

Achteromkijken om beter vooruit te kunnen zien: toekomstperspectieven van Purperorchis in de Voerstreek

Hans Jacquemyn, Michael Waud & Rein Brys, Plantendiversiteit en -populatiebiologie, Departement Biologie, KU Leuven, Kasteelpark Arenberg 31, 3001 Heverlee, België, e-mail: hans.jacquemyn@kuleuven.be.

Met haar rijzige gestalte en fraaie bloemen behoort de Purperorchis (*Orchis purpurea*) tot één van de mooiste orchideeën in Vlaanderen en Nederland. De soort is echter zeer zeldzaam en komt slechts in een beperkt aantal populaties in de Voerstreek en Zuid-Limburg voor. In deze bijdrage worden de resultaten van 15 jaar onderzoek naar de populatiedynamiek van Purperorchis in de Voerstreek gebundeld. De resultaten laten zien dat, mits een gepast beheer wordt gevoerd, populaties het goed doen en zich behoorlijk uitgebreid hebben. In een aantal andere, meestal kleinere populaties, werd echter vastgesteld dat zich weinig of geen nieuwe planten vestigden, waardoor sterfte van gevestigde planten niet gecompenseerd wordt door nieuwe planten en deze populaties langzaam dreigen te verdwijnen.

INLEIDING

Voor hun overleving zijn de meeste orchideeënsoorten afhankelijk van twee belangrijke interacties. In eerste instantie zorgen bestuivers (meestal insecten, maar er zijn ook gevallen gekend van zoogdieren (WANG *et al.*, 2008) of vogels (JOHNSON, 1996; MICHENEAU *et al.*, 2006)) ervoor dat pollen van de ene naar de andere bloem wordt gebracht, waarna de zaden worden gevormd. Dat verloopt bij orchideeën niet altijd van een leien dakje en in veel soorten worden niet alle bloemen succesvol bestoven (TREMBLAY *et al.*, 2005). Dit wordt echter ruimschoots gecompenseerd door het grote aantal zaden dat in een vrucht gevormd wordt. Sommige soorten zijn zelfs in staat om meer dan een miljoen zaden per vrucht te produceren, maar gemiddeld genomen ligt de zaadproductie per vrucht in de duizendtallen (ARDITTI & GHANI, 2000). Het spreekt voor zich dat het hier om zeer kleine zaden gaat, die ook wel eens met de term 'stofzaad' aangeduid worden. In tegenstelling tot de meeste andere plantensoorten bezitten deze zaden geen endosperm of voedingsweefsel, waardoor ze enkel kunnen kiemen wanneer ze in contact komen met schimmels (mycorrhiza) die de nodige nutriënten leveren en het kiemingpro-

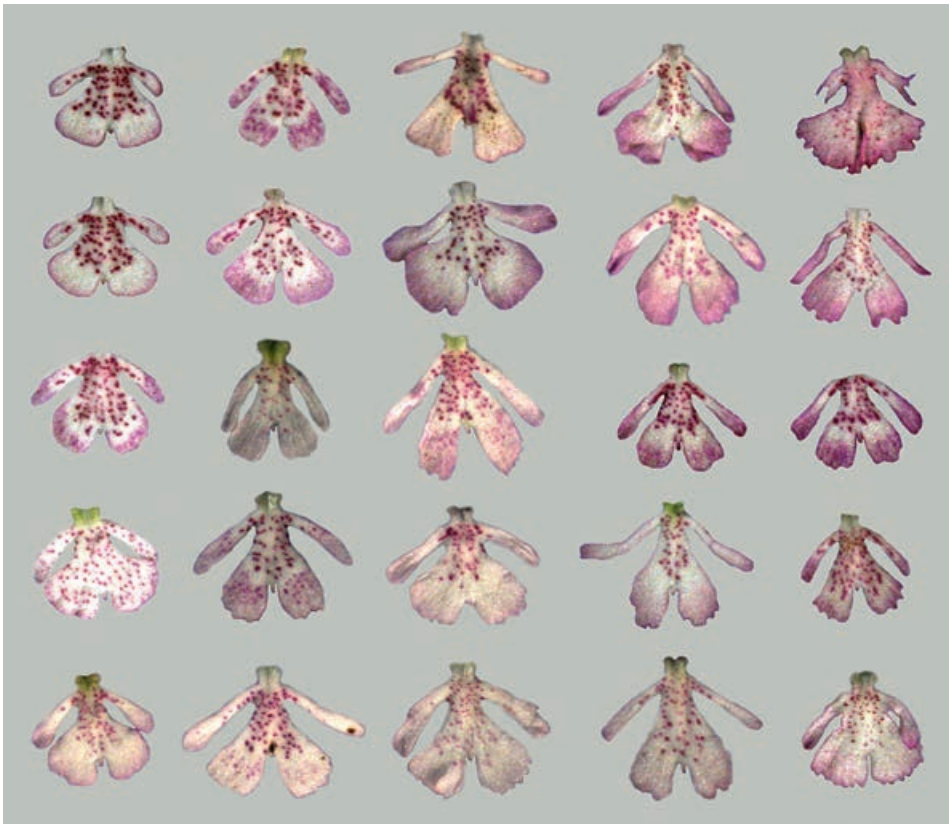
ces en groei tot een bovengrondse kiemplant mogelijk maken. Dit is dan ook de tweede onontbeerlijke interactie die vereist is om de levenscyclus van orchideeën te voltooien.

