



## Ergänzungen zu *Orchis mascula* (L.) L. Eine Zusammenfassung aktueller Literaturstellen

Autor **Thomas Ulrich**  
ORCHIS 1/2018 Seite 15 - 22

Wie oft steht man an Waldrändern und denkt sich: „Warum stehen hier keine *Orchis mascula*? Der Standort sieht doch eigentlich typisch aus.“ Oder man findet nur ein einziges blühendes Exemplar ohne weitere Rosetten und denkt: „Ist dies wohl die erste oder die letzte ihrer Art?“

Mit der folgenden Literaturübersicht soll Licht in das Dunkel der Standortansprüche des Männlichen Knabenkrautes gebracht werden.

### **Was schränkt die Verbreitung von *Orchis mascula* ein?**

Die Verteilung und Fülle von Orchideenpopulationen hängt von einer Reihe biologischer und ökologischer Faktoren ab, einschließlich der Samenproduktion und Samenverteilung, Verfügbarkeit von Mykorrhizapilzen und geeigneten Umweltbedingungen. Habitateinflüsse wie Bodenfeuchtigkeit oder der pH-Wert haben einen tiefgreifenden Einfluss auf den Etablierungserfolg von *Orchis mascula*, dies nicht nur im kleinen Massstab, d. h. innerhalb eines Biotopes, sondern auch in der grossräumigen Verbreitung. Welcher dieser einzelnen Faktoren eine dominante Rolle spielt, hängt schlussendlich von der betrachteten räumlichen Dimension ab.

*Orchis mascula* gehört zwar zu den häufigen Orchideenarten, dennoch ist der Rückgang dieser Art in vielen Gebieten Europas wahrnehmbar (Jacquemyn et al (2009)<sup>[1]</sup>; Kull et al (2006)<sup>[2]</sup>). Als eine der Ursachen steht die Bewirtschaftung vor allem der Waldstandorte im Vordergrund. Mit zunehmendem Blätterdach, d. h. keine Auslichtung der Standorte über Jahre hinweg, nimmt die Populationsgrösse ab. Zusätzlich wird die genetische Vielfalt in kleinen Populationen geringer. Um Standorte zu sichern und um eine Population zu stärken, ist ein Öffnen des Blätterdaches durch gezieltes Auslichten förderlich. Jacquemyn et al (2008) berichten über das Auflichten von Waldstandorten<sup>[3]</sup>. Dieses fördert nicht nur die Anzahl blühender Pflanzen, sondern auch deren Fruchtansatz. Die Keimfähigkeit der Samen scheint von der Auflichtung nicht beeinflusst zu sein. Daraus resultiert die Vermutung, dass das Überleben der Art vom „Öffnen des Kronendaches“ abhängt.

Die demographische Struktur eines *Orchis mascula* Vorkommens kann gemäss den Autoren wie folgt beschrieben werden<sup>[3]</sup>:

- Kleine Jungpflanzen 1 Blatt
- Juvenile Pflanzen 2 Blätter
- Erwachsene Pflanzen > 2 Blätter
- Fruchtbare Pflanzen mit Infloreszenz

Die untersuchten Waldbiotope zeigten ca. 43% blühende *Orchis mascula* im Falle eines geöffneten Kronendaches und ca. 21% in ungestörten Wäldern mit dichtem Kronendach. Nicht blühende erwachsene Pflanzen wurden im Falle der ungestörten Standorte mit ca. 43% erfasst, im Falle von aufgelichteten Standorten zu lediglich ca. 13%. Bezüglich Fruchtansatz ergaben sich in den offenen Waldstandorten deutliche Unterschiede zu den ungestörten Standorten. In Licht durchfluteten Standorten hatten lediglich ca. 7% der verblühten Individuen keinen Fruchtansatz, in dunklen Standorten hingegen fast ein Drittel (ca. 31%).

Vor allem in offenen Standorten steigt der Fruchtansatz mit der Populationsgrösse. Dieser Effekt ist an ungestörten Standorten weniger ausgeprägt, d. h. Fruchtansatz ist an diesen Standorten eher unabhängig von der Populationsgrösse.

Ein Auflichten des Standortes zeigt bezüglich Anzahl blühender Pflanzen in den Folgejahren eine sofortige Wirkung. Hingegen wird sich die Wirkung bezüglich Jungpflanzen erst in ca. 4 Jahren zeigen.

Der Sämling der *Orchis mascula* verbleibt 2 Jahre im Boden, um sich dann mindestens 2 Jahre lang (bzw. 6-8 Jahre lang<sup>[4]</sup>) als Jungpflanze zur erwachsenen Pflanze zu entwickeln.<sup>[5]</sup> Die mittlere Lebensdauer eines Individuums der *Orchis mascula* wird mit 4.3 Jahren angegeben, wobei Einzelexemplare bis zu 10 Jahre alt werden können. *Orchis mascula* gehört somit eher zu den langlebigen Arten. Auf Grund ihrer Eigenschaft nektarlos zu sein (belohnt ihre Bestäuber somit nicht), ist ihr Samenansatz grundsätzlich niedrig. Gemäss Jacquemyn et al (2005)<sup>[6]</sup> hat die Eigenschaft „Nektartäuschblume“ keinen Einfluss auf den Rückgang der Orchideen. Hierfür sind andere Faktoren wie der Habitatverlust weitaus wichtiger. Kurzlebige mehrjährige Pflanzen mögen unter Umständen von einer effizienten Bestäubung abhängen, langlebige jedoch nicht, es sei denn der Fruchtansatz bleibt über Jahre hinweg aus bzw. ist stark reduziert.

