Tuexenia 40: 269–289. Göttingen 2020.
doi: 10.14471/2020.40.001, available online at www.zobodat.at

Dynamik und Konstanz zweier Orchideen-Arten in der Ackerbrachen-Sukzession und im Kalk-Buchenwald – *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce und *Epipactis helleborine* (L.) Crantz

Dynamic and constancy of two orchid species in old-field succession and beech forests on limestone – *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce and *Epipactis helleborine* (L.) Crantz

Wolfgang Schmidt

Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Burckhardt-Institut, Georg-August-Universität Göttingen, Büsgenweg 1, 37077 Göttingen, Germany
E-Mail: wschmid1@gwdg.de

In dankbarer Erinnerung an Wulfhard Winterhoff (*14.02.1932, †26.11.2019), ohne dessen Original-Aufnahmen die Untersuchungen im Göttinger Wald nicht möglich gewesen wären, und an Eckhard Garve (*08.12.1954, †08.02.2020), der mich zu dieser Publikation nachhaltig ermuntert hat.

Zusammenfassung

Mit der Auswertung von vegetationskundlichen Langzeit-Daten zum Auftreten von *Cephalanthera damasonium* und *Epipactis helleborine* werden zwei Ziele verfolgt: (i) Etablierungsbedingungen zu identifizieren, unter denen Orchideen in der Lage sind, neue Lebensräume zu besiedeln, und (ii) lang- oder kurzfristige Veränderungen im Auftreten der Orchideen aufzuzeigen, die mit Umwelteinflüssen in Beziehung gesetzt werden können. Das erste Ziel wurde mit den folgenden Methoden und Ergebnissen erarbeitet: In einem Sukzessionsversuch, der seit 1969 auf einem ehemaligen Acker im Experimentellen Botanischen Garten der Universität Göttingen läuft, traten *C. damasonium* und *E. helleborine* spontan auf, wenn sich eine Gehölzschicht ausgebildet hatte. Das erstmalige oberirdische Erscheinen war eher zufällig verteilt, mit fortschreitender Sukzessionsdauer aber stetig zunehmend. In einem 1997 begonnenen Düngungsversuch im Göttinger Wald wurde *E. helleborine* erstmals 2000 auf den mit Phosphor gedüngten Parzellen des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* beobachtet. Bis 2018 zeigte eine kombinierte Stickstoff- und Phosphordüngung besonders positive Effekte auf die *E. helleborine*-Population, während auf den ungedüngten oder nur mit Stickstoff-gedüngten Parzellen *E. helleborine* bisher nur vereinzelt auftrat.

Zum zweiten Ziel gehören die folgenden Methoden und Ergebnisse: Ein Vergleich von Vegetationsaufnahmen aus dem Zeitraum 1955–1995 und neueren Aufnahmen 2000–2018 erbrachte keine Hinweise auf ein verändertes langfristiges Vorkommen von *C. damasonium* und *E. helleborine* in den Kalk-Buchenwaldgesellschaften des Göttinger Waldes, d. h. ein Einfluss der Bewirtschaftung, des Klimawandels, der atmosphärische Stickstoffeinträge oder des Schalenwild-Verbisses ist bisher nicht nachweisbar. Kurzfristig wird das Auftreten der beiden Orchideen-Arten aber durch Witterungsbedingungen und eine ausreichende Ressourcenbildung gesteuert, wie das von Jahr zu Jahr stark wechselnde Erscheinen und Blühen von *C. damasonium* und *E. helleborine* auf den Dauerbeobachtungsflächen im Sukzessions- und Düngungsversuch zeigt.

Manuskript eingereicht am 03. Mai 2019, angenommen am 24. Januar 2020
Koordinierender Editor: Johannes Kollmann

Abstract

The evaluation of long-term vegetation data on the occurrence of *Cephalanthera damasonium* and *Epipactis helleborine* has two objectives: (i) To identify site conditions that allow orchids to colonize new habitats, and (ii) to identify long- or short-term changes in the abundance of orchids, which can be correlated with environmental factors. For the first objective the following methods and results were employed: In a succession experiment running since 1969 on a former arable field in the Experimental Botanical Garden of the University of Göttingen, *C. damasonium* and *E. helleborine* spontaneously appeared when a canopy of woody species had formed. Orchid appearance was rather hapharzard, but with progressing succession process steadily increasing. In a fertilization experiment started in 1997 in the Göttingen forest, *E. helleborine* was first observed in 2000 on the phosphorus-fertilized plots of the *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*. Combined nitrogen and phosphorus fertilization showed particularly positive effects on the *E. helleborine* population until 2018, whereas on the unfertilized or nitrogen-fertilized plots *E. helleborine* only appeared to a limited extent.
The second objective was supported as follows: A comparison of vegetation surveys in the years 1955–1995 and recent surveys 2000–2018 revealed no evidence of altered long-term occurrence of *C. damasonium* and *E. helleborine* in the calcareous beech forest communities of the Göttinger Wald. An influence of forest management, climate change, atmospheric nitrogen inputs or game-browsing has not yet been proven. In the short term, however, the occurrence of the two orchid species is controlled by weather conditions and storage of sufficient resources, as shown by the fluctuating emergence and flowering of *C. damasonium* and *E. helleborine* on the permanent plots in the succession and fertilization experiment.

Keywords: adult dormancy, *Carici-Fagetum*, eutrophication, *Hordelymo-Fagetum*, *Listera ovata*, nitrogen, permanent plots, phosphorus, resurvey

1. Einleitung

Von den Pflanzenfamilien, die in Mitteleuropa mit mehr als 50 Arten vorkommen, üben die Orchideen (*Orchidaceae* L.) mit ihren attraktiven Blüten, ihrer komplexen Bestäubungs- und Keimungsbiologie seit langem eine besondere Faszination auf Botaniker aus. Dies gilt für Liebhaber und Wissenschaftler gleichermaßen und äußert sich in einer großen Zahl an speziellen Bildbänden und vergleichenden Arbeiten. Im Naturschutz nehmen die Orchideen ebenfalls eine herausgehobene Stellung ein, denn alle Sippen sind in Deutschland nach der Bundes-Artenschutzverordnung besonders geschützt, und einige (z. B. *Cypripedium calceolus*, *Liparis loeselii*) sind zusätzlich deutschland- und europaweit streng geschützt und in den Anhängen der FFH-Richtlinie zu finden. Trotz dieser Aufmerksamkeit gehören die Orchideen mit zu den größten Verlierern des Florenwandels unter den Gefäßpflanzenarten in Mitteleuropa (KORNECK et al. 1998, KORSCH & WESTHUS 2004, WOLBECK 2017, METZING et al. 2018). Nach den Kartierungsergebnissen in Niedersachsen hat die Zahl der Nachweise der Sippen in den MTB-Quadranten von 1980 bis 1994 um durchschnittlich 57 % abgenommen (AHO NIEDERSACHSEN 1994). Von den 50 in Niedersachsen und Bremen aufgelisteten Orchideen-Sippen gelten 8 (= 16 %) seit 1981 als ausgestorben oder verschollen, weitere 36 (= 72 %) Sippen als gefährdet oder extrem selten (GARVE 2004, Tab. 1). Nutzungsänderungen werden als Hauptursachen für den Rückgang vieler Orchideen angegeben, aber auch erhöhte Nährstoffeinträge aus der Luft oder das Ausgraben können zum Rückgang bestimmter Populationen beitragen (AHO NIEDERSACHSEN 1994, AHO THÜRINGEN 2000, WOLBECK 2017). Auf der anderen Seite erfahren viele Orchideen-Biotope eine

gezielte Pflege, so dass z. B. im Grünland durch Entbuschung, extensive Mahd oder Beweidung sich Populationen im Bestand stabilisierten oder sogar deutlich zunahmen (KORSCH & WESTHUS 2004, WOLBECK 2017, METZING et al. 2018). Nur noch von vier Orchideen-Arten wird von GARVE (2004) ein ungefährdetes Vorkommen im südniedersächsischen Hügel- und Bergland angenommen (Tab. 1): *Cephalanthera damasonium*, *Epipactis helleborine*, *Listera ovata* und *Neottia nidus-avis*, die hier alle mehr oder weniger eng an Waldstandorte gebunden sind. *Cephalanthera damasonium*, *E. helleborine* und *N. nidus-avis* beschränken sich weitgehend auf geschlossene Wälder, während *L. ovata* sowohl im Wald als auch im Offenland vorkommt (SCHMIDT et al. 2011). Gleichzeitig gehören *C. damasonium*, *E. helleborine* und *L. ovata* neben *Ophrys apifera* zu den Orchideen-Arten, die in Deutschland besonders häufig sekundäre, oft urbane Lebensräume neu besiedelt haben. Von ihnen gibt es zahlreiche Fundorte – teilweise mit Massenvorkommen – an Straßen, in Gärten, Friedhöfen und Parks, aber auch in Scherrasen, entlang gepflasterter Fußwege oder gemulchter Baumscheiben (HEINRICH & DIETRICH 2008). Für 200 Dörfer in Nordrhein-Westfalen stellten WITTIG & WITTIG (2007) fest, dass *E. helleborine* im letzten Jahrhundert ihr Areal deutlich vergrößern konnte und dabei auch an ruderalen Standorten (*Artemisietea*-Gesellschaften i. w. S.) oder unter Gartengehölzen mit nicht-einheimischen Blühsträuchern vermehrt auftrat.

Tabelle 1. Status und Gefährdung von Orchideen-Sippen in Niedersachsen nach den Florenlisten und Roten Listen der AHO NIEDERSACHSEN (1994) und GARVE (2004, NB: Niedersachsen und Bremen, H: Hügel- und Bergland) sowie ihren Vorkommen im Göttinger Wald einschließlich des Stadtgebiets östlich der Leine und mit den Vororten Bovenden, Weende, Nikolausberg, Herberhausen und Geismar (MTB 4425/2, 4425/4, 4426/1, 4426/3, GARVE 2007). Angegeben sind neben der Flächengröße (in km²) jeweils die absolute Zahl (n) und der prozentuale Anteil der Sippen (%) an der Gesamtzahl der Sippen. Status und Gefährdung: 0 – Ausgestorben oder verschollen, 1 – Vom Aussterben bedroht, 2 – Stark gefährdet, 3 – Gefährdet, R – Extrem selten, * – Ungefährdetes Vorkommen, u – Unbeständiges (neophytisches) Vorkommen.

Table 1. Status and endangerment of orchid species in Lower Saxony according to the floristic lists and red list of AHO NIEDERSACHSEN (1994) and GARVE (2004, NB: Lower Saxony and Bremen, H: hill and mountain landscape) as well as the occurrence of the orchids species in the Göttinger Wald area (including the central city east of the Leine River and the suburbans of Bovenden, Weende, Nikolausberg, Herberhausen (Survey Map 4425/2, 4425/4, 4426/1, 4426/3, GARVE 2007). Beside the area (in km²) always shown are the absolute number (n) and the percentage of species (%) of the total number of species. Status and categories of endangerment: 0 – Extinct or missing, 1 – Endangered to become extinct, 2 – Highly endangered, 3 – Endangered, R – Extremely rare, * – not endangered, u – unsettled (non-native) occurrence.