Door de cruciale interactie tussen schimmels en orchideeën kan verwacht worden dat de ondergrondse verspreiding van de schimmels voor een groot deel de bovengrondse verspreiding van de orchideeën beïnvloedt. Het is echter niet evident om de ondergrondse verspreiding van orchideeënschimmels in kaart te brengen. Het beperkte aantal studies dat dit in detail onderzocht heeft lijkt aan te geven dat de meeste orchideeënschimmels een grotere verspreiding vertonen dan de orchideeën zelf (McCORMICK & JACQUEMYN, 2014). De schimmels beperken de verspreiding van de orchideeën dus niet. Recent onderzoek op basis van kiemingsexperimenten heeft bijvoorbeeld aangetoond dat de zeldzame Groenknolorchis (*Liparis loeselii*) op veel meer plaatsen kan kiemen dan haar huidige verspreiding doet vermoeden (WAUD *et al.*, 2017). Bovendien bleek de soort niet echt kieskeurig wat betreft de soort schimmel waarmee ze een associatie aanging. Ze kiemde gemakkelijk met schimmels die lokaal voorhanden waren. Dit lijkt te suggereren dat sommige orchideeën er een eerder opportunistische levenswijze op nahouden. Andere soorten, zoals bv. Mannetjesorchis (*Orchis mascula*), houden er echter een zeer strikte relatie op na en beperken



FIGUUR 1

Purperorchis (*Orchis purpurea*) in volle bloei in een typisch hakhoutbestand (foto: Rein Brys).



FIGUUR 2

Natuurlijke variatie in vorm en kleur van bloemen tussen verschillende individuen in een populatie van *Purperorchis* (*Orchis purpurea*) in de Voerstreek (foto: Rein Brys).

zich tot één of hoogstens een handvol schimmelsoorten (JACQUEMYN *et al.* 2012).

In Vlaanderen en Nederland zijn de meeste orchideeën erg zeldzaam geworden (KREUTZ & DEKKER, 2000; JACQUEMYN *et al.*, 2005). Dit komt voornamelijk omdat hun habitat sterk is teruggedrongen of verdwenen of omdat ze hier de rand van hun verspreidingsgebied bereiken. Soorten als Spinnenorchis (*Ophrys sphegodes*), Poppenorchis (*Orchis anthropophora*), Aapjesorchis (*Orchis simia*) of Purperorchis zijn soorten die hoofdzakelijk in het Mediterrane gebied voorkomen. De Herfstschroeforchis (*Spiranthes spiralis*), Zomerschroeforchis (*Spiranthes aestivalis*), Harlekijn (*Anacamptis morio*) of Groenknolorchis zijn dan weer soorten die sterk achteruit zijn gegaan, omdat hun leefgebied grotendeels is verdwenen en het vooralsnog onduidelijk is of de kwaliteit van de resterende leefgebieden voldoende hoog is om levensvatbare populaties te herbergen. Recent onderzoek naar de overleving van de Grote keverorchis (*Neottia ovata*) in de Voerstreek heeft bijvoorbeeld aangetoond dat, hoewel de soort nog regelmatig kan worden teruggevonden, veel populaties de laatste jaren in grootte achteruit zijn gegaan. Deze achteruitgang kon voor een deel verklaard worden door veranderingen in omgevingskenmerken, waarbij vooral op drogere plaatsen populaties van deze soort het sterkst achteruit gingen (JACQUEMYN *et al.* 2015). Verschillen in schimmelgemeenschappen tussen deze populaties lagen echter niet aan de basis van de vastgestelde achteruitgang (JACQUEMYN *et al.* 2015). Deze resultaten geven dus aan dat zelfs voor algemene orchideeënsoorten langzame veranderingen in de omgevingskwaliteit van hun leefgebieden invloed hebben op de overleving van de soort.

In de Voerstreek komen naast de Grote keverorchis nog een aantal aan bos gebonden orchideeënsoorten voor zoals Mannetjesorchis, Welriekende nachtorchis (*Platanthera bifolia*), Bergnachtorchis (*Platanthera chlorantha*), Bleek bosvogeltje (*Cephalanthera damasoni-*

um), Brede wespenorchis (*Epipactis helleborine*) en Purperorchis. De meeste van deze soorten komen slechts in een beperkt aantal populaties voor die meestal uit een handvol (<20) bloeiende individuen bestaan. Vliegenorchis (*Ophrys insectifera*) en Vogelnestje (*Neottia nidus-avis*) kwamen ook in deze bossen voor, maar werden gedurende enkele jaren niet meer bovengronds waargenomen en zijn waarschijnlijk uitgestorven. Enkel van Purperorchis en Grote keverorchis kunnen nog aanzienlijke populaties in de Voerstreek teruggevonden worden (JACQUEMYN *et al.*, 2007, 2015).

In een poging een inschatting te maken van de lange-termijn overleving van Purperorchis in de Voerstreek worden in deze bijdrage de resultaten gebundeld van onderzoek dat gedurende de afgelopen 15 jaar naar de populatiedynamiek van Purperorchis is uitgevoerd. Deze orchidee kent in Vlaanderen en Nederland een zeer beperkt verspreidingsgebied dat zich hoofdzakelijk beperkt tot de Voerstreek en Zuid-Limburg. Eerst komt de algemene ecologie van de soort aan de orde en dan wordt dieper ingegaan op patronen van vruchtzetting, vestiging van kiemplanten en populatiedynamiek. Tot slot wordt getracht de toekomstperspectieven van deze orchidee in te schatten.

PURPERORCHIS: DE KONINGIN VAN HET BOS

Met haar rijzige gestalte en fraaie bloemen wordt de Purperorchis tot één van de mooiste orchideeën in onze contreien gerekend [figuur 1]. De Purperorchis is een zeer statige orchidee die in sommige gevallen bijna een meter hoog kan worden. Sommige planten produceren meer dan 80 bloemen. Naast het grote aantal bloemen valt ook de grote variatie in bloemvormologie en kleur die binnen een populatie kan worden waargenomen op. De kleur van de bloemen kan hierbij variëren van bijna perfect wit tot donker paars, met opvallende paarse stippen op de lip [figuur 2]. De lip van de bloem kan gekarteld, licht golvend of bijna niet ingesneden zijn. Deze variatie in kleur en vorm moet de bestuiving vergemakkelijken. De Purperorchis produceert immers geen nectar en is afhankelijk van naïeve bestuivers die het bedrog nog niet doorzien hebben. Hoe meer variatie in bloemvorm en kleur, des te langer het zal duren voor bestuivers de soort zullen herkennen en mijden. Veel is echter nog niet bekend over de bestuivers van Purperorchis. CLAESSENS & KLEYNEN (2011) vermelden de Honingbij (*Apis mellifera*), de Aardhommel (*Bombus terrestris*) en niet nader bepaalde soorten zandbijen (*Andrena spec.*),

FIGUUR 3

Voorbeeld van typisch kleinschalig bosbeheer in de Voerstreek dat als doel heeft het kronendak open te maken en de bodem vrij te maken van Klimop (*Hedera helix*), Bosrank (*Clematis vitalba*) en bramen (*Rubus spec.*). Purperorchis (*Orchis purpurea*) profiteert hierbij van de toegenomen lichtinval en de opengemaakte bodem. a) De situatie na beheeringrepen, b) de situatie voor beheeringrepen (foto's: Rein Brys).



