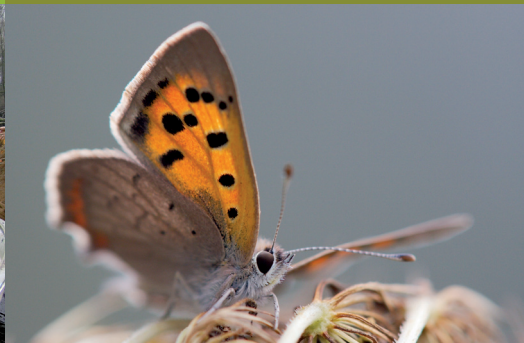


Natuur.focus

Herstel van turfputten
in de Damvallei



Vlinderindicatoren:
handig bij inventarisatie



Hazelmuis
in nesten



Het belang van mycorrhiza voor de zaadkieming en de vestiging van kiemplanten bij orchideeën

Implicaties voor het herstel van orchideeënpopulaties

HANS JACQUEMYN, REIN BRYN & OLIVIER HONNAY

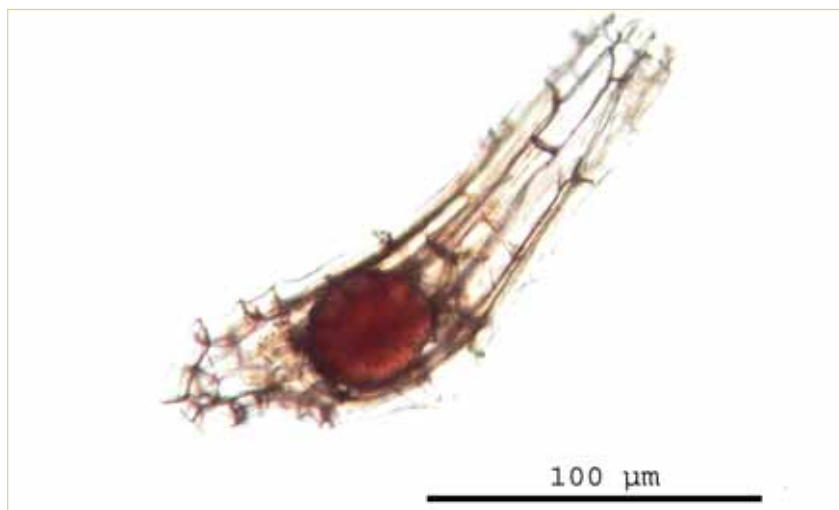
De meeste orchideesoorten produceren grote hoeveelheden kleine zaden die slechts een kleine hoeveelheid reservestoffen bevatten. Hierdoor zijn de meeste orchideesoorten voor hun kieming afhankelijk van schimmels (mycorrhiza). Het al of niet slagen van maatregelen die het herstel van orchideeënpopulaties beogen zal dus in grote mate afhangen van de aanwezigheid van deze schimmels. In deze bijdrage zal dieper ingegaan worden op de relatie orchidee-schimmel en zal het belang van schimmels voor het behoud en herstel van orchideeënpopulaties besproken worden aan de hand van een langetermijnstudie die werd uitgevoerd op Purperorchis (*Orchis purpurea*).

Inleiding

De zaden van de meeste orchideesoorten zijn klein en bevatten slechts zeer kleine hoeveelheden reservestoffen (Figuur 1). In Tabel 1 wordt een overzicht gegeven van de lengte, breedte en het volume van zaden van enkele inheemse orchideesoorten. Als een gevolg van hun geringe grootte zijn de zaden van orchideesoorten ook zeer licht: zo wegen de zaden van bijvoorbeeld Dennenorchis (*Goodyera repens*) en Bleek bosvogeltje (*Cephalanthera damasonium*) ongeveer 2 µg, die van de Paarse asperge-orchis (*Limodorum abortivum*) 5,5 µg en die van de Grote muggenorchis (*Gymnadenia conopsea*) 8 µg. De geringe grootte en het lage gewicht van orchideezaden hebben belangrijke implicaties voor de dynamiek van orchideepopulaties doordat ze zowel de verbreiding van zaden, de vestiging van nieuwe individuen als het voorkomen van zaadbanken in orchideepopulaties beïnvloeden.

