

Fig. 2. Situatieschets van het Orchisfonteintje te Zeebrugge. Macroreliëf (hoogtelijnen in cm), ligging van het proefterrein (donkergrijs), maximale uitbreiding van bovengronds water (bleekgrijs) en lokalisatie van de belangrijkste Rietorchisvelden (A en B).

Sketch of the Orchisfonteintje at Zeebrugge. Relief-map (contour lines in cm), location of the studied area (dark grey) and maximal extension of the surface water (light grey) and location of the most important concentrations of Southern marsh orchids (A and B).

laatste Belgische groeiplaats van de Moerasorchis (*Orchis palustris*). De soort verdween er ten gevolge van het dempen van een van de rietmoerassen. Botanisch erg waardevol zijn nog steeds de gedeelten met het Weegbreefonteinkruid (*Potamogeton coloratus*), dat hier met tussenpozen sedert bijna een eeuw waargenomen wordt. Het is één van de twee laatste groeiplaatsen in België (Vanhecke, 1985b). Andere floristisch interessante soorten zijn de af en toe opduikende Bijenorchis (*Ophrys apifera*), de Moeraswespenorchis (*Epipactis palustris*), de Padderus (*Juncus submodulosus*) en de Addertong (*Ophioglossum vulgatum*), waarvan laatstgenoemde er plaatselijk zeer abundant voorkomt (Vanhecke, 1979).

Veruit hun grootste bekendheid danken de Fonteintjes echter aan het massale voorkomen van de Rietorchis waarvan de totale populatie in sommige jaren op 50.000 exemplaren kan geschat worden (fig. 1). Het leeuwendeel van deze populatie bevindt zich in een grazig gedeelte van het zgn. Orchisfonteintje, een smalle rechthoekige laagte van 240 bij 60 m die voorts voornamelijk met Oeverzegge (*Carex riparia*) en Riet (*Phragmites australis*) begroeid is.

Het Orchisfonteintje

Het Orchisfonteintje heeft al naargelang het jaargetijde en de klimatologische omstandigheden het aanzien van een uitgestrekte duinplas (fig. 5) of van een kruidenrijk grasland. Deze schommelingen van de bovengrondse watertafel werden regelmatig gevolgd.

In 'normale' jaren komt het water bovengronds op het einde van de herfst of aan het begin van de winter. De geïnundeerde zone breidt zich vervolgens uit tot de eerste maanden van het daaropvolgende jaar. De maximale waterdieptes bedragen 90 cm. Aan het begin van het nieuwe vegetatie seizoen ver-

dwijnt het water doorgaans weer snel. Het reliëf van het Orchisfonteintje wordt voor het grootste gedeelte gekenmerkt door concentrische hoogtelijnen en doet sterk denken aan het reliëf van een door wind uitgesuurde vochtige duinpan. Het niveauverschil tussen de hoogste en laagste gedeelten bedraagt eveneens ongeveer 90 cm (hoek- en slootbermen niet meegerekend) (fig. 2).

In het hoger gelegen westelijke gedeelte is het reliëf onregelmatiger: enkele ondiepe kommen en kommetjes, greppels en bomputten liggen min of meer geïsoleerd tussen hogere bulten en ruggen (fig. 3 en 4). Een rechte sloot verdeelt het Orchisfonteintje overlangs in twee nagenoeg gelijke helften. In de N.-helft loopt het westelijke uiteinde nimmer helemaal onder water. Uitzonderlijk worden plaatselijk enkele plassen gevormd (fig. 2 en 5: B). Het westelijke uiteinde van de Z.-helft ligt gemiddeld 10 tot 20 cm lager en dit gedeelte komt tijdens zeer natte winters (b.v. 1974-1975 en 1981-1982) wel onder water (fig. 2 en 5: A). Het is in dit laatste gedeelte, met zijn grote milieudynamiek, dat het proefterrein werd gekozen (fig. 2).

Voor het proefterrein geldt voorts dat het in gewone jaren enkel overstroomd wordt aan het oostelijke uiteinde en in diverse, hoger gelegen, maar geïsoleerde kommetjes in de westelijke helft (fig. 3 en 4).

De inventarisatiemethode

De keuze van de methode werd opgelegd door de omstandigheden en de beschikbare middelen. Gezien de grootte van het onderzoeksterrein (16,2 are), de hoge aantallen orchideeën en de plaatselijk zeer sterke concentraties ervan was het onmogelijk elk exemplaar individueel te lokaliseren en ten opzichte van enkele vaste referentiepunten op een kaart in te tekenen. Ook de langgerekte



vorm van het proefterrein (90 × 18 m) zou een dergelijke werkwijze sterk bemoeilijkt hebben.