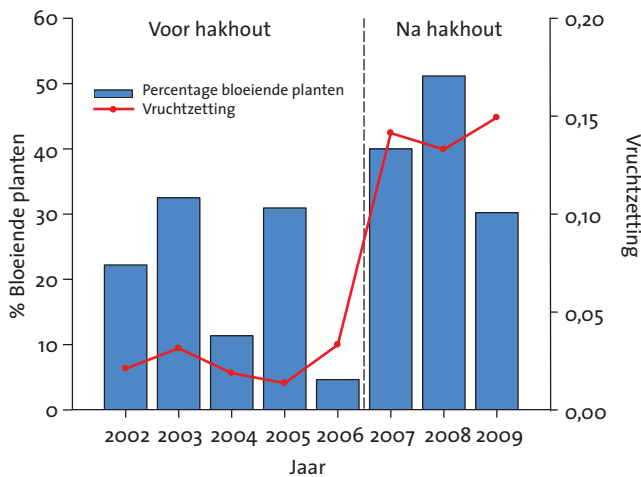
langhoornbijen (*Eucera spec.*) en groefbijen (*Halictus spec.*) als mogelijke bestuivers. Sporadisch kunnen ook vlinders, kevers of verschillende soorten vliegjes op de bloemen van de Purperorchis worden waargenomen; of deze ook effectief als bestuiver optreden is vooralsnog niet duidelijk.

Volwassen, goed ontwikkelde planten van de Purperorchis kunnen zeer oud worden. Schattingen op basis van populatiemodellen voor twee populaties in de Voerstreek geven aan dat, wanneer een plant als kiemplant boven de grond is verschenen, deze een verwachte levensduur heeft die varieert tussen 60 en 90 jaar (JACQUEMYN *et al.*, 2010). De plant begint zijn levenscyclus als een minuscuul zaadje, dat eerst ondergronds uitgroeit tot een protocorm en vervolgens tot een klein knolletje. Dit duurt ongeveer twee tot drie jaar. Daarna verschijnt de plant voor het eerst boven de grond in de vorm van een fragiel klein blaadje dat ongeveer 10 cm lang en 1,5 cm breed is. In de daaropvolgende jaren groeit de plant gestaag verder tot hij een bepaalde grootte heeft bereikt waarna hij zal bloeien. Afhankelijk van de lichtomstandigheden varieert deze grootte (totale bladoppervlakte) tussen 158 en 302 cm² (MILLER *et al.*, 2012). De Purperorchis produceert een ondergrondse knol of tuber, die bij aanvang van het nieuwe groeiseizoen volledig door de plant wordt aangesproken. Tijdens de lente en de zomer van hetzelfde groeiseizoen wordt een nieuwe knol aangemaakt die noodzakelijk is voor de ontwikkeling van de plant in het volgende jaar. Het spreekt voor zich dat bij beschadiging van de bladeren door bijvoorbeeld vraat of door sterke beschaduwing de aanmaak van een nieuwe knol verstoord wordt, doordat de plant onvoldoende in staat is om aan fotosynthese te doen en voldoende reservestoffen aan te maken. Dit kan zich manifesteren in de vitaliteit van de plant in het daaropvolgende jaar, waardoor in eerste instantie de bloei sterk achteruit kan gaan.

HAKHOUTBEHEER EN BLOEI

De Purperorchis wordt in Vlaanderen en Nederland teruggevonden in het Orchideeënrijke Kalk-Beukenbos (CEPHALANTHERO-FAGETUM), een zeldzaam bostype waarvan over de gehele Voerstreek slechts enkele hectaren voorkomt (VANDEKERKHOVE *et al.*, 2015). Aspectbepalende soorten van het Kalk-Beukenbos zijn Bosrank (*Clematis vitalba*), Klimop (*Hedera helix*) en Gevinde kortsteel (*Brachypodium pinnatum*). Bijzondere soorten zijn naast Purperorchis Bergnachtsorchis, Welriekende nachtorchis, Mannetjesorchis, Bleek bosvogeltje en Vogelnestje. Als gevolg van het geringe voorkomen van dit bostype kan in de Voerstreek slechts een tiental populaties van Purper-

orchis teruggevonden worden (JACQUEMYN *et al.*, 2007). De meeste van deze populaties zijn echter erg klein (<50 individuen) en slechts twee populaties bevatten tegenwoordig meer dan 500 individuen. Het Orchideeënrijke Kalk-Beukenbos is een bostype dat in het verleden gekenmerkt werd door een hakhoutbeheer. Dit is een vorm van bosbeheer waarbij op regelmatige tijdstippen (omlooptijden variërend tussen vijf en 15 jaar) het kronendak wordt opengemaakt en waarbij ook struiken, struweel en bramen handmatig uit het bos worden verwijderd. Dit type bosbeheer is echter in verval geraakt omdat het zeer arbeidsintensief is en dit soort hout niet langer benut wordt. In het verleden werd het hakhout gebruikt om de bakovens van lokale bakkerijen warm te stoken of om palen van te maken om weilanden af te boorden. Door het wegvallen van deze vorm van bosbeheer evolueren deze locaties spontaan naar Parelgras-Beukenbos (MELICO-FAGETUM) (VANDEKERKHOVE *et al.*, 2015). Op een beperkt aantal plaatsen wordt vandaag de dag nog met specifiek beheer getracht bepaalde waardevolle locaties in stand te houden. Hierbij wordt niet langer gewerkt met een strikt kapregime, zoals bij het klassieke hakhoutbeheer, maar wordt er elke 3-5 jaar geëvalueerd of het kronendak nog voldoende ijil is (zo'n 70%). Indien nodig wordt een aantal bomen geveld, waarbij het hout wordt afgevoerd en het takhout wordt verhakeld en afgevoerd of in het aangrenzende bosperceel gestapeld. Alles wordt daarbij manueel uitgedragen: zware machines en tractoren zijn op deze percelen niet toegelaten. Daarnaast worden deze terreinen ook jaarlijks gemaaid en geharkt, waarbij vooral Klimop, bramen, Bosrank en het strooiselpakket worden weggenomen en een aan-



