© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich **134** (1997): 133-176

Signale in der Bestäuberanlockung: Weibchenimitation als Bestäubungsprinzip bei der mediterranen Orchideengattung *Ophrys*

Hannes F. PAULUS

Blüten der mediterranen Orchideengattung *Ophrys* imitieren wichtige kopulationsauslösende Schlüsselreize aculeater Hymenopteren-♀♀. Sie locken damit in artspezifischer Weise auf Weibchensuche befindliche ♂♂, die mit Begattungsversuchen (Pseudokopulation) auf die Blüten reagieren. Die dabei entnommenen Pollinien dienen beim nächsten gelungenen Täuschungsmanöver durch eine andere artgleiche Blüte dazu, diese zu bestäuben.
Da die *Ophrys*-Blüten den Isolationsmechanismus ihrer Bestäuber nutzen, um selbst von anderen *Ophrys*-Arten genetisch isoliert zu sein (Präpollinations-Isolationsmechanimus), ist die Anlockung von Bestäubern artspezifisch. Jede *Ophrys*-Art besitzt so ihre eigene Bestäuberart.
In zahlreichen Freilanduntersuchungen wurden viele solcher Bestäuber-*Ophrys*-Beziehungen experimentell in Wahltests belegt.
Artbildung in der Gattung *Ophrys* besteht vor allem im Erschließen eines neuen Bestäubers, der die Blüten mehr und mehr in seine Weibchenerwartung hin selektiert bzw. nur solche Blüten bestäubt, die seiner Weibchenerwartung am nächsten kommen.
Bei fraglichen *Ophrys*-Sippen ist der Nachweis eines eigenen Bestäubers gleichzeitig der Nachweis ihres Biospezies-Status.
Identische Bestäuber bei verschiedenen *Ophrys*-Arten sind möglich, wenn die betreffenden Arten allopatrisch verbreitet sind oder per Kopf- **und** Abdomenpollination bestäubt werden. Beispiele für beide Fälle werden vorgeführt.
In der Evolution unabhängig erworbene, identische Bestäuber bei verschiedenen *Ophrys*-Arten führten nicht selten zu sekundär ähnlichen Blütenerscheinungen (Konvergenz, Parallelismus der Schlüsselreize). Beispiele sind *Ophrys bertolonii – O. atlantica – O. ferrum-equinum, O. cretica – O. kotschyi* und *O. heldreichii – O. apulica – O. episcopalis*.

PAULUS H. F., 1997: Signals in pollinator attraction: Imitation of females as a pollination principle in the Mediterranean orchid genus *Ophrys*.
The flowers of the Mediterranean orchid genus *Ophrys* imitate important specific sexual releasing factors of aculeate hymenopteran ♀♀. They attract female-seeking ♂♂ in a species-specific way. The ♂♂ attempt to copulate with the labellum. During the pseudocopulation the ♂♂ remove the pollinia. If sexual mimicry is again successful, the next flower of the same *Ophrys* species can be pollinated.
As the flowers use the premating isolation factors of their pollinator species for their own genetic isolation from similar *Ophrys* species, the relationship is species-specific. Each *Ophrys* species has its own pollinator species. This is illustrated by numerous examples in many experimental choice tests in the field under natural conditions.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Evolution of new species is always a consequence of a change in pollinator. The new pollinator-species selects those individual flowers for pollination which come nearest to its own ♀'s releasing stimuli.
If the systematic status of an *Ophrys* type is unclear, discovering its own pollinator is proof for its biospecies status.
Identical pollinator species in different *Ophrys* species are possible only in those cases where the questionable plants are distributed allopatrically or, if syntopically distributed, if they are visited by bees pollinating **both** by means of head **and** abdomen. Examples for both types are given.
When different *Ophrys* species have identical pollinator species, then the appearance of the flowers can become very similar. This convergence or parallelism occurs as a result of identical selection.

Keywords: *Ophrys,* Mediterranean distribution, pollination, mimicry, aculeate hymenoptera, sexual releasing factors, species-specific relationships, flower convergence, parallelism.

Gliederung

Einleitung
Die einzelnen Aspekte des Bestäubungsproblems
1. Das Prinzip der Bestäubung
Methoden der Signalfälschung
Duftsignale
Optische Signale
Taktile Reize
2. Die Spezifität der Bestäuber
Die Bestäuber der *Ophrys sphegodes* aggr.
Bestäuber der *Ophrys argolica*-Artengruppe
Osmia als Bestäuber von *Ophrys tarentina – promontorii – lunulata – panattensis*
Bestäuber der *Ophrys bertolonii – bertoloniiformis*-Gruppe
Bestäuber von *Ophrys cretica, O. ariadnae, O. kotschyi* und *O. reinholdii*
Bestäuber der *Ophrys holoserica – scolopax – oestrifera*-Gruppe
Bestäuber der *Ophrys fusci – lutea* aggr.
3. Was ist eine Sippe bzw. biologische Art?
4. Artbildung und Einnischungsphänomene bei *Ophrys*
5. Bestäuberbefunde und Artaufklärung
Bestäuber als Artkriterium
Einnischung über die Blütezeit
Artverschiedenheit trotz identischen Bestäubers
6. Konvergenz und Parallelismus

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

7. Artbildung durch Hybridisierung
Danksagung
Literatur

Einleitung

Die Arten der mediterranen Orchideengattung *Ophrys* sind schon lange als besonders fremdartig aussehende Pflanzen bekannt. Ihre Blüten zeigen eine gewisse Insektenähnlichkeit, die ihnen Bezeichnungen wie Bienen-, Hummel- oder Fliegenragwurz eingebracht haben, um nur die in Mitteleuropa bekanntesten Arten zu nennen. Welche biologische Bedeutung hinter diesen Blütenformen steckt, war lange Zeit gänzlich unbekannt. Selbst der versierte Kenner der Bestäubungsbiologie der Orchideen Charles DARWIN widmet in seinem Buch „On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects and ..." (1862) kaum mehr als wenige Zeilen der Gattung *Ophrys*. Er zitiert einige Beobachtungen eines Mr. PRICE, nach denen Bienen die Blüten „angegriffen" hätten und sie wie einen „Teufel" behandelt hätten, den man „bekämpfen" müsse. DARWIN schrieb zurück, daß er sich außerstande sehe, in diesem Verhalten irgendeinen Sinn zu sehen. Was es mit den vermeintlichen Angriffen tatsächlich auf sich hatte, wußte DARWIN nicht. So lautet sein Kommentar, daß „er sich darauf keinen Reim machen könne". Tatsächlich hat erst der Franzose POUYANNE in Algerien als erster erkannt, welches Geheimnis mit den Blüten der Gattung *Ophrys* verbunden war. Im Jahre 1916 erschien in der Zeitschrift der französischen Gesellschaft für Gartenkunde ein Artikel in französischer Sprache mit dem Titel „Ein merkwürdiger Fall von Mimikry bei den Ophrydeen (*Ophrys*)". POUYANNE beobachtete, daß als einziger Besucher der Blüten der Spiegelragwurz *Ophrys vernixia* (= *speculum*) die sehr bienenähnliche Dolchwespe *Dasyscolia ciliata* (= *Campsoscolia*) (Hymenoptera, Scoliidae) auftritt (Abb. 1). Da es sich bei den Besuchern ausschließlich um ♂♂ handelte, die auf der Blüte ganz offensichtlich Paarungsversuche ausführten und nicht etwa nach Nahrung suchten, folgerte er daraus vollkommen richtig, daß diese ♂♂ die *Ophrys*-Blüte für ihr ♀ halten. Auch wenn ihm dies verständlicherweise zunächst niemand geglaubt hatte, hatte POUYANNE doch ein neues Bestäubungsprinzip entdeckt, das ihm zu Ehren gelegentlich „POUYANNE-sche Mimikry" genannt wird, häufiger jedoch als „Pseudokopulation" bezeichnet wird (cf. CORREVON & POUYANNE 1916, 1923, POUYANNE 1917, GODFERY 1925, 1929). KULLENBERG (1961) hat schließlich in einer umfangreichen Studie das Phänomen im Prinzip geklärt und bekannt gemacht. Alle *Ophrys*-Arten erlangen Bestäubungen über diesen Mechanismus der Sexualtäuschung. Nur zwei Arten haben sich sozusagen Alternativen ein-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

fallen lassen: *O. apifera* macht zusätzlich obligatorische Selbstbestäubung, und *O. helenae* betreibt Schlafplatzmimikry für Männchen der Langhornbienen-Gattung *Tetralonia* und *Eucera* (PAULUS & GACK 1995), bei der wahrscheinlich ähnlich wie bei der japanischen Orchidee *Cymbidium pumilum* für Drohnen der asiatischen Honigbiene *Apis cerana japonica* (SASAKI et al. 1991) Aggregationspheromone den olfaktorischen Stimulus darstellen. Es sei erwähnt, daß Sexualtäuschung auch bei anderen Orchideen – in Australien (COLEMAN 1927, STOUTAMIRE 1975, BEARDSELL & BERNHARDT 1982) und Südamerika (VAN DER PIJL & DODSON 1966) – verbreitet ist.

Im folgenden wird die Frage behandelt, wie *Ophrys*-Blüten diese Sexualtäuschung erreichen, wie sich die einzelnen Arten darin unterscheiden und welchen Einfluß dies alles auf die Evolution und Artenbildung der Gattung gehabt hat.

Die einzelnen Aspekte des Bestäubungsproblems

1. Das Prinzip der Bestäubung

Als reguläre Bestäuber der Gattung *Ophrys* sind bislang ♂♂ der aculeaten Hymenopteren (Stechimmen) und in einem Fall ein Käfer der Scarabaeidae (*Blithopertha lineolata*, PAULUS & GACK 1990c) beobachtet worden. Als seltene Ausnahme treten aber auch der Blatthornkäfer *Phyllopertha horticola* und die Schwebfliege *Microdon* (ENGEL 1985, eigene Beob.) bei *Ophrys holoserica* (Mitteleuropa) auf. Möglicherweise ist eine andere Schwebfliege (*Merodon velox*) Bestäuber von *O. regis-ferdinandii* in der östlichen Ägäis. Sollte dies so sein, besteht allerdings diese Mimikry in einer ♂-Imitation, um aggressives Verhalten bei territorialen Männchen auszulösen (PAULUS & GACK 1990c). Ansonsten sind aber in erster Linie Arten verschiedener Bienenfamilien (Apoidea) Pollinienüberträger. Lediglich *Ophrys vernixia* wird von der Dolchwespe *Dasyscolia* (= *Campsoscolia* auct.) *ciliata* (Scoliidae) (POUYANNE 1917, KULLENBERG 1949, 1961) (Abb. 1) und *O. insectifera* von der Grabwespe *Argogorytes mystaceus*, seltener auch *A. fargei* (Sphecidae) (WOLF 1950, KULLENBERG 1956) besucht. Wahrscheinlich wird auch *O. cilicica* in SO-Anatolien ebenfalls von *Argogorytes* bestäubt (Fotobeleg durch Herrn KURZE, Böblingen). Unter den Bienen sind es vor allem die Andrenidae mit vielen Arten der Gattung *Andrena* (*O. fusci-lutea* aggr., *O. sphegodes* aggr.), die Seidenbiene *Colletes cunicularius* (Colletidae) (Abb. 2), Pelzbienen der Gattung *Anthophora*, Kuckucksbienen der Gattungen *Melecta* (Abb. 3) und *Eupavlovskia*, Langhornbienen der Gattungen *Eucera* (Abb. 4) und *Tetralonia* (Abb. 5) (bei *O. holoserica* s. lat. aggr.), die Kleine Blauschwarze Holzbiene *(Xylocopa iris)* und die Schmarotzerhummel

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Psithyrus vestalis (Abb. 6) (die letztere bei *O. chestermanii* und *O. normanii*, Sardinien, PAULUS & GACK 1995). Eine Zusammenfassung der Bestäuberbefunde findet sich bei KULLENBERG et al. (1984), WARNCKE & KULLENBERG (1984) und vor allem in PAULUS & GACK (1986, 1990a, b, c, d, 1995).

Der eigentliche Blütenbesuch läuft fast immer nach einem bestimmten Schema ab. Gerät ein auf Weibchensuche befindliches Bestäubermännchen in den Duftkreis einer auf ihn passenden *Ophrys*-Blüte (ab ca. 10-15 m), beginnt es einen Suchflug in Richtung Duftquelle. Dieser ist meist mehr oder weniger zickzackförmig, um dann ab etwa 1-2 m vor der Blüte immer enger zu werden. Schließlich sieht das ♂ das vermeintliche ♀ und stürzt sich blitzschnell auf die Blüte, landet, sucht nach der richtigen Position und beginnt mit heftigen Kopulationsbewegungen. Der Begattungsapparat wird meist schon vor der Landung weit ausgestülpt. Das getäuschte ♂ versucht immer wieder, mit stechenden Hinterleibsbewegungen die Geschlechtsöffnung des Pseudoweibchens zu finden. Dann sitzt das Tier oft ganz ruhig, um mit heftigem Flügelschwirren eine erneute Stimulation zu versuchen. Bei all den heftigen Bewegungen kommt das ♂ sehr schnell mit den Klebscheiben der Pollinien in Berührung, die dann aus den Fächern herausgezogen werden. Meist fliegt das Tier nach 10-30 sec ab; oft fliegt es anschließend eine weitere Blüte an und landet auch dort. Dieser Kreislauf wiederholt sich, er wird aber in der Regel schneller abgebrochen. Um hierbei Selbstbestäubungen zu vermeiden, bedienen sich die Blüten eines einfachen „Tricks". Die entnommenen Pollinien stehen zunächst noch ca. eine Minute senkrecht in die Höhe, bevor sie sich nach einem Trocknungsprozeß der Stielchen nach vorne senken. Erst dann sind sie für eine Pollination einsatzbereit. Innerhalb dieser Zeit kann sich also ein ♂ ohne die „Gefahr" der Selbstbestäubung auf derselben Blüte oder Pflanze zu schaffen machen oder zu ihr zurückkehren. Schon DARWIN (1862) hat die Pollinienabsenkung bei verschiedenen Orchideen genau untersucht und erkannt, daß die Zeit, die bis zur völligen Absenkung benötigt wird, genau der durchschnittlichen Zeit entspricht, die z.B. eine Hummel bis zum Besuch des nächsten Blütenstandes von *Orchis mascula* braucht. Diese Pollinien kleben im übrigen so fest am Kopf oder Hinterleib des ♂, daß sie trotz heftiger Putzbewegungen nicht mehr zu entfernen sind. Solche ♂♂ sind dann viele Tage oder auch einige Wochen sozusagen markiert. Vor dem Abflug streichen viele ♂♂ mit ihrem Vorderbein-Putzkamm über die Fühler, um vermutlich ihre vielen Sensillen zu reinigen. Danach können besonders die Langhornbienen noch sekundenlang im Schwirrflug vor der Blüte stehen. Regelrecht „ungläubig" scheinen sie sich die Blüte noch einmal genau anzuschauen und zu riechen, um sie sich einzuprägen. Sie kehren dann fast nie wieder zu derselben Blüte zu-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

rück, da sie diese offenbar individuell wiedererkennen können, sondern besuchen neue Blüten. Tatsächlich konnten wir zeigen, daß die getäuschten Bestäubermännchen nach kurzer Zeit den Blütenschwindel durchschauen und auf die Attrappe nicht mehr hereinfallen (PAULUS et al. 1983, PAULUS 1988a). Zunächst vermeiden sie individuell diejenigen Pflanzen, die sie schon einmal besucht haben; später besuchen sie überhaupt keine *Ophrys*-Blüten mehr. Neue Anflüge erhalten *Ophrys*-Blüten daher meist nur von noch blütenunerfahrenen anderen ♂♂. Dies erklärt auch, warum das Phänomen der Pseudokopulation bisher so selten beobachtet wurde. Die Wahrscheinlichkeit, eine Pseudokopulation zu beobachten, ist sehr gering, da sie in der Blühzeit einer Pflanze mit viel Glück gerade ein einziges Mal stattfindet. Ein bestimmtes Pflanzenindividuum blüht ca. 3-4 Wochen lang. Die Bestäubungsrate in einer *Ophrys*-Population ist kaum je höher als 5-10 %! Dennoch reicht diese Rate bei weitem aus, um den Fortbestand der Population zu sichern. Zwar sind Bestäubungen selten, doch sind sie sehr effektiv. Jede bestäubte Blüte kann bis zu 12 000 Samen liefern.

