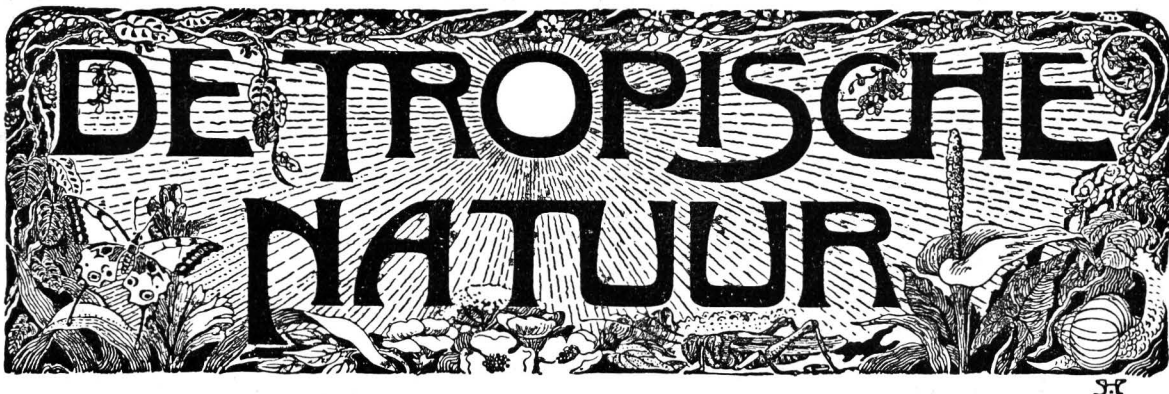




Redactie: Dr K. W. DAMMERMAN, Prof. Dr H. C. DELSMAN, Dr D. F. VAN SLOOTEN.
Vaste Medewerkers: Prof. Dr W. M. DOCTERS VAN LEEUWEN, Edw. JACOBSON,
 Dr S. C. J. JOCHEMS, Dr S. LEEFMANS, J. C. VAN DER MEER MOHR Jr.,
 :- Mej. Dr A. G. VORSTMAN. -:

Adres der Redactie: Van Imhoffweg 10, Buitenzorg

§ § ABONNEMENTSPRIJS VOOR NIET-LEDEN DER N. I. N. H. V. f 8.50 § §

OVER DE BIOLOGIE VAN EPIPHYTEN

Epiphyten en lianen worden wel eens samengevat onder den naam „ruimte-parasieten”. Daarmee wil men allermintst zeggen, dat ze te vergelijken zijn met Loranthaceën en andere parasieten, die water of voedingsstoffen aan de planten, waarop ze leven, onttrekken. Ze parasiteeren alleen op de ruimte, licht en lucht, welke boomen zich veroverd hebben, dikwijls ten koste der verdere vegetatie. Want in een tropisch oerbosch is meestal geen plekje onbezet, als het maar even genoeg licht ontvangt. In het echte regenwoud nu vinden we een zeer groot aantal kruiden en zelfs struiken, die de stammen en takken der boomen als groeiplaats verkiezen, en daar licht en lucht in overvloed vinden. Een dergelijke standplaats als epifyt brengt voor een plant echter ook moeilijkheden van bijzonderen aard met zich mee, zooals inrichtingen om zich vast te hechten, om water en voedingsstoffen op te nemen, enz. Nu zijn epiphyten dan ook meestal zoo goed — en tegelijkertijd eenzijdig — aangepast¹⁾, dat ze niet meer op den beganen grond kunnen leven; we vinden ze er tenminste zelden of nooit.

¹⁾ Wanneer ik hier voortdurend van het woord aanpassing gebruik maak, wil daarmee alleen uitgedrukt worden de geschiktheid, welke een plant met deze aanpassing bezit om op een bepaalde plaats of wijze te leven, welke geschiktheid andere, eventueel nauw verwante soorten, missen. Ik gebruik het woord dus zuiver in statischen zin; de dynamische kant, het zich aanpassen, laat ik geheel buiten beschouwing. Aanpassingen zijn dus zulke eigenschappen of inrichtingen, welke groei en leven onder de gegeven bijzondere omstandigheden mogelijk maken.

Om een denkbeeld te geven van het aantal planten, dat epiphytisch leeft, mag het regenwoud boven Tjibodas als voorbeeld dienen. Van de 600 Phanerogamen behooren daar ongeveer 130 tot de epiphyten en 60 tot de lianen, dus $\frac{1}{3}$ der daar voorkomende planten zijn ruimteparasieten, $\frac{1}{3}$ zijn heesters en boomen, en de rest zijn kleine struiken en kruiden. Telde men er echter ook de lagere planten bij, dan zou de verhouding heel anders worden, daar zeer veel varens, en de meeste mossen, levermosses en korstmossen er epiphytisch of epiphyll (d.i. op bladen) leven. In droge streken wordt de verhouding anders; daar zijn de

levensomstandigheden voor epiphyten veel ongunstiger en alleen de allerbest aangepaste vormen kunnen er standhouden.

Het is niet goed mogelijk, een in-deeling der epiphyten in groepen te geven, omdat er geen scherpe grenzen tusschen bestaan, en men zou er zeer gemakkelijk toe komen, even veel groepen op te stellen als er soorten zijn. Het is beter de typische inrichtingen of aanpassingen, welke we speciaal bij epiphyten aantreffen, systematisch te rangschikken en aldus te behandelen. Een en ander over epiphyten is al te vinden in de jaargangen 1 (blz. 113) en 15 (blz. 2) van dit tijdschrift.

