

Zur Bestäubungsökologie des Frauenschuh (*Cypripedium calceolus*) im Weserbergland (Orchidaceae, Insecta: Hymenoptera)

Grundlagen zum Schutz und Habitatmanagement einer gefährdeten Art

Von Mathias LOHR

1 Einleitung

Der Frauenschuh, *Cypripedium calceolus*, ist eine zur Familie der Orchideen (Orchidaceae) zählende Art. Sie hat in Nordrhein-Westfalen ihren Verbreitungsschwerpunkt im Kreis Höxter (AHO NRW 2001). Daneben gibt es in diesem Bundesland lediglich ein kleines, nur aus wenigen Individuen bestehendes Vorkommen in den Beckumer Bergen (DRÜKE 1980, LANUV NRW 2013). Im Kreis Höxter hingegen existieren noch in sechs Gebieten Bestände mit insgesamt mehr als 1.000 Trieben pro Jahr. Der Gesamtsituation entsprechend gilt die Art landesweit als stark gefährdet (RAABE et al. 2011). Auch für das Weserbergland wird die Art trotz einiger noch individuenreicher Bestände in dieser Rote Liste-Kategorie geführt, da in den letzten Jahrzehnten auch in diesem Naturraum viele Vorkommen erloschen sind (vgl. SINGER 2002) und einige Vorkommen nur aus wenigen Pflanzen bestehen. Aufgrund der Bestandssituation und dieser Verteilung der Vorkommen ist die Verantwortung des Kreises Höxter für den Erhalt der Art in Nordrhein-Westfalen sehr hoch.

Der Frauenschuh ist sowohl im Anhang II als auch im Anhang IV der FFH-Richtlinie (DER RAT DER EUROPÄISCHEN GEMEINSCHAFTEN 1992) aufgeführt und genießt somit europaweiten Schutz. Trotzdem wird der Erhaltungszustand der Art für die kontinentale Region Deutschlands, in der auch der Kreis Höxter liegt, als unzureichend (BMU 2011) bewertet, für den nordrhein-westfälischen Teil der kontinentalen Region als schlecht eingestuft (KIEL 2007).

Aufgrund der Schönheit der Pflanze ist sie Sympathieträger des Naturschutzes und Gegenstand zahlreicher Naturschutzprojekte. So ist sie auch Symbol des seit 2012 durchgeführten Life+-Projektes „Vielfalt auf Kalk“, bei dem im Kreis

Höxter die Lebensbedingungen für typische Arten und Lebensgemeinschaften kalkgeprägter Trockenlebensräume verbessert werden. Zu den Zielarten, die gefördert werden sollen, gehört auch der Frauenschuh (BEINLICH & GRAWE 2012). Dabei ist vorgesehen, zum einen die bestehenden Frauenschuh-Vorkommen durch Habitatoptimierungsmaßnahmen zu fördern, andererseits sollen ehemals bestehende Vorkommen durch eine Wiederansiedlung von Ex-situ-vermehrten Pflanzen wieder begründet werden. Die Fortpflanzungsbiologie der Art ist – wie die vieler anderer Orchideen – sehr komplex. Um wirksame Schutzmaßnahmen durchführen zu können, sind Kenntnisse zur Fortpflanzung der Art besonders wichtig.

Bereits DARWIN war fasziniert von der Vielfalt unterschiedlicher Strategien, mit denen Orchideen ihre Bestäuber anlocken – ob durch Belohnung, Täuschung oder Betrug (DARWIN 1862). Zu den Pflanzen, mit denen er sich beschäftigte, gehörte auch der Frauenschuh. Er vermutete zunächst, dass die Bestäubung durch Insekten vollzogen wird, die außerhalb der Blüte sitzen und mit den Mundwerkzeugen in der Blüte nach Nahrung suchen. Angeregt durch die Beschreibungen von DARWIN führte MÜLLER (1868) in der Westfälischen Bucht bei Stromberg Beobachtungen zur Bestäubung des Frauenschuh durch und fand heraus, dass die Blüte dieser Orchidee nicht mit Belohnung, sondern mit Gefangenschaft der Bestäuber ihren Fortpflanzungserfolg zu sichern sucht. Dabei beobachtete er fünf unterschiedliche Erdbienen-Arten der Gattung *Andrena* als Bestäuber (MÜLLER 1873).

In dieser Arbeit sollen die Kenntnisse zur Fortpflanzungsbiologie der Art zusammengefasst und eigene Beobachtungen zur Bestäubungsbiologie der Art im Weserbergland dargestellt wer-

den. Vor diesem Hintergrund werden die Bedeutung dieser Kenntnisse für den Schutz der Art diskutiert und Hinweise zum Habitatmanagement gegeben.

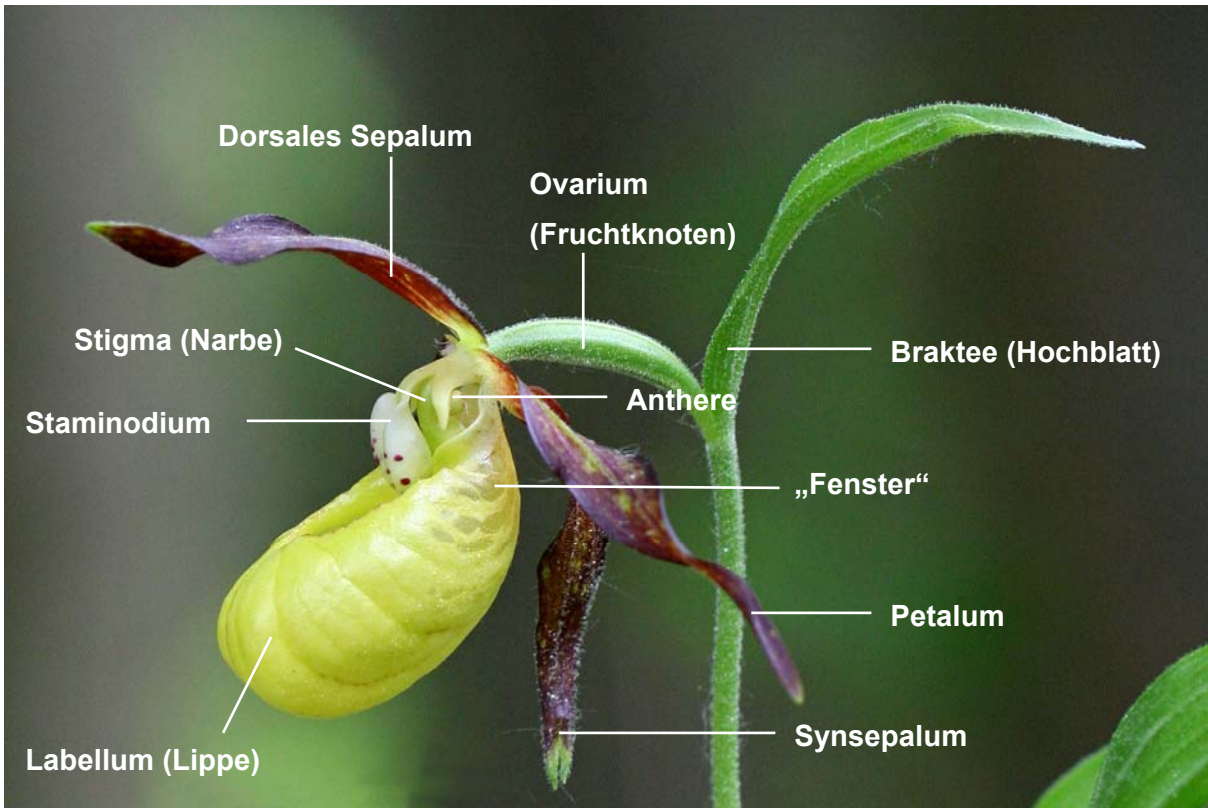


Abb. 1: Blüte des Frauenschuh (*Cypripedium calceolus*) (Foto: M. LOHR)

2 Hinterhältig in die Falle locken – wie der Frauenschuh seine Fortpflanzung sichert

Ein blühender Spross des Frauenschuh trägt ein oder zwei, in sehr seltenen Fällen auch drei Blüten. Die Blüte besteht aus den rotbraunen Sepalen und Petalen sowie der gelben, pantoffelförmigen, etwa 3-4 cm großen Lippe, dem Labellum (Abb. 1). Die zwei seitlichen Petalen sind schmal lanzettlich, das nach oben gerichtete dorsale Sepalum breit oval. Die beiden nach unten gerichteten Sepalen sind verwachsen und werden auch Synsepalum genannt.