Status Gefährdung	AHO 1994		GARVE 2004				GARVE 2007							
	NB		NB		H		4425/2		4425/4		4426/1		4426/3	
	48.022 km²		48.022 km²		18.747 km²		30,3 km²		30,3 km²		30,3 km²		30,3 km²	
	n	%	*n*	%	*n*	%	*n*	%	*n*	%	*n*	%	*n*	%
0	6	13,3	8	16,0	10	21,3	8	29,6	13	48,1	6	22,2	7	25,0
1	16	35,6	5	10,0	6	12,8								
2	16	35,6	14	28,0	9	19,1	4	14,8	2	7,4	6	22,2	6	21,4
3	7	15,5	16	32,0	14	29,8	11	40,7	8	29,6	11	40,7	10	35,7
R			1	2,0	1	2,1							1	3,6
*			4	8,0	4	8,5	4	14,8	4	14,8	4	14,8	4	14,3
u			2	4,0	3	6,4								
Summe	45	100	50	100	47	100	27	100	27	100	27	100	28	100

Das spontane Auftreten von Orchideen-Arten in einem Sukzessions-Dauerflächenversuch auf einem ehemaligen Acker im Experimentellen Botanischen Garten der Universität Göttingen war daher ein Ausgangspunkt für die vorliegende Untersuchung. Die Etablierung und Ausbreitung von *C. damasonium* und *E. helleborine* in Verbindung mit den standörtlichen Voraussetzungen und Veränderungen in der Ackerbrachen-Sukzession über einen Zeitraum von 50 Jahren steht dabei im Mittelpunkt. Im Göttinger Wald wurde 1997 zudem ein Düngungs-Dauerflächenversuch angelegt, um den Einfluss einer erhöhten Stickstoff- und Phosphorversorgung auf die Waldbodenvegetation im Kalk-Buchenwald zu untersuchen. Über jährliche Vegetationsaufnahmen sind hier nicht nur das spontane Auftreten von *E. helleborine* in Abhängigkeit von der Nährstoffversorgung, sondern auch die für viele Orchideen typischen Populationsschwankungen von Jahr zu Jahr mit adulter Dormanz dokumentiert (TAMM 1948, 1972; INGHE & TAMM 1988, WELLS & WILLEMS 1991, AHO NIEDERSACHSEN 1994, AHO THÜRINGEN 2000, 2005; KINDLMANN et al. 2002, LIGHT & MACCONAILL 2006, BERNHARDT et al. 2009, DIERSCHKE 2013, HEINRICH & DIETRICH 2017). Letzteres gilt auch für das Auftreten der beiden Orchideen-Arten in der Ackerbrachen-Sukzession. Im Vergleich dazu werden langfristige Beobachtungen über ihr Auftreten an naturnäheren Standorten im Göttinger Wald vorgestellt. Alte und neue Vegetationsaufnahmen, die einen Zeitraum von mehr als 60 Jahre umfassen, erlauben Aussagen über Veränderungen im Auftreten der beiden Orchideen-Arten in Kalk-Buchenwäldern, auch in Verbindung mit dem Wandel der Umwelt- und Nutzungsbedingungen.

Mit der Auswertung dieser Langzeit-Daten sollen vorrangig folgende Fragen beantwortet werden: (1) Erfolgt die Neubesiedlung von Ackerbrachen in Abhängigkeit vom Sukzessionsstadium oder weitgehend zufällig? (2) Wie wirkt sich eine bessere Nährstoffversorgung (durch Sukzession oder Eutrophierung) auf das Vorkommen und die Dormanz aus? (3) Gibt es langfristige Veränderungen im Auftreten im Kalk-Buchenwald, die sich auf einen Umwelt- und Nutzungswandel zurückführen lassen?

2. Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungsflächen liegen im Göttinger Wald (Kalk-Buchenwald) und im Luttertal (Ackerbrachen-Sukzession), das vom Göttinger Wald nach Westen zur Leine hin entwässert (Abb. 1). Der Göttinger Wald ist eine Muschelkalk-Hochfläche mit Höhen bis zu 424 m ü. NN im Wuchsgebiet „Mitteldeutsches Trias-Berg- und Hügelland“ (GAUER & ALDINGER 2005). Klimatisch ist er dem subatlantischen, bereits schwach subkontinental beeinflussten Mittelgebirgsklima zuzuordnen. Für die Hochfläche (400 m ü. NN) beträgt die Jahresmitteltemperatur 7,4 °C und die Jahresniederschlagssumme 709 mm (PANFEROV et al. 2009). Für die im Luttertal gelegene Versuchsfläche (180 m ü. NN) kann entsprechend der vergleichbar gelegenen Wetterstation Göttingen (173 bzw. 167 m ü. NN) von einer mittleren Jahrestemperatur von 8,7 °C und einem Jahresniederschlag von 645 mm ausgegangen werden.

Die Muschelkalk-Hochfläche des Göttinger Waldes mit kleinräumig wechselnden flach- bis mittelgründigen Böden (vor allem Rendzina, Terra fusca) im Carbonat-Pufferbereich wird durch naturnahe Kalk-Buchenwälder (*Hordelymo-Fagetum* Kuhn 1937) geprägt. An Hängen und in Tälern treten auch Waldmeister-Buchenwälder (*Galio odorati-Fagetum* Sougnez et Till 1959) auf, die kleinflächig bei mächtiger, oberflächlich versauerter Lösslehmauflage sogar typische Arten des Hainsimsen-Buchenwaldes (*Luzulo-Fagetum* Meusel 1937) aufweisen können. An den sonnseitigen Steilhängen finden sich Seggen-Hangbuchenwälder (*Carici-Fagetum* Moor 1952), an den Schatthängen edellaubholzreiche

Hangschuttwälder (*Fraxino-Aceretum* W. Koch ex Tx. 1937, *Aceri-Tilietum platyphylli* Faber 1936) (WINTERHOFF 1963, HEINRICHS et al. 2014, SCHMIDT & HEINRICHS 2015, 2017). Dieses Grundmuster der Vegetationsverteilung findet man kleinflächig besonders gut ausgebildet im Bereich der steilen Schichtstufe zwischen dem Unteren Muschelkalk und dem Oberen Buntsandstein (Röt). Reste von Wallanlagen (Lengder Burg, Hünstollen und Ratsburg) zeugen auch davon, dass diese Bereiche auf Grund ihrer exponierten Lage als vor- und frühgeschichtliche Fliehburgen schon frühzeitig vom Menschen beeinflusst wurden (Abb. 1, PETERS 1970). Gleichzeitig weisen diese Gebiete einen hohen Anteil an gefährdeten oder schützenswerten Arten auf (SCHMIDT & MAST 1996, SCHMIDT & HEINRICHS 2015, 2017).

Bis Mitte des 19. Jahrhunderts herrschte im Göttinger Wald Mittelwaldwirtschaft mit Waldweide vor, danach erfolgte der Übergang zum Buchenhochwald, der zunächst meist großflächig als Schirmschlag, heute dagegen kleinflächig und femelartig verjüngt wird. Seit

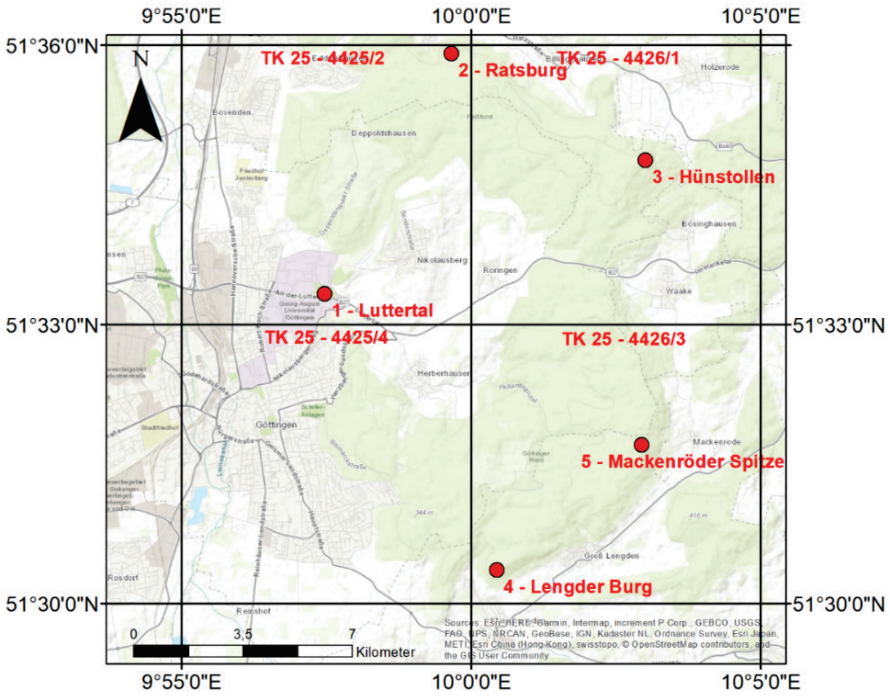


Abb. 1. Das Untersuchungsgebiet mit den MTB-Quadranten 4425/2, 4425/4, 4426/1, 4426/3, dem Ackerbrachen-Sukzessionsversuch im Luttertal (1, N 51°34‘, E 9°57‘) sowie den Untersuchungsflächen im Göttinger Wald (*Carici-Fagetum*, *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*, N 51°30‘–36‘, E 9°56‘–10°03‘) mit den Teilbereichen 2 ‚Ratsburg‘ (N 51°35‘, E 9°59‘), 3 ‚Hünstollen‘ (Naturwaldreservat, N 51°34‘, E 10°02‘), 4 ‚Lengder Burg‘ (N 51°31‘, E 10°00‘) und 5 ‚Mackenröder Spitze‘ (Düngungsversuch, N 51°22‘, E 10°03‘).

Fig. 1. Research area with survey maps 4425/2, 4425/4, 4426/1, 4426/3, the old-field succession experiment Luttertal (1, N 51°34‘, E 9°57‘) as well as the research plots of the Göttinger Wald (*Carici-Fagetum*, *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*, N 51°30‘–36‘, E 9°56‘–10°03‘) with the representative sites 2 ‘Ratsburg’ (N 51°35‘, E 9°59‘), 3 ‘Hünstollen’ (strict forest nature reserve, N 51°34‘, E 10°02‘), 4 ‘Lengder Burg’ (N 51°31‘, E 10°00‘) and 5 ‘Mackenröder Spitze’ (fertilization experiment, N 51°22‘, E 10°03‘).

1970 hat die nicht mehr forstlich bewirtschaftete Waldfläche im Göttinger Wald deutlich zugenommen. Neben Sonderflächen für die Forschung (z. B. Naturwald Hünstollen, Mackenröder Spitze mit dem Düngungsversuch, Abb. 1) geschah dies in den letzten beiden Jahrzehnten zunehmend auch aus naturschutzfachlichen oder wirtschaftlichen Gründen.

Floristisch abgedeckt wird das Untersuchungsgebiet im Westen durch die MTB-Quadranten 4425/2 und 4425/4 mit dem zentralen Stadtgebiet von Göttingen und seinen urban geprägten Vororten. Im Osten mit den MTB-Quadranten 4426/1 und 4426/3 sind dagegen auf der Muschelkalk-Hochfläche die Kalk-Buchenwälder vorherrschend. Es gehören dazu aber auch Dorflagen mit landwirtschaftlich genutzten Flächen im Oberen und Mittleren Buntsandstein (Abb. 1). Nach der Auswertung alter Florenangaben und dem Ergebnis der floristischen Kartierung liegt die Zahl der insgesamt jemals nachgewiesenen Orchideen-Sippen mit 27 bzw. 28 in allen vier Quadranten vergleichbar hoch, Unterschiede ergeben sich dagegen für den Zeitraum 1982–2003 (Tab. 1; GARVE 2007). Dies waren im am stärksten städtisch geprägten MTB-Quadranten 4425/2 nur noch 14 Sippen (d. h. fast die Hälfte der hier früher vorgekommenen Arten ist ausgestorben oder verschollen), während es in den übrigen Quadranten mit ihren höheren Anteilen an Wald oder extensiv genutztem Grünland noch zwischen 19 und 21 Sippen waren, d. h. 22–30 % Verluste. In allen vier Quadranten kommen die von GARVE (2004) als nicht gefährdet eingestuften *Cephalanthera damasonium*, *Epipactis helleborine* und *Listera ovata* vor (Tab. 1).

