

VRUCHTZETTING BIJ DE PURPERORCHIS (*ORCHIS PURPUREA*) (ORCHIDACEAE)

EFFECTEN VAN HABITAT, PLANTGROOTTE, POPULATIEGROOTTE EN DENSITEIT

Hans Jacquemyn, Rein Brys & Martin Hermy, Laboratorium voor Bos, Natuur en Landschap, Universiteit Leuven, Vital Decosterstraat 102, B-3000 Leuven, België

Alex Zeevaert, AMINAL, Afdeling Bos en Groen, Graaf de Ferrarisgebouw, Koning Albert II-laan 20, B-1000 Brussel, België

Gedurende de laatste vijftig jaar zijn orchideeën in Nederland en Vlaanderen alsmäär zeldzamer geworden. Vaak kan de oorzaak gevonden worden in een steeds verderschrijdende achteruitgang van hun habitat als een gevolg van veranderingen in landgebruik en het achterwege blijven van het traditionele beheer. Hierdoor is een groot deel van de populaties verdwenen en zijn de overblijvende populaties veelal sterk in grootte afgenomen. In het verleden werd aangetoond dat bloemen van orchideeën zeer onregelmatig bestoven worden wat vaak tot een lage vrucht- en zaadzetting leidde. Door de beperkte populatiegrootte kan verwacht worden dat de bestuiving van bloemen verder negatief beïnvloed wordt. De beperkte vruchtproductie kan op zijn beurt een negatieve invloed uitoefenen op de overleving van de populatie als gevolg van een verminderd zaadaanbod en daarom een lagere kiemplantrecrutering. In deze bijdrage zal dieper ingegaan worden op de vruchtproductie in kleine relictpopulaties van de Purperorchis (*Orchis purpurea*). De invloed van habitat, populatiegrootte, plant densiteit en hoogte van de bloeistengel op de reproductie van deze langlevende orchideeënsoort werd hierbij nader onderzocht. De resultaten zullen in het kader van beheersmaatregelen besproken worden.

INLEIDING

Voor tal van plantensoorten werd aangetoond dat afnemende populatiegrootte een negatief effect heeft op de zaadproductie (FISCHER & MATTHIES, 1998; OOSTERMEIJER *et al.*, 1998; KÉRY *et al.*, 2000). De beperkte zaadproductie in kleine populaties kan toegeschreven worden aan een ganse reeks van oorzaken. Naast genetische en demografi-

sche factoren kunnen ook plant-bestuiver interacties verstoord zijn. Zo vallen kleine populaties veel minder op voor bestuivers in vergelijking met grote populaties. Hierdoor zal de pollenoverdracht tussen planten kleiner zijn hetgeen zich manifesteert in een lagere zaadzetting.

Orchideeën worden van natuur uit al gekenmerkt door een onregelmatige vruchtzetting (NILSSON, 1992). Dit uit zich hoofdzakelijk bij orchideeën die geen nectar produceren. Nectarproducerende orchideeën daarentegen worden doorgaans gekenmerkt door tamelijk hoge niveaus van vruchtzetting (NEI-



FIGUUR 1
Purperorchis zoals we ze kunnen terugvinden in een bosmantel van de hellingsbossen in Voeren en Zuid-Limburg (foto: R. Brys).

FIGUUR 2

Purperorchis groeiend in een soortenrijke graslandvegetatie (*Galio-Trifolium*) op een naar het zuiden gerichte helling (foto: R. Brys).



LAND & WILCOCK, 1998). De lage vruchtzetting in nectarloze orchideeën kan verklaard worden door het feit dat onervaren bestuivers na enkele verkennende bezoeken geleerd hebben dat er geen nectar te rapen valt bij deze orchideeën en daarom hun heil zoeken bij andere bloemen die wel nectar produceren.

In het verleden werd daarom gesuggereerd dat populatiegrootte, gemeten als het aantal bloeiende exemplaren in een populatie, een negatieve invloed zou hebben op het bestuivingsucces van nectarloze orchideeën (STOUTAMIRE, 1971) vermits er in grote populaties teveel planten aanwezig zijn in verhouding met onervaren bestuivers. Op een gegeven moment zullen alle bestuivers geleerd hebben planten te vermijden, met als gevolg dat de vruchtzetting daalt met toenemende populatiegrootte. Tot op heden werd er maar weinig onderzoek verricht naar het effect van populatiegrootte op de vruchtzetting van orchideeën. De meeste van deze studies kwamen tot de conclusie dat populatiegrootte weinig of geen invloed uitoefende op de vruchtzetting en er geen verschillen in

vruchtzetting voorkwamen tussen kleine en grote populaties (FRITZ & NILSSON, 1995; ALEXANDERSSON & AGREN, 1996). Enkel in het geval van Harlekijn (*Orchis morio*) werden resultaten bekomen die wezen op een verminderde vruchtzetting wanneer de populatiegrootte groter werd dan 100 bloeiende individuen (ANSELIN & KOS, 1996).