Der Fruchtknoten – das so genannte Ovarium – ist kurz gestielt und entspringt dem Spross an einem laubblattähnlichen Tragblatt, der Braktee. Die Fortpflanzungsorgane sitzen im Bereich der Säule im Zentrum der Blüte. Zwei seitliche Antheren enthalten die Pollenkörner, die von einer klebrigen, gelartigen Masse umschlossen sind

(AHO 2005). Diese Pollenpakete werden den bestäubenden Insekten beim Entweichen aus der Blüte auf die Rückenseite des Thorax geheftet. Die nach hinten gerichtete, dreilappige Narbe (Stigma) wird von einem umgebildeten, dritten Staubblatt bedeckt, dem so genannten Staminodium. Dieses ist weißlich und trägt rote Punkte.

Der Lippenform, die an einen Schuh erinnert, verdankt der Frauenschuh seinen deutschen Namen. Doch die für uns Menschen so attraktiv erscheinenden Blüten umwerben die Bestäuber nicht mit ihrer Schönheit und belohnen sie auch nicht mit Nahrhaftem. Die für die Fortpflanzung des Frauenschuh sorgenden Insekten werden vielmehr getäuscht und betrogen – die Blüten wirken als Kesselfalle.

Zur Anlockung der Insekten dienen zunächst auf eine größere Entfernung vor allem optische Reize, die von der gelben Färbung bzw. den entsprechenden Farbstoffen der Blüte ausgehen (vgl. DAUMANN 1968, CLAESSENS & KLEYNEN 2011). Daneben nutzen die Frauenschuh-Blüten auch Duftstoffe, um die Insekten zum Blütenbesuch zu bewegen. Analysen haben ergeben, dass der von den Blüten verströmte Duft Acetate enthält. Diese Duftstoffe finden sich auch in den Pheromonekreten der bestäubenden Sandbienen und tragen vor allem im Nahbereich dazu bei, die Bestäuber anzulocken (NILSSON 1979, BERGSTRÖM et al. 1992, GRELL 2010). Die derart angelockten Insekten – zumeist handelt es sich um Wildbienen-Weibchen – landen auf dem Rand der Kesselfallenblüte oder auf dem Staminodium. Die von einer wachs- bzw. ölartigen Schicht überzogene Oberfläche ist so glatt, dass die Tiere in der Regel keinen Halt finden und durch die etwa 8 x 18 mm große Öffnung in die Blüte fallen oder gleiten.

In die Blüte gefallene Tiere versuchen zunächst meist, die Blüte durch die große Öffnung wieder zu verlassen. Ein Flugstart gelingt in der engen Blüte in der Regel nicht, und eine Flucht durch Klettern ist nur größeren Arten vorbehalten. Kleinere Tiere suchen daher nach einem anderen Ausgang. Dabei werden sie von Haarreihen, die in Fluchtrichtung geneigt sind, in den hinteren Teil der Blüte geleitet. Seitlich an der Lippe des Frauenschuh befinden sich in diesem hinteren Teil außerdem durchsichtige, fensterartige Partien, die von vielen Autoren als Leitsystem für die Insekten auf dem Weg in die Freiheit und zu den Bestäubungsorganen der Blüte gedeutet werden (z. B. ECCARIUS 2009). DAUMANN (1968) beobachtete jedoch, dass die Bienen auch dann den Weg fanden, wenn die „Fenster“ bedeckt wurden. Im weiteren Verlauf gelangen die Tiere in einen engen Kanal im hinteren Teil der Blüte rechts oder links der Säule. Insekten, die bereits Pollen von einem vorherigen Besuch einer Frauenschuh-Blüte tragen, streifen die Pollenmasse beim Durchkriechen des engen Kanals am Stigma (Narbe) ab. Im weiteren Verlauf des Kanals passieren die Tiere eine der beiden Antheren, wo sie bei Berührung auf der Thoraxoberseite

mit Pollen beladen werden. Die Anordnung der Narbe und der Antheren im Fluchtkanal verhindert eine Selbstbestäubung, da auf die Narbe, die zunächst von den Tieren passiert wird, nur Pollinien anderer Blüten gelangen können.

Als Bestäuber können nur Insekten fungieren, die eine dem Fluchtkanal entsprechende Körpergröße aufweisen. Tiere, die zu groß sind, gelangen durch die vordere Blütenöffnung, durch die sie in die Blüte gelangt sind, wieder ins Freie, indem sie kletternd oder fliegend wieder an den oberen Rand der Kesselfalle gelangen. Tiere, die deutlich kleiner als der Querschnitt des Fluchtkanals sind, gelangen ins Freie, ohne dass sie mit Pollenmasse in Berührung kommen. Auch sie bestäuben somit nicht den Frauenschuh.

Die auf dem Blütenboden in Reihen angeordneten Haare wurden früher fälschlich als „Futterhaare“ gedeutet. So will MÜLLER (1868) beobachtet haben, dass die Tiere an den Haaren kauen. Neuere Untersuchungen zeigen hingegen, dass diese Deutung unbegründet ist. Weder an den Haarreihen noch an anderen Organen der Blüte werden den Insekten Zucker oder andere Nährstoffe angeboten (DAUMANN 1968, HEINRICH & LORENZ 1996). Folglich wird der Frauenschuh zu den sogenannten Täuschblumen gestellt.

Wie bei vielen anderen Pflanzenarten scheint es auch beim Frauenschuh Mechanismen zu geben, die verhindern, dass es zu einer Kreuzbestäubung zwischen Blüten derselben Pflanze und damit zu einer Selbstbestäubung im weiteren Sinne kommt. Diese wird auch Nachbarbestäubung oder Geitonogamie genannt. DAUMANN (1968) beobachtete, dass von Hand auf Blüten desselben Blütenstandes übertragene Pollinien nicht zu einer Befruchtung führten und schlussfolgerte daraus eine Selbstinkompatibilität beim Frauenschuh. Diese Fortpflanzungsbarriere zur Verhinderung von Selbst- und Nachbarbestäubung scheint aber nicht in jedem Falle zu wirken. So stellten PEDERSEN et al. (2012) fest, dass Kreuzbestäubungen durchaus zu einer Befruchtung führen können, wenngleich deren Befruch-

tungsrate geringer ist als die aus Bestäubung zwischen Blüten unterschiedlicher Pflanzen. Der Anteil der blühenden Triebe liegt in vielen Populationen nur bei etwa einem Drittel (AHO 2005), wobei die Anzahl der zu Blüte kommenden Pflanzen stark von den Lichtverhältnissen und dem Witterungsverlauf abhängt.

Die Blütezeit des Frauenschuh beginnt im Weserbergland je nach Witterungsverlauf zwischen Anfang und Mitte Mai und endet spätestens Mitte Juni. In den meisten Jahren liegt die Hauptblütezeit zwischen dem 15. und dem 25. Mai. Die individuelle Blütezeit wird nach HEINRICH & LORENZ (1996) mit bis zu 17 Tagen angegeben, wobei die Blüten nach erfolgter Bestäubung rasch verwelken (AHO 2005). Zur Dauer der Samenreife finden sich in der Literatur unterschiedliche Angaben, demnach dauert sie zwischen 11 Wochen (ECCARIUS 2009) und 4 Monaten (AHO 2005) und endet somit zumeist im September oder Oktober. Die etwa 4-5 cm langen Kapsel Früchte enthalten zwischen 6.000 und 17.000 Samen (KULL 1999), deren Länge 0,90-1,45 mm beträgt (AHO 2005). Oft kann man die vertrockneten Sprosse mit den aufgeplatzten Fruchtkapseln noch im darauffolgenden Jahr zur Blütezeit beobachten.