Die Eigenschaft „Nektartäuschblume“ bedeutet gleichzeitig, dass Insekten nach wenigen Besuchen diese Blüten meiden bzw. sich nektarhaltigen Blüten zuwenden werden. Was bedeutet das für die Blühabfolge der Arten an einem *Orchis mascula* Standort? Müsste das Männliche Knabenkraut nicht vor allen anderen Blütepflanzen seine Infloreszenz ausbilden, um somit vor der „Konkurrenz“ für die Bestäuber attraktiv zu sein? Oder anders formuliert: die Blütezeit einer früh blühenden Nektartäuschblume muss auf das Erscheinen der Bestäuber und auf die Blütezeit der belohnenden Konkurrenz abgestimmt sein. Die Befruchtung erfolgt hauptsächlich in den ersten Tagen der aufblühenden Infloreszenz. Der Fruchtansatz ist typischerweise unter 20%, wobei circa die Hälfte der Individuen unbefruchtet bleiben können.

Internicola et al (2006)<sup>[7]</sup> untersuchten in einem kontrollierten Experiment (Gewächshaus) mit künstlichen Infloreszenzen den Einfluss der zeitlichen Blühabfolge sowie der Blütenfarbe belohnender und nicht-belohnender Blüten auf Hummeln. Die Schlussfolgerungen sind:

- Früh im Jahr blühende Arten haben eine höhere Chance einer Befruchtung, wenn sie früher als die Konkurrenz blühen bzw. ihre Blütenfarbe (für die Hummeln!) deutlich anders ist.
- Spät im Jahr blühende Arten profitieren eher vom gleichen Aussehen/Blütenfarbe wie ihre belohnende Konkurrenz.

Die sicherste Strategie ist auf jeden Fall, früher als die belohnende Konkurrenz zu blühen. Ein Blick auf die Begleitflora am Standort der *Orchis mascula* lohnt sich somit.

### **Welche Rolle spielt die Blütenfarbe der *Orchis mascula*?**

In diesem Zusammenhang ist die Blütenfarbe von *Orchis mascula* interessant. Diese wird mit „In allen Farbschattierungen zwischen purpurrot und hell rosa. Albinos sind selten, treten aber regelmässig auf“ beschrieben. In einer Studie (Schatz et al (2013)<sup>[8]</sup>) an französischen Standorten auf einer Fläche von 308 km<sup>2</sup> wurde das Auftreten der Farbmorphen ‚weiss‘ und ‚rosa‘ sowie deren Einfluss auf die Population untersucht. Bei ca. 20'000 untersuchten Individuen traten die weisse Morphe mit 0.59% und die ‚rosa‘ Morphe mit 0.28% auf. Es konnte gezeigt werden, dass der Fruchtansatz in unmittelbarer Nähe dieser Farbvarianten signifikant höher war als in ‚normal gefärbten‘ Populationen.

### **Keimbedingungen für *Orchis mascula***

Oft erkennt man um eine blühende *Orchis mascula* eine grössere Anzahl von weiteren nicht-blühenden Pflanzen verschiedenen Alters (Anzahl Blätter siehe oben). Einerseits weiss man: „Orchideen-Samen fliegen weit“ und andererseits findet man oft derartige Anhäufungen an Jungpflanzen (Cluster) in der Nähe von einzelnen Pflanzen. Die hohe Dichte erklären Jacquemyn et al (2009)<sup>[9]</sup> mit den Keimbedingungen der Orchideen-Samen, die stark von der Mykorrhiza-Bildung abhängt. Im Umkreis von 2 m um die „Elternpflanzen“ sind im Allgemeinen die Mykorrhiza-Bedingungen gut und eine Keimung hat eine höhere Wahrscheinlichkeit als in einer grösseren Entfernung. Somit könnte auch die Belegungsdichte eine Rolle spielen: Je kleiner die Population bzw. je weiter die Pflanzengruppen auseinander stehen desto geringer ist eine genetische Durchmischung durch die Bestäuber möglich. Standorte mit wenig bzw. keinen Jungpflanzen sind entweder am Erlöschen oder die beobachtete Pflanze ist der Ausgangspunkt einer neuen Population.

Es macht auf jeden Fall Sinn derartige Standorte über mehrere Jahre regelmässig aufzusuchen, um die Entwicklung des Standorts zu erfassen. Wie oben beschrieben dauert es mindestens 2 Jahre bis *Orchis mascula* zum ersten Mal oberirdisch mit einem Blatt erscheint.