Anderzijds vergemakkelijkt de aanwezigheid van een rechte sloot in de lengterichting van het terrein (dus een voor de hand liggende basislijn) het uitzetten van een vast rechthoekig rooster. Onder 'vast' wordt hier verstaan: gefixeerd in de tijd en niet in de ruimte, want het was wenselijk zo weinig mogelijk uitstekende merkpalen in het terrein aan te brengen om de jaarlijkse maaibeurt niet te hinderen. Permanente merkpalen werden daarom enkel op de hoeken en langs de lange zijden, op tussenafstanden van 30 m, aangebracht. Tussen deze enkele vaste punten werd ter gelegenheid van de jaarlijkse telling eenzelfde rooster uitgezet, bestaande uit 360 hokken: 30 × 18 hokken van 3 m op 1,5 m. Ten opzichte van kleine terreinoneffenheden was het door ons gebezigde rooster misschien iets te grof (bulten en inzinkingen waren vaak kleiner dan 1-2 m²), maar dit is een onvermijdelijk gevolg van onze eerste doelstelling, namelijk een idee te krijgen over de veranderingen van de orchispopulatie over een relatief grote terreinoppervlakte met veel ruimtelijke variatie. Voor het tellen van de aantallen orchissen waren jaarlijks één tot vier mandagen nodig.

Veranderingen in populatiegrootte

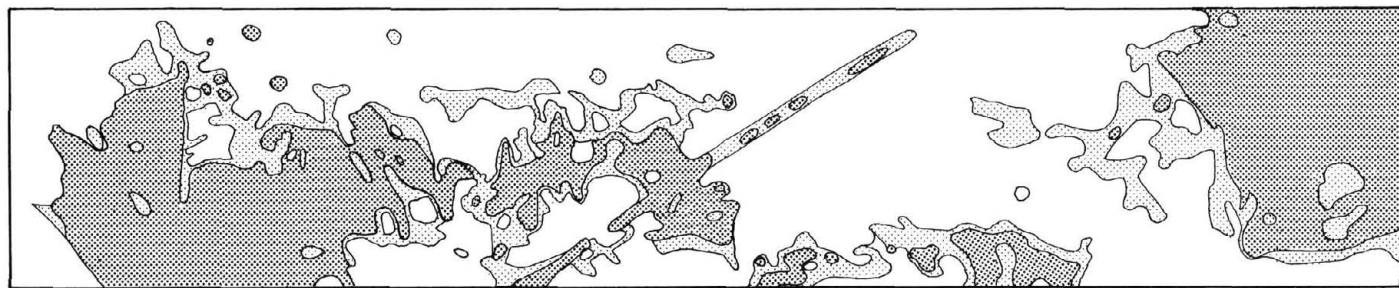
De ontwikkeling van de aantallen bloeiende Rietorchissen binnen het proefterrein wordt voorgesteld door fig. 6 (verti-

veld meer waargenomen. Binnen het proefveld werd de populatie uit 1974 vernield. Bloeiende exemplaren worden in die periode wel nog aangetroffen (zij het veel minder talrijk dan voordien) in het iets hoger gelegen gedeelte ten N. van het proefterrein, dat niet volledig overstroomde (fig. 2 en 5: B). Herkolonisatie kon dus gemakkelijk van hieruit plaatsvinden. Vanaf 1978 zien we inderdaad de eerst zeer schuchtere, vervolgens steeds snellere toename van het aantal bloeiende exemplaren (periode 1978-1981). De groei van de populatie verloopt in dit stadium duidelijk exponentieel met een J-vormige groeikurve.

De groei van de nieuwe populatie blijkt plots gestopt na de winter 1981-1982, wanneer opnieuw zeer hoge waterstanden en langdurige overstromingen het terrein teisterden. De terugval is in de zomer van 1982 echter minder spectaculair dan in 1975, wel blijft ze doorwerken tot in 1983. Vermoedelijk is het sneller terugtrekken van het water — in maart in 1982 tegenover mei in 1975 — de oorzaak dat een deel van de populatie gespaard werd. Vervolgens hervat de groei: in de zomer van 1985 bedraagt het aantal bloeiende exemplaren alweer bijna 5800. De groei is echter niet langer exponentieel: de toename 1983-1984-1985 is lineair. Vermoedelijk heeft dit te maken met het bereiken van de maximale draagkracht van het terrein ('carrying capacity') en moet men het exponentiële gedeelte slechts zien als het beginstadium van een S-vormige (sigmoïdale) groeikurve: snelle groei in het begin, maar afvlakking ten gevolge van omge-