3 Material und Methoden

In den Jahren 2009-2013 wurden zur Hauptblütezeit des Frauenschuh Vorkommen der Art im Kreis Höxter und im angrenzenden Landkreis Kassel begangen, um Daten zur Bestäubungsökologie zu erheben. Die Untersuchungen fanden in zwei FFH-Gebieten im Südteil des Kreises Höxter, NRW, sowie in einem FFH-Gebiet nördlich von Hofgeismar (Landkreis Kassel, Hessen) statt. Die beiden zuerst genannten Vorkommen liegen im Oberen Weserbergland (36) in der naturräumlichen Haupteinheit des Oberwälder Landes (361), das Vorkommen nördlich Hofgeismar gehört zum Westhessischen Hügel- und Beckenland (34), Haupteinheit Westhessische Senke (343) (HÖVERMANN 1963). Aus Naturschutzgründen wird auf eine genauere Lokalisierung der Vorkommen verzichtet. Die Bege-

Die Produktion einer großen Menge kleiner Samen hat ihren Preis: zur Keimung benötigen die Samen, die nur wenige Reservestoffe enthalten, Mykorrhizapilze aus der Gattung *Rhizoctonia* (AHO 2005). Diese stellen den Pflanzen die zum Keimen und Aufwachsen benötigten Nährstoffe zur Verfügung. Erst nach 3-4 Jahren treibt aus dem gebildeten Rhizom ein grünes Laubblatt, diese Entwicklungsphase wird daher auch als Einblattstadium bezeichnet. In der Regel blühen Frauenschuh-Pflanzen erstmals nach 5-8 Jahren, wenngleich in Einzelfällen auch ein Zeitraum von bis zu 16 Jahren angegeben wurde (ECCARIUS 2009). Ausgewachsene Pflanzen leben weitgehend unabhängig von den Mykorrhizapilzen und ernähren sich autotroph (HEINRICH & LORENZ 1996).

Neben der sexuellen Fortpflanzung hat beim Frauenschuh auch die vegetative Vermehrung eine hohe Bedeutung. So reproduziert sich die Art in vielen Populationen überwiegend vegetativ durch klonales Wachstum der unterirdischen Rhizome (HEINRICH & LORENZ 1996). Dabei können die oberirdischen Sprosse, die auch Ramets genannt werden, in Gruppen oder Horsten wachsen und dann oftmals jeweils einer einzigen Frauenschuh-Pflanze, auch Genet genannt, entspringen.

hungen zur Erfassung der Blütenbesucher wurden bei möglichst guten Witterungsbedingungen mit Sonnenschein und Temperaturen über 20°C durchgeführt. Sie fanden am 14.05.2009, am 21. und 23.05.2010, am 15. und 20.05.2011, am 22. und 23.05.2012 sowie am 07.06.2013 statt. Alle beobachteten Blütenbesucher wurden notiert und möglichst fotografisch dokumentiert. Am 07.06.2013 wurden insgesamt fünf bereits tote Wildbienen, die in den Blüten von Frauenschuh-Pflanzen gestorben waren, entnommen. Die Bestimmung der Wildbienen erfolgte anhand SCHMID-EGGER & SCHEUCHL (1997) und AMIET et al. (2010), die Systematik richtet sich nach AMIET & KREBS (2012). Die wichtigsten Witterungsparameter für den Monat Mai in den fünf untersuchten Jahren sind in Tabelle 1 dargestellt.

In den mit jährlich etwa 80 bzw. 390 Blüten größten Vorkommen des Kreises Hörter wurde am 26.06.2012 zur Beurteilung des Anteils erfolgreich befruchteter Blüten die Anzahl der geschwollenen Fruchtknoten protokolliert. Im

Folgejahr wurde lediglich eine stichprobenartige Kontrolle des Fruchtansatzes im größten Vorkommen bei Beverungen am 09.07.2013 durchgeführt.

Tab. 1: Temperatur-Mittelwerte bzw. Niederschlags- und Sonnenschein-Summen für den Monat Mai an der Klimastation Bad Lippspringe in den Jahren 2009-2013 sowie langjähriges Mittel (DWD 2013)

	langjähriges Mittel (1960-1990)	2009	2010	2011	2012	2013
mittlere Lufttemperatur [°C]	12,4	13,8	9,9	14,2	14,4	11,7
Niederschlagssumme [mm]	78,2	55,9	72,1	26,1	52,4	149,0
Sonnenscheindauer [h]	195,2	208,1	106,6	255,3	204,2	121,8

4 Ergebnisse

4.1 Blütenökologie

Beobachtungen von Blütenbesuchern des Frauenschuh, die im Rahmen dieser Untersuchungen gemacht wurden, sind in Tabelle 2 dargestellt. Neben den dort aufgeführten Hautflüglern und Krabbenspinnen wurden an oder auf den Blüten auch regelmäßig Zweiflügler (Diptera) sowie kleinere Käfer (Coleoptera) beobachtet. Einmal wurde auf einer Frauenschuh-Blüte der Aaskäfer *Oiceoptoma thoracica* (Coleoptera: Silphidae), der eine Körpergröße von bis zu 16 mm erreicht, beobachtet.

Als Bestäuber konnten bislang für den hier betrachteten Raum die zwei Sandbienen-Arten *Andrena haemorrhoa* und *A. helvola* (Hymenoptera: Apidae, Andreninae) nachgewiesen werden (Tab. 2). Für beide Arten wurde beobachtet, dass Individuen durch den Kanal aus den Blüten gelangen, die an Narbe und Antheren vorbeiführt („Ausgang“, vgl. Abb. 3). Mehrere Individuen dieser beiden Arten führten auch Pollenmasse mit sich. Individuen anderer Hautflügler, die als Blütenbesucher in die Kesselfalle gelangt waren, konnten hingegen durch die Eingangsöffnung wieder entweichen, ohne mit Pollenmasse in Berührung zu kommen (Abb. 2). Hierzu zählen *Andrena cineraria*, *A. nigroaenea* und *Bombus terrestris*.

Bestäuberaktivitäten wurden fast ausschließlich in Bereichen registriert, die zum Zeitpunkt der Beobachtungen in der Sonne oder im Halbschatten lagen. So wurden bei Sonnenschein und einer Lufttemperatur von 22°C innerhalb von 45 Minuten zur Hauptblütezeit am 22.05.2012 mindestens sieben Sandbienen-Individuen in unterschiedlichen Blüten beobachtet. Der Bestand umfasste etwa 80 Blüten.

Die Verweildauer der Wildbienen in den Frauenschuh-Blüten konnte nicht in jedem Falle dokumentiert werden, da einige Tiere erst registriert wurden, nachdem sie bereits in die Blüten gelangt waren. In den dokumentierten Fällen lag die Dauer bis zum Verlassen der Blüte zwischen 5 und 20 Minuten. Am 07.06.2013 wurden in einem blühenden Frauenschuh-Bestand insgesamt fünf tote Weibchen in den etwa 300 Blüten gefunden.

Neben Hautflüglern konnten auch mehrfach Krabbenspinnen (Thomisidae) auf den Blüten des Frauenschuh beobachtet werden. Hierbei handelte es sich um *Misumena vatia* und *Diaea dorsata*. Ein Tier der zuletzt genannten Art wurde mit einer erbeuteten Fliege beobachtet, alle anderen Individuen konnten während der Beobachtungen keine Beute machen.

Tab. 2: Beobachtete Blütenbesucher des Frauenschuh (*Cypripedium calceolus*)

Bestäuber: ● Tier verließ die Blüte durch den Ausgang (Passieren von Narbe und Anthere)

Art	Datum	Ort	Bestäuber	Bemerkung
Hymenoptera: Apidae, Andreninae (Sandbienen)				
<i>Andrena cineraria</i>	14.05.2009	Kreis Höxter	-	verlässt Blüte durch den Eingang
	22.05.2012	Kreis Höxter	-	verlässt Blüte durch den Eingang
<i>Andrena haemorrhoa</i>	20.05.2011	LK Kassel	●	verlässt Blüte durch den Ausgang
	22.05.2012	Kreis Höxter	●	verlässt Blüte durch den Ausgang
	07.06.2013	Kreis Höxter	●	5♀♀ (Totfunde), weitere Tiere bei der Bestäubung beobachtet
<i>Andrena helvola</i>	22.05.2012	Kreis Höxter	●	verlässt Blüte durch den Ausgang
<i>Andrena nigroaenea</i>	23.05.2012	LK Kassel	-	verlässt Blüte durch den Eingang
Hymenoptera: Apidae, Apinae („Echte Bienen“)				
<i>Bombus terrestris</i>	15.05.2011	Kreis Höxter	-	verlässt Blüte durch den Eingang
Araneae: Thomisidae (Krabbenspinnen)				
<i>Misumena vatia</i>	21.05.2010	Kreis Höxter	-	
<i>Diaea dorsata</i>	07.06.2013	Kreis Höxter	-	

