CELOS rapporten vormen een serie interne verslagen van werk verricht door studenten en leden van de wetenschappelijke staf van het Centrum voor Landbouwkundig Onderzoek in Suriname.

Landbouwhogeschool-Wageningen
CENTRUM VOOR LANDBOUWKUNDIG ONDERZOEK IN SURINAME

EEN STUDIE VAN HET TRADITIONELE LANDBOUWSYSTEEM
(ZWERFBOUW) ONDER DE SURINAAMSE BOSLANDCREOLEN

(onderzoekproject no. 73/29-73/31)

Vertegenwoordigers van de Familie der Compositae als onderdeel van de pioniervegetatie in het Surinaamse binnenland

Verspreidingsmechanismen in relatie tot groeimodel en habitat

A. Budelman

augustus 1974

I N H O U D

blz.

1. Samenvatting 5
2. Voorwoord 5
3. Doelstelling en methodiek 6
4. Inleiding 6
5. Botanie 9
6. De pappus 13
   6.1. Primaire bouw en afgeleide structuren 13
   6.2. Het bewegingsmechanisme bij de pappusharen . . . 14
7. Basisprincipes van de verspreiding van vruchten en zaden 15
   7.1. Wind 15
   7.2. Water 17
   7.3. Dieren 18
8. Het groeimodel 19
9. De zwerfbouwpercelen en hun omgeving 23
10. Een model van de relatie "verspreidingsmechanisme - habitat - groeimodel", aan de hand van diverse voorbeelden 25
11. Indeling van de gevonden soorten naar verspreidingsmechanisme 28
12. Conclusies 32
13. Literatuur 32
14. Beschrijving van de gevonden soorten 34

1. SAMENVATTING

De verspreiding van plantensoorten is van doorslaggevend belang voor de instandhouding. Gezien de korte groeicyclus geldt dat nog sterker voor de groep van de pionierplanten, die voor hun groeicyclus afhankelijk zijn van korte perioden, waarin de groeivoorwaarden gunstig zijn.

De onderzochte groep planten (Compositae spp.) vertegenwoordigt alle hoofdprincipes van verspreiding; namelijk via water, wind en dieren.

Daarom is het mogelijk bij analoge gevallen in andere plantenfamilies conclusies te trekken m.b.t. de verspreiding van soorten. Naast de belangstelling voor de strukturen, ontwikkeld door de plant met het oog op verspreiding, heeft ook het groeimodel aandacht gekregen. Aan de hand van de gevonden voorbeelden is een "ecologisch model" opgesteld, waarbinnen de elementen habitat, verspreidingsagens, groeimodel en vruchtkenmerken zijn vervat. In een aantal gevallen is deze relatie zeer duidelijk. Andere gevallen zijn door een tekort aan milieugegevens minder goed te interpreteren.

2. VOORWOORD

Deze scriptie, waarin veldgegevens verwerkt zijn, is een onderdeel van een onderzoekproject (no. 73/29-73/31) betreffende het traditionele landbouwsysteem (zwerfbouw), dat gebruikelijk is onder de Surinaamse boslandcreolen. Het onderzoek vond plaats in het gebied rond Brokopondo ten noorden van het Van Blommensteinmeer, District Brokopondo, Suriname.

De literatuurgegevens werden verzameld in de periode voorafgaand aan het onderzoek, dat liep van september 1973 tot augustus 1974.

Binnen het kader van het onderzoek was het van belang meer inzicht te krijgen in het verspreidingsmechanisme van planten. Daarom werd gekozen voor een detailstudie van de voorkomende vertegenwoordigers van de familie van de Compositae (samengesteldbloemigen). De getrokken conclusies kunnen mede een verklaring geven voor het waargenomen gedrag van planten met analoge verspreidingsmechanismen, zoals beschreven in het verslag van voornoemd onderzoek.

Speciaal Jan Ketelaars wil ik bedanken voor zijn aandeel in de discussies over dit onderwerp.

3. DOELSTELLING EN METHODIEK

De hergroei van de vegetatie nadat het bos gekapt is, valt uiteen in een aantal duidelijke fasen. In eerste instantie zijn het voornamelijk éénjarige kruiden met een vrij korte groeicyclus, die structuur-bepalend zijn. De soorten die tot deze fase behoren hebben als belangrijke karakteristiek een bijzonder snelle vegetatieve ontwikkeling. Vanuit het oogpunt van bodembescherming moet hieraan grote waarde worden toegekend. Het feit dat deze zgn. initiële fase bijzonder snel verschijnt, hangt samen met de diverse verspreidingsmechanismen van de individuele plantensoorten. De studie van deze mechanismen vormde het doel van dit detailonderzoek. Dat de keuze hierbij gevallen is op de vertegenwoordigers van de composieten-familie, hangt deels samen met hun relatieve belang voor de hergroei en deels met de veelvormigheid van strukturen die betrekking hebben op de wijze van verspreiden van vruchten.

Per soort werden observaties verricht over het voorkomen op verschillende standplaatsen en de architectuur van de plant. De vruchten werden in detail beschreven.

4. INLEIDING

In de landbouw gebruikt men de term "onkruiden", als men een groep planten wil omschrijven, die om wat voor reden dan ook ongewenst is. Alhoewel het ontstaan van deze term begrijpelijk is, valt het gebruik ervan wetenschappelijk niet te rechtvaardigen. Deze term omvat namelijk een in iedere situatie wisselende, zeer heterogene groep van planten, waarbinnen iedere soort op zich zeer specifieke aspecten vertoont. Een voorbeeld van het misverstand, dat het geven van een naam automatisch zou leiden tot beheersing van het probleem.

Het voorkomen van grote aantallen planten van een beperkt aantal soorten, duidt in de regel op een instabiele situatie. Het aantal relaties in ecologische zin is gering in vergelijking tot een climaxvegetatie in een primair tropisch regenwoud. Er is geen fundamenteel verschil tussen enerzijds het bedrijven van landbouw in de vorm van een monocultuur, en anderzijds de situatie in een pas drooggevallen polder, die overwegend door een enkele soort (bijv. moerasandijvie) is gekoloniseerd. In beide gevallen is er een tendens tot vergroting van het aantal soorten, en een afname van het aantal individuen per soort.

Het waargenomen onkruidenbestand in een monocultuur is dan ook niet anders dan het begin van een herkolonisatie en dat betekent voor de landbouwer, dat hij een "upward hill-fight" moet leveren om deze eerste symptomen te bestrijden.

De waardering van deze symptomen hangt dan ook af, vanuit welke gezichtshoek men deze bekijkt, en leidt daardoor tot twee geheel verschillende definities. Vanuit landbouwkundig oogpunt zou men de volgende definitie kunnen geven van een onkruid; "Die planten, die ongewenst een deel van de groeifactoren consumeren, en zo het uiteindelijk gewenste oogstbare produkt kwalitatief dan wel kwantitatief nadelig kunnen beinvloeden". Hierbij is men niet geïnteresseerd in de specifieke eigenschappen van het "onkruid", maar in de uiteindelijke invloed op het oogstbare produkt.

Alhoewel deze kwestie uiteraard van groot belang is, vormt deze niet het uitgangspunt voor het samenstellen van deze scriptie. Onze belangstelling gaat uit naar de eigenschappen, die een plant geschikt maken, om de functie van koloniserende soort te vertolken. Vanuit deze gezichtshoek is het mijns inziens dan ook verantwoord de term pionierplant te gebruiken ("espèce nomade", VAN STEENIS, 1956)* in plaats van onkruid, als omschrijving van een koloniserende soort.

Een mogelijke definitie van het begrip pionierplant zou kunnen luiden: "Die soort welke beschikt over een specifieke combinatie van eigenschappen, die haar in staat stelt zich te vestigen, te vermeerderen en te verspreiden, in een situatie die gekenmerkt wordt door een ernstige verstoring van het oorspronkelijk ecosysteem".

Als vrijwel algemeen kenmerk van pionierplanten geldt, dat deze zich in de regel niet kunnen handhaven bij het toenemen van de soortenrijkdom.

Traditioneel gezien is de belangstelling altijd gericht geweest op de bestrijdingsaspecten van het "onkruid"-probleem, wat ook sterk tot uiting komt in de aanwezige literatuur. Relatief weinig is bekend van onderwerpen zoals kieming, kiemingsvoorwaarden en de verspreidingsmechanismen. Onderzoek naar de ecologische achtergronden van de afzonderlijke planten, kan mogelijkerwijs belangrijke uitgangspunten opleveren voor een poging tot geïntegreerde bestrijding.

*) OLDEMAN, 1972 pg. 162.

Wat zijn dan de eigenschappen, die een bepaalde pionierplant, gedurende een betrekkelijk korte tijd zo succesvol maken? Vanwege het grote aantal onderzoeksaspecten zal ik aan de hand van een tweetal voorbeelden de algemene gedachtengang trachten aan te geven.

Ageratum conyzoides is een éénjarige kruid, met een pantropisch verspreidingsgebied. Simpele veldwaarnemingen maken duidelijk, dat deze soort een enorme ecologische plasticiteit bezit. Bij wateroverlast, droogte of zeer arme grond, vinden we kleine plantjes met slechts een paar hoofdjes, waarin aan het einde van een korte vegetatieve periode (2 à 3 maanden) reeds vruchten gevormd worden.

Onder gunstige omstandigheden kan de plant echter meer dan één meter hoog worden, en honderden hoofdjes met rijpende vruchten dragen. De plant is zelfcompatibel en hoeft daarom maar weinig pollen te vormen om toch overvloedig vrucht te zetten. Dit is van groot belang voor de verspreiding van koloniserende soorten, omdat zo op grote afstand van de moederplant een klein aantal individuen een omvangrijke populatie kan opbouwen.

Opvallend is dat binnen het genus Ageratum de soorten beperkt zijn in hun verspreidingsgebied. Alleen *A. conyzoides* is er door een combinatie van eerdergenoemde eigenschappen in geslaagd een pantropisch verspreidingsgebied op te bouwen.

Tot slot nog een vergelijking tussen de "weedy" en "non weedy" vormen van *Eupatorium microstemon* (BAKER en STEBBINS, 1965).

Eupatorium microstemon

"weedy"	"non weedy"
- grote ecologische plasticiteit	geringe ecologische plasticiteit
- éénjarig	meerjarig
- snel bloeiend	langzaam in bloei komend
- dagneutraal	korte dag plant
- zelf compatibel	zelf incompatibel
- weinig pollen vormend	veel pollen vormend
- n = 4	n = 20

Deze varianten welke systematisch tot één soort gerekend worden, moeten op grond van bovenstaande verschillen volgens BAKER gescheiden worden, hetgeen m.i. zeker te rechtvaardigen is.

Aan de hand van de voorbeelden is geprobeerd het kader te schetsen waarbinnen de gevonden resultaten een plaats moeten krijgen. Concluderend kan gesteld worden, dat het onderzoek naar het verschijnsel "onkruiden" is te splitsen in drie afzonderlijke fasen waarin de plant zich manifesteert;

a) Groeifase; voortbrenger van zaad of vruchten. Hierbij zal het onderzoek zich moeten richten op de ecologische voorwaarden, waaronder men de plant aantreft.
b) Rustfase; als zaad in de bodem overblijvend. Hierbij zijn behoud van kiemkracht, kiemrust en kiemingsvoorwaarden van belang.
c) Verspreidingsfase; als diaspore op zoek naar een geschikte standplaats.

Vestiging, groei, verspreiding en in de bodem rustend zaad, al deze fasen in het leven van een plant bezitten specifiek daaraan verbonden risico's, welke de continuïteit en daardoor het voortbestaan van de soort bedreigen. In het geval van ongewenste planten zal onderzoek naar deze fasen, mogelijkerwijs de "achilleshiel" opleveren, van waaruit nieuwe gedachten betreffende de bestrijding geformuleerd zullen kunnen worden.

Het zal duidelijk zijn, dat verspreidingsfaciliteiten in sterke mate medebepalend zullen zijn, als het gaat om de vaststelling van dié factoren welke maken, dat een plantensoort zo succesvol is als pionierplant. Hierin ligt tevens het uitgangspunt voor het samenstellen van deze scriptie.

5. BOTANIE

De familie van de Compositae is de op één na grootste in de groep van de hogere planten; meer dan 900 genera en circa 20.000 soorten. Het zijn overwegend kruidachtige planten, struiken en klimmers. Slechts zelden treft men in deze familie bomen aan (o.a. bij het geslacht *Vernonia*). De familie telt een groot aantal vertegenwoordigers welke kunnen worden beschouwd als pionierplanten. Een aantal hiervan kent een pantropisch verspreidingsgebied. De belangrijkste karakteristieken van de familie worden gevormd door de bouw van de bloeiwijze, de aanwezigheid van het involucrum (omwindselbladen), en het voorkomen van pappusstructuren (uit de kelk ontstaan vruchtpluis) bij een groot aantal soorten. Door deze combinatie van kenmerken valt de familie van de Compositae snel op, terwijl het tevens moeilijk is de verwantschappen met andere families vast te stellen.

De bloeiwijze. Een samengestelde, in de regel racemeuze bloeiwijze welke het hoofdje (capitulum) genoemd wordt. Men kan het hoofdje afgeleid denken van de volgende basisvormen:

a) Een samengedrukte aar, waarbij het involucrum gevormd wordt door een aantal "lege" bracteae. Men kan zich voorstellen, dat hieruit een enigszins conisch gevormd receptaculum te voorschijn komt (*Spilanthes*, *Rudbeckia*). De bracteae met een bloem in de oksel zijn vaak rudimentair nog aanwezig, zoals bij *Helianthus annuus*.

b) Een scherm, waarbij de afzonderlijke bloeisteeltjes sterk verkort zijn, en de bracteae aan de basis van de bloemsteeltjes het involucrum vormen. Vanuit deze situatie is een meer vlak receptaculum als eindresultaat denkbaar.