In weiteren Untersuchungen berichten Jacquemyn et al (2012)<sup>[10]</sup>, (2014)<sup>[11]</sup> und (2016)<sup>[12]</sup> konkreter über die Cluster-Bildung der Jungpflanzen. Diese finden sich hauptsächlich innerhalb von ca. 20 cm Umkreis, vereinzelt auch weiter entfernt ausserhalb dieses Umkreises. Dies wird bestimmt durch die Ausbreitung des zugehörigen Mykorrhiza-Pilzes, dessen Konzentration im Boden innerhalb von 50 cm Abstand von der Mutterpflanze auf ein Fünftel schrumpft.

Die Studien zeigen auch, dass verschiedene Orchis-Arten mit unterschiedlichen Mykorrhiza-Pilzen ein Netzwerk bilden, wobei *Orchis mascula* als einzige Art äusserst spezialisiert ist. Jedoch wird ihr spezieller Pilz auch im Netzwerk der anderen Orchis-Arten wie *Orchis militaris* oder *Orchis anthropophora* nachgewiesen – dieser spezielle Mykorrhiza-Pilz scheint somit weiter verbreitet zu sein.

Das Ganze geht sogar so weit, dass die Verteilung der verschiedenen Mykorrhiza-Pilze im Boden für eine Separation der Standorte verschiedener Orchideen-Arten sorgt und sich somit spezifische Nischen für die einzelnen Orchideenarten ausbilden.

Da die Mykorrhiza-Pilze nicht von der Gegenwart der Orchideen abhängen, könnte man meinen, dass die Verbreitung der Pilze grossräumig ist und somit die Keimfähigkeit der Orchideensamen grossflächig gleich wahrscheinlich ist. In Gegenwart mehrerer Orchideenarten mit unterschiedlichen Mykorrhiza-Pilzen hängt die Keimfähigkeit der Samen davon ab, wie spezifisch die Mykorrhiza-Bildung ist. *Orchis mascula* ist, wie gesagt, ein ausgesprochener Spezialist, der lediglich in Gegenwart einer einzigen Pilzart (aus der Familie *Tulasnellaceae*, mehrheitlich Moder-Pilze) zum Keimen fähig ist. Einerseits wurde durch die Feldexperimente nachgewiesen, dass die Keimungschance von *Orchis mascula* in der Nähe der Mutterpflanze am höchsten ist. Aber andererseits bedeutet dies nicht, dass in einem grösserem Abstand je nach Substratstruktur (pH, Feuchtigkeit, Humusgehalt usw.) keine Keimung mehr möglich wäre. Jedoch spielt hier die Vitalität der Samen (nicht jeder Samen ist keimfähig) eine wesentliche Rolle. Auch die Samendichte, die mit zunehmendem Abstand von der Mutterpflanze geringer wird, schlägt sich in der Anzahl keimender Pflanzen nieder.

Diese Resultate haben Auswirkung auf Anstrengungen zum Erhalt von Orchideen-Standorten. Pflegeeingriffe müssen den Erhalt der verschiedenen Mykorrhiza-Pilze sicherstellen. Für Pilze, die organisches Material zersetzen, müssen somit entsprechende tote Pflanzenreste vorhanden sein.

Helsen et al (2016)<sup>[13]</sup> untersuchten den Genfluss in zwei getrennten *Orchis mascula* Biotopen (ca. 500 m Distanz; durch Strasse und landwirtschaftliches Nutzland getrennt). Flächenmässig waren die Biotope in etwa gleich, jedoch unterschieden sie sich in der Anzahl Pflanzen (ca. 644 bzw. 48 Individuen). In der grösseren Population wurden Stichproben für die Untersuchungen genommen, in der kleineren Populationen wurden alle Pflanzen untersucht.

Der hauptsächliche Anteil des Austausches des Gen-Materials besteht aus dem Pollen-Transfer und weniger durch die Verbreitung der Samen. Letztere ist lediglich innerhalb einer Population im Umkreis von wenigen Metern wesentlich. Die Verbreitung von Pollen (vornehmlich aus dem Biotop der grösseren Population zur kleineren Population) erfolgt durch Bienen und Hummeln, welche in einem Umkreis von weniger als 2 km auf Nahrungssuche sind. Kräftige Pflanzen, die mehrere Jahre hintereinander zur Blüte kommen, tragen vermehrt zur Reproduktionsleistung am Standort bei.

Stehen genetisch verschiedene Pflanzen zu weit auseinander, so kommt es durch das Bestäuberverhalten lokal vermehrt zur Inzucht bzw. zu einem verminderten Samenansatz (Bestäuber meiden nach wenigen Besuchen die nektarlosen Pflanzen).

Auf Grund des vorhandenen Pollenaustausches und des geringfügigen Samenaustausches betrachten die Autoren beide Populationen jedoch als überlebensfähig.

