

Herfstschröeforchis (*Spiranthes spiralis*) in de Westduinen van Goeree



23 jaar planten tellen

Joop Mourik en Maarten Bongertman, 2023

Herfstschrøeforchis (*Spiranthes spiralis*) in de Westduinen van Goeree

Eindrapport van 23 jaar planten tellen 1997-2019

Veldwerk: Maarten Bongertman en Joop Mourik, plantenstudiegroep KNNV Haarlem en omstreken

Tekst, figuren, foto's en vormgeving: Joop Mourik, joopmourik@ gmail.com

November 2023

Overname van gegevens alleen met bronvermelding:

J. Mourik & M. Bongertman, 2023. Herfstschrøeforchis (*Spiranthes spiralis*) in de Westduinen van Goeree, Plantenstudiegroep KNNV Haarlem e.o.

Met dank aan:

Jo Willems † voor de opzet en de begeleiding in de eerste jaren van onderzoek, Bernard Oosterbaan voor zijn assistentie bij de zomertelling van 2012, Hans Visser en beheerders van het Zuid-Hollands Landschap voor de jaarlijkse plaatsing van een schrikraaster en voor het zo nodig uitvoeren van extra maaibeheer.

Aanleiding voor het onderzoek aan de herfstschroeforchis (*Spiranthes spiralis* (L.) Chevall.) in de Westduinen van Goeree was het overeenkomende onderzoek dat Jo Willems sinds 1981 op de Berghofweide in Zuid-Limburg uitvoerde en dat hij uitvoerig beschreven heeft in "Herfstschroeforchis, portret van een laatbloeier" (Willems, 2006). De bloeifrequentie en het vermogen tot generatieve voortplanting in relatie tot de plantleeftijd geven inzicht in de kosten van reproductie en daarmee in de vitaliteit van de planten (Willems & Dorland, 2000). De beheerder van de Westduinen, het Zuid-Hollands Landschap, was geïnteresseerd in verband met de optimalisatie van het beheer van het bloemrijke grasland en van de parel van de Westduinen, de herfstschroeforchis in het bijzonder.

De eerste tien jaar van dit onderzoek zijn beschreven door Maarten Bongertman, 2010. In dit rapport zijn ook de aanleiding, de eerste jaren met ups en downs van hoge winterwaterstand en problemen met de begrazing opgenomen.

De vraagstelling is te verdelen in onderwerpen met betrekking tot:

1. de demografie: aanwezige planten, bloeistengels en rozetten over een lange reeks van jaren in permanente proefvlakken
2. de kosten van reproductie
3. relaties met leeftijd en omgevingsfactoren



Foto 1 Bloemrijke Westduinen 6-5-2015

Inleiding

Bouw van de plant

De herfstschroeforchis is een onopvallende plantensoort met een slanke bloeistengel die in de nazomer verschijnt (Willems, 2006). De bladeren vormen een kleine rozet die tegen de grond of de lage vegetatie aangedrukt ligt. De bloeistengels en rozetten ontspruiten uit een wortelknol (tuber) waarvan de top met het groeipunt (meristeem) dicht onder het aardoppervlak ligt. Een individuele volwassen plant bestaat uit één of meer bladrozetten en één of meer bloeistengels op een vaste plek. De jaarcyclus van een individuele plant begint in september met de aanleg van een nieuw bladrozet en knol. De oude knol sterft in najaar en winter geleidelijk af. Zolang het niet vriest, gaat de groei in de winter door, de bladrozet wordt groter en voedt de langzaam groeiende nieuwe knol. Voldoende licht in een lage vegetatie is daarvoor essentieel. In mei sterft de rozet af, de knol is op sterkte en de plant gaat tot eind augustus in rust. Dan verschijnt de bloeistengel die voedingsstoffen aan de knol onttrekt. Tijdens of vlak na de vruchtzetting vormt zich een nieuw bladrozet en de aanleg van een nieuwe knol, waarna de cyclus opnieuw begint. Doordat een plant door de jaren heen niet of nauwelijks van plaats verschuift kunnen de individuen langdurig gevolgd worden.

De vorm en ligging van de knol zijn nogal variabel. In de leemachtige bodem van Zuid-Limburg liggen de tubers meestal in horizontale positie onder het aardoppervlak (Willems, 2006). In de zandbodem van de Westduinen hebben wij enkele malen in molshopen kunnen zien dat de knollen meestal verticaal tot schuin in de grond geplaatst zijn. Dat is ook goed zichtbaar op een foto van planten uit de Westduinen van ca 1974 (Willems, 2006). Planten kunnen één of meer tubers hebben. Als er meerdere zijn, liggen de groeipunten (meristemen) dicht bij elkaar. Daardoor kunnen de bladeren van de rozetten sterk door elkaar groeien.

De herfstschroeforchis op Goeree

Na vage mededelingen uit 18^e eeuw bleef het langdurig stil rondom de herfstschroeforchis op Goeree. De Prodrumus Flora Batavae (Vuijck, 1916) maakte geen melding van herbarium materiaal uit de 19^e eeuw. Weevers (1921) beschreef als eerste het voorkomen op Goeree, zowel in de West-, Middel- als in de Oostduinen. In 1940 gaat Weevers dieper in op de standplaatsen en de vegetaties met herfstschroeforchis op Goeree. Daarna ging het waarschijnlijk bergafwaarts. Nadat de zendmasten in 1956 waren geplaatst, vermeldt Vermeulen (1958) "vroeger ook op Goeree" maar enkele jaren later bleken er toch nog wel planten aanwezig te zijn (Wartena, 1962). In totaal telde hij toen 60 bloeistengels, vooral in een brede strook ten noorden van de Klarebeekweg die de Westduinen doorsnijdt. Enkele stengels stonden er ook ten zuiden van de weg op het talud, in het grote duin met de zendmasten. In 1970 is een strook van 15 x 300 meter langs de weg opnieuw in de bloeitijd van de herfstschroeforchis onderzocht (de Mey, 1970). Daar stonden toen 730 bloeistengels vooral "op een op het zuidwesten geëxponeerd hellinkje



Foto 2 Bloeistengels op de rand van de slenk langs de Klarebeekweg, proefvlak KBW 24-8-2017

van ca. 30°, dat zuidoost-noordwest door het gehele telgebied loopt en naar de weg overgaat in een ondiepe slenk”. In 1971 stonden er 1020 bloeistengels op dezelfde strook en 96 elders in het terrein.

Vegetatiebeheer

De vegetatie en het beheer van de groeiplaatsen van de herfstschroeforchis in Zuid-Limburg en op Goeree zijn, met korte onderbrekingen, al langdurig stabiel. Beide terreinen worden van oudsher beweid. Op Goeree behoorde het korte grasland op de hobbelduinen bij Ouddorp tot de meentgronden die intensief beweid werden (Weevers, 1940). Na de Tweede Wereldoorlog kwam het beheer onder het bestuur van de West-Nieuwlandse Polder die de Westduinen jaarlijks verpachtte aan boeren in de omgeving (Blom & Willems, 1971). Begin jaren zeventig was de vegetatiestructuur vrijwel onveranderd maar de belangstelling voor de beweiding, die één van de belangrijkste factoren is voor het behoud van de natuurlijke rijkdom, nam al wat af (Blom & Willems, 1971). Het Zuid-Hollands Landschap nam vervolgens de regie over, de Westduinen kregen een natuurbestemming en de jaarlijkse begrazing bleef het uitgangspunt voor het beheer.

Tijdens ons onderzoek werd het grote duin met de zendmasten jaarrond extensief begraasd door koeien en in de beginjaren ook door paarden. Sinds 2000 werd vanaf half augustus tot half oktober (de bloeitijd van de herfstschroeforchis) een ruim gebied met de belangrijkste groeiplaatsen afgerasterd met schrikdraad.

Het kleine duin had een wisselende begrazing door koeien en paarden en vanaf 2015 door schapen in seizoensbeweiding. De uitrastering was hier minder constant en ook niet altijd effectief om schapen te weren. De slenk langs de Klarebeekweg werd af en toe in de winter gemaaid.



Foto 3 a. De tellers in actie: Maarten 23-9-2016 en 3b. Joop 23-3-2017

Methoden

Het uitzetten van de proefvlakken

Het onderzoek startte in 1997 met het uitzetten en markeren van de proefvlakken (Bongertman, 2010). De locaties zijn gekozen in overleg met Jo Willems en de beheerder het Zuid-Hollands Landschap. De proefvlakken waren 2 x 3 meter. De hoekpunten waren gemarkeerd met ijzeren buisjes in de grond en met houten paaltjes op één korte zijde. Op deze paaltjes, één met een rode punaise op de kop en de andere met een witte, werden de meetlinten voor de driehoeksmeting gemonteerd (Willems, 2006). Ter oriëntatie zijn de vlakken met GPS ingemeten; de ijzeren buisjes werden met de metaaldetector opgespoord.

Proefvlak KBW (1997) ligt in het kleine duin: 0-140 cm in de breedte op de licht glooiende bodem van een slenk langs de Klarebeekweg en 50-60 cm op een duinhelling met een inclinatie van 30° en zuidwest expositie (foto 4).

De RD coördinaten zijn 52,065-425,629. De slenk is 's zomers vochtig en 's winters (maart) plas-dras tot onder water. De helling is vochtig tot droog. Het onderzoek duurde 23 jaar.



Foto 4 Proefvlak KBW na de rozet telling 26-3-2018

Proefvlak WD-1 (2000) ligt in het grote duin ten zuiden van de Klarebeekweg (foto 5). De afstand tot proefvlak KBW is 570 meter. Dit proefvlak is de opvolger van het oorspronkelijke vlak van 1997 dat door werkzaamheden aan de zendmasten verstoord is (Bongertman, 2010). In 2000 is WD-1 opnieuw uitgezet op enkele tientallen meters van de oude locatie. Het proefvlak ligt in de lengte op een flauwe helling van een duintje met aan de voet een vochtig valleitje met biezenknoppen en kruidwilg. De hellingshoek is 4° en de expositie oostnoordoost.



Foto 5 Proefvlak WD-1 na de rozet telling 26-3-2018

De RD coördinaten zijn 51,663-425,263, In de beginjaren stond het laagste deel 's winters (maart) nog weleens onder water, later was het hoogstens nat. Het onderzoek duurde 19 jaar.