1. De bevestiging aan hun steunpunt. Terwijl bij lianen de bevestiging aan de steunplanten op de meest verschillende en merkwaardige manieren kan plaats hebben door hechtwortels, ranken, haken, bladstelen enz., hechten epiphyten zich vrijwel uitsluitend met hun wortels vast. Dit is zeer begrijpelijk, aangezien ranken en dergelijke hechtorganen zich pas later in de ontwikkeling van de plant vormen, en epiphyten zich reeds

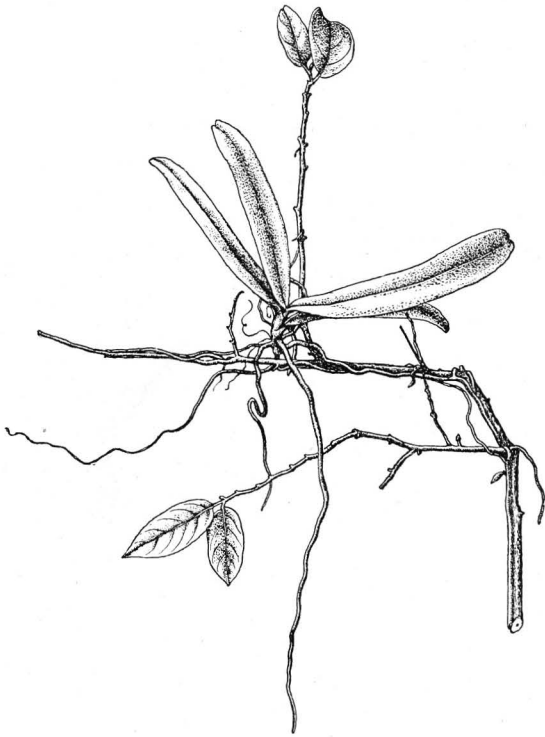


Fig. 1. *Thrixspermum arachnites*, met zeer lange voedingswortels.

vanaf het eerste moment van kieming vast moeten klemmen. Om zich nu met wortels vast te kunnen hechten, moeten deze anders reageeren dan wortels van gewone planten. Bij in den grond wortelende planten zijn de meeste wortels sterk geotropisch gevoelig, en groeien loodrecht naar beneden, of onder een bepaalden hoek ten opzichte van de vertikaal. Bij epiphyten nu komt meestal geen spoor van eenige geotropische gevoeligheid tot uiting. Ze groeien in alle richtingen langs hun steunpunt, onverschillig of het naar boven of naar beneden is. Bekijken we de beworteling van zoo een epiphyt goed, dan valt op, dat enkele wortels den tak op de kortste wijze omvatten en stevig omstrengeld houden (door de verkorting, welke wortels ondergaan na volgroeid te zijn, worden ze gespannen), terwijl andere juist in de lengterichting van den tak een eind verlopen. De mooiste voorbeelden van deze twee soorten van wortels vinden we bij verschillende Araceëen, welke een

overgang vormen tusschen epiphyten en lianen. De hechtwortels daarvan groeien dwars om den stam, waartegen ze zitten, heen, terwijl de voedingswortels langs den stam naar beneden groeien, en tendeele in den bodem wortelen. Bij echte epiphyten vinden we geen wortels, welke den bodem bereiken, maar als we eens een *Thrixspermum* bekijken (fig. 1), dan zien we toch ook lange voedingswortels langs, en hechtwortels om den tak loopen.

Het tegen den stam aangedrukt groeien van epiphytenwortels spruit voort uit hun z.g. thigmotropische gevoeligheid. De aanraking van den stam is de prikkel, om zich er naar toe te krommen; ze blijven dus steeds er tegen aan gedrukt. Er is echter nog een andere reden, waardoor ze steeds naar het steunpunt toegroeien. Dat is de negatieve phototropie, zooals die b.v. bij *Dendrobium crumenatum*, het Duifje, tot uiting komt, en waardoor de wortels steeds naar de donkerste plaats toegroeien. Ontwikkelen zich nu wortels aan vrij in de lucht uitstekende deelen, dan zullen deze (voor zoover ze niet thigmotropisch langs de eigen stengels groeien) direct loodrecht naar den stam toegroeien, dus van het licht af, en zodoende is vasthechting goed gewaarborgd. Het resultaat is echter ook wel eens falikant verkeerd, zooals uit bijgaande foto (fig. 2) blijkt. Half hangende tusschen de takken van een klein struikje groeit daar een Duifje. De takken van het struikje zijn dun en geven weinig schaduw; rechts staat echter een boom met zeer zware schaduw eronder. De wortels groeien nu eenvoudig naar die schaduw toe, en bereiken vermoedelijk geen steunpunt.



Fig. 2. *Dendrobium crumenatum* met negatief phototropische wortels, welke naar een zware slagschaduw rechts toegroeien.

Aan vele wortels van epiphyten is ook zeer mooi te zien, hoe ze plastisch zich naar alle oneffenheden van den bast en kurk van den steuntak voegen, en zodoende er zeer stevig aan bevestigd zijn. Deze eigenschap van het plastisch zich voegen naar oneffenheden vinden we echter ook bij wortels van gewone planten.

2. De opname van voedingsstoffen is wel een van de grootste moeilijkheden voor epiphyten. Hier vinden we dan ook de grootste variatie in inrichtingen, die erop gericht zijn of om humus te verzamelen of om de beschikbare voedingsstoffen zooveel mogelijk te benutten.