Wie vermögen nun *Ophrys*-Blüten die Bestäubermännchen zu täuschen, und zwar solche nur **ganz bestimmter** Arten?

Methoden der Signalfälschung

Die Arten der Orchideengattung *Ophrys* müssen, um angeflogen und bestäubt zu werden, mit ihren Blüten die wichtigen paarungsauslösenden Signale imitieren (KULLENBERG 1961, KULLENBERG 1973 a, b, PAULUS & GACK 1980, 1990b). Diese Signale sind primär von den Bestäuberinsekten in ihrer eigenen Evolution entwickelt worden. Sie dienen diesen als gut funktionierende Mechanismen zur spezifischen Arterkennung und zur Verhinderung von Hybridisierungen. Drei Signal- oder Reiz-Grundtypen spielen hierbei eine wichtige Rolle:

- Duft- oder olfaktorische Reize
- optische Reize
- taktile Reize

Als mehr oder wenige komplexe Muster haben diese Reize jeweils den Charakter von Schlüsselreizen und werden daher in angeborener Weise durch einen sogenannten AAM (= angeborener Auslösemechanismus) erkannt.

Aus der Fortpflanzungsbiologie vieler Insekten weiß man, daß zur Anlokkung des Geschlechtspartners vielfach chemische Lockstoffe (Sexualpheromone) eingesetzt werden, die von den ♂♂ in artspezifischer Weise mit Hilfe ihrer Geruchsrezeptoren auf den Fühlern erkannt und mit Suchflügen nach den ♀♀ beantwortet werden. Die ♂♂ besitzen einen in ihrer Evolution erwor-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

benen artspezifischen AAM, der ihnen ermöglicht, unter Tausenden von Duftstoffreizen genau diejenige Duftstoffmischung zu erkennen, die von den artgleichen ♀♀ als Arterkennungssignal eingesetzt wird.

In der Nähe des ♀ angekommen, vermag das ♂ optische Signale des weiblichen Artgenossen wahrzunehmen und wiederum in artspezifischer Weise zu erkennen. Wenn es sich auf dem ♀ niedergelassen hat, kommt der dritte Reiztypus, der taktile, zum Zug, mit dessen Hilfe das ♂ darüber Auskunft erhält, wo beim Weibchenkörper hinten und vorne ist. Dabei wird sehr schnell der „Strich" der Körperbehaarung registriert (KULLENBERG 1960, PIRSTINGER 1996). Da auch andere ♂♂ die gleichen Absichten verfolgen, kommt es darauf an, wer unter den Konkurrenten schneller das Ziel, d.h. letztendlich die Begattung, erreicht (sexuelle Selektion). Nachfolgend wird gezeigt, daß *Ophrys*-Blüten alle diese Signale imitieren, um erfolgreich spezifische Bestäubermännchen anzulocken, sie zu täuschen und für ihre Pollinienübertragung zu benutzen.

Duftsignale

Eine *Ophrys*-Blüte produziert über das Labellum verteilt in vielen Drüsenzellen Hunderte verschiedener Duftkomponenten, deren jeweilige Mischungsverhältnisse und Konzentrationen ein für die *Ophrys*-Arten spezifisches Duftbouquet („Parfüm") ergibt. Die einzelnen Komponenten sind vor allem Terpenoide, langkettige aliphatische Kohlenwasserstoffe, Aldehyde, Ketone und 1-, 2-Alkohole sowie cyclische (aromatische) Verbindungen, also Stoffe, die auch sonst im Tier- und Pflanzenreich häufig als Duftstoffe eingesetzt werden. Untersuchungen dieser Duftstoffe in *Ophrys*-Blüten liegen von BERGSTRÖM (1978) und vor allem von BORG-KARLSON (1987, 1990), BORG-KARLSON et al. (1985, 1987) und ERDMANN (1996) vor. Sie haben gezeigt, daß bei Beachtung der korrekten Systematik alle Arten tatsächlich ein jeweils hochspezifisches Duftstoffgemisch besitzen. Bemerkenswert daran ist, daß diese Mischungen nie oder höchstens in einzelnen Komponenten mit den entsprechenden Duftstoffmischungen der Bestäuberweibchen übereinstimmen. Die *Ophrys*-Arten betreiben daher echte Duftmimikry, indem sie mit **chemisch anderen** Stoffgemischen dieselben physiologischen und verhaltensbiologischen Reaktionen bei den ♂♂ auslösen, wie dies die arteigenen ♀♀ tun (KULLENBERG 1973a). Die ♂♂ sprechen auf diese gefälschten bzw. signalkopierten Düfte mit ihren angeborenen Auslösermechanismen (= AAMs) an, als ob es die echten Auslösersignale der weiblichen Artgenossen wären. Einschränkend ist allerdings zu bemerken, daß zwar eine Reihe von Untersuchungen zu den Duftstoffen verschiedener Bienen vorliegen (z.B. BERGSTRÖM & TENGÖ 1974, 1978, BERGSTRÖM et al.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

1982, FRANCKE et al.1981, 1984, TENGÖ & BERGSTRÖM 1976, 1977, BORG-KARLSON 1990 u. v. a.), daß aber offenbar noch nie biologisch adäquate Objekte, nämlich **unbegattete** Bestäuberweibchen untersucht worden sind! Nur sie sind das tatsächliche Mimikryvorbild der *Ophrys*-Blüten. Bislang liegen jedoch nur Duftuntersuchungen an ♂♂ (!) oder bereits begatteten ♀♀ vor. Solche ♀♀ sind aber für ♂♂ normalerweise völlig uninteressant, da sich Bienenweibchen in der Regel nur ein einziges Mal begatten lassen. Erste brauchbare Untersuchungen hierzu liegen von AYASSE et al. (1993) vor. Sie zeigen, daß auch die Bienenweibchen offenbar nicht nur einzelne wenige Duftmolekülsorten verströmen, sondern über ein artspezifisches Duftmuster durch die Mischung bestimmter Stoffklassen verfügen. Spezifisch scheint hier das Mischungsverhältnis von Alkanen zu Alkenen von Bedeutung zu sein. Zumindest ändert sich genau dieses, wenn ♀♀ nach der Begattung für weitere ♂♂ unattraktiv geworden sind.

Optische Signale

Nachdem das Bienenmännchen, der Duftfahne folgend, einem ♀ so nahe gekommen ist, daß es dieses auch sehen kann, folgen in der Kette der Paarungsauslöser optische Signale, die dem ♂ nicht nur genauer zeigen, wo sich das ♀ befindet, sondern auch ob es sich tatsächlich um ein arteigenes ♀ handelt. Zwar haben Insekten häufig große, leistungsfähige Facettenaugen, doch nehmen sie ihre Umwelt vollkommen anders wahr als der Mensch, der die Welt als Folge komplexe Bilder sieht. Insekten sehen ihre optische Umwelt offenbar wesentlich „abstrakter“: Objekte setzen sich aus einer Summe von Signalen zusammen, die danach bewertet werden, ob sie „interessant“ oder „uninteressant“ sind, d.h. ob sie Auslösecharakter haben oder nicht. Dies ist für die Interpretation des Aussehens und der Färbungen der *Ophrys*-Blüten mit ihren Zeichnungsmustern von wesentlicher Bedeutung.

Auch wenn es bis heute kaum systematischen Untersuchungen über die Rolle der optischen Signale bei *Ophrys* gibt (KULLENBERG 1961, PAULUS 1988a), können dennoch einige allgemeine Aussagen gemacht werden, die freilich eher Analogie- und Plausibilitätsschlüsse darstellen und erst experimentell genauer geprüft werden müssen. Wenn man Bestäuberweibchen mit den sie imitierenden *Ophrys*-Blüten vergleicht, sind drei Blütentypen zu unterscheiden, die vermutlich widerspiegeln, welche Rolle optische Signale für die Weibchenerkennung im normalen Leben der Bestäubermännchen spielen. Grundlage dieser Hypothese ist die Annahme, daß Bestäubermännchen zumindest diejenigen optischen Signale bei ihren Blüten selektieren, die sie aufgrund ihrer Weibchenerwartung (also der optischen AAMs für die arteigenen ♀♀) als Minimum für die Weibchenerkennung benötigen. Wenn

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

die Weibchenimitation detailliert ist, nehmen wir an, daß dies auch im normalen Leben dieser Bestäubermännchen von großer Bedeutung ist. Da Evolution im Prinzip opportunistisch bzw. ökonomisch verläuft, bringt sie durch Selektion nur so viel hervor, wie unbedingt notwendig ist.

Beim **Typ 1** scheinen optische Signale im Sexualleben der Bestäubermännchen eine große Rolle zu spielen, so daß die betreffenden *Ophrys*-Blüten in diese Richtung selektiert worden sind, d.h. auch für unser Auge nachvollziehbar bedeutend ♀-ähnlicher zu sein. Hierhin gehört als Paradebeispiel auch diejenige Art *(Ophrys vernixia),* an der POUYANNE (1917) bezeichnenderweise das Phänomen als erster entdeckt und richtig erkannt hatte (PAULUS 1978, PAULUS & GACK 1980). Beim Vergleich des Artenpaars *O. vernixia* (Pflanze) und *Dasyscolia ciliata* (Bestäuber), ist leicht zu erkennen, daß der blaue Spiegel der Blütenlippe eine Imitation des blauen Flügelglanzes des Bestäuberweibchens und die fuchsrote Labellumbehaarung eine Imitation der Körperbehaarung desselben darstellen. Die Seitenlappen entsprechen vermutlich den Mittel- und Hinterbeinen des ♀. Welche weiteren Details hier ebenfalls wichtig sind, ist nicht untersucht. Auffällig sind bei vielen *Ophrys*-Arten die rundlichen, meist glänzenden Basalschwielen (Staminodialpunkte). Sie wurden von DARWIN (1862) fälschlich als die SPRENGELschen Scheinnektarien und später von vielen Autoren häufig als Augen interpretiert. Tatsächlich handelt es sich wahrscheinlich um die Imitation der Schüppchen über der Flügeleinlenkung des Bestäuberweibchens, die sogenannten Tegulae. **Typ 2** repräsentiert solche *Ophrys*-Arten, die für unser Auge zwar deutlich weniger Insektenähnlichkeit als Typ 1 aufweisen, die aber doch Farb- und Zeichnungsmuster zeigen, die deutliche Hinweise auf die Bestäuberweibchen erkennen lassen. Beispiele dafür sind *Ophrys cretica, O. ariadnae* und *O. kotschyi,* die mit ihren schwarz-weiß gemusterten Lippen die entsprechende Färbung und Musterung der Bestäuberweibchen der Kuckucksbienengattung *Melecta* (Anthophoridae) imitieren (PAULUS & GACK 1983b, 1990a, b, PAULUS 1988b) (Abb. 3). Ähnliches gilt auch für *O. reinholdii* mit der mit *Melecta* sehr nah verwandten Gattung *Eupavlovskia* (PAULUS & GACK 1990a, b). Die ♀♀ der Mörtelbienen-Gattung *Chalicodoma* (Megachilidae) sind meist blauschwarz gefärbt und haben dunkelblau schillernde Flügel. Entsprechend dunkel sind die Lippen von *O. atlantica, O. bertolonii, O. aurelia* und *O. ferrum-equinum* gefärbt; sie alle besitzen außerdem ein leuchtend dunkelblaues Mal. Sie alle werden von *Chalicodoma parietina* bestäubt (BÜEL 1978, PAULUS & GACK 1981, VÖTH 1984). Der **dritte *Ophrys*-Färbungstyp** imitiert nur noch die allgemeine Grundfärbung der Bestäuberweibchen. Hierher gehören die meisten von Vertretern der Sandbienen-Gattung *Andrena* bestäubten *Ophrys*-Arten (*O.*

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

fusca aggr., *O. sphegodes* aggr.). So entsprechen die Lippen von *O. sphegodes* (s. str.) dem rotbraunen oder graubraunen Kolorit des Bestäuberweibchens *Andrena nigroaenea* (PAULUS & GACK 1986, PAULUS 1988b), während das sehr dunkle schwarzbraune Kolorit von *O. mammosa* bzw. *O. incubacea* der schwarzen Färbung von *Andrena fuscosa* bzw. *A. morio* entspricht (PAULUS & GACK 1983b, 1986). Ähnliches gilt auch für *O. spruneri* und *O. sipontensis*, die beide von der Kleinen Blauschwarzen Holzbiene *(Xylocopa iris)* bestäubt werden (PAULUS & GACK 1990b, c). Besonders gut zu sehen ist dieses Prinzip auf Kreta bei dem Artenpaar *O. omegaifera* (Lippengrundfarbe kastanienbraun) und *O. fleischmannii* (Grundfarbe dunkelolivbraun). Die Bestäuberweibchen der Pelzbienengattung *Anthophora* sind entsprechend gefärbt: *Anthophora atroalba,* Bestäuber von *O. omegaifera,* ist rotbraun, *A. sicheli,* derjenige von *O. fleischmannii,* ist grauolivbraun (PAULUS & GACK 1983a, 1986).