Proefvlak WD-2 (2015) is uitgezet in een vrijwel vlakke vallei van de Westduinen met een duinvalleivegetatie en plukken



Foto 6 Proefvlak WD-2 na de rozet telling 26-3-2018

kruiwilg (foto 6). De afstand tot WD-1 is 37 meter. De afwijkende vegetatie met kruiwilg zoals ook beschreven door Weevers (1940), was de belangrijkste aanleiding voor de instelling van dit proefvlak.

De RD coördinaten zijn 51,593-425,273, de bodem is vochtig en 's winters soms nat. Door de korte looptijd zijn de resultaten slechts aanvullend. Het onderzoek duurde vijf jaar.

Drie telronden

De tellingen zijn in drie ronden per jaar uitgevoerd, verdeeld over 85 velddagen. In de regel duurde een telronde één dag maar was ook wel verdeeld over meer dagen.

De rozetten worden meestal in februari-maart geteld maar af en toe ook wel eerder of later. De coördinaten van het centrum van elke rozet of rozetcluster worden gemeten, het aantal bladeren per rozet geteld en de diameter in cm gemeten. Deze eerste ronde is door het grote aantal en de onopvallendheid van de kleine rozetten het meest bewerkelijk. We controleren de locaties van het voorafgaande jaar (en ook wel van meer jaren terug) aan de hand van lijsten met vooraf ingevulde coördinaten, tot wel 100 verschillende planten per proefvlak. Ook alle nul tellingen worden genoteerd.

Rozetten zijn zowel aanwezig als enkelvoudige "neusjes" die net boven de grond kwamen als clusters van drie tot wel zes rozetten per plant (foto 7). Deze zijn soms lastig te ontwarren om de individuele rozet diameters op te meten en het aantal bladeren te tellen.



Foto 7 a. Een neusje, net boven de grond b. een cluster van drie rozetten 11-4-2018

In de tweede telronde (eind augustus tot medio september) worden de coördinaten aan de voet van de bloeistengels gemeten, de hoogte in centimeters en het aantal bloemen geteld, in bloei, in knop of als niet-rijp vruchtkapsel.

Bij de nazomertelling (medio september tot begin oktober) van de vrucht dragende stengels meten we ook weer de coördinaten en tellen het aantal rijpe en niet-rijpe vruchtkapsels en de eventueel nog aanwezige bloemen.

Niet onderzocht zijn de jaren/perioden: 2007 WD-1 bloei-vrucht, 2016 KBW rozet-bloei-vrucht, 2017 KBW vrucht.

De teldag

Na het opsporen van de hoekpunten met de metaaldetector leggen we een meetlint uit ter markering van de omtrek (foto 8). Daarna worden de zichtbare bloeistengels en/of rozetten met een rood-wit geverfde saté pen gemarkeerd. Eerst staat de witte punt boven (foto 8) en na de metingen de rode (foto 4-6). Zo kruipen we rond het hele proefvlak (waar we de stengels buiten het vlakje ter bescherming gemarkeerd hebben) en zoeken naar nog niet eerder opgemerkte rozetten of verdroogde dan wel kort afgeknaagde stengels.



Foto 8 Stengels gemarkeerd voor de telling Westduinen-1 24-8-2017

Tijdens de telling worden ook allerlei bijzonderheden als losse opmerkingen op de veldformulieren genoteerd zoals hoog water, insecten als mogelijke bestuivers, de vermoedelijke vraat van slakken, de aanwezigheid van hazenkeutels en de ondergrondse activiteit van mollen en mieren, verdroogde of loze kapsels.

Vegetatieopnamen

Vanaf 2010 tot ons laatste bezoek in 2021 zijn vegetatie opnamen van de proefvlakken gemaakt. De meeste opnamen zijn gemaakt in augustus-september maar in 2017 in april. We gebruikten de volledige opnameschaal van Londo (1975), maakten foto's en noteerden bijzonderheden. De opnamen zijn ingevoerd in Turboveg 2.0 (Hennekens, 2001) en de nomenclatuur van de plantensoorten is volgens Duistermaat (2020).



Foto 9 Rijpe vruchtkapsels 3-11-2015

Vastlegging van gegevens

De gegevens van de veldformulieren werden overgebracht op papieren jaaroverzichten, waarbij de rood-wit coördinaten (in centimeters) leidend waren voor de toekenning van een uniek plantnummer. De eerst verschenen bloeistengel is leidend voor de referentie positie van een individuele plant (Willems, 2006). Sommige planten werden het eerst opgemerkt als (winter) rozet en bloeiden vervolgens in hetzelfde jaar of enige jaren later. Ook dan is de positie van de eerste bloeistengel leidend. Als een plant tijdens de onderzoeksperiode alleen als rozet is aangetroffen dan is de eerste meting de referentiepositie.

In het jaaroverzicht staan de plantnummers met de referentiecoördinaten in de eerste kolommen (foto 10). In het tammogram (Tamm, 1948) volgen daarna per jaar één of meer lijnen in rood (bloeistengels) en/of groen (rozetten). Ontbrekende planten worden met een stippellijn verbonden tot een tijdlijn. In de praktijk zijn er vervolgcoördinaten die dicht bij de referentie coördinaten van een bekend plantnummer liggen maar er toch iets van afwijken (Willems, 2006). Is het dan een nieuwe plant of een kleine verschuiving van een oude bekende? De indruk bestaat dat de knollen enigszins in willekeurige richtingen kunnen verschuiven na de vorming van een nieuwe knol maar ook tijdens de groei door bv tred van vee, door mollen, de werking van de bodem door vorst of hoog water enz.

Daarnaast zijn er kleine onvolkomenheden in de metingen die op de centimeter nauwkeurig moeten zijn: wat is bijvoorbeeld het uittreepunt van een niet kaarsrecht staande bloeistengel in de kruid- en moslaag van de vegetatie, het centrum van een rozet, de exacte positie van dicht bij elkaar staande bloeistengels? Op papier leidt dit al snel tot herzieningen, bijschrijvingen en doorhalingen (foto 10) maar digitaal kan veel meer. Daarom zijn we in 2010 begonnen de gegevens te digitaliseren en opnieuw te beoordelen.



Foto 10. Tammogram van de eerste plantmetingen in vlak KBW

Berekening en de definitie van individuele planten

Na de digitalisering was de transformatie van de driehoekcoördinaten (lengte rood en wit) naar een X-Y assenstelsel zoals het Rijk Driehoekstelsel de eerste stap voor de berekeningen. Een scatter diagram daarvan laat direct de posities van de planten in de proefvlakken zien tijdens de onderzoeksperiode (figuur 4, 5). Aan de hand van deze X-Y coördinaten zijn de nieuwe plantnummers toegekend. De toegestane spreiding van de coördinaten moet niet te groot zijn om het verlies van resolutie (met een afname van het aantal individuele planten als gevolg) te beperken en niet te klein om te veel overschrijdingen te verkrijgen. Met een deel van de dataset (955 metingen) is de gunstigste spreiding experimenteel vastgesteld. Bij een bewegingsruimte van 1 cm in positieve en negatieve X en Y richting was het overschrijdingspercentage 10,5%, bij een spreiding van 2 cm was dit 1% en bij 3 cm nul. De spreiding van 2 cm was het gunstigst in de zin van een groot aantal plantposities (individuen) en een beperkt aantal overschrijdingen.

In ons onderzoek staat een individuele plant dus in het midden (referentiepositie) van een gridcel met een spreiding van 2 cm, dus midden in een denkbeeldig vlakje van 4 x 4 cm, iets groter dan de (arbitraire) maat van de oude rijksdaalder die Jo Willems hanteerde. Op deze wijze passen er theoretisch 3750 individuele planten in een proefvlak van 2 x 3 meter. Berekeningen met de complete dataset komen uit op 33 (1,3%) overschrijdingen van 1-2 cm buiten de gridcel in het proefvlak Klarebeekweg en op 5 (0,2%) overschrijdingen van maximaal 1 cm buiten de gridcel in het proefvlak Westduinen-1.

Gemiddelden zijn aangegeven met standaardfout (SE). Eenvoudige statistische analyses zijn uitgevoerd met een t-toets.

Resultaten

Voor een goed begrip van de resultaten is het belangrijk om te realiseren wanneer er sprake is van planten met een bloeistengel of planten met een rozet en wanneer de rozetten of de bloeistengels zelf besproken worden (de aantallen daarvan zijn hoger). De leeftijd is het aantal jaar na de eerste (geregistreerde) bloeistengel (Willems, 2006).

Planten komen en gaan. Sommige zijn jarenlang als rozet en/of bloeistengel bovengronds aanwezig. Andere zijn jarenlang bovengronds afwezig (in rust) en duiken later ineens weer op en hervatten hun bovengrondse bestaan. Er zijn ook planten die één keer gezien zijn en in de onderzoeksperiode niet meer terugkeerden. Deze planten beschouwen we vooralsnog als dood maar kunnen evengoed in rust

zijn en later weer bovengronds komen. Daardoor is de *Spiranthes* bevolking van een vlakje verre van constant en voorspelbaar. Een deel is bovengronds aanwezig als rozet en/of bloeistengel, een deel is alleen ondergronds als levende knol, een deel ontwikkelt zich tot plant uit zaad en andere zijn dood.

In het veld kwamen we allerlei bijzonderheden in de proefvlakken tegen die van invloed op de metingen en tellingen konden zijn. Het vlak aan de Klarebeekweg had in de winter een wisselvallige waterstand. Regelmatig stonden de rozetten in het water of waren net droog gevallen (zie opmerkingen figuur 1). Dat had ook invloed op de vegetatie die na een natte winter, 's zomers vaak ruig was door hoge grassen en kruiden zoals kale jonker.

MB59	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019
Opm.			plas	water plas	dras	water			ruig	ruig		ruig	water	water plas	plas	water	water	ruig		maai	water		

Figuur 1. Tammogram nieuwe stijl van het oude plantnummer 59 Klarebeekweg. In de nieuwe indeling is dit het groepje van vier, linksboven in het verspreidingskaartje. Rood: bloei, groen: rozet

Mede daarom was plant 59 op de bodem van de slenk uitzonderlijk: 's winters onder water en 's zomers een vrij ruige vegetatie konden deze herfstschroeforchis plant nauwelijks deren. In de 11 jaar van aanwezigheid bracht deze plant een flink aantal rozetten en bloeistengels voort, waarvan vele in de laatste jaren. Het bloeipercantage was 64%.

Herfstschroeforchis planten moesten zich nogal eens omhoog werken door plakaten van bijvoorbeeld muizenoor of madeliefje en de bloeistengels ook wel door of langs een oude koeienplak. Enkele keren waren planten door een mol omhoog gewerkt en konden we de wortelknol bekijken (foto 12).