De epiphyten, welke alleen in humusophooping op hun draagplant kunnen leven, staan nog op den laagsten trap van aanpassing. Enkele mierenepiphyten behooren b.v. tot deze groep. Hun zaden worden verspreid door mieren, en kiemen alleen op humusrijke plekken, in casu dus mierennesten (b.v. *Aeschinanthus*, vgl. De Trop. Nat. jaarg. 18, blz. 57). Verschillende epiphytische varens leven ook alleen daar, waar ze humus in overvloed vinden, zooals *Davallia divaricata* en *Nephrolepis biserrata*, in de bladscheeden van palmenbladen (zie ook fig. 6). We kunnen haast geen Arènpalm vinden, waar niet een aantal dezer humusepiphyten opzitten.

Alweer beter aangepast zijn die vormen, welke een dicht netwerk van wortels vormen om den tak, waar zij op zitten. Zoo doet o.a. een van de meest algemeene epiphyten op Java, die alleen in de allerdroogste streken ontbreekt, nl. *Drymoglossum heterophyllum*. Deze omvat met zijn rhizomen en rhizoiden de takken met een dusdanig netwerk, dat ze (volgens zeggen) wel erdoor afsterven. De zich vormende humus wordt echter samengehouden, en de varen kan zeer lang op den dooden tak blijven leven, zelfs wanneer deze afbrokkelt; het geheel blijft echter aan de rhizomen van het varentje hangen.

Er zijn echter ook epiphyten, welke schijnbaar in het geheel geen humus behoeven om te groeien. Tot deze groep behooren bijna uitsluitend Orchideeën, benevens eenige *Dischidia*'s. Het is nog een open vraag, hoe deze aan hun voedingszouten komen. Men ziet ze op de kaalste takken zitten, en ze schijnen zich daar nog heel senang te voelen. Vermoedelijk zullen ze wel de met het regenwater van de takken spoelende zouten opnemen. Zulk afdruiwend water bevat bijna altijd zouten, zij het in zeer geringe hoeveelheid. Het is wel heel verleidelijk, een samenhang tusschen het velamen van de orchideeënwortels van deze groep en hun bijzondere wijze van voedselopname te zoeken. Immers het eerst afdruiwende regenwater zal van den stam en takken relatief de grootste hoeveelheid opgeloste stoffen meenemen. En juist dit eerste druipwater wordt door de met lucht gevulde velamencellen met veel grooter snelheid opgezogen, dan door actieve waterresorptie door levende wortelcellen mogelijk ware. Toch is de hoeveelheid voedsel, die ze zoo op kunnen nemen, zeer gering, en de epiphyten van dit type zijn dan ook meestal niet groot, en groeien zeer langzaam. Ook neemt men dikwijls waar, dat deze soorten op dié plaatsen van stam en takken groeien, waar het regenwater langs afstroomt, of in elk geval daar de meeste wortels vormen.

De manier waarop de epiphyten, welke nu nog overblijven om te bespreken, aan hun voedsel komen is heel anders. Inplaats van zich op genade of ongenade over te geven aan het humusaanbod van hun draagplant, verzamelen ze zelf het noodige, en wel op de meest verschillende manieren. De nestvaren (*Asplenium nidus*) en Bromeliaceeën ontwikkelen een trechtersvormige bladroset, waarin afgevallen bladeren en verdere rommel opgevangen worden. Met wortels, die in deze humusmassa groeien, of wel met speciale organen op de blaren worden de voedingszouten eruit opgenomen. Hoe aanzienlijk deze humusmassa's kunnen zijn, blijkt wel uit het feit, dat de grootste bekende aardworm in de bladrosetten van *Asplenium* (b.v. in Tjibodas) kan leven! Ook verschillende grootere orchideeën vangen humus tusschen hun bladvoeten op.

Weer andere varens ontwikkelen twee soorten van bladeren, welke wel tot de interessantste morphologische aanpassingen behooren. Ze bezitten nl. naast hun normale blaren, waarmee ze assimileeren, ook speciale rosetblaren van een zeer afwijkenden vorm, welke spoedig indrogen, en een keurigen bak voor het opvangen van humus vormen (*Drynaria quercifolia*, *Platyserium*). Soms ook blijft het onderste gedeelte van de afstervende blaren zeer lang in bruinen toestand aan den wortelstok zitten, en wordt er aldus een humusbak gevormd (*Pleopeltis heraclea*).

Verschiedende orchideeën uit de geslachten *Grammatophyllum*, *Cymbidium* en *Acriopsis* hebben het probleem op een andere wijze opgelost. Behalve de gewone wortels, waarmee ze zich aan het substraat vasthechten, ontwikkelen ze in groote

hoeveelheden positief phototropische wortels, welke daardoor van den stam afgekeerd schuin naar boven groeien. Na een lengte van ongeveer 10 cm te hebben bereikt (bij *Grammatophyllum* meer), verdrogen deze worteltjes. Omdat ze sterk verhout zijn, blijven ze stijf uitstaan, en werken daardoor eenigszins als een hooivork (fig. 3). Afvallende bladeren bijven ertusschen hangen, of worden eraan opgespietst, zoodat ook weer groote quantiteiten humus verzameld worden. Het is opmerkelijk, dat juist *Grammatophyllum* en *Cymbidium* tot de grootste hier voorkomende epiphytische orchideeën behooren, zoodat de doeltreffendheid van de juist beschreven inrichting wel zeer sterk in het oog springt.