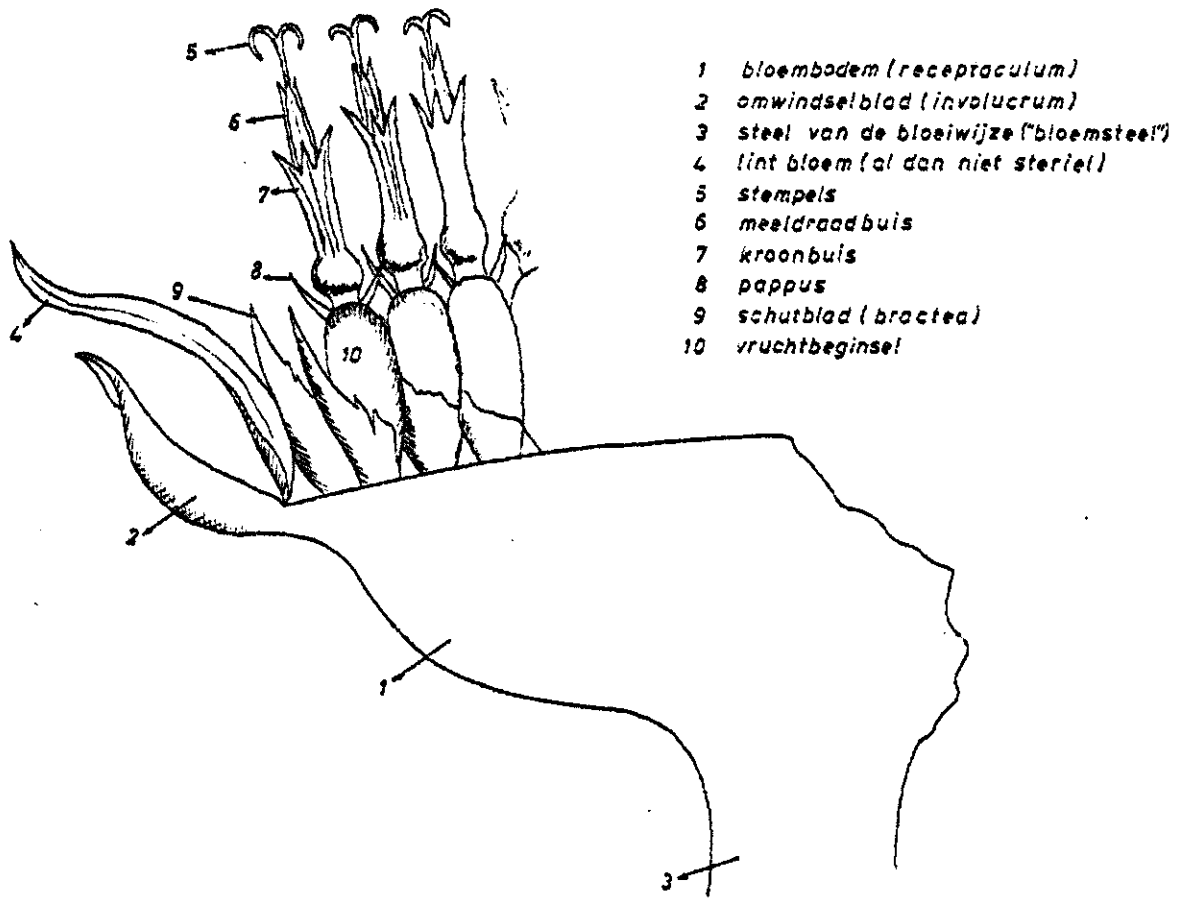
In het geval van een scherm zijn de bloemen ook al in een beginstadium dicht op elkaar gedrongen, hierdoor ligt het ontstaan van kleine bloemen voor de hand. Dit wordt nog sterker naar mate de verkorting van de bloemsteeltjes voortschrijdt.

Concurrentie-effecten tussen de individuele bloemen binnen de bloeiwijze worden duidelijk geïllustreerd aan de hand van de verschillen in ontwikkeling tussen lint- en buisbloemen, bij de soorten waar beide typen bloemen voorkomen. De factor standplaats binnen de bloeiwijze zal zeker een belangrijke rol hebben gespeeld bij het optreden van zygomorfie bij de buitenste rij(en) bloemen.

Op grond van het voorkomen van een overwegend vlak receptaculum binnen de familie en de tendens naar zygomorfie in de ontwikkeling van de buitenste bloemen, is het zeer waarschijnlijk, dat het grondplan bij de Compositae bloeiwijze gevormd wordt door het scherm (SMALL, 1918).

Een ander belangrijk argument, dat door het ontstaan van het hoofdje uit bovengestelde basisvormen pleit, is het veelvuldig voorkomen van heterocarpie[1]. Dit verschijnsel en de hierboven geschetste ontwikkeling van de bloeiwijze houden zeer waarschijnlijk verband met elkaar. ZOHARY (1950) noemt expliciet twee vormen waarin heterocarpie zich voor kan doen, namelijk verschillen in grootte tussen de achenen van de randen van de middenbloemen (*Bidens*), en verschillen in pappus-voorkomen tussen de rand- en de overige achenen. Ik wil daar nog een veel opvallender vorm

[1]) Onder heterocarpie wordt verstaan, het voorkomen van verschillen in aanwezige vruchten binnen één bloeiwijze.



Bouw van de bloeiwijze van de Compositae (Helianthus annuus) (schematische tekening)

aan toe voegen; de vruchten van lint- en buisbloemen zijn morfologisch geheel verschillend van aard. Bij *Synedrella nodiflora* blijkt het verschil tussen de achenen niet alleen een morfologische, doch ook een anatomische grondslag te hebben. De achenen ontstaan in de lintbloemen zijn in staat om ogenblikkelijk na rijping te kiemen, terwijl de vruchten van de buisbloemen pas na enkele maanden kiemen.

Verwijdering of beschadiging van de vruchtwand heeft echter gelijktijdige kieming tot gevolg, wat erop wijst dat de kiemrust bij de achenen van de buisbloemen uitsluitend veroorzaakt wordt door de samenstelling van de vruchtwand welke verschilt van die bij de achenen van de lintbloemen. *S. nodiflora* blijkt een Pantropisch verspreidingsgebied opgebouwd te hebben, terwijl men veronderstelt, dat de mens hierbij de voornaamste rol heeft gespeeld. Juist het bezit van kiemrust van de centrale achenen zou wel eens een belangrijke factor kunnen zijn geweest voor een wereldwijde verspreiding van de plant.

Het involucrum. Zoals, bij de later nog te bespreken reacties van de pappus op de luchtvochtigheidsgraad, zijn er ook bij het involucrum bewegingen van de omwindselbladen waar te nemen, die samenhangen met de luchtvochtigheid. Juist droge lucht is voor de pappusdragende achene, die door de wind verspreid wordt van het grootste belang in verband met de af te leggen afstand. Het zich openen van de involucrumbladen in droge omstandigheden noemt men Xerochasie (ZOHARY, 1950). Men kan dit ook mooi waarnemen bij het herbariummateriaal van diverse soorten (o.a. *Vernonia cinerea*).

Ook het omgekeerde komt voor, en blijkt een aanpassing te zijn aan een geheel andere omstandigheid. Het involucrum is gesloten gedurende de droge tijd en opent zich als gevolg van een verhoging van de luchtvochtigheid (Hygrochasie) door het inzetten van een regenperiode. De vallende regendruppels stoten de achene dan uit het involucrum. Alhoewel deze reactiesystemen geen regel zijn, wijst het bestaan hiervan op een zeer hoog organisatieniveau binnen de bloeiwijze van de Compositae.

Het involucrum, in oorsprong schutbladen, heeft duidelijk een beschermende functie in het geval van de ontwikkeling van de jonge bloemen, en in vele gevallen een regelende functie bij het ogenblik waarop de vruchten de moederplant verlaten. De kelk welke in oorsprong de beschermende functie van de individuele bloem moest verrichten is in veel gevallen nog slechts rudimentair aanwezig, of heeft een heel andere functie gekregen, o.a. ten dienste van de verspreiding.

Uit het voorafgaande blijkt dat de familie van de Compositae een zeer geavanceerde groep van planten vertegenwoordigt.

Niet alleen bij de Compositae, maar ook bij een andere familie, die algemeen ook als geavanceerd te boek staat, namelijk de Gramineae, zien we een trend in de richting van het overwegend voorkomen van monospermie. Er treedt een reductie op van het aantal zaden per vrucht. Opvallend echter, is dat naast deze reductie binnen de individuele bloem, het hoofdje als geheel morfologisch gezien reageert als een enkele bloem, in die zin dat het systeem op deze manier zaad kan produceren, dat het resultaat is van kruisbevruchting. Het racemeuze karakter en het daardoor niet gelijktijdig receptief zijn van de aanwezige stijlen draagt hiertoe bij.

In navolging van TROLL spreekt GOOD (1931) over een "Pseudanthium", waarmee duidelijk gemaakt wordt, dat bij een aantal soorten waar lint- en buisbloemen voorhanden zijn, de bloeiwijze visueel en functioneel de rol van een enkele "bloem" vervult. Reeds eerder is enigszins schetsmatig aangegeven hoe het bloemdimorfisme ontstaan kan zijn. Dat op grond van ruimtelijke interacties dergelijke extreme verschillen in bouw van de individuele bloemen ontstaan zijn, is uiteraard spectaculair, maar dit mag nog niet leiden tot toekennen van een overdreven waarde aan dit zgn. "Complete Composieten bloemtype". Dit is één van de vele manieren waarop het "hoofdje" zich manifesteert, en gezien het aantal soorten (ca. 20.000) is dit concept in zijn vele huidige verschijningsvormen in biologisch opzicht beslist succesrijk.

Zowel BURTT (1961) als ZOHARY (1950) maken melding van het feit dat er binnen een groot aantal genera een duidelijk tendens waarneembaar is in de richting van de reductie van het aantal bloemen binnen het hoofdje. Ook de reductie van de pappusstructuren is binnen tal van genera een opvallend gebeuren. Ontegenzeggelijk heeft de familie haar succes te danken aan de organisatie van de bloeiwijze en het voorkomen van pappusstructuur gericht op de verspreiding door de wind. De betekenis van de reductie van het aantal bloemen binnen de bloeiwijze, kan ik moeilijk beoordelen. De reductie van, of het zelfs geheel verdwijnen van de pappusstructuren, lijkt mij echter een ontwikkeling, die positief gewaardeerd moet worden. Naast de reductie van de pappus zijn vaak analoge structuren ontstaan gericht op andere vormen van verspreiding (bijv. *Bidens* spp., *Synedrella nodiflora* en *Rolandra fruticosa*). Ongetwijfeld heeft de familie haar wijde verspreiding te danken aan de pappusstructuren, maar de aanpassing daarvan gericht op een meer precieze ecologische distributie heeft beslist aanzienlijke voordelen voor pionierplant.

De waardering van de hulpmiddelen waarvan de plant gebruik maakt om een dergelijke distributie te verwezenlijken, wordt verder uitgewerkt in het volgende gedeelte.

6. DE PAPPUS

6.1. PRIMAIRE BOUW EN AFGELEIDE STRUCTUREN

Het grondplan van de pappusstructuur wordt gevormd door de ruwe harde haar (seta scabrida). De individuele haar is samengesteld uit enkelvoudige rijen van langgerekte cellen, die meestal verhout zijn. De topcel is stomp en naar buiten gericht en vormt zo een lateraal cilium.

Vanuit dit grondplan is het ontstaan denkbaar van spitstoelopende cilia, welke korter zijn dan de diameter van de seta. Het merendeel van de onderzochte soorten, die typisch afhankelijk van windverspreiding zijn, bezitten deze vorm (o.a. *Vernonia cinerea, Erechthites hieracifolia*).

Vanuit het grondplan zijn tevens een aantal meer complexe vormen ontstaan, zoals bij *Ageratum conyzoides*, waar sterke reductie in lengte van de individuele haren en fusies geleid hebben tot het ontstaan van een 5-tal schubben (palea) die in een stekelpunt uitlopen. Bij *Geissopappus calcoides* zijn door fusies een aantal stompe schubben ontstaan met een vogelveerachtige structuur. In vele gevallen (*Rolandra fruticosa, Eclipta alba*) heeft er een sterke reductie plaatsgevonden, zodat de resten van de pappus nog met moeite terug te vinden zijn in de vorm van een rafelig kroontje.

Behalve een reductie van de pappus, ontstaan vaak parallel daarmee andere structuren, die weliswaar een andere bron van ontstaan hebben dan de pappus, maar een analoge functie. De haken bij de *Bidens* spp. en de snavels bij *Synedrella nodiflora* zijn niet uit het vruchtpluis ontstaan, maar hebben wel een belangrijke rol bij de verspreiding.

Door de meeste auteurs wordt de kelk beschouwd als bron van het ontstaan van het vruchtpluis. De oorspronkelijke 5 sepalen worden dan verondersteld vergroeid te zijn met de achene en hebben op die manier aanleiding gegeven tot het ontstaan van de ribben op de vrucht zoals bij *Emilia Sonchifolia* (5 stuks) en *Erechtihites hieracifolia* (10 stuks). In het geval van *Elephantopus carolinianus* waar 5 setae aanwezig zijn in het verlengde van de ribben is deze visie plausibel.

Het grondplan is moeilijk te verdedigen, als het aantal ribben niet deelbaar is door 5, of als de pappus bestaat uit vele haren. In dat geval lijkt de verklaring van SMALL (1918) voor de hand liggend. Hij veronderstelt de aanwezigheid van een rudimentaire kelk in de vorm van een rand aan de top van de achene, waarop de setae ingeplant staan, die mogelijkerwijs ontstaan zijn uit het indumentum (bekleding) van de oorspronkelijk aanwezige kelk (e.g. HIRSCH, 1901).

6.2. HET BEWEGINGSMECHANISME BIJ DE PAPPUSHAREN

Voor wat betreft de literatuur, kunnen we hierbij slechts afgaan op de door HIRSCH (1901) gedane waarneming. Onder het gedeelte over de Botanie is reeds gewezen op de reacties van het involucrum op de relatieve luchtvochtigheid en vocht in het algemeen. Bij de pappusharen zien we dezelfde verschijnselen, waaraan een identiek doel ten grondslag ligt; de vrucht de kans te geven zich onder zo optimaal mogelijke omstandigheden te verspreiden. Juist bij die planten, die voornamelijk van verspreiding door de wind afhankelijk zijn, is een lage luchtvochtigheidsgraad van belang.

