

Achteruitgang van de Grote keverorchis in de Voerstreek (Belgisch Limburg)

DE INVLOED VAN VERDROGING EN VERZURING

Hans Jacquemyn & Rein Brys, Plantendiversiteit en -populatiebiologie, Departement Biologie, KU Leuven, Kasteelpark Arenberg 31, 3001 Heverlee (België), e-mail: Hans.Jacquemyn@bio.kuleuven.be.

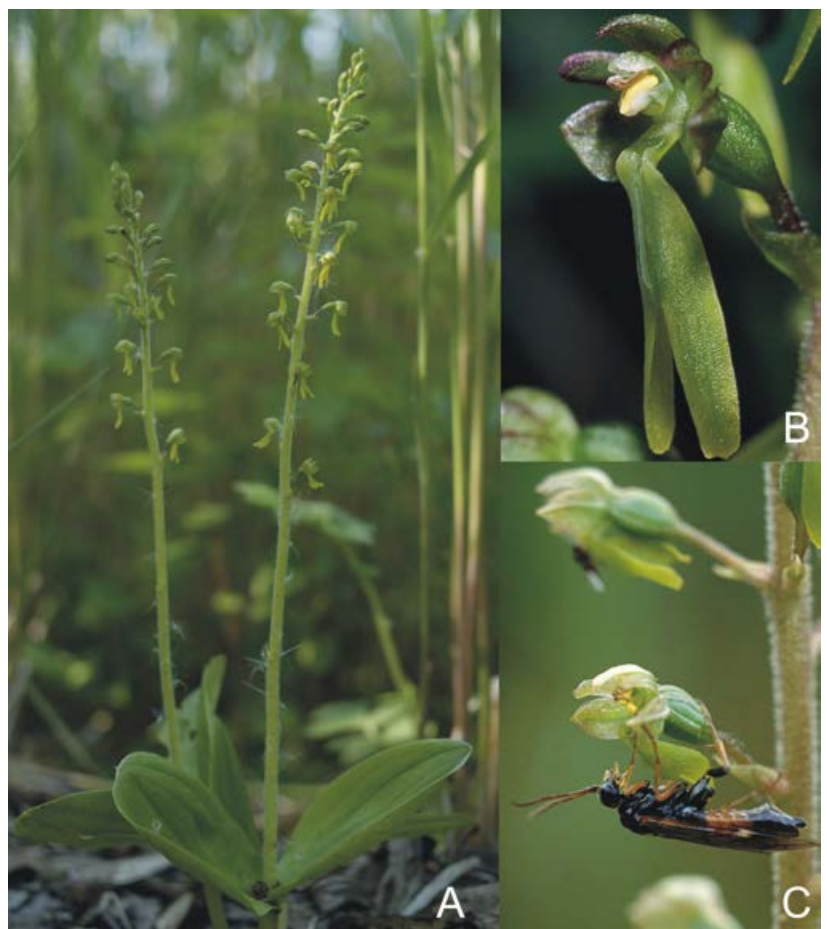
Ondanks het feit dat de Grote keverorchis (*Neottia ovata*) algemeen kan beschouwd worden als een van de meest voorkomende orchideeënsoort in Zuid-Limburg en de Voerstreek, is er maar weinig bekend over de grootte en leefbaarheid van haar populaties. In deze studie werden over een periode van tien jaar (2003-2013) veranderingen in de grootte van 28 populaties in de Voerstreek onderzocht en werd nagegaan welke factoren een invloed uitoefenen op de populatiedynamiek van de soort. De verkregen gegevens geven weer dat met een toenemende verdroging en verzuring van de bodem populaties van de Grote keverorchis in de toekomst verder onder druk zullen komen te staan.

INLEIDING

De Grote keverorchis is een wijd verspreide orchideeënsoort die hoofdzakelijk wordt teruggevonden in bossen, bosranden en in mindere mate in kalkrijke graslanden (KREUTZ & DEKKER, 2000). Samen met de Brede wespenorchis (*Epipactis helleborine*) is het de meest algemene orchideeënsoort in Vlaanderen en Nederland. Hoewel de soort in beide regio's nog algemeen voorkomt, kan aangenomen worden dat ook zij niet gevrijwaard blijft van habitatversnippering en de ermee gepaard gaande veranderingen in milieuomstandigheden. Recent onderzoek heeft bijvoorbeeld aangetoond dat afnemende populatiegroottes een negatieve invloed hebben op de vrucht- en zaadzetting van orchideeën (GIL-

