

Linzer biol. Beitr.	23/2	537-566	30.12.1991
---------------------	------	---------	------------

CYPRIPEDIUM CALCEOLUS L. (ORCHIDACEAE) IN NIEDERÖSTERREICH*

W. VÖTH, Mödling

Die Fragestellung

In Österreich hat das über weite Gebiete der gemäßigten und kühlen Zonen Eurasiens verbreitete *Cyripedium calceolus* L., im Volksmund "Frauensschuh" genannt, ein lückenhaftes Vorkommen. Dieses ist für Niederösterreich aus der nach NIKLFELD (1971) in Grundfelder und Quadranten unterteilten Regionalkarte ersichtlich (Karte 1). Besser als auf dieser Graphik wird die lückenhafte Verbreitung auf der Punktkarte für das gleiche Gebiet ersichtlich (Karte 2). Auf dieser sind die Fundorte markiert und mit unterschiedlichen Symbolen aufgeschlüsselt, und zwar in Fundorte, deren Populationen zwischen 1960 und 1990 nachgewiesen werden konnten, in solche nach Angaben aus der Literatur, welche nicht überprüft wurden, und in Populationen, die nicht aufzufinden waren und als erloschen registriert wurden.

Die Fundorte auf der Punktkarte ergeben für *C. calceolus* + zwei in sich geschlossene Verbreitungsareale: ein Areal mit schütter zusammenhängenden Fundorten im Bereich der Mittelgebirge im nördlichen und nordöstlichen Alpenvorland und ein weiteres Areal mit gehäuftem Vorkommen in den südlichen und südöstlichen Gebieten der steirisch-niederösterreichischen Kalkalpen. Aus dieser ungleichen Verbreitung ergibt sich die Frage, ob dies an der geologischen Bodenbeschaffenheit und/oder an den meteorologischen Einflüssen liegt?

Das Labellum der Blüte von *C. calceolus* stellt durch seine Form eine Kesselfalle dar. Das in ihr gefangene Insekt erlangt seine Freiheit durch den an der Blüte entlang des Gynostemiums vorhandenen Fluchtkanal, vorbei an Stigma und schmierigen Pollinien. Für Österreich war der Bestäuber noch unausgeforscht, obzwar dieser aus den nördlichen Nachbarländern bekannt ist. Dieser Frage wurde nachgegangen. Auch wurde untersucht,

* Diese Veröffentlichung ist Herrn Hofrat Ing. Mag.pharm. Dr. H. Kadan und Frau Hofrat Ing. Mag.pharm. L. Kauba für selbstlose Übersetzungen von "Zusammenfassungen" meiner Veröffentlichungen ins Englische gewidmet.

ob das Labellum als Blütenfalle zusätzlich befähigt sein kann, die Funktion einer Obdachblume auszuführen. Mit der Ermittlung des Bestäubers ergab sich die Frage, ob *C. calceolus* zusammen mit diesem die letzte Eiszeit in Refugien überleben konnte.

Zur geologischen Formation der Standorte

Bei Übertragung der erstellten Punktkarte auf eine geologisch-tektonische Karte von Niederösterreich ergibt sich für *C. calceolus* eine Begrenzung seiner Verbreitung auf bestimmte Formationen (Karte 3).

Das gesteinsmäßig einheitliche Granithochland im Nordwesten von Niederösterreich und das östlich anschließende metamorphe Erstarrungs- und Sedimentgestein ist frei von *C. calceolus*, ausgenommen der Ostrand des Areals mit fjordähnlichen und inselartigen Ablagerungen aus der tertiären Periode mit verstreut anzutreffenden Populationen der Orchidee (Karte 4, als Beispiel ein Ausschnitt aus dem Nordostrand des Areals).

Im Südwesten von Niederösterreich und im nach Süden anschließenden Bundesland erheben sich die vorwiegend aus Dachstein- und Wettersteinkalk bestehenden steirisch-niederösterreichischen Kalkalpen. Gebietsweise breiten sich an steileren süd- und südostseitigen Berghängen und in den nach Süden gerichteten Tälern, in Höhen zwischen 600 und 1000 m - an mir nicht bekannten Standorten bis 1400 m - kleinere bis individuenreichere *C. calceolus*-Populationen aus. Sie sind generell von den aus Westen bis Norden kommenden Winden und Kälteeinbrüchen geschützt. Die Szenerie solcher Standorte sind, z.B. am Schneeberg, die steileren Berghänge der während der Eiszeit vom Schneewasser geformten Schluchten oder, z.B. im Gebiet des Hochschwabs, die während der Eiszeit am Fuß der Felswände angehäuften Schotterhänge oder die mit Geröll eingebneten Täler. Die oberste Erdbodenschicht dieser Standorte besteht aus mit Humus bedecktem felsigen Gestein bzw. aus mit Humus angehäuften Schotter oder Geröll der umgebenden Felswände.

Zwischen den nordöstlichen Kalkalpen im Süden und dem Granithochland im Norden breitet sich das heutzutage von der Donau durchströmte Alpenvorland aus. Dieses ist aus dem ursprünglich beiderseits der genannten Gebirgstöcke sich großräumig ausbreitenden Urmeere mit ihrer west-östlichen Meeressstraße hervorgegangen. Am Südrand des Alpenvorlandes erstreckt sich entlang der Alpen westwärts die gebietsweise unterschiedlich breite Flyschzone aus. Geologisch ist der Flysch eine Ablagerung des

Meeres und ergibt an der Erdoberfläche verwitternd einen lehmigen, schlecht wasserdurchlässigen Boden. Generell ist die Flyschzone frei von *C. calceolus*-Populationen, möglicherweise ausgenommen im Überlappungsbereich zum tertiären Areal.

Das Alpenvorland im Nordosten von Niederösterreich mit seinen 300 bis 600 m hohen, flachhügeligen Mittelgebirgen ging geologisch aus Ablagerungen der durch die Urflüsse in das Urmeer getragenen Sedimente und Konglomerate der benachbarten Silikat- und Kalkgebirgsstöcke hervor. Diese Rückstände aus der alt- und jungtertiären Periode ergeben, an der Erdoberfläche verwitternd und mit Humus untermischt, die podsolide Braunerde unserer Wälder. Diese besteht aus humusreichem Tegel und ist gebietsweise zusätzlich mit Mergel oder mit Kalk und Sand angereichert. Das eher kleine Areal erweist sich gegenüber den Gebieten mit später erfolgten Ablagerungen als ein für *C. calceolus* geschlossener Lebensraum (Karte 3). In den zwischen die gegliederte tertiäre Zone eingefügten Gebieten mit diluvialen Ablagerungen von glazialen und interglazialen Tonen und Sanden wurden bisher keine *C. calceolus*-Populationen angetroffen. Dies trifft auch auf die alluvialen Ufergebiete der neuzeitlichen Flüsse und Bäche zu.

Über die Verteilung der Niederschläge

Niederösterreich ist orographisch uneinheitlich. Zwischen Flachland und Berggipfeln ergeben sich Höhendifferenzen bis zu 1900 m. Dieser Gegensatz läßt keine gleichmäßige Verteilung der jährlichen Niederschläge zu. In flachhügeligen Gebieten verwehen die nahezu nicht aufgehörenden Winde die regenbringenden Wolken unausgeregnet. Sie überfliegen die ländlichen Gebiete und stauen sich im Bereich der Berge und der Gebirgsketten und bringen vor allem den west- und nordwestlichen Hängen ergiebige Niederschläge. Diese erhöhen sich im Gipfelbereich durch die Niederschläge der aus den durch Abkühlung der hangaufwärts getriebenen Luftmassen hervorgebrachten Stauwolken.

Aus dem Vergleich der Punktkarte von *C. calceolus* und der Karte mit durchschnittlichen jährlichen Niederschlagsmengen für die Periode von 1891 bis 1950 (STEINHAUSER 1952) wird entnommen, daß im Gebiet mit weniger als 600 mm Niederschlag im Jahr keine Populationen der Orchidee vorhanden sind (Karte 5). Dieses Areal umfaßt vorwiegend ebene bis flachhügelige, landwirtschaftlich genutzte Gebiete.

Das Vorkommen von *C. calceolus* konzentriert sich im mittleren und öst-

lichen Niederösterreich auf Gebiete mit Niederschlagsmengen zwischen 600 und 800 mm. Die Standorte sind an Hängen oder am Fuß bewaldeter Hügel und Berge, im Bereich von Wasserläufen, an ausgetrockneten Quellläufen und Bachbetten, sowie im Bereich von Mulden mit nach Regen bzw. Schneeschmelze wasserhaltenden Böden. Dieses Areal umfaßt die Mittelgebirge von colliner Hügelstufe bis zu beginnender submontaner Vorbergstufe.

Die kombinierte Fundort/Niederschlagsmengen-Karte weist in Bereichen von 800 bis 1000 mm Niederschlag im Jahr nahezu keine Fundorte der Orchidee auf. Der Literatur entnommene Vorkommen im Bereich der Donau bedürfen einer Überprüfung hinsichtlich der Fundorte und der örtlichen Niederschlagsmenge.

Das Areal mit Niederschlägen zwischen 1000 und 1200 mm breitet sich höhenmäßig in der montanen Berg- und der unteren Hälfte der subalpinen Voralpenstufe der steirisch-niederösterreichischen Kalkalpen, zwischen 600 und 1600 m aus. Die Niederschläge fallen entsprechend der Jahreszeit teils als Regen, teils als Schnee, welcher, je nach Gebirgshöhe und örtlicher Gegebenheit eine zwischen 100 und 120 Tage anhaltende geschlossene Schneedecke ergibt. Im Vergleich dazu bleibt die Schneedecke im niederösterreichischen Mittelgebirge, in Höhen zwischen 300 und 500 m, nur durch 48 bis 51 Tage liegen (KLETTER 1976). Im Gebiet mit Niederschlagsmengen von unter 1000 bis 1200 mm sind die Standorte in Höhen zwischen 700 und 1000 m anzutreffen. Sie überschreiten nicht die bei etwa 1400 m beginnende subalpine Voralpenstufe mit mehr als 1200 mm Niederschlag im Jahr.