Immers, bij een hoge luchtvochtigheidsgraad, of in nog sterker mate bij regen, zal de vrucht zwaarder zijn, waarna deze spoedig weer op de grond terecht komt. Dit betekent vrijwel onherroepelijk het einde van de verspreiding, omdat de pappus of de resten daarvan zullen gaan fungeren als grondankers, zodat ook van verspreiding door langstromend regenwater weinig verwacht mag worden.

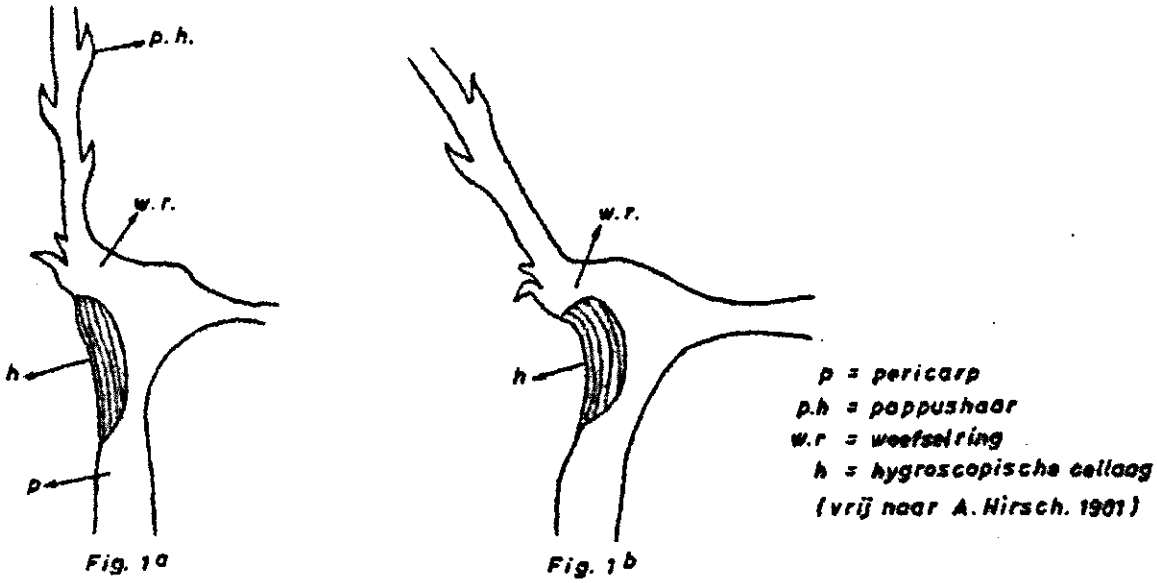


Fig. 1a Fig. 1b

De uit langgerekte rijen van cellen bestaande, dikwijls verhoute, pappusharen zijn ingeplant op een weefselring, die meestal uit één of meer rijen dikwandige parenchymcellen bestaat. Aan de basis van dit weefselring bevindt zich een strook sterk gespecialiseerde hygroscopische cellen.

Deze cellen die geen intercellulaire ruimten bezitten, vertonen in de lengterichting een al dan niet sterke, van buiten gezien concave kromming. In droge toestand trekt de zich krommende hygroscopische cellaag de weefselring naar beneden, waardoor de pappusharen zich spreiden en het zweefapparaat optimaal kan functioneren (zie Fig. 1, b).

Vocht heeft imbibitie van de hygroscopische cellen tot gevolg waardoor de weefselring omhoog gedrukt wordt zodat de pappusharen zich samenvouwen, en het zweefapparaat ongeschikt is voor verspreiding, doordat de wind er relatief minder vat op heeft; de vlucht kan uitgesteld worden tot een gunstiger tijdstip (Fig. 1, a). Deze gang van zaken is duidelijk in het veld waar te nemen bij o.a. *Vernonia cinerea*.

7. BASIS-PRINCIPES VAN DE VERSPREIDING VAN VRUCHTEN EN ZADEN

Bij de verspreiding van vruchten over relatief grote afstanden van de moederplant, is er steeds sprake van transport-agentia waarop de plant géén invloed kan uitoefenen.

De eerder beschreven werking van de pappus en het involucrum bij een aantal soorten geven de plant tot op zekere hoogte de mogelijkheid zelf te bepalen wanneer het vruchtje de plant verlaat.

Vanaf dat ogenblik is de verdere verplaatsing afhankelijk van toevalligheden. In een ecosysteem zijn water en wind de belangrijkste abiotische factoren van beweging. Daarnaast zijn er biotische factoren (dieren, de mens) die een rol spelen in de verspreiding van soorten. In de volgende paragrafen worden de voor- en nadelen (van genoemde factoren) voor de verspreiding verder toegelicht.

7.1. WIND (ANEMOCHORIE, CHOREIN (Gr.) = ZWERVEN)

Het meest vertrouwde beeld bij de Compositae is de omgekeerde parachute, welke de vrucht kroont. Deze opstelling leidt onwillekeurig tot de gedachte van verspreiding onder invloed van de wind.

Als men daarbij de habitus van de plant in beschouwing neemt lijkt deze veronderstelling in het algemeen gerechtvaardigd: lange bloei-

stelen, vaak terminaal geplaatste hoofdjes, maken dat eventuele wind vrij spel heeft. De belangrijkste consequentie van windverspreiding, is het feit dat de vruchten "at random" verspreid worden, met als gevolg dat een groot aantal hiervan verloren gaat, doordat ze op voor kieming ongeschikte plaatsen terecht komen. Over het belang van de aanwezigheid van een droge periode voor en tijdens het moment van de vlucht, is reeds gesproken.

Hierdoor wordt meteen duidelijk dat er een grote mate van afhankelijkheid bestaat ten opzichte van onwillekeurig externe factoren. Dat er toch sprake is van effectieve verspreiding, is hoogst waarschijnlijk vrijwel geheel te danken aan de vaak zeer grote produktie van verspreidingseenheden.

Het blijkt dat de gevonden soorten op zwerfbouwpercelen, die afhankelijk zijn van windverspreiding vrijwel onmiddellijk kunnen kiemen. Op dit feit gecombineerd met de grote produktie van vruchten is het volgende theoretische model voor de verspreiding van deze soorten gebaseerd. Als voorbeeld heb ik *Erigeron bonariensis* genomen. Het gemiddelde aantal vruchten per hoofdje kan gesteld worden op 75, en het gemiddelde aantal hoofdjes per plant op 100. Uit waarnemingen op kostgronden bleek de gemiddelde dichtheid 1 exemplaar per 5 m^2 te zijn (2000 planten per ha). De produktie per ha beloopt dan $1{,}5 * 10^7$ vruchten. Bij een verlies van 99% en het feit dat er gedurende 1 jaar tijds 3 generaties gevormd kunnen worden, betekent dat, dat 1 ha in totaal 225 ha kan voorzien van een éénmalige "deken" van vruchten met een gemiddelde dichtheid van 1 per 5 m^2. Op grond van deze dichtheid en de directe kieming ligt het <u>niet</u> voor de hand te veronderstellen dat de waargenomen opslag een gevolg zou zijn van in de bodem rustende vruchten onder secundair bos*.

*) Bij een aantal eenvoudige kiemproefjes is gebleken dat vruchten van o.a. *Vernonia cinerea*, *Emilia sonchifolia*, *Erechthites hieracifolia*, vrijwel onmiddellijk kiemen. Het valt ook niet te verwachten dat vruchten met dergelijke afmetingen (ca. 2 mm lang, ca. ½ mm in doorsnee) in het actieve milieu dat in de bodem bestaat (vrij hoge zuurgraad, hoge temperatuur, actieve bodemfauna) in staat zullen zijn een langdurige kiemrust te overleven in de strooisellaag (zie ook Praktijkverslag BUDELMAN en KETELAARS, 1974).

Er moet constant een fractie vruchten in de lucht zijn, die kiemt zodra de vruchten op een geschikte plaats terecht komen, terwijl wat op ongunstige plaatsen terecht komt als verloren moet worden beschouwd.

Alhoewel DE CANDOLLE (BENTHAM, 1873) de wind als een zeer belangrijk verspreidingsmiddel kenschetst voor achenen met een goed ontwikkelde pappus, moeten volgens hem de afstanden waarover verspreiding plaats kan hebben niet al te groot geacht worden. Opmerkingen van gelijke strekking worden ook door BENTHAM (1873) gemaakt in z'n beschouwingen. SMALL (1918) echter veronderstelt, dat indien de omstandigheden optimaal zijn voor verspreiding, deze ongelimiteerd kan zijn.

Indien we twee windverspreiders in beschouwing nemen, die een pantropisch verspreidingsgebied kennen (*Emilia sonchifolia* en *Erechthites hieracifolia*), is de m.i. stelling gerechtvaardigd, dat deze soorten tot een dergelijk areaal gekomen zijn, omdat de kans gedurende lange tijd op een vlucht over de oceaan naar een ander continent nooit nul is.

7.2. WATER (HYDROCHORIE)

Hierbij kan men denken aan vervoer van zaden en vruchten via rivieren en zelfs de zee. Omdat voor ons geval de effecten hiervan moeilijk te schatten zijn, zullen we ons beperken tot de behandeling van het effect op de verspreiding van vruchten van oppervlakkig afstromend water na een flinke regenbui.

Het effect hiervan moet niet onderschat worden. In de eerste plaats de invloed op het hoofdje met de aanwezige rijpende vruchten welke op deze manier uitgestoten kunnen worden. Men kan zich voorstellen, dat bij deze vorm van verspreiding het van belang is dat het involucrum zich openvouwt na rijping van de vruchten. In de tweede plaats heeft het ontbreken van een aantal etages bladerdek een vrijwel direkte accumulatie van water tot gevolg. Dit mogen we veronderstellen omdat de beschreven soorten vrijwel uitsluitend voorkomen in gestoorde situaties. Juist daar is het effect van "sheet" en "gully erosion" een opvallend verschijnsel.

De meegespoelde vruchten, hebben gezien het karakter van de situatie een grote kans om eveneens in een gestoorde omgeving terecht te komen, hetgeen voor de pionierplant uiteraard gunstig is. In vergelijking met de verspreiding door de wind zijn de afstanden waarover het transport van verspreidingseenheden plaatsheeft veel geringer, maar daar staat tegenover, dat de ecologische distributie aanmerkelijk nauwkeuriger is. Hierbij is het van belang, dat het s.g. zo gering mogelijk is en dat er

zich zo min mogelijk uitsteeksels aan de vrucht bevinden om vroegtijdig verankeren te voorkomen.

7.3. DIEREN, DE MENS (ZOÖCHORIE)

Hierbij kennen we de verspreiding via het darmkanaal van dieren als tussenfase, waardoor er enige tijd overheen gaat alvorens de vruchten gedeponeerd worden. In andere plantenfamilies wordt van deze mogelijkheid af en toe zeer fraai gebruik gemaakt.

Een kleurige arillus, besvrucht en andere lokmiddelen staan in dienst van de verspreiding van de soort. Deze vorm van verspreiding noemt men Endozoöchrie, en komt binnen de familie van de Compositae, ondanks het respectabele aantal soorten zeer zelden voor. Ik heb slechts één voorbeeld kunnen vinden, dat zich toevallig ook onder het studiemateriaal bevindt, *Wulffia baccata* waarvan de achenen sappig en zwart zijn en zo op een bes lijken. Niet verder geverifieerd is de opmerking van BACKER (niet gepubliceerd) als zouden in het genus *Clibadium* taxa zijn, waar dit verschijnsel eveneens geconstateerd is. Veel belangrijker voor de verspreiding van de Compositae taxa is echter, dat er op een aantal verschillende manieren aan de buitenzijde van dieren achenen meegevoerd kunnen worden. Deze vorm van verspreiding wordt wel samengevat in het begrip Epizoöchorie.

Het zal duidelijk zijn dat de verspreiding door dieren eveneens een rol kan spelen bij de reeds eerder genoemde groepen onder § 7.1 en 7.2.

Het verlies van pappus bij de op windverspreiding aangewezen achenen (§ 7.1) maakt de vrucht meer geschikt om via water verder gevoerd te worden, terwijl ook langskomende dieren via de hoeven of poten voor verder transport kunnen zorgen.

Een meer specifieke aanpassing aan het transport door dieren (uiteraard ook door de mens, de grootste milieuverstoorder in het dierenrijk) is de aanwezigheid van haken of snavels bij een aantal achenen (*Bidens, Synedrella*). De aanwezigheid van deze hulpmiddelen maken het gerechtvaardigd te veronderstellen, dat deze taxa in hun streven naar meer effectieve ecologische distributie een grote perfectie hebben bereikt.

Hun "transportmiddel" maakt juist gebruik van wildpaden, drinkplaatsen en bezoekt zwerfbouwpercelen op zoek naar knollen.

Bij deze drie categorieën is het verstoorde karakter van het oorspronkelijk milieu een gemeenschappelijk kenmerk. De invloed van de mens is zeer veelvormig, maar zal behalve met betrekking tot kostgronden verder

niet genoemd worden. Als er grote zekerheid bestaat dat de transport van een pantropisch onkruid verricht is door de mens, zal dat bij de beschrijvingen vermeld worden.