**Abb. 2:** *Andrena cineraria* beim Verlassen einer Blüte des Frauenschuh (*Cypripedium calceolus*). Das Tier ist durch die große Eingangsöffnung in die Blüte gefallen und verlässt es auf dem gleichen Wege, indem es am Staminiodium emporklettert. Dabei wird weder Pollenmasse an der Narbe abgestriffen noch Pollenmasse aufgenommen. (Kreis Höxter, 22.05.2012; Foto: M. LOHR)

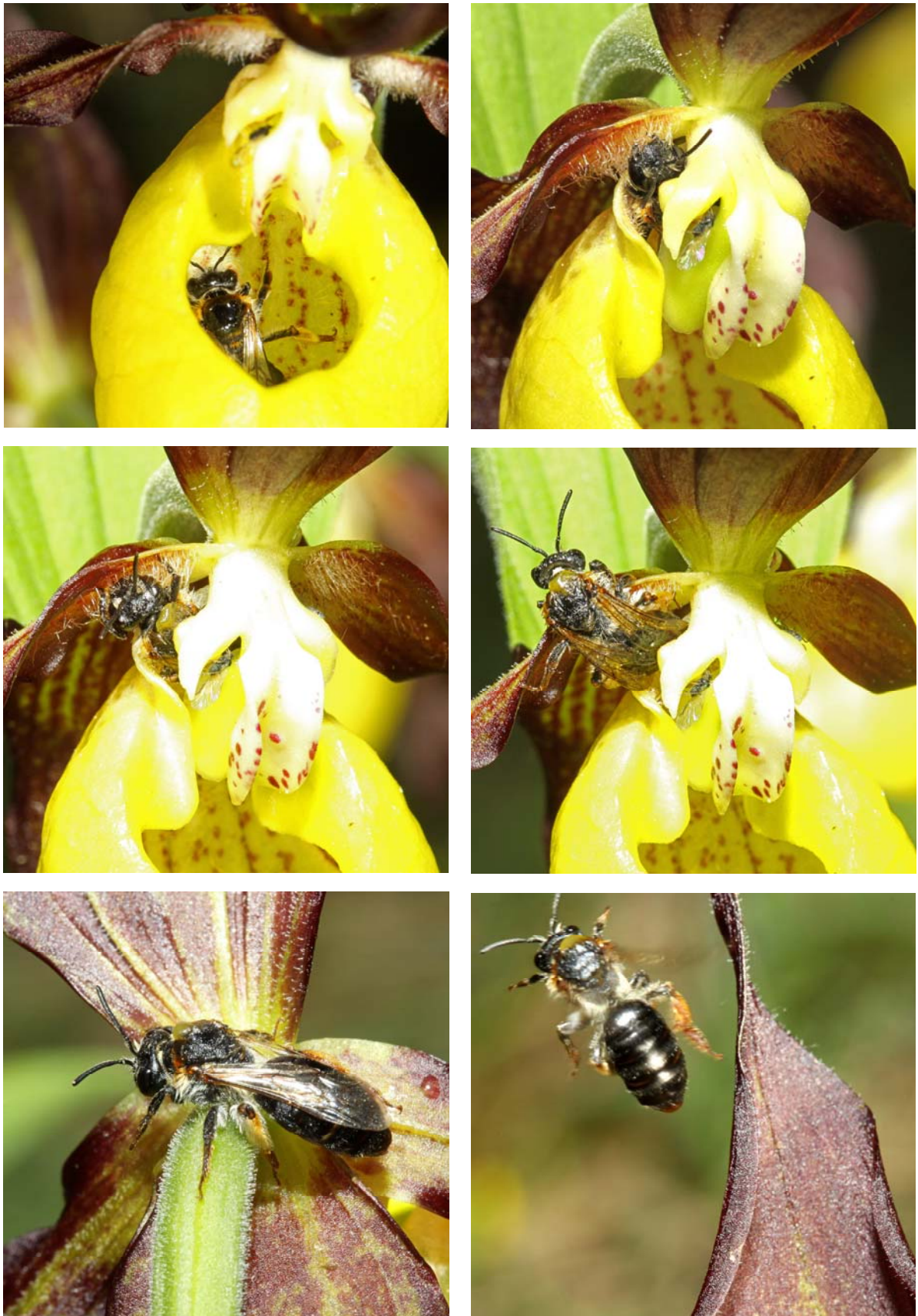


Abb. 3: *Andrena haemorrhoa* beim Verlassen einer Blüte des Frauenschuh (*Cypripedium calceolus*). Das Tier ist durch die große Eingangsöffnung in die Blüte gefallen und sucht nach einem Ausgang (oben links), den es nach etwa 15 Minuten vorbei an Narbe und Anthere im hinteren Teil der Blüte gefunden hat (oben rechts). Dabei ist beim Verlassen der Blüte deutlich die klebrige Pollenmasse auf dem Rücken des Thorax zu sehen (Mitte links, Mitte rechts). Erschöpft hält das Tier etwa zwei Minuten inne (unten links), bevor es abfliegt (unten rechts). (Landkreis Kassel, 22.05.2011; Foto: M. LOHR)



Abb. 4: Die Veränderliche Krabbenspinne *Misumena vatia* lauert auf einer Blüte des Frauenschuh (*Cypripedium calceolus*) auf Beute. (Kreis Höxter, 21.05.2010; Foto: M. LOHR)



Abb. 5: Grüne Krabbenspinne *Diaca dorsata* auf einer Blüte des Frauenschuh (*Cypripedium calceolus*) (Kreis Höxter, 07.06.2013; Foto: M. LOHR)

4.2 Fruchtansatz

Im Juni 2012 wurde in den beiden größten Vorkommen des Kreises Höxter und damit auch Nordrhein-Westfalens ein Anteil gut entwickelter Fruchtknoten von 35 bzw. 32 % festgestellt. Im Jahre 2013 hingegen waren bei einer stichpro-

benartigen Kontrolle am 09.07.2013 im größten Vorkommen bei Beverungen lediglich sehr wenige Fruchtkapseln geschwollen. Der Fruchtansatz lag in diesem Jahr deutlich unter 5 %.

5 Diskussion



Abb. 6: Ein Weibchen von *Andrena helvola* beim Verlassen der Blüte (Landkreis Kassel, 22.05.2012; Foto: M. LOHR)

5.1 Artenspektrum der Blütenbesucher und Bestäuber

Die Blüten des Frauenschuh werden von Vertretern zahlreicher Insektenordnungen besucht, unter ihnen Schmetterlinge (Lepidoptera), Käfer (Coleoptera), Zweiflügler (Diptera) und Hautflügler (Hymenoptera). So fand NILSSON (1979) auf Öland über 50 Insektenarten als Blütenbesucher. Auch im Rahmen dieser Studie wurden neben Hautflüglern mehrmals Käfer und Zweiflügler an und in den Blüten des Frauenschuh beobachtet.

Als Bestäuber des Frauenschuh konnten bislang jedoch ausschließlich einige Arten der Wildbie-

nen, die zu den Hautflüglern zählen, nachgewiesen werden. Dabei handelt es sich überwiegend um Arten der Gattungen *Andrena* und *LasioGLOSSUM*, daneben wurden je eine Art aus den Gattungen *Nomada*, *Colletes* und *Halictus* festgestellt (Tab. 3). Für Arten dieser fünf Gattungen wurde auch auf dem Thorax Pollenmasse des Frauenschuh beobachtet. Ihre Funktion als zumindest potentieller Bestäuber ist somit belegt. Trotz der Beschränkung auf einige wenige Gattungen der Wildbienen gibt es bislang insgesamt Nachweise von 18 Arten, die als Bestäuber für

den Frauenschuh fungieren. Für 12 weitere Arten kann zumindest vermutet werden, dass auch sie in bestimmten Regionen als Bestäuber des Frauenschuh in Frage kommen (vgl. Tab. 3). Damit ist der Spezialisierungsgrad des Frauenschuh auf bestimmte Bestäuber vergleichsweise gering (vgl. auch ANTONELLI et al. 2009).