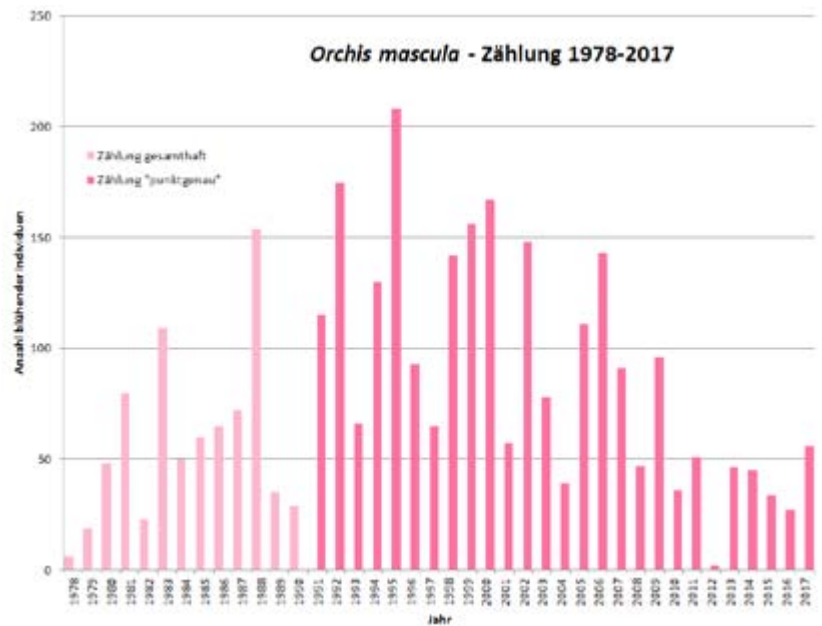
## Folgerungen bezüglich Erhalt *Orchis mascula* auf dem Lehrpfad

Seit 1978 wurden alle Orchideenarten auf dem Lehrpfad im Blühzustand gezählt. Zunächst gesamthaft und ab 1991 auch örtlich genauer erfasst.

*Orchis mascula* hatte ihr Blühmaximum Mitte der 90er Jahre und nimmt seither ab. Wie die untere Abbildung zeigt, hat die Art ihre Stammpplätze, an denen sie seit mehr als 20 Jahren regelmäßig blüht (rote/orange Dreiecke links und blaue Dreiecke rechts). Es gibt nur wenige Ausnahmen. Bei vier Standorten besitzen beide Dreiecke die gleiche Farbe. Dies ist gleichbedeutend mit einem sporadischen kurzen Auftreten der Art. Dies zeigt aber auch, dass bei geeigneten Keim- und Wachstumsbedingungen ein Ausbreiten der Art auf dem Lehrpfad möglich wäre.

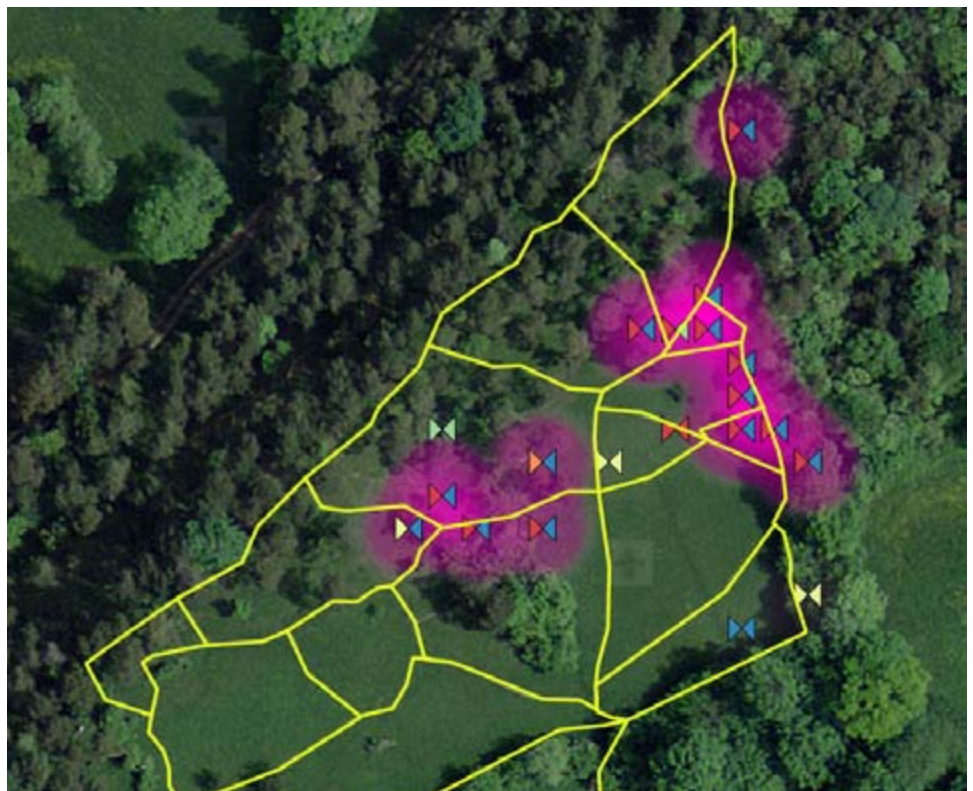
Beim westlichsten Standort im 5x5 m<sup>2</sup>-Raster (gelb/blau) könnte es sich unter Umständen um eine „Neuansiedlung“ handeln. Eine signifikante Ausbreitung ist auf jeden Fall nicht erkennbar.