8. HET GROEIMODEL

Onder het groeimodel wordt verstaan, de ruimtelijke ordening van de drie bovengrondse elementen waaruit de plant is opgebouwd, namelijk draag-, assimilatie- en voortplantingselement. De ontwikkeling van een wijze van verspreiding is nauw gekoppeld aan tal van andere ontwikkelingen, die alle een bijdrage leveren in de "succesformule" van de individuele plantensoort. Het uiteindelijk doel is de instandhouding van de soort

werk van OLDEMAN (1972) wordt veel aandacht be-
ij bomen. In navolging hiervan is geprobeerd de
te vergelijken met de reeds bekende modellen.
ie is gevonden, dat de ruimtelijke ordening bij
gens minder rigide patronen dan bij de boom-
exibiliteit bij de kruidenmodellen levert moei-
rbrengen van diverse kruidachtigen in de be-
en. Hoogstwaarschijnlijk zal bij nader onder-
kruiden een aantal nieuwe modellen gedefinieerd

illen tussen de bomen en kruiden. Eén van de
erschil in de duur van de groeicyclus. Dit ver-
d zijn met de mate van evenwicht (stabiliteit)

van een gegeven ecosysteem. Een instabiele situatie vraagt om een organisatievorm van de plant, waarbij een plotseling aanwezige kans gedurende korte tijd benut moet worden. Dit gegeven ligt expliciet ten grondslag aan het karakter van een pionierplant.

In het geval van een gezond verlopend regeneratieproces op een opengekapt zwerfbouwperceel (zie § 9) is er maar gedurende een betrekkelijk korte tijd de mogelijkheid voor een kruidachtige pionierplant, om een volledige groeicyclus te voltooien.

In de inleiding is reeds het verschijnsel van plasticiteit m.b.t. zaadproduktie genoemd. In het hierna te bespreken groeimodel zal worden aangetoond welke principes hieraan ten grondslag liggen. De uitbouw van het groeimodel wordt in een "concurrentieloze" positie hoogstwaarschijnlijk voor het overgrote deel bepaald door bodemfactoren.

In veel gevallen zal de standplaats (habitat) waar pionierplanten een kans krijgen, gekenmerkt worden door een grote mate van kwetsbaarheid. Wind- en tredschade, maar ook cultuurmaatregelen zoals maaien e.d. vormen bedreigingen voor de plant. Zeer vaak is in het veld geconstateerd, dat de opheffing van de apicale dominantie (o.a. door verwonding en omwaaien) gemakkelijk gecompenseerd kan worden door een herhaling van het model, vanuit lager gelegen okselknoppen, dan wel het uitlopen van adventiefknoppen van het wortelstelsel. Ook hiermeer wordt het verschijnsel plasticiteit van het groeimodel gedemonstreerd.

Analoog aan de in de botanie gebruikte begrippen van de bloeiopeenvolging binnen de bloeiwijze, is bij de beschrijving van het groeimodel gebruik gemaakt van dezelfde begrippen voor de beschouwing van de bloeiopeenvolging binnen het groeimodel zelf. Het begrip cymeus wordt gehanteerd bij het groeimodel waarbij de bloeiopeenvolging afdalend is, terwijl het begrip racemeus de bloeiopeenvolging beschrijft binnen het model, als deze opstijgend is.

Deze toepassing van de begrippen geeft redenen tot twijfel over het wezenlijk onderscheid tussen schut- en "normale" bladen bij de onderzochte groep van planten. Er is namelijk weinig tegen in te brengen, om de nog te beschrijven groeimodellen te beschouwen als bloeiwijzen waarbij het vegetatief apparaat (in de zin van het produktie-element) gevormd wordt door schutbladen waarin zich een generatief meristeem bevindt, dat tot bloeiwijze kan uitgroeien al naar gelang de standplaats dat toelaat.

i. Het Cymeuze groeimodel

De grootste groep van de onderzochte vertegenwoordigers van de compositae laat zich rangschikken onder het cymeuze groeimodel. De eventueel te toetsen plant zal moeten voldoen aan de volgende definitie:

- Er is sprake van een strikt monopodiale bouw, met het afsterven van de terminale bloeiwijze wordt de hoofdas niet voortgezet.
- Het terminaal meristeem vormt na verloop van tijd een bloeiwijze welke al dan niet vertakt is.
- De uit het terminale meristeem ontstane bloeiwijze is de vroegst bloeiende.
- Vanuit de okselknoppen van de (het) bladen (blad) onder de eindstandige bloeiwijze, kan opnieuw een bloeiwijze (zgn. additieve-) gevormd worden, ofwel een spruit waarvan de eindknop zich analoog aan het terminale meristeem gedraagt.

- De volgorde en dus de ouderdom van de bloeiwijzen is opeenvolgend van boven naar beneden waarbij geen van de okselknoppen overgeslagen wordt.
- Eventueel is via spruitvorming aan de basis een herhaling van het model mogelijk (o.a. bij verwonding).

Het begrip "additieve bloeiwijze", duidt op het feit dat deze niet hoeft te ontstaan omdat het principe van het model afgebouwd is, echter al naar gelang de ecologische omstandigheden dit toelaten wordt het model verder naar de basis toe uitgebreid. Het is dus principieel géén herhaling van het model (s.s. de definitie gegeven door OLDEMAN, 1972).

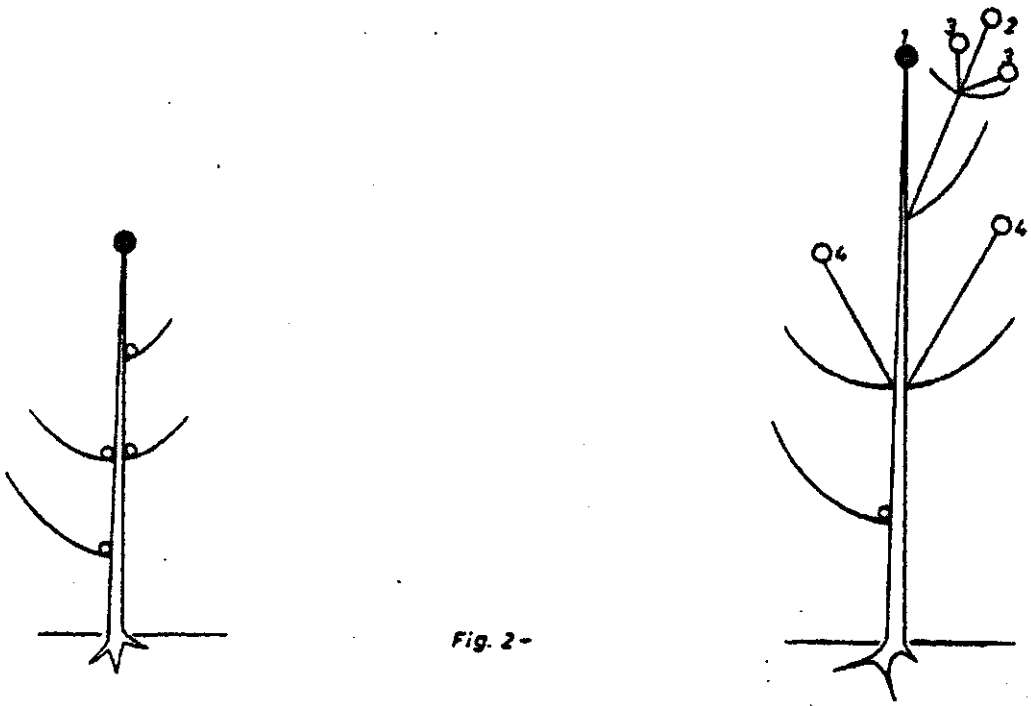


Fig. 2 -

Basis-principe

de terminale bloei;

- één hoofdje (*Eclipta, Bidens*)*
- samengestelde bloeiwijze (*Vernonia*)

Uitbouwmodel

uitlopen okselknoppen

de nummers geven de volgorde van bloei aan

*) N.B. een "hoofdje" is feitelijk een bloeiwijze.

Soorten: *Vernonia cinerea*
Emilia sonchifolia
Erechthites hieracifolia
Ageratum conyzoides
Eupatorium odoratum *)
Wulffia baccata *)
Clibadium sylvestre *)
Clibadium surinamense *)
Erigeron bonariensis
Eupatorium microstemon
Bidens pilosa
Bidens cynapiifolia
Melampodium camphoratum
Eclipta alba
Porophyllum ruderale
Elephantopus carolinianus

ii. Het racemeuze groeimodel

Dit model bevat niet een even strikte definiëring als het vorige model. Dit heeft twee redenen. In de eerste plaats zijn er in vergelijking tot het cymeuze model maar een gering aantal soorten, die er voor in aanmerking komen. In de tweede plaats werden er in het veld nogal wat afwijkingen gevonden. Een moeilijkheid is verder dat de studie van uitsluitend herbariummateriaal hierover geen zekerheid geeft.

Definitie van het groeimodel.

- De spruit zet zich monopodiaal voort, waarbij het terminaal meristeem al dan niet aan het eind van de groei van de spruit generatief wordt.
- De bloei dient strikt opeenvolgend vanaf de basis van de plant naar de top toe plaats te vinden (op deze regel zijn nogal wat uitzonderingen gevonden, in die zin dat er okselknoppen overgeslagen worden).
- Apicale dominantie heeft duidelijk voorkeur.
- Het model herhaalt zich eventueel aan de basis van de plant.

*) Halfstruiken, vaak klimmend.

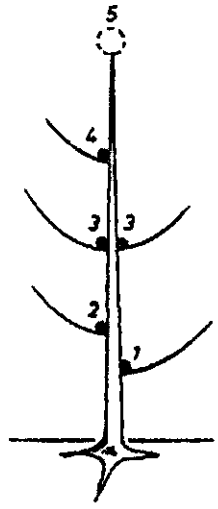


Fig. 3-

Basis-principe

Soorten: *Struchium sparganophorum*
Rolandra fruticosa (niet met zekerheid).

9. DE ZWERFBOUWPERCELEN EN HUN OMGEVING

De veldgegevens verwerkt in deze scriptie zijn verzameld rond Brokopondo, een tiental kilometers ten noorden van het Van Blommesteinmeer, District Brokopondo, Suriname. Geologisch gezien behoort het gebied tot het basaalcomplex van het Grote Guyanese schild, een formatie van zeer oude datum.

Het landschap is zachtglooiend, waarbij de heuveltoppen gemiddeld niet hoger zijn dan ongeveer 50 meter boven zeeniveau. De natuurlijke vegetatie bestaat uit een arm middelhoog drooglandbos op de hoger gelegen delen en een drasbos in de kreekdalen. De twee belangrijkste bodems zijn de heuvelachtige schistgronden en de vlakke terrasgronden langs de rivier. Het gebied is pas recent opengelegd door de aanleg van de Afobakaweg ten behoeve van de bouw van de stuwdam. Deze weg moet worden gezien als een belangrijke aanvoerroute waarover, of waarlangs het transport van de pionierplanten heeft plaatsgehad. Door menselijke activiteiten zijn er in de loop van de tijd een aantal "storingscentra" geschapen, waar de gevonden plantensoorten

hun standplaats hebben. Deze soorten zijn namelijk géén onderdeel van de natuurlijke flora ter plaatse. Zij kunnen zich alleen handhaven bij de gratie van deze verstoringsactiviteiten. De belangrijkste plaatsen zijn de rand van de Afobaka- en Brokopondoweg, een aantal dorpskernen, zwerfbouwpercelen, bospaden en de proeftuin Brokobaka. Deze terreinen fungeren als bronnen van waaruit met name nieuw open te kappen zwerfbouwpercelen van zaden en vruchten van pionierplanten kunnen worden voorzien.

De zwerfbouwpercelen liggen in de regel betrekkelijk geïsoleerd aan bospaden, waarbij de oudste percelen aan het begin van het pad gevonden worden en de jongste aan het eind. Langs deze bospaden bevindt zich een typische pioniervegetatie waarbij de soortensamenstelling wisselt met het karakter van het pad (open ten opzichte van gesloten vegetatie, en de daarvan afhankelijke lichtinval). In deze vegetatie zijn de beide *Bidens* spp., *Rolandra fruticosa*, *Spilanthes paniculata* en *Synedrella nodiflora* vrij frequent aanwezig.

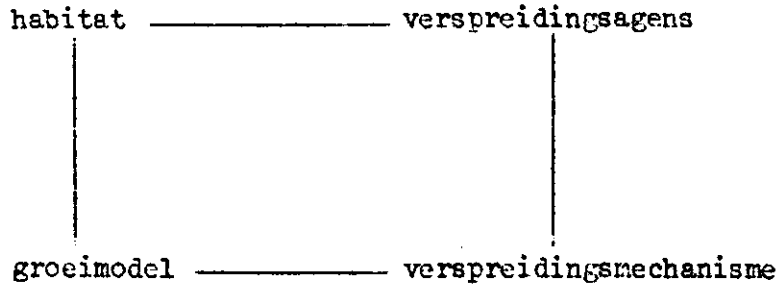
De percelen zijn in de regel ongeveer 1 ha groot en worden gekapt in de periode eind augustus - begin september. In de droge tijd kan het materiaal dan voldoende drogen. Begin december begint de boslandcreool met branden. De voor de teelt van gewassen aanwezige voedingsstoffen bevinden zich vrijwel geheel in de vegetatie opgeslagen, en komen vrij door het branden. De zware bomen laat men liggen zodat het geheel een nogal rommelige indruk maakt. Op de open plaatsen wordt geplant, voornamelijk rijst, cassave, okra, banaan, zoete bataat en yam. Hierna wordt het perceel aan zijn lot overgelaten. Het pas gebrande stuk is een ideaal oord voor pionierplanten, die in het begin vrijwel zonder concurrentie kunnen kiemen en opgroeien. Tot de initiële regeneratiefase behorende composietensoorten zijn overwegend windverspreiders. *Erigeron bonariensis*, *Vernonia cinerea*, *Emilia sonchifolia*, *Erechthites hieracifolia* en *Eupatorium microstemon* zijn vrijwel altijd aanwezig. Doordat de groeiduur van de meeste van deze soorten zeer kort is (2 à 3 maanden) kunnen zich vaak meerdere generaties vestigen, die het in het geval van *Erigeron bonariensis* een enkele maal tot dominantie kunnen leiden. Meestal is het aandeel van deze soorten het eerste jaar na het branden teruggelopen tot 50% of zelfs minder van hun oorspronkelijk aandeel. Voor een algemeen overzicht van het zwerfbouwsysteem wordt verwezen naar het Praktijkverslag BUDELMAN/KETELAARS, 1974.