3. Untersuchungsflächen und -methoden

3.1 Ackerbrachen-Sukzession

Die zehn Untersuchungsflächen sind Teil einer umfangreichen Dauerflächen-Versuchsanlage auf einem ehemaligen Acker mit einem tiefgründigen Auenlehm im Experimentellen Botanischen Garten der Universität Göttingen (früher: Neuer Botanischer Garten, 180 m ü. NN, MTB 4425/2, nähere Angaben dazu bei SCHMIDT 1981, 1993; DÖLLE & SCHMIDT 2009, SCHMIDT et al. 2009; Abb. 1). Die hier ausgewerteten Versuchsvarianten wurden 1969 auf 5 × 30–40 m langen Streifen angelegt, die bei den Vegetationsaufnahmen jeweils in 3–8 Aufnahmeflächen (25–100 m²) unterteilt wurden. Die Versuchsstreifen unterscheiden sich zum einem durch ihre Vorbehandlung im Jahr 1968/69:

Block/Streifen ID/IE: Hier wurde der Boden bis in 30 cm Bodentiefe bei 100 °C hitze-sterilisiert, um alle lebenden Pflanzenteile abzutöten. Im Streifen IE wurde diese Hitze-Sterilisation 1969 nochmals wiederholt.

Block/Streifen IIA–IID: Hier wurde der Boden mit einem Herbizid (Trapex) behandelt, dass auch einen Teil der im Boden vorhandenen Diasporen abtötete.

Block/Streifen IIIA–IIID: Hier wurde der Boden zu Versuchsbeginn nur gepflügt, der gesamte Diasporenvorrat des ursprünglichen Ackerbodens blieb damit erhalten.

Bis 1983 wurden die Streifen IIA und IIIA jeweils im Frühjahr, die Streifen IIB und IIIB jeweils im Sommer gepflügt und die Streifen IIC und IIIC jeweils im Herbst gemulcht (das zerkleinerte oberirdische Mähgut blieb auf der Fläche). Ab 1984 blieben diese Streifen unbehandelt, d. h. hier konnte jetzt – ebenso wie seit 1968/1969 auf den Streifen ID, IE, IID und IIID – eine ungestörte Ackerbrachen-Sukzession erfolgen. Dementsprechend ist es sinnvoll, die Ergebnisse in zwei Behandlungsgruppen mit unterschiedlicher Störungsgeschichte darzustellen:

- Kurze ununterbrochene Ackerbrachen-Sukzession über 35 Jahre (Versuchsstreifen IIA–IIC, IIIA–IIIC, insgesamt 6 Streifen mit 18 Aufnahmeflächen)
- Lange ununterbrochene Ackerbrachen-Sukzession über 50 Jahre (Versuchsstreifen ID, IE, IID, IIID, insgesamt 4 Streifen mit 17 Aufnahmeflächen)

3.2 Kalk-Buchenwald

Für den Vergleich alter und neuer Vegetationsaufnahmen der Kalk-Buchenwaldgesellschaften im Göttinger Wald sowie dem Düngungsversuch wurden Datensätze von Dauerflächen, quasi-Dauerflächen und eines pflanzensoziologischen Aufnahmekollektivs verwendet. An Hand alter Karten und Aufzeichnungen zur Höhenlage, Exposition und Hangneigung konnten alte Aufnahmeflächen aus dem Zeitraum 1955/95 recht genau relokalisiert (±25 m) werden: 78 Vegetationsaufnahmen des *Carici-Fagetum*, die sich über den gesamten Göttinger Wald verteilen, wurden auf diesen quasi-Dauerflächen 2011/12 wieder vegetationskundlich aufgenommen (HEINRICHS et al. 2014) ebenso wie 101 Vegetationsaufnahmen, die die vielfältige standortsökologische Situation mit ihren Waldgesellschaften in den drei Fliehburg-Gebieten (Lengder Burg, Ratsburg, Hünstollen; Abb. 1) aus dem Zeitraum 1955/95 dokumentieren und 2009/18 erneut aufgenommen wurden (SCHMIDT & HEINRICHS 2017).

Vom *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* existieren 132 Vegetationsaufnahmen aus dem Zeitraum 1955/67, die als pflanzensoziologisches Aufnahmekollektiv dieser Waldgesellschaft unabhängig von den früheren Aufnahmeflächen direkt verglichen wurden mit 155 neueren Vegetationsaufnahmen aus dem Zeitraum 2000/12 (SCHMIDT & HEINRICHS 2015). Während im Zeitraum 1955/67 noch alle Aufnahmeflächen dieses typischen Kalk-Buchenwaldes forstlich genutzt wurden, lagen im Zeitraum 2000/12 50 Aufnahmeflächen in Beständen, die mindestens 12 Jahre, z. T. aber seit 26 Jahren als Naturwälder oder als Forschungsfläche aus der forstlichen Nutzung genommen waren.

Wiederholungsaufnahmen von markierten Dauerflächen (permanent plots) stammen aus dem Naturwald Hünstollen (Abb. 1). Dieser Naturwald wurde 1972 zunächst mit einer Größe von 14 ha ausgewiesen und aus der forstlichen Nutzung genommen. 1989/92 erfolgte eine Neuabgrenzung und Erweiterung auf 56 ha (MEYER et al. 2015). Gleichzeitig wurde eine Gitternetz-Verpflockung im 100 × 100 m-Raster eingerichtet und in 29 vollständigen 1-ha-großen Quadraten durch B. Lambertz 1992, R. Ermert 2002 und W. Schmidt 2012 eine Kartierung aller Farn- und Blütenpflanzen vorgenommen. Vegetationsaufnahmen in den gleichen Jahren und durch die gleichen Bearbeiter erfolgten auf Dauerflächen an den durch das Raster vorgegebenen Gitternetzpunkten und in zwei Kernflächen auf dem Plateau (KF 1) und am SO-Hang (KF 2). Im Vergleich der ungezäunten Gitternetz-Aufnahmen mit den Aufnahmen der gezäunten Kernflächen lässt sich der Einfluss des Rehwild-Verbisses auf Vegetation über einen Zeitraum von 20 Jahren abschätzen.

Um den Einfluss einer zusätzlichen Nährstoffgabe (Eutrophierung) auf die Bodenvegetation einer *Allium ursinum*-reichen Ausbildung des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* zu analysieren, wurde 1997 auf Dauerflächen in der Waldökosystem-Forschungsfläche der Universität Göttingen unweit der Mackenröder Spitze ein Düngungsversuch angelegt (Abb. 1). Das Experiment besitzt neben der ungedüngten Kontrolle drei Düngungsvarianten (N-Düngung: 100 kg N/ha; P-Düngung: 30 kg P/ha; NP-Düngung: 100 kg N und 30 kg P/ha), in denen die genannten Mengen in mineralischer Form seit 1998 jährlich ausgebracht wurden. Jede Variante ist in jeweils vierfacher Wiederholung auf Parzellen von 5 × 5 m (25 m²) vorhanden.

3.3 Datenerhebung und -auswertung

In der Ackerbrachen-Sukzession wurde jeder Versuchsstreifen von 1969–1999 jährlich, danach meist im Abstand von zwei Jahren ein- bis zweimal jährlich vegetationskundlich aufgenommen. Bei allen Vegetationsaufnahmen im Kalk-Buchenwald einschließlich des Düngungsversuchs wurden die Flächen zweimal in der Vegetationsperiode (im Frühjahr zur Zeit der Anemonen-Blüte, im Sommer bei voller Belaubung) aufgesucht, um auch die Frühjahrspflanzen zu erfassen. Bei den älteren Erhebungen (vor 1995) waren die Aufnahmezeitpunkte heterogener (z. T. wurden die Flächen nur einmal im Jahr aufgesucht) bzw. es fehlen entsprechende Angaben. Bei den Dauerflächen-Aufnahmen zur Ackerbrachen-Sukzession, im Naturwald Hünstollen und im Düngungsversuch wurde neben der Schätzung des Gesamtdeckungsgrades der Baum-, Strauch-, Kraut- und Moosschicht für die Gefäßpflanzenarten der Deckungsgrad direkt in Prozent geschätzt. Bei den übrigen Untersuchungen wurde die Vegetation nach der 7-teiligen Skala von Braun-Blanquet (DIERSCHKE 1994) aufgenommen. Bei allen Auswertungen mit Ausnahme der Ackerbrachen-Sukzession und des Düngungsversuchs blieb der Deckungsgrad

(i. d. R. r und +, d. h. < 1 % bei den Orchideen-Arten) unberücksichtigt, sondern es wurde nur die Stetigkeit (d. h. das Vorkommen oder Nichtvorkommen) betrachtet und auf eine statistische Prüfung der Ergebnisse verzichtet. Aus den Einzeldaten der Aufnahmeflächen der Ackerbrachen-Sukzession und des Düngungsversuchs wurden dagegen auch Jahresmittelwerte des Deckungsgrades gebildet, wobei die Deckungsgrade r (1 Exemplar) mit 0,1 % und + (2–5 Exemplare, < 1 % deckend) mit 0,5 % gewertet wurden (vgl. DIERSCHKE 1994).

Unterschiede zwischen den Versuchsvarianten wurden mit gemischten Modellen analysiert, mit der Behandlung (Sukzessionsreihe, Düngungsvariante) als festem und dem Aufnahmejahr als zufälligem Effekt. Die Residualverteilung wurde für den Deckungsgrad als normalverteilt und für die Stetigkeit als binomial-verteilt angenommen. Unterschiede zwischen der kurzen und langen Sukzessionsreihe bzw. den Düngungsvarianten wurden post-hoc geprüft. Die zeitliche Dynamik im Auftreten der Orchideen wurde mit kubischen Splines analysiert. Dabei wurde die Komplexität der Splines auf maximal fünf festgelegt, so dass die Verläufe nicht überangepasst werden. Als einheitliches Signifikanzniveau wurde $p < 0{,}05$ gewählt. Die statistischen Berechnungen erfolgten mit den Programmpaketen „lme4“ (BATES et al. 2015), „multcomp“ (HOTHORN et al. 2008) und „mgcv“ (WOOD 2011) innerhalb von R (R CORE TEAM 2017).