De meest geraffineerde aanpassing vertoonen wel *Myrmecodia* en *Hydnophytum*, welke Rubiaceeën in onzen Archipel hun verspreidingsgebied hebben, benevens *Dischidia Rafflesiana*. Zij ontwikkelen holtes, waarin hier in de tropen natuurlijk direct mieren komen huizen. Deze slepen voor voedsel en nestbouw allerlei rommel aan, welke tenslotte tot humus vergaat, en ze mesten de planten zelfs direct met hun uitwerpselen. *Myrmecodia* en *Hydnophytum* hebben deze holtes in een groote knol aan de basis van de stengels zitten, *Dischidia* bezit naast zijn gewone bladeren ook uiterst merkwaardige bladurnen, met een nauwe opening aan den voet. Is die opening naar boven gekeerd, dan kan er regenwater in verzameld worden, en vindt men er meestal minder mieren in. In het omgekeerde geval, met de opening op zij of naar beneden, zijn er dikwijls insecten in te vinden, en ook wel eenige humus, waaruit de voedingsbestanddeelen met den wortel, welke er altijd in aan te treffen is, opgenomen kunnen worden. Hoeveel humus op een dergelijke wijze beschikbaar komt, blijkt wel het sterkst bij *Myrmecodia*, waarvan de knollen flinke afmetingen aannemen, hoewel ze soms slechts met enkele vrij dunne wortels aan de takken der boomen hangen.

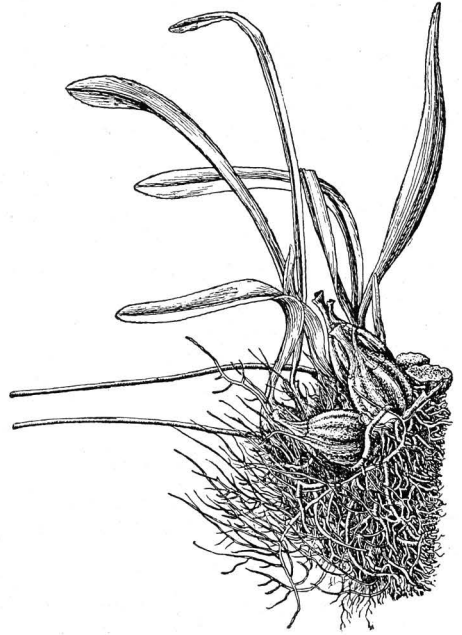


Fig. 3. *Acriopsis javanica* met positief phototropische wortels.

3. Vervolgens moeten we de waterhuishouding bespreken. Deze is ook al bijzonder, want de waterverzorging is bij de meeste vormen zeer onregelmatig. Alleen tijdens en kort na regenbuien zijn ze in staat vloeibaar water op te nemen, en de rest van den tijd moeten ze het maar met hun watervoorraad weten te stellen. De lagere planten, zooals mossen en korstmossen, maar ook Hymenophyllaceeën zijn van een heel eenvoudig type: zij kunnen nl. uitdrogen zonder daar veel schade van te lijden. Na een enkele regenbui kunnen ze er dan weer zoo frisch uitzien als ooit tevoren. Voor de meeste andere planten beteekent uitdroging echter de dood, zoodat het voor hen een kwestie van erop of eronder is, hoeveel vocht ze kunnen vasthouden. De meeste zijn dan ook typische *xerophyten*, d.w.z. planten met inrichtingen om zware droogte te doorstaan, al komen ze tendeele ook in vochtige klimaten voor. Tot deze xerophytische inrichtingen behoort in de eerste

plaats beschutting tegen te sterke verdamping. Dit bereiken ze, door een zeer dikke cuticula, welke slecht water doorlaat, en door kleine huidmondjes, welke bij maximale opening slechts een zeer nauwe spleet hebben. Er verder bezitten de meeste epiphyten flinke waterreservoirs in den vorm van stengelknollen bij orchideeën, en waterweefsels in de bladen bij b.v. *Dischidia* en verschillende varens. Zoo een waterweefsel bestaat uit groote cellen met een dunnen wand, welke harmonicavormig samenklapt bij waterverlies. Deze cellen kunnen in een minimum van tijd enorme waterhoeveelheden opzuigen. Een typisch voorbeeld hiervan vormt *Cyclophorus acrostichoides*, een varen, welke in de drogere streken van Java voorkomt. De bladeren van deze soort zijn dik en vleezig, doch kunnen na zeer lange droogte papierdun worden. Infiltrteert men zulke blaren daarna met water, dan nemen ze binnen een uur $3\times$ hun oorspronkelijk gewicht aan water op.

De humusepiphyten vertoonen over het algemeen geen xeromorphe structuur. Zij komen alleen in de natte deelen van Java voor, tenzij ze door hun bladeren af te werpen aan het begin van den drogen tijd bestand zijn tegen lange droogteperiodes. Zoo doet b.v. *Drynaria quercifolia*, waarvan de dikke wortelstok groote hoeveelheden reservewater bevat. Deze komt dan ook nog in Oost-Java voor; de kortere periodes zonder regenval teert hij, behalve op zijn eigen reservewater, ook op het water, dat in de humusmassa's die hij verzamelt opgehoopt zit. Zoo weet ook *Asplenium nidus* den Oost-moesson in West-Java door te komen: de verzamelde humusmassa werkt hier als waterreservoir.