10. EEN MODEL VAN DE RELATIE "VERSPREIDINGSMECHANISME - HABITAT - GROEIMODEL", AAN DE HAND VAN DIVERSE VOORBEELDEN

De aanwezigheid van een plantensoort in een bepaalde situatie is niet zomaar willekeurig, maar hangt samen met een groot aantal factoren. Indien men uitsluitend kijkt naar het effect van één factor (bijv. de verspreiding) doet men tekort aan andere minstens zo belangrijke factoren. Om de waargenomen verschijnselen te kunnen verklaren, zal gezocht moeten worden naar een vorm van integratie van de aangedragen elementen.

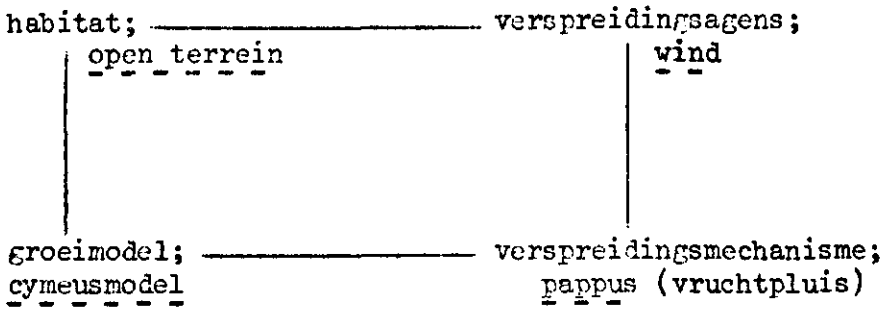
Onder habitat wordt hier verstaan, het totaal van aspecten welke de plant beïnvloeden. Bodem, atmosfeer, flora en fauna vormen de hoofdelementen. Een voorbeeld van een dergelijk oorzakelijk verband is dat op zeer arme bodems de pionierplant slechts een gering aantal verspreidingseenheden kan produceren. Het groeiconcept van een plant is als het ware het antwoord van de plant, ontstaan via de lange weg van de evolutie op een habitat, waar deze soort min of meer een natuurlijk onderdeel van is geworden. Een voorbeeld hiervan is de ontwikkeling van de vruchtpluis, in dienst van de verspreiding, bij plantensoorten in een relatief open habitat. Ook de eigenschap dat bepaalde zaden van plantensoorten uitsluitend in het volle licht, of juist in het volkomen donker kiemen, is er op gericht juist te reageren op een gunstige situatie voor de verdere groei van het individu.

Het bestaan van de relatie habitat - groeiconcept, kan verder worden uitgebouwd door verspreidingsagentia (water, wind, dieren en de mens) te beschouwen als onderdelen van een habitat. Zo is het groeiconcept ook meer dan het door de plant aangenomen groeimodel. Het ontwikkelde verspreidingsmechanisme is een apart element in het groeiconcept. Hieruit ontstaat de volgende relatie:



Bij de toepassing van dit model wordt ieder element vertegenwoordigd door een korte karakteristiek. Dit is niet in alle gevallen mogelijk omdat moeilijk na te gaan is welke factoren hierin mee spelen.

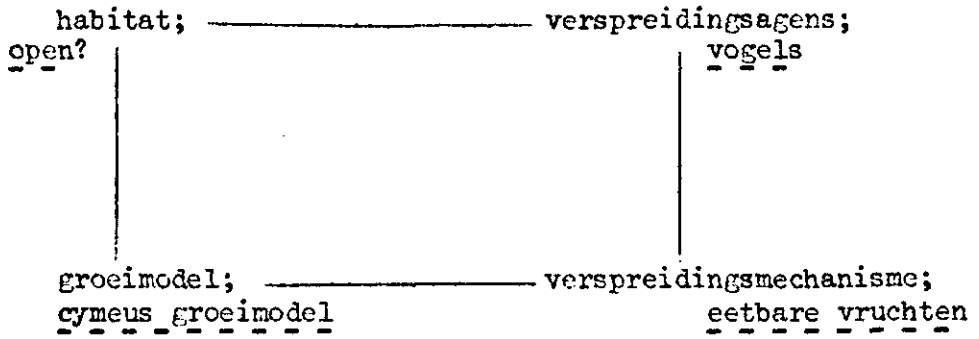
1. Windverspreiders (Anemochoren)



Bij de windverspreiders bestaat deze eenvoudige relatie zonder uitzondering. Bij het cymeuze groeimodel zijn de verspreidingseenheden zo hoog mogelijk opgesteld, om maximaal van eventueel aanwezige wind te profiteren.

Deze groep is veruit de belangrijkste van de Compositae aanwezig in de initiële hergroeifase op zwerfbouwpercelen.

2. Verspreiding door vogels (Endozoöchoren)



Wulffia baccata en waarschijnlijk ook *Clibadium* spp.
In beide gevallen is er sprake van een cymeus groeimodel waarbij het argument geldt, dat de bereikbaarheid van de vruchten optimaal is, als de vruchtwijze zich aan de periferie van de plant bevindt. Over de habitat is weinig met zekerheid te zeggen omdat niets bekend is over het gedrag van de betrokken vogels. Beide soorten zijn struiken, enigszins klimmend (*Wulffia*) waarbij de optimale ontwikkeling na ongeveer een jaar bereikt is. Ze vormen een vrij belangrijke groep in de hergroei op zwerfbouwpercelen.

Het vermoeden bestaat dat naast vogels ook vruchtenetende vleermuizen een rol kunnen spelen bij de verspreiding van plantensoorten. Over eventuele verspreiding door vleermuizen van bovengenoemde soorten zijn geen gegevens beschikbaar.

3. Verspreiding door dieren (Epizoöchoren)

habitat; ——— verspreidingsagens;

zoomvegetatie
bospaden

via de pels van dieren
kleding van de mens

groeimodel; ——— verspreidingsmechanisme;

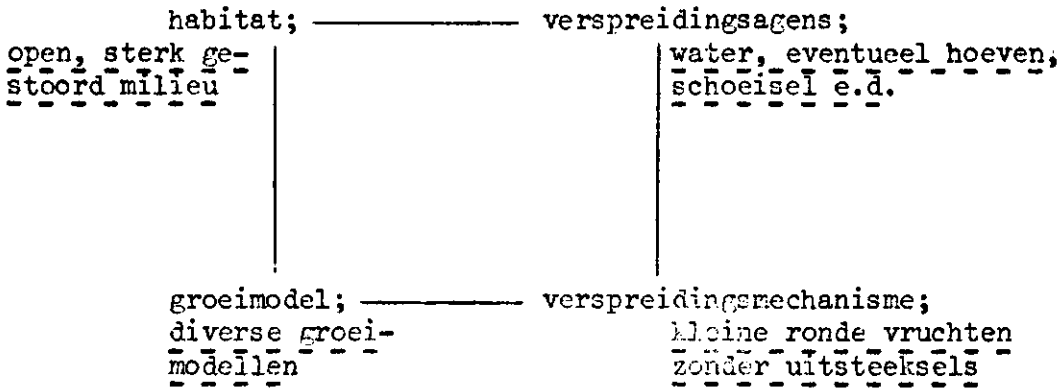
diverse groeimodellen

haken, snavels, gewimperde randen. Blijvend, scherp gepunt involucrum (*Rolandra fruticosa*)

Deze groep van planten is voornamelijk te vinden in zoomvegetaties van bospaden. Opvallend is dat binnen deze groep beide groeimodellen voorkomen, evenals de gevonden afwijkingen (o.a. *Synedrella nodiflora*, ander groeimodel?). Bij deze wijze van transport biedt zowel eindstandige plaatsing van de vruchtwijze als een okselstandige plaatsing voordelen voor de verspreiding door mens en dier. Dit hebben we in de praktijk herhaaldelijk ervaren in de vorm van tientallen vruchten die vastgehecht waren aan onze broekspijpen. (*Bidens*, *Rolandra*)

4. Verspreiding door afstromend water (Hydrochorie) en eventueel gevolgd door verspreiding door dieren (Epizoöchorie)

Met opzet worden deze categorieën samen genomen, omdat naast afstromend water, dieren (poten, hoeven) of de mens (schoeisel, autobanden) voor verder transport kunnen zorgen. Een situatie waarbij afstromend water frequent voorkomt heeft als hoofdkenmerk een zeer open vegetatie of zelf het totaal ontbreken daarvan. Bij veel plantensoorten zoals *Kyllinga* spp., *Rhynchospora* spp. en *Fimbristylis* spp. (Cyperaceae) en *Jussieua erecta* (Onagraceae) is waargenomen hoe effectief een dergelijke vorm van verspreiding, in ieder geval op korte afstand kan zijn. Eén exemplaar aan de top van een flauwe helling op een pas opengekapt zwerfbouwperceel kan zorgen voor een aantal opvolgende generaties, gelegen in een waaiervormig patroon hellingafwaarts.



De soorten behorende bij deze groep zijn o.a. *Eclipta alba*, *Struchium sparganophorum* en *Melampodium camphoratum*. Ze komen niet frequent op zwerfbouwpercelen voor, wat kan wijzen op een tragere manier van transport. *Eclipta* en *Struchium* komen voor op wat vochtiger plekken (bospaden), terwijl *Melampodium* juist op drogere standplaatsen gevonden wordt (soort van de savannegordel). Het groeimodel speelt hierbij geen duidelijke rol.

11. INDELING VAN DE GEVONDEN SOORTEN NAAR VERSPREIDINGSMECHANISMEN

Bij de indeling zijn de genoemde soorten frequent voorkomend, terwijl hun verspreidingsmechanisme met vrij grote zekerheid bekend is. De restgroep is een aanvulling, en betreft soorten die slechts een enkele keer zijn waargenomen, en op grond van deze ondergeschikte rol niet voor behandeling in aanmerking komen. De totale lijst geeft het aantal soorten weer dat in het gebied gevonden werd. Per categorie zijn eveneens voorbeelden van analoge vormen van verspreiding bij andere families (zie BUDELMAN en KETELAARS, 1974).

Wind (Anemochoren)

1) *Emilia sonchifolia*
2) *Erechthites hieracifolia*
3) *Eupatorium odoratum*
4) *Eupatorium microstemon*
5) *Vernonia cinerea*
6) *Erigeron bonariensis*
7) *Porophyllum ruderale*

- *Andropogon leucostachyus* (Gramineae)
- *Andropogon bicornis* (Gramineae)
- *Blepharodon nitidus* (Asclepiadaceae)

Vogels (Endozoöchoren)	- Solanaceae [1] (o.a. genus *Solanum*)
8) *Wulffia baccata*	- Melastomaceae [1] (o.a. genus *Clidemia*)
9) *Clibadium sylvestre*	- Rubiaceae [1]
10) *Clibadium surinamense*	- *Lantana camara* (Verbenaceae)
Dieren/de Mens (Epizoöchoren)	
11) *Synedrella nodiflora*	- *Desmodium canum* (Papilionaceae)
12) *Ageratum conyzoides*	- *Sida* spp. (Malvaceae)
13) *Bidens pilosa*	- *Paspalum conjugatum* (Gramineae)
14) *Bidens cynapiifolia*	
15) *Spilanthes paniculata*	
16) *Rolandra fruticosa*	
Afstromend water (Hydrochorie) / Dieren, de Mens (Epizoöchorie)	
17) *Melampodium camphoratum*	- Gramineae (*Paspalum* spp.)
18) *Eclipta alba*	- Cyperaceae (*Kyllinga, Fimbristylis, Cyperus* spp.)
19) *Struchium sparganophorum*	- Onagraceae (*Jussieua* spp.)
	- Scrophulariaceae (*Lindernia crustacea, Scoparia dulcis*)
	- Rubiaceae (*Borreria* spp.)
	- Euphorbiaceae (*Croton miquelianus, Phyllanthus* spp.)
	- Turneraceae (*Piriqueta cistoides*)
	- Melastomaceae (*Nepsera aquatica*)

Restgroep

Soort	Verspreidingsmechanisme
Geissopappus caleoides	?
Mikania amara	wind
Wedelia trilobata	overwegend via vegetatieve delen
Elephantopus carolinianus	?
Piptocarpha triflora	?
Eupatorium pauciflorum	wind
Eupatorium macrophyllum	wind
Mikania micrantha	wind

[1] Mogelijk dat bij deze families ook andere dieren een rol spelen, vooral bij grotere vruchten.