4. Ergebnisse

4.1 Orchideen-Auftreten bei Ackerbrachen-Sukzession

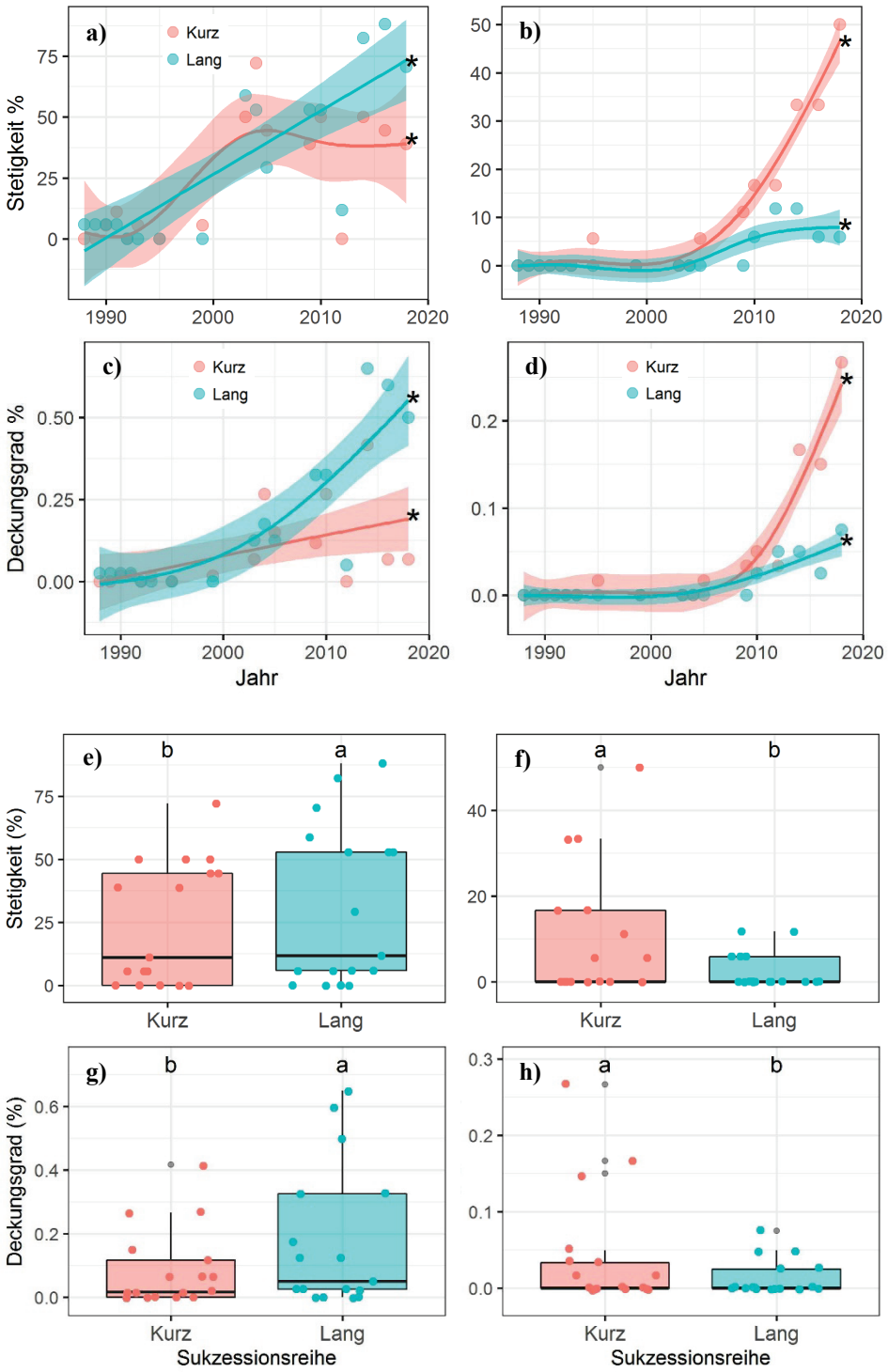
Cephalanthera damasonium wurde erstmals 1988 in einer hitze-sterilisierten Aufnahmefläche der langen Sukzessionsreihe festgestellt, d. h. nach 20 Jahren ungestörter Ackerbrachen-Sukzession (Abb. 2a und c). Bis 1991 waren es immer nur vereinzelte Exemplare, d. h. Stetigkeit und Deckungsgrad waren sehr niedrig; gleichzeitig gab es zwischen 1990 und 1999 immer wieder Einzelnachweise in der kurzen Sukzessionsreihe, d. h. bereits nach 7 bis 16 Jahren ungestörter Ackerbrachen-Sukzession. Die räumliche Verteilung war eher zufällig und zeigte auch keinen Einfluss der Vorbehandlung zu Sukzessionsbeginn 1968/69 (Hitze-Sterilisation, Trapex-Sterilisation, nur Pflügen) auf das erstmalige Auftreten. Ab 2003/04

Nächste Seite (next page):

Abb. 2. Stetigkeit und Deckungsgrad von *Cephalanthera damasonium* und *Epipactis helleborine* in der Ackerbrachen-Sukzession von 1988 bis 2018. Ergebnisse aus einem Dauerflächenversuch im Experimentellen Botanischen Garten der Universität Göttingen mit einer kurzen (35 Jahre, 18 Aufnahmeflächen, rot) und einer langen, ungestörten Vegetationsentwicklung (50 Jahre, 17 Aufnahmeflächen, blau). Zeitliche Entwicklung der Stetigkeit (**a, b**) und des mittleren Deckungsgrads (**c, d**). Eine signifikante zeitliche Dynamik (Zunahme) an den Ausgleichsgeraden ist mit * gekennzeichnet. Nicht überlappende Konfidenzintervalle zeigen signifikante Unterschiede zwischen der kurzen und langen Sukzessionsreihe ($p < 0{,}05$). Boxplots mit der Darstellung der Stetigkeit (**e, f**) und des mittleren Deckungsgrads (**g, h**) über alle Aufnahmejahre. Signifikante Unterschiede sind durch unterschiedliche Buchstaben gekennzeichnet ($p < 0{,}05$).

Fig. 2. Constancy and coverage of *Cephalanthera damasonium* and *Epipactis helleborine* in an old-field succession from 1988–2018. Results from a permanent plot study in the Experimental Botanical Garden of Göttingen University were subdivided in a short (35 years, 18 plots, red) and a long (50 years, 17 plots, blue) period of undisturbed succession. Annual development of constancy (**a, b**) and mean coverage (**c, d**). A significant temporal dynamic (increase) at the regression lines is marked by *. Not overlapping confidence intervals indicate a significant difference between the short and long succession survey ($p < 0.05$). Boxplots with data of constancy (**e, f**) and mean coverage (**g, h**) from all yearly records. Significant differences are marked by different letters ($p < 0.05$).

Cephalanthera damasonium *Epipactis helleborine*



war *C. damasonium* in allen drei Vorbehandlungsvarianten gleichermaßen vertreten, und es kam in beiden Sukzessionsreihen zu einer starken Zunahme in der Stetigkeit und im Deckungsgrad, wobei in den letzten drei Aufnahmejahren (2014, 2016, 2018) in der kurzen Sukzessionsreihe das Auftreten mit bis zu 50 % Stetigkeit und einem mittleren Deckungsgrad bis zu 0,4 % geringer war als in der langen Sukzessionsreihe mit bis zu 88 % Stetigkeit und einem mittleren Deckungsgrad bis zu 0,7 %. Auffällig ist dabei das Jahr 2012: In der kurzen Sukzessionsreihe wurde *C. damasonium* überhaupt nicht beobachtet, in der langen Sukzessionsreihe nur in zwei der 17 Aufnahmeflächen mit Einzelexemplaren. Die Zunahme verlief in der kurzen Sukzessionsreihe in der Stetigkeit sigmoid, im Deckungsgrad linear. In der langen Sukzessionsreihe nahm die Stetigkeit von 1988 bis 2018 linear, der Deckungsgrad exponentiell zu (Abb. 2a und c). Insgesamt war *C. damasonium* in der langen Sukzessionsreihe in der Stetigkeit und im Deckungsgrad bisher signifikant stärker vertreten als in der kurzen Sukzessionsreihe (Abb. 2e und g).

Epipactis helleborine wurde erstmals 1995 als Einzelpflanze in einer bis 1983 nur gepflügten, nicht sterilisierten Aufnahmefläche der kurzen Sukzessionsreihe beobachtet, d. h. nach 12 Jahren ungestörter Ackerbrachen-Sukzession (Abb. 2b und d). Danach fehlte die Art bis 2005, trat dann aber immer häufiger auf und erreichte 2018, d. h. nach 35 Jahren Ackerbrachen-Sukzession exponentiell zunehmend, eine Stetigkeit von 50 % und einen mittleren Deckungsgrad von 0,3 %. In der langen Ackerbrachen-Sukzession wurde *E. helleborine* erstmals 2010 nach 42 Jahren Ackerbrachen-Sukzession festgestellt, blieb auch bis 2018 mit Einzelpflanzen auf nur ein oder zwei Aufnahmeflächen sehr selten und fehlte bisher in den 1968/69 hitze-sterilisierten Flächen (schwach lineare, aber signifikante Zunahme). Im Gegensatz zu *C. damasonium* war *E. helleborine* damit bisher in der kurzen Sukzessionsreihe signifikant stärker vertreten als in der langen Sukzessionsreihe (Abb. 2f und h).

Als dritte Orchideen-Art wurde in der Ackerbrachen-Sukzession in den Jahren 1988, 2003–2005 und 2016 jeweils in Einzelexemplaren *Listera ovata* beobachtet, und zwar 1988 zunächst in der kurzen Sukzessionsreihe, 2004 auch in der langen.

4.2 Orchideen-Entwicklung im Kalk-Buchenwald

Im Düngungsversuch auf der Waldökosystem-Forschungsfläche an der Mackenröder Spitze wurde 2000 in drei Versuchsparzellen mit P- bzw. NP-Düngung erstmals *E. helleborine* beobachtet (Abb. 3). In Parzellen mit N-Düngung bzw. in der ungedüngten Kontrolle erfolgte das erste Auftreten 2008 bzw. 2012. Bis 2018 zeichneten sich die ungedüngten bzw. nur mit N-gedüngten Parzellen durch ein sehr vereinzeltes, auch von Jahr zu Jahr stark wechselndes Vorkommen von *E. helleborine* aus, während auf den P- und NP-gedüngten Parzellen seit 2005 ein durchgehendes Vorkommen auch mit höheren Deckungsgraden (d. h. mehr als ein bzw. fünf Exemplare pro 25 m²) zu verzeichnen war. Allerdings gab es auch in diesen beiden Düngungsvarianten bis 2018 jeweils immer noch eine der vier Versuchsparzellen, in der *E. helleborine* bisher nicht vorkam. Im direkten Vergleich zwischen der P- und NP-Düngungsvariante ist *E. helleborine* in letzterer besonders erfolgreich gewesen: sie trat hier seit 2000 durchgehend auf, besiedelte die meisten Versuchsparzellen bis 2018 und erreichte die signifikant höchsten Deckungsgrade.

Im Vergleich der beiden besonders typischen Kalk-Buchenwaldgesellschaften hat sich die Stetigkeit der beiden Orchideen-Arten im *Carici-Fagetum* innerhalb von 50 Jahren nicht verändert. Die für die Seggen-Hangbuchenwälder typische *C. damasonium* wurde jeweils in etwa 20 % der Aufnahmeflächen notiert; *E. helleborine* war in 13 % der Aufnahmeflächen

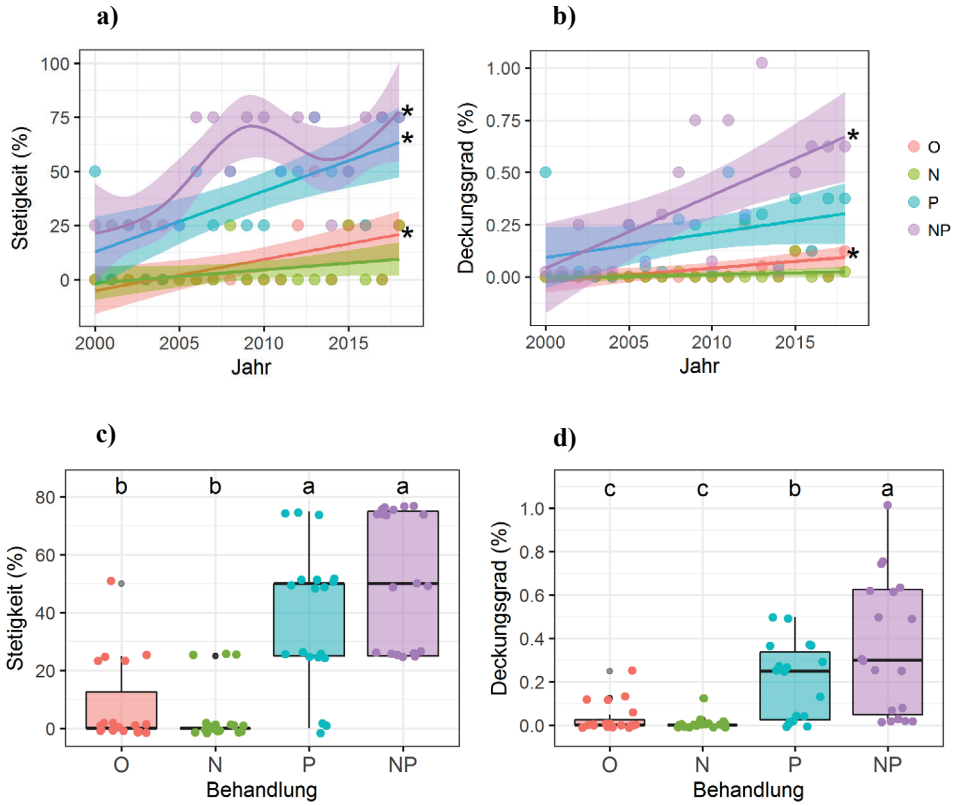


Abb. 3. Stetigkeit und Deckungsgrad von *Epipactis helleborine* in einem 1998 begonnenen NP-Düngungsversuch im *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* des Göttinger Waldes. Jede der vier Düngungsvarianten wurde auf jeweils 25 m² großen Parzellen 4-fach wiederholt. Zeitliche Entwicklung der Stetigkeit (**a**) und des mittleren Deckungsgrads (**b**) von 2000 bis 2018. Eine signifikante zeitliche Dynamik (Zunahme) an den Ausgleichsgeraden ist mit * gekennzeichnet. Nicht überlappende Konfidenzintervalle zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Düngungsvarianten an ($p < 0{,}05$). Boxplots mit der Darstellung der Stetigkeit (**c**) und des mittleren Deckungsgrads (**d**) von 2000 bis 2018. Signifikante Unterschiede zwischen den Düngungsvarianten sind durch unterschiedliche Buchstaben gekennzeichnet ($p < 0{,}05$).
O = Kontrolle (rot), N = Stickstoff-Düngung (grün), P = P-Düngung (blau), NP = NP-Düngung (lila)