Andere Zeichnungsbesonderheiten scheinen die sogenannten „Brillenmale" (*O. argolica* aggr.: *O. argolica, delphinensis, biscutella, morisii*) und „Omega-Male" (*O. omegaifera* und *O. fleischmannii*) zu sein. Alle diese Orchideen werden von Arten der Gattung *Anthophora* bestäubt. Experimente hierzu liegen allerdings nicht vor.

Taktile Reize

Wenn Bienen- oder Wespenmännchen ein ♀ gefunden haben und nach einer Landung Kopulationsversuche machen, treten weitere wichtige Auslösersignale in Aktion: Durch Berührung mit den Tarsen und dem Körper werden Haarkleid, Haarstrich und sicherlich auch weitere kontaktchemosensorische Signale des ♀ wahrgenommen. Am Haarstrich vermag das ♂ sofort zu entscheiden, was das vordere bzw. hintere Ende des ♀ ist. Das kann dann sehr wichtig sein, wenn sich mehrere ♂♂ auf ein ♀ gestürzt haben. Auch in diesem Fall kommt es darauf an, welches ♂ am schnellsten ist und als erstes seinen Kopulationsapparat einführen kann. Der Kopulationsapparat scheint ebenfalls eine Reihe wichtiger taktiler Sinnesorgane zu besitzen, mit denen spezifische Reize registriert werden können. Allerdings liegen auch hierzu keine genaueren Untersuchungen vor. Die *Ophrys*-Blüten scheinen auch hierbei wesentliche Signale zu imitieren (AGREN et al. 1984). Eindrucksvoll und auch leicht festzustellen ist der Einfluß des Haarstriches auf der Blütenlippe. Wie bereits KULLENBERG (1961) festgestellt hat, zeigen alle *Ophrys*-Arten der *O. fusci – lutea*-Sektion einen „umgekehrten" Haarstrich auf dem Labellum. Hier verlaufen die kurzen Drüsenhärchen von der Labellumspitze in Richtung Narbe. Bei allen anderen *Ophrys*-Arten sind diese Härchen von der Narbe zur Labellumspitze gerichtet. Dabei ist das Mal meist glatt. Die

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Wirkung dieses Verlaufs der Behaarung ist sehr markant. Die Bestäubermännchen registrieren diesen nach der Landung sofort und drehen sich demgemäß bei den *Ophrys*-Arten der *fusci* – *lutea*-Sektion sofort um und kopulieren in diesen Fällen sozusagen verkehrt herum. Dies führt zu einer Pollinienentnahme mit der Hinterleibsspitze (Abdomenpollination). Alle anderen *Ophrys*-Arten haben den „normalen" Haarstrich, so daß die ♂♂ einfach sitzen bleiben und die Pollinien mit dem Kopf entnehmen (Kopfpollination). Eine erste experimentelle Analyse der Haarstrich-Verhältnisse und ihrer taktilen Bedeutung wurde von PIRSTINGER (1996) zu *Ophrys fusca* und *Ophrys sphegodes* vorgelegt. Beide Arten haben dieselbe Bestäuberbiene (*Andrena nigroaenea*) als Pollinienüberträger; erstere werden durch Abdomen-, letztere durch Kopfpollination bestäubt. Die betreffenden Bienenmännchen können vorne und hinten gleichzeitig Pollinien tragen.

Sehr wesentlich ist in diesem Zusammenhang weiterhin die Größe des Labellums. Dieses muß ebenfalls gut zur Körpergröße des Bestäubers passen. ♂♂, die zu groß oder zu klein sind, sind kaum in der Lage, Pollinien zu entnehmen und sich damit als erfolgreiche Bestäuber zu betätigen. So lassen sich im Freiland gelegentlich Anflüge durch fremde Bienen oder sogar andere Insekten beobachten, die aber nicht in der Lage sind, eine geeignete Position auf der Lippe einzunehmen. Sie tänzeln dann meist auf der Blüte herum, um dann wieder abzufliegen, ohne mit den Klebscheiben der Pollinien in Berührung gekommen zu sein.

2. Die Spezifität der Bestäuber

Da normalerweise jede *Ophrys*-Art die spezifischen artisolierenden Signale einer Bestäuberart (selten auch weniger verwandter Arten) kopiert, ist auch die Beziehung von *Ophrys*- und Bestäuber-Art hochspezifisch. Mimikry ist dann am wirkungsvollsten, wenn sich der Nachahmer auf eine einzige Art als bestimmtes Vorbild beschränkt. Die Imitation von ♀♀ mehrerer Bestäuberarten ist, da sie einen Kompromiß darstellt, notgedrungen schlechter als die Nachahmung nur einer einzigen Art. Durch den Besitz nur einer Bestäuberart nutzt die betreffende *Ophrys*-Sippe den gut funktionierenden Artisolationsmechanismus des Bestäubers für sich (sie parasitiert sozusagen an den AAMs der Bestäuber). Bestäuber stellen daher für die *Ophrys*-Arten einen prägamen Isolationsmechanismus dar, der aufgrund seiner hohen Spezifität normalerweise Hybridisierung verhindert (PAULUS & GACK 1983b, 1990c). Genauer gesagt handelt es sich hier um einen Mechanismus, der vor der Bestäubung wirkt. Solche Mechanismen werden als „prepollinating mechanisms" bezeichnet (LEVIN 1978, STEBBINS 1966).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Der Nachweis für die hohe Spezifität der *Ophrys*-Bestäuber-Beziehungen ist bereits für eine ganze Reihe von *Ophrys*-Arten erbracht worden (KULLENBERG et al. 1984; PAULUS 1988b; PAULUS & GACK 1981, 1983a, b, 1986, 1990a, Zusammenfassungen: 1990b, c, d; VÖTH 1984, 1985, 1986, 1987; WARNCKE & KULLENBERG 1984). Die Untersuchungen haben gezeigt, daß die These „eine *Ophrys*-Art – eine Bestäuberart" in der Regel erfüllt ist. Besonders unsere Freilandtests der vergangenen 10-15 Jahre im gesamten Mittelmeergebiet haben klar gezeigt, daß diese Regel fast immer erfüllt ist. Wir haben nicht nur die jeweiligen Bestäuber ermittelt, sondern stets auch, wo immer es möglich war, unter natürlichen Bedingungen im Freiland Wahltests gemacht („Biotest"). Hierbei konnte die getestete Bestäuberart jeweils zwischen verschiedenen *Ophrys*-Arten frei wählen. Die Entscheidungen verliefen fast immer zu 100 % zugunsten einer einzigen *Ophrys*-Sippe.

Die Bestäuber der *Ophrys sphegodes* aggr.

Die Verwandtschaft der Spinnenragwurz wird überwiegend von Vertretern der artenreichen Sandbienengattung *Andrena* über Kopfpollination bestäubt. Hierbei werden die *Ophrys*-Arten mit einem dunkel- oder gar schwarzbraunen Labellum von schwarzen oder blauschwarzen *Andrena*-Arten besucht. Beispiele sind *O. mammosa* – *A. fuscosa, O. incubacea* – *A. morio, O. garganica* – *A. pilipes* (= *carbonaria* auct.) und *O. transhyrcana* – *A. morio.* Mit anderen Sippen mit hell- oder mittelbraunem Lippenkolorit pseudokopulieren entsprechend heller gefärbte *Andrena*-Arten. Beispiele dafür sind *O. sphegodes* – *A. nigroaenea* (Abb. 7), *O. araneola* – *A. lathyri, O. cretensis* – *A. vachali.* Vielfach sind wir aber über die Bestäuberbeziehungen anderer Sippen aus dieser Verwandtschaft nicht oder schlecht unterrichtet. So sind die Bestäuber von *O. aesculapii* (Südgriechenland, Rhodos), *O. hebes* (Griechenland), *O. cephalonica* (Insel Cephalonia) oder *O. epirotica* nicht bzw. nicht sicher bekannt. Dort, wo diese Sippen mit der Nominatart *O. sphegodes* zusammen vorkommen, ist ihre Eigenständigkeit neben der blütenmorphologischen Divergenz auch fast immer durch die unterschiedliche Phänologie belegt. Insofern kann *O. epirotica* auch ohne Kenntnis des Bestäubers bereits jetzt klar als eigene Art geführt werden.

Eine besondere Stellung nehmen die schwierig abzugrenzenden Arten des durch sein in der Regel buntes Perigon auffallenden sogenannten *O. arachnitiformis*-Kreises ein (DEVILLERS-TESCHUREN & DEVILLERS 1988, GÖLZ & REINHARD 1980), der aus bestäubungsbiologischer Sicht in zwei Gruppen zerfällt. Die eine sind früh blühende Sippen (März), die von der Seidenbiene *Colletes cunicularius* bestäubt werden. Hierher gehören *O. arachnitiformis* (Südfrankreich), *O. tyrrhena* (NW-Italien), *O. archipelagi* (Süditalien: Monte

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Gargano) und *O. exaltata* (Süditalien: Kalabrien, Sizilien) (Abb. 2). Die zweite Gruppe wird von Arten gestellt, die meist später (April, Mai) blühen und wiederum von verschiedenen *Andrena*-Arten besucht werden. Zu dieser Gruppe gehören z.B. *O. splendida* (SO-Frankreich), *O. aveyronensis* (Cevennen), *O. panormitana* (SW-Italien, Sizilien, Sardinien) und *O. castellana* (östliches Zentralspanien). Über die *Andrena*-Arten im einzelnen sind wir in dieser Gruppe noch schlecht unterrichtet (PAULUS & GACK 1990d).

O. provincialis (Südfrankreich) wird ebenfalls als Vertreter der *Ophrys arachnitiformis*-Artengruppe betrachtet. Doch ihr Bestäuber ist *Anthophora atriceps* (PAULUS & GACK, in Vorb.), eine Biene, deren Gattung in der folgenden Artengruppe als Pollinienüberträger auftritt.

Bestäuber der *Ophrys argolica*-Artengruppe

Wie PAULUS & GACK (1986, 1990b, c) gezeigt haben, werden alle Taxa dieses Artenkomplexes von der Pelzbienengattung *Anthophora* bestäubt (Tab. 1). Hierzu zählen *O. argolica* (Südgriechenland), *O. aegea* (Karpathos), *O. lucis* (Rhodos, Südtürkei), *O. elegans* (Zypern), *O. biscutella* (Süditalien), *O. morisii* (Korsika, Sardinien), *O. crabronifera* (Westitalien) und *O. delphinensis* (Südgriechenland).

Nach GÖLZ & REINHARD (1989) sollte auch *Ophrys lesbis* von der Insel Lesbos und der benachbarten Westtürkei zu dieser Artengruppe gehören. Doch ihr Bestäuber ist die große *Andrena curiosa* (PAULUS & GACK 1990c). Nach neueren Befunden aus Südfrankreich könnte auch *Ophrys provincialis* der Gruppe angehören. Sie wird von *Anthophora atriceps* bestäubt (PAULUS & GACK, in Vorb.). *Anthophora*-Arten treten weiterhin als Bestäuber in der *O. fusca* aggr. auf, auf die weiter unten eingegangen wird.

Tab. 1: Die Bestäuber der *Ophrys argolica*-Gruppe. – The pollinators of the *Ophrys argolica* group.

Ophrys	Bestäuber	Land	Literatur
argolica	*Anthophora plagiata*	S-Griechenl.	PAULUS & GACK (1990a,b)
aegaea	*Anthophora orientalis*	Karpathos	PAULUS & GACK (1990b)
lucis	*Anthophora* cf. *mucida*	Rhodos	PAULUS & GACK (1990b)
elegans	*Anthophora erschowi*	Zypern	PAULUS & GACK (1990c)
delphinensis	*Anthophora plagiata*	S-Griechenl.	PAULUS & GACK (1990a)
biscutella	*Anthophora retusa*	S-Italien	PAULUS & GACK (1986)
morisii	*Anthophora sicheli*	Sardinien, Korsika	PAULUS & GACK (1985)
crabronifera	*Anthophora plumipes*	W-Italien	PAULUS & GACK (in Vorb.)
provincialis	*Anthophora atriceps*	SO-Frankreich	PAULUS & GACK (in Vorb.)

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Osmia als Bestäuber von *Ophrys tarentina – promontorii – lunulata*

Die genannten Arten werden von Vertretern der Mauerbienengattung *Osmia* (Megachilidae) bestäubt (Tab. 2). *Osmia aurulenta* konnte bereits von KULLENBERG (1977) als gelegentlicher Besucher von *O. splendida* festgestellt werden. Doch nur die genannten *Ophrys*-Arten sowie *O. panattensis* haben Mauerbienen als reguläre Bestäuber. Der von FORSTER (in WARNCKE & KULLENBERG 1984) für *O. araneola* konstatierte Fall mit *Osmia bicolor* (Nordschweiz) stellte sich bei Überprüfung des Fotomaterials als Fehlbestimmung heraus. Wahrscheinlich handelte es sich hierbei vielmehr um *Andrena lathyri* (det. P. WESTRICH). Die erst kürzlich als Endemit der Insel Malta (unter dem Namen *O. sphegodes* ssp. *melitensis* SALKOWSKY) beschriebene *O. melitensis* hat, der Blütenmorphologie nach zu urteilen, zweifellos auch eine *Osmia*-Art als Bestäuber.

Tab. 2: *Osmia* als Bestäuber der *Ophrys tarentina*-Gruppe. – *Osmia* as the pollinator of the *Ophrys tarentina* group.

Ophrys	Bestäuber	Land	Literatur
tarentina	*Osmia tricornis*	S-Italien	GÖLZ & REINHARD (1982)
lunulata	*Osmia kohli*	Sizilien	PAULUS & GACK (1990c)
promontorii	*Osmia mustelina*	S-Italien	PAULUS & GACK (1990c)
panattensis	*Osmia rufa*	Sardinien	PAULUS & GACK (1995)
melitensis	?	Malta	

O. promontorii wird von O. DANESCH et al. (1975) als mutmaßlich hybridogenen Ursprungs aus *O. bertolonii* und *O. incubacea* oder *O. garganica* betrachtet. Doch die Verwandtschaftsgruppierung um *O. tarentina* stellt wohl eher eine monophyletische Gruppe dar, die mit der *O. bertolonii*-Gruppe nur entfernt etwas zu tun hat.