Populatiegrootte is evenwel niet de enige factor die een invloed uitoefent op de vruchtzetting van planten. Een tweede belangrijke factor is de dichtheid waarmee de bloeiende planten in de populatie voorkomen (KUNIN, 1993; 1997). Voor verschillende plantensoorten werd reeds aangetoond dat populaties met een hoge dichtheid van planten een groter bestuivingssucces kenden dan ijle populaties (BOSCH & WASER, 2001; MUSTAJÄRVI *et al.*, 2001). Voor nectarloze orchideeën echter geldt opnieuw dat bestuivers sneller leren bloemen te vermijden in populaties met een hoge dichtheid dan in populaties met een lage dichtheid. Een hoge plant dichtheid leidt dus niet noodzakelijkerwijze tot een hogere vruchtzetting. Mathematische modellen geven weer dat het bestuivingssucces het

grootst is bij populaties waarvan de plant dichtheid noch zeer dicht noch ijl is (FERDY *et al.*, 1999). Ten slotte kan ook plantgrootte een invloed uitoefenen op het bestuivingssucces van individuele planten. Plantgrootte wordt hierbij meestal uitgedrukt in hoogte van de bloeistengel of het aantal bloemen per bloeistengel. Het spreekt voor zich dat beide kenmerken meestal zeer sterk gecorreleerd zijn. Grote planten vallen meer op, wat tot gevolg heeft dat ze meer bestuivers aantrekken in vergelijking met kleine planten die maar zelden bezocht zullen worden.

Het doel van deze studie was meer inzichten te verwerven in het reproductieve succes van *Purperorchis*, een nectarloze orchideeënsort waarvan het voorkomen de laatste decennia sterk is afgenomen (KREUTZ, 1992). De effecten van habitat, populatiegrootte, plant dichtheid en plantgrootte op de vruchtzetting zullen hierbij onderzocht worden.

PURPEROCHIS (ORCHIS PURPUREA)

Purperorchis of Bruine orchis (*Orchis purpurea* Huds) is een langlevende orchideeënsort met een hoofdzakelijk mediterrane verspreiding (ROSE, 1948). De soort komt verspreid voor in Frankrijk en Centraal Europa tot in Corsica en Italië. In het Verenigd Koninkrijk, Nederland en Denemarken bereikt ze de noordelijke grens van haar verspreidingsgebied. In Vlaanderen evenals in Nederland is het een zeldzame en bedreigde soort (VAN DER MEIJDEN, 1990; COSIJNS *et al.*, 1994). De soort komt meestal voor in bossen en in kalkgraslanden (figuur 1 en 2). In het bos is haar voorkomen vooral beperkt tot openingen in het kronendak of de bosrand.

De plant overwintert ondergronds en de bladeren verschijnen boven de grond in het begin van februari. Elke plant heeft een tot vier basale bladeren, elliptisch tot meer lanceolaat van vorm en met een lengte variërend tussen 6 en 20 cm en een breedte tussen 2 en 5 cm. De bloei vindt plaats op het einde van de maand mei. De hoogte van de bloeistengel varieert tussen 25 en 60 cm, af en toe kunnen zelfs exemplaren met een bloeistengel van meer dan 80 cm hoog waargenomen worden (ROSE, 1948). Het aantal bloemen per bloeistengel varieert daarbij tussen 10 en 50. De bloemen zelf zijn wit tot purperachtig-bruin en produceren geen nectar. Omwil-

le van haar opvallende verschijning rekende KREUTZ (1992) haar tot één van de mooiste inlandse orchideeën.