Fig. 3. Constancy and coverage of *Epipactis helleborine* in a NP-fertilization experiment (since 1998) within a *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* at Göttinger Wald. Each fertilization variant was repeated four times on 25-m² subplots. Annual development of constancy (**a**) and mean coverage (**b**) from 2000 to 2018. A significant temporal dynamic (increase) at the regression lines is marked by *. Not overlapping confidence intervals indicate significant differences between the fertilization variants ($p < 0.05$). Boxplots with data of constancy (**c**) and mean coverage (**d**) from 2000 to 2018. Significant differences of the fertilization variants are marked by different letters ($p < 0.05$).
O = control (red), N = N-fertilized (green), P = P-fertilized (blue), NP = NP-fertilized (violet)

vertreten (Tab. 2). Im *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* nahm *E. helleborine* in der Stetigkeit von 1955/67 bis 2000/12 deutlich ab, wobei dies den Wirtschaftswald und den unbewirtschafteten Naturwald gleichermaßen betraf.

In den drei repräsentativen Untersuchungsgebieten des Göttinger Waldes mit Fliehburgen konnte bei *C. damasonium* eine Zunahme in der Stetigkeit festgestellt werden (Tab. 3). Bei *E. helleborine* traf dies nur für die Lengder Burg und die Ratsburg zu, während diese Art am Hünstollen leicht zurückging. Ein Bezug der Veränderungen zu den standörtlichen und historischen Bedingungen, aber auch zur heutigen forstlichen Nutzung in den drei Fliehburg-Gebieten lässt sich nicht erkennen.

Tabelle 2. Stetigkeit (S %) von *Cephalanthera damasonium* und *Epipactis helleborine* in alten und neuen Vegetationsaufnahmen im *Carici-Fagetum* (quasi-Dauerflächen, vgl. HEINRICHS et al. 2014) und *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* (Aufnahme-Kollektiv, WW: Wirtschaftswald, NW: Naturwald, unbewirtschaftet seit 1972/80, vgl. HEINRICHS & SCHMIDT 2015) des Göttinger Waldes.

Table 2. Constancy (S %) of *Cephalanthera damasonium* and *Epipactis helleborine* in old and recent relevés of the *Carici-Fagetum* (semi-permanent plots, see HEINRICHS et al. 2014) and *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* (vegetation surveys, WW: managed forest, NW: strict forest nature reserve, unmanaged since 1972/80, see HEINRICHS & SCHMIDT 2015) from the Göttinger Wald.

	Carici-Fagetum		*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*			
Aufnahmejahre	1955/60	2011/12	1955/67	2000/12	2000/12 (WW)	2000/12 (NW)
Zahl der Aufnahmen	78	78	132	155	105	50
C. damasonium	23,1 %	20,5 %	–	–	–	–
E. helleborine	12,8 %	12,8 %	11,4 %	4,5 %	4,8 %	4,0 %

Tabelle 3. Stetigkeit (S %) von *Cephalanthera damasonium* und *Epipactis helleborine* in alten und neuen Vegetationsaufnahmen (quasi-Dauerflächen) repräsentativer Untersuchungsgebiete im Göttinger Wald mit den vor- und frühgeschichtlichen Fliehburgen Lengder Burg, Ratsburg und Hünstollen. Die alten Aufnahmen erfolgten 1955/95 durch WINTERHOFF (1960), SCHMIDT (1968), BIEDERBICK (1991) und SCHMIDT (2000), die neuen Aufnahmen 2009/18 durch W. Schmidt (Lengder Burg: vgl. SCHMIDT & HEINRICHS 2017, Ratsburg, Hünstollen: W. Schmidt unpubl.).

Table 3. Constancy (S %) of *Cephalanthera damasonium* and *Epipactis helleborine* in old and recent relevés (semi-permanent plots) from representative sites of the Göttinger Wald with pre- and early historical fortifications (Lengder Burg, Ratsburg, Hünstollen). The old relevés were made by WINTERHOFF (1960), SCHMIDT (1968), BIEDERBICK (1991) und SCHMIDT (2000) in 1955/95 and resurveyed by W. Schmidt (Lengder Burg: see SCHMIDT & HEINRICHS 2017, Ratsburg, Hünstollen: W. Schmidt unpubl.) in 2009/18.

	Lengder Burg		Ratsburg		Hünstollen		Summe	
Waldgesellschaften	*Hordelymo-Fagetum Carici-Fagetum Aceri-Tilietum*		*Hordelymo-Fagetum Carici-Fagetum Aceri-Tilietum Luzulo-Fagetum*		*Hordelymo-Fagetum Carici-Fagetum Fraxino-Aceretum Luzulo-Fagetum*			
Aufnahmejahre	1955/95	2009/16	1956/93	2009/17	1955/67	2009/18	alt	neu
Zahl der Aufnahmen	29	29	42	42	30	30	101	101
C. damasonium	6,9 %	10,3 %	4,8 %	9,5 %	–	3,3 %	4,0 %	7,9 %
E. helleborine	–	3,4 %	4,8 %	7,1 %	10,0 %	6,7 %	5,0 %	5,9 %

Tabelle 4. Stetigkeit (S %) von *Epipactis helleborine* im Naturwald Hünstollen. Ergebnisse der floristischen Kartierung (1 ha-Quadrate) und Vegetationsaufnahmen (Dauerflächen) aus den Jahren 1992 (LAMBERTZ 1993), 2002 (ERMERT 2003) und 2012 (W. Schmidt unpubl.).

Table 4. Constancy (S %) of *Epipactis helleborine* in the strict forest nature reserve Hünstollen. Results from floristic mapping (1 ha-plots) and vegetation relevés (permanent plots) in 1992 (LAMBERTZ 1993), 2002 (ERMERT 2003) and 2012 (W. Schmidt unpubl.).

	Aufnahmefläche		1992	2002	2012
	n	Größe	S %	S %	S %
Floristische Kartierung	29	1 ha	3,4	17,2	17,2
Vegetationsaufnahmen					
Gitternetzpunkte (ohne Zaun)	52	250 m²	1,9	9,6	1,9
Kernfläche I (mit Zaun)	51	100 m²	2,0	7,8	–
Kernfläche II (mit Zaun)	44	100 m²	2,3	6,8	2,3

Im Naturwald Hünstollen wurde nur *E. helleborine* gefunden, nicht aber *C. damasonium*, da typische Standorte des *Carici-Fagetum* am Hünstollen nur fragmentarisch vorhanden sind. Die Wiederholungsaufnahmen von 1992, 2002 und 2012 zeigen keinen zeitlichen Trend im Auftreten von *E. helleborine* (Tab. 4). Sowohl bei der floristischen Kartierung, als auch bei den Vegetationsaufnahmen war das Jahr 2002 durch die jeweils höchste Stetigkeit gekennzeichnet. 2012 wurde zwar bei der Kartierung der 1-ha-Quadrate eine vergleichbar hohe Zahl von Quadraten mit Vorkommen von *E. helleborine* gefunden wie 2002, in den Vegetationsaufnahmen war aber *E. helleborine* ähnlich gering wie 1992 vertreten. Im Vergleich der ungezäunten (Gitternetzpunkte) mit den vor dem Rehwild-Verbiss geschützten (gezäunten) Aufnahmeflächen (Kernflächen) ergab sich kein auffälliger Unterschied im Auftreten von *E. helleborine*.

5. Diskussion

5.1 Besiedlungstrends der drei Waldorchideen

Die spontane, dauerhafte Etablierung von *Cephalanthera damasonium* und *Epipactis helleborine* auf der ehemals intensiv genutzten Ackerfläche zeigt, dass trotz allgemeiner Rückgangstendenzen von Orchideen-Populationen in Mitteleuropa auch heute noch einzelne Arten in der Lage sind, neue Standorte langfristig zu besiedeln. Dies gilt besonders für *E. helleborine,* bei der bereits seit längerem beobachtet wird, dass sie zunehmend Gehölzbestände entlang von Straßen, in Friedhöfen und Parkanlagen, aber auch Grünflächen und Gärten im urban-ruderalen Umfeld besiedelt (u. a. LIENENBECKER 1979, WEBER 1995, WITTIG & WITTIG 2007, HEINRICH & DIETRICH 2008). Dementsprechend gehört sie auch nach METZING et al. (2018) zu den wenigen Orchideen-Arten, für die in Deutschland eine Bestandeszunahme in den letzten 25 Jahren angenommen werden kann. Ein ähnliches Verhalten ist für *C. damasonium* bisher weniger bekannt; im langfristigen Bestandestrend wird von einem mäßigen Rückgang, kurzfristig von einem gleichbleibenden Bestand ausgegangen (METZING et al. 2018).

ECCARIUS (1983) und WEBER (1995) nennen aufgelassene, verbuschte Kalksteinbrüche und Obstgärten als typische Sekundärstandorte, die von *C. damasonium* neu besiedelt werden. Daneben gibt es aber auch zahlreiche Hinweise zum Auftreten im städtischen

Bereich, z. B. aus Jena, Erfurt, Gera, Stuttgart und Hannover (HEINRICH & DIETRICH 2008, 2017). So führt auch THIELECKE (1987) für das bebaute Stadtgebiet von Göttingen neben dem Vorkommen von *E. helleborine* und *Listera ovata* eine Einzelpflanze von *C. damasonium* am Klausberg an, einem Siedlungsgebiet mit Anschluss an den bewaldeten Hainberg und nur ca. 500 m entfernt vom Ackerbrachen-Versuch im Luttertal. In Anlehnung an das Verbreitungstypensystem von WITTIG et. al. (1985) stuft THIELECKE (1987) jedoch alle drei Orchideen-Arten ohne nähere Angaben zur ihrer Vergesellschaftung noch als extrem urbanophob ein. Inzwischen tritt *C. damasonium* ebenso wie *E. helleborine* vermehrt spontan in den Gärten des Göttinger Ostviertels auf, *L. ovata* besiedelt mit einer großen Population den extensiv gepflegten Rasen der „Schillerwiesen", einem städtischen Park, ebenfalls angrenzend an den Hainberg (Abb. 1, M. Schmidt, schriftl. Mitt. 2019). In Übereinstimmung mit HEINRICH & DIETRICH (2008) sind diese Orchideen-Arten heute als urbanoneutral zu bezeichnen, da sie „innerhalb und außerhalb von Städten genügend geeignete Siedlungsstandorte finden und daher die Stadt weder meiden noch bevorzugen" (WITTIG 2002).