Abb. 7: Weibchen von *Andrena haemorrhoa* in der Blüte des Frauenschuh auf der Suche nach einem Ausgang. (Kreis Höxter, 07.06.2013; Foto: M. LOHR)

Die Bestäuber sind zumeist Arten mittlerer Größe, einer Körperlänge zwischen 8 und 11 mm und einer Thoraxhöhe von 2,7 bis 3,0 mm. Diese Arten sind einerseits nicht zu groß, so dass sie den Ausgang an der Narbe und an den Antheren vorbei passieren können, andererseits groß ge-

nug, um mit der Narbe bzw. der Pollenmasse in Berührung zu kommen (NILSSON 1979). In den meisten Fällen waren es Weibchen (Abb. 6), die als Blütenbesucher registriert wurden, Männchen wurden bislang nur sehr selten beobachtet (NILSSON 1979). Wie in der hier durchgeführten Untersuchung im Weserbergland wurde auch in anderen Regionen *Andrena haemorrhoa* (Abb.

3, Abb. 7) als häufigster Blütenbesucher und gleichzeitig Bestäuber des Frauenschuh festgestellt, so z. B. von VÖTH (1991) für Niederösterreich, von ANTONELLI et al. (2009) für das schwedische Festland und von NILSSON (1979) für Ödland.

Blütenbesucher, die zu groß sind, um durch den zur Bestäubung vorgesehenen Kanal gelangen zu können, versuchen am Staminodium oder am Rand der Schuhöffnung empor zu klettern und durch den Eingang aus der Blüte zu gelangen. Sind die Tiere kräftig und agil genug, gelingt ihnen das auch vielfach. Dies wurde bei den hier vorgestellten Untersuchungen bislang z. B. für *Andrena cineraria* beobachtet (Abb. 2). In Dänemark und Schweden hingegen konnte diese Art auch als Bestäuber des Frauenschuh nachgewiesen werden (NILSSON 1979, ERNEBERG & HOLM 1999, Tab. 3).

Welche Hautflüglerarten als Bestäuber auftreten, kann von Jahr zu Jahr in Abhängigkeit von den Witterungsbedingungen und

damit phänologischen Abläufen variieren (NILSSON 1979). Auch bestehen offensichtlich z. T. große regionale Unterschiede, welche Arten den Frauenschuh bestäuben (ANTONELLI et al. 2009, NILSSON 1979). So tritt auf Öland (Schweden) die mittelgroße *Andrena haemorrhoa* als häu-

figster Bestäuber auf (NILSSON 1979), während in Tschechien größere Arten wie *Andrena tibialis* und *A. nigroaenea* als Hauptbestäuber festgestellt wurden (DAUMANN 1968). In Dänemark wurden überwiegend Wildbienen der Gattung *Lasioglossum* beobachtet (ERNEBERG & HOLM 1998). Diese regionalen Unterschiede dürften neben einer unterschiedlichen Synchronisation von Blüh- und Flugzeiten des Frauenschuh und seiner Bestäuber auch arealgeographische Gründe haben. Außerdem dürfte die Verfügbarkeit geeigneter Fortpflanzungs- und Nahrungshabitate für die unterschiedlichen Bestäuber in erreichbarer Nähe der Frauenschuh-Vorkommen eine entscheidende Rolle spielen. Die Blütengröße, die z.T. erheblich zwischen unterschiedlichen Populationen variieren kann, hat vermutlich ebenfalls einen großen Einfluss darauf, welche Arten jeweils Hauptbestäuber sind (vgl. ERNEBERG & HOLM 1998).

Die Verweildauer der Bestäuber in den Frauenschuh-Blüten beträgt nach DAUMANN (1968) und NILSSON (1979) zwischen wenigen Minuten und einer halben Stunde. Die im Weserbergland beobachtete Aufenthaltszeit der Tiere in den Blüten liegt somit ebenfalls in dieser Zeitspanne. NILSSON (1979) fand eine Abhängigkeit zwischen Mikroklima, Blütenalter, der körperlichen Gestalt sowie der Konstitution der Bestäuber und der Aufenthaltsdauer in der Blüte. Insbesondere während Schlechtwetterperioden dürften viele Tiere in den Blüten sterben, da sie aufgrund von Kälte nicht die für das Verlassen der Blüte notwendige Körpertemperatur erreichen oder in mit Regenwasser gefüllten Blüten ertrinken. MASING (1980) fand am Ende der Blütezeit des Frauenschuh in 10 bis 30 % der Blüten tote Insekten, während NILSSON (1979) tote Bestäuber in den Blüten nur selten beobachtete. Die Mortalität der Bestäuber dürfte vor allem von den Witterungsbedingungen während des Blütenbesuchs abhängig sein. Hierauf weist der hohe Anteil toter Wildbienen in den Blüten Anfang Juni 2013 am Ende einer längeren Schlechtwetterperiode hin. Der Mai 2013 war deutlich kühler, niederschlagsreicher und sonnenärmer als im langjährigen Mittel (Tab. 1).

Die meisten der nachgewiesenen Bestäuber besitzen einen eher geringen Spezialisierungsgrad bezogen auf die Nahrungspflanzen, es handelt sich überwiegend um so genannte polylektische Arten (Tab. 3, ANTONELLI et al. 2009). Dies trifft auch auf die im Weserbergland bislang nachgewiesenen Bestäuber *Andrena haemorrhoa* und *A. helvola* zu. Trotzdem sind blütenreiche Lebensräume in der näheren Umgebung der Frauenschuh-Populationen Voraussetzung für das Vorkommen geeigneter Bestäuber. So fand VÖTH (1999) dort die höchsten Bestäubungsraten, wo blütenreiche Strukturen in unmittelbarer Nachbarschaft vorhanden waren. Die meisten Arten nisten endogäisch in Brutröhren, die in sandige oder lehmige Substrate an vegetationsarmen oder -freien, besonnten Stellen gegraben werden (Tab. 3, WESTRICH 1990). Für 16 untersuchte Wildbienen-Arten, unter ihnen auch mehrere der Gattung *Andrena* und *Colletes*, wurden maximale Distanzen von 600 m zwischen Nist- und Nahrungshabitat festgestellt (GATHMANN & TSCHARNTKE 2002). Die meisten der den Frauenschuh bestäubenden Arten dürften aufgrund ihrer geringeren Größe kleinere Entfernungen zurücklegen, so dass geeignete Nahrungshabitate nicht weiter als 100 m von Frauenschuh-Vorkommen entfernt liegen sollten, um eine regelmäßige Bestäubung zu gewährleisten.

Neben zahlreichen Insekten können auch Krabbenspinnen (Thomisidae) in und an den Blüten beobachtet werden, die sich von Blütenbesuchern und Bestäubern ernähren. Im Weserbergland wurden bislang die Krabbenspinnen *Misumenia vatia* und *Diaea dorsata* beobachtet. Beide Arten wurden auch an anderen Teilen Mitteleuropas, u. a. in Hessen in Österreich (ARZT 1954, VÖTH 1999), an Blüten des Frauenschuh nachgewiesen.

Tab. 3: Bislang nachgewiesene oder potentielle Bestäuber und Blütenbesucher des Frauenschuh (*Cypripedium calceolus*)

Land: A Österreich, CZ Tschechische Republik, D Deutschland, DK Dänemark, F Frankreich, GB Großbritannien, SE Schweden;

Bestäuber: ● Nachweis durch Beobachtung transportierter Pollenmasse; ? Blütenbesucher ohne Nachweis von Pollinientransport;

Körperlänge der Weibchen nach SCHMID-EGGER & SCHEUCHL (1997) und AMIET et al. (2001);

RL Wbl - Rote-Liste-Status für das Weserbergland (Esser et al. 2010): 2 stark gefährdet, 3 gefährdet, V Vorwarnliste, * ungefährdet, - bislang nicht nachgewiesen;

Ernährung (nach WESTRICH 1990): pl – polylektisch, ol – oligolektisch, klept – Kleptoparasit (Brutschmarotzer);