Tenslotte kunnen vele epiphyten op nog een geheel andere wijze aan water komen. Deze bezitten nl. het vermogen, waterdamp uit de lucht te condenseeren gedurende den namiddag en nacht. In drogere streken zal dit wel alleen 's nachts gebeuren, daar dan de luchtvochtigheid pas hoog genoeg wordt. Dit condenseeren van waterdamp moet men zich aldus voorstellen. In de cellen, waaruit de plant is opgebouwd, bevindt zich een oplossing van suikers en zouten in de vacuole. Zoo een oplossing is in staat, uit een omgeving met een vochtgehalte, dat zeer dicht de verzadiging nadert, waterdamp aan te trekken, net als droge suiker en gewoon zout dit in een vochtige omgeving doen, en dan vervloeien. Naast deze osmotische zuigkracht van het celvocht bestaan er nog andere krachten — die echter nog te weinig bekend zijn om hier besproken te kunnen worden — welke een aantrekking van waterdamp uit de lucht bewerkstelligen. Zodoende zien we, dat het gewicht van een epiphyt gedurende de latere morgenuren vooral sterk vermindert tengevolge van verdamping. De sterkte van deze verdamping houdt ongeveer gelijken tred met de droogte van de lucht. Zoodra nu 's middags, vooral in het oerbosch, de luchtvochtigheid weer stijgt en een bepaald gehalte heeft overschreden, zien we weer een gewichtstoename der epiphyten, en deze zet zich voort tot den volgenden ochtend de luchtvochtigheid weer daalt. Dat hierdoor belangrijke waterhoeveelheden opgenomen kunnen worden, blijkt wel uit de volgende proeven met epiphyten in het oerbosch van Tjibodas. Gewogen werden los aan een koperdraadje opgehangen planten, en wel iederen dag om 6, 12 en 18 uur. Sommige planten, zooals *Oberonia* en *Bulbophyllum*, verloren den geheelen dag aan gewicht, terwijl dit 's nachts stationair bleef. Zij verliezen dus voortdurend water, hetwelk, zoolang de voorraad strekt, weer aangevuld wordt uit de waterreservoirs. De schijnknollen verschrompelen aldus langzaam maar zeker. Andere orchideeën

echter zooals *Schoenorchis* en *Saccolabium*, welke niet over schijnknollen beschikken en ook geen typisch waterweefsel hebben, bleken alleen tot 12 uur 's morgens te verdampen, en namen gedurende middag en nacht weer aanzienlijk in gewicht toe; ze herkregen zoodoende 50 — 80 % van hun 's morgens verdampte water. Daar komt nog bij, dat de verdamping van deze laatste soorten überhaupt gering is, zoodat ze het zeer lang zonder een druppel water kunnen stellen. Hóé lang is nog niet uitgemaakt, maar *Schoenorchis* houdt het in elk geval langer dan een jaar aldus uit. Dat bleek uit kweekproeven onder een glazen afdakje in het oerbosch, waar de planten dus geen druppel vloeibaar water tot hun beschikking hadden, en rustig door bleven leven en nieuwe bladen en wortels vormden. Tenslotte moeten ze natuurlijk te gronde gaan, aangezien ze aan een dun koperdraadje hangen en dus geen voedingsstoffen meer op kunnen nemen.

4. De verspreiding van epiphyten door vruchten, zaden of sporen mag ook wel apart besproken worden. Daarmee staat of valt de epiphytische levenswijze, want indien hun zaden niet op een stam of tak terecht kunnen komen, is hun bestaan onmogelijk. Voor de verspreiding komen eigenlijk maar twee methoden in aanmerking: in de eerste plaats zeer veel zaden voortbrengen, indien de verspreiding aan het toeval overgelaten moet worden (dus door den wind), en in de tweede plaats de zaden ter plaatse laten deponeren door dieren. Dit laatste komt hier minder voor, hoofdzakelijk bij de mierenepiphyten (olie als aanlokmiddel), *Medinilla* en *Vaccinium* (besvruchten) en *Ficus*. De families met windverspreiding leveren echter de epiphyten bij uitnemendheid, nl. de varens, Orchideeën en Asclepiadeeën. De zaden hiervan zijn uiterst licht en klein, of soms ook met zweefharen voorzien, en kunnen makkelijk in spleten en kleine openingen van den bast blijven zitten, waartoe dikwijls hun vorm (spoelvormig) ook meewerkt.

Niet alleen moet de bast een geschikte landingsplaats voor epiphytenzaden bieden, willen ze op een bepaalden boom kunnen groeien, de bast mag ook niet te dikwijls kurkschubben afwerpen. We zien dan ook meestal, dat boomen met een gladden stam, of met schubbenkurk, weinig of in het geheel geen epiphyten dragen. Dit zegt echter nog niet, dat omgekeerd boomen met een ruwe schors, die niet afgestooten wordt, hen een geschikte groeiplaats bieden. Dikwijls gaat dit samen, even dikwijls niet. Hoe dit komt, kan nog niet verklaard worden. Misschien druipst van bepaalde boomen meer water langs den stam, en bevat dit water meer voedingsstoffen; vermoedelijk zijn hier echter nog heel andere factoren in het spel, welke wij niet kennen.

Hoever epiphytenzaden door den wind verspreid kunnen worden, wordt bijzonder mooi gedemonstreerd op Krakatau. Hoewel het eigenlijke bosch zich daar pas in de laatste 20 jaren weer is gaan ontwikkelen, komen er toch reeds eenige tientallen epiphyten voor (op een *Medinilla* na, windverspreiders), welke in sporen- of zaadvorm overgewaaid moeten zijn, daar een overbrenging via het water (op doode boomstammen e.d.) uitgesloten is, en een overleven van de catastrofe van 1883 voor epiphyten in elk geval absoluut onaannemelijk is.