Foto 11 KBW plant 59 rozet cluster 26-3-2018

Vraat en vorstschade aan de rozetten kwamen ook voor. Vraat was er zowel van rozetbladeren door vermoedelijk (naakt) slakken als van bloeistengels door slak of haas.

Bloeistengels gingen vrijwel nooit verloren door begrazing van vee. De schrikdraad omrastering vanaf half augustus tot half oktober was over het algemeen effectief.

Bloembezoek door dagactief vliegende insecten is af en toe waargenomen. Meestal waren het bijen die de bloemen bezochten en misschien ook bestoven, zoals ook op de Hompelvoet geconstateerd is (de Kraker, 2019).

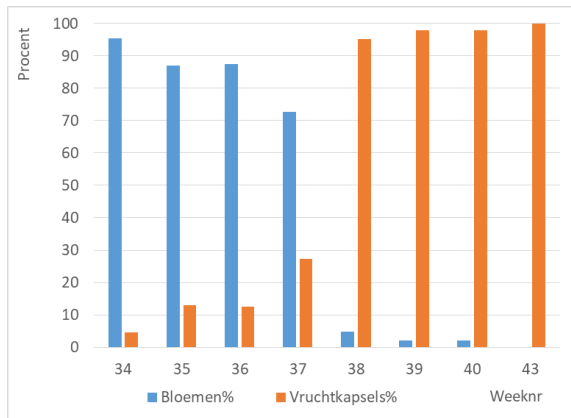


Foto 12 a Herfstschroeforchis in molshoop b. onder een verdroogde koeienplak vandaan

De bloeitijd

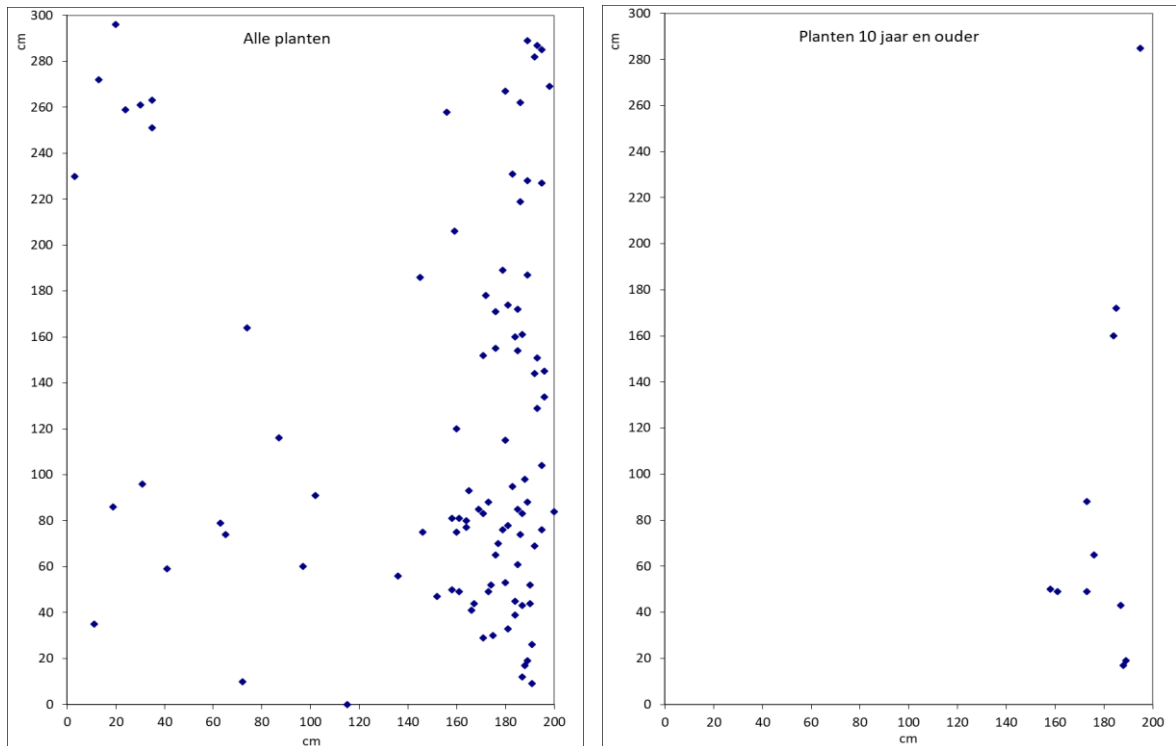
Door de vele bezoeken in augustus-oktober kunnen we de bloei en vruchtzetting in de tijd volgen.

Figuur 2 geeft de verdeling van bloemen en vruchtkapsels (niet-rijp en rijp). Topweek van bloei is week 34 (3^e week augustus). In week 40 (1^e week oktober) zijn vrijwel alle bloemen uitgebloeid en hebben zich vruchtkapsels gevormd. De kanteling van overwegend bloei naar vruchtzetting vindt plaats in week 37. Een verschuiving in de bloei- en vruchttijd als gevolg van de klimaatverandering (KNMI, 2021) hebben we niet kunnen constateren.

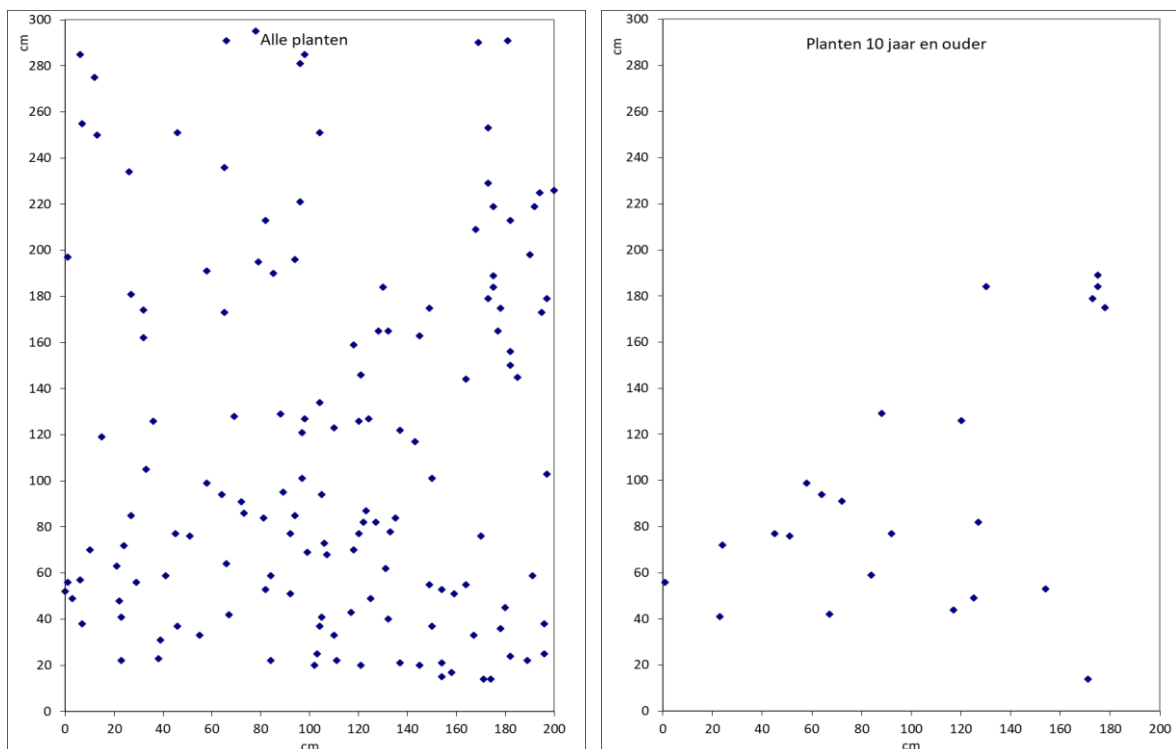


Figuur 2. De bloeitijd: percentage bloemen en vruchten

Verspreiding in de proefvlakken



Figuur 3. Verspreidingskaartje van herfstschroeforchis planten (plantnummers) in proefvlak KBW, cumulatief over de hele onderzoeksperiode van 22 jaar



Figuur 4. Verspreidingskaartje van herfstschroeforchis planten (plantnummers) in proefvlak WD-1 cumulatief over de hele onderzoeksperiode van 19 jaar

De individuele planten hebben meestal de eerst verschenen bloeistengel als referentiepositie maar er zijn ook planten die alleen maar vegetatief als rozet aanwezig waren of alleen maar generatief als bloeistengel (tabel 1).

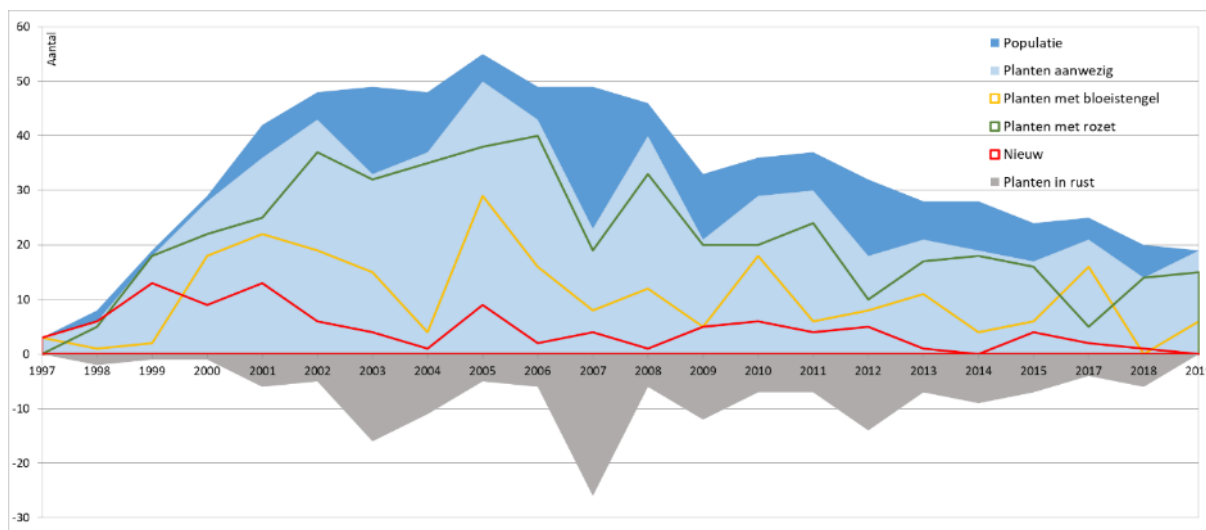
In het proefvlak langs de Klarebeekweg groeiden de meeste en de langst levende planten op het lage deel van de helling, in de gradiënt van 's winters nat maar niet langdurig onder water tot 's zomers vochtig (figuur 3, links en midden de bodem van de slenk). De denkbeeldige lijn van voorkomen markeert ongeveer de overgangszone van nat en droog. In proefvlak WD-1 stonden de meeste en de langst levende planten op het jaarrond vochtige tot periodiek natte deel van de helling (figuur 4, rechts en onder relatief droog). De denkbeeldige diagonale lijn markeert ongeveer de overgang van nat en droog.