herkolonisatie zijn er vijf tot vier maal zoveel vegetatieve en juveniele planten (resp. 1978 en 1979). Het aantal bloeienden bedraagt in 1980 reeds ongeveer 4/5 van het aantal vegetatieven. Vervolgens slaat de verhouding om tot bijna tweemaal meer bloeienden in 1981 en meer dan tweemaal zoveel bloeienden na de tweede grote overstroming in 1982. De tweede overstroming schijnt dus vooral ingewerkt te hebben op de doorgaans kleinere vegetatieve en juveniele exemplaren. In de daaropvolgende jaren 1983, 1984 en 1985 blijft de verhouding vrij stabiel, zij het anders: er zijn ongeveer evenveel bloeienden als niet bloeienden. Opnieuw blijkt hieruit dat de tweede overstroming de gewone ontwikkeling binnen de populatie erg verstoord heeft.

Naast het aantal exemplaren verandert ook voortdurend de bezettingsgraad, zijnde het aantal roosterhokken waarbinnen Rietorchissen voorkomen. In fig. 6 wordt dit aantal procentueel uitgedrukt ten opzichte van het totaal aantal hokken (360 hokken = 100%). In tegenstelling tot het erg onstabiele, door pieken en dalen gekenmerkt verloop van de aantallen per jaar, vertoont het percentage bezette hokken een veel stabiel verloop. De aanvankelijke exponentiële groei van de totale aantallen na de overstroming van 1974-1975 vindt men hier niet terug, ze gaat gepaard met een puur lineaire uitbreiding van het aantal bezette hokken (in beide gevallen werd hier slechts rekening gehouden met de bloeiende exemplaren!). In 1981 wordt voor beide kenmerken een eerste



kale donkergrijze staven). In het begin van het onderzoek (1973-1974) ligt dit aantal zeer hoog: om en rond de 9000 exemplaren. Door de zeer natte winter van 1974-1975, waarin het onderzoeks-terrein en trouwens het gehele Orchisfonteinje vele maanden lang onder water heeft gestaan, komt hierin verandering: gedurende drie opeenvolgende zomers (1975, 1976, 1977) worden geen bloeiende exemplaren binnen het proef-

vingsfactoren naar het einde toe (Odum, 1971). Het beeld van een dergelijke 'ideaal-kurve' is in ons geval duidelijk gestoord door de tussentijdse overstroming. Ook was de plafondwaarde (vermoedelijk ± 9000 exemplaren) in 1985, toen we voor het laatst telden, nog niet bereikt.

De verhouding bloeiende/niet bloeiende planten verandert eveneens sterk in de tijd. In de eerste jaren van de

Fig. 3. Overstroming van het proefterrein tijdens een 'normale' winter. Overstroomde gedeelten donkergrijs, drassige gedeelten bleekgrijs.

Inundation of the studied area during a 'normal' winter. Inundated area's dark grey, marshy parts light grey.