Nistweise (nach WESTRICH 1990): endog – endogäisch

Art	Land	Quelle(n)	Bestäuber	Körperlänge (♀) [mm]	RL Wbl	Ernährung	Nistweise	Bemerkung
Hymenoptera: Apidae, Andreninae (Sandbienen)								
<i>Andrena bicolor</i>	A; CZ	VÖTH 1999; DAUMANN 1968	?	9-11	*	pl	endog	
<i>A. carantonica</i>	A; DK; GB; SE	VÖTH 1991, 1999; ERNEBERG & HOLM 1999; KULL 1999; NILSSON 1979; ANTONELLI et al. 2009	●	13-14	*	?	endog	als Bestäuber in GB und SE
<i>A. cineraria</i>	DK; SE	ERNEBERG & HOLM 1999; ANTONELLI et al. 2009	●	13-14	*	pl	endog	
<i>A. flavipes</i>	CZ; D	DAUMANN 1968; MÜLLER 1868, 1873	?	11-12	*	pl	endog	
<i>A. florea</i>	F	FRANCON 1997	●	12-13	V	ol	endog	an <i>Bryonia dioica</i>
<i>A. fucata</i>	DK; SE	ERNEBERG & HOLM 1999; NILSSON 1979	●	12-13	*	pl	endog	
<i>A. gravida</i>	CZ	DAUMANN 1968	?	12-14	*	pl	endog	
<i>A. haemorrhoea</i>	A; D; DK; GB; F; SE	VÖTH 1991, 1999; MÜLLER 1873; ERNEBERG & HOLM 1999; KULL 1999; CLAESSENS & KLEYNEN 2011; NILSSON 1979; ANTONELLI et al. 2009	●	10-11	*	pl	endog	
<i>A. hattorfiana</i>	CZ	DAUMANN 1968	?	13-16	2	ol	endog	an Dipsacaceae
<i>A. helvola</i>	A; SE	VÖTH 1991, 1999; NILSSON 1979; Antonelli et al. 2009	●	10-11	*	pl	endog	
<i>A. limata</i>	A	VÖTH 1991, 1999	?	12-14	-	pl	endog	
<i>A. minutula</i>	D	MÜLLER 1869	?	6-7	*	pl	endog	

Art	Land	Quelle(n)	Bestäuber	Körperlänge (♀) [mm]	RL	Wbl	Ernährung	Nistweise	Bemerkung
<i>A. nigroaenea</i>	A; CZ; D; DK; SE	VÖTH 1991; DAU- MANN 1968; MÜLLER 1873; AHO 2005; ERNEBERG & HOLM 1999; ANTONELLI et al. 2009; NILSSON 1979	●	13-15	*	pl	endog		
<i>A. nitida</i>	A	VÖTH 1991	?	12-14	*	pl	endog		
<i>A. praecox</i>	SE	ANTONELLI et al. 2009	●	10-11	*	ol	endog		an <i>Salix</i>
<i>A. taraxaci</i>	A	VÖTH 1991, 1999	?	10-12	-	ol	endog		an Aster- aceae
<i>A. tibialis</i>	CZ; D; SE	DAUMANN 1968; MÜLLER 1868; NILS- SON 1979	●	13-14	*	pl	endog		
<i>A. vaga</i>		MÜLLER 1873	?	13-15	*	ol	endog		an <i>Salix</i>
Hymenoptera: Apidae, Apinae („Echte Bienen“)									
<i>Nomada panzeri</i>	DK	ERNEBERG & HOLM 1999	●	6-11	*	klept	-		an <i>Andrena</i> spp.
Hymenoptera: Apidae, Colletinae (Urbienen)									
<i>Colletes cunicularius</i>	SE	ANTONELLI et al. 2009	●	13-14	*	ol	endog		an <i>Salix</i>
Hymenoptera: Apidae, Halictinae (Schmal- oder Furchenbienen)									
<i>Halictus tumulorum</i>	DK; SE	ERNEBERG & HOLM 1999; NILSSON 1979	●	6-8	*	pl	endog		
<i>Lasioglossum albipes</i>	DK; SE	ERNEBERG & HOLM 1999; NILSSON 1979	●	7-9	*	pl	endog		
<i>L. calceatum</i>	DK; SE	ERNEBERG & HOLM 1999; NILSSON 1979	●	8-9	*	pl	endog		
<i>L. fratellum</i>	DK; SE	ERNEBERG & HOLM 1999; ANTONELLI et al. 2009	●	6-8	V	pl	endog		
<i>L. fulvicorne</i>	SE	ANTONELLI et al. 2009	●	6-7	*	pl	endog		
<i>L. leucopus</i>	DK	ERNEBERG & HOLM 1999	?	5-6	*	pl	endog		
<i>L. marginatum</i>	A	VÖTH 1991	?	8-9	-	pl	endog		
<i>L. morio</i>	DK; SE	ERNEBERG & HOLM 1999; NILSSON 1979	●	5-6	*	pl	endog		
<i>L. quadrinotatum</i>	SE	NILSSON 1979	●	7-8	3	pl	endog		
<i>L. rufitarse</i>	DK	ERNEBERG & HOLM 1999	?	6-7	3	pl	endog		

5.2 Fruchtansatz

Der im Jahr 2012 in den beiden größten Vorkommen Nordrhein-Westfalens festgestellte Fruchtansatz von 35 bzw. 32 % liegt im oberen Bereich der für die Art angegebenen Befruchtungsraten von 22,6 bis 33,3 % (AHO 2005) bzw. 0,5 bis 45 % (ELEND & GERSTENBERGER 1996). Insbesondere das Vorkommen bei Beverungen liegt im halbschattigen Bereich eines Südhangs und dürfte ein für die wechselwarmen bestäubenden Wildbienen vergleichsweise günstiges Mikroklima aufweisen. ERNEBERG & HOLM (1999) konnten in Dänemark beobachten, dass besonnte Vorkommen gegenüber stärker beschatteten einen deutlich höheren Fruchtansatz zeigten.

Der hingegen sehr geringe Fruchtansatz im Jahr 2013 von deutlich unter 5 % dürfte insbesondere eine Folge der regenreichen und sonnenarmen Witterung der zweiten Maihälfte gewesen sein (s. o.). Diese führte zu einer stark verminderten Flugaktivität der Bestäuber zur Hauptblütezeit im Jahr 2013. Auch andere Studien belegen, dass der Fruchtansatz sehr variabel sein und von Jahr zu Jahr sehr stark schwanken kann (z. B. DAUMANN 1968, ELEND & GERSTBERGER 1996, ERNEBERG & HOLM 1999).

5.3 Bedeutung der sexuellen Vermehrung für den Erhalt des Frauenschuh

Frauenschuh-Pflanzen können sehr alt werden. Viele erreichen ein Alter von über 30, manche sogar von bis zu 100 Jahren (KULL 1999). Zudem können die Pflanzen sehr lange Zeit im Boden überdauern, ohne zu blühen (PEDERSEN et al. 2012). Die Strategie besteht daher in einer erst spät einsetzenden sexuellen Fortpflanzung sowie einer vergleichsweise geringen Fortpflanzungsrate. Letztere zeigt sich auch darin, dass lediglich ein bis zwei Blüten je Spross ausgebildet werden und der Fruchtansatz vergleichsweise gering ist. Untersuchungen haben außerdem gezeigt, dass bei ungünstigen Umweltverhältnissen wie z.B. durch hohe Beschattung die Pflanzen eher in die vegetative Vermehrung und in

die Ausbildung von Blattmasse investieren als in die sexuelle Vermehrung (SHEFFERSON et al. 2006). Dies könnte auch als Reaktion gewertet werden, dass bei stärkerer Beschattung die Wahrscheinlichkeit der Bestäubung durch Insekten abnimmt und sich daher die Investition in Blüten unter diesen Bedingungen für die Pflanzen nicht lohnt.

Die in vielen Vorkommen eher auf eine vegetative Vermehrung ausgelegte Fortpflanzungsstrategie hat zum Vorteil, dass Standorte mit günstigen Bedingungen dauerhaft und konkurrenzstark besiedelt werden können (vgl. ELEND & GERSTBERGER 1996). Insbesondere isolierte sowie kleine Populationen zeigen jedoch infolge der vegetativen Vermehrung eine deutlich geringere genetische Varianz (PEDERSEN et al. 2012) als solche in Gebieten, in denen zahlreiche größere Vorkommen durch sexuelle Vermehrung in genetischem Austausch untereinander stehen (BRZOSKO et al. 2009).

Die rein vegetative Vermehrung führt zumindest langfristig zu einer genetischen Verarmung (BRZOSKO et al. 2002) und somit zu einer höheren Anfälligkeit gegenüber Umweltveränderungen durch ein geringeres Maß an Anpassungsfähigkeit (NICOLE et al. 2005). Für das langfristige Überleben der Populationen ist daher die sexuelle Vermehrung sehr wichtig (vgl. ANTONELLI et al. 2009).