Tabel 1. Het totaal aantal individuele planten en de uitzonderlijke die alleen als rozet of bloeistengel gezien zijn.

	jaren	totaal	rozet	bloei
KBW	23	120	11	12
WD-1	20	152	8	29
WD-2	5	92	30	18

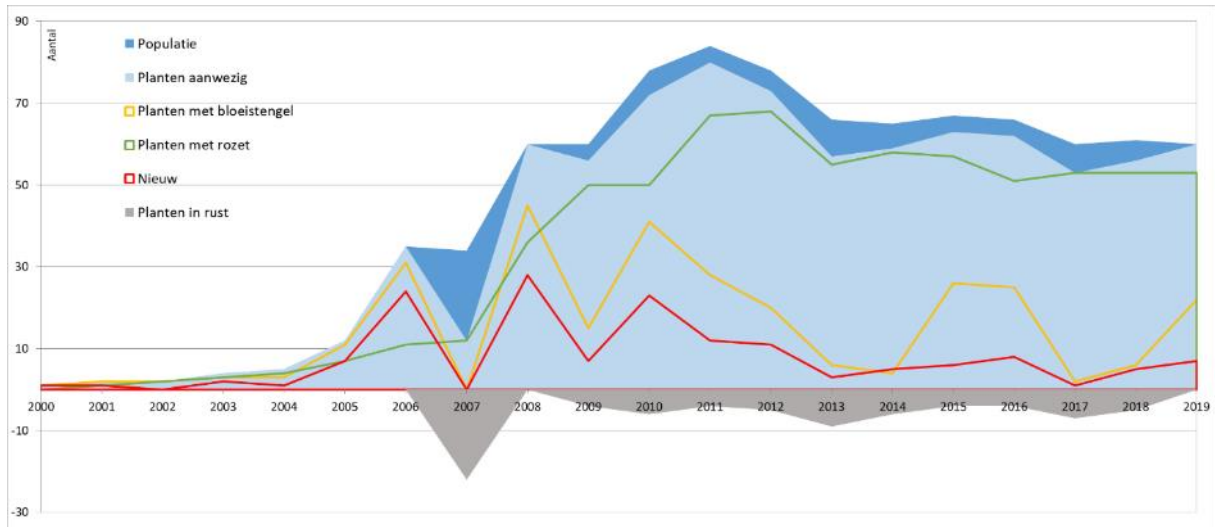
Demografie

De populatiedynamiek van de herfstschroeforchis in de Westduinen is weergegeven in de figuren 5, 6 en 8. We zien hierin het totaal aantal levende planten (de populatie) dat onder en/of boven de grond aanwezig is. De bovengronds aanwezige planten hebben rozetten en/of bloeistengels. De bovengronds afwezige planten kunnen als knol in rust zijn of dood. In rust blijven ze tot de populatie behoren maar dood niet meer. De werkelijke status blijkt op de langere termijn. Probleem hierbij is dat de periode van rust van de herfstschroeforchis erg lang kan zijn (zie verderop). Hierdoor worden, vooral aan het einde van de onderzoeksperiode, meer planten dood verklaard dan waarschijnlijk is (Bremer et al., 2012). In de figuren is ook een aanloop- of leerfase van enkele jaren zichtbaar, waarin nog niet alle rozetten van de waarschijnlijk wel aanwezige planten opgespoord waren (Willems, 2006).



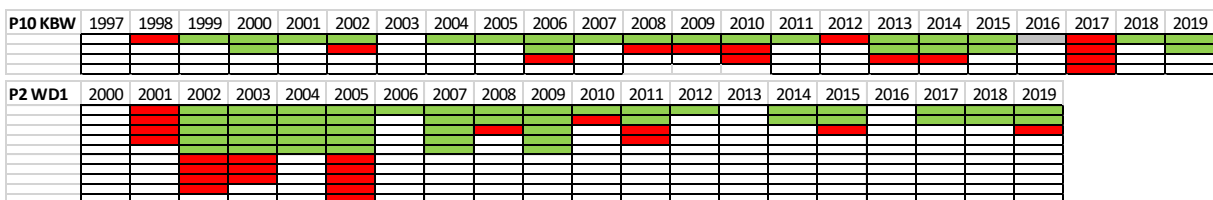
Figuur 5. Demografie van *Spiranthes spiralis* in proefvlak KBW, 1997-2019. In 2016 niet geteld, in 2018 geen bloeistengels geteld

De populatie KBW was van 2000 tot 2006 vrij stabiel en omvatte gem. 46 planten, waarvan jaarlijks 39 aanwezig en 18 in bloei (figuur 5). Daarna nam het aantal levende planten gestaag af tot ongeveer 23 in de laatste vijf jaar, nieuwe planten kwamen er bijna niet meer bij en het aantal bloeiende planten nam af tot zes. Het proefvlak Westduinen-1 begon met één plant waarna er geleidelijk enkele bij kwamen (figuur 6). Van 2004-2012 nam het aantal aanwezige planten gestaag toe.



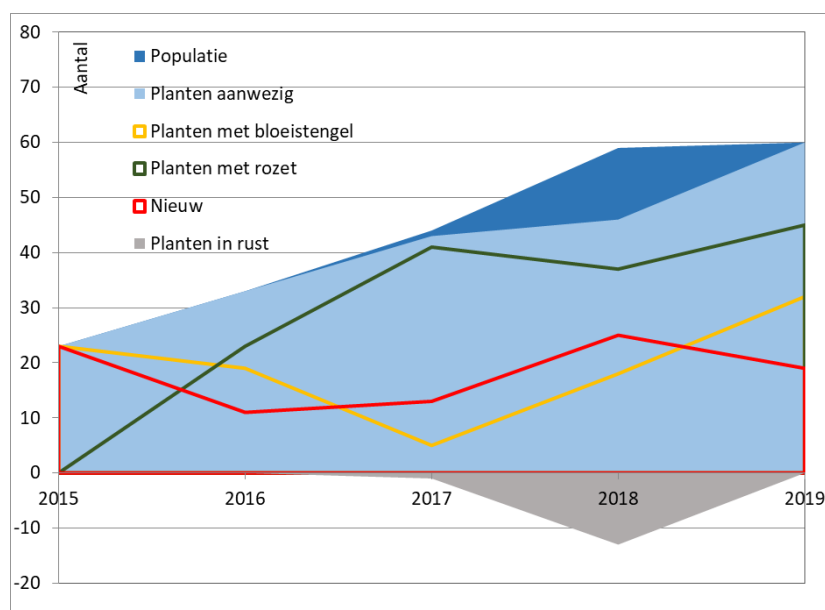
Figuur 6. Demografie van *Spiranthes spiralis* in proefvlak WD-1, 2000-2019. In 2007 geen bloeistengels geteld

Daarna stabiliseerde de populatie zich op een niveau van 63 ± 2 planten, waarvan jaarlijks ruim 58 aanwezig en vijf nieuw. Ook hier varieerde het aantal bloeiende planten zeer sterk: van 0 tot 45. Zowel in KBW als in WD-1 waren enkele planten de hele onderzoeksperiode aanwezig; als voorbeeld figuur 7.



Figuur 7. Tammogram van twee lang levende planten in KBW en WD-1. Rood: bloei, Groen: rozet. Plant 10 KBW: 21 jaar, 61% bloei, Plant 2 WD-1: 19 jaar, 54% bloei

Proefvlak WD-2 is onderzocht vanaf oktober 2015 (vruchtkapsels). Het aantal planten was ruim 50 per jaar (figuur 8). Er gingen weinig planten in rust en gemiddeld kwamen er jaarlijks 17 nieuwe bij. Voor zover er op de korte termijn van vier volledige jaren van telling iets over te zeggen is, lijkt de populatie van dit proefvlak met een vochtige valleivegetatie, krachtig en stabiel.

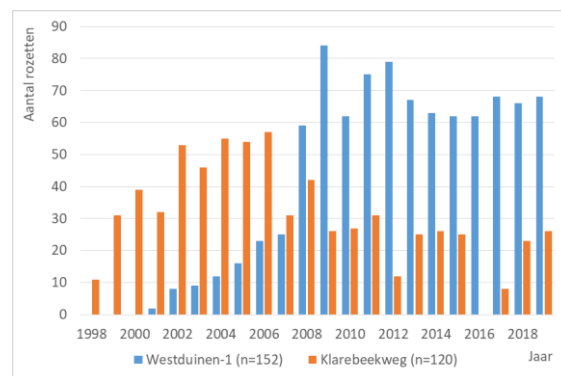


Figuur 8. Demografie van *Spiranthes spiralis* in WD-2, 2015-2019

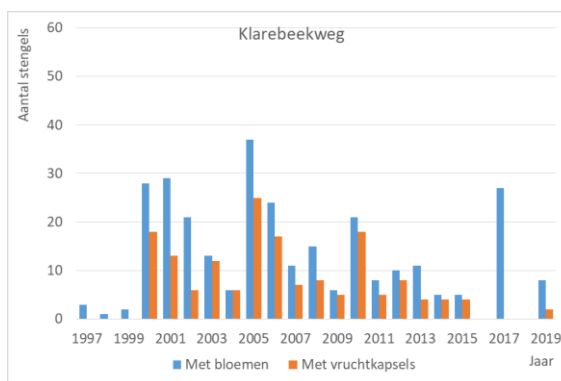
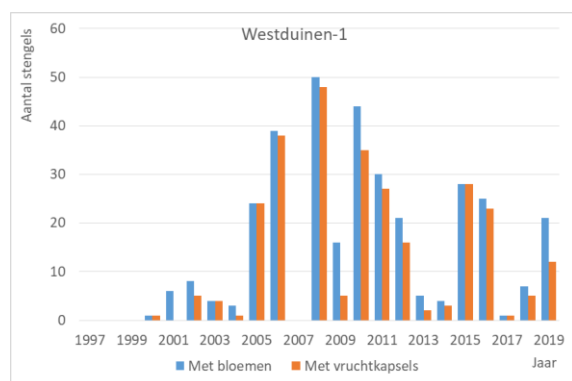
Aantal rozetten en bloeistengels per jaar

Op een plantpositie kunnen rozetten alleen staan of een cluster vormen, in de Westduinen tot maximaal zes. Het totaal aantal rozetten van alle planten per jaar (figuur 9) is daardoor hoger dan het aantal planten dat als rozet aanwezig is (figuur 5,6). In de proefvlakken KBW en WD-1 had een individuele plant gem. $1,4 \pm 0,02$ rozetten; 5% van de planten had 4-6 rozetten

In de zomer is het aantal stengels met bloemen en vruchtkapsels per plant meestal één maar kan oplopen tot vijf. Het gemiddelde is $1,2 \pm 0,02$. De bloei van herfstschroeforchis in de Westduinen heeft een grillig patroon van piek- en daljaren dat in de proefvlakken zeer verschillend is (figuur 10). Alleen 2006 en 2010 waren piekjaren in beide vlakken en 2004 en 2014 daljaren in beide (2007 WD-1 en 2016 KBW niet geteld).