In het voorgaande is pas een gedeelte van al het interessants, wat epiphyten vertoonen, aangestipt geworden, en zeer veel moest onbesproken blijven, zoo b.v. de heele kwestie der hemi-epiphyten, welke alleen in hun jeugd zuivere epiphyten zijn, en later wortels tot in den grond zenden. We zullen thans liever nog eenige meer algemeene vraagstukken op de detailbespreking laten aansluiten.

Laten we beginnen met de vraag op te werpen, waarom epiphyten vrijwel uitsluitend in tropische streken voorkomen. Het is SCHIMPER geweest, die naast een oplossing van zoovele andere epiphytenvraagstukken, deze vraag het eerst op een plausibele wijze heeft beantwoord. Bij een bespreking van alle kenmerken, waardoor epiphyten zich van andere planten onderscheiden, hebben we gezien, dat de minst aangepaste vormen in zeer veel opzichten nog op normale planten gelijken, en dat deze vormen alleen op bepaalde plaatsen en onder zeer gunstige omstandigheden kunnen leven. Onder dergelijke omstandigheden vinden we zelfs wel gewone planten epiphytisch leven, zoo b.v. Lijsterbes, Bitterzoet en Eikvaren, in knotwilgen in Holland. Voorwaarden voor een dergelijken groei zijn natuurlijk, dat de zaden door

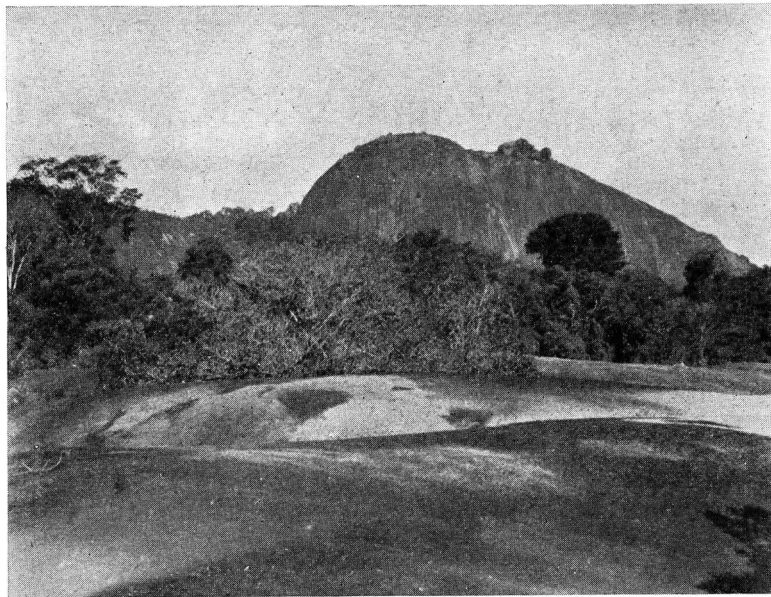


Fig. 4. De Voltzberg in Suriname gezien vanaf de bijna onbegroeide granietplaat aan zijn voet.

dieren of wind op humusrijke plekken gebracht worden, en dat het klimaat vochtig is. Behalve op knotwilgen treffen we echter vrijwel nooit epiphytisch levende planten aan in Holland. We zien daar echter overigens ook tevergeefs uit naar grootere humusophoopingen boven den beganen grond. In den ontwikkelingsgang der planten op aarde hebben knotwilgen echter pas zeer kort kunnen meewerken, zoodat we gerust kunnen zeggen dat de omstandigheden, welke een ontstaan van epiphyten in de hand zouden kunnen werken, in Holland en de meeste andere landen met

een gematigd klimaat ongunstig waren. Indien er planten geweest waren, welke reeds alle aanpassingen vertoonden aan een extreem epiphytische levenswijze, zouden we thans wellicht ook in de gematigde luchtstreken een epiphytenvegetatie aantreffen. Er bestaat nog een zeer belangrijke factor, dien we bij deze beschouwingen niet over het hoofd mogen zien. Dat is de vorst. Epiphyten zijn nu eenmaal planten, welke noodzakelijk een langzamen groei vertoonen, en zelfs in de tropen er jaren over doen om te volgroeien en te bloeien. Een enkele zomer is dus veel te kort voor hun ontwikkeling. En een overwintering op een kalen boomstam, blootgesteld aan de ergste kou, is voor kruidachtige planten als uitgesloten te beschouwen. Dit bezwaar vervalt natuurlijk tusschen de keerkringen. En tegelijkertijd vinden we daar overal, in de vochtiger streken tenminste, vele plaatsen welke uiterst gunstig zijn voor een begin van een epiphytische levenswijze; laten we alleen al eens denken aan de moskussens op boomen en de bladscheeden van palmen. Tevens is de vormenrijkdom er zooveel grooter (ook al omdat de klimatische extremen er zooveel verder uit elkaar liggen),