Bodenbeschaffenheit und Lebensraum

In Niederösterreich weisen im Bereich der *C. calceolus*-Standorte die Sedimentablagerungen im tertiären Areal unterschiedliche Zusammensetzungen auf. Diese Ablagerungen aus Tonen, Mergel, Löß und feinkörnigem Sandstein (SCHROEDER 1969) ergeben mit Anteilen von Humus und Edaphon die von Wurzeln der Pflanzen durchsetzte Lößbraunerde. Sie ist durchwegs feinkörnig und feinporig, sodaß das nach Niederschlägen eingedrungene Regenwasser nur langsam als Bodenwasser abfließen kann. Die vorhandene Kohäsion ermöglicht dem gespeicherten Bodenwasser die vorhandenen Substanzen zu lösen. Im tertiären Areal ist die oberste Erdschicht und das Bodenwasser nährstoffreich und der pH-Wert im Wurzelbereich von *C. calceolus* variiert zwischen pH 6.0 und 7.5 (Tabelle 1).

Das bodenbildende Gestein der Standorte in den steirisch-niederösterreichischen Kalkalpen ist das von deren Felswänden während der Eiszeit durch Einwirkung von Regen und Frost sich lösende Gestein. Dieses häufte sich in Nischen der Felswände oder am Fuß dieser zu Schotterhalden an bzw. ebnete als Geröll vom Regen- und Schmelzwasser befördert die Talsohlen und Schluchten zu Hochflächen ein. Als Nachschub ausblieb, bedeckten Flugsand, angewehrte Sedimente und aufkommende Vegetation die Oberfläche der Schutthalden und der Hochflächen. Die Struktur dieser Böden, abgesehen von der obersten örtlich unterschiedlich starken Humusschichte, ist infolge eines weiträumigen Lückensystems grobporig. In diesem fließt das Bodenwasser nach Regen oder Schneeschmelze sehr rasch ab und kann sich nicht mit löslichen Bodensubstanzen anreichern. Der Erdboden und das Bodenwasser sind nährstoffarm und der pH-Wert dieser calciophilen Böden schwankt zwischen pH 6.2 und 8.0 (Tabelle 1).

Die Strukturanalyse gab Anlaß für die Überprüfung des Ausbreitungsvermögens der *C. calceolus*-Wurzeln im Gefüge dieser unterschiedlichen Böden. Bei mehreren Individuen wurden bei Wahrung ihrer Lebensfähigkeit die Wurzeln halbseitig von der Erde befreit und nach Studien ihrer Ausbreitung noch am gleichen Tag sachgemäß mit dem entfernten Erdmaterial zugedeckt. Entsprechende Freilegungen von Wurzeln wurden in mehreren Jahren zwischen 1962 und 1978 bei Zemling am Fuß des Manhartsberges bzw. bei Tragöß am Hochschwab vorgenommen.

C. calceolus entwickelt jährlich einen neuen sympodialen und plagiotrop wachsenden Rhizomabschnitt und bildet jeweils gegen Ende der Vegetation die 10-20 mm hohe orthotrop wachsende Sproßanlage aus. Diese entfaltet nach der Winterruhe den oberirdischen, nicht immer zum Blühen kommenden Laubsproß und an dessen Basis seine meist vier neuen Wurzeln. Diese überleben den jährlich absterbenden Laubsproß und können während weiterer Jahre den jeweils jüngsten Laubsproß mit den übrigen Wurzeln miternähren.

Die Bodenabhebungen im Fichtenwald bei Tragöß am Schotterhang und in einer Schlucht ergaben, daß der jährliche Innovationssproß in gleichbleibender Tiefe von 2-4 cm zur Bodenoberfläche jede Erhöhung durch neu abgelagerte Fichtennadeln einzuhalten befähigt war. Die bis 60 cm langen Wurzeln erreichten eine Bodentiefe bis zu 40 cm. Die Wurzeln werden nach jedem Niederschlag vom rasch abfließenden Bodenwasser umspült und erneut wasserfrei gelegt. Sie vermögen, zufolge ihrer großen Ausbreitung im Erdboden und durch das durch die zahlreichen Niederschläge nach-

gelieferte Bodenwasser, summarisch dennoch die für das Individuum erforderlichen Nährstoffe aus dem mineralarmen Bodenwasser aufzunehmen.

Die Bodenabhebungen im Fichtenwald bei Zemling, im tertiären Areal ergaben, daß der Innovationssproß, bezogen auf die ebene Erdoberfläche, 1-3 cm tief liegt. Die Wurzeln des jährlich neuen Laubsprosses breiten sich oberflächennah zu einem sich mit älteren Wurzeln \pm verflechtenden Wurzelballen aus. Die Wurzeln dringen allgemein nicht tiefer als bis etwa 15 cm in das Erdreich ein. Ihre Nähe zur Erdoberfläche ist bedingt durch die große Wasserhaltefähigkeit der feinkörnigen Lößbraunerde und durch die fehlende Erneuerung der Bodenluft in etwas tieferen Bodenschichten. Auch ohne diagonale Wurzelbildung und ohne Niederschläge ermöglicht das stationäre, nährstoffarme Bodenwasser und die geringe Luftfeuchte im Bereich der Bodenoberfläche während Trockenperioden eine optimale Nährstoffaufnahme für die Entwicklung des Individuums.

Eine Abweichung vom plagiotropen Wuchs des Rhizoms durch die lawinenartige Verschüttung eines *C. calceolus*-Standortes mit Kalksteinschotter wurde am Fuße des Großen Buchsteins in der Steiermark beobachtet. Die Sproßaustriebe der Orchidee blieben im ersten Jahr nach der bis zu 20 cm hohen Verschüttung mit Schotter aus. Im nachfolgenden Jahr entfalteten sich aus dem Schotter heraus mehrere, nicht blühende Laubsprosse. Zuvor erreichten ihre Rhizome nach \pm orthotropem Wuchs den für plagiotropen Wuchs erforderlichen Tiefenabstand zur Erdoberfläche. Dies ist kein Einzelfall, denn bereits IRMISCH (1853) berichtete von orthotrop wachsenden Rhizomen nach Veränderung der Standortoberfläche.

Der Einfluß der Begleitflora

Beobachtungen am Standort von *C. calceolus* über den Einfluß seiner Begleitflora und sein Verhalten dieser gegenüber wurden von 1973 bis 1988 auf einer kleineren Aufforstung bei Zemling gemacht, innerhalb welcher auf etwa 250 m² zahlreiche *C. calceolus* wuchsen. Die aufgeföresteten, 1,5 bis 2,5 m hohen Fichten standen in Reihen mit etwa 2,5 m Abstand und innerhalb dieser etwa 1,5 bis 2 m voneinander entfernt. Nach den Wuchsorten der Orchidee zu schließen, wurde bei der Auspflanzung der Fichten keine Rücksicht auf vorhandene *C. calceolus*

genommen. Seine ein- bis mehrsprossigen Individuen standen teils zwischen, teils innerhalb der Fichtenreihen bzw. teils in voller Sonne, teils halb- bis ganztägig beschattet. Der Waldboden war teils mit Gräsern, vorwiegend mit *Agropyron repens* (L.) PB. bewachsen, teils mit Moos und weit häufiger mit Fichtennadeln bedeckt. 1988 waren die herangewachsenen Fichten 4 bis 8 m hoch.

Durch 15 Jahre wurden alljährlich die blühenden und nicht blühenden Sprosse von *C. calceolus* gezählt und vermessen, die Anzahl der Blüten registriert, sowie die unter dem Einfluß der Begleitflora entstandenen Veränderungen erfaßt. 1973 gehörten die zwischen 5 und 45 cm hohen, 214 gezählten Sprosse 25 Individuen an. Von diesen Sprossen blühten 114 (53,2 %) mit 125 Blüten. 1988 waren 22 Individuen (um 12% weniger als 1973) mit 156 Sprossen (gegenüber 1973 eine Minderung um 27,1%) vorhanden. Von diesen Sprossen blühten 19 mit 21 Blüten (ein Rückgang bei den zur Blüte gekommenen Sprossen um 87,8%).

Der Ausfall der Sprosse von *C. calceolus* steht in engstem Zusammenhang mit der dichter gewordenen Verzweigung der heranwachsenden Fichten. Anfangs konnten sich die Laub- und Blütensprosse durch die locker verzweigten, bodennahen Äste hindurch oder unter diesen entfalten. Mit der Zeit schirmten die dichter gewordenen Zweige die überdachten Wuchsorte der Orchidee von Niederschlägen und Sonnenlicht ab. Mit dieser Beeinträchtigung begann der Entwicklungsrückgang der *O. calceolus*-Sprosse. Sie blieben in ihrer Größenentwicklung zurück, vergeilten und verkümmerten. Eine Verbesserung in der bedrängten Entwicklung begann mit dem verstärkten Abfall alternder Nadeln von den untersten Ästen. Diese Auflockerung bewirkte Einfall von Sonnenlicht und Niederschlägen zu den Wuchsorten der Orchidee innerhalb der nadelbedeckten Baumscheiben. Für die drei ausgefallenen Individuen kam diese Begünstigung zu spät, ihre Wuchsorte waren zu nahe an Stämmen der heranwachsenden Fichten.

Weitere in der Entwicklung beeinträchtigte *C. calceolus* wurden im Regenschatten von Fichten, an extrem der Sonne ausgesetzten Wuchsorten angetroffen. Blühende und nichtblühende Sprosse erreichten eine Höhe von etwa 20 cm, und ihre etwas eingerollten Laubblätter standen schräg aufwärts gerichtet. Dies ist eine auf unzureichende Bodenfeuchtigkeit zurückzuführende Entwicklungshemmung der Schatten benötigten Orchidee und keine ausschließlich auf diesen Standort beschränkte Behinderung der Sproßentwicklung; gleichartige Individuen wurden nach Abholzung bzw. Auslichtung auch auf weiteren *C. calceolus*-Standorten angetroffen.