Figuur 9. Het aantal rozetten

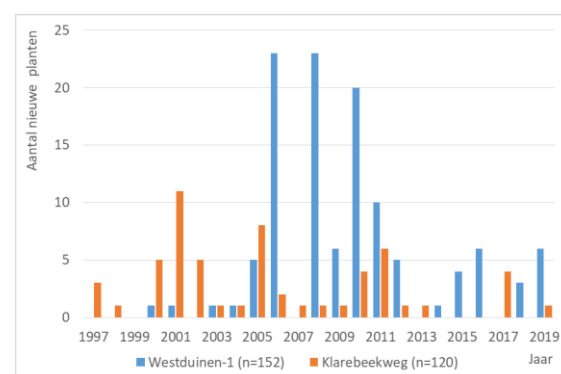


Figuur 10. Het aantal stengels met bloemen en vruchtkapsels

Het aantal stengels met bloemen is bijna altijd groter dan het aantal stengels met vruchten (figuur 10). Door verdroging en/of vraat gaan er blijkbaar stengels te gronde die al na enkele weken niet meer terug te vinden zijn. Enkele keren registreerden we stengels die na verdroging omgevallen waren of door vraat tot 1-2 cm ingekort, maar meestal liet een verdwenen stengel geen spoor meer na. In WD-1 werd ongeveer 20% van de stengels met bloemen niet meer teruggevonden tijdens de vruchttelling, in KBW was dat 32%. Het verschijnen van nieuwe planten als bloeistengel was al even wisselvallig, met grote uitschieters in aantal (figuur 11). Een relatie van de piekjaren met een hoge neerslagsom in augustus en/of een droge periode daaraan voorafgaand is niet aantoonbaar (KNMI meetstation Vlissingen).



Foto 13 Bloeistengel 2 cm 26-9-2013



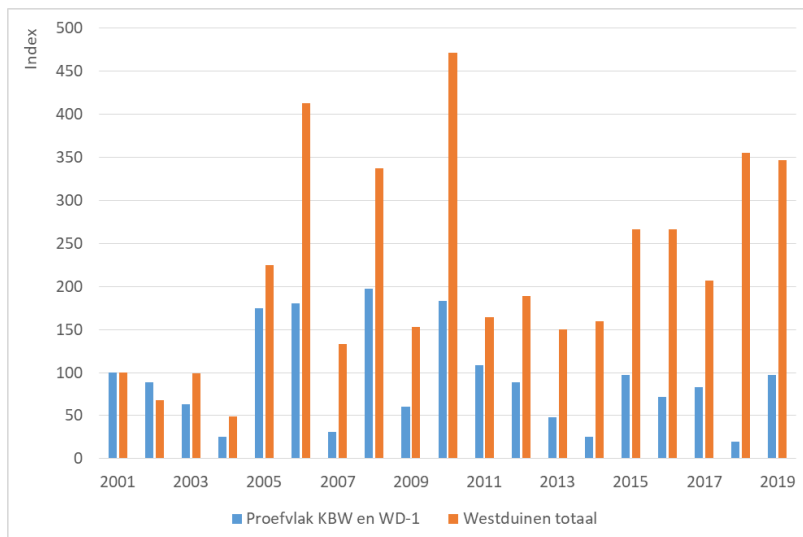
Figuur 11. Aantal nieuwe planten als bloeistengel

Index van aantal bloeistengels

Naast de tellingen van de proefvlakken wordt het totaal aantal bloeistengels van de herfstschroeforchis in de Westduinen jaarlijks zo volledig mogelijk geteld en deels geschat door medewerkers van het ZH Landschap en/of door vrijwilligers.

Een vergelijking van het verloop van het aantal bloeistengels is te verkrijgen door indexering. Het referentiejaar met index 100 is 2001. In de proefvlakken was het aantal bloeistengels dat jaar 35 en in de hele Westduinen 1135 (figuur 12). Tot 2006 komt de index van de proefvlakken aardig overeen met die van de hele Westduinen, daarna wordt het verschil (zeer) groot. De trend van de totaal telling is positief en van de proefvlakken ongeveer gelijk.

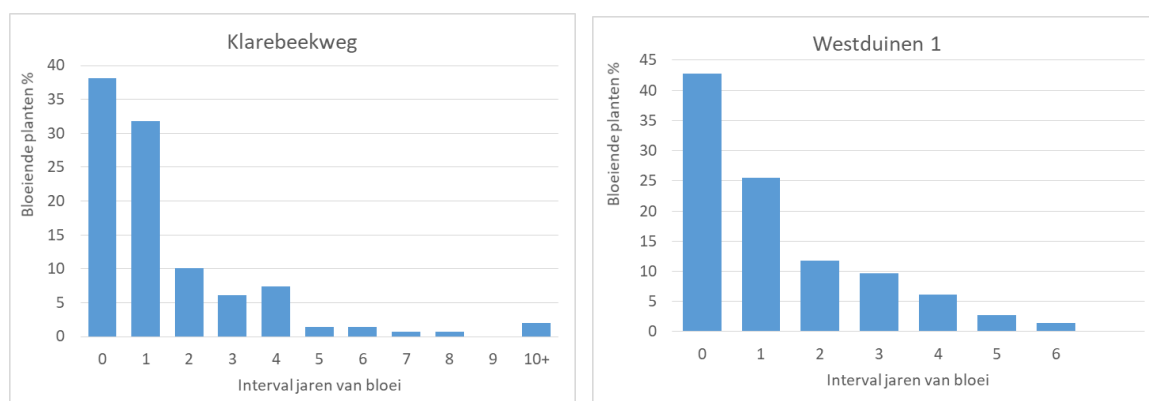
In de proefvlakken KBW en WD-1 was het aantal aanwezige planten gem. 2,2 keer zo groot als het aantal bloeistengels. In 2019 zijn 3900 bloeistengels van de herfstschroeforchis geteld en was het aantal aanwezige planten dus ruim 8400. Omdat er ook planten in rust waren, was de populatie nog groter, namelijk 3,5 maal het aantal getelde bloeistengels ofwel 13.600 planten



Figuur 12. Index van aantal bloeistengels in twee proefvlakken en in de hele Westduinen (2001=100).

Kosten van reproductie

De kosten van reproductie behoren tot de eigenschappen van de individuele planten in een bepaald milieu. Daarbij moet impliciet worden uitgegaan van stabiele factoren in de bodem, de waterhuishouding, de dichtheid, hoogte en samenstelling van de vegetatie en het klimaat. Het kort houden van de vegetatie is in de Westduinen de taak van het vee dat jaarlijks wordt ingeschaard. Vooral in de winter, als de rozetten het weinige licht in energie voor de knol omzetten, is een lage vegetatie belangrijk om de planten in goede conditie te houden. De hierna volgende paragraaf is gebaseerd op de uitwerking van de gegevens naar Willems & Dorland, 2000. We volgen de individuele planten vanaf het jaar van de eerste (geregistreerde) bloei, de generatieve fase van de plant. Dit is het referentie jaar nul. Jaren van bloei worden onregelmatig afgewisseld door jaren in vegetatieve toestand (Willems, 2006).



Figuur 13. Bloei frequentie in proefvlak KBW 1997-2019 ($n=147$) en WD-1 2000-2019 ($n=145$)

Van de 147 (KBW) resp. 145 (WD-1) herhaaldelijk bloeiende planten bloeide 38,1% resp. 42,8% opnieuw in het volgende groeiseizoen (figuur 13). Het interval van bloei is dan nul. Na een jaar van bloei was 57,2% van de planten in WD-1 in het volgende seizoen vegetatief aanwezig en 61,9% in KBW. De vegetatieve fase duurde één jaar bij 25,5% resp. 32% van de planten in WD-1 en KBW. Het percentage planten met jaarlijks opeenvolgende bloei of een vegetatieve fase van één jaar was dus 68,3% en 70,1% in WD-1 resp. KBW.

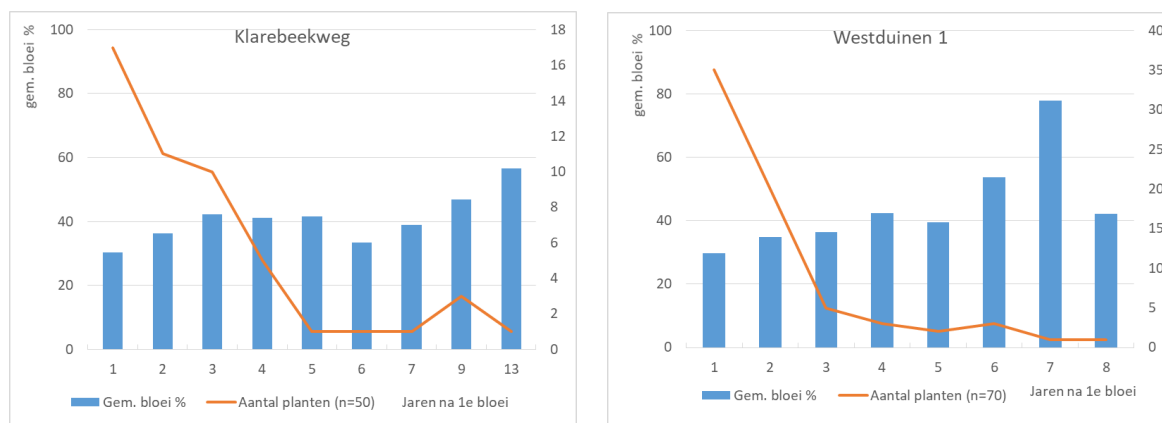
Het grootste interval tussen de jaren van bloei was 15 jaar. Een herfstschroeforchis plant kan dus vele jaren een sluimerend bestaan leiden als rozet of als knol in rust en daardoor langdurig gemist worden in tellingen van bloeistengels (figuur 14).