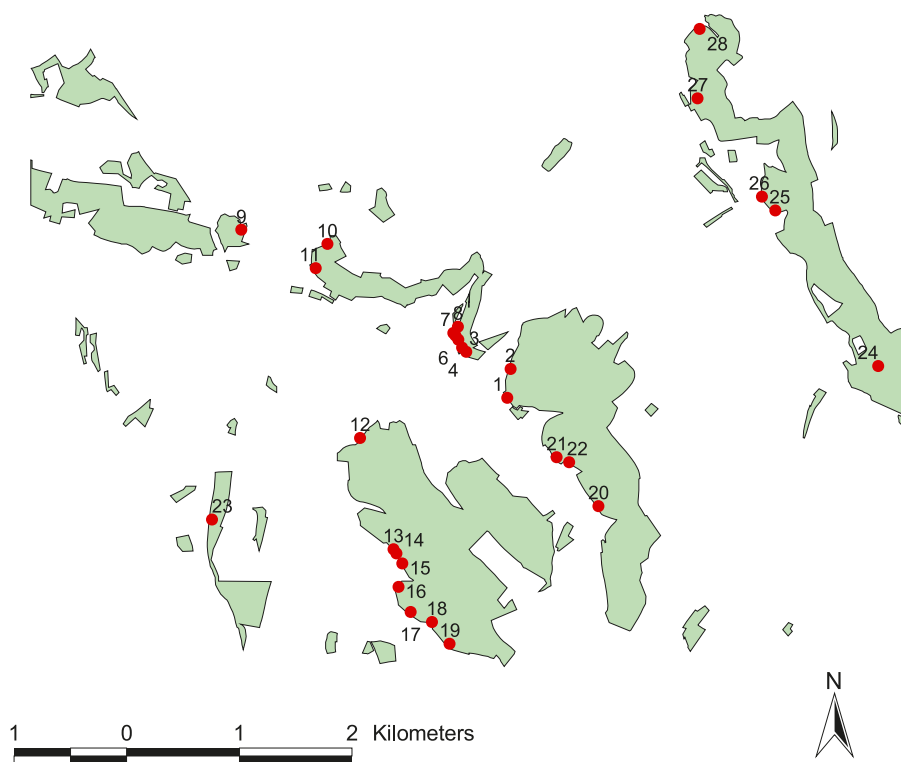
BELS *et al.*, 2015). Als populatiegroottes onder een bepaalde drempelwaarde vallen, lopen planten een verhoogd risico niet langer of minder door insecten bezocht te worden. Hierdoor wordt de vorming van vruchten en zaden sterk belemmerd of blijft zelfs volledig achterwege. Aangezien de meeste orchideeënsoorten geen specifieke strategieën hebben om zelfbestuiving te realiseren, spreekt het voor zich dat hierdoor seksuele reproductie en verjonging sterk onder druk komen te staan. Daarnaast werd ook reeds aangetoond dat specifieke bodemcondities, in het bijzonder bodemvocht en pH, een grote invloed kunnen uitoefenen op de kieming van orchideeënzaden (DIEZ, 2007). Er kan dus verwacht worden dat veranderingen hierin kieming gaan beïnvloeden. Hierdoor kan het gebeuren dat bij afsterven van bestaande individuen dit niet langer gecompenseerd zal worden door de vestiging van nieuwe vitale planten.

Door de lange levensduur van veel orchideeën kan het echter zeer lang duren vooraleer de effecten van fragmentatie of veranderende omgevingsomstandigheden op hun verspreiding zicht-



FIGUUR 1

Grote keverorchis (*Neottia ovata*) in de Voerstreek. A) Bloeiende plant in het studiegebied. B) Detail van de bloem. C) Een *Ichneumon* wesp die een bloem van de Grote keverorchis bezoekt (Foto's: Rein Brys).



FIGUUR 2

Verspreiding van 28 populaties van de Grote keverorchis (*Neottia ovata*) in de Voerstreek.

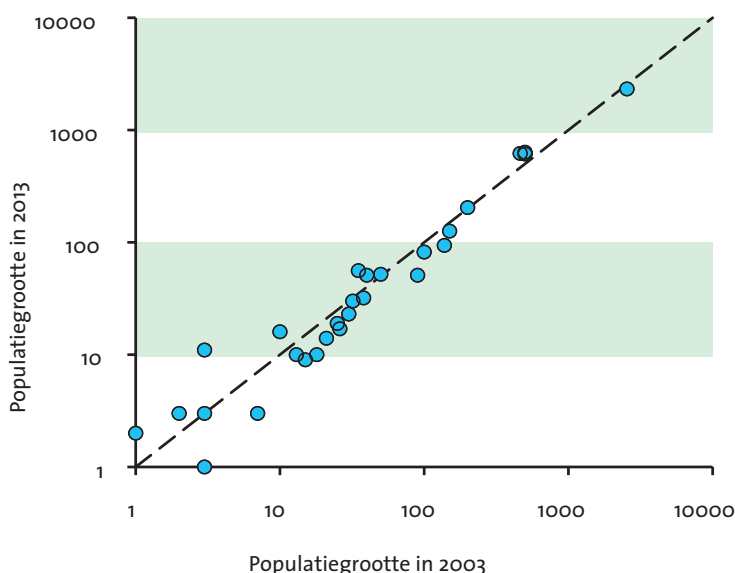
GROTE KEVERORCHIS

Grote keverorchis is een weinig opvallende orchideeënsoort [figuur 1a,b & 6] die hoofdzakelijk voorkomt in vochtige en nogal voedselrijke bossen die vegetatiekundig tussen Elzen-Essen- [Pruno-Fraxinetum] en Eiken-Haagbeukenbossen [Stellario-Carpinetum] in staan (KREUTZ & DEKKER, 2000). In Zuid-Limburg en de Voerstreek groeit ze hoofdzakelijk in orchideeënrijke Eiken-Haagbeukenbossen [Stellario-Carpinetum orchidetosum]. In dit soort bossen kan ze dan ook vaak samen aangetroffen worden met andere orchideeën, zoals Bleek bosvogeltje (*Cephalanthera damasonium*), Purperorchis (*Orchis purpurea*), Mannetjesorchis (*Orchis mascula*) en Bergnachtorchis (*Platanthera chlorantha*).