FIGUUR 4

De invloed van hakhoutbeheer op de bloei en vruchtzetting van *Purperorchis* (*Orchis purpurea*) in een populatie in de Voerstreek.

zienlijke oppervlakte kale bodem wordt gecreëerd (VANDEKERKHOVE *et al.*, 2015) [figuur 3].

Dit beheer wordt op een aantal plaatsen nu al 10 tot 15 jaar toegepast, telkens in augustus-september, en dit heeft vooral een gunstige invloed op de bloei van *Purperorchis* [figuur 4]. Wanneer planten onder een dicht bomenscherm groeien komt gemiddeld slechts 20% van alle bladrozetten tot bloei. Vaak zullen planten die onder schaduwrijke omstandigheden in een bepaald jaar bloeien er niet langer in slagen om ook het volgende jaar te bloeien. Dit is te wijten aan het feit dat ze niet langer in staat zijn om hun ondergrondse knol voldoende aan te sterken voor het daarop volgende bloeiseizoen. Bij onvoldoende lichtinval wordt de fotosynthese immers beperkt en worden niet voldoende reservestoffen naar de knol gestuurd om het volgende jaar opnieuw tot bloei te komen. Wanneer het kronendak echter wordt uitgedund zal wel voldoende licht tot de bosbodem doordringen en kunnen de planten hier snel van profiteren. Het valt dan ook op dat na het openmaken van het kronendak de bloei snel toeneemt, vooral het tweede jaar na de kap, waarna het scherm zich opnieuw geleidelijk begint te sluiten en de bloei opnieuw achteruit gaat [figuur 4].

VEEL BLOEMEN, WEINIG BESTUIVING

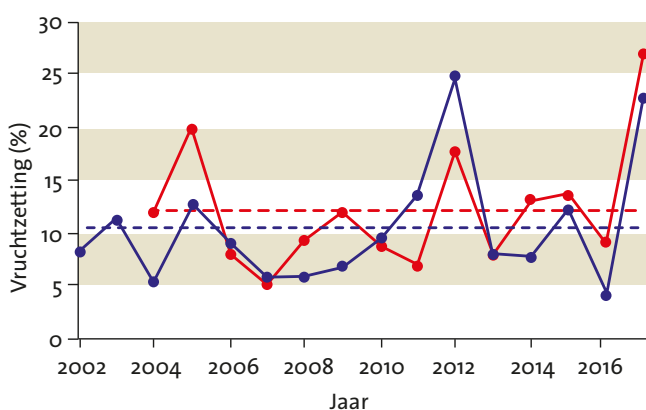
Zoals eerder vermeld produceert de *Purperorchis* een groot aantal bloemen. Deze produceren echter geen nectar, waardoor bestuivers al snel ontmoedigd worden om verschillende planten van de soort meermaals na elkaar te bezoeken. De vruchtzetting blijft hierdoor tamelijk laag. Vruchtzetting wordt hierbij gemeten als het percentage bloemen dat effectief bestoven wordt en in een vrucht wordt

omgezet. Uit onderzoek dat de afgelopen 15 jaar in twee populaties van *Purperorchis* werd uitgevoerd bleek dat gemiddeld genomen amper 10 tot 12% van de bloemen in een vrucht wordt omgezet [figuur 5]. Daarbij kan de vraag worden gesteld waarom deze planten dan zoveel moeite doen om zoveel bloemen te produceren. Het antwoord hierop is echter simpel, aangezien grote planten sneller insecten aantrekken en daardoor een grotere kans hebben om bestoven te worden dan kleinere planten, die vaak zelfs volledig over het hoofd worden gezien en helemaal geen vruchten produceren. Grote planten produceren daardoor gemiddeld genomen meer vruchten dan kleine planten en hebben bijgevolg een grotere kans om meer nakomelingen te produceren.

Daarnaast valt het ook op dat de gemiddelde vruchtzetting van jaar tot jaar sterk kan variëren. De twee populaties vertonen echter wel zeer gelijkaardige patronen in jaarlijkse variatie in vruchtzetting [figuur 5]. De hoogste vruchtzetting (27%) werd geobserveerd in 2017, de laagste in 2016 toen minder dan 5% van de bloemen succesvol bestoven werd. Deze fluctuaties bleken sterk samen te lopen met verschillen in weersomstandigheden tijdens de bloei (eerste drie weken van mei) en zijn allicht de belangrijkste oorzaken voor de geobserveerde jaarlijkse verschillen in vruchtzetting. Vooral tijdens koude en windrijke dagen kunnen amper bestuivers geobserveerd worden in de populaties, terwijl tijdens warme en luwe dagen geregeld insecten op de bloemen van de *Purperorchis* waargenomen worden.