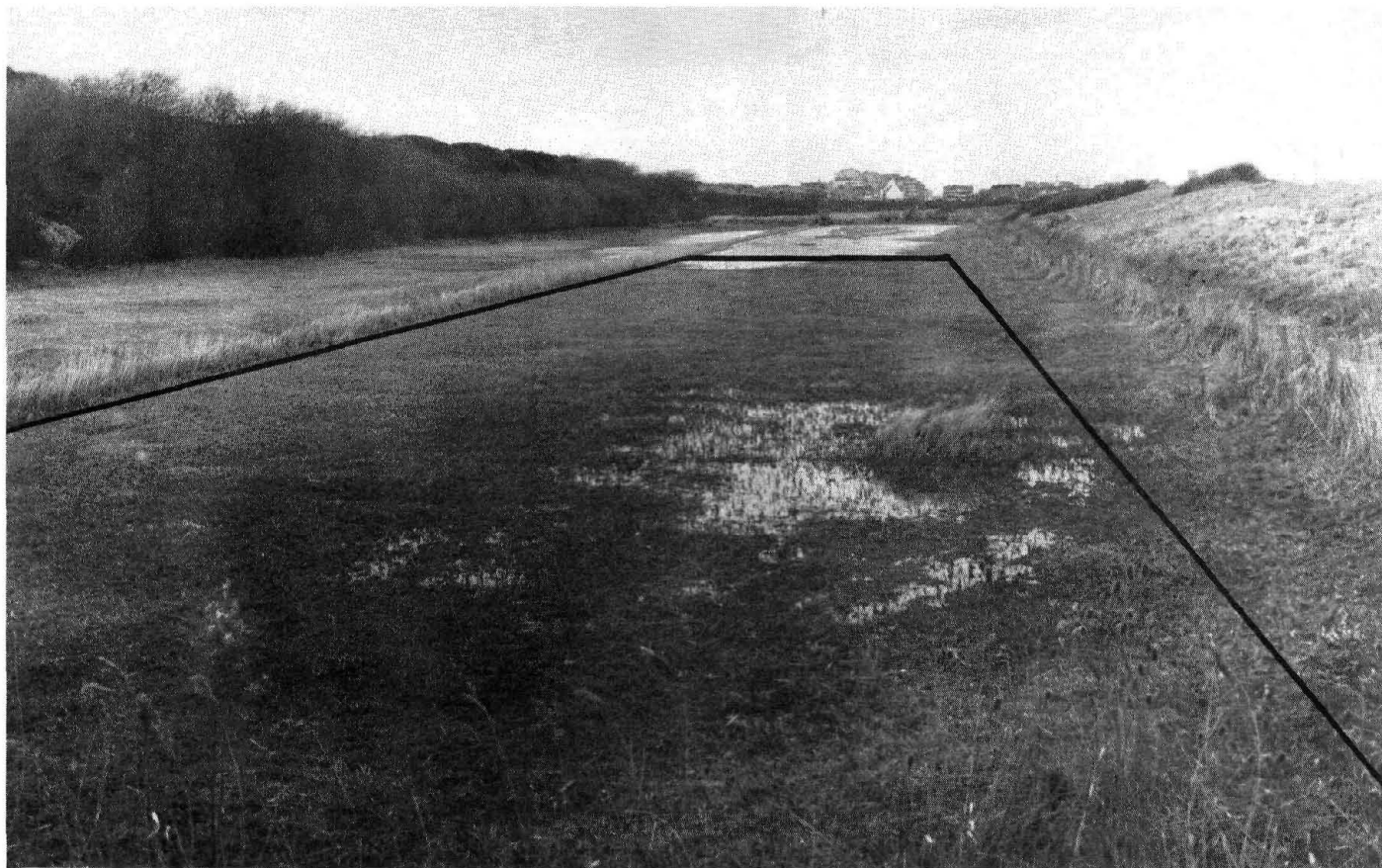


Fig. 4. Het Orchisfontejntje tijdens een 'normale' winter. Binnen het proefterrein (omkaderd) komen op de voorgrond (westelijke uiteinde) alleen geïsoleerde plassen voor.

The Orchisfontejntje under 'normal' winter conditions. Within the studied area (rectangular frame) only small isolated pools do occur.

maximum bereikt: 4539 bloeiende exemplaren en 77% van de hokken met orchissen. Qua aantallen is dit nog maar de helft van die in het topjaar 1974, maar het bezettingspercentage daarentegen ligt zelfs iets hoger. Daar waar de extra-hoge waterstand van de winter 1981-1982 de aantallen van 1982 en 1983 doet dalen met ongeveer $\frac{3}{4}$, is de invloed ervan op de veldbezetting veel minder drastisch: het percentage bezette hokken valt slechts terug van 77% op 65% (1982) en vervolgens op 59% (1983). In de daarop volgende jaren neemt de bezettingsgraad van de hokken met bloeiende orchissen weer zeer geleidelijk en aarzelend toe, zoals analoog gebeurt met de aantallen zelf. Binnen het proefterrein schijnt het aantal bezette hokken zich dus, onder gunstige omstandigheden te stabiliseren tussen de 75 en 85%, een plafondwaarde die reeds na 4 jaar bereikt wordt indien het kolonisatieproces ongehinderd kan verlopen. Het einde van de toename van de totalen is dan nog niet in zicht (vgl. de waarde voor 1974), m.a.w. de maximale draagkracht van het proefterrein voor Rietorchissen wordt pas later bereikt. Uit de vergelijking van beide kenmerken is voorts af te leiden dat de bezettingsgraad, zo men wil de horizontale uit-

breiding, minder gevoelig is dan de aantallen en densiteiten (de verticale uitbreiding) ten opzichte van storingen.