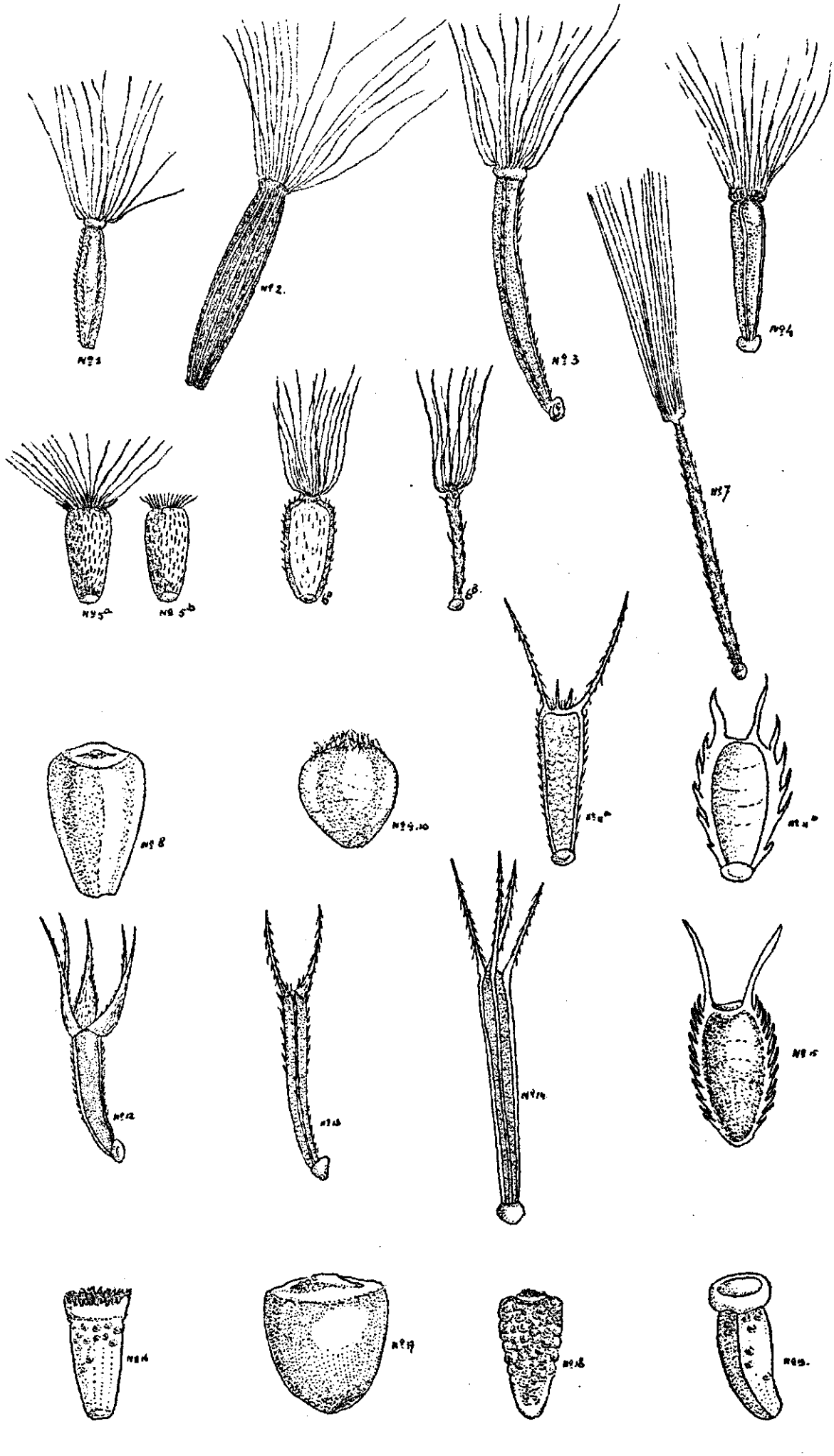


fig 4

AB mai 74

Figuur 4. Afbeeldingen van de vruchten

No.	1	*Emilia sonchifolia*
"	2	*Erechthites hieracifolia*
"	3	*Eupatorium odoratum*
"	4	*Eupatorium microstemon*
"	5a	*Vernonia cinerea*
"	5b	*Vernonia cinerea*, alleen de buitenste rij pappusharen getekend
"	6a	*Erigeron bonariensis*
"	6b	*Erigeron bonariensis*, zijaanzicht
"	7	*Porophyllum ruderale*
"	8	*Wulffia baccata*
"	9, 10	*Clibadium* spp.
"	11a	*Synedrella nodiflora*, achene van de buisbloemen
"	11b	*Synedrella nodiflora*, achene van de lintbloemen
"	12	*Ageratum conyzoides*
"	13	*Bidens pilosa*, randachene
"	14	*Bidens cynapiifolia*, middenachene
"	15	*Spilanthes paniculata*
"	16	*Rolandra fruticosa*
"	17	*Melampodium camphoratum*
"	18	*Eclipta alba*
"	19	*Struchium sparganophorum*

N.B. Schalen onderling niet vergelijkbaar.

12. CONCLUSIES

- Terwijl de onderzochte groep planten relatief gering in aantal is, vertegenwoordigt deze een veelheid in verspreidingsmethoden.
- De gevonden groep planten vormt géén natuurlijk onderdeel van de climaxvegetatie ter plaatse, en is om deze reden voor zijn bestaan aangewezen op centra van verstoring.
- Als er op grotere schaal centra van verstoring worden geschapen, zal de groep pionierplanten zijn areaal zien toenemen, en daarbij absoluut in aantal toenemen.
- Op grond van waarnemingen op zwerfbouwpercelen is vastgesteld dat de windverspreiders bij de onderzochte groep planten, in het bereiken van nieuwe percelen de grootste kans hebben om onderdeel uit te maken van de initiële hergroeifase (waarschijnlijk op grond van het karakter van de verspreidingsmethode gecombineerd met de enorme produktie van vruchten).
- Het voorkomen van oppervlakkig afstromend water op landbouwgronden is niet alleen vanuit het oogpunt van erosiebestrijding belangrijk, maar heeft tevens een nuttige functie in het tegengaan van infestatie door diverse pionierplanten, die in de groep van de hydrochoren vallen.
- Bewust of onbewust, het in veel gevallen nalaten van wieden als landbouwkundige maatregel in het zwerfbouwsysteem, heeft een positieve invloed op de hergroei van de oorspronkelijke vegetatie.

13. LITERATUUR

BAKER, H.G. en G.Z. STEBBINS, 1965. The genetics of colonizing species, Acad. Press., New York, London.

BENTHAM, G., 1873. Notes on the classification, history and geographical distribution of Compositae. J. Linn. Soc., 13.

BUDELMAN, A. en J.J.M.H. KETELAARS, 1974. Een studie van het traditionele landbouwsysteem (zwerfbouw) onder de Surinaamse boslandcreolen. CELOS Rapporten, 96.

BURTT, B.L., 1961. Compositae and the study of functional evolution. Trans. Proc. Bot. Soc. Edinb., 39: 216-232.

GOOD, R., 1931. Some evolutionary problems presented by certain members of the Compositae. J. Bot., 69.

HIRSCH, A., 1901. Ueber den Bewegungsmechanismus des Composieten pappus. Berlin.

OLDEMAN, R.A.A., 1972. l'Architecture de la forêt Guyanaise. These, Academie de Montpellier.

RIDLEY, H.N., 1930. The dispersal of plants throughout the world.

SMALL, J., 1918. Dispersal of the Compositae. New Phytologist, 17: 200.

ZOHARY, M., 1950. Evolutionary trends in the fruiting head of Compositae. Evolution 4: 103-109.

14. BESCHRIJVING VAN DE GEVONDEN SOORTEN

De soorten worden behandeld in groepen uitgaande van het gebruikte verspreidingsmechanisme (zie pag. 28).

Aan het eind van iedere beschrijving wordt het referentiemateriaal vermeld.

C = CELOS-herbarium, te Paramaribo.
L = Herbarium 's Landsbosbeheer te Paramaribo.
W = Herbarium Wageningen (Laboratorium voor Planten systematiek).

Naast het eigen materiaal (A.B.) is nog gebruik gemaakt van de collecties van Groenendijk (E.G.), Gieteling (C.J. Gi.) en Schouten (H. Sch.).

De beschrijvingen (behoudens die van de vruchten) zijn summier, voor verder informatie wordt verwezen naar Flora of Surinam, Pulle, Vol. IV part 2.

1. *Emilia sonchifolia* (L.) D.C.

Eénjarig, kruidachtig, opvallend licht grijsgroen van kleur tot ca. ½ m hoog. Bladen, afwisselend, zittend, grotendeels behorend tot wortelrozet, bovenste stengelomvattend, ei- lancetvormig, onregelmatig getand, kaal of verspreid behaard en dan vooral de middennerf. Stengel rond, kaal, soms aan de basis verspreid behaard. Hoofdjes langgesteeld, terminaal (cymeus groeimodel), involucrum enkelrijig, bladen, kaal, spits, ca. 1 cm lang, uit ongeveer 10 bladen bestaand, kroonbuis rose rood-paars. Indien straalbloemen aanwezig dan zijn deze vrouwelijk.

Vrucht: pappus ca. 5-6 mm, vruchtje ca. 2½ mm lang, vruchtwand sterk geribd, pappusharen talrijk, welke in droge toestand makkelijk loslaten vruchtje meest recht, breedte iets afnemend naar de beide uiteinden, zowel ribben als groeven donkerbruin gekleurd, ribben bezet met korte, aangedrukte, in de richting van de pappus wijzende haren, vrucht vaak enigszins afgeplat en voorzien van 5 ribben.

Distributie: geïntroduceerd in tropisch Amerika. Pantropisch.

Ecologie: een typische vertegenwoordiger op gestoorde plaatsen. Treedt zelden masaal op, maar is op erfjes vrijwel altijd aanwezig. Hetzelfde geldt voor zwerfbouwpercelen. Windverspreider.

Referentiemateriaal

C; E.G. no. 40, AB no. 1, 121, 122, 256.
L; A.B. no. 34.
W; H. Sch. no. 74.

2. *Erechthites hieracifolia* (L.) Rafin. ex D.C.

Eénjarig tot 1½m, weinig of niet vertakt, rechtopgaand kruid, stengel sterk gegroefd, kaal of zeer licht behaard. Bladen zittend of min of meer stengelomvattend, verspreid, langwerpig tot lancet vormig, top spits, 5-12 cm lang, bladrand in de regel getand. Hoofdjes eindelings geplaatst in dicht pluimen of tuilen, cymeus groeimodel. Involucrum éénrijig, 15-20 schubben ca. 1 cm lang, lijnvormig, top spits. Kroonbuis lichtgeel van kleur.

Vrucht: ca. 3 mm lang, pappus 8-10 mm lang. Vrucht in het midden iets breder dan aan de uiteinden, overlangs bezet met lichter gekleurde ribben, meest onbehaard, groeven donker gekleurd, bezet met pappusgerichte, aangedrukte korte beharing. Pappus bestaat uit vele, even lange witte haren, die in droge toestand gemakkelijk loslaten.

Distributie: zeer algemeen voorkomend tropisch onkruid. Pantropisch.

Ecologie: onkruid van allerlei open, enigszins vochtige plaatsen. Op grond van de pappusstructuur een typische windverspreider, welk vrij algemeen op zwerfbouwpercelen gevonden kan worden.

Referentiemateriaal

C; A.B. no. 2, 125, 319, 320, 413. E.G. no. 150.
L; A.B. no. 321.
W; H. Sch. no. 116, 126.

3. *Eupatorium odoratum* L.

Klimmende half-heester, tot 150-200 cm hoog, stengel rond meest iets geribd, verkalend. Bladen kruidachtig, tegenoverstaand, eirond tot deltavormige, meest toegespitst, voet meest rond. Bladschijf in de regel grof getand, terwijl de hoogte bladeren gaaf kunnen zijn en dan vaak min of meer breed lancetvormig. Bladen vooral aan de bovenzijde verspreid behaard. Hoofdjes in tuilvormige bloeiwijzen (cymeus groeimodel) voorzien van lange stelen. Involucrum klokvormig 4 * 10 mm, vele rijen omwindsel bladen, stomp (nadroging opvallende donkere marge vooral aan de top) duidelijk bruingestreept en meest onbehaard. Bloemkroon wit.

Vrucht: ca. 4 mm lang, pappusharen vrij talrijk, ca. 5 mm lang, ongeveer 1 mm breed naar de basis toe wordt de vrucht langzamerhand wat smaller, sterk geribd. Ribben zijn behaard. Het vruchtwandoppervlak is zwartpuntig van structuur. Pappusharen, aan de basis iets gekromd, bezet met sterk ontwikkelde laterale cilia.

Ecologie: deze soort komt veelvuldig voor als onderdeel van de groep struiken bij de hergroei op zwerfbouwpercelen. Het is typische windverspreider, die op allerlei open plekken (o.a. wegbermen, open bospad vegetaties) voorkomt,

Distributie: tropisch Centraal- en Zuid Amerika.

Referentiemateriaal

C; C.J.Gi. no. 6 E.G. no. 79, A.B. no. 9, 10, 11, 217, 218, 219, 323, 454.
W; H. Sch. no. 118.

4. *Eupatorium microstemon* Cass.

Eénjarig, kruidachtig tot ongeveer 0,5 meter hoog, meest lager, stengel onregelmatig kort behaard. Bladen tegenoverstaand, bovenste verspreid, dun kruidachtig, driehoekig, spits of iets toegespitst met een stompe top. Bladen aan de basis meestal gaafrandig de twee andere zijden van de driehoek gekarteld, kaal, met in de regel een korte (al of niet bloeiende) spruit in de oksel. Groeimodel cymeus. Involucrum lancetvormig, min of meer spits, kaal. Bloemen wit tot heel flets blauwpaars.

Vrucht: vruchtje klein, kaal, ca. 1 mm lang, 5 hoekig met geprononceerde witgekleurde ribben, vruchtwand glad en zwart van kleur, aan de basis een licht gekleurde callusring. Veel pappusharen.

Ecologie: onkruid van beschaduwde, meest vochtige plaatsen. Veel aanwezig onder oliepalm in de proeftuin Brokobaka. Deze soort komt pleksgewijs frequent op zwerfbouwpercelen voor. Windverspreider.

Distributie: tropisch Zuid Amerika (West Indië, Colombia, Bolivia, Brazilië, Peru en Venezuela).

Referentiemateriaal

C; E.G. no. 109. A.B. no. 32, 124.

5. *Vernonia cinerea* (L.) Less.

Kruidachtig enigszins verhoutend bij forse exemplaren, 0.30-1½ m hoog, stengel rolrond voorzien van streping, of vele smalle ondiepe groeven. Bladsteel ca. ½ cm lang, bladen verspreid, lancet-, ruitvormig gaaf tot enigszins getand, bladrand vaak sterk gegolfd, beide zijden van het blad min of meer behaard, onderkant grijs groen van kleur, de bladsteel is meestal voorzien van vleugels omdat de bladschijf zich voorzet langs de bladsteel. Blad 2½-5 cm lang 1-2 cm breed. Pas in de bloeiwijze treedt vertakking van de stengel op, hierdoor ontstaat een pluimvormige bloeiwijze (zie ook onder "groeimodellen"). Per hoofdje ongeveer 15 bloemen aanwezig. Involucrum bestaand uit 4 rijen bladen, lancetvormig, scherp gepunt aan de top, aan de basis behaard. Kleur kroonbuis, wit, rose of paars.