KIEMING EN VESTIGING VAN KIEMPLANTEN

Zoals eerder werd aangehaald zijn orchideeën eveneens sterk afhankelijk van schimmels om hun levenscyclus te kunnen voltooien. Dat maakt het vaak moeilijk om voorspellingen te maken omtrent de effecten van bepaalde beheeringrepen op de populatiedynamica van orchideeën. Deze bodemschimmels kunnen immers niet met het blote oog waargenomen worden. Het blijft dus altijd gissen of de geschikte schimmels op een bepaalde plaats aanwezig zijn en of bepaalde beheeringrepen met gunstig effect op de bloei en zaadzetting zich ook in een toegenomen vestiging van kiemplanten zullen manifesteren. Uiteraard kan er vanuit gegaan worden dat in bestaande orchideeënpopulaties de geschikte schimmel aanwezig is, maar dan nog is het niet duidelijk waar ze precies voorkomen, in welke hoeveelheid en hoe de aanwezigheid van de schimmels de vestiging van kiemplanten beïnvloedt. Wanneer echter naar ruimtelijke patronen van kiemplantvestiging binnen orchideeënpopulaties wordt gekeken blijkt dat de kiemplanten zich meestal niet zomaar lukraak in de populatie vestigen. In het geval van de *Purperorchis* bleek dat de

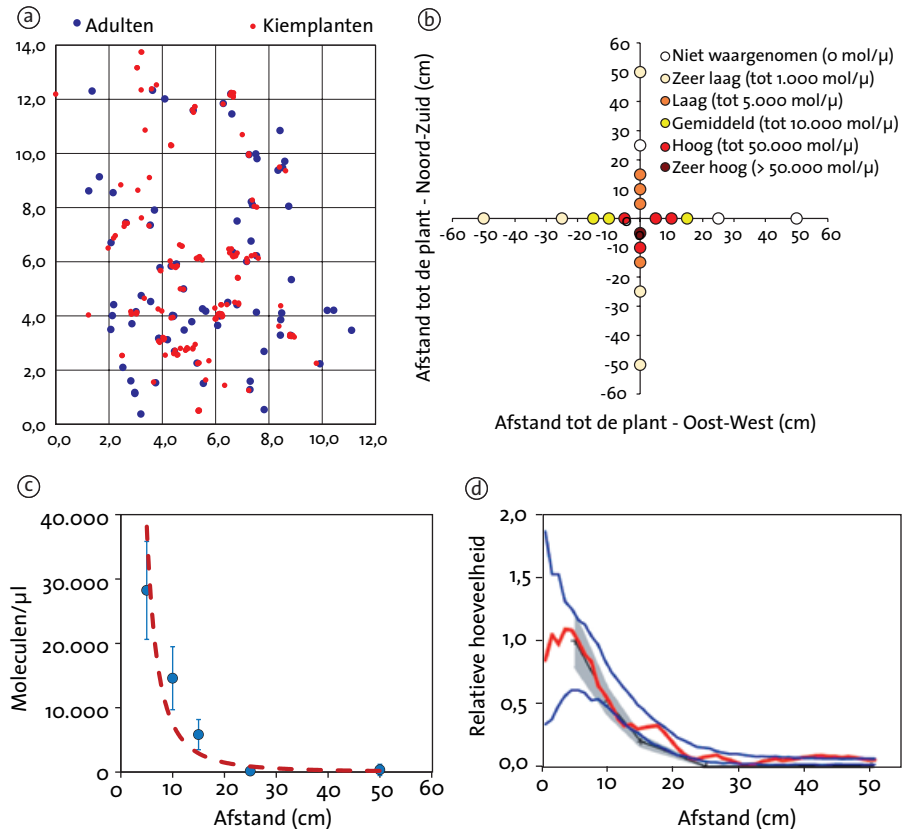


FIGUUR 5

Jaarlijkse variatie in vruchtzetting (percentage bloemen dat een vrucht vormt) in twee populaties van *Purperorchis* (*Orchis purpurea*) in de Voerstreek. De doorlopende lijnen geven de jaarlijkse variatie in vruchtzetting in twee populaties weer, de stippellijnen geven de gemiddelde vruchtzetting over alle jaren heen in dezelfde populaties weer.

FIGUUR 6

De invloed van schimmeldensiteit op de vestiging van kiemplanten bij *Purperorchis* (*Orchis purpurea*). a) De ruimtelijke verspreiding van adulte planten en kiemplanten. b) Bemonsteringswijze om variatie in schimmeldensiteit in de bodem te onderzoeken. c) De relatie tussen schimmeldensiteit (gemeten als het aantal moleculen per μl) en de afstand tot een adulte plant. d) De relatie tussen de afstand tot een adulte plant en de kans op vestiging van een kiemplant en schimmeldensiteit. In het rood wordt de gemiddelde densiteit aan kiemplanten als functie van de afstand tot een adulte plant weergegeven, in het zwart wordt de afname in schimmelabundantie als functie van de afstand tot een adulte plant weergegeven. De blauwe en grijze lijnen geven het 95% betrouwbaarheidsinterval weer.



meeste kiemplanten zich voornamelijk in de onmiddellijke nabijheid van volwassen planten vestigen [figuur 6a]. Omdat zaden cruciaal afhankelijk zijn van schimmels voor kieming kan hieruit misschien afgeleid worden dat de schimmels zelf niet willekeurig in de populatie voorkomen, maar dat hun dichtheid afneemt met toenemende afstand tot gevestigde orchideeën. Deze afname is dan verantwoordelijk voor de manier waarop kiemplanten zich in de populatie vestigen. Een alternatieve hypothese die het vaak sterk geclusterde voorkomen van kiemplanten in populaties kan verklaren is dat zaden niet ver verspreid worden en als het ware vlak naast de moederplant vallen, waardoor gelijkaardige patronen van vestiging van kiemplanten kunnen ontstaan.

Om dit na te gaan gebruikten we in één van onze studiepopulaties geavanceerde moleculaire methoden die toelaten om de hoeveelheid DNA van een schimmel in de bodem van een populatie in te schatten (WAUD *et al.*, 2016). Daartoe werden tien planten in onze studiepopulatie geselecteerd, waarbij op regelmatige afstanden (5, 10, 15, 25 en 50 cm) van de geselecteerde planten een bodemstaal in vier hoofdrichtingen genomen werd [figuur 6b]. Van elk bodemstaal werd de hoeveelheid DNA van de schimmel gemeten en deze werd gerelateerd aan de afstand tot de geselecteerde plant. De resultaten gaven aan dat de hoeveelheid genetisch materiaal afkomstig van de noodzakelijke schimmel, en dus de abundantie van deze schimmel, zeer sterk afnam met toenemende afstand tot de bemonsterde plant [figuur 6c]. Op een afstand groter dan 25 cm van de plant werd haast geen schimmel-DNA meer waargenomen. Als tot slot patronen van kiemplantrecruterings werden gerelateerd aan patronen van schimmelabundantie, dan bleek een bijna perfect verband te bestaan tussen de afname van schimmel-DNA en de kans dat een kiemplant zich in de populatie vestigt [figuur 6d]. Deze resultaten laten dus zien dat schimmels niet willekeurig in een populatie verspreid zijn en bovendien een sterke invloed op de vestiging van kiemplanten uitoefenen.