Enkele individuen bloeiden tot op hoge leeftijd, vele jaren na de eerste bloei (figuur 15). In het vlak KBW bloeide één plant nog op een leeftijd van 13 jaar na de eerste bloei. Het percentage bloeiende planten veranderde nauwelijks met de leeftijd: de mediaan is 41%. Het aantal bloeiende planten nam wel sterk af.

P18 WD1	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	

P50 KBW	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2017	2018	2019

Figuur 14. Tammogam van planten met een lang interval van bloei tot bloei. Rood: bloei, groen: rozet. Plant 18 WD-1: 14 jaar, bloei 40%, plant 50 KBW: 15 jaar, 28% bloei

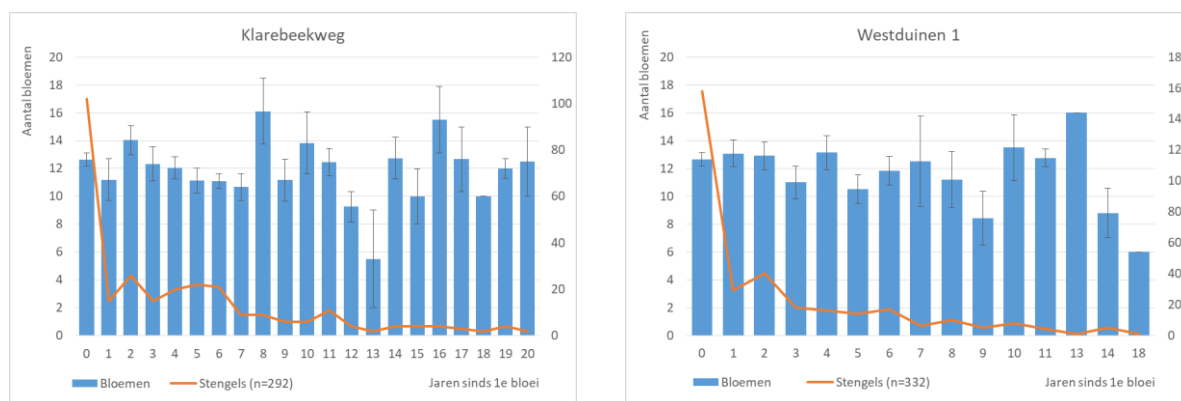


Figuur 15. Gem. bloeipercentage van planten bij toenemende leeftijd na het 1e jaar van bloei.

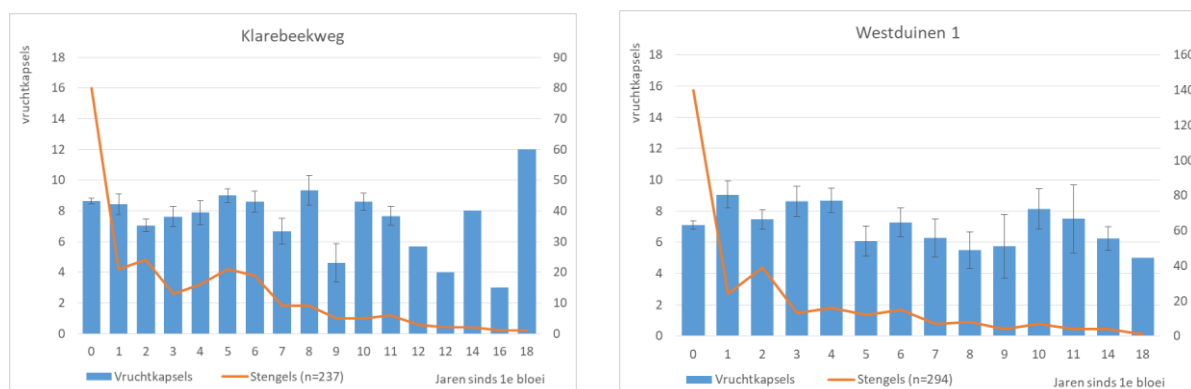
Generatieve fase van de jaarcyclus: aantal bloemen en vruchten

Binnen de proefvlakken was de gemiddelde hoogte van de bloeistengels niet afhankelijk van de leeftijd van de planten, maar verschilde wel significant ($p < 0,01$) tussen de proefvlakken. In KBW was de hoogte gem. $11,4 \text{ cm} \pm 0,8$ ($n=291$), in WD-1 $9,3 \text{ cm} \pm 0,7$ ($n=332$) en in WD-2 $9,1 \text{ cm} \pm 0,6$ ($n=73$).

Het aantal bloemen en vruchten per stengel was ook niet afhankelijk van de leeftijd (figuur 16 en 17). Het gem. aantal bloemen was 12, het aantal vruchtkapsels 7 tot 8. Het laatste is de som van de rijpe kapsels plus de nog niet rijpe kapsels in de derde telronde. Het percentage vruchtkapsels was $64 \pm 2,5\%$ in beide proefvlakken.

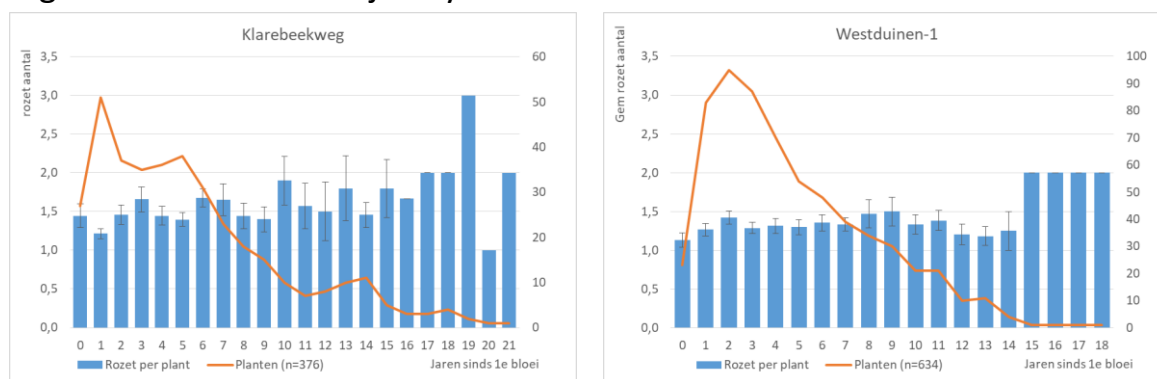


Figuur 16. Gem. aantal bloemen per stengel in relatie tot de plant leeftijd vanaf het 1e jaar van bloei



Figuur 17. Gem. aantal rijpe vruchtkapsels per stengel in relatie tot plant leeftijd vanaf het 1e jaar van bloei

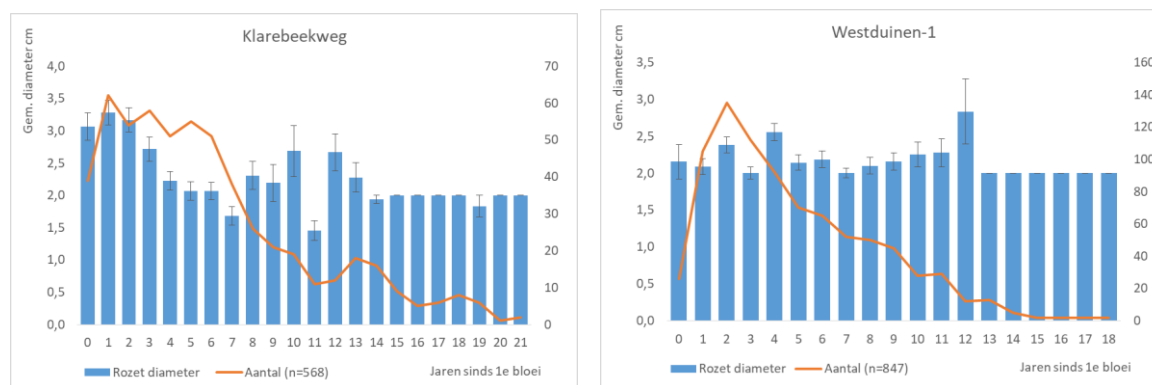
Vegetatieve fase van de jaarcyclus: de rozetten



Figuur 18. Gem. aantal rozetten per plant in relatie tot leeftijd vanaf het 1e jaar van bloei in proefvlak KBW en WD-1)

De rozetten zijn geteld en opgemeten in de winter (figuur 18). In proefvlak KBW was het gemiddelde aantal rozetten per plant $1,5 \pm 0,04$. Enkele planten ouder dan 15 jaar hadden gemiddeld twee rozetten. Deze lijken dus sterk te zijn en mede te overleven door een toename van het aantal rozetten die ze in eerdere jaren nog niet hadden. In WD-1 was het aantal rozetten iets lager, namelijk $1,3 \pm 0,03$ onafhankelijk van de leeftijd. Het verschil is significant ($p < 0,01$).

Het aantal bladeren per rozet was gem. $3,2 \pm 0,02$ en de rozet diameter gem. $2,3 \pm 0,03$ cm; vrijwel onafhankelijk van de leeftijd (figuur 19).



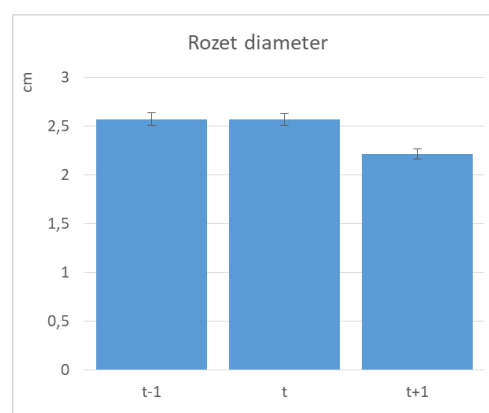
Figuur 19. Diameter van de rozetten in relatie tot plant leeftijd vanaf het 1e jaar van bloei in het proefvlak KBW ($n=527$) en in WD-1 ($n=795$)

De rozetten in relatie tot jaren van bloei

De vorming van een bloeistengel vergt de nodige energie van de wortelknol die geleverd wordt door de rozet. Dat roept de vraag op of de bloei invloed heeft op de rozetten.