Veranderingen in de opeenvolgende verspreidingspatronen

Vermits elk hok apart geteld werd kon ook de verandering van de verschillende hokken gevolgd worden. In hun roosterverband naast elkaar gezet geeft dit van jaar tot jaar een duidelijk beeld van de ruimtelijke verdeling van de Rietorchis binnen het proefterrein. De reël waargenomen aantallen werden hiertoe tot enkele categorieën gegroepeerd. De patronen van de opeenvolgende jaren geven een beeld van de ontwikkeling van de populatie en meer in het bijzonder van de herhaalde kolonisatieprocessen (fig. 7). De diverse jaarlijkse verspreidingspatronen vertonen zeer grote contrasten tussen de verschillende hokken. Deze contrasten worden groter met de tijd zolang het kolonisatieproces zich ongestoord kan voltrekken, m.a.w. naarmate de periode tussen twee overstromingsperiodes groter wordt. In sommige hokken blijven de aantallen jaarlijks, soms zeer uitgesproken, stijgen, terwijl in andere hokken de aantallen ongeveer gelijk blijven of een meer wisselend verloop kennen.



Een tweede belangrijke vaststelling is dat er zich kernen met hogere densiteiten ontwikkelen en dat deze tijdens de verschillende kolonisatieperiodes slechts in geringe mate overlappen. Dit wettigt de eerder geformuleerde gevolgtrekking dat het inderdaad om de ontwikkeling gaat van een voor het proefveld nieuwe populatie, dus niet om een heruitgroeien van de drie jaar ondergronds gebleven vroegere populatie. Overigens zijn er ook nog andere aanwijzingen in dit verband: de driejarige periode zonder bloeiende planten binnen het proefveld na de eerste overstromingscatastrofe stemt vermoedelijk overeen met de tijd nodig voor de Rietorchis om van zaad tot bloeiende plant te komen. Voorts valt ook uit de analyse van de verspreidingspatronen af te leiden dat bij deze in het begin na de overstroming van 1974-75, wanneer van nul vertrokken wordt, het toeval in de kolonisatie nog een grote rol heeft gespeeld. In de loop van de daarop volgende jaren verdwijnt dit toevalselement meer en meer uit de verspreidingspatronen. (Vanhecke, 1985a).

De verspreidingspatronen laten eveneens toe oorzakelijke verbanden te zoeken met diverse milieufactoren, zoals het reliëf en de regelmaat en duur van

Fig. 5. Het Orchisfonteinje in de winter bij abnormaal hoge waterstand (1982). Rechts van de overlangse sloot het overstroomde proefterrein (A), links ervan het nimmer helemaal overstroomde gedeelte (B).

The Orchisfonteinje during the winter under abnormal high water-level. To the right of the longitudinal ditch (A) the inundated studied area, to the left of the ditch (B) the never completely inundated part.

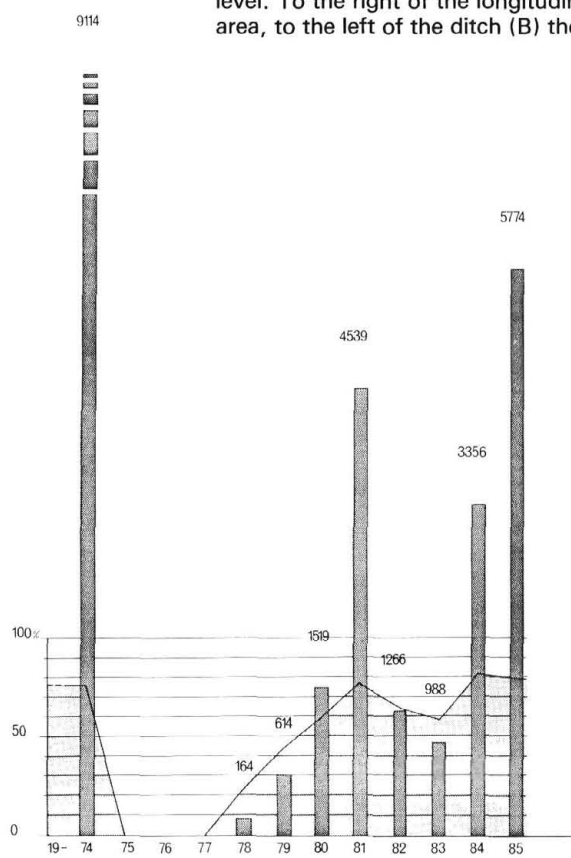


Fig. 6. Veranderingen van het aantal bloeiende exemplaren binnen het proefterrein tussen 1974 en 1985 (donkergrijze staven) en van de veldbezetting (procentueel aandeel van de hokken met bloeiende exemplaren) (bleekgrijs). Changes of the sums of flowering specimens within the studied area between 1974 and 1985 (dark grey bars) and changes of the proportional number of grid-units containing flowering specimens (light grey).