Bestäuber der *Ophrys bertolonii – bertoloniiformis*-Gruppe

Nach bisheriger Kenntnis werden die Sippen dieser Gruppe von Arten der Mörtelbienengattung *Chalicodoma* (Megachilidae) bestäubt. Als erster entdeckte BÜEL (1978) die Bestäubergattung bei *O. bertolonii* in Italien. Als den wichtigsten Bestäuber fand er *Chalicodoma parietina*. Daneben scheint auch die nächstverwandte Berg-Mörtelbiene *Chalicodoma pyrenaea* gelegentlich „mitzumischen". Wir konnten *C. parietina* als Bestäuber oft bestätigen (PAULUS & GACK 1986). Darüber hinaus konnten wir auch die These von DANESCH & DANESCH (1972), O. DANESCH & EHRENDORFER (1975) und GÖLZ & REINHARD (1975, 1979) bestätigen, daß *O. bertolonii* mehrere abgrenzbare Sippen umfaßt. *O. bertoloniiformis* vom Monte Gargano wird

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

von *Chalicodoma benoisti* bestäubt (PAULUS & GACK 1986). In Sizilien findet sich neben *O. bertolonii* eine der *O. bertoloniiformis* sehr ähnliche Sippe (GÖLZ & REINHARD 1979), die nach PAULUS & GACK (1990d) jedoch von *Chalicodoma sicula* besucht wird und **nicht** von *C. benoisti* oder *C. parietina*. DELFORGE (1989) hat für diese Sippe den alten Namen *Ophrys explanata* (LOJACONO 1908) revalidiert (Abb. 8). Bei den vielen neu benannten anderen Sippen (*O. aurelia, O. drumana, O. saratoi*: alle Südfrankreich; *O. balearica*: Balearen) (DELFORGE et al. 1989) muß sich erst zeigen, ob sie wirklich eigenständige Arten darstellen. So wird *O. aurelia* wie *O. bertolonii* von den beiden schon erwähnten *Chalicodoma*-Arten bestäubt. Dagegen hat *O. saratoi* tatsächlich einen anderen Bestäuber, nämlich *Chalicodoma albonotata* (PAULUS & GACK, in Vorb.). Bei den anderen Sippen sind bislang die Bestäuber unbekannt. Dies gilt für *O. benacensis* (Südalpen: Gardasee, Comersee), *O. catalaunica* (NO-Spanien), *O. drumana* (SO-Frankreich), *O. magniflora* (SW-Frankreich) und *O. balearica* (Balearen)[1]. *Chalicodoma parietina* tritt als Bestäuber noch bei *O. ferrum-equinum* (Griechenland, VÖTH 1984) und *O. atlantica* aus der *fusca*-Gruppe (Südspanien, PAULUS & GACK 1981) auf.

Bestäuber von *Ophrys cretica, O. ariadnae, O. kotschyi* und *O. reinholdii*

Diese schwarz und weiß gemusterten *Ophrys*-Sippen werden von Kuckucksbienen der Gattungen *Melecta* und *Eupavlovskia* (Anthophoridae) besucht. Die Bienen dieser Gattungen treten bei *Anthophora* (*Melecta*) (PAULUS & GACK 1983a, PAULUS 1988, VÖTH 1986) und *Habropoda* (*Eupavlovskia*) (BAUMANN & HALX 1972, PAULUS 1988) als Nestparasiten auf.

Auf Kreta konnten wir zeigen, daß es zwei verschiedene *cretica*-Formen gibt: die eine Art, *Ophrys ariadnae* PAULUS 1994, wird von der früh fliegenden *Melecta albifrons* (Abb. 3), die andere, *Ophrys cretica* auct., von der später fliegenden *M. tuberculata* bestäubt (PAULUS 1988b, PAULUS & GACK 1990b, PAULUS 1994). Dem entsprechen ihre getrennten Blühzeiten. Es gibt auch Unterschiede in der Blütenmorphologie; darauf hatte bereits NELSON (1962) hingewiesen. Auffallend ist, daß die sehr ähnlich aussehende *O. kotschyi* von Zypern ebenfalls von *Melecta tuberculata* besucht wird. Es handelt sich hier um einen besonders markanten Fall von Konvergenz aufgrund eines identischen Bestäuber-Selektionsdruckes (PAULUS & GACK 1986, 1990a). *O. kotschyi* ist sehr wahrscheinlich eine Art aus der *O. oestrifera – umbilicata*-Verwandtschaft (GÖLZ & REINHARD 1985). *O. reinholdii* wird dagegen von einer Art der mit *Melecta* nächstverwandten Gattung, nämlich *Eupavlovskia obscura,* besucht.

---

[1] Kürzlich konnte ich auf Mallorca *Chalicodoma sicula* als Bestäuber feststellen.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Bestäuber der Ophrys *fuciflora – scolopax – oestrifera*-Verwandtschaft

Mit wenigen Ausnahmen werden alle Arten dieser Artengruppe von Langhornbienen der Gattungen *Eucera* und *Tetralonia* (Anthophoridae, Eucerini) bestäubt. So pseudokopuliert *Eucera longicornis* in Mitteleuropa mit *O. fuciflora*[2] (Abb. 4), *E. nigrilabris* mit *O. tenthredinifera* im Mittelmeergebiet, *E. barbiventris* mit *O.* (*scolopax*) *picta* in Südspanien, *E. nigrescens* mit *O. parvimaculata* in Süditalien, *E. dimidiata* mit *O. flavomarginata* in Zypern und *E. paulusi* mit *O. bornmuelleri* ebenfalls in Zypern. Die Gattung *Tetralonia* ist *Eucera* sehr ähnlich und wird von manchen Autoren auch nicht von *Eucera* getrennt. *T. berlandi* ist der Bestäuber von *O. heldreichii* in Südgriechenland und Kreta **sowie** von *O. apulica* in Süditalien. *T. cressa* pseudokopuliert mit der kretischen „Form" von *O. fuciflora*, *T. salicariae* mit der spät blühenden „Kleinen Hummelragwurz" in SW-Deutschland, *O. elatior* GUMPRECHT ex PAULUS 1996 (= *O. fuciflora* ssp. *elatior*) (Abb. 5). Ausnahmen hinsichtlich der Bestäuber sind in dieser Verwandtschaftsgruppe die schon erwähnte *O. kotschyi* und, wie PAULUS & GACK (1995) kürzlich in Sardinien festgestellt haben, *O. chestermanii,* die von der Schmarotzerhummel *Psithyris vestalis* (Apidae, Bombinae) (Abb. 6) bestäubt wird.

Das Bestäubungsbild in der gesamten Verwandtschaftsgruppe ist allerdings noch bei weitem nicht klar genug. Gerade unter diesen Orchideen haben wir einige Fälle eines Bestäuberwechsels **innerhalb derselben *Ophrys*-Art** je nach deren Verbreitung, **ohne** daß dies mit wesentlichen Änderungen in der Blütenmorphologie verbunden ist. So wird *O. tenthredinifera* im westlichen Mittelmeergebiet und in Südgriechenland von *Eucera nigrilabris,* in Kreta jedoch von *E. dimidiata,* in Süditalien wahrscheinlich von *E. algira* bestäubt. *O. bombyliflora* wird in Spanien und Süditalien von *E. oraniensis,* in Kreta dagegen von *E. algira* besucht. Bestäuberdaten sind in KULLENBERG et al. (1984) und PAULUS & GACK (1986, 1990a, b) zusammengestellt.

Bestäuber der *Ophrys fusci – lutea* aggr.

Alle Bestäuber dieser Artengruppe entnehmen die Pollinien stets mit dem Hinterleib und führen danach Abdomenpollination aus. Die meisten Sippen werden von Arten der Gattung *Andrena* besucht. Lediglich *O. omegaifera* sowie *O. fleischmannii* (Kreta) und *O. basilissa* (Kreta) werden wie die *O. argolica*-Gruppe von *Anthophora*-Arten bestäubt. Mit *O. atlantica* (Nordafrika, Südspanien) pseudokopuliert die Mörtelbiene *Chalicodoma parietina* (PAULUS 1988b, PAULUS & GACK 1981, 1986, 1990b). *Ophrys lutea* wird

[2] Ob unsere Hummelragwurz *O. fuciflora* oder *O. holoserica* heißen muß, ist noch immer nicht geklärt.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

im Mittelmeergebiet vor allem von verschiedenen Arten der Untergattung *Chlorandrena,* die kleinblütige *O. sicula* (= *O. lutea* ssp. *minor*) dagegen von *Chrysandrena* bestäubt (KULLENBERG 1961, PAULUS & GACK 1983a, 1990a, WARNCKE & KULLENBERG 1984). Die weiteren Sippendifferenzierungen innerhalb der beiden Taxa sind nicht geklärt. So ist *O. lutea* im westlichen Mittelmeergebiet deutlich großblütiger als im Osten. Auf Kreta oder Karpathos ist sie kaum größer als *O. sicula* und als *O. phryganae* beschrieben worden, auf Rhodos dagegen wieder deutlich großblütiger; dennoch wird sie aber stets von nah verwandten *Chlorandrena*-Arten besucht. *O. sicula* hat im gesamten Mittelmeergebiet vor allem *Andrena* (*Chrysandrena*) *hesperia* als Bestäuber. Auch wenn sich die beiden Arten nicht immer leicht trennen lassen, so ist es ganz eindeutig, daß sie getrennte biologische Arten darstellen. Ähnliches gilt für *O. melena,* die ebenfalls eine gut abgesetzte eigene Art darstellt. Sie wird von *Andrena* (*Simandrena*) *transitoria* (VÖTH 1985) besucht.

Ein ebenfalls nicht geklärtes, jedoch wesentlich schwierigeres Problem stellen die Sippen um *Ophrys fusca* s. str. dar. Im Gegensatz zu *O. lutea* hat hier die Erschließung neuer Bestäuber meist zu abgrenzbaren Veränderungen in der Blütenmorphologie und damit zu nachvollziehbaren Artbildungen geführt. So besteht die einfach als *O. fusca* geführte Sippe (NELSON 1962, SUNDERMANN 1980, BUTTLER 1986, BAUMANN & KÜNKELE 1986, 1988) aus einem Konglomerat aus vielen Arten. In Spanien, Südfrankreich und Italien finden sich stets im Frühjahr zwei bis sogar drei „Typen" (Arten), die sowohl in der Lippendimension als auch in ihrer Blühphänologie voneinander abgesetzt sind („große" und „kleine" *fusca,* PAULUS & GACK 1980, 1981). Ähnliches gilt für Sizilien (fünf *fusca*-„Typen", PAULUS & GACK 1990c), Kreta (mindestens sechs *fusca*-„Typen") und Rhodos (4-5 Typen). Eine vorläufige Benennung erfolgt durch den Bestäubernamen als Präfix vor *fusca* (PAULUS 1988b, PAULUS & GACK 1990b), soweit nicht geklärte Namen für die jeweilige Sippe verfügbar sind. Nur zwei dieser „Typen" sind im gesamten Mittelmeergebiet weiter verbreitet: *O. flavipes-fusca* (= „kleine" *fusca* in PAULUS & GACK 1980, 1981) und *O. nigroaenea-fusca* (= „große" *fusca*) (Abb. 9). Die sehr kleinblütige *O. cinereophila-fusca* dagegen ist nur im östlichen Mittelmeergebiet weit verbreitet: Südgriechenland, gesamte Ägäis, Westanatolien, Zypern, Libanon. Andere Sippen sind in ihrer Verbreitung sehr lokal und stellen Endemiten dieser engbegrenzten Gebiete dar. So kommen *O. obaesa, O. sabulosa-fusca* und *O. florentina-fusca* offenbar nur auf Sizilien vor, *O. creberrima-fusca* und zwei *O. Thriphti-fusca*-Typen nur auf Kreta und *O. funerea* nur auf Korsika und Sardinien.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Andere Arten der *fusca*-Gruppe dagegen sind klar trennbar. *O. iricolor* aus dem östlichen Mittelmeergebiet, bemerkenswerterweise auch in Korsika und Sardinien (GÖLZ & REINHARD 1988, PAULUS & GACK 1995: *O. iricolor* ssp. *maxima*) sowie in Tunesien verbreitet, wird stets von der großen schwarzen *Andrena morio* bestäubt. *O. pallida* als sehr kleinblütige Art findet sich nur in Sizilien und im benachbarten Nordafrika. Sie wird von der kleinen *Andrena orbitalis* bestäubt.

In hier behandelte Verwandtschaftsgruppierung gehören, wie bereits erwähnt, auch Arten, die von Pelzbienen der Gattung *Anthophora* bestäubt werden. So pseudokopuliert *Anthophora atroalba* mit *O. omegaifera* in Kreta, Rhodos, Naxos, Südspanien (dort auf der ssp. *dyris*). Die nahverwandte *O. fleischmannii* wird von *Anthophora sicheli* bestäubt. Die von *O. omegaifera* vermutlich introgressiv beeinflußten *O. sitiaca* und *O. israelitica* werden dagegen von *Andrena*-Arten besucht (PAULUS & GACK 1990a, c). Weitere vermutlich durch *O. omegaifera* introgressiv beeinflußte Arten des *fusca*-Kreises finden sich in SW-Frankreich/NO-Spanien (*O. vasconica*) und auf Mallorca (*O.* cf. × *brigittae*). Ihre Bestäuber sind jedoch unbekannt.