5.4 Habitatmanagement

Der Frauenschuh ist – zumindest in den Landschaften der norddeutschen Mittelgebirge – eine Pflanze halbschattiger Standorte auf Kalk und kommt vor allem an Waldrändern, in lichten Wäldern (Abb. 8), auf Waldlichtungen und in gebüschreichen Kalkmagerrasen vor. Neben Kalk-Buchenwäldern besiedelt die Art auch andere auf Kalkböden stockende lichte Wälder wie z. B. Fichten- und Kiefernforsten. Aufgrund der langsamen Fortpflanzung des Frauenschuh ist oftmals die kleinräumige Ausbildung von Mosaikflächen unterschiedlichster Sukzessionsstadien und damit unterschiedlicher Habitateignung

wichtig. Dies ist typisch für Waldökosysteme, die einer natürlichen oder naturnahen Dynamik unterliegen (REMMERT 1991, SCHERZINGER 1996). Dabei können diese Mosaikflächen auch innerhalb der gleichen Waldgesellschaft oft auf engem Raum ausgebildet sein. Zu den Gestaltern, die diese Walddynamik ausmachen, gehören dabei neben Wind, Feuer, Trockenheit und anderen witterungsbedingten Einflüssen auch Lebewesen wie z. B. Insekten oder große Pflanzenerfresser (z. B. BUNZEL-DRÜKE et al. 1999).

In den letzten Jahrhunderten ist die natürliche Walddynamik vor allem von der z. T. intensiven Nutzung der Wälder überprägt worden. In vielen Regionen hat der Frauenschuh von einer intensiven Nutzung der Wälder z. B. durch Waldweide oder zur Brennholzgewinnung profitiert. Niederwald- und vor allem Mittelwaldnutzung dürfte sich sehr positiv auf die Bestände des Frauenschuh ausgewirkt haben. Insbesondere letzterer kommt dabei eine hohe Bedeutung zu, da durch diese Nutzung regelmäßig für den Frauenschuh gut geeignete, halbschattige Standorte entstehen.



Abb. 8: Besonnener Standort auf einer Waldlichtung mit Deckung der Baumschicht von etwa 50 %. Für den Frauenschuh (*Cypripedium calceolus*) sind diese Lichtverhältnisse optimal. Die bestäubenden Sandbienen finden hier bei entsprechender Witterung thermisch günstige Flugplätze. (Kreis Hörter, 22.05.2012; Foto: M. LOHR)

Viele Frauenschuh-Vorkommen stocken daher auf Standorten, die durch die oben beschriebenen historischen Nutzungsformen z. T. bis ins 20. Jahrhundert hinein geprägt wurden (vgl. DIDIER & ROYER 1994, ELEND & GERSTENBERGER 1996), so auch im Weserbergland. In diesem Naturraum finden sich viele Populationen auf ehemaligen Kalkmagerrasen, die erst in den

letzten Jahrzehnten infolge von Verbuschung oder Kiefern-Aufforstungen wieder mit Gehölzen bewachsen sind.

Gefährdungsursachen des Frauenschuh sind neben der direkten Nachstellung der attraktiven Pflanzen durch Ausgraben vor allem die zunehmende Beschattung der Standorte. Vielerorts ist

dies auf die Nutzungsänderung – Aufgabe der Nieder- und Mittelwaldbewirtschaftung sowie der Waldbeweidung – zurückzuführen. Das Zuwachsen der Standorte bewirkt nicht nur einen geringeren Lichtgenuss, sondern führt oftmals zu einer stärkeren und dichteren Streuschicht, so dass die sexuelle Vermehrung zunehmend beeinträchtigt ist, da die Pflanzen nicht mehr oder kaum noch keimen können. Außerdem führt die zunehmende Beschattung zu einem verringerten

Anteil blühender Sprosse sowie zu einem Rückgang der Bestäuberaktivität, weshalb auch die sexuelle Vermehrungsrate unter diesen Bedingungen abnimmt.

Die folgenden Maßnahmen sind besonders für die Optimierung der Habitate des Frauenschuh geeignet.

- **Förderung der sexuellen Vermehrung des Frauenschuh durch Erhalt oder Entwicklung günstiger Fortpflanzungshabitate für die Bestäuber**

Hierzu sollten zumindest kleinräumig lichte Standorte mit offenem Boden in einer Entfernung von nicht mehr als 100 m zu den Frauenschuh-Vorkommen geschaffen werden. Besonnte Böschungen sollten erhalten und Wege nicht asphaltiert werden.

- **Verbesserung der Keimungsbedingungen durch das vorsichtige Entfernen der Humusschicht um bestehende Horste herum**

Nach NICOLE et al. (2005) ist die Samenkeimung vor allem in der unmittelbaren Umgebung bereits vorhandener Frauenschuh-Pflanzen zu beobachten.

- **Nutzung bzw. Pflege, die sich an den historischen Nutzungsformen „Nieder- und Mittelwaldbewirtschaftung“ orientiert**

Anzustreben ist eine Beschattung durch Gehölze von 40 bis maximal 70 % in Abhängigkeit von Exposition und Hangneigung. Die Nutzung bzw. Pflege sollte dabei in möglichst kleinen, jeweils nur wenige 100 m² umfassenden, mosaikartig angelegten Parzellen erfolgen. Dies kann zumeist durch die Entnahme einzelner, stärker beschattender Bäume oder durch die Auflichtung der Strauchschicht erreicht werden. Dort, wo die Krautschicht eine Deckung von mehr als 30 % einnimmt, sollte diese durch Mahd reduziert werden. In Beständen der Fieder-Zwenke (*Brachypodium pinnatum*) sollte außerdem die Streu vorsichtig entfernt werden, wenn diese zu dicht wird.

Danksagung

Jörg VON DER REIDT, Hameln, und Nicolas VEREKEN, Brüssel, bestimmten Fotos von Blüten besuchenden Hautflüglern nach. Isabel FIEBIG, Höxter, half bei der Bestimmung der Totfunde, Studierende des Fachbereichs Landschaftsarchitektur bei der Beobachtung der Bestäuber im

Gelände. Letztere erfolgte im Rahmen eines im LIFE+-Projektes "Vielfalt auf Kalk" durchgeführten Studienprojektes des Fachbereiches Landschaftsarchitektur und Umweltplanung der Hochschule OWL. Ihnen allen gebührt mein herzlicher Dank.