Epipactis helleborine und *L. ovata* gelten gleichzeitig auch als typische Indikatorarten für historisch alte Wälder (ZACHARIAS 1994, WULF 1997, HERMY et al. 1999, SCHMIDT et al. 2014), während *C. damasonium* hier nur selten eine entsprechende Bindung zeigt (GLAVES et al. 2009, PODGÓRSKA 2018). Dabei beziehen sich diese Einstufungen im Wesentlichen auf Tieflandstandorte in Mittel- und Westeuropa mit ihrem sehr geringen Anteil an historisch bedingt alten Waldstandorten. Im Hügel- und Bergland mit seinem höheren Anteil an alten Wäldern, die häufig in engen Kontakt mit Sekundärwäldern stehen, lassen sich bisher keine entsprechenden Bindungen identifizieren (ZACHARIAS 1994). Dies zeigen auch die Untersuchungen von GIESENBERG (2000) unterschiedlich alter Waldstandorte im Göttinger Stadtwald. Sie fand *C. damasonium* und *L. ovata* deutlich stärker auf jungen Waldstandorten als auf den schon vor 1786 bewaldeten Flächen. In allen um das Jahr 1910 bereits bewaldeten Flächen sowie einer erst nach 1971 aufgeforsteten Fläche traten *C. damasonium* und *L. ovata* regelmäßig auf. Auch in rekultivierten Gipssteinbrüchen im südlichen Harzrandgebiet fand FÖCKER (2019) *C. damasonium* ausschließlich auf Abbauflächen, die erst vor 20 Jahren aufgeforstet wurden, aber inzwischen einen typischen Waldcharakter aufweisen. Im Göttinger Stadtwald war *E. helleborine* dagegen in den historisch alten Wäldern stärker vertreten als in den jüngeren Wäldern, fehlte aber auch in den erst seit etwa 60 Jahren bewaldeten Flächen nicht (GIESENBERG 2000).

5.2 Standörtliche Steuerung der Ansiedlung der Waldorchideen

Auch in der untersuchten Ackerbrachen-Sukzession trat *C. damasonium* früher auf als *E. helleborine*. Wichtige Voraussetzung für die erfolgreiche Etablierung der beiden Wald-Orchideen ist offensichtlich eine ausreichend entwickelte Gehölzschicht (Baum- oder Strauchschicht), was aber nicht zwangsläufig zu einer Besiedlung führt, mit unklaren Anteilen von Ausbreitungs- und Standortlimitierung. So trat *C. damasonium* in der kurzen Sukzessionsreihe bereits nach sieben Jahren ungestörter Brache auf, während dies in der langen Sukzessionsreihe erst nach 20 Jahren der Fall war. Ähnlich verhält es sich mit *E. helleborine* mit einer Erstbeobachtung nach 12 Jahren in der kurzen und nach 42 Jahren in der langen Sukzessionsreihe. Umso früher die Erstbesiedlung erfolgt, desto erfolgreicher ist die langfristige Entwicklung der Populationen in der Ackerbrachen-Sukzession. Die vielen staubfeinen Samen der Orchideen werden durch den Wind weit ausgebreitet und sollten daher die direkt benachbarten Flächen gleichermaßen erreicht haben, während kleinstandörtliche Effekte auf die Samenkeimung und Jungpflanzenentwicklung entscheidender sein

dürften. Einmal etabliert, bilden dann diese Orchideen-Arten durch klonales Wachstum mit unterirdischen, kräftigen Ausläufern (Rhizomen) häufig kleinere Gruppen blühender Pflanzen. Wie *Ophrys apifera* ist auch *C. damasonium* fakultativ autogam, d. h. nicht unbedingt auf Fremdbestäubung von Pollinatoren angewiesen, um Samen zu bilden. Dies ist sicher ein weiterer Vorteil, um sich in neuen, vor allem urbanen Lebensräume erfolgreich rasch auszubreiten (AHO NIEDERSACHSEN 1994, HEINRICH & DIETRICH 2008, 2017).

Gehölzbestände in den Ackerbrachen sorgen nicht nur für ein gemäßigtes Mikroklima, sondern auch für die Mykorrhiza-Pilze, die für die Entwicklung der Keimlinge meist lebensnotwendig sind (BURGEFF 1936, ARDITTI et al. 1990). Aus welchen Baum- und Straucharten sich diese Gehölzschicht zusammensetzt, ist dabei nicht entscheidend, da *E. helleborine* und *C. damasonium* eine große Vielfalt an Pilzpartnern haben, *L. ovata* sogar ohne Mykorrhiza auskommt (SELOSSE & GUILLAUMIN 2007, OGURA-TSUJITA & YUKAWA 2008, PECORARO et al. 2017). In den untersuchten Ackerbrachen traten *C. damasonium* und *E. helleborine* in Gehölzbeständen auf, in denen z. B. Hänge-Birke (*Betula pendula*), Sal-Weide (*Salix caprea*) oder Esche (*Fraxinus excelsior*) dominierten (SCHMIDT 1993), nicht aber die Rot-Buche (*Fagus sylvatica*), unter der beide Orchideen normalerweise im Göttinger Wald vorkommen (WINTERHOFF 1963, HEINRICHS et al. 2014, SCHMIDT & HEINRICHS 2015). *Cephalanthera damasonium* tritt aber auch auf ehemaligen Grünland- oder Ackerböden im Göttinger Wald oder in den rekultivierten Gipssteinbrüchen im Südharz in jungen Wäldern auf, die mit den verschiedensten Laubholzarten (u. a. *Alnus glutinosa*) oder sogar mit Nadelgehölzen (u. a. *Picea omorika*) aufgeforstet wurden (AHO NIEDERSACHSEN 1994, GIESENBERG 2000, FÖCKER 2019). Im städtischen Bereich dokumentierten HEINRICH & DIETRICH (2008) Vorkommen von *C. damasonium* nicht nur unter einheimischen Baumarten, sondern u. a. auch unter Silber-Linde (*Tilia tomentosa*), Essigbaum (*Rhus hirta*) und Schwarz-Kiefer (*Pinus nigra*). Auch bei *E. helleborine* fanden WITTIG & WITTIG (2007) in westfälischen Dörfern keine Bindung an spezielle oder nur einheimische Gehölzarten – im Gegenteil: *E. helleborine* trat besonders häufig unter fremdländischen Ziersträuchern auf und fand sich auch unter nicht-einheimischen Nadelgehölzen.

Ein signifikanter Einfluss der veränderten Nutzungs- und Umweltbedingungen in den Kalk-Buchenwäldern auf die Häufigkeit von *C. damasonium* und *E. helleborine* im Göttinger Wald ist bisher nicht zu erkennen. So unterscheiden sich die nicht mehr bewirtschafteten Wälder mit ihrer dichter schließenden Baumschicht und zunehmender Dominanz der Rot-Buche in ihrem Orchideen-Vorkommen nicht von den naturnah bewirtschafteten Wäldern mit einer gezielten Förderung des Edellaubholzes (SCHMIDT & HEINRICHS 2015). Ebenso fehlen Hinweise auf einen möglichen Einfluss des Klimawandels und des Rehwild-Verbisses für das Auftreten von *C. damasonium* und *E. helleborine*, wie er beispielsweise für *Hedera helix* auch im Göttinger Wald nachgewiesen wurde (DIERSCHKE 2013, HEINRICHS & SCHMIDT 2015). Die Eutrophierung, die nach DIJK et al. (1997) als Hauptursache für den weit verbreiteten Rückgang vieler Orchideen in Mitteleuropa gilt, spielt bei *C. damasonium* und *E. helleborine* in diesem Gebiet keine Rolle. Sie verhalten sich anders als z. B. die Rote-Liste-Arten *Cephalanthera rubra* und *Epipactis atrorubens*, die in den nährstoffarmen Carici-Fageten oder ausgehagerten, laubfreien Mittelwäldern in den letzten 50 Jahren deutlich zurückgegangen sind (KORSCH & WESTHUS 2004, JANTSCH et al. 2013, HEINRICHS et al. 2014, METZING et al. 2018). Allerdings sind die jährlichen atmosphärischen Eintragswerte von 21 kg N/ha (1981 bis 2002) an der Mackenröder Spitze (BRUMME et al. 2009) im Vergleich zu vielen anderen Waldgebieten in Mitteleuropa relativ gering (VERHEYEN et al. 2012). Auf den natürlicherweise gut stickstoffversorgten Böden des *Hordelymo-Fagetum*

werden diese Einträge fast vollständig durch den jährlichen Zuwachs in der oberirdischen Holz-Biomasse und den Grobwurzeln gebunden, so dass hier kaum ein wesentlicher Einfluss auf die Bodenvegetation erwartet werden kann (BRUMME et al. 2009, SCHMIDT & HEINRICHS 2015). Auf der anderen Seite zeigt der Düngungsversuch, dass auf den Kalkstandorten sich insbesondere eine gute Phosphorversorgung günstig auf die Etablierung von *E. helleborine* auswirkt. Die atmosphärischen Stickstoffeinträge bzw. eine zusätzliche Stickstoffdüngung reichen dazu offensichtlich allein nicht aus.

Vergleichbar mit der Ausbreitung und Blühintensität von *Allium ursinum* (ERNST 1979, BÖHLING 2008, TRÉMOLIÈRES et al. 2009, HEINRICHS et al. 2018) oder dem Wachstum und der Konkurrenzfähigkeit von *Urtica dioica* (vgl. u. a. OLSEN 1921, PIGOTT 1971, SCHMIDT 1986, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010) ist auch bei *E. helleborine* Phosphor der stärker limitierende Nährstofffaktor. Dies könnte auch eine Erklärung für das Auftreten von *E. helleborine* in ruderalisierten, urbanen Gehölzbeständen (LIENENBECKER 1979, WEBER 1995, WITTIG & WITTIG 2007, HEINRICH & DIETRICH 2008) sein: Diese Standorte erfahren oft eine erhebliche Verbesserung ihrer Nährstoffversorgung durch die Einbringung organischer oder mineralischer Dünger, die im Falle von Phosphor aufgrund fehlender Auswaschung dauerhaft bleibt. *Epipactis helleborine* zählt auch zu den Orchideen-Arten, die sich nach den Beobachtungen von HAMEL & RAHN (1984) und AMARELL (2000) in Gebieten ausgebreitet haben, die durch die alkalischen Staubemissionen der Zement- und Phosphatindustrie bzw. von Braunkohlekraftwerken beeinflusst wurden. In der Ackerbrachen-Sukzession erfolgte keine entsprechende Eutrophierung mit einer verbesserten Phosphorversorgung. Möglicherweise ist hier aber im Laufe der Sukzession der auf Kalkstandorten schwer lösliche Phosphor durch die zunehmende Beteiligung der Gehölze am Nährstoffkreislauf besser pflanzenverfügbar geworden (SCHMIDT 1970, ABEYAKOON & PIGOTT 1975). *Epipactis helleborine* gilt zudem als relativ herbizidresistent (HEINRICH & DIETRICH 2008). Eine indirekte Begünstigung durch den Einsatz von Herbiziden, wie dies WEBER (1995) für das vermehrte Auftreten von *E. helleborine* an Ruderal-Standorten vermutet, konnte in der Ackerbrachen-Sukzession, bei der ja auch eine Versuchsvariante mit einem Herbizid vorbehandelt wurde, aber nicht beobachtet werden.