3. Was ist eine Sippe bzw. biologische Art?

Arten, Spezies, in der Botanik auch Sippen sind Populationen ähnlicher Pflanzen bzw. Tiere, die ebendiese Ähnlichkeit durch geschlechtliche Fortpflanzung in die nächsten Generationen weitergeben und beibehalten. Diese Ähnlichkeit drückt sich für unser Auge zunächst vor allem in der Gestalt, also der Morphologie aus. Im einfachsten Fall ist die Art durch die Summe der nur ihr eigenen Merkmalen abgrenzbar und durch einen Merkmalssprung von den nächstähnlichen Arten getrennt (Morphospezies). Dieser Artbegriff, in der Praxis am häufigsten angewendet, ist in der Regel brauchbar, weil er dem sogenannten biologischen oder evolutionären Artbegriff untergeordnet ist. Die morphologischen Kriterien sind deshalb geeignet, weil sie der Ausdruck bzw. die Konsequenz der Selektion für Artbildung und der damit verbundenen Anpassungen an einen neuen „mode of life", also die Folge einer neuen Einnischung darstellen. Solche Arten sind genetische Einheiten, die von anderen vergleichbaren Einheiten getrennt sind. Eine Art oder Biospezies besitzt daher einen nur ihr eigenen Genbestand oder Genpool. Die Trennung beruht auf einer reproduktiven Isolation. Die Mechanismen, die für die Aufrechterhaltung der genetischen Trennunng sorgen, werden als Isolationsmechanismen bezeichnet. Bei Tieren gibt es eine angeborene Arterkennung. Man bezeichnet die bereits vor einer möglichen Paarung einsetzenden Arterkennungsmechanismen als prä- oder auch progame Isolationsmechanismen.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Sie sorgen in den allermeisten Fällen dafür, daß es nicht zu Fehlpaarungen und damit zu Hybridisierung kommt. Falls es doch zu Fehlpaarungen kommt, wirken meta- oder postgame Isolationsmechanismen, durch die die Befruchtung verhindert oder die Embryonalentwicklung abgebrochen oder gestört wird. Entwickeln sich dennoch Nachkommen, sind die Hybriden in aller Regel steril (MAYR 1975). Beim vergleichbaren System der Pflanzen lassen sich Präpollinations- (vor der Bestäubung) und Postpollinations-Isolationsmechanismus (nach der Bestäubung) unterscheiden (LEVIN 1978, STEBBINS 1966). Da die meisten Blütenbesucher in der Wahl der Blüten nicht sehr spezifisch sind, sind die metagamen Mechanismen bei Pflanzen sehr effektiv ausgebildet (z.B. Pollen-Inkompatibilität). Dennoch stellen Hybridisierungsprozesse im Pflanzenreich ein häufiges Ereignis dar, das wahrscheinlich sogar eine der Strategien ist, um die genetische Variabilität zu steigern. Da Pflanzen im Gegensatz zu Tieren ihre Wuchsorte nicht wählen können, besteht eine ihrer Strategien darin, mit hoher genetischer Variabilität für sehr unterschiedliche Umweltsituationen und Habitate gewappnet zu sein und für eine große Zahl möglicher Standorte geeignete Samen zur Verfügung zu haben. Genau diese Variabilität macht die taxonomische Einordnung oftmals sehr schwierig, da häufig keine „sauber getrennten" Einheiten vorliegen. EHRENDORFER (1984) hat viele dieser Probleme beleuchtet.

Vertreter der Gattung *Ophrys* bilden in dieser Hinsicht eine Ausnahme, da ihre Blüten spezifisch solche Signale imitieren, die **bestimmte Hymenopterenarten** anlocken, sexuell stimulieren und für sie kopulationsauslösend sind (KULLENBERG 1961, PAULUS & GACK 1980, 1990b; s. 2.). Diese primär von den Bestäuberinsekten in deren eigenen Evolution entwickelten Signale wirken nun unter den betreffenden *Ophrys*-Arten als prägamer Isolationsmechanismus. Der Mechanismus war in der Evolution der Gattung offenbar so wirksam, daß es fast keine Selektion auf metagame Isolation gegeben hat. Nur so ist erklärbar, daß die meisten *Ophrys*-Arten künstlich oder durch „Fehltritte" von Blütenbesuchern kreuzbar sind und es daher, wenn auch selten, immer wieder zu Hybridbildungen kommt. Die hohe Zahl der beschriebenen Hybriden in der Gattung *Ophrys* sollte nicht darüber hinwegtäuschen, daß solche Hybriden in der Natur außerordentlich selten sind. Lediglich die Tatsache, daß jährlich Tausende Orchideenfreunde in ganz Europa nach solchen gelungenen „Fehltritten" suchen, gaukelt eine hohe Zahl an Hybridisierungen vor. Zudem dürften bei der Suche nach *Ophrys* bzw. ihren Hybriden nicht selten künstlich Fehlbefruchtungen durchgeführt werden („Dactylogamie"). Der Motor dieses Unsinns ist, Jahre später vielleicht auf diesem Wege noch unbekannte Kombinationen als neue Hybriden beschreiben zu können.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die hohe Spezifität der Bestäuberanlockung eröffnet der *Ophrys*-Systematik die Möglichkeiten, zuvor oft willkürliche Artabgrenzungen besser zu objektivieren. Der Nachweis eines eigenen Bestäubers für eine fragliche Sippe ist per se der Nachweis ihres Artstatus. Freilich muß sichergestellt sein, daß dieser Bestäuber auch wirklich für die reproduktive Isolation der *Ophrys*-Sippe sorgt. „Glücklicherweise" ist der Besitz eines eigenen Bestäubers wohl immer mit der entsprechenden morphologischen Merkmalsausprägung gekoppelt. Daß dem so ist, haben – ganz unabhängig von den bestäubungsbiologischen Untersuchungen – die biometrischen Analysen und ihre Anwendung als Abgrenzungskriterium zur sogenannten „Sippendifferenz" durch GÖLZ (1976) und GÖLZ & REINHARD (1979) sehr gut belegt. Viele ihrer durch entsprechende Sippendifferenzen etablierten – auch neuen – Arten konnten durch den Nachweis eines eigenen Bestäubers bestätigt werden. So wurden von ihnen *O. aegea* und *O. lucis* von *O. argolica* abgetrennt und als neue Arten beschrieben. Tatsächlich haben alle drei Spezies als Bestäuber verschiedene *Anthophora*-Arten. Daß sich hierdurch die Artenzahl in der Gattung *Ophrys* drastisch erhöht hat (s. DELFORGE 1994), hat nichts mit einem „splitting"-Verhalten der Taxonomen zu tun, sondern ergibt sich als Konsequenz, die nicht auf willkürlicher Gruppierung beruhenden biologischen Fakten auch in der Taxonomie auszudrücken.

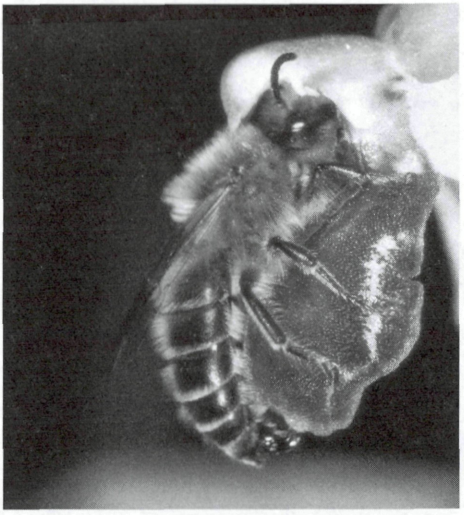
Abb. 1 (links oben): ♂ der Dolchwespe *Dasyscolia* (*Campsoscolia*) *ciliata* (Hymenoptera, Scoliidae) beim Anflug auf die Spiegelragwurz *Ophrys vernixia* (= *speculum*) (Foto: Südspanien, Marbella; 14.3.1983). – ♂ of the scoliid wasp *Dasyscolia* (*Campsoscolia*) *ciliata* (Hymenoptera) approaching the flower of the mirror orchid *Ophrys vernixia* (= *speculum*) (phot.: South Spain, Marbella; March 14, 1983).

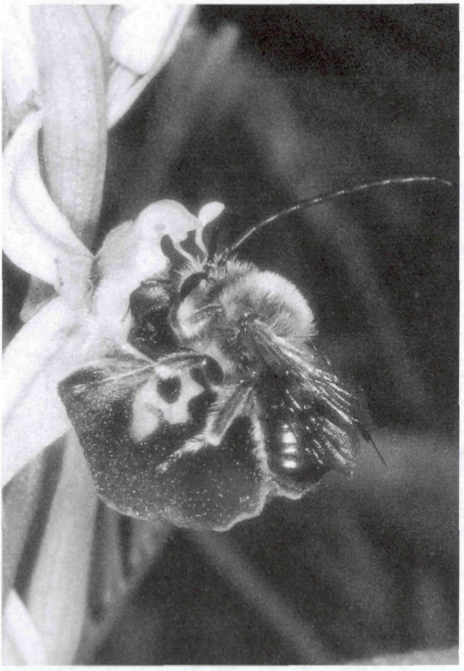
Abb. 2 (rechts oben): ♂ der Seidenbiene *Colletes cunicularius* (Colletidae) bei der Pseudokopulation mit *Ophrys exaltata* aus der *O. arachnitiformis*-Artengruppe. Man sieht sehr gut die genaue Größenpassung der Biene, die Voraussetzung für eine sichere Pollinienentnahme und spätere Bestäubung ist (Foto: NW-Sizilien, Bosci di Ficuzza; 23.3.1988). – ♂ of the silk bee *Colletes cunicularius* (Colletidae) during pseudocopulation with *Ophrys exaltata* of the *O. arachnitiformis* species-group. The exact fit of the bee's body size with the dimensions of the flower is clearly visible; this is a prerequisite for a removal of the pollinia and consequently for pollination (phot.: NW Sicily, Bosci di Ficuzza; March 23, 1988).

Abb. 3 (links unten): ♂ der Kuckucksbiene *Melecta albifrons* (Anthophoridae) bei der Pseudokopulation mit der Frühen Kretischen Ragwurz *Ophrys ariadnae* PAULUS 1994 (Foto: Ostkreta, Neapolis; 2.4.1982). Die Späte Kretische Ragwurz *Ophrys cretica* wird von *Melecta tuberculata* bestäubt. – ♂ of the cuckoo bee *Melecta albifrons* (Anthophoridae) during pseudocopulation with the early Crete orchid *Ophrys ariadnae* PAULUS 1994 (phot.: E Crete, Neapolis; April 2, 1982). The late Crete orchid *Ophrys cretica* is pollinated by *Melecta tuberculata*.

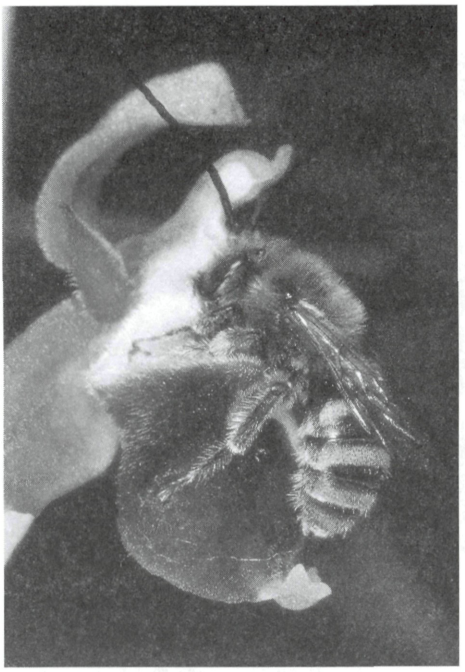
Abb. 4 (rechts unten): ♂ der Langhornbiene *Eucera longicornis* (Anthophoridae) bei der Pseudokopulation mit der Hummelragwurz *Ophrys holoserica* (BURM.) GREUTER (Foto: Niederösterreich, Perchtolsdorfer Heide; 30.5.1996). – ♂ of the longhorned bee *Eucera longicornis* (Anthophoridae) during pseudocopulation with the late spider orchid *Ophrys holoserica* (BURM.) GREUTER (phot.: Niederösterreich, Perchtolsdorfer Heide; May 30, 1996).

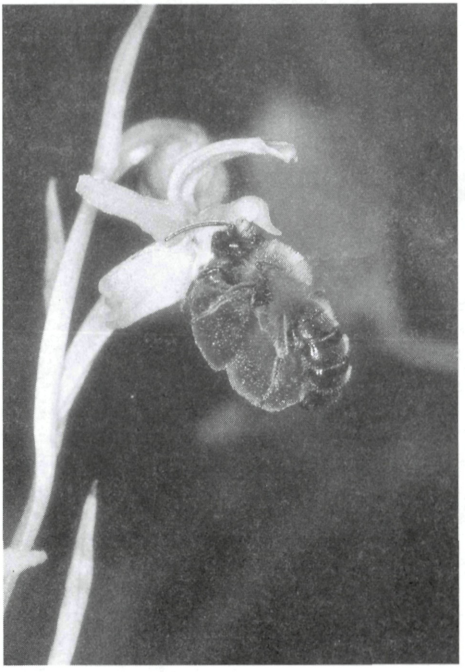
© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at





© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at





© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

4. Artbildung und Einnischungsphänomene bei *Ophrys*

Der Erwerb eines neuen Bestäubers für eine *Ophrys*-Sippe ist zwangsläufig mit einem Artbildungsprozeß verbunden (s. oben): Der neue Bestäuber verhilft nur denjenigen Orchideenindividiuen, die seiner ♀-Erwartung am nächsten kommen, zur Bestäubung und damit zur Fortpflanzung. Voraussetzung dafür ist, daß es eine natürliche Variabilität auch in diesen Signalen gibt und daß die Bestäubermännchen diese erkennen und bewerten. PAULUS et al. (1983) und PAULUS (1988a) haben gezeigt, daß dies tatsächlich der Fall ist. Auf diesem Weg können sich unter Umständen sogar relativ schnell Duftmuster und Gestalt der Blüte durch die scharfe Selektion der Bestäuber ändern. Die so neu entstandene *Ophrys*-Spezies hat durch den neuen Bestäuber einen neuen prägamen Isolationsmechanismus. Daß hier Bestäuber tatsächlich sehr wesentlich bei der Artbildung und damit am Aussehen der Blüten beteiligt waren, zeigen einige bemerkenswerte Fälle von Konvergenz (s. 6.)

Abb. 5 (links oben): ♂ der Kleinen Langhornbiene *Tetralonia salicariae* (Anthophoridae) bei der Pseudokopulation mit der Kleinen Späten Hummelragwurz *Ophrys elatior* GUMPRECHT ex PAULUS 1996 (Foto: SW-Deutschland, Taubergießen; 17.7.1988). – ♂ of the small longhorned bee *Tetralonia salicariae* (Anthophoridae) during pseudocopulation with the small flowered (very) late spider orchid *Ophrys elatior* GUMPRECHT ex PAULUS 1996 (phot.: SW Germany, Taubergießen; July 17, 1988).

Abb. 6 (rechts oben): ♂ der Kuckuckshummel *Bombus* (*Psithyrus*) *vestalis* (Apidae) bei der Pseudokopulation mit *Ophrys chestermanii*, einem sardischen Endemiten aus der *O. holoserica*-Artengruppe (Foto: SW-Sardinien, Domusnovas; 20.4.1992). – ♂ of the cuckoo bumble bee *Bombus* (*Psithyrus*) *vestalis* (Apidae) during pseudocopulation with *Ophrys chestermanii*, an endemic Sardinian species of the *O. holoserica* species-group (phot.: SW Sardinia, Domusnovas; April 20, 1992).