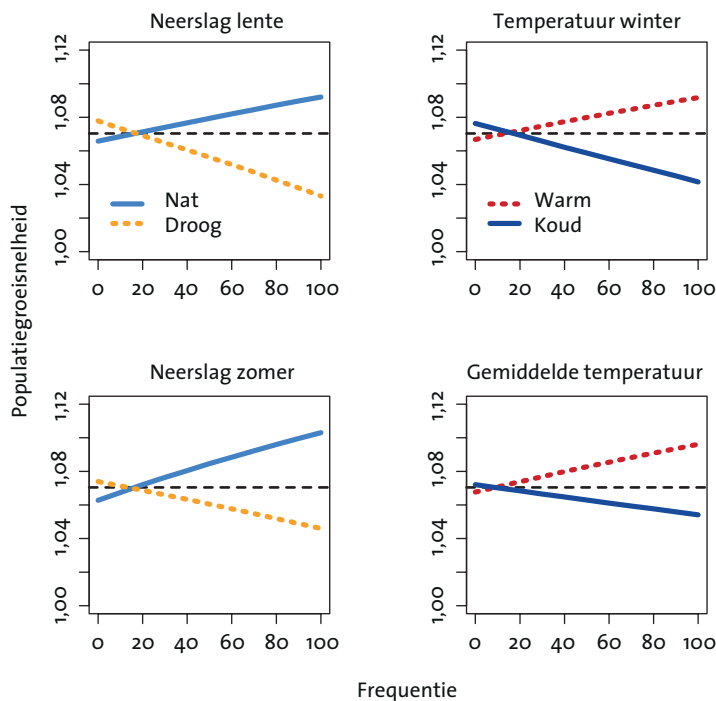
Er dient hierbij echter een kritische kanttekening gemaakt te worden. Het onderzoek dat hierboven besproken werd, werd uitgevoerd in één van de grootste en vitaalste populaties van *Purperorchis* in de Voerstreek, waar regelmatig vestiging van kiemplanten werd vast-

gesteld. Zoals eerder aangehaald zijn er echter ook verschillende populaties waar zich nauwelijks of helemaal geen kiemplanten vestigen. Meestal betreft het hier populaties met een beperkt aantal bloeiende planten. Vooral nog is het niet duidelijk of de beperkte vestiging van kiemplanten in deze populaties het gevolg is van een lage vruchtzetting, een slechte zaadkwaliteit, of van het onregelmatig voorkomen of zelfs volledig ontbreken van geschikte schimmels. Verder onderzoek is daarom in deze populaties nodig.

DE TOEKOMST: PURPERORCHIS EN KLIMAATVERANDERING?

Iedereen is er stilaan van overtuigd dat het klimaat verandert. De vraag is of planten of plantenpopulaties kunnen reageren op deze klimaatveranderingen, hoe ze dat gaan doen en of dit nauwkeurig te voorspellen is. Op basis van complexe populatiemodellen werd getracht te achterhalen hoe de *Purperorchis* zal reageren op variabele weerscondities (WILLIAMS *et al.*, 2015). Dit is gedaan door jaarlijkse veranderingen in groei, overleving, bloei, vruchtzetting en vestiging van kiemplanten te bundelen in een populatiemodel en op basis daarvan de snelheid te berekenen waarmee een populatie in grootte zal af- of toenemen. Vervolgens werd nagegaan hoe deze veranderingen werden beïnvloed door klimaatvariabelen zoals de gemiddelde temperatuur of de gemiddelde hoeveelheid neerslag binnen een seizoen, om een beeld te krijgen van de populatiegroeisnelheid.

De resultaten geven aan dat de meeste populatiedynamische processen beïnvloed werden door weerscondities. De kans dat een plant gaat bloeien werd bijvoorbeeld bepaald door de hoeveelheid neerslag in de lente van het vorige jaar: hoe natter de lente was, des te groter de kans dat een plant in het volgende jaar zal bloeien. Dit kan verklaard worden door het feit dat de bloei voor een groot deel bepaald zal worden door de hoeveelheid reservestoffen die in de ondergrond-



FIGUUR 7

De relatie tussen populatiegroeisnelheid van *Purperorchis* (*Orchis purpurea*) en de frequentie van extreme klimaatscondities. De zwarte stippellijn geeft de gemiddelde groeisnelheid van de populatie weer over de laatste 15 jaar. Een populatiegroeisnelheid groter dan 1 geeft weer dat de populatie in grootte toeneemt, een populatiegroeisnelheid kleiner dan 1 geeft weer dat de populatie in grootte afneemt. De gekleurde lijnen geven de groeisnelheid van de populatie in relatie tot de frequentie van extreme weersomstandigheden weer.

se knol opgeslagen is. In een nattere lente zullen de bladeren minder snel verwelken, langer aan fotosynthese doen en dus meer reservestoffen naar de ondergrondse knol sturen. Dit effect kwam vooral sterk naar voor in grote planten. Zo blijkt dat een plant gemiddeld genomen twee maal zo groot moet zijn (302,4 cm² aan totaal bladoppervlak) om na een erg droge lente volgend jaar tot bloei te kunnen komen in vergelijking met een nat voorjaar, waarbij een bladoppervlak van 129,3 cm² reeds volstaat om te kunnen bloeien. De grootte van kiemplanten werd eveneens sterk beïnvloed door de hoeveelheid neerslag in het vorige jaar. Na een natte lente waren kiemplanten gemiddeld 2,5 keer groter dan na een droge lente (gemiddelde bladoppervlakte: 17,1 respectievelijk 6,5 cm²), wat een belangrijke parameter is voor de kans op overleven van deze kiemplanten. Overleving van gevestigde planten en dormantie (het fenomeen waarbij planten gedurende één of meerdere jaren onder de grond blijven om nadien al of niet bloeiend weer boven de grond te verschijnen) werden dan weer amper of niet beïnvloed door weersomstandigheden.