Dieses Bild entspricht der Erkenntnis, dass *Orchis mascula* sich nur im engen Radius um ihre Mutterpflanzen erfolgreich vermehren kann (Mykorrhiza bestimmt). Die freien Wiesenflächen sind sicherlich zu trocken und zu heiss für das männliche Knabenkraut. Es tritt dominant entlang den Hecken/Bäumen auf der Westseite auf und ist, zumindest aus dem Luftbild interpretiert, „halb beschattet“.



### Legende

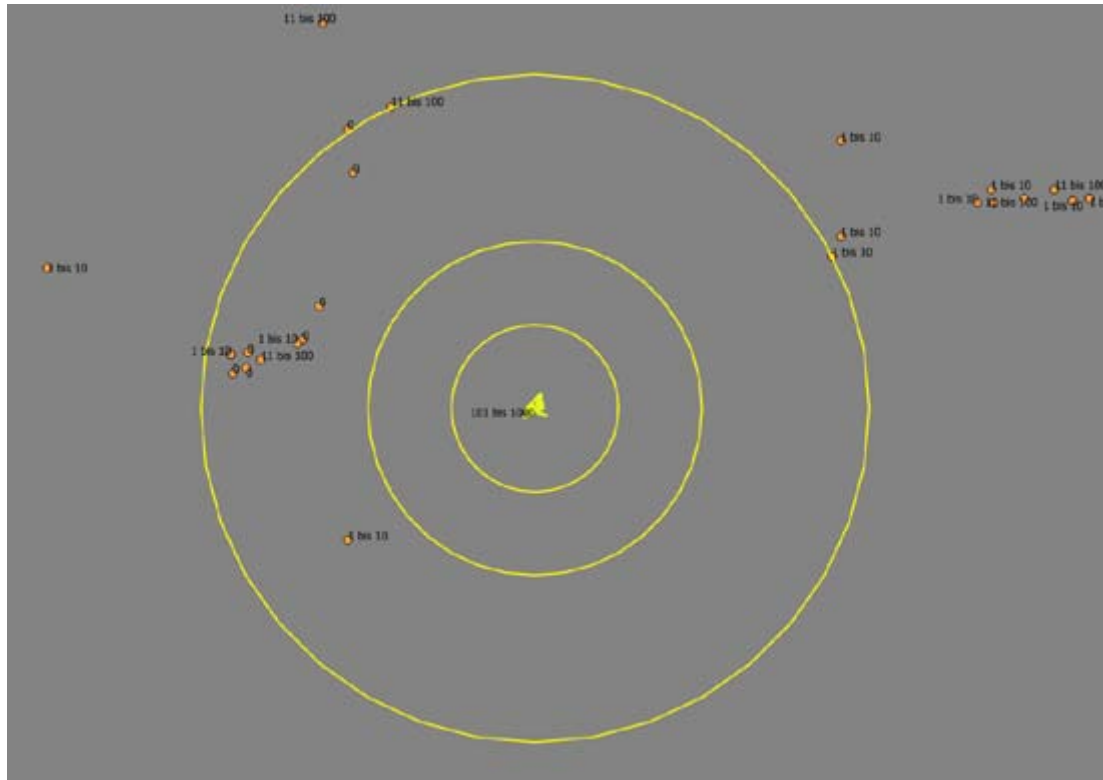
- Wege Lehrpfad nach Luftbild 2007
- Orch mascula Heatmap 1991-2017 pink
- Orch mascula 1991-2017 RF Erstrnachweis
- ▶ 1991 - 1995
- ▶ 1995 - 1998
- ▶ 1998 - 2002
- ▶ 2002 - 2006
- ▶ 2006 - 2010
- ▶ 2010 - 2013
- ▶ 2013 - 2017
- Orch mascula 1991-2017 RF Aktualitaet
- ◀ 1991 - 1995
- ◀ 1995 - 1998
- ◀ 1998 - 2002
- ◀ 2002 - 2006
- ◀ 2006 - 2010
- ◀ 2010 - 2013
- ◀ 2013 - 2017



Verbreitung *Orchis mascula* Lehrpfad Erlinsbach (erstellt mit QGIS 2.18.14, Th.Ulrich)  
 linke Dreiecke mit ‚Spitze rechts‘ zeigen den Erstrnachweis im 5x5 m<sup>2</sup> Raster;  
 rechte Dreiecke mit ‚Spitze links‘ den aktuellsten Nachweis;  
 in pink ist die Flächen-Verbreitung dargestellt.