dat er in het uitgangsmateriaal veel meer mogelijkheden opgesloten liggen. In werkelijkheid zien we dan ook, dat in alle tropische regenwouden een enorme hoeveelheid epiphyten voorkomt (vgl. de cijfers, welke ik boven voor Tjibodas noemde), van weinig (op stammen en takken dicht bij den grond, waar de vochtigheid het grootst is) tot zeer sterk aangepast toe (in de boomkruinen, met grootere wisselingen in de vochtigheid). Alle families, welke daar door bouw en verspreiding voor in aanmerking komen, tellen daar epiphyten onder hun leden. Dergelijke oerwouden moeten we dan ook als de bakermat der epiphyten beschouwen. De best aangepaste vormen konden ook buiten het oerwoud leven, op minder gunstige standplaatsen. *Dendrobium crumenatum* is een mooi voorbeeld van een epiphyt, welke zoowel in de natte deelen van West-Java als in Oost-Java voorkomt. Deze soort kunnen we ons voorstellen in de vochtige streken te zijn ontstaan. Doordat hij zeer goed aangepast was tegen lange droogteperiodes is hij ook over Oost-Java verspreid. Op deze manier is te verklaren, waarom het aantal epiphyten daar zoo klein is: van alle soorten welke in vochtiger klimaten hun oorsprong vonden, zijn er maar enkele in staat ook flinke droogte te doorstaan.

Als volgende vraag zouden we kunnen stellen, of er geen omstandigheden zijn, waaronder epiphyten op den grond kunnen leven. Inderdaad bestaan die, niet alleen voor de minder gespecialiseerde. Zij geven zelfs een volkomen bevestiging van wat wij hier boven omtrent de levensvoorwaarden der epiphyten gezien hebben. Als het meest instructieve voorbeeld, wat ik ken, wil ik hier bespreken de Voltzberg, met eenige eromheen gelegen rotsplaten, in het binnenland van Suriname. Te midden van een onmetelijke boschwildernis, volkomen onbewoond en alleen onderbroken door het stroombed van de Coppename, liggen deze granietkoepels bijna onbegroeid, aan hun rand weer geheel omzoomd met het zwaarst denkbare oerbosch. In deze granietmassa's zijn slechts enkele oppervlakkige spleten aanwezig, en humus spoelt direct van het glooiende oppervlak af, zoodat het voor boomen en de verdere boschvegetatie onmogelijk is om daar te groeien (fig. 4 en 5). Licht is er echter in overvloed, en daarvan hebben nu een aantal epiphyten gebruik gemaakt, door in spleten te kiemen, en over de gladden rotsgrond voort te kruipen. We zien daar *Vanilla*, Bromeliaceeën en verschillende soorten *Cereus*, welke we verder alleen epiphytisch in het bosch aantreffen. Daarnaast vinden we ook ettelijke lianen, welke in hun jeugd ook epiphytisch leven, zooals *Clusia* en *Souroubea*, hier als struiken groeien. Evenals in de boomen, kunnen ze hier ook zeer slecht aan water komen en moeten het stellen met wat ze van regenbuien vast weten te houden. Met de humus is het al net zoo gesteld, en hun eigenschap zich goed vast te kunnen klemmen met hun wortels komt hun hier zeer

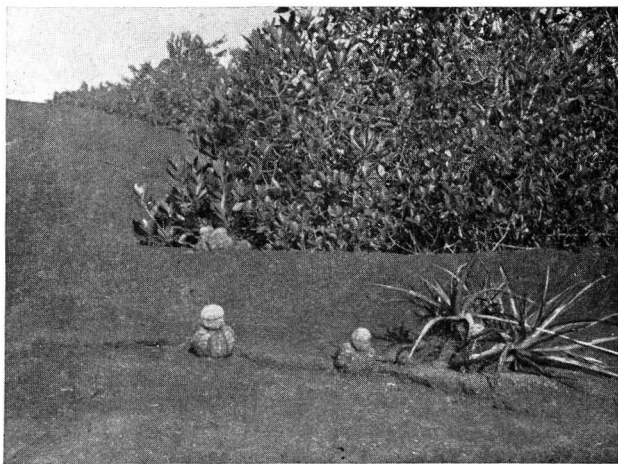


Fig. 5. *Melocactus* en een Bromeliacee, wortelend in een spleet op den Voltzberg. Op den achtergrond *Clusia*.

te stade. Natuurlijk kunnen niet alle epiphyten uit het bosch het op dien rotsgrond uithouden, al was het alleen maar, omdat de temperatuur van het steenoppervlak overdag in de brandende zon zeer hoog wordt, zoodat de koelies er bijna hun voetzolen branden en zooveel mogelijk over de beschaduwde plekken loopen. Als bijzonderheid kan ik nog vermelden, dat naast de planten, welke vanuit het bosch bezit hebben genomen van de gunstigste plekken van de rotsplaat, er toch ook enkele soorten zijn, zooals *Melocactus* (fig. 5) en *Pitcairnia*, welke nooit in het bosch voorkomen, en dus over afstanden van eenige honderden kilometers als zaad vervoerd moeten zijn, om daar te groeien. Op Java zijn het vooral de steile rotswanden, waar we een dergelijke vegetatie aantreffen, en waar we b.v. nestvarens direct op den rots zien groeien.



Fig. 6. *Asplenium nidus*; in zijn humusmassa groeien *Vittaria* en *Davallia divaricata*.