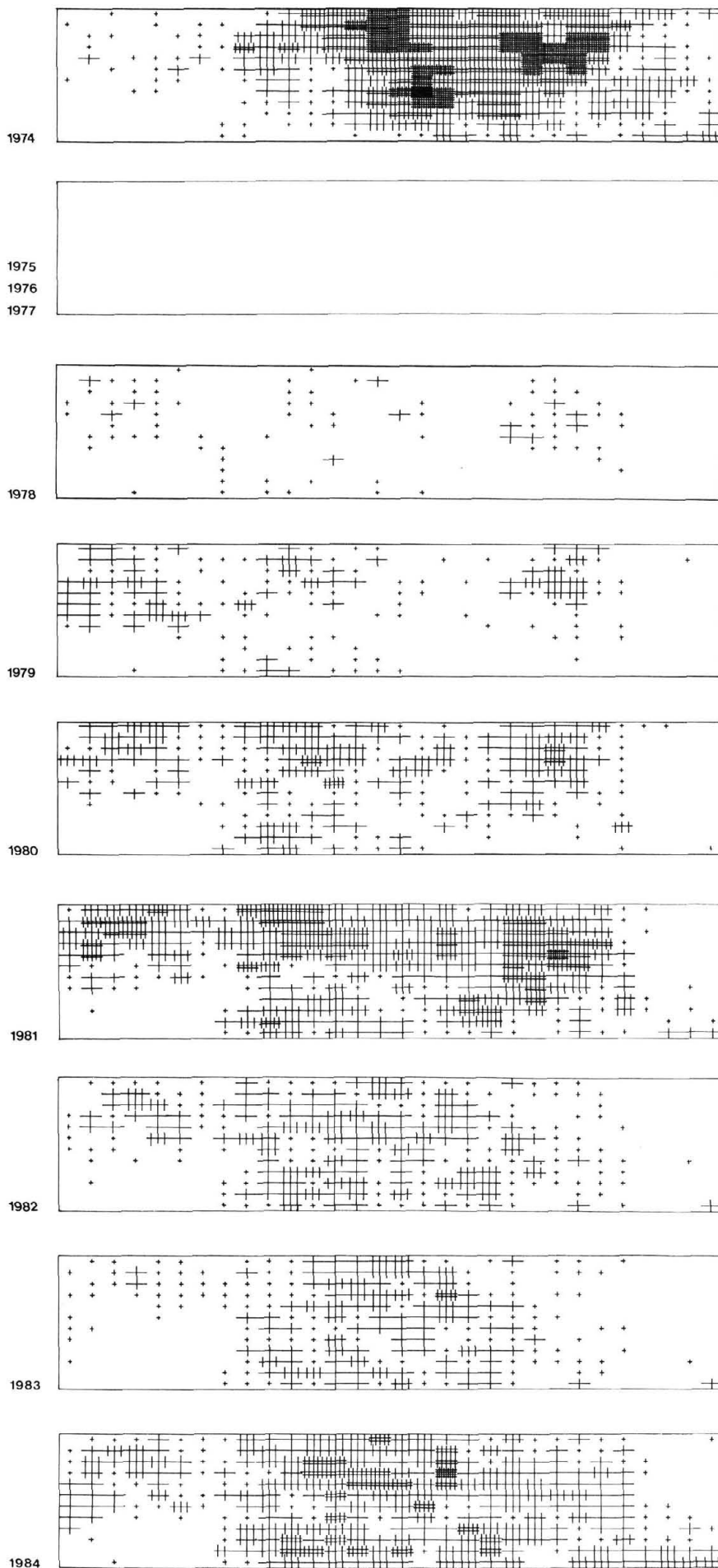
overstroming. Zo was het ondermeer mogelijk de hokken die nagenoeg elk jaar zonder Rietorchissen bleven statistisch significant in verband te brengen met de meest regelmatig overstroomde plaatsen binnen het proefterrein (fig. 7, onderaan). Elders zal hier meer uitgebreid over bericht worden.