Abb. 7 (links unten): ♂ der Sandbiene *Andrena nigroaenea* (Andrenidae) bei der Pseudokopulation mit einer Blüte der Spinnenragwurz *Ophrys sphegodes* (Foto: Niederösterreich, Bisamberg; 15.5.1995). – ♂ of the mining bee *Andrena nigroaenea* (Andrenidae) during pseudocopulation with the flower of the early spider orchid *Ophrys sphegodes* (phot.: Lower Austria, Bisamberg; May 15, 1995).

Abb. 8 (rechts unten): ♂ der Mörtelbiene *Chalicodoma sicula* (Megachilidae) bei der Pseudokopulation mit *Ophrys explanata* (LOJACONO) DELFORGE aus der *Ophrys bertoloniiformis*-Artengruppe (Foto: Nord-Sizilien, Tyndari; 5.4.1988). – ♂ of the megachilid bee *Chalicodoma sicula* during pseudocopulation with *Ophrys explanata* (LOJACONO) DELFORGE from Sicily of the *Ophrys bertoloniiformis* species-group (phot.: N Sicily, Tyndari; April 5, 1988).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

5. Bestäuberbefunde und Artaufklärung

Bestäuber als Artkriterium

Es gibt eine Reihe sehr ähnlicher *Ophrys*-Sippen, über deren Artstatus man verschiedener Meinung war und ist. Vielfach werden sie als Unterarten bezeichnet, obwohl die betreffenden Sippen vielfach sogar zusammen, d.h. syntop, vorkommen und gleichzeitig blühen. Beispiele sind *O. lutea* ssp. *lutea* und *O. lutea* ssp. *minor, O. insectifera* ssp. *insectifera* und *O. insectifera* ssp. *aymoninii, O. sphegodes* ssp. *sphegodes* und *O. sphegodes* ssp. *cretensis* sowie *O. fuciflora* ssp. *fuciflora* und *O. fuciflora* ssp. *elatior* u. v. a. (s. z.B. SUNDERMANN 1980, BAUMANN & KÜNKELE 1986, 1988, BUTTLER 1986). Diese Vorgehensweise ist zumindest dann rein typologisch, wenn die betreffenden Sippen tatsächlich zusammen vorkommen und dennoch ihre Eigenheiten aufrechterhalten können. Wenn dies der Fall ist, dann sind die betreffenden Sippen genetisch isoliert und sind daher gut begründete Spezies. Nur, wenn sie sich in ihrer Verbreitung ausschließen, könnten sie geographische Rassen sein. Für sie allein sollte auch bei Pflanzen der Terminus Subspezies (= Rasse) reserviert sein.

Wenn die betreffenden Sippen syntop und sogar synchron, zumindest jedoch mit breiten zeitlichen Überlappungen, blühen, muß zwischen ihnen eine genetische Barriere existieren. Diese besteht mit großer Wahrscheinlichkeit in einem Isolationsmechanismus, der bei der Gattung *Ophrys* der Bestäuber ist (s. 1., 2., 3.). Daraus folgt, daß solche Sippen, die unterscheidbar sind und auch ein bestimmtes Verbreitungsareal einnehmen, als eigene Arten zu betrachten sind. Der Beweis für diese These kann über das Aufzeigen eigener Bestäuber geführt werden. Wir haben in der Vergangenheit viele solcher Tests gemacht.

Im südlichen Mitteleuropa wurde *O. araneola* als eine von *O. sphegodes* verschiedene Art in der *Ophrys*-Systematik wieder eingeführt (BAUMANN & KÜNKELE 1980). Herr GÖLZ (Winterthur) (Fotobelege) konnte zeigen, daß der Bestäuber *Andrena lathyri* (nicht *Osmia bicolor,* wie fälschlich gemeldet: FORSTER in WARNCKE & KULLENBERG 1984) ist. Der Bestäuber von *O. sphegodes* ist dagegen *Andrena nigroaenea* (Abb. 7). In Südwestdeutschland wurde von GUMPRECHT (1980) eine kleinblütige, sehr spät blühende (Juli/August) Hummelragwurz-Sippe entdeckt, die er unter dem Namen *O. fuciflora* ssp. *elatior* bzw. *holoserica* ssp. *elatior* eingeführt hat. PAULUS (1997) hat die Bestäubung studiert und die kleine Langhornbiene *Tetralonia salicariae* gefunden (Abb. 5). Andere *Tetralonia*-Arten wie *T. macroglossa* oder *T. fulvescens* (Test mit Pflanzen aus Südwestdeutschland am Eichkogel bei

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Wien 1992 und 1993) zeigten kein „Interesse". Daraus folgt zwingend, daß diese kleinblütige, spät blühende Hummelragwurz eine eigenständige Art ist: *O. elatior* GUMPRECHT ex PAULUS 1996. Die Annahme von BAUMANN & KÜNKELE (1986), *O. panormitana* und *O. exaltata* seien artidentisch, konnten wir (PAULUS & GACK 1990d) in Sizilien durch den Fund von zwei ganz verschiedenen Bestäubern widerlegen. *O. exaltata* wird von *Colletes cunicularius* (Abb. 2), *O. panormitana* von *Andrena florentina* und *A. thoracica* bestäubt.

Besonders gravierend wirkt sich unser Artkonzept in der *O. fusca* s. str.-Artengruppe aus. Wie PAULUS & GACK (1980, 1981, 1983, 1986, 1990b, c, d) und PAULUS (1988b) gezeigt haben, besteht *O. fusca* s. str. aus einem Konglomerat von **(1)** durch phänologische und mehr oder weniger ausgeprägte blütenmorphologische Differenzen ausgezeichnete Sippen, **(2)** durch verschiedene, spezifische Bestäuber der Gattung *Andrena* – nur in Südspanien wird eine früh blühende, großblütige Sippe von *Colletes* bestäubt – bestäubte und damit durch einen vor der Bestäubung eingreifenden Isolationsmechanismus auch genetisch getrennten Arten. Diese können wohl alle nach besserer Kenntnis ihrer Verbreitung und Variabilität als eigenständige biologische Arten begründet werden (s. Tab. 3). Die große Variabilität in der Blütengröße, Malgestaltung, Färbung und Blühzeit ist demnach nicht eine Konsequenz des Wachsens in verschiedenen Habitaten oder einer von Jahr zu Jahr bedingten unterschiedlichen Ausprägung einzelner Populationen („Ökotypen"), sondern der Ausdruck von bisher nicht richtig in ihrer diskontinuierlichen Merkmalsausprägung und Verbreitung beachteten eigenständigen Sippen. Es fällt auf, daß einige der alten Autoren hier bereits ganz anders gedacht und die Verhältnisse der Formengliederung, obgleich rein typologisch, vielfach bereits völlig richtig gesehen haben. So hat LOJACONO (1908) allein in Sizilien vier *O. fusca*-Sippen unterschieden und auf dem Artrang benannt, die nach heutiger Kenntnis der Bestäuber wohl alle eigene Arten darstellen (PAULUS & GACK 1990b). Um in der Zukunft diesen Artenkreis auch taxonomisch besser fassen zu können, müssen die fraglichen Sippen einerseits daraufhin überprüft werden, ob sie von älteren Autoren bereits gültig beschrieben und benannt worden sind, andererseits Differentialdiagnosen erarbeitet werden, die solche Sippen nicht nur als eigenständige Arten definieren, sondern dies soweit wie möglich auch im Gelände nachvollziehbar machen. Andere Beispiele sind bereits oben genannt worden.

Im Zusammenhang mit dem Erwerb neuer Bestäuber als Modus der Artbildung und Einnischung stehen oft weitere Mittel der Artentrennung: Verschiebung der Blühzeit und morphologische Differenzierung in Blüten-Größenklassen. Die Wahrscheinlichkeit einer Hybridisierung sinkt, wenn

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 3: Liste der bisher bekannten Arten der Sammelart *Ophrys fusca* s. str. Da fast alle Arten von *Andrena* bestäubt werden, sind die jeweiligen Untergattungsnamen zu *Andrena* angegeben. – List of all known species within the collective species *Ophrys fusca* s. str. Since almost all species are pollinated by *Andrena*, the respective subgenera names attributable to *Andrena* are given.

Ophrys-Sippe	Bestäuber	Verbreitung
flavipes-fusca	*Zonandrena flavipes*	Mittelmeergebiet
creberrima-fusca	*Zonandrena creberrima*	Kreta
nigroaenea-fusca	*Melandrena nigroaenea*	Mittelmeergebiet
cinereophila-fusca	*Chlorandrena cinereophila*	Zypern, südwestl. Kleinasien, Ägäis, S-Griechenland
merula-fusca	*Chrysandrena merula*?	Kreta (*Triphti-fusca* PAULUS)
bicolor-fusca	*Euandrena bicolor*?	Kreta
Kreta-*fusca*	unbekannt	Kreta
fusca-groß, spät	unbekannt (*A. labialis*?)	S-Griechenland (= *O. attaviria*?)
sabulosa-fusca	*Hoplandrena sabulosa*	Sizilien
florentina-fusca	*Hyperandrena florentina*	Sizilien
Colletes-fusca	*Colletes cunicularius*	S-Spanien
Blithopertha-fusca	*Blithoperta lineolata* (Coleoptera, Scarabaeidae)	Lesbos, Samos, Chios, Naxos, Rhodos, SW-Türkei
benannte Arten		
obaesa	*Zonandrena flavipes*	Sizilien
funerea	*Zonandrena flavipes*	Sardinien
israelitica	*Zonandrena flavipes*	Naxos, W-Anatolien, Zypern, Naher Osten
attaviria	?	Rhodos
sitiaca	*Melandrena nigroaenea*	Kreta, Samos, Rhodos
pallida	*Rufandrena orbitalis*	Sizilien

nahverwandte *Ophrys*-Sippen nicht nur vom Erscheinungsbild her möglichst unterschiedliche Bienenarten, sondern sich zudem auch verschieden große Bestäuberarten erschließen. Aufgrund der damit verbundenen taktilen Passung können die Pollinien nur dann mit hoher Sicherheit entnommen oder zur Bestäubung in die Narbe gedrückt werden, wenn sie die passende Körpergröße aufweisen. In Tabelle 4 sind einige Beispiele zusammengestellt, bei denen sich jeweils nah verwandte *Ophrys*-Sippen in der Labellumlänge unterscheiden. Oft sind es Artenpaare, gelegentlich sogar mehrere Sippen. Gute Beispiele aus Mitteleuropa sind die Artenpaare *O. sphegodes* – *O. araneola* sowie *O. fuciflora* – *O. elatior*. In beiden Fällen sind die Sippen zusätzlich auch phänologisch getrennt.

Einnischung über die Blütezeit

Eine Reihe nahverwandter Arten gehen sich zusätzlich zu ihren getrennten Bestäubern auch durch versetzte Blütezeiten aus dem Weg. Die mit dem Zusatz „früh" oder „spät" versehenen Namen in Tabelle 5 angegebenen Artenpaare stellen solche Beispiele dar.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 4: Einnischung über Blütengrößenklassen bei *Ophrys*. Labellum- und Körperlänge in mm wurden als Durchschnittswert aus ca. 10 Messungen ermittelt. Die Labellumlänge wurde von der Spitze zum Beginn der Narbengrube gemessen. Die Größenklassen sind keine absoluten, sondern Relativwerte innerhalb einer Verwandtschaftsgruppe. – Annidation based on flower size classes in *Ophrys*. Labellum length (= Labellumlänge) and body length (= Körperlänge) in mm represent averages from ca. 10 measurements. Labellum length was measured from the tip to the beginning of the stigma cavity. The size classes represent relative values within a related group rather than absolute values.

Ophrys	klein	„mittel"	groß	Bestäuber	Körperlänge	Labellumlänge
sphegodes		x		*A. nigroaenea*	11,9	10,4
araneola	x			*A. lathyri*	10,1	9,1
cretensis	x			*A. vachali*	9,2	8,5
holoserica		x		*T. cressa*	14,0	11,0 (Kreta)
elatior	x			*T. salicariae*	9,1	8,1
episcopalis			x	*T. berlandi*	18,2	12,0
apulica			x	*T. berlandi*	18,2	12,1
nigroaenea-fusca			x	*A. nigroaenea*	11,9	10,7
flavipes-fusca		x		*A. flavipes*	9,7	11,8
cinereophila-fusca	x			*A. cinereophila*	7,5	9,1
iricolor			x	*A. morio*	13,7	15,9
lutea			x	*A. cinerea*	8,6	13,6 (Italien)
sicula	x			*A. hesperia*	7,8	11,0 (Italien)
lutea (phrygana)		x		*A. panurgimorpha*	8,0	11,2 (Kreta)
sicula	x			*A. hesperia*	7,8	8,9 (Kreta)
heldreichii			x	*T. berlandi*	18,2	12,6
bremifera		x		*Ch. manicata*?	?	9,7
cornuta	x			*E. puncticollis*	11,0	7,2
umbilicata	x			*E. galilaea*	10,5	8,0
flavomarginata		x		*E. dimidiata*	13,8	10,1

Tab. 5: Beispiele für die Einnischung einer Reihe von *Ophrys*-Artenpaaren über die Blühzeit. – Examples of annidation in a number of *Ophrys* species-pairs based on the period of flowering.

Ophrys	Blühzeit		Bestäuber	Areal
araneola	M III - E IV	früh	*Andrena lathyri*	südl. Mitteleuropa
sphegodes	M IV - E V	spät	*Andrena nigroaenea*	Mitteleuropa
fuciflora	A V - M VI	früh	*Eucera longicornis*	Mitteleuropa
elatior	M VII - E VIII	spät	*Tetralonia salicariae*	SW-Deutschland
ariadnae	E II - A IV	früh	*Melecta albifrons*	Kreta
cretica	A IV - A V	spät	*Melecta tuberculata*	Kreta
nigroaenea-fusca	M II - A IV	früh	*Andrena nigroaenea*	S-Europa
flavipes-fusca	E III - E IV	mittel	*Andrena flavipes*	S-Europa
sulcata	A V - M VI	spät	*Andrena* sp.	S-Frankreich
oestrifera (früh)	M III - M IV	früh	*Eucera puncticollis*	SO-Europa
oestrifera (groß)	M IV - E V	spät	*Eucera* sp.	SO-Europa

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Alle genannten Beispiele haben trotz verschobener Blütezeit verschiedene Bestäuber. Theoretisch könnte noch ein Fall bekannt werden, bei dem dieselbe Bienenart mit ihrer ersten Generation eine andere *Ophrys*-Art bestäubt als mit ihrer zweiten Generation.