In dit verband moeten ook de kraterplanten besproken worden. Deze worden hier op Java ook gevonden op plaatsen, waar weinig humus is, en waar ze gedurende droogteperiodes slecht aan water kunnen komen. Hiermee in verband staat het feit, dat vele kraterplanten in het omringende bosch als epiphyt leven: ze hebben daar met dezelfde moeilijkheden te kampen als op de geëxponeerde kraterstandplaats. Het is echter de vraag, of we de zaak niet dienen om te keeren, en moeten zeggen: oorspronkelijk zijn het epiphyten, welke echter de open plekken, waar de overige boschplanten niet meer konden leven, hebben ingenomen. Voor deze rede-neering valt zeker wel het een en ander te zeggen, vooral waar we ze tendeele ook aantreffen op open plekken in het bosch, waar om geheel andere redenen geen boomen groeien, zooals in het moerasje bij Tjibeureum boven Tjibodas. Daar maakt de veel te groote bodemvochtigheid boomgroei onmogelijk, en alleen weinig kieskeurige planten, met een oppervlakkig wortelstelsel en groote lichtbehoefte kunnen

er leven. Zoo zouden de solfataren te vergelijken zijn met de rotsplaat bij den Voltzberg, waar we het zoo juist over hadden, in zooverre, dat het eenvoudig open plekken in het bosch zijn, waar allerlei planten, welke in het oerbosch niet op den grond kunnen leven, nu wel zoover afdalen. Deze beschouwing lijdt natuurlijk aan eenzijdigheid; de waarheid zal wel in het midden liggen, en naast echte epiphyten zullen er ook wel echte kraterplanten bestaan, zooals *Lycopodium vulcanicum*.

Een heel aardige kwestie is ook de afhankelijkheid van epiphyten van elkaar. We hebben al gezien, hoe de minder goed aangepaste vormen alleen in humusophooping te vinden zijn; als voorbeeld werden de mierenepiphyten genoemd. Heel aardig is het nu te zien, hoe verschillende varens gebonden zijn aan de humusophooping in de nestvaren. Zoo vinden we verschillende *Vittaria*-soorten (fig. 6) en *Ophioglossum pendulum* voornamelijk in de bladtrechters van *Asplenium* wortelend, en daaruit afhangend met hun lange bladeren. Ook groeien enkele Gesneriaceën bij voorkeur in de humus van de nestvaren

en verbinden de verschillende bladrosetten met lange guirlandes. Een dergelijke afhankelijkheid vertoonen b.v. ook enkele *Vaccinium*-soorten van de moskussens, welke de takken van de *Podocarpus imbricata* omspinnen en ze doen gelijken op voorwereldlijke gedrochten.

Nog merkwaardiger dan de voorgaande gevallen is het voorkomen van enkele *Utricularia*-soorten in bladrosetten van Bromeliaceeën in Zuid-Amerika. Deze rosetten vangen het regenwater op, wat er in de vochtige oerbosscchen nauwelijks uit verdampft. Het zijn gevaarlijke broedplaatsen voor muggenlarven, waarom daar dan ook bij het muskieten- en malariavrij maken van steden (b.v. langs het Panamakanaal) alle boomen verwijderd moesten worden, alleen om de Bromeliaceeën kwijt te raken.

Laten we tot slot nog een vergelijking maken tusschen de epiphytenvegetatie van Suriname en die van Java. Hoewel de merkwaardigste epiphytenvormen in den Maleischen Archipel voorkomen (men denke aan *Dischidia*, *Myrmecodia* en *Platyserium*) is, in elk geval in het laagland, de epiphytenbegroeiing der boomen in Suriname ontegenzeggelijk sterker, en wellicht ook iets rijker! Dat blijkt wel uit het feit, dat de schaduwboomen voor koffie en cacao, de Koffiemama (*Erythrina*), daar op de plantages geregeld schoon moeten worden gehouden van de epiphyten, daar anders vooral onder het gewicht der Bromeliaceeën zware takken kunnen afbreken. Figuur 7 demonstreert zoo een Koffiemama, welke niet geregeld is schoongemaakt. Ook mist men op Java den rijkdom aan Araceeën, die zulk een bijzonder cachet aan boomstammen kunnen geven, zooals in de Kanarielaan in den Plantentuin te zien is. Een van de meest opvallende verschijnselen in Suriname is de begroeiing van bepaalde boomen met zware afhangende sluiers van *Tillandsia usneoides*, een op baardmos gelijkende Bromeliacee. Een daarmee omsponnen boomkruin steekt geheel grijs af tegen de rest van het bosch, nog in veel sterker mate dan het baardmos dat doet in het Javaansche bergland. Tot dat geslacht *Tillandsia* behooren wel de meest absolute epiphyten, want niet alleen zijn planten van *T. usneoides* in staat te leven zonder eenige verbinding met den steuntak (de planten hangen aan elkaar en nemen hun voedingsstoffen blijkbaar uit het stof van de lucht op, dat ze onder speciale schubben opvangen), maar andere soorten zien we in rijen op telefoondraden groeien zonder er kwijnend uit te zien.



Fig. 7. *Erythrina* bij Paramaribo, begroeid met Bromeliaceeën en varens.

de meest opvallende verschijnselen in Suriname is de begroeiing van bepaalde boomen met zware afhangende sluiers van *Tillandsia usneoides*, een op baardmos gelijkende Bromeliacee. Een daarmee omsponnen boomkruin steekt geheel grijs af tegen de rest van het bosch, nog in veel sterker mate dan het baardmos dat doet in het Javaansche bergland. Tot dat geslacht *Tillandsia* behooren wel de meest absolute epiphyten, want niet alleen zijn planten van *T. usneoides* in staat te leven zonder eenige verbinding met den steuntak (de planten hangen aan elkaar en nemen hun voedingsstoffen blijkbaar uit het stof van de lucht op, dat ze onder speciale schubben opvangen), maar andere soorten zien we in rijen op telefoondraden groeien zonder er kwijnend uit te zien.