Zaadverbreiding

De vruchten van de meeste orchideesoorten barsten meestal open onder droge omstandigheden. Hierdoor worden de zaden vrijgegeven op een ogenblik dat de omstandigheden voor windverbreiding ideaal zijn. De grootte en de structuur van orchideezaden



Figuur 1. Zaad van Purperorchis (*Orchis purpurea*). De meeste zaden van orchideeën zijn bijzonder klein en bevatten slechts een kleine hoeveelheid reservestoffen. De kern werd rood gekleurd om de leefbaarheid van het zaad te bepalen (foto: Rein Bryn).

maakt dat ze immers bijzonder geschikt zijn voor windverbreiding. Orchideesoorten worden dan ook verder verbreid dan om het even welke andere plantensoorten (Ridley 1930). Zo werden in Groot-Brittannië nieuwe groeiplaatsen van Soldaatje (*Orchis militaris*) ontdekt die meer dan 100 km verwijderd waren van eerder gekende vindplaatsen (Willems 1982). Kiemplanten van Aapjesorchis (*Orchis simia*) werden ook teruggevonden op ca. 250 km van de dichtstbijzijnde

gekende populatie (Crackles 1975). Deze gegevens suggereren dat lange-afstandsverbreiding daarom niet veelvuldig voorkomt, maar in ieder geval mogelijk is.

De meeste studies die verbreidingsafstanden van orchideezaden onderzocht hebben, hetzij direct via laboratoriumproeven (Murren & Ellison 1998), hetzij indirect op basis van genetische markers (Peakall & Beattie 1996; Machon et al. 2003; Chung et al. 2004), vonden echter dat de gemiddelde verbei-

Nederlandstalige naam	Wetenschappelijke naam	Lengte (mm)	Breedte (mm)	Volume (mm ³)
Bleek bosvogeltje	<i>Cephalanthera damasonium</i>	0,94 ± 0,2	0,23 ± 0,04	13,1 ± 5,1
Vrouwenschoentje	<i>Cypripedium calceolus</i>	0,94 ± 0,29	0,2 ± 0,03	8,7 ± 5,0
Bruinrode wespenorchis	<i>Epipactis atrorubens</i>	0,9 ± 0,06	0,29 ± 0,02	19,3 ± 3,3
Breedbladige wespenorchis	<i>Epipactis helleborine</i>	1,15 ± 0,15	0,25 ± 0,02	18,2 ± 4,3
Moeraswespenorchis	<i>Epipactis palustris</i>	1,38 ± 0,42	0,26 ± 0,08	25,8 ± 5,3
Dennenorchis	<i>Goodyera repens</i>	0,73 ± 0,23	0,14 ± 0,03	4,2 ± 1,3
Paarse asperge-orchis	<i>Limodorum abortivum</i>	0,78 ± 0,63	0,14 ± 0,03	4,2 ± 1,3
Kleine keverorchis	<i>Listera cordata</i>	0,69 ± 0,17	0,19 ± 0,07	
Grote keverorchis	<i>Listera ovata</i>	0,77 ± 0,16	0,22 ± 0,01	9,7 ± 2,5
Vogelnestje	<i>Neottia nidus-avis</i>	0,90 ± 0,15	0,27 ± 0,09	22,7 ± 5,4
Wantsenorchis	<i>Orchis coriophora</i>	0,46 ± 0,06	0,18 ± 0,05	4,2 ± 2,7
Mannetjesorchis	<i>Orchis mascula</i>	0,39 ± 0,13	0,18 ± 0,03	6,4 ± 4,0
Harlekijn	<i>Orchis morio</i>	0,56 ± 0,16	0,18 ± 0,05	5,7 ± 4,5
Purperorchis	<i>Orchis purpurea</i>	0,38 ± 0,04	0,15 ± 0,07	2,7 ± 1,7
Aapjesorchis	<i>Orchis simia</i>	0,38 ± 0,09	0,15 ± 0,08	4,2

Tabel 1. Lengte, breedte en volume van zaden van enkele inheemse orchideeën (uit Arditti & Ghani 2000).

dingsafstand klein is. De meest gedetailleerde data zijn afkomstig van Murren & Ellison (1998) die windtunnelexperimenten gebruikten om de verspreidingsafstand van zaden van de tropische orchidee *Brassavola nodosa* te bepalen. Uit deze studie bleek dat de meeste zaden eerder over beperkte afstanden (max. 4 m) verspreid worden en dat slechts een beperkt aantal zaden in staat is grotere afstanden af te leggen. Windsnelheid en de hoogte waarop de zaden vrijgesteld werden hadden een positief effect op de gemiddelde verspreidingsafstand, maar de afstanden waren nog altijd relatief klein. Verhalen dat orchideezaden regelmatig in de stratosfeer terechtkomen en over honderden kilometers verspreid worden, dienen dus met een korrel zout genomen te worden. Bovendien werd aangetoond dat indien orchideezaden op hogere hoogtes in de atmosfeer terechtkomen, de toegenomen UV-straling de leefbaarheid van de zaden drastisch reduceert, hetgeen de kans op een succesvolle vestiging uiteraard sterk vermindert (Arditti 1992).