Artverschiedenheit trotz identischen Bestäubers

Eine Reihe *Ophrys*-Sippen haben identische Bestäuber. Nach dem bisher Ausgeführten bedarf dies einer besonderen Erläuterung. Für dieses Phänomen können zwei prinzipiell unterschiedliche Prinzipien verantwortlich sein:

- Kopf- **und** Abdomenpollination (Abb. 9)
- allopatrische Verbreitung der beiden Sippen

Wenn von zwei *Ophrys*-Sippen eine aus der *O. fusci – lutea*-, die andere aus einer der anderen Sektionen stammt, können sie sich trotz **syntopen** Vorkommens denselben Bestäuber leisten, ohne daß es zur Hybridisierung kommt. Aufgrund der jeweiligen taktilen Stimulation entnimmt die Biene im einen Fall die Pollinien mit dem Kopf, im anderen mit dem Hinterleib (vgl. Abb. 9). Beim Besuch der jeweiligen Blüten werden wiederum durch die entsprechenden taktilen Reize jeweils nur die richtigen, d.h. artgemäßen Pollinien auf der Narbe aufgebracht. Die jeweiligen *Ophrys*-Sippen sollten auch sehr ähnliche Duftausstattungen und optische Signale haben. Wir kennen inzwischen eine ganze Reihe solcher Fälle, in denen identische Bestäuber in dieser Weise von verschiedenen *Ophrys*-Vertretern angelockt werden. In Tabelle 6 sind sie aufgelistet.

Tab. 6: Identische Bestäuber mit Kopf- (= K) und abdominaler (= A) Bestäubung bei **syntoper** Verbreitung verschiedener *Ophrys*-Sippen. – Identical pollinators with head (= K) **and** abdominal (= A) pollination in the case of **syntopic** distribution of different *Ophrys* taxa.

Bestäuber	*Ophrys* (K)	*Ophrys* (A)	Ort
Andrena nigroaenea	*sphegodes*	*nigroaenea-fusca*	S-Europa
Andrena nigroaenea	*sphegodes*	*sitiaca*	Kreta
Andrena morio	*incubacea*	*iricolor*	Sardinien, Korsika
Andrena morio	*transhyrcana*	*iricolor*	Zypern
Andrena thoracica	*panormitana*	*florentina-fusca*	Sizilien
Andrena florentina	*panormitana*	*florentina-fusca*	Sizilien

Es gibt auch einige Fälle, in denen dieselbe Bestäuberspezies sowohl Kopf- als auch Abdomenpollination durchführt, die betreffenden *Ophrys*-Arten jedoch nicht zusammen vorkommen, d.h. **allopatrisch** verbreitet sind. In Tabelle 7 sind die bisher bekannten Fälle zu finden.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 7: Identische Bestäuber mit Kopf- (= K) und/oder abdominaler (= A) Bestäubung bei **allopatrischer** Verbreitung verschiedener *Ophrys*-Sippen. – Identical pollinators with head (= K) and/or abdominal (= A) pollination in the case of **allopatric** distribution of different *Ophrys* taxa.

Bestäuber	*Ophrys* (K)	*Ophrys* (A)	Ort
Andrena morio	*incubacea*		SW-Europa
Andrena morio		*iricolor*	östl. Mittelmeer
Andrena flavipes		*flavipes-fusca*	S-Europa
Andrena flavipes		*funerea*	Sardinien
Andrena flavipes		*obaesa*	Sizilien
Andrena flavipes		*israelitica*	Naher Osten, Zypern, Naxos
Colletes cunicularius	*arachnitiformis*		S-Frankreich
Colletes cunicularius	*tyrrhena*		NW-Italien
Colletes cunicularius	*archipelagi*		S-Italien
Colletes cunicularius	*exaltata*		Sizilien
Colletes cunicularius		*Colletes-fusca*	S-Spanien
Melecta tuberculata	*cretica*		Rhodos, Kreta
Melecta tuberculata	*kotschyi*		Zypern
Xylocopa iris	*spruneri*		Griechenland, Kreta
Xylocopa iris	*sipontensis*		S-Italien
Chalicodoma parietina		*atlantica*	S-Spanien
Chalicodoma parietina	*bertolonii*		Italien
Chalicodoma parietina	*aurelia*		S-Frankreich, N-Italien
Chalicodoma parietina	*ferrum-equinum*		Griechenland
Tetralonia berlandi	*apulica*		S-Italien
Tetralonia berlandi	*heldreichii*		Kreta
Tetralonia berlandi	*episcopalis*		Kreta
Eucera dimidiata	*tenthredinifera*		Kreta
Eucera dimidiata	*flavomarginata*		Zypern
Eucera nigrescens	*scolopax*		S-Frankreich
Eucera nigrescens	*parvimaculata*		S-Italien
Anthophora sicheli	*morisii*		Korsika, Sardinien
Anthophora sicheli		*fleischmannii*	Kreta

Bei **rein typologischer** Betrachtung und bei Berücksichtigung **unserer Artkonzeption** (s. oben) sind alle diejenigen *Ophrys*-Sippen, die den **gleichen** Bestäubermodus aufweisen, **nicht genetisch isoliert**. Tatsächlich kommt es in diesen Fällen nur deshalb nicht zu einer Hybridisierung, weil die betreffenden Sippen eben nicht zusammen vorkommen, also allopatrisch verbreitet sind. Umgekehrt ist freilich festzustellen, daß sich diese Sippen eben gerade aus diesem Grund in ihrer Evolution identische Bestäuber erschließen konnten. Wir betrachten solche Sippen dann als **artverschieden**, wenn sie

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

einer **morphologischen Artdefinition** entsprechen, d.h. verschieden aussehen und konstant unterscheidbar sind. Die zugrundeliegende Hypothese geht davon aus, daß diese identischen Bestäuber konvergent, also in ihrer jeweiligen Stammesgeschichte unabhängig voneinander erworben worden sind. Phylogenetisch heißt das, daß die jeweiligen Stammarten dieser Sippen andere Bestäuber besessen hatten, diese jedoch später aus meist nicht bekannten Gründen durch neue Bestäuber ersetzt haben.

Ein schönes Beispiel für solche der morphologischen Artdefinition genügenden *Ophrys*-Vertreter sind aus der *O. fusca*-Gruppe folgende Arten, die alle von *Andrena flavipes* bestäubt werden. Sie können als sogenannte „Vikarianz-Arten" gelten:

O. flavipes-fusca: Spanien, Südfrankreich, Italien, Griechenland, Ägäis (incl. Rhodos u. a.; ohne Kreta und Naxos)

O. funerea: Sardinien, Korsika

O. obaesa: Sizilien

O. israelitica: Naxos, SW- und SO-Anatolien, Zypern, Libanon, Israel, Jordanien

Sie schließen sich alle in ihrer Verbreitung aus. *O. flavipes-fusca* ist im Mittelmeergebiet weit verbreitet und stellt an vielen Orten die häufigste *fusca*-Sippe dar. *O. funerea* und *O. obaesa* betrachten wir als eigenständige Arten, weil sie blütenmorphologisch so deutlich von *O. flavipes-fusca* abweichen, daß ihr abweichendes Aussehen nur so erklärbar ist, daß sie aufgrund früherer Selektion durch einen anderen Bestäuber sich primär an diesen angepaßt hatte. *O. israelitica* vertritt *O. flavipes-fusca* im östlichsten Mittelmeerraum. Sie zeigt auffallenderweise deutliche Anklänge an *O. omegaifera,* ohne daß es jedoch Probleme bei der Unterscheidbarkeit gibt. Im übrigen kommen beide Arten fast nie zusammen vor. Auf der Insel Naxos (PAULUS & GACK 1992) und möglicherweise auch im südwestlichen Anatolien könnten sie syntop verbreitet sein.

Ein anderes Beispiel stellt die Artengruppe *O. archipelagi – exaltata – arachnitiformis* dar, deren Mitglieder alle von der Seidenbiene *Colletes cunicularius* ssp. *infuscatus* bestäubt werden. Auch in diesem Fall ist die Unterscheidung der Sippen anhand blütenmorphologischer Kriterien unproblematisch. *O. archipelagi* wurde früher als *O. „arachnitiformis"* vom Monte Gargano (Süditalien) betrachtet, *O. exaltata* (= *O. sphegodes* ssp. *sicula* sensu NELSON) aus Sizilien wurde stets mit *O. panormitana* als konspezifisch angesehen. Wahrscheinlich sind ihre blütenmorphologischen Ähnlichkeiten das Produkt einer konvergenten Selektion durch denselben Bestäuber.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

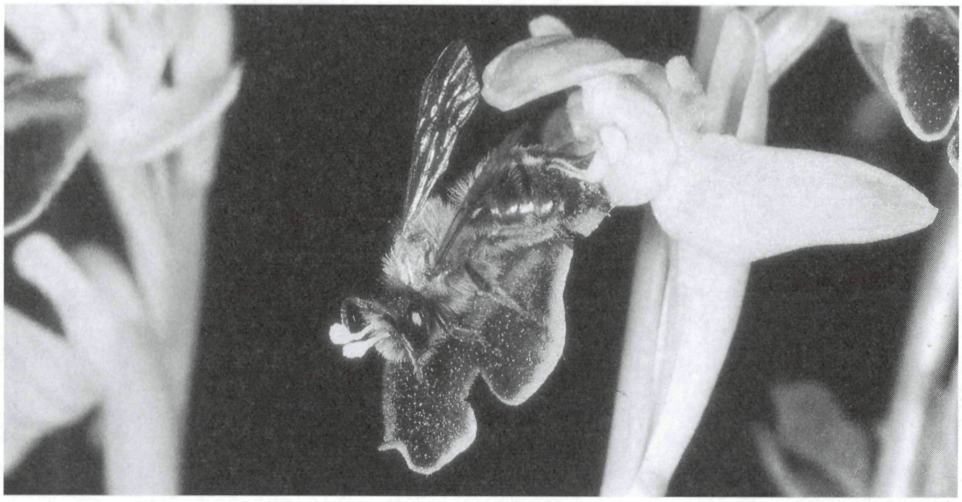


Abb. 9: ♂ der Sandbiene *Andrena nigroaenea* (Andrenidae) bei der Pseudokopulation mit *Ophrys fusca*. Die Biene wurde über taktile Reize der Blüte zum Einnehmen der „umgekehrten" Sitzposition veranlaßt und entnimmt Pollinien mit dem Hinterleib. Am Kopf trägt sie Pollinien von *Ophrys sphegodes*, die sie vorher besucht hat (vgl. Abb. 7). Trotz identischen Bestäubers bei beiden Sippen kommt es nicht zur Hybridisierung (Foto: SO-Frankreich, nördlich von Nice; 4.4.1996). – ♂ of the mining bee *Andrena nigroaenea* (Andrenidae) during pseudocopulation with *Ophrys fusca*. The bee has been led by tactile signals of the flower to a reverse sitting position and is removing the pollinia with its abdomen. Pollinia attached to the head were removed from *Ophrys spegodes* which this ♂ had visited earlier (compare with Fig. 7). Despite the same pollinators of both *Ophrys* species no hybridization takes place (phot.: SE France, north of Nice; April 4, 1996).

6. Konvergenz und Parallelismus

In den Fällen, in denen die optischen Signale für den Bestäuber eine wichtige Rolle spielen, führte dies in der Tat zu sekundären Ähnlichkeiten, die auch für unser Auge erkennbar sind. PAULUS & GACK (1986) haben einige sehr auffallende Beispiele vorgeführt. So haben die von *Chalicodoma parietina* bestäubten Sippen *O. atlantica*, *O. bertolonii* und *O. ferrum-equinum* ein fast schwarzes Labellum mit einer dunkelweinroten Behaarung. Das Mal ist leuchtend blau. *O. cretica* und *O. kotschyi* sind beide schwarzweiß gemustert und einander so ähnlich, daß noch SUNDERMANN (1983) sie als Subspezies einer einzigen Art ansah. Beide haben die Kuckucksbiene *Melecta tuberculata* als Bestäuber, den sie in der Evolution unabhängig voneinander erworben haben. *O. kotschyi* gehört nämlich offenbar in die *O. umbilicata*-Verwandtschaft, wie bereits RENZ (1929), NELSON (1962) und DANESCH & DANESCH (1972) vermutet hatten und schließlich eine biometrische Analyse durch GÖLZ & REINHARD (1985) nahelegte.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 10: Blütenvergleich zwischen *Ophrys chestermanii* (WOOD) GÖLZ & REINHARD (links), *Ophrys tenthredinifera* WILLDENOW (rechts) und der vermeintlichen Hybride *Ophrys* × *normanii* WOOD (Mitte) (Foto: SW-Sardinien, Domusnovas; 11.4.1992). – Comparison of flowers of *Ophrys chestermanii* (WOOD) GÖLZ & REINHARD (left) with *Ophrys tenthredinifera* WILLDENOW (right) and the supposed hybrid *Ophrys* × *normanii* WOOD (middle) (phot.: SW Sardinia, Domusnovas; April 11, 1992).