Grote keverorchis komt in mindere mate ook voor in kalkgraslanden, vaak samen met Grote muggenorchis (*Gymnadenia conopsea*), Soldaatje (*Orchis militaris*) en Bijenorchis (*Ophrys apifera*). Langdurig onderzoek in Zweden heeft aangetoond dat individuen gemakkelijk 25 jaar en ouder kunnen worden (TAMM, 1972).

De Grote keverorchis bloeit gedurende het grootste deel van mei en het begin van juni. Ze wordt bestoven door een groot aantal insecten, voornamelijk vliesvleugeligen (Hymenoptera), kevers (Coleoptera) en tweevleugelige insecten (Diptera) (NILSSON, 1981). CLAESSENS & KLEYNEN (2014) beschreven recentelijk dat Honingbijen (*Apis mellifera*) en verschillende soorten wilde bijen eveneens bloemen van de Grote keverorchis bestuiven. De bloemen produceren overvloedig zoetgeurende nectar, waardoor ze een aantrekkelijke voedselbron vormen voor insecten. Dit verklaart allicht voor een groot deel waarom de Grote keverorchis zoveel verschillende insecten weet aan te trekken. Als deze insecten in hun zoektocht naar nectar in de bloem met hun kop tegen het rostellum – een wit, vooruitstekend deel van het zuiltje – aanstoten [figuur 1c], worden de polliniën door middel van een onder druk staande kleefstof van het rostellum in een fractie van een seconde op de kop van het bezoekende insect geschoten en zullen ze hardnekkig blijven kleven (CLAESSENS & KLEYNEN, 2014). Bij een daarop volgend bloembezoek zullen deze polliniën in hun geheel of ge-

baar worden. Er wordt in dit verband gesproken van een 'extinctieschuld', waarmee aangegeven wordt dat veel populaties vaak met vertraging op lange termijn zullen verdwijnen (KUUSAAARI *et al.*, 2009). Omdat de Grote keverorchis een zeer langlevende orchideeënsoort is, bestaat de mogelijkheid dat de bestaande populaties weinig vitaal zijn. Op dit moment weten ze zich weliswaar in stand te houden, maar misschien zijn ze op lange termijn wel gedoemd om uit te sterven. Om dit te onderzoeken, werd gekeken hoe populaties van de Grote keverorchis in de Voerstreek over een periode van tien jaar (tussen 2003 en 2013) veranderden. Ze werden daartoe allemaal nauwkeurig in kaart gebracht. Daarnaast werd in een aantal populaties onderzocht of er een verband bestaat tussen vruchtzetting en populatiegrootte en werd nagegaan of kieming van zaden kon worden gerelateerd aan lokale bodemkenmerken.



FIGUUR 3

Veranderingen in populatiegrootte tussen 2003 en 2013 van 28 populaties van de Grote keverorchis (*Neottia ovata*) in de Voerstreek. Punten boven de stippellijn stellen populaties voor die in grootte toenamen, punten onder de stippellijn zijn populaties die in grootte afnamen.

FIGUUR 4

Relatie tussen populatiegrootte en a) vruchtzetting en b) constantie in vruchtzetting in dertien populaties van de Grote keverorchis (*Neottia ovata*) tussen 2003 en 2008.