MATERIAAL EN METHODEN

STUDIEPLAATSEN

Het onderzoek werd in België en in Nederland uitgevoerd. De meeste populaties waren gesitueerd in bosvegetaties waar ze vooral teruggevonden werden langsheen de bosrand. Purperorchis vormt de kensoort van het *Orchio-Cornetum* (STORTELDER *et al.*, 1999), waarvan de meeste soorten kalkminnende half-schaduwplanten zijn. Het *Orchio-Cornetum* is gebonden aan kapvlakten en bosranden en komt voor op ondiepe, vochtige kalkverweringsgronden. Deze associatie vinden we meestal terug op de overgang van kalkgrasland en Eiken-Haagbeukenbos en kenmerkt zich tevens door een opvallend groot aandeel orchideeën, met name Bergnachtorchis (*Platanthera chlorantha*), Mannetjesorchis (*Orchis mascula*), Grote keverorchis (*Listera ovata*), Bleek bosvogeltje (*Cephalanthera damasonium*) en Vogelnestje (*Nettia nidus-avis*). In deze bossen werden frequent ook Gele dovenetel (*Lamium galeobdolon*), Gewone salomonszegel (*Polygonatum multiflorum*), Aronskelk (*Arum maculatum*) en Eenbes (*Paris quadrifolia*) aangetroffen. Drie populaties kwamen voor in soortenrijke (meer dan 25 hogere plantensoorten per m²) graslanden. Twee daarvan waren gesitueerd in het Gerendal natuurreserveaat waar zich

meteen ook de grootste populatie bevond (circa 400 bloeiende exemplaren).

METHODEN

In mei 2001 werd het aantal bloeiende planten geteld in twaalf populaties. In elke populatie werden vervolgens twintig bloeiende planten willekeurig geselecteerd en van elke plant werd het aantal bloemen geteld en de lengte van de drie langste bladeren en de hoogte van de bloeistengel gemeten. In het geval er minder dan twintig bloeiende planten aanwezig waren in een populatie, werden alle bloeiende planten opgemeten. In totaal werden 105 bloeistengels en 4006 bloemen bestudeerd. Tevens werd voor elke bloeiende plant de kortste afstand tot de dichtstbijzijnde bloeiende plant (een maat voor lokale densiteit) gemeten. Begin juli werden alle populaties een tweede maal bezocht en werd van elke plant het aantal vruchten geteld. De relatie tussen bladgrootte en de hoogte van de bloeistengel en het aantal bloemen werd onderzocht aan de hand van regressie- en variantie-analyse. Dezelfde analyses werden gebruikt om het effect van populatiegrootte, lokale densiteit en plantgrootte op de vruchtzetting te onderzoeken. Ten slotte werd er ook nagegaan of er verschillen in vruchtzetting konden vastgesteld worden tussen populaties die zich in grasland bevonden en populaties in bossen.

Daarnaast werden planten met de hand bestoven, om na te gaan of de reproductie van Purperorchis beperkt wordt door bestuiving. Hiervoor werden twintig planten geselecteerd, waarvan er tien met de hand besto-

ven werden, en tien als referentie fungeerden en op natuurlijke wijze bestoven werden (figuur 3). Stuifmeelzakjes (pollinia) werden daarbij met een tandenstoker verwijderd en op de stigma (stamper) geplaatst (figuur 4). Hierbij werd nog eens een onderscheid gemaakt tussen stuifmeelzakjes van dezelfde plant afkomstig en stuifmeelzakjes van een andere plant. Dit laat ons toe de mogelijkheid tot zelfbestuiving (in dit geval buurbloembestuiving) na te gaan. Nadien werd ook het aantal vruchten geteld en het reproductief succes van handmatig en natuurlijke bestoven planten vergeleken.