### Wie sieht es mit dem Gen-Transfer aus? Wo sind die nächsten *Orchis mascula* Standorte?

In der folgenden Abbildung sind die AGEO-bekannt Standorte um den Lehrpfad eingetragen (orange Punkte, maximale Anzahl blühender Individuen über die Jahre). Innerhalb von 1 km Umkreis sind keine aktuellen Daten (ab dem Jahr 2000) in der AGEO-Datenbank vermerkt (siehe Abbildung unten). Standorte mit mehr als 10 Individuen sind 1.5 km und mehr entfernt. „Samen fliegen bekanntlich weit“, jedoch ist ein Sameneintrag aus diesen entfernten Biotopen in den Lehrpfad höchst unwahrscheinlich (bzw. so gut wie ausgeschlossen). Die Wahrscheinlichkeit, dass Hummeln/Bienen mit Pollinien den Lehrpfad besuchen werden, ist auf Grund der Distanzen ebenfalls gering. Dies würde bedeuten, dass der Gen-Pool im Lehrpfad lokal eingeschränkt ist und langfristig „Inzucht“ dominieren wird.



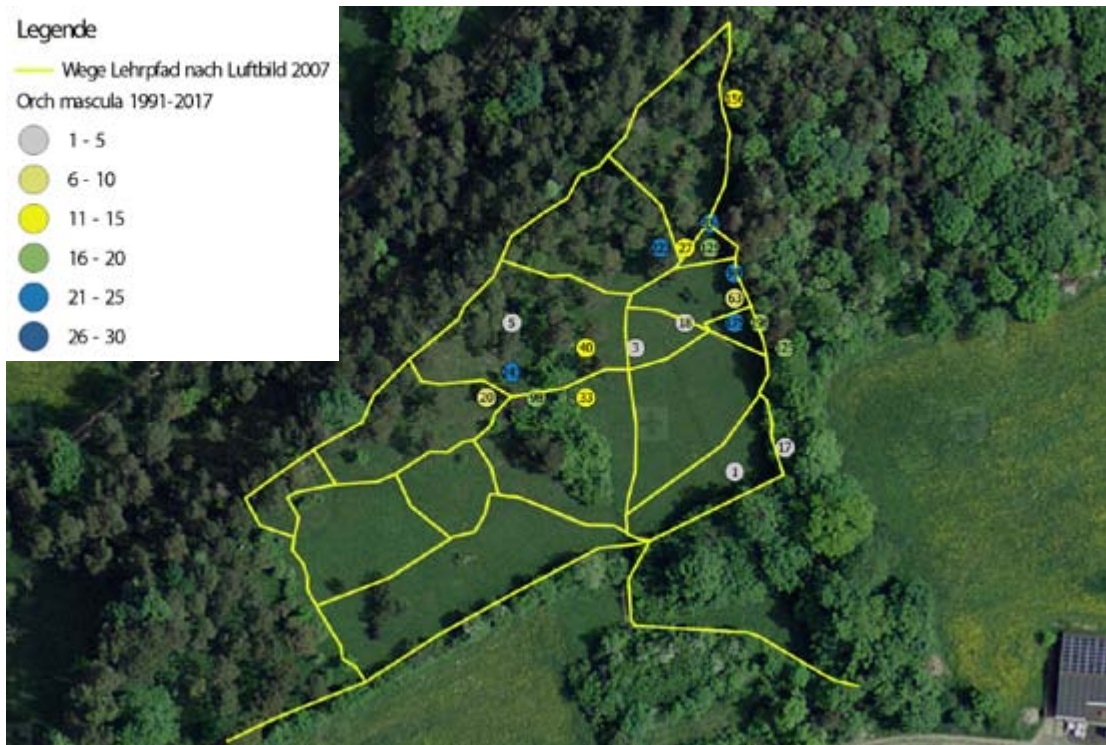
Die Abbildung zeigt im Zentrum den Lehrpfad und weitere *Orchis mascula* Standorte in der Umgebung (max. Auftreten gemäss AGEO-Datenbank).

Gelb markiert sind die Bereiche, die Insekten (Bienen, Hummeln) zur Nahrungssuche absuchen - Radien von 500 m, 1 km und 2 km.

## Wie regelmässig blüht *Orchis mascula*?

Die Farbkodierung der Punkte ist in der Legende angegeben und repräsentiert die Anzahl Beobachtungsjahre im entsprechenden 5x5 m<sup>2</sup> Feld (z. B. grau: Im Zeitraum von 26 Beobachtungsjahren blühte in diesem Rasterfeld *Orchis mascula* in weniger als 5 Jahren)

Die Zahlen in den Kreisen der obigen Abbildung geben die Gesamtzahl über die Jahre nachgewiesenen blühenden Individuen an. Man erkennt ausgesprochen „starke“ Standorte an denen *Orchis mascula* regelmässig zur Blüte kommt (blau markierte Standorte).



Stetigkeit der *Orchis mascula* Population auf dem Lehrpfad

## Erkennt man anhand der Verteilung der Orchideenarten auf dem Lehrpfad eine Belegung von Nischen auf Grund der postulierten Konkurrenz der verschiedenen Mykorrhiza-Pilze?