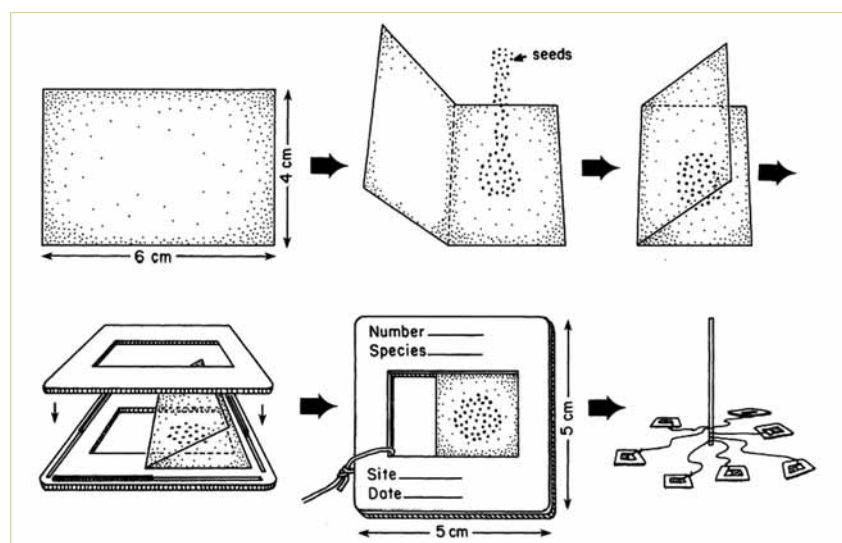
Kieming en mycorrhiza

Zaadverspreiding vormt slechts één deel van het vestigingsproces: eens een zaad op een bepaalde plaats terecht gekomen is, moet het ook nog kiemen opdat een nieuw individu zich zou kunnen vestigen. Door de kleine

hoeveelheid reservestoffen in de zaden zijn de kiemplanten afhankelijk van schimmels om zich in een populatie te kunnen vestigen (Rasmussen 1995). De aanwezigheid van de geschikte schimmels zal dus in grote mate de dynamiek van orchideeënpopulaties bepalen. Bij afwezigheid of een te lage densiteit van de desbetreffende schimmels zal de vestiging van nieuwe kiemplanten ofwel volle-

dig achterwege blijven ofwel zeer beperkt zijn, waardoor sterfte van volwassen individuen slechts gedeeltelijk of zelfs helemaal niet gecompenseerd wordt door de vestiging van nieuwe planten. Er is echter nog maar weinig geweten over de eigenlijke verspreiding van deze schimmelsymbionten (Otero & Flanagan 2006). Daarenboven is de kennis over de relatie tussen schimmel en orchidee eveneens zeer beperkt. Beperken orchideesoorten zich tot één schimmelsoort (hoge graad van specificiteit) of kan een orchideesoort door meerdere schimmelsoorten geïnfecteerd worden, en indien dit laatste het geval is, worden zaden geïnfecteerd door meerdere soorten tegelijkertijd of is dit afhankelijk van de ontwikkelingsfase waarin de orchidee zich bevindt dan wel van abiotische condities?

Om zich een idee te vormen van de factoren die de kieming van zaden beïnvloeden, worden dikwijls zaden experimenteel ingebracht in bepaalde lokaties (Turnbull et al. 2000). Aangezien de zaden van orchideeën zo klein zijn, is het in de praktijk echter zeer moeilijk om zaden individueel te bemonsteren of om ze in de bodem terug te vinden. Daarom worden in het geval van orchideeën zogenaamde 'zaadpakketjes' gebruikt (Rasmussen & Whigham 1993). Dit zijn eenvoudige diaplaatjes waartussen een fytoplankton net wordt gevouwen waartussen de orchideezaden geplaatst worden (Figuur 2). Deze netjes hebben een poriëngrootte van 35 µm, hetgeen klein genoeg is om de zaden vast te houden, maar groot genoeg om bacteriën en schimmels door te laten. De diaplaatjes worden in de bodem begraven en bedekt met



Figuur 2. Constructie van zaadpakketjes voor de studie van orchideezaden. De zaden worden tussen een fytoplankton-netje geplaatst, dat gevouwen wordt en in een dia-plaatje wordt gebracht. De zaadpakketjes worden vervolgens in de bodem begraven en aan een plastic paaltje bevestigd opdat ze nadien gemakkelijk teruggevonden kunnen worden (overgenomen uit Rasmussen & Whigham 1993).



Figuur 3. *Goodyera pubescens*, een orchidee uit het oosten van de Verenigde Staten, die in staat is van schimmelsymbiont te veranderen in functie van veranderende omgevingscondities (foto: Rein Bryn).

bodemmateriaal (bladeren en humus). Na een bepaalde periode worden ze terug uit de bodem opgegraven en wordt het aantal protocormen – dit zijn de ondergrondse wortellichamen die zich vormen na kieming – geteld.