Ein indirekter anthropogener Eingriff bei einem weiteren Standort von *C. calceolus* führte zum Rückgang der Populationsgröße. Dieser Standort bei Zemling ist ein wasserloser Graben innerhalb eines lockeren, alternden Fichtenwaldes mit geschlossenem Kronendach. Die 40-60 cm hohen Blüten-sprosse von *C. calceolus* überragten durch Jahre hindurch die niedere Bodenflora des Waldes. Eine 1980 durchgeführte Bestandsaufnahme ergab 287 Laub- und Blüten-sprosse mit 118 Blüten. Wenige Jahre danach erfolgte eine Auslichtung des Baumbestandes und als Reaktion darauf die Überwucherung des Grabens mit einer bisher nicht vorhanden gewesenen Hochstaudenflora, die mehrheitlich aus *Urtica dioica* L., *Galium aparine* L., *Senecio sylvaticus* L. und *Agropyron repens* bestand. Diese von größerer Bodenfeuchtigkeit und vermehrtem Lichteinfall begünstigten Pflanzen überwucherten *C. calceolus* und unterdrückten seine Entwicklung. Die Bestandsaufnahme des Jahres 1989 ergab zwischen der Hochstaudenflora 11 Laub- und Blüten-sprosse mit 7 Blüten, wobei möglicherweise einige kurze Sprossen in der Dichte des Pflanzenbestandes nicht ausgemacht wurden.

Viel häufiger als die erwähnte Hochstaudenflora schränkt in Fichten- und in Eichen-Hasel-Mischwäldern (z.B. bei Wolkersdorf) in Niederösterreich und bei Tragöß am Hochschwab nach Auslichtungen oder Schlägerungen das zu üppig wuchernde *Agropyron* den Weiterbestand von *C. calceolus* - Populationen ein. Die Dichte der Grashalme von *Agropyron* behindert die Ausbildung der Orchideensprosse und seine, die blütentragenden Sprosse überragenden Halmspitzen erschweren den Blütenbesuch durch Bestäuber.

Von bestäubenden und besuchenden Hymenopteren

Die Blühperiode von *C. calceolus* währt an den Standorten bei Wolkersdorf und Zemling von etwa Mitte Mai an drei Wochen. Die Blühdauer der Einzelblüte beträgt 8-12 Tage. Zwischen 1981 und 1990 wurde das Verhalten der die Orchideen-Blüte besuchenden und bestäubenden Hymenopteren studiert. Von den jährlich für die Determination erbeuteten Insekten (Tabelle 2 und 4) stellt dieser Anteil kein die Population schädigendes Ausmaß dar, zumal zahlreiche Insekten verendet im Blütenschuh angetroffen wurden.

Nicht an jeder Blüte wird an warm-schönen Tagen ein süßlich-herber Duft wahrgenommen. Die Blüte duftet nach FÜLLER (1981) und WAGNER (1982) orangenähnlich, nach NILSSON (1979) nach Apfelschalen. Die Untersuchungen des letztgenannten Autors mit Gaschromatogramm ergaben als wichtigste Bestandteile des Duftes die Acetate. Der Duft stimmt mit

dem Pheromon des Bestäubers überein und regt zu wiederholten Besuchen der Blüten an. Nach ZIEGENSPECK (1936), DAUMANN (1968) und NILSSON duften die rötlichbraunen Perigonblätter. Von mir vorgenommene Färbung mehrerer Blüten mit Neutralrotlösung für Ermittlung der Duftpapillen ergab, daß das rotgefleckte Staminodium und die Basis der Tepalen die Quelle des Duftes sind.

Die langjährigen Studien erbrachten eine sehr unterschiedliche Anzahl verschiedenartiger Hymenopteren als Besucher und Bestäuber der *C. calceolus*-Blüten. Diese sind mit Angabe ihrer Anzahl und Körpergröße auf Tabelle 2 und 4 aufgelistet. Die *C. calceolus*-Blüte bietet ihren Besuchern und Bestäubern keine Nahrung, sie ist eine Täuschblume ohne Ausbeutestoffe (DAUMANN 1971).

Zahlenmäßig häufig wurden *Andrena jacobii* PERK. ♀♀ angetroffen (nach WESTRICH 1989 bei NILSSON mit Synonym *A. carantonica* PERK. angegeben), welche infolge ihrer Körpergröße fast ausschließlich aus der Öffnung des Blütenschuhs entweichen konnten. Diese ♀♀ überwandern mit ihrer durchschnittlichen Körpergröße von 12,9 mm unschwer die Tiefe des Blütenschuhs. Den gleichen Fluchtweg benutzten die nahezu gleichgroßen oder etwas größeren ♀♀ von *A. limata* HM., *A. nigroaenea* (K.) und *A. nitida* (MÜLLER). Kleinere *A. jacobii* ♀♀, welche sich nicht aus der Öffnung des Blütenschuhs zu befreien vermochten, versuchten durch den Fluchtkanal am Gynostemium vorbei zu entkommen. Die längste beobachtete Zeit für den Durchschluß eines Tieres betrug 43 Minuten. Weitere Tiere wurden im Fluchtkanal eingeklemmt und verendet angetroffen. Anders als diese ♀♀ entflohen die in Körpergröße kleineren ♂♂, 10,2 mm lang, und die etwa gleichgroßen ♀♀ von *A. bicolor* FAB., *A. helvola* (L.) und *A. taraxaci* GIR., sowie *Lasioglossum*-Arten, unschwer durch den Fluchtkanal. Diese Bienen trugen keinen entnommenen Pollenbrei am Thorax als sicheren Nachweis für funktionstüchtige Bestäuber.

Bisher wurden *A. haemorrhoea* (FAB.) ♀♀, mit am Thorax beschmierten Pollinien als die effektiven Bestäuber von *C. calceolus* am Standort Wolkersdorf angetroffen. Im Blütenschuh gefangene Tiere erlangten nur durch den Fluchtkanal, nach wenigen bis längstens zwanzig Minuten die Freiheit wieder und verließen fluchtartig dieses Individuum. Ungeachtet ihrer variierenden Körpergröße - die mittlere Körperlänge beträgt 11,2 mm - stellen diese Sandbienen die Übertragung des Pollens auch zwischen unterschiedlich großen Blütenschuhen sicher. Deren Mittelwerte von 12 Blüten betragen

für die Länge 34,2 mm, für die Breite 19,3 mm und für die innere Höhe 15,9 mm.

Auch NILSSON (1979, 1981) eruierte auf Öland in Schweden *A. haemorrhoea* ♀♀ als die Bestäuber von *C. calceolus*. In gleicher Funktion wurden nach MÜLLER (1868, 1869, 1873) dieselben Bienen auf Standorten in der heutigen BRD angetroffen. *A. haemorrhoea* ♀♀ werden möglicherweise in Mitteleuropa allgemein die Bestäuber dieser Orchidee sein (Tabelle 3).

Gegenüber dem effektiven Bestäuber zeigen alle weiteren in und auf dem Blütenschuh angetroffenen Insekten keine Befähigung, die Funktion eines Bestäubers auszuüben (Tabelle 4). Im Blütenschuh gefangene Fliegen verlassen nicht immer fliegend bzw. über das Gynostemium herauskriechend den Blütenschuh. Meistens verenden sie im Fluchtkanal klebend am Pollenbrei. Die angetroffenen Käfer finden im Bereich des Gynostemiums einen Weg aus dem Blütenschuh. Hingegen verenden die bei Schlechtwetter im Blütenschuh schutzsuchenden Kleinschmetterlinge. Angetroffene Krabbspinnen bewältigten das Ein- und Herauskriechen aus der Blüte so leicht wie die Beutejagd auf der Außenseite des Blütenschuhs. In Jahren mit anhaltendem Schlechtwetter stellten sich im Blütenschuh verschieden große Löcher fressende Ackerschnecken (möglicherweise *Deroceras reticulatum*) ein.

Nach DAUMANN (1968), FÜLLER (1981) und REINHARD (1985) gleiten oder stürzen die am Öffnungsrand des Blütenschuhs gelandeten Bienen in das kesselartige Innere, ohne daß dieser Vorgang präzise beschrieben wird. Das Verhalten der am Blütenschuh gelandeten Bienen entspricht einem Sondieren nach Nahrung am gewölbten Rand der Öffnung, ohne nach innen in den Kessel oder nach außen abzurutschen bzw. abzustürzen. Bei Ausforschung im Bereich des Gynostemiums wird auch das Staminodium ohne Absturz überquert. Nach unterschiedlich langem sondierendem Verhalten mit und ohne Saugversuche fliegen die Bienen weg oder in den Blütenschuh hinein. Dieses abrupte in die Öffnung des Blütenschuhs Hineinfliegen sieht wie abgerutscht oder abgestürzt aus. Das Tier landet stets mit den Füßen und vibrierenden Flügeln am Boden des kesselartigen Blütenschuhs. Demgegenüber kriechen größere Tiere kopfüber in den Blütenschuh hinein.

Entgegen dem dargestellten Hineinfliegen rutschen/stürzen die gezielt das annähernd senkrecht stehende Staminodium anfliegenden Bienen haltlos in das Innere des Blütenschuhs. Die anfliegenden Tiere finden beim Landen am ölig-wachstartig glatter Staminodium keinen Halt und stürzen in den

kesselartigen Blütenschuh. Versuche mit labellumlos gemachten Blüten demonstrierten diesen Vorgang. Diese auf olfaktorische Anlockung beruhenden Tests ließen sich jedoch an sonnenlosen kühlen Tagen nicht wiederholen. Das Fazit dieser Studien ist, daß das Staminodium nicht nur das Zentrum der Duftemission für die Anlockung der Bestäuber sein dürfte, sondern zugleich auch jenes unentbehrliche Organ für die Blüte, ohne das der Blütenschuh als Kesselfalle für den Bestäuber funktionsunfähig wäre.