Roosters lenen zich uitstekend voor dergelijk langlopend onderzoek. In principe kan eenzelfde rooster tegelijk voor verscheidene soorten gebruikt worden. Alleen de tijd is hier beperkende faktor. De keuze van de maas-grootte is van bijzonder belang omdat de mazen als aparte inventarisatie-eenheden fungeren. Steeds dient hierbij een compromis gevonden te worden tussen de gewenste informatie en de besteedbare tijd. De keuze van de hokgrootte blijft altijd wat speculatief: vaak wordt pas achteraf helemaal duidelijk wat de optimale grootte zou zijn geweest. Hoe grover het rooster, hoe zwakker afgetekend de eventuele patronen, hoe groter ook de ruimtelijke variatie binnen de hokken, hoe moeilijker bijgevolg de interpretatie van relaties. Hoe fijner het rooster echter, hoe groter de relatieve fout bij het uitzetten van het rooster, hoe tijdrovender de inventarisatie, en, praktisch gezien, hoe kleiner de bestuurbare oppervlakte.

Betekenis voor het beheer van natuurterreinen

Het hier geschetste verloop van de populatie Rietorchissen te Zeebrugge is een nieuw voorbeeld van de soms spectaculaire veranderingen in grootte en lokale verspreiding die orchissenpopulaties kunnen ondergaan. Eens te meer wordt hiermede bewaarheid dat incidentele waarnemingen over de abundantie van bepaalde soorten zeer misleidend kunnen zijn als ze volkomen los staan van enig tijdsverband (cfr. Sterk, 1976, in verband met *Anacamptis pyramidalis*).

In terreinen met een grote milieudynamiek is het van groot belang te onderzoeken in hoeverre de schommelingen van sommige milieufactoren die verantwoordelijk kunnen worden gesteld voor opmerkelijke verschuivingen binnen de aanwezige populaties niet min of meer periodisch van aard zijn. Met name voor het opstellen van beheersplannen en voor de beoordeling van effecten van beheerswerk lijken dit onmisbare gegevens. In het geval van de Rietorchispopulatie in de Fonteintjes, waar het be-



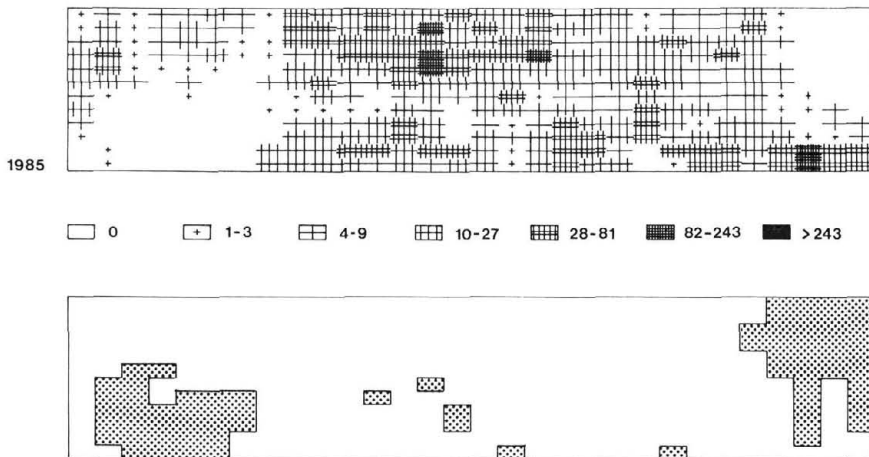
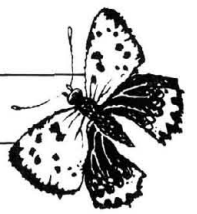


Fig. 7. Ontwikkeling tussen 1974 en 1985 van de verspreidingspatronen van de bloeiende Rietorchissen, gebaseerd op de aantallen per hok (gegroepeerd tot enkele klassen: zie onderaan) en kaart met de binnen het onderzoeksterrein meest regelmatig overstromde roosterhokken (helemaal onderaan).

Development between 1974 and 1985 of the distribution patterns of flowering Southern marsh orchids based on their number per grid-unit (grouped into a few classes: see legend near the bottom) and map with the position of the most regularly inundated grid-units within the studied area (bottom).

heer in de voorbije 20 jaar nagenoeg onveranderd bestond uit laatzomer maaiingen, kon met zekerheid vastgesteld worden dat deze periodiciteit, via winteroverstromingen, grotendeels bepaald wordt door de hoeveelheid neerslag (in mindere mate vermoedelijk ook door de temperatuur). Gebruik makend van ook minder gedetailleerde waarnemingen konden voor het Orchisfonteinje tussen 1965 en 1985 een drietal cycli van het systeem 'overstroming-populatievernietiging-populatiegroei' herkend worden (Vanhecke, 1985a), met dien verstande dat niet alle cycli volledig doorlopen werden (soms vroegtijdige onderbreking van de populatie-aangroei).