Onderzoek naar de kiemingsvoorwaarden van *Goodyera pubescens* (Figuur 3) heeft op die manier aangetoond dat zaden het best kiemden in de onmiddellijke nabijheid van volwassen planten (Diez 2007). De kans dat een zaad kiemde, daalde daarbij van ~20% wanneer de zaden vlak naast volwassen planten gebracht werden tot amper 5% wanneer zaden op meer dan een meter van de volwassen planten ingezaaid werden. Verder bleek uit deze studie dat kiemingssucces positief beïnvloed werd door de hoeveelheid organisch materiaal in de bodem en de gemiddelde bodemvochtigheid en negatief geassocieerd was met de pH van de bodem. Anderzijds toonde een studie in een mediterrane struiklandschap in Australië aan dat kieming van zaden van de terrestrische orchidee *Caladenia arenicola* op plaatsen waar de soort nog niet voorkwam, wel mogelijk was (Batty et al. 2001). Kieming was hier echter ook het hoogst in de nabijheid van reeds aanwezige planten. Deze studies geven dus aan dat de kieming van orchideezaden bepaald wordt door zowel abiotische als biotische factoren en sterk kan variëren van plaats tot plaats (macro-schaal), maar ook binnen populaties (micro-schaal) sterk kan verschillen afhankelijk van de beschikbaarheid van geschikte schimmels.

Tot op heden zijn er slechts een beperkt aantal studies die de graad van specificiteit van

de relatie schimmel-orchidee bepaald hebben. Deze studies hebben uitgewezen dat niet-fotosynthetiserende soorten een hoge graad van specificiteit vertonen (Taylor & Bruns 1997, McKendrick et al. 2000), terwijl fotosynthetiserende soorten minder specifiek zijn voor wat betreft hun relatie met schimmels (McCormick et al. 2004, Otero et al. 2004, Shefferson et al. 2005). Het is echter niet zo dat zaden door meerdere schimmelsoorten tegelijkertijd geïnfecteerd worden. Recent onderzoek van McCormick et al. (2006) heeft immers aangetoond dat in de Noordamerikaanse soort *Goodyera pubescens* (Figuur 3) ontwikkelende embryo's en volwassen planten geassocieerd zijn met slechts één enkele schimmelsoort, niettegenstaande deze orchideesoort slechts een lage graad van specificiteit vertoont (McCormick et al. 2004). Bovendien bleek uit deze studie dat planten kunnen overschakelen van één schimmelsoort naar een andere, afhankelijk van de omgevingsomstandigheden. De auteurs veronderstellen dat de mogelijkheid om van schimmelsymbiont te veranderen een mechanisme is dat ervoor kan zorgen dat orchideesoorten verslechterende omgevingsomstandigheden kunnen overleven. Zo bleek dat het overschakelen van één schimmelpartner naar een andere gepaard ging met droogte, waarbij vele individuen afstierven. De planten die overleefden, hadden een associatie met een andere schimmelpartner aangegaan. Uit laboratoriumproeven bleek echter ook dat het veranderen van schimmelpartner ook negatieve gevolgen heeft. Vooral kleine individuen vertoonden een grote kans op sterfte wanneer

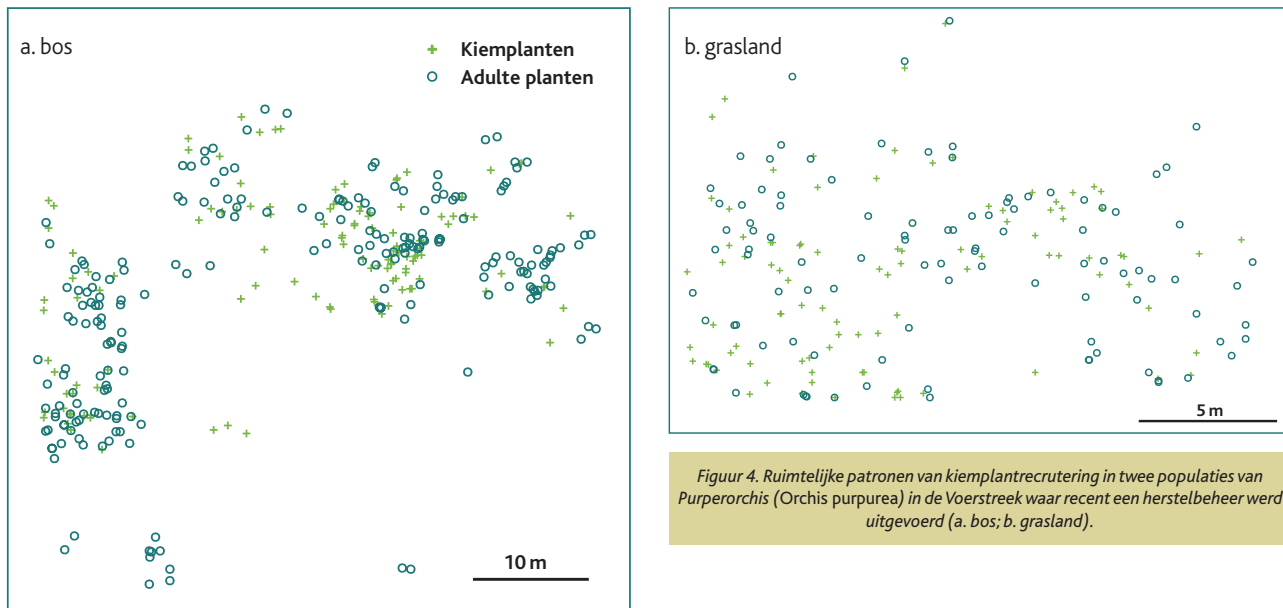
ze getransplanteerd werden van één schimmelsoort naar een andere. De auteurs concludeerden uit hun onderzoek dat het veranderen van fungi eerder moet aanzien worden als een laatste redmiddel om extreme omgevingsomstandigheden te overleven dan als een reactie op kleine verstoringen in de omgeving.