ZIEGENSPECK erwähnt ohne namentlich genannten Autor, daß der Blütenschuh eine Obdachblume sei. Er selbst erbrachte keinen diesbezüglichen Nachweis, ebenso auch DAUMANN (1968), obwohl dieser tote Tiere im Blütenschuh antraf. Dieser Thematik wurde in den Morgenstunden der Beobachtungstage durch Nachschau im Blütenschuh besondere Beachtung gegeben. Nicht jedes Jahr und nur während kühl-regnerischer Witterung wurden lebende und tote Bienen und Fliegen im Blütenschuh angetroffen (Tabelle 2 und 4). Die Standorte waren morgens bis nahezu 9 Uhr beschattet und die im Blütenschuh angetroffenen Tiere in Nachtstarre. Diese löste sich bei fortschreitender Tageserwärmung mit Aktivität der Tiere, welche durch den Fluchtkanal oder aus der Öffnung des Blütenschuhs heraus ihre Freiheit suchten. Die verendet angetroffenen Tiere waren im inzwischen verdunsteten, in den Blütenschuh eingetroffenen Regenwasser umgekommen. Nach den lebend und tot im Blütenschuh angetroffenen Bienen und Fliegen zu schließen, bietet dieser während unfreundlicher Witterung schutzsuchenden Tieren Obdach. Angetroffene *A. haemorrhoea* führten auf dem Weg aus dem Blütenschuh heraus die Bestäubung der Blüte durch.

In der Literatur wird von *C. calceolus*-Populationen mit durchwegs geringem Fruchtansatz berichtet. Diese Aussage paßt zur Anzahl der in verschiedenen Jahren sehr unterschiedlich zahlreichen Samenkapseln (zwischen 0 und 68% der Blüte) auf den Standorten bei Wolkersdorf und Zemling (Tabelle 5). Diese unterschiedlich großen Prozentsätze bestäubter Blüten sind wohl auf die jährlich unzureichend vorhandenen Bestäuber zurückzuführen. Viele Tiere werden wegen fehlender Futterpflanzen, und/oder wegen anthropogener Eingriffe in das Terrain ihrer Nester, abgewandert sein. Nicht ausgeschlossen werden kann, daß die überhand nehmende Begleitflora den Blütenbesuch der Bestäuber von *C. calceolus* behinderte.

Bestand für *C. calceolus* in glazialen Refugien eine Überlebensmöglichkeit?

Vergegenwärtigen wir uns, daß derzeit *C. calceolus* Witterungsbedingungen angepaßt ist, die in den nordöstlichen Kalkalpen an den Standorten zwischen 800 und 1000 m und im Mittelgebirge von Niederösterreich zwischen 300 und 600 m herrschen.

Gegenwärtig verläuft die obere Waldgrenze an den Bergkuppen der Nordostalpen in etwa 1700 m Höhe. Diese Bergkuppen waren vor rund 15000 Jahren während der glazialen Periode, nicht nur frei von Wald und jeglicher Vegetation, sie waren langjährig mit Eis und Schnee bedeckt. Damals lag vermutlich die obere Waldgrenze, je nach Talverlauf und lokalem Klima, zwischen 300 und 600 m. Unterhalb dieser Grenze befanden sich die höchstgelegenen krüppelhaften Waldgruppen und die verbliebene Bergflora, deren Pflanzen ihren physischen Voraussetzungen gemäß ihr Leben fristeten (NIKLFELD 1972). Befanden sich in solchen Refugien auch *C. calceolus* mit der physischen Befähigung, die glaziale Periode zu überleben?

Für generative Vermehrung brauchte *C. calceolus* auch in glazialen Refugien jene Bestäuber, welche gleich den heutigen Bienen die Pollenübertragung vornehmen konnten. Ein begründeter Nachweis für gemeinsames Vorkommen in diesen Refugien ergäbe sich bei kooperativer Verbreitung an derzeitigen Standorten. Bisher blieben die Bemühungen, an hochgelegenen Standorten in den Nordostalpen den derzeitigen Bestäuber aufzuspüren, ergebnislos. Für das mittlere Niederösterreich wurde bei Wolkersdorf *A. haemorrhoea* als Bestäuber und drei weitere Bienen, *A. nigroaenea*, *A. jacobii* und *A. helvola*, als die häufigsten Besucher ermittelt. Von diesen Bienen ergeben deren bisher bekannte Fundorte (nach Auflistung von PITTIONI & SCHMIDT 1943 und nach FRANZ 1982) graphisch auf die Punktkarte von *C. calceolus* eingetragen (Karte 6 und 7), keine übereinstimmende flächenmäßige Verbreitung. Aus keiner dieser Karten ergibt sich ein Nachweis für eine in glazialen Refugien möglich gewesene gemeinsame Verbreitung.

In der Literatur war eine Veröffentlichung über die Überlebensfähigkeit von *Andrena* während der letzten Eiszeit nicht zu eruieren. Demzufolge wird der Versuch unternommen, mit einer anderen Bienengattung als Vorbild, eine Antwort auf die mögliche glaziale Überlebensfähigkeit von *Andrena* zu erarbeiten.

Nach HOLDHAUS (1954) bestand für *Bombus alpinus* L. und *B. lapponica*

FAB., *Apidae*, in Refugien der eiszeitlichen Periode eine Überlebenschance. Seine Begründung basiert auf der derzeitigen Fähigkeit der genannten Hummeln, während unwirtlicher Klimabedingungen in den Alpen, bis in 3000 m Höhe, zu überleben. Diese Befähigung ist jedoch abhängig vom vorhandenen Nahrungsangebot der im Flugareal gedeihenden Blütenpflanzen, sowie von der Vornahme jährlicher Paarung und Brutpflege. Begründet auf die Überlebensfähigkeit der genannten Hummeln wird argumentiert, daß in Refugien mit hochgebirgsähnlichen Witterungsbedingungen und bei vorhandenen Futterpflanzen einzelne *Andrena*-Arten die glaziale Periode überleben konnten, wenn diese gegenwärtig im Hochgebirge verbreitet vorkommen.

Nach WESTRICH (1989) besitzen die polylektischen *Andrena haemorrhoa* und *A. nigroaenea* - letzterwähnte Art wird von DAUMANN (1968) für Böhmen, CSFR, als Bestäuber von *C. calceolus* angegeben - eine Verbreitung von der Ebene bis in etwa 1600 m Höhe. Beide Arten sind bei vorhandenem Nahrungsangebot zur Paarung und Brutpflege in rauher Umwelt hochgelegener Flugareale befähigt und überleben in diesen. Diese Fakten sprechen für die Fähigkeit dieser Tiere, in glazialen Refugien als Bestäuber der am Standort wachsenden *C. calceolus* die letzte Eiszeit zu überleben.

Bei Tragöb wurde im Blütenschuh von *C. calceolus* ein ♂ von *A. rogenhoferi* MORAWITZ angetroffen, welche in den Alpen eine bis 2400 m hohe Verbreitung besitzen (GUSENLEITNER 1984). Falls sich diese Art als Bestäuber des Frauenschuhs in hohen Berglagen erweist, könnte sie ebenfalls gemeinsam mit dem Frauenschuh in Refugien die letzte Eiszeit überlebt haben.

Nach WESTRICH sind die als Besucher häufig angetroffenen *A. helvola* und *A. jacobii* weit verbreitete, aber oberhalb 500 m fast nicht anzutreffende Tiere. Durch ihre Verbreitung in niederen Höhen sind diese Tiere nicht befähigt, alpinen Klimaverhältnissen zu widerstehen. Das schließt sie als mit *C. calceolus* in Refugien überdauernde Bienen aus. Diese und die übrigen im Blütenschuh angetroffenen *Andrena*- und *Lasioglossum*-Arten dürften wohl während der nacheiszeitlichen Wärmeperiode auf *C. calceolus*-Standorte zugewanderte Tiere sein.

Somit besteht für die glaziale Periode des niederösterreichischen Raumes die begründete Annahme, daß das in seinen Refugien wachsende *C. calceolus* mit *A. haemorrhoa* als Bestäuber langfristig überleben konnte.

Zusammenfassung

Cypripedium calceolus L. hat in der tertiären Zone und an den südseitigen Hängen und Tälern der Nordost-Alpen in Niederösterreich und Randgebieten sein Verbreitungsareal. Das langjährige Mittel der Niederschläge beträgt im Mittelgebirge der tertiären Zone zwischen 600 und 800 mm und im Areal der Nordost-Alpen von unter 1000 bis 1200 mm. Die Wurzeln der Orchidee bleiben in der Lößbraunerde der tertiären Zone oberflächennah, wogegen sie im lockeren Kalkschotterboden der Nordost-Alpen bis mehr als doppelt so tief eindringen. Anthropogene Eingriffe in Standorte von *C. calceolus* gefährden durch die sich rasch entwickelnde Begleitflora seinen Weiterbestand.

Der effektive Bestäuber ist *Andrena haemorrhoa* (FAB.), *Andrenidae*. Die Biene fliegt olfaktorisch geleitet das Staminodium der Blüte an, stürzt anschließend in den Blütenschuh, und führt auf dem von der Blüte dafür vorgesehenen Fluchtweg die Bestäubung durch. Der Blütenschuh wird während unfreundlicher Witterung von bestäubenden und besuchenden Insekten als Obdach benutzt. Desweiteren wird eine begründete Antwort darauf zu geben versucht, ob *C. calceolus* und sein Bestäuber in Refugien der glazialen Periode gemeinsam überleben konnten.

Summary

Cypripedium calceolus L. (*Orchidaceae*) in Lower Austria

Cypripedium calceolus L. has its range of propagation in the tertiary belt as well as the slopes and valleys of southern exposure in the North-Eastern Alps of Lower Austria and fringe areas thereof. The long-termed average of precipitation amounts to 600 to 800 mm in the secondary mountain range of the tertiary belt, and from under 1000 to 1200 mm in the area of the North-Eastern Alps. In the brown loess soils of the tertiary zone, the orchid's roots stay in the top stratum, whereas they penetrate into more than double depth in the loose calcareous shingles of the North-Eastern Alpine region. Anthropogenetic inroads in the habitat of *C. calceolus* seriously endanger its continuance because of rapid development of accompanying flora.

The ascertained effective fertilizer is *Andrena haemorrhoa* (FAB.), (*Andrenidae*). Guided by its olfactory instincts, the bee visits the staminodium

of the flower, tumbles down into the shoe-shaped cupula, and, following the escape route intended by the flower, effectuates the pollination. Furthermore, this shoe-shaped cupula is frequently used as shelter in inclement weather conditions by visiting and fertilizing insects.