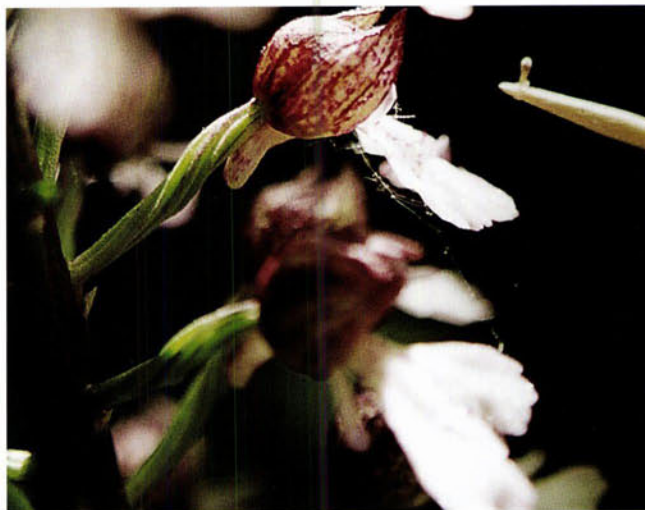
RESULTATEN

In de twaalf onderzochte populaties bloeiden gemiddeld 37,4 % van alle planten in 2001. In twee populaties konden helemaal geen bloeiende individuen teruggevonden worden. Het aantal bloemen per bloeistengel varieerde tussen 9 en 98 (gemiddelde: 38, standaarddeviatie: 14,5). De hoogte van de bloeistengel en het aantal bloemen per bloeistengel waren positief gecorreleerd met de grootte van de bladeren; des te groter de bladoppervlakte, des te groter de bloeistengel en ook het aantal bloemen (figuur 5). Verder bleek dat deze relatie dezelfde was voor alle populaties, waaruit kan besloten worden dat standplaatskarakteristieken of populatie-eigenschappen geen significante invloed uitoefenden op de relatie tussen bladgrootte en bloei-eigenschappen.

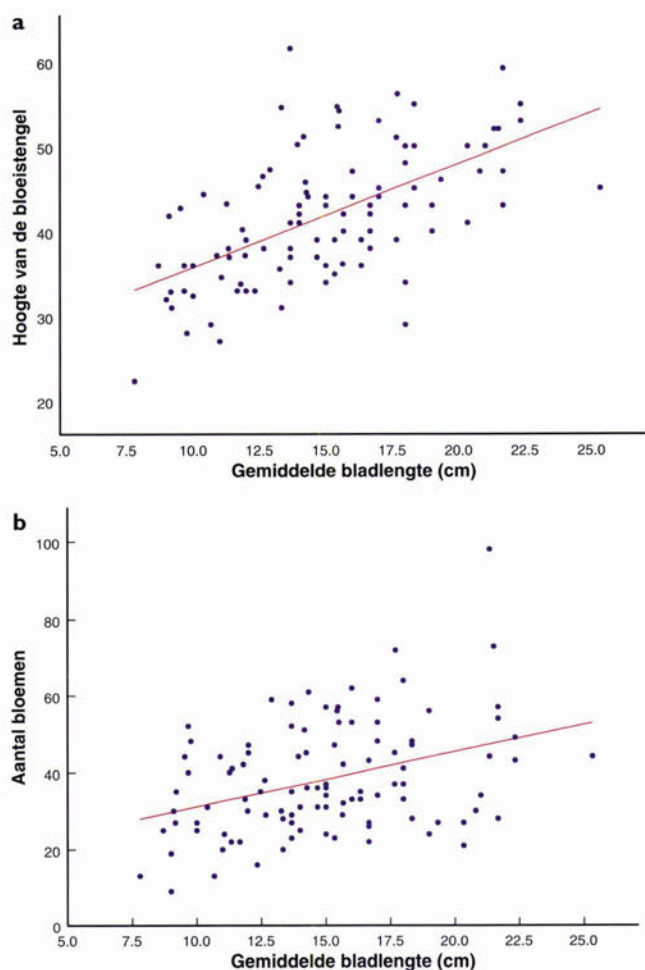
In de tien populaties die nadien onderzocht



FIGUUR 3
Natuurlijke bestuiving van bloemen van Purperorchis (foto: R. Brys).



FIGUUR 4
Handmatige bestuiving van bloemen van Purperorchis (foto: R. Brys).



FIGUUR 5
De relatie tussen
bladgrootte en a) de
hoogte van de bloeistengel
en b) het aantal bloemen
per bloeistengel.

werden, varieerde de gemiddelde vruchtzetting tussen 0 en 34 %. De gemiddelde vruchtzetting was positief gecorreleerd met populatiegrootte en negatief met lokale densiteit (figuur 6). Verder bleek ook dat de vruchtzetting in graslandpopulaties significant hoger was dan de vruchtzetting in bospopulaties. Wanneer individuele planten beschouwd werden, dan bleek de grootte van de plant invloed te hebben op het aantal vruchten, maar geen effect op het percentage bloemen dat succesvol bestoven werd. Grote planten hebben dus wel meer vruchten dan kleine planten, maar het relatief bestuivingssucces is hetzelfde voor grote en kleine planten. Van de handbestoven bloemen zette gemiddeld 82,8 % vrucht wanneer stuifmeelzakjes afkomstig waren van een andere plant en 72,6 % van de bloemen zette vrucht wanneer stuifmeelzakjes van dezelfde plant werden gebruikt. De natuurlijke vruchtzetting in deze populatie daarentegen was zeer laag: slechts 8 % van alle bloemen werd succesvol bestoven (figuur 7). Hieruit kan afgeleid worden dat het reproductief succes van *Purperorchis* sterk beperkt wordt door bestuiving.