Literatur

- AHO NRW (ARBEITSKREIS HEIMISCHE ORCHIDEEN NORDRHEIN-WESTFALEN) (Hrsg.) (2001): Die Orchideen Nordrhein-Westfalens. – Selbstverlag.
- AHO (ARBEITSKREISE HEIMISCHE ORCHIDEEN) (Hrsg.) (2005): Die Orchideen Deutschlands. – Uhlstädt-Kirchhasel.
- AMIET, F., HERRMANN, M., MÜLLER, A. & R. NEUMEYER (2001): Apidae 3. Halictus, Lasioglossum. – Fauna Helvetica **6**, Neuchâtel, CSCF & SEG.
- AMIET, F., HERRMANN, M., MÜLLER, A. & R. NEUMEYER (2010): Apidae 6. Andrena, Meliturga, Panurginus, Panurgus. – Fauna Helvetica **26**, Neuchâtel, CSCF & SEG.
- AMIET, F. & A. KREBS (2012): Bienen Mitteleuropas. Gattungen, Lebensweise, Beobachtung. – Bern, Haupt.
- ANTONELLI, A., DAHLBERG, C. J., CARLGREN, K. H. I. & T. APPELQVIST (2009): Pollination of the Lady's slipper orchid (*Cypripedium calceolus*) in Scandinavia. – Nordic Journal of Botany **27**: 1-8.
- ARZT, T. (1954): Frauenschuh und Spinne. – Natur und Volk **84**: 421-425.
- BEINLICH, B. & F. GRAWE (2012): "Kalkgeprägte Trockenlebensräume im Kreis Höxter" – ein Life+-Projekt für den Kreis Höxter (NRW). – Beiträge zur Naturkunde zwischen Egge und Weser **23**: 35-62.
- BERGSTRÖM, G., BIRGERSSON, G., GROTH, I. & L. A. NILSSON (1992): Floral fragrance disparity between three taxa of Lady's Slipper *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae). – Phytochemistry **31**: 2315-2319.
- BMU (BUNDESMINISTERIUM FÜR UMWELT, NATURSCHUTZ UND REAKTORSICHERHEIT) (2011, Hrsg.): Der Zustand der biologischen Vielfalt in Deutschland. Der Nationale Bericht zur FFH-Richtlinie. – Berlin, Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit, Bonn-Bad Godesberg, Bundesamt für Naturschutz.
- BRZOSKO, E., WROBLEWSKA, A. & M. RATKIEWICZ (2002): Spatial genetic structure and clonal diversity of island populations of lady's slipper (*Cypripedium calceolus*) from the Biebrza National Park (northeast Poland). – Molecular Ecology **11**: 2499-2509.
- BRZOSKO, E., WROBLEWSKA, A., RATKIEWICZ, M., TILL-BOTTRAUD, I., NICOLE, F. & U. BARANOWSKA (2009): Genetic diversity of *Cypripedium calceolus* at the edge and in the centre of its range in Europe. – Annales Botanici Fennici **46**: 201-214.
- BUNZEL-DRÜKE, M., DRÜKE, J., HAUSWIRTH, L. & H. VIERHAUS (1999): Großtiere und Landschaft – von der Theorie zur Praxis. – Natur und Kulturlandschaft **3**: 210-229.
- CLAESSENS, J. & J. KLEYNEN (2011): The flower of the European orchid. Form and Function. – Selbstverlag.
- DAUMANN, E. (1968): Zur Bestäubungsökologie von *Cypripedium calceolus* L. – Österreichische Botanische Zeitschrift **115**: 434-446.
- DARWIN, C. (1862): On various contrivances by which orchids are fertilized by insects. – London, John Murray.
- DER RAT DER EUROPÄISCHEN GEMEINSCHAFTEN (1992): Richtlinie 92/43/EWG vom 21. Mai 1992 zur Erhaltung der natürlichen Lebensräume sowie der wildlebenden Tiere und Pflanzen. – Amtsblatt der EWG L206: 7-50.
- DIDIER, B. & J.-M. ROYER (1994): Répartition, écologie, phytosociologie, dynamique et protection des populations de sabot de Vénus (*Cypripedium calceolus* L.) dans le nord-est de la France. – Bulletin de la Société de Sciences Naturelles et d'Archéologie de la Haute-Marne **24** (12): 269-308.
- DRÜKE, H. (1980): Der Frauenschuh im Naturschutzgebiet "Bergeler Wald" bei Oelde. – Natur und Heimat **40**: 81-82.
- DWD (DEUTSCHER WETTERDIENST) (2013): Klimadaten Deutschland. Station 10430 Bad Lippspringe. – OnlineDatenbank: www.dwd.de (abgerufen am: 03.10.2013).
- ECCARIUS, W. (2009): Die Orchideengattung *Cypripedium*. Phylogenie, Taxonomie, Morphologie, Biologie, Verbreitung, Ökologie und Hybridisation. – Bürgel, EchinoMedia.
- ELEND, A. & P. GERSTBERGER (1996): Zur Populationsökologie des Frauenschuhs (*Cypripedium calceolus* L., Orchidaceae). – Hoppea **57**: 331-358.
- ERNEBERG, M. & B. HOLM (1999): Bee size and pollen transfer in *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae). – Nordic Journal of Botany **19**: 363-367.
- ESSER, J., FURHMANN, M. & C. VENNE (2009): Rote Liste und Gesamtartenliste der Wildbienen und Wespen (Hymenoptera: Apidae, Crabronidae, Sphecidae, Ampulicidae, Pompilidae, Vespidae, Tiphiidae, Sapygidae, Mutillidae, Chrysididae) Nordrhein-Westfalens. – Ampulex **2**: 5-60.

- GATHMANN, A. & T. TSCHARNTKE (2002): Foraging ranges of solitary bees. – *Journal of Animal Ecology* **71**: 757-764.
- GRELL, E. (2010): Duft und natürliche Bestäubung von Cypridien: *Cypripedium calceolus*. – *Orchideen-Zeitschrift* **1**: 28-32.
- HEINRICH, W. & R. LORENZ (1996): Frauenschuh (*Cypripedium calceolus* L.) – Die Orchidee des Jahres 1996. – Berichte aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen **13**: 61-93.
- HÖVERMANN, J. (1963): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 99 Göttingen. Geographische Landesaufnahme 1 : 200 000. Naturräumliche Gliederung Deutschlands. – Selbstverlag der Bundesanstalt für Landeskunde und Raumforschung, Bad Godesberg.
- KIEL, E.-F. (2007): Erhaltungszustand der FFH-Arten in NordrheinWestfalen. Ergebnisse des FFH-Berichtes 2001-2006. – *Natur in NRW* **32** (2): 12-17.
- KULL, T. (1999): *Cypripedium calceolus* L. Biological Flora of the British Isles 208. – *Journal of Ecology* **87**: 913-924.
- LANUV NRW (2013): Natura 2000-Gebiete in Nordrhein-Westfalen. – Online-Datenbank: www.naturschutzinformationen-nrw.de (abgerufen am: 10.11.2013).
- MASING, V. (1980): Insect trapping by lady's slipper *Cypripedium calceolus* L. – In: ROOST, V. (ed.): Conservation and Cultivation of Orchids: 143. The Academy of Sciences, Tallinn, Estonia.
- MÜLLER, H. (1868): Beobachtungen an westfälischen Orchideen. – Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins der Preußischen Rheinlande und Westfalens **25**: 1-62.
- MÜLLER, H. (1873): Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Ein Beitrag zur Erkenntniss des ursächlichen Zusammenhanges in der organischen Natur. – Leipzig: Engelmann.
- NICOLE, F., BRZOSKO, E. & I. TILL-BOTTRAUD (2005): Population viability analysis of *Cypripedium calceolus* in a protected area: longevity, stability and persistence. – *Journal of Ecology* **93**: 716-726.
- NILSSON, L.A. (1979): Anthecological studies on the Lady's Slipper, *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae). – *Botaniska Notiser* **132**: 329-347.
- PEDERSEN, H.A., RASMUSSEN, H.N., KAHANDAWALA, I.M. & M.F. FAY (2012): Genetic diversity, compatibility patterns and seed quality in isolated populations of *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae). – *Conservation Genetics* **13**: 89-98.
- RAABE, U., BÜSCHER, D., FASEL, P., FOERSTER, E., GÖTTE, R., HAEUPLER, H., JAGEL, A., KAPLAN, K., KEIL, P., KULBROCK, P., LOOS, G.H., NEIKES, N., SCHUMACHER, W., SUMSER, H. & C. VANBERG (2011): Rote Liste und Artenverzeichnis der Farn- und Blütenpflanzen - Pteridophyta et Spermatophyta - in Nordrhein-Westfalen. – In: LANDESAMT FÜR NATUR, UMWELT UND VERBRAUCHERSCHUTZ NRW (LANUV) (Hrsg): Rote Liste der gefährdeten Pflanzen, Pilze und Tiere in Nordrhein-Westfalen. 4. Fassung, LANUV-Fachbericht **35** (1): 49-183.
- REMMERT, H. (1991): Das Mosaik-Zyklus-Konzept und seine Bedeutung für den Naturschutz: Eine Übersicht. – *Laufener Seminarbeiträge* 5/91: 5-15.
- SCHERZINGER, W. (1996): Naturschutz im Wald. Qualitätsziele einer dynamischen Waldentwicklung. – Stuttgart: Ulmer.
- SCHMID-EGGER, C. & E. SCHEUCHL (1997): Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs unter Berücksichtigung der Arten der Schweiz. Band III: Andrenidae. – Eigenverlag, Velden/Vihs.
- SHEFFERSON, R. P., KULL, T. & K. TALI (2006): Demographic response to shading and defoliation in two woodland orchids. – *Folia Geobotanica* **41**: 95-106.
- SINGER, R. (2002): Der Frauenschuh (*Cypripedium calceolus* L.). – Veröffentlichungen des Naturkundlichen Vereins Egge-Weser **15**: 65-66.
- VÖTH, W. (1991): *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) in Niederösterreich. – *Linzer Biologische Beiträge* **23**: 537-566.
- VÖTH, W. (1999): Lebensgeschichte und Bestäuber der Orchideen am Beispiel von Niederösterreich. – *Stapfia* **65**: 1-257.
- WESTRICH, P. (1990): Die Wildbienen Baden-Württembergs. 2. Aufl. Band 2: Spezieller Teil. – Stuttgart: Ulmer.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Mathias LOHR

Hochschule Ostwestfalen-Lippe
 Fachbereich 9
 Fachgebiet Landschaftsökologie
 und Naturschutz

An der Wilhelmshöhe 44
 37671 Höxter

mathias.lohr@hs-owl.de