5.3 Phänologische Fluktuationen der Waldorchideen

Die für Erd-Orchideen bekannten interannuellen Schwankungen im Erscheinen und Blühen (adulte Dormanz, vgl. TAMM 1948, 1972, INGHE & TAMM 1988, WELLS & WILLEMS 1991, KINDLMANN et al. 2002, HEINRICH & DIETRICH 2008, 2017, BERNHARDT et al. 2009, DIERSCHKE 2013) werden sicher durch die Höhe der jährlichen Stoffproduktion und die Allokation von Reservestoffen in die Blühorgane des nächsten Jahres gesteuert (BARKHAM 1980, NAULT & GAGNON 1993, HEINRICHS et al. 2018). Häufig sorgen aber auch die jeweiligen Witterungsbedingungen für Fluktuationen in Orchideen-Populationen (INGHE & TAMM 1988, LIGHT & MACCONAILL 2006, PFEIFER et al. 2006). So waren auf Grund des sehr zeitigen und trockenen Frühjahrs 2011 in den Carici-Fageten die relativ früh erscheinenden und blühenden *Cephalanthera*-Arten zwar gut entwickelt (HEINRICHS et al. 2014), dürften aber in dieser Zeit kaum ausreichend Reservestoffe für das nächste Jahr gebildet haben. 2012 sorgten dann nach einem milden Januar starke länger anhaltende Kahlfröste Anfang bis Mitte Februar mit Minimum-Temperaturen am Boden bis zu -21,5 °C dafür, dass überwinterndgrüne und frühausgetriebene Arten starke, z. T. letale Frostschäden erlitten. Sowohl in der Ackerbrachen-Sukzession als auch in den Carici-Fageten fanden sich ohne schützende Schneedecke oder Streuschicht (TILL 1956) daher 2012 kaum *C. damasonium*-Pflanzen.

Auf dem Hauptfriedhof in Erfurt ergaben sich für 2012 ebenfalls auffallend niedrige Werte, wobei es nach HEINRICH & DIETRICH (2017) unklar bleibt, ob hierbei Witterungseffekte eine Rolle spielten.

Im Gegensatz dazu entwickelte sich 2011 die spät austreibende *E. helleborine* nach dem trockenen Frühjahr schlecht (HEINRICHS et al. 2014), nach den reichlichen Niederschlägen ab Ende Juni 2011 im Jahr 2012 vergleichsweise gut. Einen positiven Effekt von spätsommerlichen Niederschlägen auf das Erscheinen von *E. helleborine* fanden auch LIGHT & MACCONAILL (2006) bei einer markierten Population in einem Park von Quebec (Kanada). Eine starke Frühjahrstrockenheit wirkte sich dagegen negativ aus. LIGHT & MACCONAILL (2006) vermuten, dass bei der adulten Dormanz neben Witterungseffekten auch die Nähe zu großen Bäumen mit ihrer Mykorrhiza eine wichtige Rolle spielt. Bei *C. damasonium* und *E. helleborine* entscheidet der gemeinsame Mykorrhiza-Partner nicht nur darüber, ob diese Orchideen an einem bestimmten Standort überhaupt erfolgreich keimen, sondern auch darüber, wann sie oberirdisch erscheinen. Insbesondere in Wäldern mit einem geringen Lichtangebot für die Bodenvegetation tragen die Pilzpartner erheblich zur Ernährung und Stoffproduktion dieser partiell myko-heterotrophen (mixotrophen) Orchideen-Arten im adulten Stadium bei (BIDARTONDO et al. 2004, OGURA-TSUJITA & YUKAWA 2008, GEBAUER et al. 2016, PECORARO et al. 2017). Aber auch bei der Neubesiedlung von Lebensräumen wie etwa in der Ackerbrachen-Sukzession könnte diese Ernährungsform von großer Bedeutung sein (HEINRICH & DIETRICH 2017).

6. Schlussfolgerungen

Neben urban-ruderalen Lebensräumen können auch ehemals intensiv landwirtschaftlich genutzte Flächen nach dem Brachfallen von Orchideen neu besiedelt werden. Wenn Gehölze in Ackerbrachen eine Baum- oder Strauchschicht bilden, erfolgt das erstmalige oberirdische Auftreten von *Cephalanthera damasonium* und *Epipactis helleborine* eher zufällig, danach mit fortschreitender Sukzessionsdauer aber stetig zunehmend. Im Vergleich dazu zeigen sich im Kalk-Buchenwald keine langfristigen Veränderungen, d. h. ein Einfluss der Bewirtschaftung, der atmosphärischen Stickstoffeinträge oder des Klimawandels ist bisher im Auftreten der beiden Orchideen-Arten nicht nachweisbar. Fördernd für *E. helleborine* im Kalk-Buchenwald ist eine verbesserte Phosphorversorgung. Das oberirdische Erscheinen wird neben direkten Witterungseffekten auch durch eine ausreichende Ressourcenbildung gesteuert, an der bei partiell myko-heterotrophen Arten wie *C. damasonium* und *E. helleborine* die Mykorrhiza-Partner von Bäumen und Orchideen entscheidend beteiligt sind.

Danksagung

Ohne die Bereitstellung von nicht veröffentlichten Originalaufnahmen durch M. Dölle, M. Schmidt und W. Winterhoff wäre diese Auswertung nicht möglich gewesen. S. Heinrichs, P. Schall und D.W. Vollmuth halfen bei der statistischen Auswertung der Daten und der graphischen Darstellung der Ergebnisse; A. Mölder und M. Schmidt mit wertvollen Literaturhinweisen. Drei anonyme Gutachter, J. Kollmann und T. Heinken unterstützten die Überarbeitung des Manuskripts durch zahlreiche konstruktive Kommentare – ihnen allen sei recht herzlich gedankt.

Literatur

ABEYAKOON, K.F. & PIGOTT, C.D. (1975): The inability of *Brachypodium sylvaticum* and other species to utilize apatite or organically bound phosphate in calcareous soils. – New Phytol. 74: 147–154.

AHO NIEDERSACHSEN (1994): Orchideen in Niedersachsen. – Arbeitskreis Heimische Orchideen Niedersachsen e.V. (Hrsg.), Göttingen: 184 pp.

AHO THÜRINGEN (2000): Heimische Orchideen – Artenmonitoring und Langzeitbeobachtung. Populationsdynamik und Artenschutz, Grundlagen für gezielte Biotoppflege. – Arbeitskreis Heimische Orchideen Thüringen (Hrsg.), Uhlstädt: 160 pp.

AHO THÜRINGEN (2005): Heimische Orchideen – Artenmonitoring, Populationsdynamik, Biotoppflege. – Arbeitskreis Heimische Orchideen Thüringen (Hrsg.), Uhlstädt-Kirchhasel: 224 pp.

AMARELL, U. (2000): Kiefernforste in der Dübener Heide. Ursachen und Verlauf der Entstehung und Veränderung von Forstgesellschaften. – Diss. Bot. 325: 1–246.

ARDITTI, J., ERNST, R., YAM, T.W. & GLABE, C. (1990): The contribution of orchid mycorrhizal fungi to seed germination: a speculative review. – Lindleyana 5: 249–255.

BARKHAM, J.P. (1980): Population dynamics of the wild daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*). II. Changes through time in the number of shoots and flowers. – J. Ecol. 68: 635–664.

BATES, D., MAECHLER, M., BOLKER, B. & WALKER, S. (2015): Fitting linear mixed-effects models using lme4. – J. Stat. Softw. 67: 1–48.

BERNHARDT, K.-G., LAUBHANN, D., SOMMERKAMP, E., WERNISCH, K. & KROPF, M. (2009): Populations- und Bestandesmonitoring bei Orchideen: Kritische Anmerkungen. – Sauteria 18: 223–236.

BIEDERBICK, K.-H. (1991): Untersuchungen zur reliefbedingten Variation von Vegetation und Standort. – Diss. Bot. 176: 1–189.

BIDARTONDO, M.J., BURGHARDT, B., GEBAUER, G., BRUNS, T.D. & READ, D.J. (2004): Changing partners in the dark: isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liasions between forest orchids and trees. – Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, Biol. Sci. 271: 1799–1806.

BÖHLING, N. (2008): Zur Entwicklung der *Allium ursinum*-Bestände im buchenreichen Eichen-Hainbuchenwald „Hohes Reisach" 1978/2007. – Tuexenia 28: 41–49.

BRUMME, R., MEESENBURG, H., BREDEMEIER, M., JACOBSON, C., SCHÖNFELDER, E., MEIWES, K.J. & EICHHORN, J. (2009): Changes in soil solution chemistry, seepage losses, and input-output budgets at three beech forests in response to atmospheric depositions. – In: BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (Eds.): Functioning and management of European beech ecosystems: 303–336. Springer, Berlin.

BURGEFF, H. (1936): Samenkeimung der Orchideen und Entwicklung ihrer Keimpflanzen. – Gustav Fischer, Jena: 312 pp.

DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. – Ulmer, Stuttgart: 683 pp.

DIERSCHKE, H. (2013): Konstanz und Dynamik in einem artenreichen Kalkbuchenwald. Veränderungen in einem Großtransekt 1981–2011. – Tuexenia 33: 49–92.

DIJK, E., WILLEMS, J.H. & VAN ANDEL, J. (1997): Nutrient responses as a key factor to the ecology of orchid species. – Acta Bot. Neerl. 46: 339–363.

DÖLLE, M. & SCHMIDT, W. (2009): The relationship between soil seed bank, above-ground vegetation and disturbance intensity on old-field successional permanent plots. – Appl. Veg. Sci. 12: 415–428.

ECCARIUS, W. (1983): Die Orchideen des Kreises Eisenach. – Eisenacher Schrift. Heimatkd. 24: 1–102.

ELLENBERG, H. & LEUSCHNER, C. (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 6. vollst. neubearb. Auflage. – Ulmer, Stuttgart: 1334 pp.

ERMERT, R. (2003): Die Dynamik der Flora und Vegetation im Naturwald „Hünstollen". – Master-Arb. Univ. Göttingen: 95 pp.

ERNST, W.H.O. (1979): Population biology of *Allium ursinum* in northern Germany. – J. Ecol. 67: 347–362.

FÖCKER, A. (2019): Renaturierung und Rekultivierung von Gipssteinbrüchen – Erfolgskontrolle und Optimierungsansätze. – Master-Arb. Univ. Göttingen: 83 pp.

GARVE, E. (2004): Rote Liste und Florenliste der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. – Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen 1/2004: 1–76.

GARVE, E. (2007): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. – Naturschutz u. Landschaftspflege in Niedersachsen 43: 1–506.

GAUER, J. & ALDINGER, E. (2005): Waldökologische Naturräume Deutschlands – Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke. – Mitt. Ver. Forstl. Standortskd. Forstpflanzenz. 43: 1–324.