Danksagung

Für Fundortangaben danke ich herzlich den Damen und Herren der Wiener-Niederösterreichischen Arbeitsgemeinschaft für heimische Orchideen, den Ehepaaren G. und Dipl. Ing. P. Mayer, H. und R. Khun, H. und Sektionschef i.R. L. Wollein, sowie den Herren Mag. M. Fiedler, Dr. G. Geisler, E. Havlicek, Ing. E. Löschl und Mag. B. Schubert. Desweiteren danke ich herzlich für gebotene Unterstützung den Herren F. Oslansky und H. Zbuzek.

Der gleiche verbindliche Dank gebührt für die Determination vorgelegter Hymenopteren Herrn Mag. F. Gusenleitner, OÖ. Landesmuseum, Linz, für Andrenidae; Herrn P. A. W. Ebmer, Konsulent für Wissenschaft der o.ö. Landesregierung, Puchenu, für Halictidae; Frau Dr. R. Contreras-Lichtenberg, Naturhistorisches Museum, Wien, für Diptera und Herrn Univ.-Prof. emer. DDr. H. Franz, Mödling, für Coleoptera. Darüber hinaus danke ich herzlich Herrn Univ.-Doz., tit. Prof. Dr. J. Greilhuber für die Durchsicht des Manuskriptes, im Institut für Botanik der Universität Wien.

Literatur

- BAUER, J. & F. TOD (im Druck): Orchideenkleinodien im Bezirk Scheibbs. - Sonderheft der Naturkundlichen Arbeitsgemeinschaft Scheibbs.
- BECK-MANNAGETTA, P. & E. BRAUNMÜLLER, 1986: Geologische Übersichtskarte der Republik Österreich. - Geologische Bundesanstalt Wien.
- BILLENSTEINER, H., 1984: Die Orchideen Wiens. - Abh. Zool.-Bot. Ges. Österreich, 22: 5-81.
- DAUMANN, E., 1968: Zur Bestäubungsökologie von *Cypripedium calceolus* L. - Österr.B.Z. 115: 434-446.
- 1971: Zum Problem der Täuschblume. - Preslia 43: 304-317.
- 1905: Über die Bedeutung der Insektenähnlichkeit der Ophrysblüte. - Flora 94: 287-329.
- ERNET, D. (Ed.), 1982: Heimische Orchideen, Verbreitung und Gefährdung in der Steiermark, 3. Auf. - Landesmuseum Joanneum, Graz.
- FRANZ, H., 1982: Die Hymenopteren des Nordostalpengebietes und seines Vorlandes. - Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Bd.124; Springer Verlag, Wien und New York.

- FÜLLER, F., 1981: *Frauenschuh und Riemenzunge*. - Neue Brehm Bücherei, Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- GUSENLEITNER, F., 1984: Faunistische und morphologische Angaben zu bemerkenswerten *Andrena*-Arten aus Österreich (*Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Andrenidae*). - Linzer biol. Beitr. 16: 211-276.
- HOLDHAUS, K., 1954: Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. - Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien, Bd.18.
- IRMISCH, T., 1853: Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchidaceen. - Leipzig.
- KLETTER, L., 1976: Klima, Wetter, Wasserhaushalt. - In: Naturgeschichte Österreichs; Forum Verlag, Wien.
- KOBER, L., ohne Jahreszahl: Schulhandkarte Österreich, Geologie und Bergbau. - Kartogr. Anstalt Freytag-Berndt und Artaria, Wien.
- MAYER, H., ohne Jahreszahl: Geologisch-tektonische Übersichtskarte von Niederösterreich und Wien. - Freytag und Berndt, Wien.
- MÜLLER, H., 1868: Beobachtungen an westfälischen Orchideen. - Verh. Naturhist. Ver. Preuß. Rheinl. Westf. 25: 1-62.
- 1869: Über die Anwendung der Darwinschen Theorie auf Blumen und blumenbesuchende Insekten. - Verh. Naturhist. Ver. Preuß. Rheinl. Westf. 26: 43-66.
- 1873: Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitige Anpassung beider. - Engelmann, Leipzig.
- NEILREICH, A., 1859: Flora von Nieder-Österreich. - Gerold, Wien.
- NIKLFIELD, H., 1971: Bericht über die Kartierung der Flora Mitteleuropas. - Taxon 20: 545-571.
- 1972: Der niederösterreichische Alpenostrand - ein Glazialrefugium montaner Pflanzensippen. - Jahrb. Ver. Schutze Alpenpfl. und -tiere 37: 42-94.
- NILSSON, L.A., 1979: Anthecological studies on the Lady's Slipper, *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae). - Bot. Not. 132: 329-347.
- 1981: Pollination ecology and evolutionary processes in six species of orchids. - Acta Univ. Upsaliensis, Uppsala: 17-21.
- PITTIONI, B. & R. SCHMIDT, 1943: Die Bienen des südöstlichen Niederdonau II., *Andrenidae* und isoliert stehende Gattungen. - Niederdonau, Natur und Kultur 24: 3-89.
- REINHARD, H.R., 1985: Die Orchideenflora des Randens. - Mittl. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 17(1): 102-149.
- SCHROEDER, D., 1969: Bodenkunde in Stichworten. - Hirt Verlag, Kiel.
- STEINHAUSER, F., 1952: Atlas von Niederösterreich. - Freytag-Berndt

& Artaria, Wien.

STEINWENDTNER, R., 1981: Die Verbreitung der Orchideen in Oberösterreich. - Linzer biol. Beitr. 13(2): 155-229.

TORELLI, G. & P. DE PRIORI, 1989: Al calceolus piace favsi impollinare. - Orchidee (Milano) 2(1): 4-5.

VÖTH, W., 1977: Kann die Entwicklung eines Laubsprosses bei *Cypripedium calceolus* ausfallen? - Mitt. Arbeitsg. Heim. Orchideen 23: 67-69, Wien.

WAGNER, K., 1982: Duftart und Duftstärke von heimischen Orchideen. - Mitt. Arb. Kr. Heim, Orchideen, DDR, 11: 54-65.

WAGNER, R. & K. MECENOVIC, 1973: Flora von Eisenerz und Umgebung. - Mitt. Abt. Bot. Landesmuseum Joanneum 43/44 (2/3): *Orchidaceae* 222-229.

WESTRICH, P., 1989: Die Wildbienen. - Ulmer Verlag, Stuttgart.

ZIEGENSPECK, H., 1928-1936: *Orchidaceae*. In KIRCHNER, O.v., LOEW, E., SCHRÖTER, C. & WANGERIN, W.: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. - Ulmer Verlag, Stuttgart.

Anschrift des Verfassers: Walter VÖTH

Haydngasse 29
A-2340 MÖDLING
Austria

Tabelle 1

pH-Wert der Erdböden von *Cypripedium calceolus*-Standorten aus dem tertiären Areal von Niederösterreich

Fundort	Standort	Wuchsort	Tiefe der entnommenen Bodenproben		
			2-3 cm pH	10 cm pH	20 cm pH
Rohrwald 250 m, 1971	Eichen-Buchen- Mischwald	Lößbraunerde humusbedeckt	6,9	7,2	7,5
Zemling 300 m, 1973	Fichtenwald grasbewachsen	Lößbraunerde humusbedeckt	6,0	6,9	7,4
Zemling 300 m, 1973	Fichtenwald nadelbedeckt	Lößbraunerde Nadelhumus	6,8	7,3	7,5
Freischling- Raas 300 m, 1973	geschlägerter Fichtenwald Schuttflora	Lößbraunerde		5,9	5,9
Wolkersdorf 250 m, 1990	Eichen-Hasel- Mischwald	Lößbraunerde humusbedeckt	6,9	7,1	

Aus dem Areal der steirisch-niederösterreichischen Kalkalpen

Trenkwiese 950 m, 1972	Buchen-Fichten- Mischwald	Lößbraunerde humuslos	5,5	5,5	
Mitterbach 800 m, 1972	Ufer des Erlaufbaches	im Moder aus alter Fichte	5,3	5,3	
Tragöß 800 m, 1973	Fichtenwald Berghang	Kalkschotter- boden, bedeckt mit Nadelhumus	6,9	7,3	7,5
Tragöß 800 m, 1973	Fichtenwald grasbewachsen	Kalkschotter- boden, humus- bedeckt	6,2	6,5	7,3
Tragöß 950 m, 1975	schluchtartiger Bergfichtenwald	Kalkgeröll- boden, humus- arm	7,3	7,8	8,2
Tragöß 900 m, 1975	Fichtenwald nadelbedeckt	Kalkgeröll- schwemmboden	6,7	7,5	8,0
Johnsbachtal 550 m, 1973	Fichten-Buchen- Mischwald	Kalkschotter boden	6,8	7,3	7,5

Je nach Standort war der Erdboden mit 1 bis 10 cm starker Humusschichte aus sich zersetzenden Moosen, Gräsern und niederen Blütenpflanzen bedeckt.

Gemessen mit Merck Universal-Indikator flüssig.