DISCUSSIE

Bij *Purperorchis*, net zoals bij de meeste nectarloze orchideeën, is de vruchtzetting laag. Dit doet vermoeden dat de vruchtzetting sterk door een beperkt bezoek van bestuivers veroorzaakt wordt, wat bevestigd wordt door de hoge graad van vruchtzetting wanneer dezelfde planten handmatig bestoven worden (figuur 7). Uit de resultaten blijkt dat de vruchtzetting bij *Purperorchis* afhankelijk is van populatiegrootte en densiteit. In kleine en ijle populaties is de vruchtzetting laag, maar ze neemt toe met een toenemende populatiegrootte en densiteit (figuur 6). In deze populaties is de vruchtzetting tevens veel hoger dan eerder bekende gegevens over de vruchtzetting bij *Purperorchis*. De eerste gegevens die in de literatuur kunnen teruggevonden worden, zijn afkomstig van Darwin die reeds in 1888 vermeldde dat de vruchtzetting van *Purperorchis* laag is. Van de 358 bloemen die hij onderzocht, bleken er slechts 11 (3 %) vrucht gezet te hebben (DARWIN, 1888). Zoals uit onze studie duidelijk naar voren gekomen is,

hoeft de vruchtzetting van *Purperorchis* niet altijd laag te zijn.

Het feit dat de vruchtzetting toeneemt met toenemende densiteit suggereert dat vruchtzetting van orchideeën densiteitafhankelijk is. Andere auteurs zijn reeds eerder tot deze bevinding gekomen. WILLEMS & LAHTINEN (1997) bijvoorbeeld vonden dat binnen een natuurlijke populatie van Herfstschroeforchis (*Spiranthes spiralis*) gegroepeerde planten doorgaans een hogere vruchtzetting kenden dan planten die ergens geïsoleerd voorkwamen. Op basis van mathematische modellen leidden FERDY *et al.* (1999) af dat het reproductief succes het hoogst was bij gemiddelde densiteiten. Empirisch bewijs voor deze hypothese werd geleverd door onder andere JERSÁKOVÁ & KINDLMANN (1997) en SABAT & ACKERMAN (1996) die vonden dat vruchtzetting van respectievelijk Harlekijn en *Tollumnia variegata*, een epifytische orchidee uit Puerto Rico, toenam met toenemende densiteit, maar daarna afnam wanneer een bepaalde drempelwaarde werd overschreden.

Naast populatiegrootte en densiteit is het niet onwaarschijnlijk dat habitatkwaliteit en omgevende soortendiversiteit mee vruchtzetting bepaald hebben. Zo werd in beide populaties in het Gerendal vastgesteld dat op het moment van bloei van *Purperorchis*, weinig andere (nectarproducerende) planten bloeiden waardoor bestuivers de bloemen van *Purperorchis* frequenter bezochten. In het verleden werd reeds aangetoond dat de aanwezigheid van nectarproducerende planten een negatieve invloed kan uitoefenen op de vruchtzetting van nectarloze orchideeën. LAMMI & KUITUNEN (1995) bijvoorbeeld vonden dat wanneer in de onmiddellijke nabijheid van individuen van Vleeskleurige orchis (*Dactylorhiza incarnata*) viooltjes werden geplaatst, de vruchtzetting van orchideeën lager was in vergelijking met de orchideeën waar geen viooltjes in de buurt stonden. Ook WILLEMS & LAHTINEN (1997) stelden vast dat er interspecifieke concurrentie was tussen Herfstschroeforchis en andere tegelijkertijd bloeiende planten. De lage vruchtzetting in bospopulaties kan ook veroorzaakt worden door de aanwezigheid van een dichte en voor bestuivers hinderlijke struikvegetatie (in dit geval meestal Vlier (*Sambucus nigra*) en Braam (*Rubus fruticosus*)). WILLEMS & BOESSENKOOL (1999) suggereerden reeds dat het gedrag van bestuivers sterk beïnvloed wordt door de omringende vegetatie. Het kappen van de struikvegetatie, bijvoorbeeld door