Orchideeën en een zaadbank?

Wanneer kiemingsexperimenten zoals hierboven beschreven worden opgezet met orchideezaden, dan blijkt vaak dat een aanzienlijk aandeel van de zaden niet onmiddellijk kiemt, wat onmiddellijk de vraag doet rijzen of deze zaden nog levenskrachtig zijn of, met andere woorden, dat orchideeën in staat zijn een (semi-) permanente zaadbank op te bouwen. Mocht dit laatste het geval zijn, dan kan dit belangrijke gevolgen hebben voor het beheer van orchideepopulaties aangezien het voorkomen van een zaadbank perspectieven biedt op herstel van populaties die door een gebrek aan een gepast beheer gedurende meerdere jaren sterk in grootte achteruitgegaan zijn. Hoewel de gegevens nog zeer beperkt zijn, lijken de eerste studies aan te geven dat sommige soorten inderdaad over een zaadbank beschikken. Zo kiemden de meeste zaden van Koraalwortel (*Corallorhiza trifida*) gedurende het eerste jaar dat ze in de grond gebracht werden, maar bleken enkele zaden nog steeds intact en leefbaar te zijn 31 maanden nadat ze begraven werden (McKendrick et al. 2000). Whigham et al. (2006) toonde onlangs aan dat vier van vijf onderzochte Noordamerikaanse soorten (*Aplectrum*, *Corallorhiza*, *Liparis* en *Tipularia*) over een zaadbank beschikten. Op basis van kleuringen met trifenylyltetrazoliumchloride bleek dat 74,9% van alle zaden van *Aplectrum hyemale* nog leefbaar was na vijf jaar in de bodem aanwezig geweest te zijn. Voor *Liparis liliifolia* en *Tipularia discolor* was dat respectievelijk 30,5 en 31,7%. De meeste zaden van de Gevlekte orchis (*Dactylorhiza maculata*) en de Brede wespenorchis (*Epipactis helleborine*) bleken dan weer eerder kortlevend te zijn (van der Kinderen 1995). Het mag duidelijk zijn dat meer onderzoek nodig is om eenduidig de kenmerken van de zaadbank en van de milieufactoren die de leefbaarheid van de zaden in de bodem bepalen te achterhalen.

Een voorbeeld: zaadverbreiding en vestiging van kiemplanten bij herstel van twee Purperorchis-populaties in de Voerstreek

In volgend voorbeeld worden de patronen



Figuur 4. Ruimtelijke patronen van kiemplantrecrutering in twee populaties van *Purperorchis* (*Orchis purpurea*) in de Voerstreek waar recent een herstelbeheer werd uitgevoerd (a. bos; b. grasland).

van kiemplantrecrutering bij *Purperorchis* (*Orchis purpurea*) in de Voerstreek besproken. Recent werd daar in een aantal populaties een herstelbeheer uitgevoerd. Twee sites worden hier besproken. De eerste site is gelegen in een bos en wordt reeds sinds 1999 beheerd door het openmaken van de vegetatie en het vrijstellen van het kronendak. Deze populatie kende een spectaculaire toename van het aantal individuen sinds 2001. De tweede site is gelegen in grasland, en wordt reeds gedurende 8 jaar jaarlijks gemaaid. Voorheen werd dit grasland begraaasd. Het toedienen van kunstmest in 1995 heeft een uitgesproken negatieve invloed op de populatie gehad. In 1999 bestond deze populatie uit slechts 50 individuen, ondertussen is ze opnieuw uitgebreid tot meer dan 200 individuen. Doordat beide populaties door het gevoerde beheer sterk uitbreidden, biedt dit uitstekende mogelijkheden om de patronen van kieming en vestiging van kiemplanten in detail te onderzoeken.