Tabelle 2

An *Cyripedium calceolus* angetroffene Hymenoptera

	Wolkersdorf				Zemling				Tragöb				Breite		Länge	n			
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5		Ko.	Ab.	Körp.
<u>Andrenidae</u>																			
<u>Andrena</u>																			
<i>bicolor</i> FAB.																2,7	3,0	8,8	1
<i>bucephala</i> STEPH. ♀	1																		
<i>chrysoseles</i> (K.) ♀					1														
<i>cineraria</i> (L.) ♀					1														
<i>haemorrhhoa</i> (FAB.) ♀	4	4	9			2										4,0	4,9	15,3	1
<i>helvola</i> (L.) ♀	4	5	7	4												3,2	3,8	11,2	15
<i>jacobi</i> PERK. ♀	7	5	9	5												3,1	3,3	10,3	17
<i>jacobi</i> PERK. ♂	11		5													3,8	4,3	12,9	20
<i>lapponica</i> ZETT. ♀										1						2,7	3,2	10,2	15
<i>limata</i> SM. ♀																3,0	3,4	11,2	1
<i>limata</i> SM. ♀					3											3,7	4,2	12,7	3
<i>nigroaenea</i> (K.) ♀		1	1	1				1								3,8	4,5	12,7	2
<i>nitida</i> (MÜLLER) ♀			1						1							3,9	4,9	14,8	2
<i>nitida</i> (MÜLLER) ♂	1							1								3,4	4,1	11,3	2
<i>rogenhoferi</i> MOR. ♂												1							
<i>subopaca</i> NYL. ♀		1														2,2	2,5	6,2	1
<i>taraxaci</i> GIR. ♀		2	1													2,9	3,5	10,1	3
<i>tibialis</i> (K.) ♀	1															4,0	4,2	12,1	1
spec.	2				12	5	1			1									
<u>Halictidae</u>																			
<u>Lasioglossum</u>																			
<i>albipes</i> (F.) ♀			3													2,0	2,4	8,2	3
<i>bluethgeni</i> EBMER ♀			1																
<i>calceatum</i> (SCOP.) ♀						2	4									2,1	2,4	7,8	6
<i>laevigatum</i> (K.) ♀	2	1					4									2,3	2,9	8,8	7
<i>marginatum</i> (BRULLÉ) ♀	1	1	2	2												2,1	2,7	8,8	6
<u>Megachilidae</u>																			
<u>Chelostoma</u>																			
<i>florisomna</i> (L.) ♂		2														1,8	1,8	8,3	1
<u>Apidae</u>																			
<u>Anthophora</u>																			
<i>acervorum</i> (L.) ♀		1		1												4,9	6,5	14,7	2
<u>Bombus</u>																			
<i>pratorum</i> (L.) ♀																			20-22
<i>terrestris</i> (L.) ♀																			16-21
	34	27	38	27	5	5	10	4		1	1								

Zeichenerklärung:

- 1 Bienen am frühen Vormittag tot im Blütenschuh angetroffen.
 - 2 Bienen am frühen Vormittag lebend im Blütenschuh angetroffen.
 - 3 Bienen haben sich tagsüber im Blütenschuh gefangen und erreichten am Gynostemium vorbei die Freiheit, ausgenommen *A. jacobi*, *A. limata*, *A. nitida* und *A. nigroaenea*, welche aus der Öffnung des Blütenschuhs entwichen.
 - 4 Blütenbesuch war auf Blütenschuh und Gynostemium beschränkt.
 - 5 Belegexemplare waren für Determination nicht erreichbar.
- Ko. = Kopf, Ab. = Abdomen, Körp. = Körper, n = Anzahl der für die errechnete durchschnittliche Körpergröße abgemessenen Exemplare. Abmessungen in mm.

Tabelle 3

Auflistung der von verschiedenen Autoren als Bestäuber oder Besucher von *Cypripedium calceolus* ermittelten Bienen und deren Auftreten an den hier untersuchten Fundorten

<u>Andrenidae</u>	Mül. 1868	Mül. 1869	Mül. 1873	Dau. 1968	Nil. 1979	Wol. 1983	Zem. bis	Tra. 1990
<u>Andrena</u>								
<i>bicolor</i> FAB. ♀					+		+	
<i>bucephala</i> STEPH. ♀						+		
<i>chrysoceles</i> (K.) ♀						+		
<i>cineraria</i> (L.) ♀						+		
<i>flavipes</i> PANZ. ♀	+		+	+				
syn. <i>fulvicus</i> (K.)								
<i>fucata</i> SM. ♀					+			
<i>gravata</i> IMH. ♀				+				
<i>haemorrhoea</i> (FAB.) ♀♂			+		+	+	+	
syn. <i>albicans</i> (K.)								
<i>hattorfiana</i> (FAB.) ♀				+				
<i>helvola</i> (L.) ♀					+	+		
<i>jacobi</i> PERK. ♀♂					+	+	+	
syn. <i>carantonica</i> PEREZ								
<i>lapponica</i> ZETT. ♀							+	
<i>limata</i> SM. ♀						+		
<i>minutula</i> (K.) ♀		+						
syn. <i>parvula</i> (K.) ♀								
<i>nigroaenea</i> (K.) ♀			+	+	+	+	+	
<i>nitida</i> (MÜLLER) ♀♂						+	+	
<i>rogenhoferi</i> MOR. ♀								
<i>subopaca</i> NYL. ♀♂					+	+		+
<i>taraxaci</i> GIR. ♀						+		
<i>tibialis</i> (K.) ♀	+		+	+	+	+		
syn. <i>atriceps</i> (K.)								
<i>vaga</i> PZ. ♀		+	+					
syn. <i>pratensis</i> NYL.								
<u>Halictidae</u>								
<u>Lasioglossum</u>								
<i>albipes</i> (F.) ♀					+	+		
<i>bluethgani</i> EBMER ♀						+		
<i>calceatum</i> (SCOP.) ♀					+		+	
<i>laevigatum</i> (K.) ♀						+	+	
<i>marginatum</i> (BRULLE) ♀						+		
<i>morio</i> (F.) ♀					+			
<i>quadrinotatum</i> (K.) ♀					+			
<u>Halictus</u>								
<i>tumulorum</i> (L.) ♀					+			
spec.				+	+			

Entgegen der Vielzahl diverser die Frauenschuh-Blüten besuchender Bienen erweist sich ausschließlich *Andrena haemorrhoea* als effektiver Bestäuber.

Mül. = Müller, Dau. = Daumann, Nil. = Nilsson:

Wol. = Wolkersdorf, Zem. = Zemling, Tra. = Tragöß.

Tabelle 4

Weitere an *Cyripedium calceolus* angetroffene Insekten

	Wolkersdorf					Zemling					Tragöß				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
<u>Diptera</u>															
<u>Cheilosia</u>															
<i>flavipes</i> ZETT.	1	1													
<u>Chrysotoxum</u>															
<i>octomaculatum</i> CURTIS		1													
<u>Dasysyrphus</u>															
<i>albostrigatus</i> (FALL.)								1							
<i>lunulatus</i> (MEIG.)	2	2									1				
<i>venustus</i> (MEIG.)											1				
<u>Epistrophe</u>															
<i>annulata</i> cfr.	1						2								
<i>macularis</i> ZETT.							3	1			1				
<u>Episyrphus</u>															
<i>balteatus</i> (DEG.)			1				2					1			
<u>Ferdinandea</u>															
<i>cuprea</i> (SCOP.)	1														
<i>nigrifrons</i> EBG.			1												
<u>Meliscaeva</u>															
<i>cinctella</i> (ZETT.)							1								
<u>Metasyrphus</u>															
<i>corollae</i> (FABR.)											4	1			
<u>Musca</u>															
spec.	3						2				1				
<u>Parasyrphus</u>															
<i>lineolus</i> (ZETT.)						1	1				1				
<u>Rhagionumpis</u>															
<i>maculata</i> (FABR.)	1														
<u>Syrphus</u>															
<i>torvus</i> OS.	1								1		7	9			
<u>Coleoptera</u>															
<u>Anthaxia</u>															
<i>helvetica</i> STIERL.								1							
<i>salicis</i> F.		1													
<u>Byturus</u>															
<i>aestivus</i> (L.)									1						
<u>Molorchus</u>															
<i>minor</i> L.									1						

Tabelle 4, Fortsetzung

Weitere an *Cypridium calceolus* angetroffene Insekten

	Wolkersdorf					Zemling					Tragöß				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
<u>Obrium</u> <u>brunneum</u> F.							11								
<u>Oedemera</u> <u>subulata</u> OLIV. <u>virescens</u> L.							1 3								
<u>Lepidoptera</u> <u>Heringia</u> <u>virens</u> FABR.												1			
<u>Eurrhyncha</u> <u>coronata</u> HFN.		2													
<u>Thomisidae</u> <u>Diaea</u> <u>dorsata</u> (F.)										18					
<u>Misumena</u> <u>vatia</u> (CL.)					21										

Zeichenerklärung:

- 1: Am frühen Vormittag tot im Blütenschuh angetroffen.
- 2: Am frühen Vormittag lebend im Blütenschuh angetroffen.
- 3: Tagsüber im Blütenschuh gefangen, teils über Gynostemium die Freiheit erreicht, teils beim Gynostemium vorbei an den weichen Pollinien klebend verendet.
- 4: Spinnen haben ihre Beute in und auf dem Blütenschuh gefangen.

Beobachtungsperiode war für die Standorte Wolkersdorf und Zemling von 1981 bis 1990, für Tragöß 1988 und 1990.