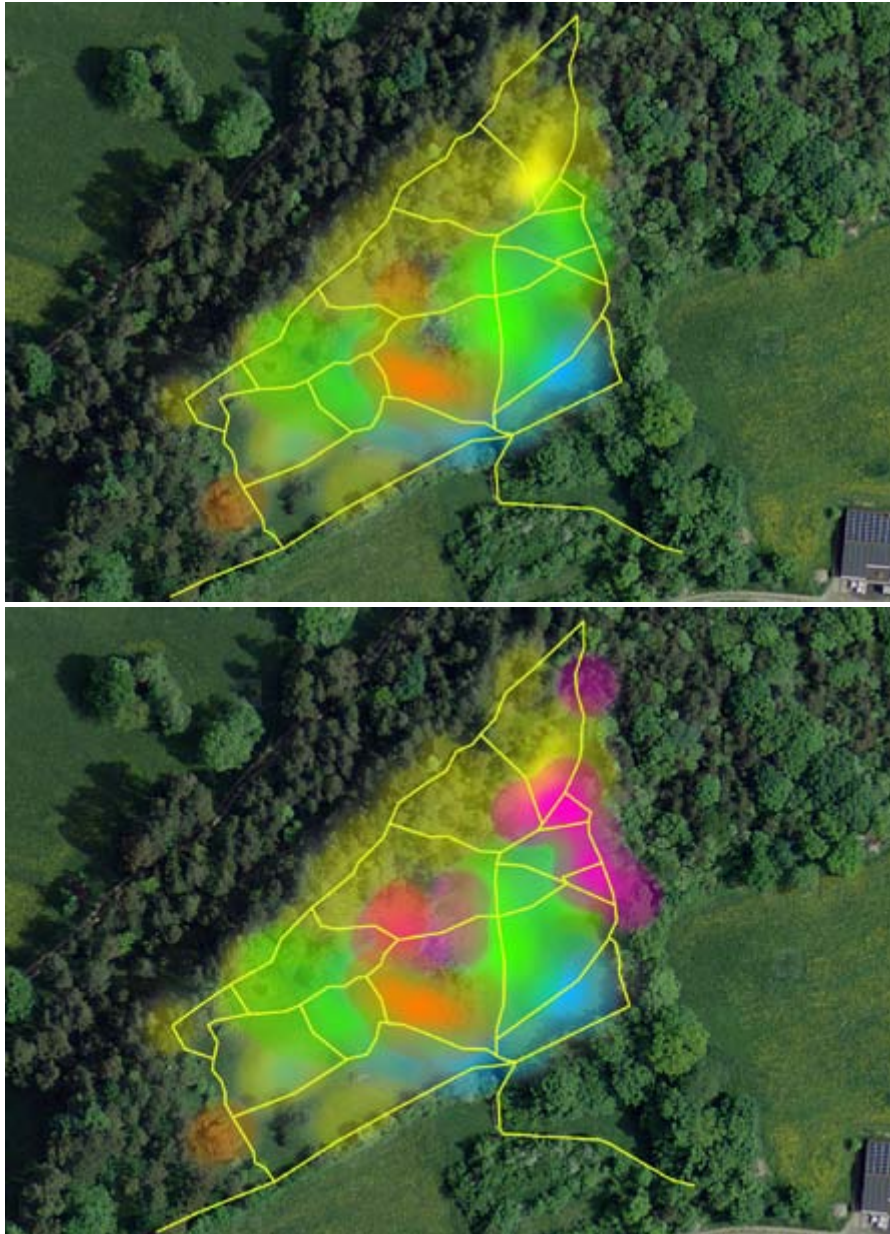
Eine erste vorläufige Auswertung (siehe Abbildungen auf der gegenüberliegenden Seite) der langjährigen Monitoring-Daten zeigt ein deutliches Patchwork der früh blühenden Orchideen-Arten. Es sieht so aus, als ob *Orchis mascula* wirklich drei Nischen-Bereiche des Lehrpfades belegt: Einen Bereich zusammen mit *Orchis anthropophora*, einen zweiten mit *Ophrys araneola* und einen dritten ganz alleine. Eine ausführliche Analyse ist noch in Arbeit und das Ergebnis erfolgt in einem späteren Orchis-Beitrag.

### Offene Fragen!

Die schwierigste Frage betrifft die Verteilung und Vitalität der Mykorrhiza-Pilze. Auf Grund der flächigen Verbreitung der diversen Arten und der weitgehenden Konstanz an blühenden Individuen könnte man auf ein gesundes Habitat schliessen. Die Unterschiede in der Anzahl blühender Individuen könnte somit durch andere Parameter wie Bodenfeuchtigkeit, Humusgehalt, Beschattung usw. erklärt werden.

Einfacher zu beantworten wären folgende Fragen:

- Sind unsere Standortangaben im Grossraum des Lehrpfades effektiv aktuell? Gibt es im näheren Umfeld weitere Population von *Orchis mascula* (Gen-Transfer durch Bestäubung)?
- Ist die Beschattung der Standorte auf dem Lehrpfad zu stark/zu gering, so dass „Licht“ der dominierende Faktor wäre? Oder ist es die Boden-Feuchtigkeit, die limitierend wirkt?
- Hat der saprophytische Mykorrhiza-Pilz genügend organisches Material (z. B. Altholz, Laub etc.), um gut gedeihen zu können?