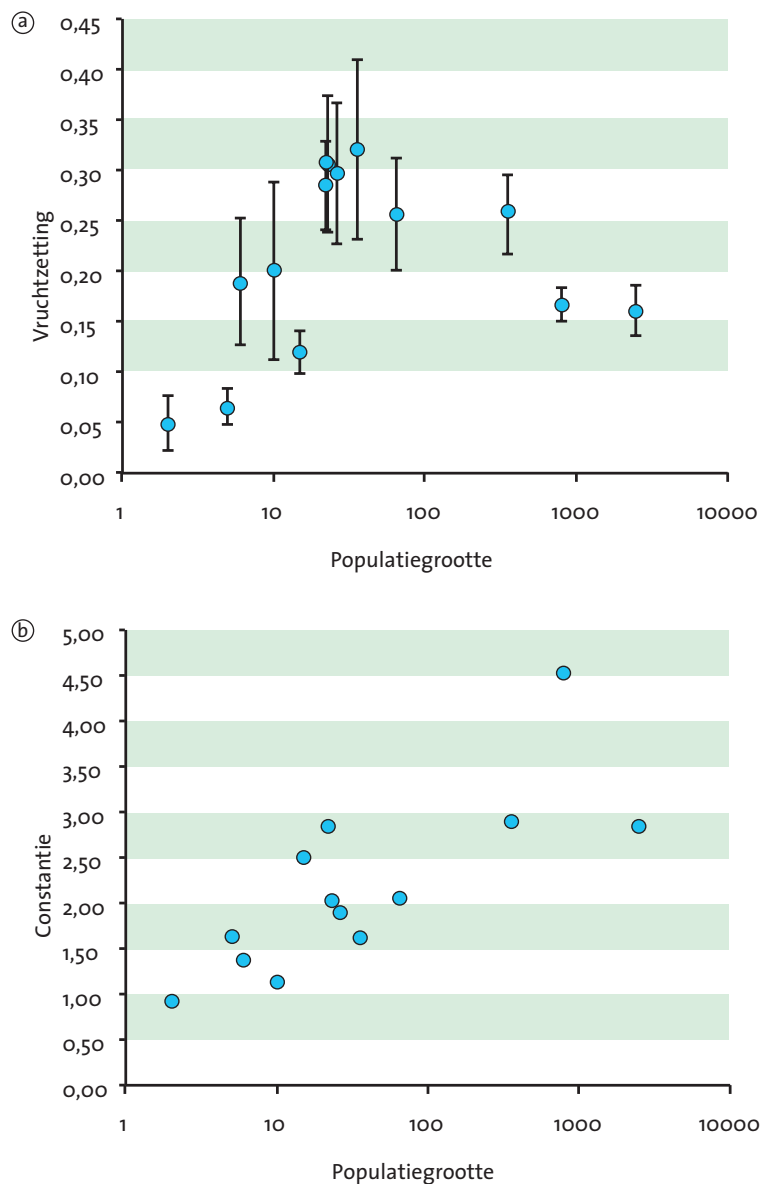
deeltelijk op de stempel van deze nieuwe bloem worden afgezet en kan succesvolle vrucht- en zaadzetting worden gerealiseerd.

DE GROTE KEVERORCHIS IN DE VOERSTREEK

In de lente van 2003 werd de verspreiding van de Grote keverorchis in de Voerstreek minutieus in kaart gebracht [figuur 2]. Daarbij werden systematisch alle boscomplexen op de aanwezigheid van de soort onderzocht. Elke gevonden populatie werd nauwkeurig op kaart ingetekend; ook werd telkens het aantal bloeiende en niet-bloeiende planten geteld. In totaal werden 28 populaties verspreid over zes grote boscomplexen gevonden [figuur 2]. De meeste bevonden zich aan de zuidrand van soortenrijke Eiken-Haagbeukenbossen of Elzen-Essenbossen, meestal op relatief vochtige plaatsen. Andere soorten die regelmatig samen met de Grote keverorchis voorkwamen, waren Slanke sleutelbloem (*Primula elatior*), Eenbes (*Paris quadrifolia*), Gulden boterbloem (*Ranunculus auricomus*), Gewone salomonszegel (*Polygonatum multiflorum*), Geel nagelkruid (*Geum urbanum*), Kruisbes (*Ribes uva-crispa*), Muskuskruid (*Adoxa moschatellina*) en Gevlekte aronskelk (*Arum maculatum*). Dit zijn allemaal vochtminnende soorten die typisch zijn voor Elzen-Essenbossen. Daarnaast werden ook regelmatig Grote brandnetel (*Urtica dioica*), Kleeftkruid (*Galium aparine*) en Look-zonder-look (*Alliaria petiolata*) aangetroffen. Op sommige, meestal drogere groeiplaatsen waren Klimop (*Hedera helix*) en Braam (*Rubus fruticosus*) vaak dominant. Het aantal individuen in de populaties varieerde sterk. De kleinste bestond uit één bloeiende plant, terwijl in de grootste populatie meer dan 2000 planten werden geteld. De gemiddelde populatiegrootte bedroeg 175 individuen.