In beide proefvlakken was het gem. aantal rozetten per plant in een willekeurig jaar van bloei (t), daarvoor ($t-1$) en daarna ($t+1$) $1,6 \pm 0,05$ en het aantal bladeren per rozet gem. $3,3 \pm 0,02$. Er zijn geen significante verschillen.

Wel was de rozet diameter in een jaar voor de bloei en in een jaar van bloei significant ($p < 0,01$) groter dan in een jaar na de bloei of in jaren zonder bloei (figuur 20). In het



Figuur 20 Gem. diameter van de rozet in het jaar voorafgaand aan bloei ($t-1$), het jaar van bloei (t) en het jaar na bloei ($t+1$).

laatste geval was de gem. diameter $2,3 \pm 0,04$ ofwel ongeveer even groot als in een jaar na de bloei ($2,2 \pm 0,05$).

De vegetatie

Vegetatiestructuur en soortensamenstelling van de proefvlakken waren vrij constant, met een grote groep gezamenlijke en trouw verschijnende soorten (bijlage 1). De mediane hoogte van de overwegend lage kruidlaag was 5 cm. Hoge kruiden hadden alleen in proefvlak KBW enige bedekking. De hoge kruidlaag bedekte daar gem. 20% en de hoogte was ongeveer 30 cm. De moslaag varieerde van 5 tot 50% bedekking. De lage struiklaag van kruipwilg in proefvlak WD-2 had een gem. bedekking van 8,8% en een mediane hoogte van 10 cm. Het gemiddelde aantal soorten van 24 opnamen was $37,1 \pm 2,2$.



Foto 14 Kruidenrijk grasland met harlekijn, omgeving Westduinen-1, 6-5-2016

De grote groep van gezamenlijke soorten bestaat vooral uit plantensoorten van de Socio-Ecologische (SE) groepen (Arnolds & van der Maarel, 1979) van graslanden op vochtige tot droge, matig voedselrijke grond (5a, 6b en 6d) en van schraallanden op vochtige tot droge grond (7 b,c,e). Tot deze constante groep behoren de Rode lijst soorten herfstschroeforchis, bevertjes (*Briza media*), voorjaarszegge (*Carex caryophylla*) en boompjesmos (*Climacium dendroides*).

Gewone vleugeltjesbloem (*Polygala vulgaris*), hondsviooltje (*Viola canina*) en schraalland paardenbloem (*Taraxacum sectie Celtica*) zijn karakteristiek voor de proefvlakken WD-1 en WD-2 in het grote duin. Het proefvlak WD-2 ligt in een laagte die 's winters nat is. Karakteristiek zijn de ijle struiklaag van kruipwilg (*Salix repens*) en een groep plantensoorten van duinvalleien en schraallanden. De meeste van deze soorten zijn zeldzaam en staan op de Rode lijst. In de nazomeropnamen waren geelhartje (*Linum catharticum*), stijve ogentroost (*Euphrasia stricta*) en veldgentiaan (*Gentianella campestris*) steeds present, in de voorjaarpname harlekijn (*Anacamptis morio*).

In het proefvlak KBW behoort bijna de helft van de typische plantensoorten tot indicatoren van verzuuring en wisselende waterstand (SE groepen 1 en 2), de andere helft tot de graslandindicatoren. Ook onder de groep van minder frequent optredende soorten zien we in KBW vrij veel indicatoren van

wisselvochtigheid (SE 2a). Grote tijm (*Thymus pulegioides*), een soort van droog duingrasland, groeit op het bovenste deel van de helling.



Foto 15 Kruidenrijk grasland met veldgentiaan, Westduinen 2, 23-9-2016

Bespreking

Cumulatief over de hele onderzoeksperiode was een groot deel van de proefvlakken bezet met herfstschroeforchis planten die één tot vele jaren in leven bleven.

De langst levende planten groeiden in de overgangszone van droog en nat, boven de hoge winterwaterstand maar onder de zomerse uitdrogingszone. Langs de Klarebeekweg was deze zone de (smalle) vochtige-natte overgang van de slenk en de helling, zoals ook al opgemerkt door de Mey (1970). Op de licht glooiende bodem waren er verspreide pogingen tot vestiging maar meestal niet van lange duur.

Het grootste deel van de planten vormde jaarlijks rozetten maar slechts een deel daarvan kwam tot bloei. Daardoor zijn tellingen van alleen de bloeistengels een onderschatting van het totaal aantal aanwezige planten. De combinatie van aanwezige bloeistengels en/of rozetten en bovengronds niet aanwezig planten (in rust of dood) had een grillige populatiedynamiek tot gevolg die per proefvlak verschilde. Piek- en daljaren van bloeistengels en van nieuwe planten vielen zelden samen in de twee vlakken. Er was geen relatie aantoonbaar tussen een piekjaar van bloei en veel neerslag in de weken voorafgaand aan het verschijnen van de stengels, ook niet na een periode van droogte (Willems, 2006).

De populatie van proefvlak KBW was tot 2006 vrij stabiel, met jaarlijks ongeveer 40 planten. Daarna volgde een afbraakfase waarvan het einde niet in zicht is. De hoge winter waterstand die geregeld optrad, had in de beginjaren nog weinig effect maar later nam ook de hoogte van de vegetatie toe (Bongertman, 2010). De populatie van proefvlak WD-1 was in de beginjaren erg klein en blijkbaar nog in ontwikkeling. Tot 2012 nam het aantal planten snel toe. Daarna trad een stabiele fase in met jaarlijks ruim 60 aanwezige planten waarvan elk jaar vijf nieuw. De populatie van proefvlak WD-2 bevond zich in het begin van de tellingen in 2015 al in een stabiele fase en dat bleef zo tot 2019. Deze

populatie heeft meer dynamiek dan WD-1. Het jaarlijks aantal aanwezige planten was ongeveer 50, waarvan elk jaar 17 nieuw en weinig in rust.

Naar analogie van Dorland & Willems (2000) richtte het onderzoek zich ook op de kosten van reproductie en relaties met veroudering. In de Westduinen bloeide 69% van de planten opnieuw in het volgende groeiseizoen of met een pauze van één jaar. Op de Berghofweide was het bloei-tussen-bloei percentage 38% (Willems, 2006). Als dit percentage kleiner is dan 50% dan wijst dat er volgens Inghe & Tamm (1988) op dat reproductie kosten voor de planten met zich meebrengt. Met een percentage van 69% hebben bloei en vruchtzetting in de Westduinen vrij weinig invloed op de vitaliteit van de planten.

Er is geen relatie tussen het percentage bloei en de leeftijd van de planten aantoonbaar noch tussen de bloeifrequentie en de leeftijd. In beide proefvlakken ligt de mediaan van bloei op 41% van het aantal planten van alle leeftijden, ongeveer 10% hoger dan in Zuid-Limburg (Dorland & Willems, 2000). In het proefvlak Klarebeekweg dat al vanaf de beginjaren veel planten telde, liep het interval tussen de jaren van bloei meer uiteen (0-13 jaar) dan in het vlak Westduinen-1 (0-6 jaar) dat in het begin nog maar weinig planten telde. Op de langere termijn zal dit verschil (door het ouder worden van de planten) waarschijnlijk wel verminderen. De oudste plant bloeide nog op een leeftijd van 13 jaar na de eerste bloei. Aangezien de gemiddelde bovengrondse leeftijd van een plant die voor het eerst bloeit circa 3,5 jaar is (Willems & Dorland, 2000) was de werkelijke leeftijd dus tenminste 17 jaar.



Foto 16 Herfstschroeforchis in bloei, WD-1 24-8-2017

De hoogte van de bloeistengel, het aantal bloemen en vruchtkapsels waren ook niet gerelateerd aan de leeftijd: de oudjes deden het net zo goed als de jonkies, zoals ook in Zuid-Limburg. De stengels waren in de Westduinen met 11 cm (KBW) resp. 9 cm (WD 1-2) lager dan op de Berghofweide 12-13 cm. Het aantal bloemen per stengel was 12, vrijwel gelijk aan Zuid Limburg (Willems & Dorland, 2000).

Het aantal rozetten per plant was gemiddeld 1,4 onafhankelijk van de leeftijd. Clusters van vier tot zes rozetten per plant waren niet uitzonderlijk. Dit wijst op een stabiele gezondheid (fitness) van de populatie (Willems, 2006). In tegenstelling tot de Berghofweide was het aantal bladeren van de winterrozetten in een jaar van bloei niet minder dan in het jaar daarvoor of daarna (Dorland & Willems, 2000). Wel was de diameter in het jaar van bloei en het jaar daarvoor groter dan in het jaar na de bloei. In de Westduinen lijkt generatieve reproductie zich als het ware vaak aan kondigen door de vorming van grotere rozetten.

De vegetatie van de proefvlakken was vrij homogeen en te karakteriseren als vochtig heischraal grasland en hogerop de helling als kalkarm duingrasland. Een grote groep gezamenlijke plantensoorten behoort tot de Socio-Ecologische (SE) groep van droge tot vochtige graslanden op matig voedselrijke grond en tot schraallanden op vochtige tot droge grond. Tot deze constante groep behoort ook de herfstschroeforchis. De onderscheidende soorten van de proefvlakken in het grote

duin behoren voornamelijk tot de groep van schraallanden. Het vlak Klarebeekweg onderscheidde zich ongunstig door de hogere kruidlaag en soorten die wijzen op wisselende waterstand en ruigtevorming. De begrazing was daar minder intensief en constant dan in het grote duin.



Foto 17 Ruig grasland Klarebeekweg 1-11-2021

Vergelijken we de Westduinen van nu met die van voor de Tweede Wereldoorlog (Weevers, 1940) dan zijn er naast overeenkomsten ook grote verschillen. De begrazing en het beeld van “een sterk golvende weide, met kleinere en grotere ronde heuveltjes” en “lage delen, met een uiterst laag plantendek” is blijven bestaan. Qua ligging in een valleitje en soortensamenstelling, met onder andere kruipwilg en veldgentiaan, lijken de opnamen van WD-2 nog het meest op de oude opname van Weevers (1940). De dominantie van Engels raaigras (*Lolium perenne*) en kamgras (*Cynosurus cristatus*) is echter inmiddels verdwenen evenals het gezamenlijke optreden van herfstschroeforchis met parnassia (*Parnassia palustris*), slanke gentiaan (*Gentianella amarella*) en moeraswespenorchis (*Epipactis palustris*). In het laatste opzicht lijkt de opname van Weevers (1940) meer op die van jongere kustlocaties met herfstschroeforchis zoals de Hompelvoet en de duinen van Zuid-Kennemerland.