Werkwijze

In de lente van 2004 werden beide populaties nauwkeurig ingetekend, waarbij de locatie van elk individu tot op de cm correct bepaald werd. Tegelijkertijd werd van elk individu ook bepaald of het om nieuwe individuen gaat die zich recent in de populatie gevestigd hebben (kiemplanten) of om planten die al eerder in de populatie aanwezig waren en dus als ouder voor de kiemplanten kunnen gefungeerd hebben. Vermits bij deze soort nog niets geweten is over de tijd die er verstrijkt tussen het moment dat zaden vrijkomen en in de bodem terecht komen en het moment waarop kiemplanten boven de

grond verschijnen, werden een kiemingsexperiment opgezet. Hierbij werden op regelmatige afstanden langsheen verschillende transecten dia-plaatjes ingegraven om het kiemingproces in kaart te kunnen brengen. Tevens bood dit experiment ons de gelegenheid de ruimtelijke variatie in kieming en vestiging van kiemplanten in kaart te brengen. Deze kennis is noodzakelijk willen we uitspraak kunnen maken over de rol van schimmels in het bepalen van de herstelmogelijkheden van beide populaties. Op basis van de puntpatronen van kiemplanten en volwassen planten kan een uitspraak gedaan worden over de mate van clustering (bijvoorbeeld van kiemplanten rond volwassen planten), de grootte van de clusters en kan tevens

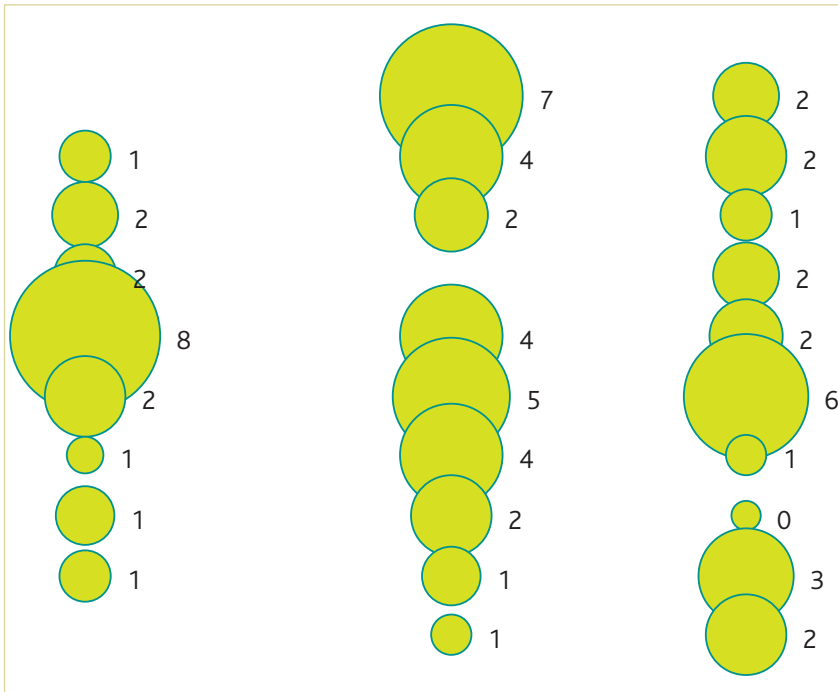
het vestigingsproces in kaart gebacht worden.

Belangrijkste resultaten

In totaal vonden we 334 individuen op plaats 1 en 198 individuen op plaats 2. Daarvan waren respectievelijk 123 (36,8%) en 95 (48,0%) kiemplanten. Zowel de adulte planten als de kiemplanten komen sterk geclusterd in de populatie voor (Figuur 4a,b). De gemiddelde clustergrootte bedraagt ongeveer 4 m in beide populaties, maar in de graslandpopulatie komen de clusters grotendeels door elkaar voor. Uit de analyse van de puntpatronen komt verder naar voor dat de aanwezigheid van kiemplanten rechtstreeks gerelateerd kan worden aan het voorkomen



Figuur 5. Verschillende ontwikkelingsstadia van het ondergrondse wortellichaam van *Purperorchis* (*Orchis purpurea*) (foto: Rein Bryn).



Figuur 6. Aantal protocormen (ondergrondse wortellichamen) die in diaplaatjes werden teruggevonden in de graslandpopulatie drie jaar nadat ze in de grond begraven werden. De figuur geeft weer dat in deze populatie, kieming van zaden niet als een beperkende factor kan aanzien worden, vermits kieming haast over de ganse populatie optrad.

van de volwassen planten. Een clustergrootte van 2,6 m geeft aan de kiemplanten over een geringe afstand verbreed worden. Daar waar de patronen in de graslandpopulatie relatief homogeen zijn, zijn er in de bospopulatie plaatsen waar minder kiemplanten worden aangetroffen dan op basis van toeval kan verwacht worden (Figuur 4a). De grote cluster in het midden van de populatie bevat relatief meer kiemplanten dan de twee clusters die zich links en rechts van deze cluster bevinden.