Vrucht: lengte vrucht ca. 2 mm, zwak geribd, bruingeel, onregelmatig behaard, pappus dubbelrijig, buitenste rij zeer kort, binnenste rij ca. 3 mm, in droge toestand makkelijk loslatend, vorm van de vrucht vrijwel cilindrisch, naar de basis iets versmallend.

Distributie: pantropisch. Geïntroduceerd in Zuid Amerika, oorspronkelijk uit Azië.

Ecologie: windverspreider. Zeer algemeen voorkomend op allerlei open, gestoorde plaatsen. Ook in wegrand vegetaties en tussen het kudzudek op de proeftuin Brokobaka. Bij deze soort is de uitbouw van de bloeiwijze, naarmate de plant onder gunstiger omstandigheden staat, vaak heel mooi waar te nemen.
Groeiduur 2 à 3 maanden. De vruchten hebben het vermogen onmiddellijk te kiemen.

Referentiemateriaal

C; E.G. no. 5, A.B. no. 16.
L; A.B. no. 18.

6. *Erigeron bonariensis* L.

Eénjarig, kruidachtig tot 2 m hoog, stevige enigszins geribde stengel, schaarse grijze beharing. Bladen, verspreid, zittend, lancetvormig, bovenste vaak lijnvormig, spits aan de top, aan beide zijden grijs behaard. Hoofdjes in lange pluimen (cymeus model), gesteeld, ongeveer even lang als breed, omwindsel bladen lijnvormig spits toelopend, behaard, bloemen wit of geel.

Vrucht: Achene ca. 1½ mm lang, pappus ca. 3 mm, pappusharen niet talrijk ca. 20 stuks, Achene saffraangeel, randen bruin, stompbootvormig, samengedrukt. Randen (lijsten) van de vrucht onregelmatig behaard vooral aan de top. Aan de basis van de vrucht een duidelijk te onderscheiden ring met een witte kleur. Basis van de afzonderlijke pappusharen in droge toestand gebogen, waardoor een kommetje ontstaat. Pappusharen allemaal ongeveer evenlang, vuilwit van kleur.

Distributie: oorsprongsgebied is Centraal- en Zuid Amerika, tevens geïntroduceerd in Australië. BENTHAM (1873) noemt ook Afrika.

Ecologie: een typisch windverspreider gezien habitus en vrucht. Komt op zwerfbouwpercelen gelegen op de armere gronden rond Brokobaka (Rosebelformatie) soms zeer veelvuldig voor. Daarbuiten eigenlijk niet aanwezig. Als gevolg van de arme bodems heeft de regeneratie op een dergelijk perceel langzaam plaats. Door afwezigheid van concurrentie van andere soorten is *E. Bonariensis* in staat om ter plaatse meerdere generaties te produceren, zodat naast uitgebloeide staken ook kiemplanten en vegetatieve exemplaren voorkomen.

Referentiemateriaal

C; E.G. no. 125, A.B. no. 109, no. 324, 325.
W; E.G. no. 125.

7. *Porophyllum ruderale* (Jacq.) Cass.

In de literatuur vaak vermeld onder *P. ellipticum* (L.) Cass.

Eénjarig, kaal, fors, grijsgroen kruid, tot 1½-2 m hoog, ronde gestreepte stengel. Bladen verspreid, voorzien van lange bladsteel, elliptisch, top stomp, spits toelopend aan de basis, 3-5 cm lang, met gave of enigszins getande rand. Hoofdjes in losse tuilen, met ca. 5 cm lange bloeistelen, involucrum lijnvormig spits toelopend ca. 2 cm lang, éénrijig, 5 bladen.

Vrucht: ca. 8 mm lang, pappus bestaand uit talrijke ca. evenlange vuilgele haren ca. 10 mm lang, vrucht lijnvormig ca. ½ mm breed naar de basis iets versmallend, uitlopend in een barsteenkleurige callus, aan één zijde open. Oppervlak vruchtwand ondiep gegroefd, verspreid aangedrukt behaard in de richting van de top wijzend, vruchten in droge toestand enigszins afgeplat.

Distributie: Tropisch Amerika.

Ecologie: Wind verspreider. Niet overvloedig, maar wel op geheel verschillend gelegen zwerfbouwpercelen gevonden, ook wel in wegbermen.

Referentiemateriaal

W; E.G. no. 128 (onder syn. *P. ellipticum*)
C; A.B. no. 326, 327

8. *Wulffia baccata* (L. f.) O. Kuntze

Meerjarig, struik, vaak enigszins klimmend van habitus, tot 2½ m hoog, stengel vertakkend, vierhoekig, borstelharig, in de regel paars van kleur met groene rond vlekken. Bladen tegenoverstaand, gesteeld, ovaal tot lancetvormig, top toegespitst, bladrand getand, meestal gaaf, voet versmallend, oppervlak aan beide zijden ruw door korte beharing, tot 15 cm lang, meestal veel korter. Hoofdjes terminaal, langgesteeld. Involucrum 2 rijig, eilancetvormig, top min of meer spits, borstelharig. Lintbloemen geel, steriel, 8-15, schijfbloemen oranje-geel, tweeslachtig, bloeiend van buiten naar binnen. Hoofdje tot ca. 1½ cm in doorsnee, min of meer bolvormig, stroschubben groot en hard, oranje van kleur.

Vrucht: kaal grootste breedte aan de top, ruitvormig op doorsnede, aan beide zijden de zijkanten van de vrucht afgeplat top van de vrucht vlak, het zaad is omgeven door sappig vruchtvlees.

Distributie: inheems in Zuid Amerika.

Ecologie: RIDLEY vermeldt deze soort onder het synoniem *W. Stenoglossa* D.C. en veronderstelt dat de verspreiding plaatsheeft via vogels, die de achenen eten.

De plant komt zeer regelmatig voor op zwerfbouwpercelen, maar ook wegbermen, rivieroevers en andere open plaatsen.

Bij situaties waarbij de regeneratie bijzonder langzaam verloopt (Afobaka) blijkt *Wulffia baccata* samen met *Cordia schomburgkii* (Boraginaceae) dominant op te treden voor zover het de struiken betreft, vooral waar het om relatief droge gebieden gaat.

Referentiemateriaal

C; A.B. no. 115, 116, 117, 118, E.G. no. 118, C.J.Gi no. 70.
L; A.B. 529.
W; H. Sch. no. 136, 137, 138.

9. *Clibadium sylvestre* (Aubl.) Baillon

Struikvormig tot 4 à 5 meter, in de regel lager, met ronde zwakgestreepte stengel, welke aangedrukt behaard is, en min of meer donker bruinpaars van kleur. Bladen tegenoverstaand, voorzien van een bladsteel (1-3 cm), ovaal tot langwerpig van vorm, 4-14 cm lang, 2-9 cm breed, top spits of toegespitst, bladrand regelmatig gezaagd, vooral onderzijde van het blad aangedrukt behaard. Hoofdjes in eindelings geplaatste tuilen of pluimen, veel bij elkaar, kort gesteeld. Bloeiassen kort behaard, meest aangedrukt. Hoofdjes ca. 3½ mm lang en even breed, ca. 8 involucrum bladen welke min of meer ovaal van vorm zijn soms met een duidelijk uitspringende nerf, 4-6 straalbloemen vrouwelijk, kroon meest wit van kleur soms licht rose, schijfbloemen manlijk, 10-14, géén stroschubben.

Vrucht: 2 à 3 mm, urnvormig, grootste breedte boven het midden ca. 2 mm, géén pappus, rond de aanhechtingsplaats van de bloemdelen, waar zich een enigszins uitstekend litteken bevindt, schaarse onregelmatige beharing bestaand uit gelede haren. De vlucht heeft 2 geprononceerde ribben, waardoor één zijde van de vrucht bolvormig is terwijl de andere zijde naar de ribben toe enigszins afgeplat is. Vruchtwand papilleus van structuur, donker bruinzwart.

Distributie: West Indië, Noordelijk Zuid Amerika.

Ecologie: de plant komt veel voor op zwerfbouwpercelen, waar hij gezaaid wordt, en dient als visvergift. Men perst de bladeren uit, waarmee een stroompje vergiftigd wordt. De plaatselijke naam is Blaka koenami of ware koenami.

Als zodanig vormt de plant een belangrijke component in het struiken-complex van de regeneratie van de vegetatie op zwerfbouwpercelen.

Referentiemateriaal

L. A.B. no. 87.
C; A.B. no. 14.

10. *Clibadium surinamense* L.

Struikvormig, tot 2 m, met ronde iets gestreepte fluwelig behaarde stengel, bladstelen in de regel ongeveer 2 cm behaard. Bladen tegenoverstaand, eirond tot meer langwerpig, top spits of toegespitst soms iets wegdraaiend uit de lengteas, regelmatig gezaagd tot dubbelgezaagd, beide zijden korte ruwe beharing. Hoofdjes zittend, vele, in eindelingse trossen verenigd, 3-4 straalbloemen, wit, antheren donker gekleurd, omwindselbladen 4-6, ovaal, behaard.

Vrucht: als bij *Clibadium sylvestre* (no. 9).

Distributie: Centraal tropisch Zuid Amerika.

Ecologie: komt overvloedig voor op zwerfbouwpercelen gelegen in de buurt van Dreipade op oeverwallen. De plant vormt relatief een belangrijk onderdeel van de wegrandvegetatie ter plaatse. Plaatselijke naam is wilde koenami. Transport van de zaden waarschijnlijk door vogels, die de vruchten eten.

Referentiemateriaal

L; A.B. no. 289, 1220
C; A.B. 502, 1221, 1222, E.G. no. 123, C.J.Gi. no. 71.
W; H. Sch. no. 113.

11. *Synedrella nodiflora* (L.) Gaertn.

Eénjarig, soms aan de basis verhoutend kruid met ronde verkalende stengel. De vertakkingwijze is bijzonder. Eindstandig wordt een bloeiwijze gevormd, waarna de groei door twee okselknoppen wordt overgenomen (pseudo-dichotomie). Op deze manier kan het model zich uitbreiden. De bladen zijn tegenoverstaand, ruw van structuur, kruidachtig, langwerpig met grootste breedte meestal onder het midden, soms neigend naar ruitvormig, de bladsteel is gewimperd, de bladschijf onregelmatig gezaagd, beide zijden aangedrukt, ruw behaard. Hoofdjes langwerpig 6-7 * 4 mm, meestal gesteeld, naast eindstandige hoofdjes (zie vertakking) ook okselstandige hoofdjes aanwezig. Omwindsel bestaat uit 4 involucrum bladen, 2 buitenste bladachtig, groen, behaard, de twee binnenste bleek, schubachtig. Stroschubben aanwezig. 3-4 straalbloemen, 6-8 buisbloemen. Bloemkroon opvallend geel gekleurd. Bij deze soort is heterocarpie aanwezig (zie vruchtbeschrijving).

Vrucht: buisbloem: ca. 3½ mm lang, 2-4 snavels (analoog aan vruchtpluis) ca. 3 mm vrucht vanaf de top naar de basis langzaam versmallend, bezet met wratachtige knobbels, vooral de randen van de vrucht licht behaard, op doorsnede min of meer half-cirkelvormig. Tussen de snavels en de vrucht een lichter gekleurde kussenachtige structuur. Snavels niet allemaal even lang, meestal 2 even lang en 2 veel korter (zijn ook exemplaren met drie en zelfs vier volledig ontwikkelde snavels gevonden). Straalbloemen: vorm van de vrucht min of meer bootvormig, binnenzijde sterk uitgehold. Aan de top meestal 2 snavels (enigszins behaard), lijsten van de vrucht verdikt, voorzien van kleinere snavels naar de top gericht. Vruchtwand papilleus van structuur.

Distributie: oorspronkelijk afkomstig van Tropisch Amerika, momenteel Pantropisch. RIDLEY vermeldt dat deze soort de oude wereld pas rond 1900 bereikt heeft, waarbij de mens als de belangrijkste verspreider wordt bestempeld.

Ecologie: kruid van open plaatsen, enigszins vochtig. Veel in wegbermen (o.a. proeftuin Brokobaka) en als onderdeel van zoomvegetatie van bospaden, samen met *Spilanthes paniculata*. Beide vruchten zijn uitgerust met meerdere snavels zodat verspreiding via de pels van dieren en kleding van de mens voor de hand ligt.

Referentiemateriaal

C; E.G.; no. 7, A.B. no. 286.
L; A.B. no. 62.
W; H.Sch. no. 112.

12. *Ageratum conyzoides* L.

Eénjarige rechtopgaand kruid, zeer variabel in hoogte, bloeiende exemplaren van 10 cm tot meer dan 1 m hoog. Stengel rond of zwakkantig bezet met gelede haren. Bladen tegenoverstaand, gesteeld. Bladeren eivormig tot driehoekig, top stomp tot iets spits. Bladrand gekarteld 3-6 cm lang, 2-3 cm breed. Hoofdjes in gedrongen tuilen, zowel de terminaal als axillaire plaatsing, ca. 60 bloemen. Omwindselbladen 2-3 rijen, 15-20 stuks, lancetvormig. Bloemen 2-slachtig kroon wit of bleek lila.

Vrucht: recht tot iets gekromd ca. 2 mm lang, 5 lijsten bezet met schaarse naar de pappus wijzende haren, min of meer lineair, aan de basis callusweefsel, vruchtwand, fijngestreept zwart. Pappus: 2½ mm lang, bestaande uit 5 schubben welke langgerekt driehoekig aan de basis zijn en uitlopen in een spitse naald, geel of vuil wit gekleurd. De driehoekige basis van de pappusschubben is enigszins rafelig van structuur.

Distributie: oorspronkelijk afkomstig uit Tropisch Zuid Amerika, terwijl de soort momenteel Pantropisch is.

Ecologie: het is typisch een plant die zich in cultuur gebieden ophoudt, en hoogst waarschijnlijk heeft de mens een belangrijke rol gespeeld bij de verspreiding. RIDLEY ziet de pappusborstels als een uitstekend mechanisme voor vervoer via pels en kleding. Op zwerfbouwpercelen soms enkele exemplaren aanwezig, terwijl vooral in de Proeftuin Brokobaka de wegbermen er vol mee staan. Ook elders wegbermen, maar vooral dorpskernen fungeren als standplaats.