Het spreekt voor zich dat deze effecten zich ook zullen manifesteren in de populatiegroeisnelheid, de snelheid waarmee een populatie jaarlijks in grootte toe- of afneemt. Een groeisnelheid >1 betekent dat de populatie zal toenemen, een groeisnelheid <1 geeft weer dat de populatie zal afnemen. In het geval van de *Purperorchis* werd een gemiddelde groeisnelheid gemeten van 1,067, wat betekent dat de bestudeerde populatie gemiddeld met 6,7% toenam (figuur 7). Stochastische simulaties, waarin de frequentie van extreme weersomstandigheden varieerde, toonden verder aan dat een toename in de frequentie van het aantal natte lentes of winters leidt tot een hogere groeisnelheid [figuur 7]. Zachtere winters of warmere jaren leidden ook tot een hogere groeisnelheid. Zachte winters leidden tot een grotere groei van zowel vegetatieve als bloeiende planten. Individuen van de *Purperorchis* verschijnen reeds boven de grond in februari en beginnen vanaf dat moment te groeien. In het geval van zachte winters zullen planten sneller groeien omdat dit niet of minder beperkt wordt door lage temperaturen en/of een sneeuwteppij. Omdat warme jaren doorgaans voorafgegaan worden door warme winters is het effect van warme jaren allicht te verklaren door de ho-

gere groeisnelheid tijdens de wintermaanden.

Aangezien algemeen aangenomen wordt dat de jaarlijkse temperaturen zullen stijgen lijken deze resultaten te suggereren dat de *Purperorchis* er in de Voerstreek goed voor staat, ten minste als het gevoerde beheer en daarmee de habitatcondities voor de soort geschikt blijven. Klimaat-simulaties voor een nabijgelegen gebied hebben aangetoond dat de gemiddelde dagelijkse neerslag in de winter zal toenemen met 9 tot 40% voor de periode 2017-2100 ten opzichte van de periode 1961-1990 (VAN VLIET *et al.*, 2012). De temperatuur zal ook toenemen tijdens het jaar, vooral tijdens de zomer (toename tussen 3,1°C en 6,5°C). Tegelijkertijd zal de gemiddelde dagelijkse neerslag in de zomer afnemen met een gemiddelde van 16 tot 57%.

Omdat een toename van droogte in de zomer juist leidt tot een afname van de populatiegroeisnelheid is het duidelijk dat het niet eenvoudig is precies te voorspellen hoe de *Purperorchis* gaat reageren op de voorspelde klimaatveranderingen. De gegevens die we nu hebben geven alvast aan dat de soort in de twee bestudeerde populaties het vandaag de dag goed doet en zich gestaag uitbreidt. Of dit het resultaat is van het gevoerde beheer van de afgelopen jaren, dan wel van klimatologische veranderingen, zal de toekomst verder moeten uitwijzen.

NATUURLIJKE BEDREIGINGEN?

Het feit dat de bestudeerde populaties het gedurende de laatste 15 jaar goed deden en sterk uitbreidden wil niet zeggen dat ze gevrijwaard bleven van verstoringen van buitenaf. Gedurende de monitoringsperiode (2003-2017) werd één van de populaties tot tweemaal toe het slachtoffer van massale vraat. Eén keer waren Woelmuizen (*Microtus subterraneus*) de oorzaak. Tijdens de winter van 2013-2014 werden niet minder dan 50 individuen aangevreten. De tweede massale verstoring vond plaats in de winter van 2016-2017, toen Wilde zwijnen (*Sus scrofa*) de bodem grondig hadden omgewoeld en zich massaal te goed hadden gedaan aan de ondergrondse knollen. Hierdoor verdwenen in één klap meer dan 30 volwassen individuen uit de populatie. Daarnaast zijn er nog kleinere verstoringen en tekenen van vraat, onder andere door Konijnen (*Oryctolagus cuniculus*) die de stengel afknagen slakken en Reeën (*Capreolus capreolus*) die de bloeiwijze opeten. Heel af en toe verdwenen planten ook op onverklaarbare wijze uit de populaties. Mogelijk werden ze uitgestoken.

CONCLUSIE

Onze gegevens geven aan dat kiemplanten zich regelmatig vestigden in de bestudeerde populaties, ondanks een lage vruchtzetting, en dat dit meestal gebeurde in de onmiddellijke nabijheid van

volwassen planten. Daarnaast is gebleken dat een actief hakhout-beheer en het uitdunnen van het kronendak een positieve invloed hebben op de bloei, reproductie en dynamiek van de populaties. Dichtgroeien van het kronendak is immers nefast voor de bloei en leidt tot een verminderde vrucht- en zaadzetting. Ook de kieming wordt positief beïnvloed door een relatief open kronendak, waardoor kiemplanten zich vlotter kunnen vestigen en doorgroeien tot adulte planten. In sommige, vooral kleinere populaties blijft vestiging van kiemplanten achterwege, wat die populaties kwetsbaarder maakt voor al dan niet natuurlijke verstoringen of extreme klimaatomstandigheden zoals droogte. Tot slot is ook gebleken dat de Purperorchis voorspelde veranderingen in klimaat wel zal doorstaan.

Meer zelfs, de soort vaart wel bij zachte winters en vochtige lentes. Zachte winters leiden tot een betere groei en meer bloemen, waarbij nattere lentes de kans op bloei in het volgende jaar bevorderen.