VERANDERINGEN IN POPULATIEGROOTTE

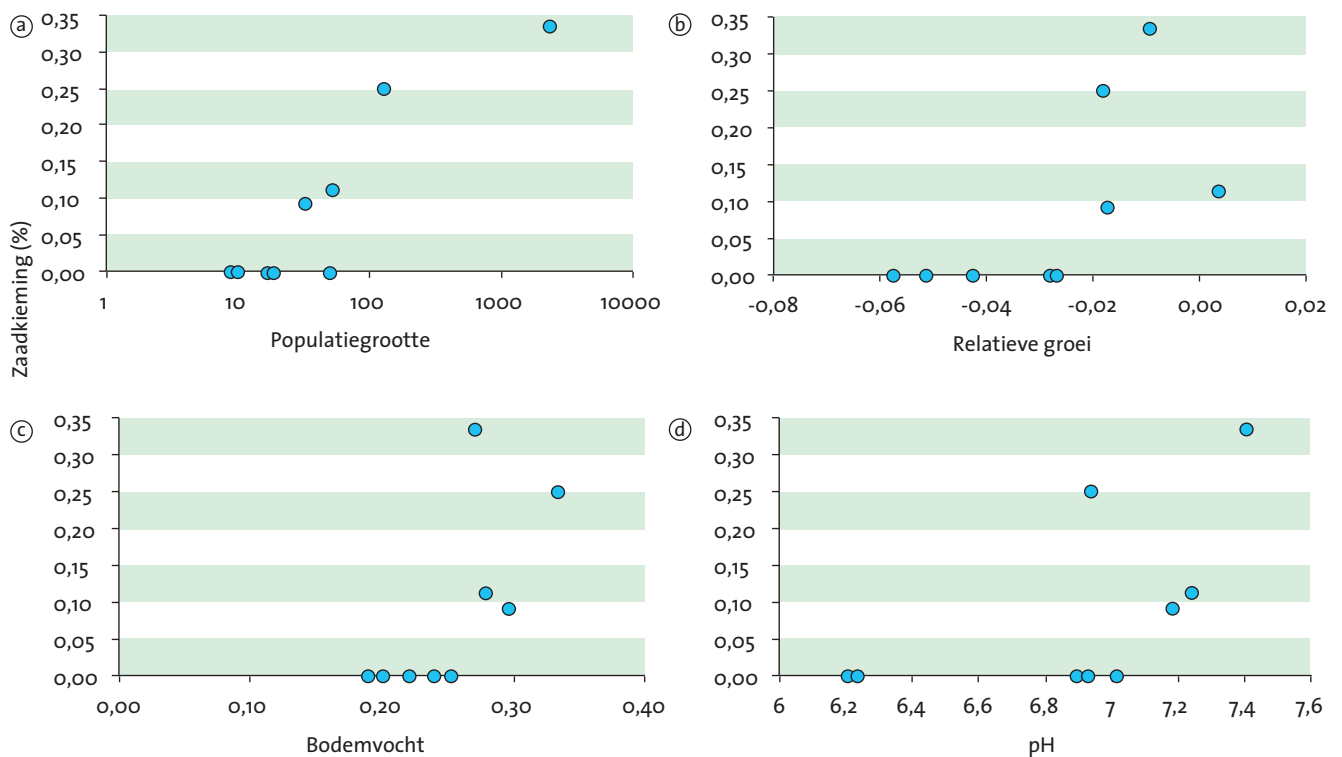
Om veranderingen in populatiegrootte te bepalen, werd elke populatie in 2013 opnieuw bezocht en werden alle individuen opnieuw geteld. Daarnaast werd gekeken of er zich over deze periode nieuwe populaties hadden gevestigd. Op basis van deze tellingen werd de relatieve groeisnelheid bepaald als het verschil in het aantal individuen dat waargenomen werd in 2003 en 2013, gedeeld door het aantal jaren tussen de twee bemonsteringen. Een negatieve waarde geeft aan dat de populatie over deze periode in grootte is afgenomen, terwijl een positieve waarde aangeeft dat ze in grootte is toegenomen. In 2013 werden geen nieuwe populaties aangetroffen, hetgeen aangeeft dat spontane kolonisaties bij deze soort allicht zelden voorkomen. Als naar de veranderingen in het aantal individuen wordt gekeken, dan blijkt dat 16 populaties (57%) in grootte waren afgenomen en dat één populatie volledig is



verdwenen. In elf populaties (39%) nam het aantal individuen toe en één populatie bleek niet van grootte veranderd te zijn [figuur 3]. De gemiddelde groeisnelheid over de periode 2003-2013 bedroeg voor alle populaties samen -0,01, wat betekent dat gemiddeld genomen populaties jaarlijks met 1% in grootte afnemen.

VRUCHTZETTING

De vruchtzetting werd bepaald tussen 2003 en 2008 in 13 populaties die varieerden van twee tot meer dan 2000 bloeiende planten. Telkens werden twintig individuen (of alle planten als populaties uit minder dan 20 bloeiende exemplaren bestonden) willekeurig geselecteerd en werden voor elke plant het aantal bloemen en het aantal vruchten geteld. Op basis van deze gegevens werd de mate van vruchtzetting bepaald als het aantal vruchten gedeeld door het aantal bloemen. Deze waarde varieert tussen 0 (geen enkele bloem heeft vrucht gezet) en 1 (alle bloemen werden succesvol bestoven en ontwikkelden zich tot een vrucht). Voor elke populatie werd vervolgens de gemiddelde vruchtzetting berekend. Aangezien de gegevens gedurende vijf opeenvolgende jaren werden ver-



FIGUUR 5

Relatie tussen populatiekenmerken (a,b) en bodemkenmerken (c,d) en zaadkieming (%) van de Grote keverorchis (*Neottia ovata*) voor negen populaties in de Voerstreek. Zaadkieming werd uitgedrukt als het percentage zaadpakketjes waarin minstens één kiemend zaadje werd aangetroffen.

zameld, was het ook mogelijk om de jaarlijkse variatie in gemiddelde vruchtzetting te bepalen. Hiervoor werd een maat $S = \mu / \sigma$ berekend, waarbij μ de gemiddelde vruchtzetting over de vijf jaren voorstelt en σ de standaarddeviatie van de jaarlijkse vruchtzetting. Populaties met een grote waarde S hebben een relatief constante vruchtzetting over de jaren, terwijl populaties met een variabele vruchtzetting een lage S -waarde zullen vertonen.