Verbreitung verschiedener Orchideenarten  
 orange – *Orchis anthropophora*, blau - *Ophrys holosericea*, gelb –  
*Ophrys insectifera*, grün – *Ophrys araneola*  
 und zusätzlich im Bild unten in pink *Orchis mascula*

- Haben wir in den einzelnen 5x5 m<sup>2</sup>-Rasterfeldern überhaupt genügend Jungpflanzen in den verschiedenen Altersgruppen wie zuvor beschrieben (demographische Struktur)?
- Wie ist der Samenansatz in den 5x5 m<sup>2</sup> Rastern? Gibt es in jedem Raster Samenbildung?
- Wie ist die nektarspendende Begleitflora zur Blütezeit der *Orchis mascula*? Zuviel? Zuwenig? Welche Arten?

Alles Fragen, die bisher – wenn überhaupt gestellt – noch nicht beantwortet sind. Pflegemaßnahmen basieren auf den notwendigen, artspezifischen Gegebenheiten und können unter Umständen aus den Antworten zu den obigen Fragen und weiteren Beobachtungen abgeleitet werden. Vielleicht hilft das „Jahr der...“ um Antworten zu diesen und anderen Fragen zu finden.

## Literatur

- [1] "Effects of population size and forest management on genetic diversity and structure of the tuberous orchid *Orchis mascula*", Hans Jacquemyn, Rein Brys, Dries Adriaens, Olivier Honnay, Isabel Roldán-Ruiz, *Conserv Genet* 2009, 10, 161–168 (doi:10.1007/s10592-008-9543-z)
- [2] Zum Beispiel "A comparative analysis of decline in the distribution ranges of orchid species in Estonia and the United Kingdom", Tiiu Kull, Michael J. Hutchings *Biological Conservation* 2006, 129, 31–39 (doi:10.1016/j.biocon.2005.09.046)
- [3] Hans Jacquemyn, Rein Brys, Olivier Honnay and Martin Hermy „Effects of coppicing on demographic structure, fruit and seed set in *Orchis mascula*" *Basic and Applied Ecology*", 2008, 9(4), 392 – 400
- [4] "Modern Methods in Orchid Conservation: The Role of Physiology, Ecology and Management" H. W. Pritchard Seite 104 Cambridge University Press 1986
- [5] „Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant" Hanne E. Rasmussen Seite 314 ff Cambridge University Press 1995 1. Auflage
- [6] „Does nectar reward affect rarity and extinction probabilities of orchid species? An assessment using historical records from Belgium and the Netherlands", Hans Jacquemyn, Rein Brys, Martin Hermy and Jo H. Willems, *Biological Conservation* 2005, 121, 257-263 (doi:10.1016/j.biocon.2004.05.002)
- [7] "Should food-deceptive species flower before or after rewarding species? An experimental test of pollinator visitation behavior under contrasting phenologies", A. I. Internicola, G. Bernasconi and L. D. B. Gigord *J. Evol. Biol.* 2008, 21, 1358–1365 (doi: 10.1111/j.1420-9101.2008.01565.x)
- [8] "Presence, Distribution and Effect of White, Pink and Purple Morphs on Pollination in the Orchid *Orchis mascula*", Bertrand Schatz, Roxane Delle-Vedove and Laurent Dormont *European Journal of Environmental Sciences* 2013, 3(2), 119–128
- [9] "Multigenerational analysis of spatial structure in the terrestrial, food-deceptive orchid *Orchis mascula*", Hans Jacquemyn, Thorsten Wiegand, Katrien Vandepitte, Rein Brys, Isabel Roldán-Ruiz and Olivier Honnay *Journal of Ecology* 2009, 97, 206–216 (doi: 10.1111/j.1365-2745.2008.01464.x)
- [10] "Spatial variation in below-ground seed germination and divergent mycorrhizal associations correlate with spatial segregation of three co-occurring orchid species" Hans Jacquemyn, Rein Brys, Bart Lievens and Thorsten Wiegand; *Journal of Ecology* 2012, 100, 1328–1337 (doi: 10.1111/j.1365-2745.2012.01998.x)
- [11] „Coexisting orchid species have distinct mycorrhizal communities and display strong spatial segregation"; Hans Jacquemyn, Rein Brys, Vincent S. F. T. Merckx, Michael Waud, Bart Lievens and Thorsten Wiegand; *New Phytologist* (2014) 202: 616–627; doi: 10.1111/nph.12640
- [12] "Nonrandom seedling establishment corresponds with distance dependent decline in mycorrhizal abundance in two terrestrial orchids"; Michael Waud, Thorsten Wiegand, Rein Brys, Bart Lievens and Hans Jacquemyn; *New Phytologist* (2016) 211: 255–264; doi: 10.1111/nph.13894
- [13] „A direct assessment of realized seed and pollen flow within and between two isolated populations of the food-deceptive orchid *Orchis mascula*"; K. Helsen, T. Meekers, G. Vranckx, I. Roldan-Ruiz, K. Vandepitte & O. Honnay; *Plant Biology* 18 (2016) 139–146; doi:10.1111/plb.12342