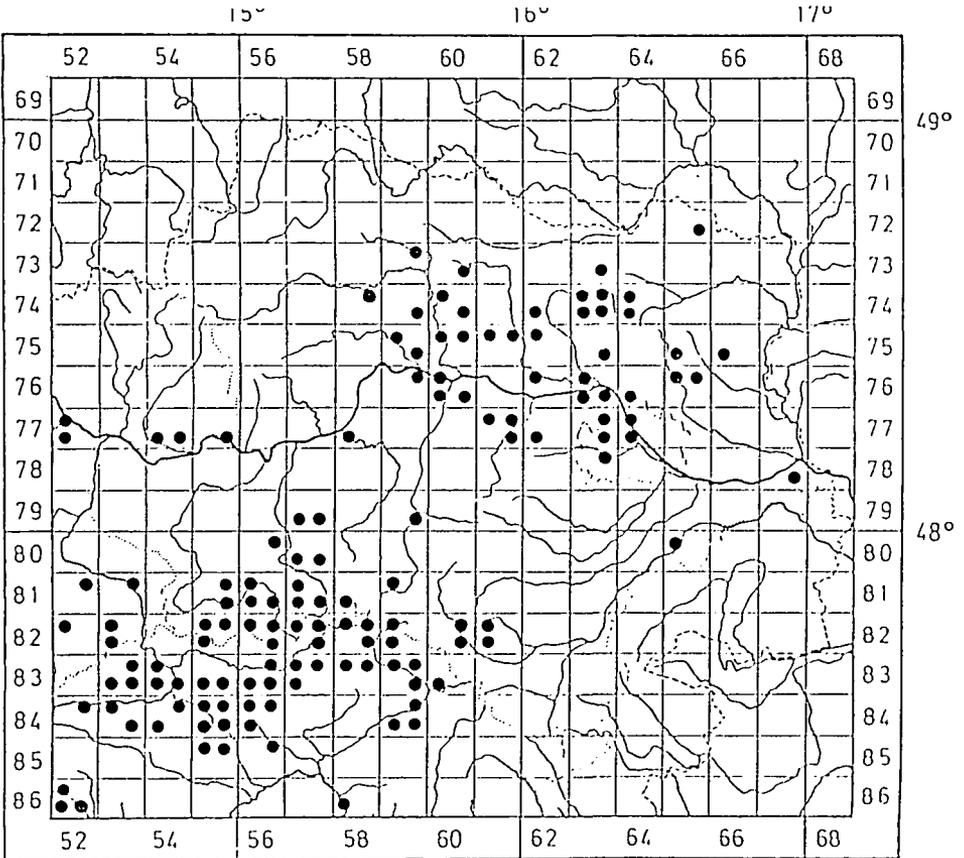
Tabelle 5

Befruchtungsquote bei *Cypripedium calceolus*

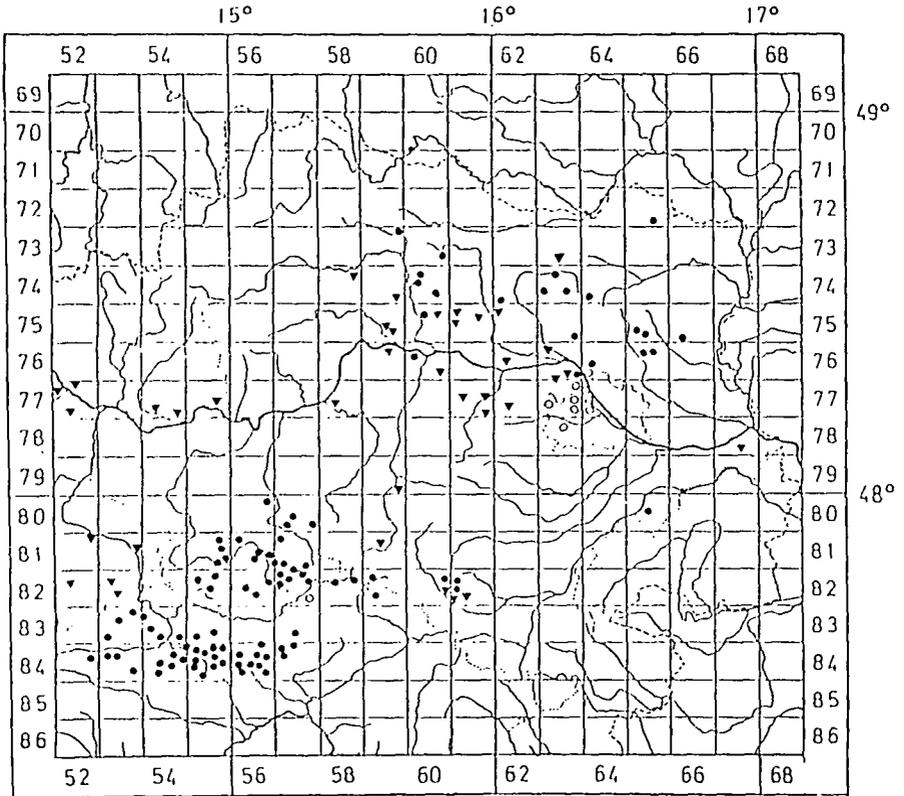
Fundort bzw. Autor	Anzahl der					
	angetr. Pflanz.	blühen. Pflanz.	in %	Blüten	Samen- kapseln	in %
Detto (1905)		50		57	37	64,9
Zemling, 1978	112	23	20,5	24	2	8,3
Wolkersdorf, 1986	179	87	48,6	95	5	5,2
Wolkersdorf I., 1987	225	52	23,1	54	23	42,5
Wolkersdorf II., 1987	75	9	12,0	9	5	55,5
Wolkersdorf III., 1987	46	14	30,4	14	0	0,0
Zemling 1987				136	13	9,5
Wolkersdorf I., 1990	214	164	76,6	187	86	45,9
Wolkersdorf II. 1990	77	35	45,4	38	26	68,4
Torelli & De Priori (1989)						2,9

Die Befruchtungsquote beim Frauenschuh in verschiedenen bzw. gleichen Populationen auf niederösterreichischen Standorten variiert nicht nur jahresmäßig, sondern weist auf das Fehlen bestäubender Insekten im Fichtenwald (Zemling), gegenüber im Eichen-Hasel-Mischwald (Wolkersdorf) hin.

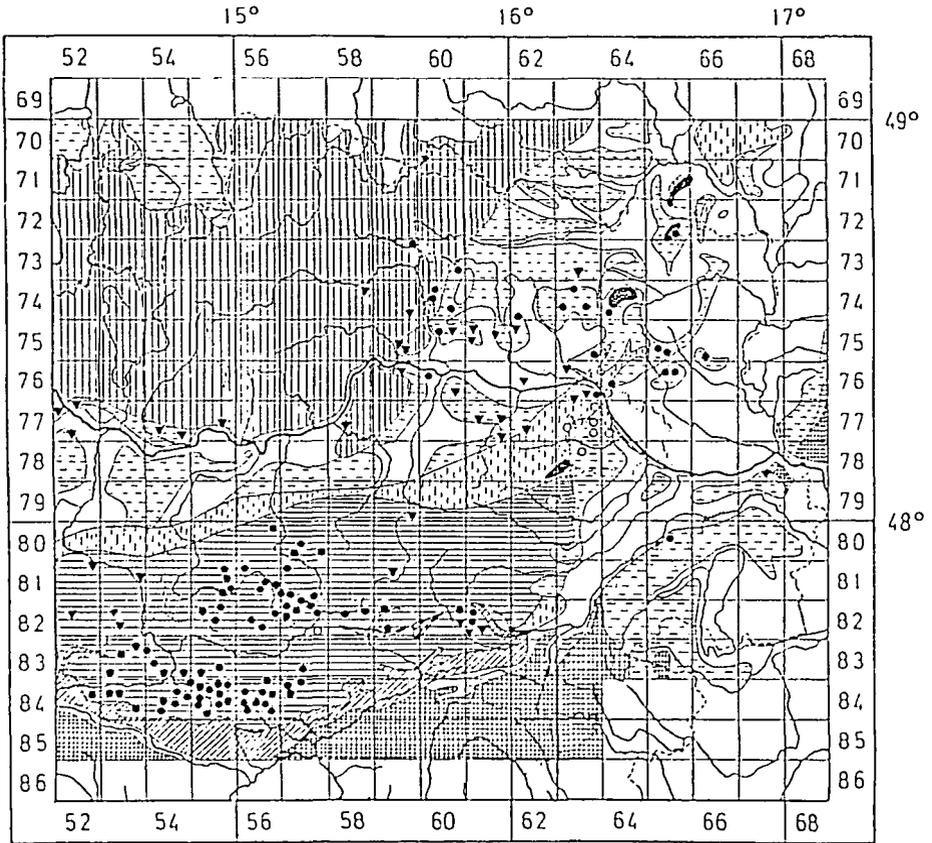
anget. = angetroffenen bzw. blühen. = blühenden Pflanzen.



Karte 1: Verbreitungskarte von *Cyripedium calceolus* für Niederösterreich und Randgebiete, erstellt in Grundfeldern, welche in vier Quadranten in Größe von etwa 6,0/5,55 km unterteilt sind. Entworfen nach Karte 2, nach kartographisch erfaßten Fundorten für das gleiche Gebiet.



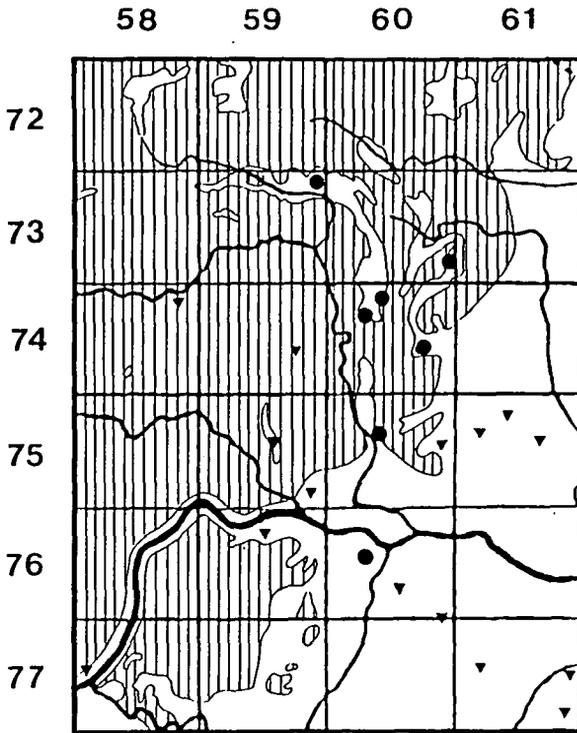
Karte 2: Verbreitungskarte von *Cyripedium calceolus* für Niederösterreich und Randgebiete nach Fundorten von nach 1960 eruierten Populationen (●), nach solchen, welche als verschollen bzw. erloschen gelten (○) und welche nicht überprüft nach Fundortsangaben aus der Literatur entnommen sind (▼). Fundortsangaben stellten mir die Damen und Herren der Wiener-Niederösterreichischen Arbeitsgemeinschaft für heimische Orchideen zur Verfügung (siehe Danksagung). Desweiteren sind Angaben aus Veröffentlichungen von BILLENSTEINER (1984) für Wien, von NEILREICH (1859), STENZL (persönl. Mitteilung, 1952), RESSL (persönl. Mitteilung 1973) und BAUER & TOD (persönliche Mitteilung 1989) für Niederösterreich, von STEINWENDTNER (1981) für oberösterreichisches Randgebiet und von WAGNER & MECENOVIC (1973), ERNET (1982) und VÖTH (unveröffentlicht) für die nördliche Steiermark miteinbezogen. Vereinzelt vereinigen mehrere nahe beisammenliegende Fundorte.