Het gemiddeld aantal vruchten dat een plant produceerde varieerde sterk doorheen de jaren. In 2003 bijvoorbeeld produceerde een plant gemiddeld 12,1 vruchten, terwijl dat in 2004 slechts 3,9 was, wat overeenkomt met een gemiddelde vruchtzetting van respectievelijk 32,2 en 12,3%. Deze was echter sterk gerelateerd aan de grootte van de populatie [figuur 4a]. Zo bleek de vruchtzetting erg laag (<20%) als er minder dan 20 bloeiende individuen waren, nam ze toe als de populatie steeg tussen 20 en 300 individuen om opnieuw te dalen als de populatie meer dan 300 bloeiende individuen telde [figuur 4a]. Kleine groepen vertoonden ook een veel sterkere variatie in vruchtzetting tussen de jaren dan grote, waar de vruchtzetting veel constanter was [figuur 4b].

KIEMING

Kieming is een cruciale fase in de levenscyclus van planten, aangezien dit de populatie in staat stelt zich te verjongen en de mogelijkheid geeft zich eventueel aan te passen aan veranderende omgevingscondities. Orchideeën produceren gemakkelijk enkele duizenden zaden per plant (ARDITTI & GHANI, 2000), maar slechts een zeer beperkt aantal zal het uiteindelijk tot een kiemplant weten te schoppen (DARWIN, 1877). Wat nu juist het succes van kieming bij or-

chideeënzaden bepaalt, blijft grotendeels onduidelijk (McCORMICK & JACQUEMYN, 2014); wel is bekend dat schimmels hierbij een cruciale rol spelen (RASMUSSEN, 1995). Het was de Franse mycoloog Noël Bernard die op het einde van de negentiende eeuw op basis van enkele ingenieuze experimenten aantoonde dat schimmels absoluut noodzakelijk zijn om orchideeënzaden tot kieming te brengen. Deze schimmels komen ook vrij in de natuur voor, terwijl de orchideeënzaden door hun erg geringe grootte wel van deze schimmels afhankelijk zijn om succesvol te kiemen (SMITH & READ, 2008; RASMUSSEN & RASMUSSEN, 2009). Het is immers aangetoond dat bodemschimmels aan kiemende orchideeënzaden voedsel aanleveren, wat noodzakelijk is om zich tot een kiemplant te kunnen ontwikkelen. Gedetailleerde kiemingsexperimenten in natuurlijke populaties hebben verder aangetoond dat het kiemingssucces snel afneemt met toenemende afstand tot volwassen planten in de populatie (BATTY *et al.*, 2001; DIEZ, 2007; JACQUEMYN *et al.*, 2007; 2012). Naast het voorkomen van geschikte schimmels wordt het kiemingsucces van orchideeënzaden ook in sterke mate bepaald door de bodemcondities (McCORMICK & JACQUEMYN, 2014). Experimenten in de Verenigde Staten hebben bijvoorbeeld aangetoond dat het kiemingsucces van zaden van de orchidee *Goodyera pubescens* toenam met toenemende vochtigheid van de bodem en tevens afhankelijk was van de zuurgraad (pH) (DIEZ, 2007).

Om de factoren te onderzoeken die het kiemingssucces van zaden van de Grote keverorchis in bestaande populaties in de Voerstreek bepalen, werd in de zomer van 2013 een grootschalig kiemingsexperiment opgestart. Hiervoor werden in negen populaties zaden in zogenaamde zaadpakketjes in de grond begraven en gedurende meer dan een jaar onder de grond bewaard. Deze zaadpakketjes bestaan uit een fijn gaas dat opgeplooid in een diaplaatje wordt aan-

FIGUUR 6

Grote keverorchis (Neottia ovata) te Rochefort (foto: Daniel Tyteca)

gebracht en waarbij een groot aantal zaden netjes tussen het gaas wordt uitgestrooid. De grootte van de mazen van het gaas is groot genoeg om de schimmeldraden de zaadpakketjes te laten binnendringen, maar klein genoeg om de zaden binnen en ongewenste bodemorganismen buiten te houden om predatie te vermijden. Wanneer deze zaadpakketjes gedurende een bepaalde periode in de bodem begraven worden en de geschikte schimmels aanwezig zijn, kan kieming plaatsvinden als de omgevingscondities tenminste geschikt zijn. Eerder onderzoek naar de schimmelgemeenschappen die associëren met de Grote keverorchis had reeds aangetoond dat in elke populatie de specifieke, gewenste schimmels aanwezig waren. Door het kiemsucces te relateren aan de bodemcondities kan dus achterhaald worden welke omgevingsomstandigheden juist kieming beïnvloeden.