Referentiemateriaal

L; A.B. no. 305
C; E.G. no. 44 A.B. no. 7, 132
W; H.Sch. no. 102

13. *Bidens pilosa* L.

Kruid, verhoutend aan de basis, eenjarig tot 1.20 m stengel meest kaal, vierkant tot afgerond of gegroefd. Bladen tegenoverstaand, gesteeld, kruidachtig, kaal, enkelvoudig veerdelig, 3-5 blaadjes, hoofdjes terminaal, lange bloeistelen. Buitenste omwindsel bladen aan de voet smaller dan net onder de top, geen straalbloemen aanwezig. Schijfbloemen geel, vruchten, cilindervormig ca. 1 cm lang 2-3 gele snavels van 2-3 mm lengte, zowel snavels als bovenste gedeelte van de vrucht gebaard. Voor verdere beschrijving zie *Bidens cynapiifolia*.

Distributie: Pantropisch.

Ecologie: als we de vrucht bekijken ligt transport via pels en kleding voor de hand (*Bidens* spp. samen met *Rolandra fruticosa* bleken soorten te zijn, die zich zeer makkelijk aan kleding kunnen vasthechten). *Bidens pilosa* komt zelden op zwerfbouwpercelen voor, wel veel in bospad vegetatie, die een beetje open was. RIDLEY veronderstelt dat de mens de belangrijkste transportmogelijkheid levert voor de beide soorten. Zowel *B. pilosa* als *B. cynapiifolia* blijken vrijwel onmiddellijk te kunnen kiemen.

Referentiemateriaal

W; E.G. no. 91, H.Sch. no. 98.
L; A.B. no. 885.
C; A.B. no. 110, E.G. no. 91.

14. *Bidens cynapiifolia* H.B.K.

Kruid, verhoutend aan de basis, éénjarig 0.50-2 m. Bladen tegenoverstaand, in de regel dubbelveerdelig, met bladsteel, ei- lancetvormig, stengel min of meer 4-kantig, onbehaard. Involucrum 2-rijig, buitenste involucrumbladen spits toelopend. Hoofdjes op lange bloeistelen, buisbloemen 2-slachtig, geel meestal straalbloemen aanwezig, 4-5 steriel, wit of bleek geel.

Vrucht: lengte 13-20 mm (afhankelijk van de plaats) grootste breedte ca. 1 mm, zwartbruin, cilindervormig, vrucht recht of enigszins gekromd oppervlak vruchtwand gegroefd, fijnpuntige structuur, buitenste vruchten die korter zijn, vaak licht behaard, in de richting van de snavels wijzend. Aan de top, 4 snavels bezet met naar de vrucht wijzende weerhaken ca. 1/3 mm lang, lengte van de snavels ca. 3 mm. Deze snavels zijn niet homoloog met de pappusstructuren van de windverspreider.

Distributie: algemeen Tropisch Amerika.

Ecologie: zie hiervoor *Bidens pilosa*. Beide soorten zijn vertegenwoordigd in dezelfde habitat.

Referentiemateriaal

C; A.B. no. 39, 294
L; A.B. no. 295.

15. *Spilanthes paniculata* Wall ex D.C.

(In de literatuur, flora van Suriname Pulle, vermeld als *S. acmella* (L.) Murr., dit synoniem is echter verouderd, zie KOSTER and PHILIPSON in Blumea 6, 1950.)

Eénjarig, kruidachtig, schaars behaard of kaal, 30-60 cm hoog, bladen tegenoverstaand, kruidachtig, ei- lancetvormig, gaaf tot gezaagd, meest stompe top, basis in de bladsteel versmallend 5-7 cm lang, 1½-3½ cm breed. Hoofdjes conisch van vorm 5-7 mm lang, 5-6 mm breed, straalbloemen in één rij, schijfbloemen talrijk.

Vrucht: lengte ca. 2½ mm, grootste breedte ca. 1 mm, min of meer ovaal van vorm, grootste breedte iets boven het midden, aan twee zijden sterk gewelfd, randen overlangs afgeplat. Vruchtwand zwart puntig van structuur, de twee lijsten van de vrucht zijn bezet met een safraankleurige rand waarop veel in de richting van de top wijzende haren zijn ingeplant 1/4-1/3 mm lang), zodat de vrucht van 2 gewimperde ribben is voorzien. Aan de top bevinden zich twee ca. 1-1½ mm lang setae, waartussen de vrucht iets ingezonken is.

Distributie: Pantropisch.

Ecologie: komt voor op wat vochtiger plaatsen, rond Brokobaka voornamelijk gezien op wat meer beschaduwde bospaden waar deze soort deel uitmaakte van de soomvegetatie, samen met o.a. *Bidens* spp. en *Synedrella nodiflora*. RIDLEY (blz. 568) veronderstelt dat het transport plaatsheeft doordat de vruchtje aan de pels van dieren blijft hangen, gezien de habitus en de gewimperde zijkanten lijkt dit heel goed mogelijk. Ook het feit dat we deze soort uitsluitend langs bospaden vinden pleit hiervoor.

Referentiemateriaal

W; E.G. no. 12
C; A.B. no. 42, 43, 284, 285

16. *Rolandra fruticosa* (L.) O. Kuntze

Verhoutend kruid of halfstruikje tot 1.20 m hoog in de regel lager. Stengel min of meer aangedrukt behaard soms verkalend. Bladen verspreid, leerachtig, breed-lancetvormig, enigszins hangend, spits, kortgesteeld, gaafrandig, bladrand naar de onderzijde toe ingekruld. Bovenzijde blad kaal of verkalend, onderzijde wit viltig behaard. Hoofdjes dicht opeengeplant, zittend in de bladoksels. Omwindsel bestaand uit twee blijvende bladen voorzien van een stekelpunt, meest kaal. Géén stroschubben. Per hoofdje één bloem, wit.

Vrucht: vruchtje ca. 1½ mm lang, 4-5 ribben, vruchtwand, glad, klierachtig. Pappus een bleek wit kroontje, rafelig van structuur als gevolg van de resten van de setae.

Distributie: Tropisch Amerika, geïntroduceerd in Java en Japan.

Ecologie: zeer frequent voorkomend langs open bospaden als dicht struikgewas. Wordt bijzonder makkelijk verspreid doordat de stekelpuntige involucrumbladen aan kleding blijven haken. Ook op zwerfbouwpercelen wordt deze soort wel aangetroffen.

Referentiemateriaal

C; A.B. no. 399
L; A.B. no. 345, 439
W; C.J.Gi. no. 17

17. *Melampodium camphoratum* (L.f.) Baker

Eénjarig, grijsgroen, sterk laagvertakkend kruid tot ongeveer 40 cm hoog. Stengel rond, aan de basis verhoutend, bezet met lange gelede witte haren. Bladen tegenoverstaand meestal lancetvormig grootste breedte onder het midden, zittend of kortgesteeld, bladschijf gaaf tot getand, top spits 3-5 parallele overlangs nerven, meest dicht behaard (geeft de plant een zilver grijsgroen uiterlijk). Hoofdjes kortgesteeld, alleen staand of in kleine groepjes, zowel eind- als okselstandig. Involucrum 2-rijig kroon geel. Straalbloemen 4-5, vrouwelijk, buisbloemen 6-10, manlijk. Stroschubben aanwezig.

Vrucht: 2x3 mm, geen pappus, lensvormig, bol, vruchtwand heeft een op slangenhuid gelijkend motief.

Distributie: Brazilië en de Guyana's.

Ecologie: lijkt ontsnapt te zijn uit de Zanderij savanne, waar deze soort overvloedig voorkomt. In het gebied rand Brokopondo vooral langs de Afobakaweg veelvuldig aanwezig, op relatief droge standplaatsen. Verspreiding via afstromend water lijkt op grond van de vrucht het meest voor de hand te liggen.

Referentiemateriaal

C; A.B. no. 58, 59, 60

18. *Eclipta alba* (L.) Hasskarl

Eénjarig, kruidachtig, lichtgroen, 25 cm 1 meter hoog, stengel rond bedekt met fijne witte haren. Bladen tegenoverstaand, kort gesteeld of zittend, lancetvormig, top spits, gaaf of getand 5-10 cm lang, 1-3 cm breed. Groeimodel cymeus, hoofdjes terminaal, en axillair geplaatst, met vrij lange bloei-assen. Involucrum bestaand uit twee rijen van schubben, aangedrukt behaard, welke eirond tot lancetvormig zijn en een spitse top bezitten. Alle bloemen fertiel, straalbloemen vrouwelijk ca. 20 per hoofdje, buisbloemen 2-slachtig 30-40, bloemen wit.

Vrucht: conisch van vorm, op dwarsdoorsnede enigszins ruitvormig structuur van de wand bobbelig kleur donkerbruin, vruchtwand kleverig door klierafscheiding, pappus bestaand uit minuscuul rafelig kroontje, schubjes min of meer naar binnen toe gekruld.

Distributie: mogelijk afkomstig uit Zuid Amerika, vandaar over de gehele tropische wereld verspreid en zeer algemeen voorkomend.

Ecologie: net als *Ageratum conyzoides* typisch gebonden aan een cultuurgebied, waar dieren, de mens en mogelijk ook water een rol kunnen spelen bij de verspreiding (RIDLEY, blz. 618). Komt veel voor in wegbermen, geulen enz. op de proeftuin. Nooit op zwerfbouwpercelen waargenomen. Wel op sommige bospaden op de oeverwallen in de buurt van Baling, in gezelschap van o.a. *Spilanthes paniculata* en *Synedrella nodiflora*. Mogelijk dat naast de verspreidingsaspecten ook de vochtigheidstoestand een rol speelt. Herhaalde malen hebben we gezien dat *Eclipta alba* voorkwam in open water.

Referentiemateriaal

C; A.B. no. 63, 64, 328, E.G. no. 9
W; H.Sch. no. 109

19. *Struchium sparganophorum* (L.) O. Kuntze

Sappig, éénjarig, kruid. Variabel in hoogte, tot ca. 50 cm. Bladen verspreid, langwerpig tot lancetvormig, kaal, spits of enigszins toegespitste top. Bladsteel tot 2 cm lang. Bladschijf met ondiep gekartelde of enigszins gezaagde rand. Hoofdje ½ cm lang en breed, in de bladoksels, involucrum bestaand uit 4-5 rijen involucrumbladen die toegespitst zijn. Alleen buisbloemen aanwezig, tweeslachtig wit-lichtpaarsblauw, géén stroschubben.

Vrucht: ca. 2 mm lang, meestal iets gekromd, 3-4 duidelijke ribben, vruchtwand glad, voorzien van druppels klieruitscheiding. Zwakke insnoering tussen de vrucht en de kraakbeenachtige ring, die de vrucht kroont. Deze ring is licht van kleur, voorzien van een slangenhuid motief. Deze ring is waarschijnlijk homoloog met de pappus, en bezit drijfeigenschappen.

Distributie: van oorsprong afkomstig uit Tropisch Amerika, en is intussen geïntroduceerd in Indonesië (1875 verzameld in de buurt van Djakarta) Madagascar, Thailand, Maleisië en recent ook in delen van Afrika.

Ecologie: de komvormige ring blijkt van belang te zijn voor de verspreiding via water, omdat zonder deze ring de vrucht zinkt. Deze soort werd overwegend onder zeer vochtige omstandigheden aangetroffen, en vrijwel altijd onder schaduwrijke condities.

Referentiemateriaal

C; A.B. no. 8, 306
L; A.B. no. 516

Behalve de hiervoor genoemde soorten die in eerste instantie werden opgenomen op grond van hun voorkomen, moeten er nog een aantal soorten genoemd worden die slechts één keer gevonden werden of niet als pionierplant kunnen worden gezien.

- *Geissopappus caleoides* (D.C.) Bentham, weg naar Brokopondo, wegberm, tegenover de algemene begraafplaats. Lijkt ontsnapt te zijn uit de Zanderijgordel (o.a. in Coebiti regelmatig gevonden).
  L; A.B. no. 433. C; A.B. 445.
- *Mikania amara* (Vahl) Willd. C; A.B. no. 1251, 638. L; A.B. 640, 1254.
  Liaan, in beide gevallen gevonden in een boom in bosranden.
- *Wedelia trilobata* (L.) Hitchcock. C; A.B. no. 520.
  Een typische vertegenwpordiger binnen het cultuur landschap (de grasvelden rond het CELOS bevatten diverse plekken waar deze soort in dichte matten vormt). Komt veelvuldig voor in de Proeftuin Brokobaka, en is daarbuiten slechts één keer gezien. Deze plant produceert geringe hoeveelheden vruchten maar plant zich vegetatief voort o.a. door wortelen op de knopen.
- *Elephantopus carolinianus* Willdenow. C; A.B. no. 317.
  Eén exemplaar gevonden op de proeftuin Brokobaka.
- *Piptocarpha triflora* (Aublet) Benn. ex Baker. C; A.B. 1323.
  L; A.B. 1324.
  Eén exemplaar gevonden in de berm van de Afobakaweg ten zuiden van de afslag naar Baling.
- *Eupatorium pauciflorum* H.B.K. C; A.B. no. 1320.
  Eén exemplaar gevonden, weg naar Brownsberg, net als *Geissopappus caleoides* hoogstwaarschijnlijk ontsnapt vanuit de meer droge savannegordel.
- *Eupatorium macrophyllum* L. L; A.B. no. 1023. C; A.B. no. 1021.
  Eén exemplaar gevonden op een zwerfbouwperceel in de buurt van Baling.
- *Mikania micrantha* H.B.K. C; A.B. no. 102, 103.
  Eénmaal gevonden aan de rand van het stuwmeer in een ernstig gestoorde savanneachtige omgeving.

Gezien de intensiteit waarmee het gebied gedurende haast 6 maanden doorploegd is, mag met vrij grote zekerheid worden aangenomen dat er slechts weinig en mogelijk geen soorten aan bovenstaande lijst zullen ontbreken.