Karte 3: Geologische Zusammensetzung von Niederösterreich, eingezeichnet in die Verbreitungskarte von *Cypripedium calceolus*

-  glaziale und interglaziale (diluviale) Ablagerungen und solche der Gegenwart
-  Ablagerungen der Alt- und Jungtertiären Periode
-  Flyschzone
-  böhmisch-österreichisches Granithochland,
-  metamorphes Gestein
-  steirisch-niederösterreichische Kalkalpen
-  Schiefergesteine aus Altpaläozoikum und der Unteren Trias
-  Kalkklippen

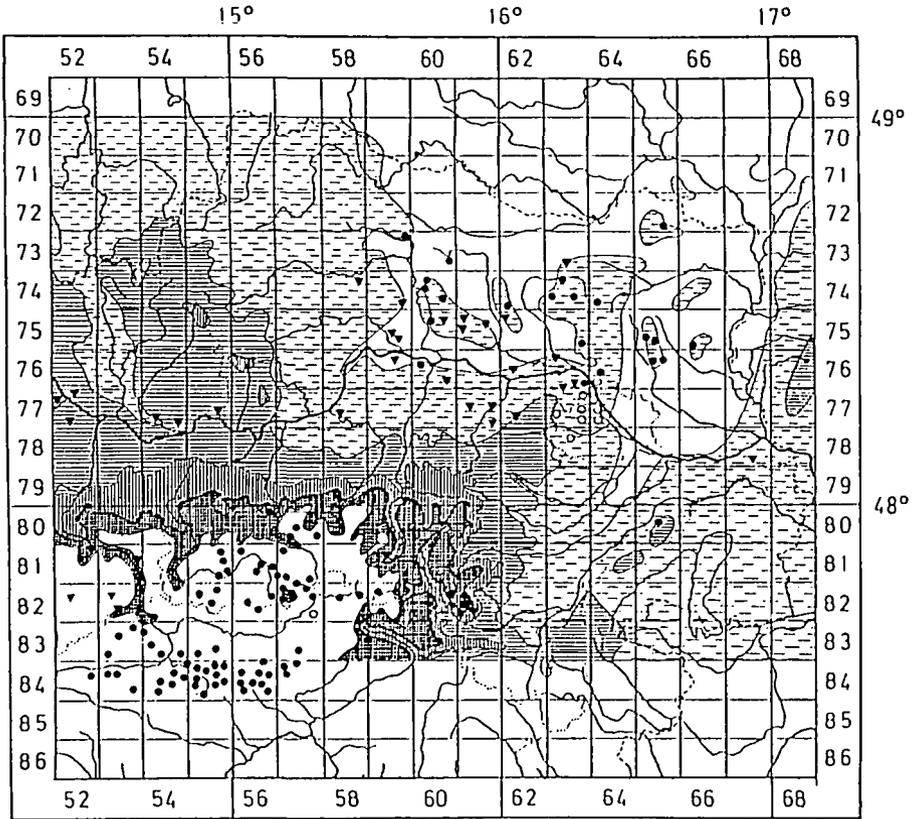
Areale entnommen und vereinfacht aus geologischen Karten von MAYER (ohne Jahreszahl), KOBER (ohne Jahreszahl) und BECK-MANNAGETTA & BRAUMÜLLER (1964)



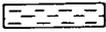
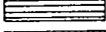
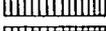
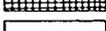
Karte 4: Ausschnitt vom Ostrand des österreichischen Granithochlandes mit fjordartigen und inselähnlichen Einschnitten mit tertiären Ablagerungen, auf denen in silikatreicher Umgebung verstreut Frauenschuh-Populationen anzutreffen sind.

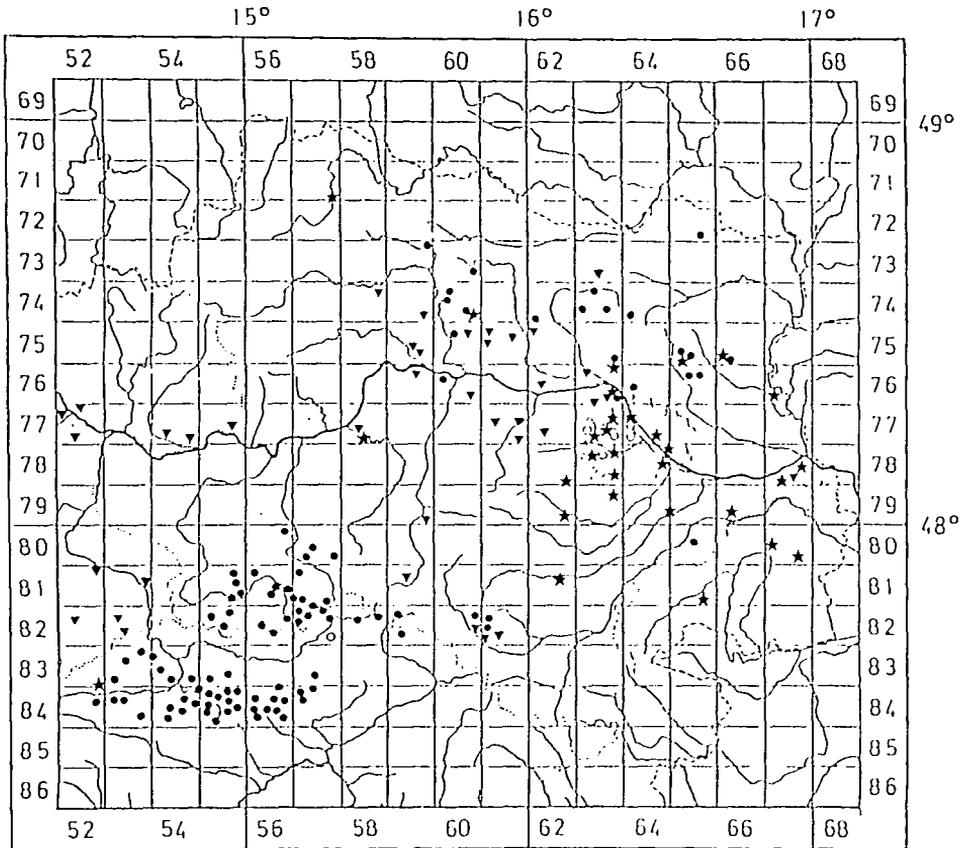
- Areal mit alt- und jungtertiären Ablagerungen.
- österreichisches Granithochland
- nach 1960 nachgewiesene Fundorte
- ▼ nach aus älterer Literatur entnommenen Fundortangaben

Die Grundfelder des Kartenausschnittes entsprechen denen der Karte 3



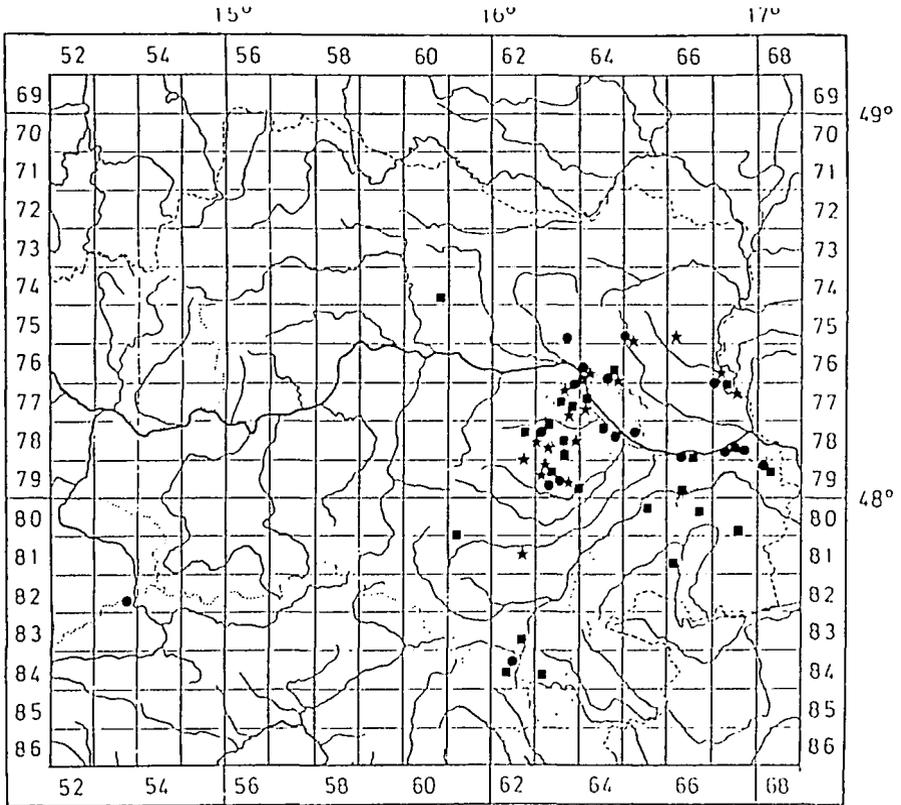
Karte 5: In die Verbreitungskarte von *Cypripedium calceolus* sind die Areale mit unterschiedlicher, mittlerer Jahressumme (1891 bis 1950) der Niederschläge in Niederösterreich eingezeichnet (nach STEINHAUSER 1952, vereinfacht).

-  unter 600 mm (oben rechts)
-  zwischen 600 und 800 mm
-  zwischen 800 und 1000 mm
-  zwischen 1000 und 1200 mm
-  zwischen 1200 und 1500 mm
-  über 1500 mm Niederschlag im Jahr (links unten)



Karte 6: Verbreitungskarte der Fundorte von *Cyripedium calceolus* mit eingezeichneten Fundorten seines effektiven Bestäubers, *Andrena haemorrhoa*, nach Auflistung von PITTIONI & SCHMIDT (1943), FRANZ (1982) und Funden von VÖTH (unveröffentlicht).

★ *Andrena haemorrhoa*, Erklärung der übrigen Zeichen siehe Karte 2.



Karte 7: Arealkarte von Niederösterreich mit eingezeichneten Fundorten von *Andrena helvola* (●) *A. jacobi* (■) und *A. nigroaenea* (★), nach Auflistung von PITTIONI & SCHMIDT (1943), FRANZ (1982) und mit Fundorten von VÖTH (unveröffentlicht), zum Vergleich mit der Verbreitung von *Cypridium calceolus* (siehe Karte 2). Einzelne Symbole gelten für mehrere nahe beisammenliegende Fundorte bzw. für deckungsgleiche Fundorte der angegebenen *Andrena*-Arten.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Linzer biologische Beiträge](#)

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [0023_2](#)

Autor(en)/Author(s): Vöth Walter

Artikel/Article: [Cypripedium calceolus L. \(Orchidaceae\) in Niederösterreich. 537-566](#)