In totaal werden 144 (16 per populatie) zaadpakketjes direct na de natuurlijke vrijstelling van de zaden in juni 2013 begraven. Na een jaar werden ze opgegraven en werd gekeken waar kieming had plaats gevonden. Uit deze experimenten bleek een zeer duidelijke relatie te bestaan tussen het kiemingssucces en het aantal individuen [figuur 5a]. Grote populaties vertoonden een hogere kieming dan kleine. Daarnaast werd ook een rechtstreeks verband tussen de groei van de populatie over de onderzochte periode en het kiemsucces gevonden: populaties die sterk achteruitgingen kenden geen kieming, terwijl populaties die slechts lichtjes achteruitgingen regelmatig kieming vertoonden [figuur 5b]. Deze gegevens geven dus duidelijk weer dat de achteruitgang van de Grote keverorchis voor een deel bepaald wordt door het achterwege blijven van vestiging van nieuwe individuen. Van de omgevingsfactoren waren bodemvocht en zuurgraad (pH) de meest bepalende factoren op het kiemingssucces [figuur 5c & d]. In droge of zure bodems was er weinig kieming, in natte of alkalische veel meer. Verdroging en verzuring blijken dus een sterk negatieve invloed uit te oefenen op succesvolle kieming en dus op de vestiging van nieuwe individuen bij Grote keverorchis.

DE TOEKOMST?

Langlevende plantensoorten lijken op het eerste gezicht minder gevoelig voor versnippering en achteruitgang van de habitatkwaliteit dan kortlevende. Analyses op basis van verspreidingsgegevens hebben uitgewezen dat het soms wel tientallen tot honderden jaren kan duren vooraleer populaties lokaal uitsterven en plantengemeenschappen soortenarmer worden (LINDBORG & ERIKSSON 2004; VELLEND *et al.*, 2006). De gegevens uit het hier gepresenteerde onderzoek geven duidelijk weer dat de onderzochte populaties van de Grote keverorchis eveneens een langzame maar stelselmatig afname gedurende de laatste tien jaar vertoonden. Ze namen jaarlijks gemiddeld met 1% af. Deze gegevens bevestigen eerdere resultaten van TAMM (1972), die op basis van jaarlijkse opnames aantoonde dat individuen van de Grote keverorchis zeer oud kunnen worden en dat mortaliteit van gevestigde individuen doorgaans zeer laag is. Niettemin kon één populatie worden gevonden die over deze periode van tien jaar uitstierf, waarbij eerlijkheidshalve moet worden vermeld dat het hier om een populatie van slechts één individu ging. Er kan echter wel geconcludeerd worden dat Grote keverorchis ge-



voelig is voor veranderende omgevingscondities en dat het niet onwaarschijnlijk is dat bepaalde populaties in de toekomst zullen uitsterven. Het recent verdwijnen van de laatste populatie van de Vliegenorchis (*Ophrys insectifera*) in de Voerstreek geeft weer dat ook andere orchideeën het moeilijk hebben onder de veranderende omgevingsomstandigheden.

Onze gegevens geven verder een duidelijk verband weer tussen enerzijds populatiegroeisnelheden en anderzijds kieming, waarbij de populaties die sterk achteruitgingen gedurende de laatste tien jaar, geen kieming kenden. Dit wordt ook bevestigd door de verkregen veldobservaties, waarbij op tal van groeiplaatsen geen nieuwe individuen werden teruggevonden. De resultaten van het kiemingsexperiment tonen verder dat het achterwege blijven van kieming en vestiging van nieuwe individuen sterk gerelateerd is aan de lokale omgevingsomstandigheden. Kieming is vooral beperkt op droge en/of zure groeiplaatsen. Deze gegevens komen sterk overeen met de resultaten van DIEZ (2007), die ook vond dat een toename in bodemvocht het kiemingssucces gunstig beïnvloedde. Bij een toenemende verdroging zal de soort dus meer en meer onder druk komen te staan.

Verdroging is een complex fenomeen dat zijn oorzaak vindt in een hele reeks factoren, zoals een toenemende waterontginning, drainage van landbouwgronden en een steeds verdergaande verzege-

ling van het aardoppervlak, waardoor water veel sneller afstroomt en niet langer de kans krijgt in de bodem te trekken. Deze verdroging is reeds vele jaren goed zichtbaar in de Voerstreek, waarbij tal van kleine bronnen opgedroogd zijn, poelen stelselmatig droog komen te staan en kleine bronnetjes en waterlopen zich vaak over vele honderden meters stroomafwaarts verplaatsten. Uiteraard weerspiegelen deze veranderingen in waterstanden in de bodem zich ook in de bosvegetatie. Vochtminnende soorten zoals Slanke sleutelbloem, Eenbes of Bosandoorn (*Stachys sylvatica*) gaan stelselmatig achteruit en worden verdrongen door meer droogteminnende soorten, meestal Braam. Grote keverorchis hoort duidelijk thuis in het rijtje van soorten dat te lijden zal hebben van voortschrijdende verdroging van de omgeving. Deze achteruitgang wordt nog verder in de hand gewerkt door het wegvallen van het traditionele bosbeheer. Waar vroeger de meeste bossen een zogenaamd hakhoutbeheer kenden, wat betekent dat het kronendak

om de 10-20 jaar opengemaakt werd en vaak ook de strooisel- en kruidlaag verwijderd werd, bestaat nu eerder een evolutie naar een middelhoutbeheer of een beheer dat ingrepen tot een minimum beperkt. Hierdoor hebben soorten als Klimop en Braam zich massaal kunnen uitbreiden, waardoor kieming en vestiging van nieuwe orchideeënplanten verder belemmerd wordt en mortaliteit van gevestigde individuen in de hand wordt gewerkt.