De zaadpakketjes werden drie jaar nadat ze in de grond begraven werden terug bovengehaald. Verschillende ontwikkelingsstadia van de ontluikende zaden kunnen in de zaadpakketjes onderscheiden worden, variërend van pas ontwikkelde protocormen (Figuur 5 uiterst links) tot protocormen die op het punt staan als kiemplant boven de grond te verschijnen (Figuur 5 uiterst rechts). De ontwikkeling van de ondergrondse wortelknol is ook duidelijk zichtbaar. In de graslandpopulatie werden over de ganse populatie protocormen teruggevonden (Figuur 6), hoewel

het aantal sterk kan variëren langsheen de drie transecten. Het aantal protocormen dat in een diaplaatje teruggevonden werd, varieerde daarbij tussen 0 (geen kieming) tot 12 (gemiddelde: 2,39). In het algemeen worden de meeste protocormen teruggevonden in het centrale deel van de populatie, waar de hoogste densiteit van planten waargenomen wordt. Naar de randen van de populatie toe neemt het aantal protocormen in de diaplaatjes af. Tevens werden in de meerderheid van de zaadpakketjes hyphen aangetroffen, hetgeen aangeeft dat de schimmel overal in deze populatie aanwezig is. In de bospopulatie daarentegen werden haast geen protocormen teruggevonden en bleken hyphen meestal afwezig in de zaadpakketjes. Enkel op de plaatsen waar volwassen individuen aanwezig waren, werden wortellichamen teruggevonden. In het centrale deel van de populatie waar geen volwassen planten werden teruggevonden, werd ook geen kieming vastgesteld. Deze gegevens suggereren dat in deze populatie kieming sterk beperkt wordt door de aanwezigheid van de schimmel.

Opvallend was ook dat ondanks het grote aantal zaden dat per zaadpakket werd uitgezet, relatief slechts zeer weinig zaden tot kieming kwamen. Van de ongekiemde zaden bleek dat het overgrote deel toch nog levensvatbaar was, wat suggereert dat Purperorchis wel degelijk in staat is om een langlevende zaadbank op te bouwen.

Discussie

In deze studie hebben we aangetoond dat de kieming en vestiging van kiemplanten bij orchideeën sterk beïnvloed wordt door het voorkomen van schimmels in de bodem. De resultaten van de kiemprouven geven aan dat de beschikbaarheid van schimmels sterk kan variëren van populatie tot populatie, en binnen populaties van plaats tot plaats. Elke maatregel die het herstel of het behoud van orchideeënpopulaties beoogt, dient dus in principe rekening te houden met het voorkomen van de noodzakelijke schimmels. Dit vereist niet alleen kennis over de identiteit van de schimmels, maar eveneens over de ruimtelijke variatie in het voorkomen ervan. Voor het laatste aspect kan de methode van de zaadpakketjes (zoals hier werd gedemonstreerd) aangewend worden om op een zeer eenvoudige en goedkope manier de beschikbaarheid van schimmels en de mogelijkheid tot kieming na te gaan. De analyse van de puntenpatronen van respectievelijk kiemplanten en volwassen planten geeft verder aan dat het voorkomen van kiemplanten sterk gerelateerd is aan dat van de adulte planten. Dit kan verklaard worden door twee verschillende factoren: 1) de verbreiding van zaden is beperkt tot de onmiddellijke omgeving (1 meter) rondom een volwassen plant; 2) de beschikbaarheid van schimmels neemt af met toenemende afstand tot volwassen planten. Het zaadkiemingsexperiment suggereert dat in de graslandpopulatie de beschikbaarheid van schimmels niet de beperkende factor is voor het bepalen van het voorkomen van de kiemplanten. Een geringe verbreiding van zaden is hier dus wellicht de oorzaak. In de bospopulatie, daarentegen, wordt het voorkomen van kiemplanten wellicht verklaard door een combinatie van een geringe verbreiding en een verminderd voorkomen van schimmels in functie van de afstand tot volwassen planten.

SUMMARY BOX:

JACQUEMYN H., BRYN R. & HONNAY O. 2007. The importance of mycorrhizal fungi for germination and establishment of seedlings in orchids. *Natuur.focus* 6(2):47-52. (in Dutch).