Wanneer onder vergelijkbare omstandigheden, en dus niet ten gevolge van externe kunstmatige oorzaken, bijzondere soorten (tijdelijk) verdwijnen, is het dus niet aangewezen om in een paniek-reactie handelingen te ondernemen die een dergelijk proces zouden kunnen kortsluiten (b.v. te verhinderen dat extreem hoge waterstanden zich nog kunnen voordoen). Natuurlijk verlopen de processen zijn zo zeldzaam geworden dat ze een moeilijk te schatten biologische meerwaarde verlenen aan de natuurterreinen waar ze zich nog voordoen. Het is typerend voor onze hedendaagse meester-knecht-verhouding tot de natuur dat we er vaak enige moeite mee hebben dat de natuur nog eens zelf initiatief neemt en als dwingende beheerder gaat optreden.

Over dergelijke lange-termijn-veranderingen of -ontwikkelingen in populaties is weinig bekend. Alleen aan zeldzame of om andere redenen bijzondere soorten werd en wordt aandacht geschonken, maar vermoedelijk is het verschijnsel veel algemener. Voor wat betreft de Fonteinjes is inmiddels duidelij-

lijk geworden dat ook de populatie van het Weegbreefonteinkruid aan een aan de waterstand gebonden periodische afwisseling van 'vette' en 'magere' jaren onderhevig is.

Literatuur

- Hutchings, M. J., 1987. The population biology of the early spider orchid. *Ophrys sphegodes* Mill. I A demographic study from 1975 to 1984. *Journal of Ecology* 75: 711-727.
- Odum, E., 1971. *Fundamentals of ecology*. Saunders Company, Philadelphia. 574 pp.
- Sipkes, C., 1983. Over fluctuaties in orchideeënpopulaties, vooral veroorzaakt door dieren. *Gorteria* 11 (9): 208-210.
- Sterk, A. A., 1976. *Anacamptis pyramidalis* bij Wijk aan Zee. *Gorteria* 8 (5): 81-85.
- Vande Vyvere, P., 1939. Onze Brugsche Duinen, een pleidooi ter waardeering en bescherming van ons stedelijk en landelijk natuurschoon. *Brugsch Handelsblad*, 18 maart 1939, p. 11.
- Van Gompel, J., 1979. Voorkomen en terreinkeuze van enkele rietvogels in de Fonteinjes te Zeebrugge. *De Wielewaal* 45: 221-227.
- Vanhecke, L., 1979. Het nieuwe B.N.V.R.-reservaat 'De Fonteinjes', een kennismaking. *Natuurreservaten*, nr. 3bis: 37-41.
- Vanhecke, L., 1985a. Pattern development in a dune slack population of *Dactylorhiza praetermissa*. In: W. G. Beeftink, J. Rozema and A. H. L. Huiskes (ed.), *Ecology of coastal vegetation* pp. 557-558. Junk, The Hague.
- Vanhecke, L., 1985b. De huidige en vroegere verspreiding van *Potamogeton coloratus* Hornem. in België. *Dumortiera* 33: 1-6.
- Wells, T. C. E., 1967. Changes in a population of *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. at Knocking Hoe National Nature Reserve, Bedfordshire, 1962-65. *The Journal of Ecology* 55: 83-99.
- Willems, J. H., 1978. Populatiebiologisch onderzoek aan *Orchis mascula* (L.) L. op enkele groeiplaatsen in Zuid-Limburg. *Gorteria* 9 (4): 71-80.

Summary

Changes in a coastal population of the Southern marsh orchid (*Dactylorhiza praetermissa*) between 1973 and 1985.

The evolution of a population of the Southern marsh orchid has been followed between 1973 and 1985 by using a permanent rectangular grid (360 cases of 3 by 1.5 m, total surface 90 × 18 m). In this period two important winter inundations strongly affected the growth and distribution pattern of the population. It was stated that after the first inundation the old population was replaced by a new one, that growth of the population was probably sigmoid, while the horizontal expansion within the examined field was rather linear.

Dankwoord

Hartelijke dank aan Mark Becuwe (Lampernisse), 13 jaar lang een trouwe tel-partner.

L. Vanhecke
Nationale Plantentuin van België
Domein van Bouchout
B - 1860 Meise
België