GEBAUER, G., PREIS, K. & GEBAUER, A.C. (2016): Partial mycoheterotrophy is more widespread among orchids than previously assumed. – New Phytol. 211: 11–15.
GIESENBERG, A. (2000): Vegetationsgeographische Untersuchungen der Flora unterschiedlich alter Waldstandorte im Göttinger Wald. – Dipl.-Arb. Univ. Göttingen: 95 pp.
GLAVES, P., ROTHERHAM, I.D., WRIGHT, B., HANDLEY, C. & BIRBECK, J. (2009): A survey of the coverage, use and application of ancient woodland indicator lists in the UK. – Sheffield Hallam University: 42 pp.
HAMEL, G. & RAHN, A. (1984): Beobachtungen über Ausbreitung von Orchideenarten infolge von Industrieemissionen. – Mitt. Arbeitskrs. Heim. Orchid. 13: 32–40.
HEINRICH, W. & DIETRICH, H. (2008): Heimische Orchideen in urbanen Biotopen. – Feddes Repert. 119: 388–432.
HEINRICH, W. & DIETRICH, H. (2017): Die Orchidee des Jahres 2017: Weißes oder Bleiches Waldvöglein – *Cephalanthera damsonium* (Mill.) Druce. – Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. 34: 5–36.
HEINRICHS, S., DIERSCHKE, H., KOMPA, T. & SCHMIDT, W. (2018): Effect of phenology, nutrient availability and windthrow on flowering of *Allium ursinum* – results from long-term monitoring and experiments. – Tuexenia 38: 111–134.
HEINRICHS, S. & SCHMIDT, W. (2015): Dynamics of *Hedera helix* L. in Central European beech forests on limestone: results from long-term monitoring and experimental studies. – Plant Ecol. 216: 1–15.
HEINRICHS, S., WINTERHOFF, W. & SCHMIDT, W. (2014): 50 Jahre Konstanz und Dynamik im Seggen-Hangbuchenwald (*Carici-Fagetum*) – Ein Vergleich alter und neuer Vegetationsaufnahmen aus dem Göttinger Wald. – Tuexenia 34: 9–38.
HERMY, M., HONNAY, O., FIRBANK, L., GRASHOF-BOKDAM, C. & LAWESSON, J.E. (1999): An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. – Biol. Conserv. 91: 9–22.
HOTHORN, T., BRETZ, F. & WESTFALL, P. (2008): Simultaneous interference in general parametric models. – Biometr. J. 50: 346–363.
INGHE, O. & TAMM, C.O. (1988): Survival and flowering of perennial herbs. V. Patterns of flowering. – Oikos 51: 203–219.
JANTSCH, M.C., FISCHER, A., FISCHER, H.S. & WINTER, S. (2013): Shift in plant species composition reveals environmental changes during the last decades: A long-term study in beech (*Fagus sylvatica*) forests in Bavaria. – Folia Geobot. 48: 467–491.
KINDLMANN, P., WILLEMS, J.H. & WHIGHAM, D.F. (Eds.) (2002): Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations. – Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands: 254 pp.
KORNECK, D., SCHNITTLER, M., KLINGENSTEIN, F., LUDWIG, G., TAKLA, M., BOHN, U. & MAY, R. (1998): Warum verarmt unsere Flora? Auswertung der Roten Liste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Schriftenr. Vegetationsk. 29: 299–444.
KORSCH, H. & WESTHUS, W. (2004): Auswertung der Floristischen Kartierung und der Roten Liste Thüringens für den Naturschutz. – Haussknechtia 10: 3–67.
LAMBERTZ, B. (1993): Vegetation und Vegetationsdynamik im Naturwald „Hünstollen". – Dipl.-Arb. Univ. Göttingen: 166 pp.
LIENENBECKER, H. (1979): Die Verbreitung der Orchideen in Ostwestfalen. – Ber. Naturwiss. Ver. Bielefeld 24: 191–256.
LIGHT, H.S. & MACCONAILL, M. (2006): Appearance and disappearance of a weedy orchid, *Epipactis helleborine*. – Folia Geobot. 41: 77–93.
METZING, D., GARVE, E., MATZKE-HAJEK, G. … ZIMMERMANN, F. (2018): Rote Liste und Gesamtartenliste der Farn- und Blütenpflanzen (Trachaeophyta) Deutschlands. – Naturschutz u. Biologische Vielfalt 70 (7): 13–358.
MEYER, P., LORENZ, K., MÖLDER, A., STEFFENS, R., SCHMIDT, W., KOMPA, T. & WEVELL VON KRÜGER, A. (2015): Naturwälder in Niedersachsen – Schutz und Forschung – Band 2 (Niedersächsisches Bergland). – Leinebergland-Druck, Alfeld (Leine): 396 pp.
NAULT, A. & GAGNON, D. (1993): Ramet demography of *Allium tricoccum*, a spring ephemeral, perennial forest herb. – J. Ecol. 81: 101–119.
OGURA-TSUJITA, Y. & YUKAWA, T. (2008): *Epipactis helleborine* shows strong mycorrhizal preference towards ectomycorrhizal fungi with contrasting geographic distributions in Japan. – Mycorrhiza 18: 331–338.

OLSEN, C. (1921): Ecology of *Urtica dioica* L. – J. Ecol. 9: 1–18.
PANFEROV, O., KREILEIN, H., MEESENBURG, H., EICHHORN, J. & GRAVENHORST, G. (2009): Climatic conditions at three beech forest sites in central Germany. – In: BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (Eds.): Functioning and management of European beech ecosystems: 13–32. Springer, Berlin.
PECORARO, L., HUANG, L., CARUSO, T., PEROTTO, S., GIRLANDA, M., CAI, L. & LIU, Z.-J. (2017): Fungal diversity and specificity in *Cephalanthera damasonium* und *C. longifolia* (*Orchidaceae*) mycorrhizas. – J. Syst. Evol. 55: 158–169.
PETERS, H.-G. (1970): Ur- und frühgeschichtliche Befestigungen zwischen Oberweser und Leine. – Ihre Beziehung zur Siedlungs- und Verkehrsgeschichte ihrer Zeit. – In: JAHNKUHN, H. (Ed.): Neue Ausgrabungen und Forschungen in Niedersachsen 5: 61–183.
PFEIFER, M., WIEGAND, K., HEINRICH, W. & JETSCHKE, G. (2006): Long-term demographic fluctuations in an orchid species driven by weather: implications for conservation planning. – J. Appl. Ecol. 43: 313–324.
PIGOTT, C.D. (1971): Analysis of the response of *Urtica dioica* to phosphate. – New Phytol. 70: 953–966.
PODGÓRSKA, M. (2018): Former iron mining sites as habitat islands for ancient woodland plant species. – Pol. J. Ecol. 66: 227–238.
R CORE TEAM (2017): R: A language and environment for statistical computing. – R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. – URL: https://www.R-project.org/.
SCHMIDT, M. (2000): Die Blaugras-Rasen des nördlichen deutschen Mittelgebirgsraumes und ihre Kontaktgesellschaften. – Diss. Bot. 328: 1–294.
SCHMIDT, M. & MAST, R. (1996): Verbreitungsgrenzen von ausgewählten Pflanzenarten basenreicher Felsstandorte im Werra-, Weser- und Leinebergland. – Hercynia N.F. 30: 33–51.
SCHMIDT, M., KRIEBITZSCH, W.-U. & EWALD, J. (2011): Waldartenlisten der Farn- und Blütenpflanzen, Moose und Flechten Deutschlands. – BfN-Skripten 299: 1–111.
SCHMIDT, M., MÖLDER, A., SCHÖNFELDER, E., ENGEL, F., SCHMIEDEL, I. & CULMSEE, H. (2014): Determining ancient woodland indicator plants for pratical use: A new approach developed in northwest Germany. – For. Ecol. Manag. 330: 228–239.
SCHMIDT, W. (1968): Phosphatgehalt und Säuregrad des Bodens in Beziehung zum Artengefüge von Buchenwäldern um Göttingen. – Staatsexamensarbeit, Univ. Göttingen: 121 pp.
SCHMIDT, W. (1970): Untersuchungen über die Phosphorversorgung niedersächsischer Buchenwaldgesellschaften. – Scr. Geobot. 1: 1–120.
SCHMIDT, W. (1981): Ungestörte und gelenkte Sukzession auf Brachäckern. – Scr. Geobot. 15: 1–199.
SCHMIDT, W. (1986): Über das Konkurrenzverhalten von *Solidago canadensis* und *Urtica dioica*. III. Stickstoff- und Phosphorhaushalt. – Verh. Ges. Ökol. 14: 537–550.
SCHMIDT, W. (1993): Sukzession und Sukzessionslenkung auf Brachäckern - Neue Ergebnisse aus einem Dauerflächenversuch. – Scr. Geobot. 20: 65–104.
SCHMIDT, W., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., DÖLLE, M. & PARTH, A. (2009): Neophyten in der Ackerbrachen-Sukzession – Ergebnisse eines Dauerflächen-Versuchs. – Tuexenia 29: 237–260.
SCHMIDT, W. & HEINRICHS, S. (2015): Umwelt- und Nutzungswandel im Kalkbuchenwald (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*) – Ein Vergleich alter und neuer Vegetationsaufnahmen aus dem Göttinger Wald. – Hercynia N.F. 48: 21–50.
SCHMIDT, W. & HEINRICHS, S. (2017): Flora und Vegetation der Lengder Burg im Göttinger Wald – Ein Hotspot der Phytodiversität und seine Veränderungen seit 1950. – Tuexenia 37: 95–125.
SELOSSE, M.-A. & GUILLAUMIN, J.-C. (2007): Vom Keimstadium zur adulten Pflanze: Die symbiotischen Pilze der Orchideen. – Jber. Naturwiss. Ver. Wuppertal 60: 253–273.
TAMM, C.O. (1948): Observations on reproduction and survival of some perennial herbs. – Bot. Notiser 3: 305–321.
TAMM, C.O. (1972): Survival and flowering of some perennial herbs. II. The behaviour of some orchids on permanent plots. – Oikos 23: 23–28.
THIELECKE, A. (1987): Spontane Flora und Vegetation im bebauten Stadtgebiet von Göttingen. – Staatsexamensarbeit, Univ. Göttingen: 156 pp.
TILL, O. (1956): Über die Frosthärte von Pflanzen sommergrüner Laubwälder. – Flora 143: 499–542.
TRÉMOLIÈRES, M., NOËL, V. & HÉRAULT, B. (2009): Phosphorus and nitrogen allocation in *Allium ursinum* on an alluvial floodplain (Eastern France). Is there an effect of flooding history? – Plant Soil 324: 279–289.

VERHEYEN, C., BAETEN, L., DE FRENNE, P. … VERSTRAETEN, G. (2012): Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. – J. Ecol. 100: 352–365.
WEBER, H.E. (1995): Flora von Südwest-Niedersachsen und dem benachbarten Westfalen. – Wenner, Osnabrück: 770 pp.
WELLS, T.C.E. & WILLEMS, J.H. (Eds.) (1991): Population ecology of terrestrial orchids. – SPB Academic Publ., The Hague, The Netherlands: 189 pp.
WINTERHOFF, W. (1960): Die Waldgesellschaften des Göttinger Waldes. – Staatsexamensarbeit, Univ. Göttingen: 104 pp.
WINTERHOFF, W. (1963): Vegetationskundliche Untersuchungen im Göttinger Wald. – Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Klasse 2: 1–79.
WITTIG, R. (2002): Siedlungsvegetation. – Ulmer, Stuttgart: 252 pp.
WITTIG, R., DIESING, D. & GÖDDE, M. (1985): Urbanophob – urbanoneutral – urbanophil. Das Verhalten der Arten gegenüber dem Lebensraum Stadt. – Flora 177: 265–282.
WITTIG, R. & WITTIG, M. (2007): *Epipactis helleborine* (L.) Crantz – the first (semi)ruderal orchid species of Central Europe. – Feddes Repert. 118: 46–50.
WOLBECK, D. (2017): Bestandsentwicklung, Bestandsstruktur sowie Managementhinweise zu ausgewählten Orchideenwuchsorten in Nordrhein-Westfalen. – Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. 34: 47–92.
WOOD, S.N. (2011): Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. – J. Roy. Stat. Soc. (B): 73: 3–36.
WULF, M. (1997): Plant species as indicators of ancient woodland in northwestern Germany. – J. Veg. Sci. 8: 635–642.
ZACHARIAS, D. (1994): Bindung von Gefäßpflanzen an Wälder alter Waldstandorte im nördlichen Harzvorland Niedersachsens – ein Beispiel für die Bedeutung des Alters von Biotopen für den Pflanzenartenschutz. – NNA-Ber. 3/94: 76–88.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 2020

Band/Volume: NS_40

Autor(en)/Author(s): Schmidt Wolfgang

Artikel/Article: Dynamik und Konstanz zweier Orchideen-Arten in der Ackerbrachen-Sukzession und im Kalk-Buchenwald – Cephalanthera damasonium (Mill.) Druce und Epipactis helleborine (L.) Crantz Dynamic and constancy of two orchid species in old-field succession and beech forests on limestone – Cephalanthera damasonium (Mill.) Druce and Epipactis helleborine (L.) Crantz 269-289