DANKWOORD

Graag zouden wij Jean Claessens en Jacques Kleynen willen bedanken voor hun uitnodiging om deze bijdrage te schrijven. Verder willen we ook graag Danny Zeevaert, Jan Wuytack en wijlen Alex Zeevaert bedanken voor de ondersteuning en praktische hulp bij het opzetten en opvolgen van het onderzoek en onze experimenten.

Summary

LOOKING BACK FOR A BETTER LOOK AHEAD: FUTURE PROSPECTS FOR THE LADY ORCHID IN THE VOERSTREEK AREA

This article summarises the results of 15 years of research into the population dynamics of the Lady orchid (*Orchis purpurea*) in Flanders, where it occurs nearly exclusively in the Voerstreek area. Even in this area, there are only a limited number of populations, most of which do not contain more than 50 flowering individuals. Our results show that the species benefits from small-scale forest maintenance practices that aim at opening up the forest canopy. The increased light availability improves the opportunities for flowering and fruit production. Fruit production varies between years, but is generally low and rarely exceeds 20% of the individual flowers. Seedling establishment was regularly observed in the two largest populations, but most seedlings were found in the immediate neighbourhood of established plants, suggesting that mycorrhizal abundance quickly declines with increasing distance from mature plants. The smallest populations featured very few or no seedlings, suggesting that mortality of established plants will not be counterbalanced by the establishment of new plants, and that these populations will gradually decline. Finally, stochastic simulations taking variable weather conditions into account showed that the Lady orchid benefits from milder winters and wetter springs. Overall, these results indicate that the prospects for the Lady orchid are favourable for the largest populations, but at the same time suggest that small populations are bound to go extinct if no seedlings establish. More research is needed to investigate whether the low seedling recruitment rate is the result of limited mycorrhizal

availability, poor seed quality, poor microsite conditions, or a combination of some or all of these factors.

Literatuur

- ARDITI, J. & A.K.A. GHANI, 2000. Tansley review no. 110. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytologist* 145: 367-421.
- CLAESSENS J. & J. KLEYNEN, 2011. The flower of the European orchid. Form and function. Schrijen-Lipertz, Voerendaal/Stein, Nederland.
- JACQUEMYN, H., R. BRYN, M. HERMY & J.H. WILLEMS, 2005. Does nectar reward affect rarity and extinction probabilities of orchid species? An assessment using historical records from Belgium and the Netherlands. *Biological Conservation* 121: 257-263.
- JACQUEMYN, H., K. VANDEPITTE, R. BRYN, O. HONNAY & I. ROLDÁN-RUIZ, 2007. Fitness variation and genetic diversity in small, remnant populations of the food deceptive orchid *Orchis purpurea*. *Biological Conservation* 139: 203-210.
- JACQUEMYN, H., R. BRYN & E. JONGEJANS, 2010. Seed limitation restricts population growth in shaded populations of a perennial woodland orchid. *Ecology* 91: 119-129.
- JACQUEMYN, H., R. BRYN, B. LIEVENS & T. WIEGAND, 2012. Spatial variation in below-ground seed germination and divergent mycorrhizal associations correlate with spatial segregation of three co-occurring orchid species. *Journal of Ecology* 100: 1328-1337.
- JACQUEMYN, H., M. WAUD, V.S.F.T. MERCKX, B. LIEVENS & R. BRYN, 2015. Mycorrhizal diversity, seed germination and long-term changes in population size across nine populations of the terrestrial orchid *Neottia ovata*. *Molecular Ecology* 24: 3269-3280.
- JOHNSON, S.D., 1996. Bird pollination in South African species of *Satyrium* (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution* 203: 91-98.
- KREUTZ, C.A.J. & H. DEKKER, 2000. De orchideeën van Nederland – ecologie, verspreiding, bedreiging, beheer. Uitgave Kreutz en Seckel, Landgraaf & Raal-

te, Nederland.

- MCCORMICK, M.K. & H. JACQUEMYN, 2014. What constrains the distribution of orchid populations? *New Phytologist* 202: 392-400.
- MILLER, T.E.X., J.L. WILLIAMS, E. JONGEJANS, R. BRYN & H. JACQUEMYN, 2012. Evolutionary demography of iteroparous plants: incorporating non-lethal costs of reproduction into integral projection models. *Proceedings of the Royal Society of London B* 279: 2831-2840.
- MICHENEAU, C., J. FOURNEL & T. PAILLER, 2006. Bird pollination in an angraecoid orchid on Reunion Island (Mascarene Archipelago, Indian Ocean). *Annals of Botany* 97: 965-974.
- TREMBLAY R.L., J.D. ACKERMAN, J.K. ZIMMERMAN, & R.N. CALVO, 2005. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84, 1-54.
- VANDEKERKHOVE, K., L. DE KEERSMAEKER, R. BRYN, H. JACQUEMYN & L. CRÉVECOEUR, 2015. Beheer in de Voerense hellingbossen. *De Levende Natuur* 116: 276-282.
- VLIET, M.T.H. VAN, S. BLENKINSOP, A. BURTON, C. HARP-HAM, H. BROERS & H. FOWLER, 2012. A multi-model ensemble of downscaled spatial climate change scenarios for the Dommel catchment, Western Europe. *Climatic Change* 111, 249-277.
- WANG, Y., Y. ZHANG, X.-K. MA & L. DONG, 2008. The unique mouse-pollination in an orchid species. *Nature Precedings*: hdl:10101/npre.2008.1824.1.
- WAUD, M., T. WIEGAND, R. BRYN, B. LIEVENS & H. JACQUEMYN, 2016. Non-random seedling establishment corresponds with distance-dependent decline in mycorrhizal abundance in two terrestrial orchids. *New Phytologist* 211: 255-264.
- WAUD, M., R. BRYN, W. VAN LANDUYT, B. LIEVENS & H. JACQUEMYN, 2017. Mycorrhizal specificity does not limit the distribution of a rare orchid species. *Molecular Ecology* 26: 1687-1701.
- WILLIAMS, J.L., H. JACQUEMYN, B. OCHOCKI, R. BRYN & T.E.X. MILLER, 2015. Life history evolution under climate change and its influence on the population dynamics of a long-lived plant. *Journal of Ecology* 103: 798-808.