhouding tussen het gewicht van mossen en levermossen.

Een vergelijkbaar onderzoek is uitgevoerd in een koffie plantage. Een plantage biedt het voordeel, dat de hoeveelheid factoren die een invloed kunnen hebben op de verspreiding van niet-vasculaire epifyten, beperkter is dan in een natuurlijk bos. In deze koffie plantage, die op 1700 m hoogte ligt, is een inventaris gemaakt van niet-vasculaire epifyten in een vier jaar en acht jaar oud koffieveld. Het blijkt dat veld leeftijd bepalend is voor de soorten rijkdom en samenstelling op de stammen van koffie boompjes. Met een toename in leeftijd is er ook een opvallende toename van het aantal soorten korstmossen. Boompjes die dicht bij elkaar in de buurt staan hebben een vergelijkbare hoeveelheid soorten, maar een verschillende soorten samenstelling op hun stammen. Er is echter geen consistent verschil in deze patronen tussen de twee veld leeftijden. Verder wordt een preliminaire vergelijking gemaakt tussen de epifytische flora in deze koffie plantage, en een natuurlijk bos in

de omgeving, dat op vergelijkbare hoogte staat. De koffie plantage is relatief soorten-arm (45 morfo-soorten). Van de genera die in de plantage zijn gevonden is. komt 64% overeen met het natuurlijke bos. De verhouding tussen de verschillende groepen niet-vasculaire epifyten in het oude koffie veld en het bos is vergelijkbaar.

De resultaten in dit proefschrift leiden tot de volgende algemene conclusies. Voor wind-verspreide vasculaire epifyten is de afstand tot de zadenbron en de kwaliteit van het takoppervlak - in termen van de structuur van het omliggende bos - van belang voor hun vestiging. Mieren zijn actieve verspreiders van epifyten in laagland bossen. Hierdoor zijn mierentuinen op een grote schaal geclusterd, maar op kleinere schaal is er geen ruimtelijk patroon te herkennen van de epifyten op mierentuinen. De kans dat een niet-vasculaire epifyt zich dicht bij de moederplant vestigt, lijkt klein op basis van de beschreven ruimtelijke patronen. Het is waarschijnlijk dat er een lange tijd nodig is voor de ontwikkeling van epifytische vegetaties, en het is onwaarschijnlijk dat dezelfde vegetatie terug zal komen op dezelfde plek, met name als er op een kleine schaal gekeken wordt.