DANKWOORD

Wij danken de Afdeling Natuur en Bos (ANB) voor de toestemming om dit onderzoek uit te voeren. Wij zijn bijzondere dank verschuldigd aan wijlen Alex Zeevaert die ons destijds wegwijs heeft gemaakt in de Voerense bossen en ons een aantal populaties heeft aangewezen.

Summary

DECLINE OF THE FOREST ORCHID IN THE VOERSTREEK AREA

The impact of desiccation and acidification

This study investigated long-term changes (2003-2013) in the size of 28 populations of the Forest orchid *Neottia (Listera) ovata*. Seed germination experiments were performed in a subset of nine populations, to test the hypothesis that small populations or populations with negative growth rates had low seed germination. Most populations had declined in size (average growth rate across all populations: -0.01) and one population went extinct. Seed germination was limited, and was significantly and positively related to soil moisture content and soil pH, but not to fungal diversity or fungal community composition. Most populations with low seed germination occurred on drier soils with low pH, whereas populations where seed germination was observed mostly occurred on wetter soils with higher pH. The observed overall decline in population size is therefore mainly attributable to the lack of establishment of new recruits and the sporadic disappearance of established plants. These results suggest that increasing acidification and desiccation of the soil will make seedling recruitment more and more unlikely, and that the monitored populations will decline in size. In view of the long life-span of the species, most populations will not go extinct immediately, and the species will most likely be able to survive for prolonged periods of time. Over time, however, numerous populations, especially the very small ones (i.e. populations containing < 10 plants), are

bound to go extinct, illustrating why a so-called extinction debt may persist for many years.

Literatuur

- ARDITTI, 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.
- BATTY, A.L., K.W. DIXON, M. BRUNDRETT & K. SIVASITHAMPARAM, 2001. Constraints to symbiotic germination of terrestrial orchid seed in a Mediterranean bushland. *New Phytologist* 152: 511-520.
- CLAESSENS, J. & J. KLEYNEN, 2014. Bijzondere bestuivers bij orchideeën. Deel 2: Bijen als bestuivers van de Grote keverorchis (*Neottia ovata*). *Natuurhistorisch Maandblad* 103 (5): 140-142.
- DARWIN, C., 1877. The various contrivances by which orchids are fertilized by insects. John Murray, London.
- DIEZ, J.M., 2007. Hierarchical patterns of symbiotic orchid germination linked to adult proximity and environmental gradients. *Journal of Ecology* 95: 159-170.
- GIJBELS, P., K. DE HERT, H. JACQUEMYN & O. HONNAY, 2015. Reduced fecundity and genetic diversity in small populations of rewarding versus deceptive orchid species: a meta-analysis. *Plant Ecology and Evolution*, in druk.
- JACQUEMYN, H., R. BRYN, K. VANDEPITTE, O. HONNAY, I. ROLDÁN-RUIZ & T. WIEGAND, 2007. A spatially-explicit analysis of seedling recruitment in the terrestrial orchid *Orchis purpurea*. *New Phytologist* 176: 448-459.
- 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.

- KREUTZ, C.A.J. & H. DEKKER, 2000. De Orchideeën van Nederland – Ecologie, Verspreiding, Bedreiging, Beheer. Uitgeverij Kreutz and Seckel, Landgraaf & Raalte, Nederland.
- KUUSAAARI, M., R. BOMMARCO, R.K. HEIKKINEN, A. HELM, J. KRAUSS, R. LINDBORG, E. OCKINGER, M. PARTEL, J. PINO, F. RODA, C. STEFANESCU, T. TEDER, M. ZOBEL & I. STEFFAN-DEWENTER, 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 564-571.
- LINDBORG, R. & O. ERIKSSON, 2004. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* 85: 1840-1845.
- MCCORMICK, M.K. & H. JACQUEMYN, 2014. What constrains the distribution of orchid populations? *New Phytologist* 202: 392-400.
- NILSSON, L.A., 1981. The pollination ecology of *Listera ovata* (Orchidaceae). *Nordic Journal of Botany* 1: 461-480.
- RASMUSSEN, H.N., 1995. Terrestrial orchids: from seed to mycotrophic plant. Cambridge University Press, New York, USA.
- RASMUSSEN, H.N. & D.F. WHIGHAM, 1993. Seed ecology of dust seeds in situ: a new study technique and its application in terrestrial ecology. *American Journal of Botany* 80: 1374-1378.
- RASMUSSEN, H.N. & F.N. RASMUSSEN, 2009. Orchid mycorrhiza: implications of a mycophagous life cycle. *Oikos* 118: 334-345.
- SMITH, S.E. & D.J. READ, 2008. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, Cambridge, UK.
- TAMM, C.O., 1972. Survival and flowering of some perennial herbs. II. The behaviour of some orchids on permanent plots. *Oikos* 23: 23-28.
- VELLEND, M., K. VERHEYEN, H. JACQUEMYN, A. KOLB, H. VAN CALSTER, G. PETERKEN & M. HERMY, 2006. Extinction debt persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology* 87: 542-548.