Orchid seeds are minute, contain very small amounts of nutrient reserves, and the seedlings require a fungal symbiont to become

established. Little, however, is known about the fate of orchid seeds after dispersal. Here, we discuss seed dispersal processes and seed germination requirements of orchids and review available data on seed longevity in terrestrial orchids. A case study investigating patterns of seed germination in two populations of the long-lived orchid *Orchis purpurea* is presented.

DANK:

De auteurs zijn Alex Zeevaert bijzondere dank verschuldigd omwille van de toelating om dit onderzoek te mogen uitvoeren. Zijn uitgebreide kennis over de historie van de onderzochte populaties liet ook toe de resultaten van het onderzoek in een ruimer historisch kader te plaatsen. Dank ook aan Dennis Whigham voor nuttige informatie over het opzetten van zaadkiemingsexperimenten bij orchideeën.

AUTEURS:

Hans Jacquemyn en Rein Bryn zijn als postdoctoraal onderzoeker verbonden aan de Afdeling Bos, Natuur en Landschap van de Katholieke Universiteit Leuven. Olivier Honnay is professor aan het Laboratorium voor Plantenecologie van diezelfde universiteit.

CONTACT:

Hans Jacquemyn, Afdeling Bos, Natuur en Landschap, Katholieke Universiteit Leuven, Celestijnenlaan 200E, B-3001 Leuven. E-mail: hans.jacquemyn@biw.kuleuven.be

Referenties

Arditti J. & Ghani A. K. A. 2000. Tansley Review No. 110. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytologist* 2000: 367-421.

Arditti J. 1992. *Fundamentals of orchid biology*. Wiley, New York.

- Batty A. L., Dixon K. W., Brundrett M. & Sivasithamparam K. 2001. Constraints to symbiotic germination of terrestrial orchid seed in a mediterranean bushland. *New Phytologist* 152: 511-520.
- Chung M. Y., Nason J. D. & Chung M. G. 2004. Spatial genetic structure in populations of the terrestrial orchid *Cephalanthera longibracteata* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 91: 52-57.
- Crackles E. 1975. The Monkey Orchid in Yorkshire. *The Naturalist* 932: 25-26.
- Diez J. M. 2007. Hierarchical patterns of symbiotic orchid germination linked to adult proximity and environmental gradients. *Journal of Ecology* 95: 159-170.
- Machon N., Bardin P., Mazer S. J., Moret J., Godelle B. & Austerlitz F. 2003. Relationship between genetic structure and seed and pollen dispersal in the endangered orchid *Spiranthes spiralis*. *New Phytologist* 157: 677-687.
- Murren C. J. & Ellison A. M. 1998. Seed dispersal characteristics of *Brassavola nodosa* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 85: 675-680.
- McCormick M. K., Whigham D. F. & O'Neill J. 2004. Mycorrhizal diversity in photosynthetic terrestrial orchids. *New Phytologist* 163: 425-438.
- McCormick M. K., Whigham D. F., Sloan D., O'Malley K. & Hodkinson B. 2006. Orchid-fungal fidelity: a marriage meant to last? *Ecology* 87: 903-911.
- Peakall R. & Beattie A. J. 1996. Ecological and genetic consequences of pollination by sexual deception in the orchid *Caladenia tentaculata*. *Evolution* 50: 2207-2220.
- Rasmussen H. N. & Whigham D. F. 1993. Seed ecology of dust seeds in-situ – a new study technique and its application in terrestrial orchids. *American Journal of Botany* 80: 1374-1378.
- Ridley H. N. 1930. *The dispersal of plants throughout the world*. Ashford, Kent: Reeve & Co.
- Otero J. T., Ackerman J. D. & Bayman P. 2004. Differences in mycorrhizal preferences between two tropical orchids. *Molecular Ecology* 13: 2393-2404.
- Otero J. T. & Flanagan N. S. 2006. Orchid diversity – beyond deception. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 64-65.
- Shefferson R. P., Weiß M., Kull T. & Taylor D. L. 2005. Patterns of mycorrhizal association in the rare lady's slipper (genus *Cypripedium*) orchids. *Molecular Ecology* 14: 613-626.
- Taylor D. L. & Bruns T. D. 1997. Independent, specialized invasions of ectomycorrhizal mutualism by two nonphotosynthetic orchids. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 4510-4515.
- Turnbull L. A., Crawley M. J. & Rees M. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* 88: 225-238.
- van der Kinderen G. 1995. Observations of *in situ* germination of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. *Lindleyana* 10: 223-231.
- Whigham D. F., O'Neill J. P., Rasmussen H. N., Caldwell B. A. & McCormick M. K. 2006. Seed longevity in terrestrial orchids – Potential for persistent in situ seed banks. *Biological Conservation* 129: 24-30.
- Willems J. H. 1982. Establishment and development of a population of *Orchis simia* Lamk. in the Netherlands, 1972 to 1981. *New Phytologist* 91: 757-765.