Conclusie

De planten van de herfstschroeforchis in de Westduinen van Goeree zijn vitaal. In de lage vegetatie die onderhouden wordt door constante begrazing, kunnen de bladrozetten in de winter en het vroege voorjaar voldoende licht opvangen om de wortelknol te voeden. Het gemiddelde aantal rozetten per plant is relatief hoog en stabiel. Herhaalde bloei heeft slechts een licht negatieve invloed op de conditie van de planten. Er is geen invloed van veroudering op het aantal rozetten, de hoogte van de stengel, het aantal bloemen en vruchtkapsels. Vanaf de eerste bloei was de gemiddelde leeftijd van de planten ruim negen jaar, oplopend tot meer dan 23 jaar

Het aantal planten van het lang onderzochte proefvlak WD-1 nam gedurende de eerste twaalf jaar sterk toe van één tot 60 individuele planten en stabiliseerde zich daarna. Tijdens het kortlopende onderzoek van vijf jaar zijn in proefvlak WD-2 jaarlijks ongeveer 50 individuele planten waargenomen, waarvan verscheidene met rozetclusters.

Het proefvlak KBW in het kleine duin ligt in de strook langs de Klarebeekweg waar herfstschroeforchis al meer dan 60 jaar bekend is. De populatie van ongeveer 40 individuele planten was de eerste tien jaar stabiel. Daarna trad een afname in tot nog slechts enkele planten in 2019. Wisselende waterstand en wisselende begrazing spelen waarschijnlijk een rol in deze teruggang. Daar is dus nog werk aan de winkel om de conditie van het grasland te verbeteren en de herfstschroeforchis te herstellen. De nog aanwezige planten zijn er krachtig genoeg voor.

Literatuur

- Arnolds, E.J.M. & E. van der Maarel (1979). De oecologische groepen in de Standaardlijst van de Nederlandse flora. *Gorteria* 9, 303-312
- Blom, C. W. P. M. & R. J. B. M. Willems (1971). De Westduinen op Goeree. *De Levende Natuur* 74, (10) 219-225
- Bongertman, M. (2010). De parel van de Westduinen *Spiranthes spiralis* (Herfstschoefferorchis). Overzichtverslag van de werkzaamheden 1997 tm 2009 (12 jaar)
- Duistermaat, H. (2020). Heukels' Flora van Nederland ed. 24. Noordhoff, Groningen
- Hennekens, S. M. & J.H.J. Schaminee (2001) Turboveg, a comprehensive data base management system for vegetation data. *Journal of Veg. Science* 12, 589-591
- Inghe, O. & C.O. Tamm (1988). Survival and flowering of perennial herbs V. Patterns of flowering. *Oikos* 51, 203-219
- KNMI (2021). KNMI Klimaatsignaal'21. Hoe het klimaat in Nederland snel verandert. KNMI, De Bilt
- Kraker, Kees de (2019). Grevelingenverslag, onderzoek aan flora en fauna van de Hompelvoet en andere gebieden in de Grevelingen, Ecologisch bureau Sandvicensis, Burgh-Haamstede
- Londo, G. (1975). De decimale schaal voor vegetatiekundige opnamen van permanente kwadraten. *Gorteria* 7, 101-105
- Mey, P. de (1970). Een telling van *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. op Goeree. *Gorteria* 5(11), 266-267
- Tamm, C.O. (1948). Observations on reproduction and survival of some perennial herbs. *Botaniska Notiser* 5, 205-321
- Vermeulen, P. (1958). *Orchidaceae*. *Flora Neerlandica* 1 (5), Koninklijke Nederlandse Botanische Vereniging, Amsterdam
- Wartena J. G. R. (1962). De Herfstschoefferorchis. *De Levende Natuur* 65 (12), 253-256
- Weevers, Th. (1921). De plantengroei van het eiland Goeree in verband met zijn bodem en geschiedenis. *Ned. Kruidkundig Archief. Serie 3*, 30(1), 80-139
- Weevers, Th. (1940). De flora van Goeree en Overflakkee dynamisch beschouwd. *Ned. Kruidkundig Archief. Serie 3*, 50(1), 285-354.
- Willems J.H. & Dorland E. (2000). Flowering frequency and plant performance and their relation to age in the perennial orchid *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. *Plant Biol.* 2, 344-349
- Willems J.H. (2006). Herfstschoefferorchis. Portret van een laatbloeier. St. Natuurpublicaties Limburg, Roermond

Bijlage 1a Synoptische vegetatietabel deel 1. De presentie (frequentie) van vaatplanten en mossen in vegetatieopnamen van de proefvlakken in de periode 2010-2021, met Socio-Ecologische (SE) groepen van de vaatplanten. Indeling: soortengroep 1 hoge (>50%) presentie in WD-1, WD-2 en KBW, soortengroepen 2,3 en 4: hoge presentie in WD-1-2, WD-1-KBW en WD-2-KBW

Wet_naam	SE	WD-1 %, n=9	WD-2 %, n=6	KBW %, n=8	Ned_Naam
Trifolium repens	2a	100	67	88	Witte klaver
Anthoxanthum odoratum	5a	100	100	100	Gewoon reukgras
Briza media	5a	89	67	88	Bevertjes
Cerastium fontanum s. vulgare	5a	78	50	88	Gewone hoornbloem
Cynosurus cristatus	5a	67	83	100	Kamgras
Holcus lanatus	5a	78	50	100	Gestreepte witbol
Plantago lanceolata	5a	100	100	100	Smalle weegbree
Poa pratensis	5a	89	67	88	Veldbeemdgras
Prunella vulgaris	5a	100	83	100	Gewone brunel
Ranunculus acris	5a	67	83	88	Scherpe boterbloem
Galium verum	6b	100	100	100	Geel walstro
Hieracium pilosella	6b	100	100	100	Muizenoor
Leontodon saxatilis	6b	100	100	100	Kleine leeuwentand
Lotus corniculatus v. corniculatus	6b	100	67	100	Gewone rolklaver
Spiranthes spiralis	6b	100	100	100	Herfstschroeforchis
Carex caryophylla	6c	100	100	88	Voorjaarszegge
Agrostis capillaris	6d	100	100	100	Gewoon struisgras
Festuca filiformis	6d	100	100	50	Fijn schapengras
Luzula campestris	6d	100	83	63	Gewone veldbies
Carex flacca	7b	100	100	100	Zeegroene zegge
Carex panicea	7c	100	100	63	Blauwe zegge
Danthonia decumbens	7e	89	83	75	Tandjesgras
Potentilla erecta	7e	100	100	63	Tormentil
Climacium dendroides		100	67	75	Boompjesmos
Pseudoscleropodium purum		100	100	100	Groot laddermos
Rhytidiadelphus squarrosus		100	100	100	Gewoon haakmos
Polygala vulgaris	6d	100	100	25	Gewone vleugeltjesbloem
Viola canina	7e	100	100	0	Hondsviooltje
Taraxacum sectie Celtica		56	67	0	Schraallandpaardenbloemen
Achillea millefolium	5a	100	0	88	Gewoon duizendblad
Jacobaea vulgaris	6b	100	17	88	Jakobskruid s.l.
Carex arenaria	6b	78	0	100	Zandzegge
Bellis perennis	5a	78	33	100	Madeliefje
Centaurea jacea	5a	44	100	100	Knoopkruid
Trifolium pratense	5a	11	83	100	Rode klaver

Bijlage 1b Synoptische vegetatietabel deel 2. De onderscheidende soorten met hoge presentie in resp. WD-1, WD-2 en KBW en de restgroep van soorten in lage presentie.

Wet_naam	SE	WD-1 %	WD-2 %	KBW %	Ned_Naam
Carex trinervis	7a	89	0	0	Drienvrige zegge
Juncus conglomeratus	7c	100	0	0	Biezenknoppen
Salix repens	7a	0	100	0	Kruipwilg
Festuca rubra	5a	11	67	13	Rood zwenkgras s.s.
Linum catharticum	6b	22	83	0	Geelhartje
Anacamptis morio	7c	0	17	0	Harlekijn
Euphrasia stricta	7e	33	83	0	Stijve ogentroost
Gentianella campestris	7e	11	83	0	Veldgentiaan
Dicranum scoparium		0	100	0	Gewoon gaffeltandmos
Fissidens adianthoides		0	100	0	Groot vedermos
Lolium perenne	1d	11	0	88	Engels raagrass
Cirsium arvense	1g	0	0	63	Akkerdistel
Hydrocotyle vulgaris	2a	11	33	100	Gewone waternavel
Potentilla anserina	2a	0	0	100	Zilverschoon
Cardamine pratensis	5a	0	0	63	Pinksterbloem
Rumex acetosa	5a	0	0	63	Veldzuring
Cirsium palustre	5b	0	0	63	Kale jonker
Thymus pulegioides	6b	0	0	88	Grote tijm
Taraxacum sectie Ruderalia		22	33	88	Gewone paardebloemen
Hypochaeris radicata	6b	44	33	13	Gewoon biggenkruid
Leontodon autumnalis	2a	44	33	25	Vertakte leeuwentand
Hypnum cupressiforme s.l. species		33	50	13	Gewoon klauwtjesmos (G)
Ranunculus bulbosus	6b	44	17	0	Knolboterbloem
Agrostis stolonifera	2a	0	17	13	Fioringras
Schedonorus arundinacea	2a	0	0	38	Rietzwenkgras
Juncus articulatus	2a	0	0	25	Zomprus
Potentilla reptans	2a	0	0	13	Vijfvingerkruid
Ranunculus repens	2a	0	0	25	Kruipende boterbloem
Juncus bufonius	2b	0	0	13	Greppelrus
Sagina procumbens	2c	11	0	0	Liggende vetmuur
Medicago lupulina	5a	11	0	0	Hopklaver
Rumex acetosella	6d	11	0	13	Schapenzuring
Ranunculus flammula	7a	0	0	25	Egelboterbloem
Taraxacum sectie Erythrosperma		0	0	13	Zandpaardenbloemen
Brachythecium rutabulum		0	0	13	Gewoon dikkopmos
Calliergonella cuspidata		0	0	13	Gewoon puntmos
Hygrocybe conica		0	0	13	Zwartwordende wasplaat