Das dritte Beispiel bilden die Arten *O. heldreichii* – *O. apulica* – *O. episcopalis* (= *O. fuciflora* ssp. *maxima*). Sie alle werden von der großen Langhornbiene *Tetralonia berlandi* bestäubt. Hier handelt es sich um Konvergenz. Im Fall von *O. heldreichii* und *O. episcopalis* bzw. *O. apulica* haben wir eine Konvergenz vor uns. Erstere Sippe stammt aus der *O. scolopax/ oestrifera*-, die beiden letztgenannten aus der *O. fuciflora*-Verwandtschaft. NELSON (1962) hatte die heute als *O. apulica* bezeichnete Art aus Süditalien noch als *O. heldreichii* angesehen. Das zeigt, wie ähnlich sich diese Sippen sind. Noch frappierender ist dies im Fall von *O. apulica* und *O. episcopalis*. Beide Arten sind fast nur an der Länge ihrer Petalen zu unterscheiden. Falls nicht beide Sippen in der Vergangenheit ein zusammenhängendes Areal besaßen, sondern sich tatsächlich unabhängig voneinander denselben Bestäuber erschlossen und deshalb heute so ähnlich aussehen, – dann und nur dann – handelt es sich um getrennte Arten, die parallel entstanden sind. PAULUS & GACK (1986) bezeichneten diesen Sonderfall der Konvergenz als Parallelismus. Es ist möglich, daß weitere solcher Parallelismen bis heute unerkannt geblieben sind. Die Vorkommen von sogenannten *O. fuciflora* ssp. *maxima* in Dalmatien (VÖTH & EHRENDORFER 1976) und *O. oestrifera* var. *grandiflora* in NW-Griechenland (WILLING & WILLING 1985) könnten solche Fälle sein.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

7. Artbildung durch Hybridisierung

Die Entstehung neuer Arten über Introgression (homoploide Hybridisierung) wird in der Botanik als häufiger Artbildungs-Mechanismus angesehen, darüber hinaus gibt es sogar das Phänomen der hybridogenen Polyploidie und Allopolyploidie (ANDERSON 1953, EHRENDORFER 1959, 1980). Da die Arten der Gattung *Ophrys* im wesentlichen gleiche Chromosomensätze aufweisen, kommt bestenfalls erstgenannter Modus in Frage. Für einige Arten von *Ophrys* wurde und wird jedenfalls eine hybridogene Entstehung angenommen. In der Regel gehen die Aussagen aber kaum über eine bloße Annahme hinaus. Die Begründung liegt ausschließlich in der mutmaßlichen intermediären Stellung einiger Blütenmerkmale. Eine wesentliche Grundlage der Beweisführung liegt und lag vor allem im Aufzeigen der phänotypischen Korrelation intermediärer Merkmale nach der statistischen Methode der vor allem von ANDERSON (1953) entwickelten Streudiagramme. Die Methode mag bei sogenannten Primärhybriden sehr gut anwendbar sein, bei „(palaeo-)hybridogenen Arten" oder durch Introgression beeinflußten Arten bin ich eher zurückhaltend. Tatsächlich ist die Beweisführung im Sinne der Vermutung nicht leicht. Nach der Gegenthese ist durch entsprechende Selektion eine Artabspaltung oder Artumwandlung erfolgt; in diesem Fall ist die Differenzierung nach den Mechanismen der allopatrischen oder gar sympatrischen Speziation abgelaufen. Speziell für die *Ophrys bertolonii – bertoloniiformis*-Artengruppe wurde mehrfach versucht, eine Beweisführung im erstgenannten Sinn anzutreten. Sie lag einzig in einer differenzierten Maßanalyse, um eine Korrelation und Kohäsion der Merkmale der vermuteten Elternarten aufzuzeigen (STEBBINS & FERLAN 1956, O. DANESCH et al. 1975, VÖTH & EHRENDORFER 1976; GÖLZ & REINHARD 1975, 1979). Andere Methoden wurden bislang nicht angewendet. In Frage kommen enzymelektrophoretische Verfahren, DNA-Sequenzierungen bis hin zu DNA-Fingerprinting. Auch der Vergleich der komplexen Moleküle in den Duftstoffbouquets könnte Daten liefern.

Für den bislang am intensivsten untersuchten Fall, nämlich die *O. bertoloniiformis*-Artengruppe, wurde freilich nie die Gegenhypothese geprüft, nach der diejenigen die ursprünglichen Vertreter sind, die den sphegoiden Narbenkopf in ihrer Stammesgeschichte einfach beibehalten haben. *O. bertolonii* wäre dann lediglich eine hochabgeleitete Art und nicht die „Stammart" aller *O. bertoloniiformis*-Sippen. Aus bestäubungsbiologischer Sicht kann hierzu nur vermerkt werden, daß trotz der „geforderten" mehrfach konvergenten Entstehung verschiedener *O. bertoloniiformis*-Sippen (derzeit sind zehn Arten beschrieben) stets *Chalicodoma*-Arten als Bestäuber auftreten. Bis auf

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 8: Blütenlippenextrakte von *Ophrys tenthredinifera, O. chestermanii* und *O. normanii* aus Sardinien. – Flower labia extracts of *Ophrys tenthredinifera, O. chestermanii* and *O. normanii* from Sardinia.[1]

(a) Stoffe, die nur einer der drei Arten zukommen. – Substances restricted to only one of the three species.

	tenthredinifera	*normanii*	*chestermanii*
Docosan	+		
Eicosanal	+		
Docosanal		+	
Hexadecanal		++	
Ölsäure		++	
Nonacosan			+
Heneicosen			++
Hentriaconta-dien			++
Hentriaconten			++
Tritriaconten			++

(b) Stoffe, die jeweils zwei der drei Arten gemeinsam sind. – Substances common to two of the three species.

	tenthredinifera	*normanii*	*chestermanii*
Alkene:			
Heptacosen I	++	++	+++
Heptacosen II	++	++	+++
Carbonsäuren:			
Hexadecansäure		++	++
Linolsäure		++	+++
Linolensäure		++	+++
Alkadiene:			
Nonacosadien	+		++
Nonacosen	+		+++
Nonacosan	+		++

[1] + = geringe Mengen ++ = mittlere Mengen +++ = Hauptkomponente

Daten verändert aus ERDMANN (1996) und AYASSE & FRANCKE & PAULUS (in Vorb.)

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

zwei oder drei Ausnahmen kommen alle Sippen allopatrisch vor. Bei den Ausnahmen handelt es sich um *O. bertolonii* mit *O. bertoloniiformis* (Monte Gargano), *O. bertolonii* mit *O. explanata* (Sizilien) und eventuell *O. bertolonii* mit *O. flavicans* (= *dalmatica*) (Dalmatien). In allen diesen Fällen sind die vermuteten hybridogenen Arten sowohl phänologisch (früher blühend) als auch durch eigenständige Bestäuber getrennt.

Trotz der wenig überzeugenden Beweislage ist nicht von der Hand zu weisen, daß es einige *Ophrys*-Arten gibt, die zumindest dem Augenschein nach einen hybridogenen Eindruck machen. Es handelt sich z.B. um das Artenpaar *O. israelitica* und *O. sitiaca* in der östlichsten Mediterraneis. Beide Spezies hinterlassen den deutlichen Eindruck, daß *O. omegaifera* bei ihnen „mitgemischt" hat. Beide Arten kommen jeweils nur mit höchstens einer der mutmaßlichen Elternarten zusammen vor, während die andere Elternart fehlt. Als Bestäuber tritt genau derjenige der fehlenden Elternart auf: bei *O. sitiaca Andrena nigroaenea*, bei *O. israelitica Andrena flavipes*.

Tatsächlich hybridogene Populationen konnten auf Sardinien gefunden werden. Hier bastardieren *O. iricolor* mit *O. fusca* (sensu *„nigroaenea-fusca"*) in großen Teilen der Insel. Die Hybriden sind interessanterweise für **beide** Bestäuberarten attraktiv (PAULUS & GACK 1995). Ein anderer Fall, ebenfalls aus Sardinien, konnte von uns bezüglich der Duftstoffbouquets untersucht werden (vgl. Tab. 8). Es handelt sich um *O. chestermanii* und *O. normanii*. Letztere Art wurde als Hybride *O. chestermanii* × *O. tenthredinifera* beschrieben (Abb. 10). Tatsächlich haben beide Sippen denselben Bestäuber, die Schmarotzer-Hummel *Psithyrus vestalis* (PAULUS & GACK 1995). Die Duftstoffbouquets der vermeintlichen Elternarten und die des vermeintlichen Hybriden zeigen aber erstaunliche Unterschiede derart, daß *O. normanii* eine Reihe Duftkomponenten besitzt, die bei den vermeintlichen Eltern **nicht** vorkommen (AYASSE & PAULUS & FRANCKE, in Vorb.).

Aus den Untersuchungen (vgl. Tab. 8) läßt sich auch der Schluß ziehen, daß *O. normanii* nicht durch Hybridisation entstanden ist, sondern, „von *O. tenthredinifera* kommend", eine eigene Differenzierung durchgemacht hat. Außerdem sind die Blüten von *O. normanii* im Durchschnitt größer als die der mutmaßlichen Elternarten (Abb. 10).

Danksagung

Viele der Bestäuberdaten wurden vor allem unter der Mithilfe von Frau Dr. Claudia GACK (Univ. Freiburg) erarbeitet. Unsere Untersuchungen waren oft durch weitere Mithilfe und Unterstützungen von Begleitern möglich, die auf

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

den meisten Reisen erfolgreich mitgearbeitet haben. Aus der Vielzahl möchten wir Dr. Roland MELZER (Univ. München), Dr. John PLANT (Univ. Wien), Dr. Peter SOWIG (Univ. Freiburg) und Dr. Leo RUPP (Freiburg) nennen. Wichtige Diskussionen führten wir mit den Herren P. GÖLZ (Winterthur), H. R. REINHARD (Zürich) und vor allem mit unserem Lehrer und Freund Prof. Dr. G. OSCHE (Freiburg). Die mühevollen Determinationen wichtiger Bienen übernahmen Herr Dr. W. GRÜNWALDT (München), Dr. K. WARNCKE (Vierkirchen), Mag. F. GUSENLEITNER (Linz), F. SCHWARZ (Ansfelden) und B. TKALCŮ (Prag). Die Duftstoffanalysen führte vor allem mein Assistent, Herr Dr. M. AYASSE, durch. Die Identifikation der Moleküle erfolgte im Labor von Prof. Dr. W. FRANCKE (Organisch-Chemisches Institut, Univ. Hamburg). Finanzielle Unterstützungen erhielten wir von der Deutschen Forschungsgemeinschaft, vom Österreichischen Fonds zur Förderung der Wissenschaftlichen Forschung und von der Deutschen Orchideengesellschaft.

Literatur

ÅGREN L. & KULLENBERG B. & SENSENBAUGH T., 1984: Congruences in pilosity between three species of *Ophrys* (Orchidaceae) in their hymenopteran pollinators. Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsaliensis, Ser. V, C, 3, 15-25.

ANDERSON E., 1953: Introgressive Hybridization. Biol. Rev. 28, 280-307.

AYASSE M., ENGELS W., HEFETZ A., TENGÖ J. W., LÜBKE G. & FRANCKE W., 1993: Ontogenetic patterns of volatiles identified in Dufour´s gland extracts from queens and workers of the primitively eusocial halictine bees, *Lasioglossum malachurum* (Hymenoptera, Halictidae). Insect Sociaux 40, 1-18.

BAUMANN H. & KÜNKELE S., 1980: *Ophrys araneola* REICHENB. – ein übersehener Artname der mitteleuropäischen Orchideenflora. AHO Mitt. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 12 (4), 287-303.

BAUMANN H. & KÜNKELE S., 1986: Die Gattung *Ophrys* L. – eine taxonomische Übersicht. AHO Mitt. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 18 (3), 305-688.

BAUMANN H. & KÜNKELE S., 1988: Die Orchideen Europas. Kosmos Naturführer. 191 pp. Franckh'sche Verlagshandl., Stuttgart.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

BERGSTRÖM G. & TENGÖ J., 1978: Linalool in mandibular gland secretion of *Colletes* bees (Hym., Apoidea). J. Chem. Ecol. 4 (4), 437-449.

BERGSTRÖM G., TENGÖ J., REITH W. & FRANCKE W., 1982: Multicomponent mandibular gland secretions in three species of *Andrena* bees (Hym., Apoidea). Z. Naturforsch. 37c, 1121-1129.

BORG-KARLSON A. K., 1987: Chemical basis for the relationship between *Ophrys* orchids and their pollinators. III. Volatile compounds of species in the *Ophrys* sections Fuciflorae and Bombyliflorae as insect mimetic attractants/excitants. Chemica Scripta 27, 313-325.

BORG-KARLSON A. K., 1990: Chemical and ethological studies of pollination in the genus *Ophrys* (Orchidaceae). Phytochemistry 29 (5), 1359-1387.

BORG-KARLSON A. K., BERGSTRÖM G. & GROTH I., 1985: Chemical basis for the relationship between *Ophrys* orchids and their pollinators. I. Volatile compounds of *Ophrys lutea* and *O. fusca* as insect mimetic attractants/excitants. Chemica Scripta 25, 283-294.

BORG-KARLSON A. K., BERGSTRÖM G. & KULLENBERG B., 1987: Chemical basis for the relationship between *Ophrys* orchids and their pollinators. II. Volatile compounds of *O. insectifera* and *O. speculum* as insect mimetic attractants/excitants. Chemica Scripta 27, 303-311.

BÜEL H., 1978: Beobachtungen über die Bestäubung von *Ophrys bertolonii* MOR. Die Orchidee (Hildesheim) 29, 106-109.

BUTTLER K. P., 1986: Orchideen. Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas. 287 pp. Mosaik Verl., München.

BEARDSELL D. V. & BERNHARDT P., 1982: Pollination biology of Australian terrestrial orchids. In: WILLIAMS E. G. et al. (Eds.), Pollination 1982, Proc. Symp. Plant Cell Biol. Res. Ctr., Melbourne, p. 166-183.

COLEMAN E., 1927: Pollination of the orchid *Cryptostylis leptochila*. Vict. Nat. Melb. 44 (1), 20-22.

CORREVON H. & POUYANNE A., 1916: Un curieux cas de mimétisme chez les Ophrydées. J. Soc. nat. Horticult. France 17, 29-31 & 41-42.

CORREVON H. & POUYANNE A., 1923: Nouvelles observations sur le mimétisme et da fécondation chez les *Ophrys speculum* et *lutea*. J. Soc. nat. Horticult. France 24, 372-377.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

DANESCH O. & DANESCH E., 1972: Orchideen Europas: *Ophrys*-Hybriden. 268 pp. Hallwag Verl., Bern, Stuttgart.

DANESCH O., DANESCH E., EHRENDORFER F. & EHRENDORFER K., 1975: Hybriden und hybridogene Arten aus *Ophrys bertolonii* und *O. atrata* (Orchidaceae). Plant Syst. Evol. 124, 79-123.

DARWIN Ch., 1862: The various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and on the good effects of intercrossing. J. Murray, London (deutsche Ausgabe übersetzt von J. V. CARUS, Gesamm. Werke, Bd. 9, 2. Abt., Stuttgart 1877).

DELFORGE P., 1989: Le group d'*Ophrys bertolonii* MORETTI. Mém. Soc. Roy. Bot. Belg. 11, 7-29.

DELFORGE P., 1994: Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient. 480 pp. Delachaux et Niestlé S.A., Lausanne, Paris.

DELFORGE P., DEVILLERS-TERSCHUREN J. & DEVILLERS-TERSCHUREN P., 1989: Le group d'*Ophrys bertolonii* en Provence et en Languedoc. Les Naturalistes belges 70 (3 [n° spécial "Orchidées" no. 3]), 73-84.

DEVILLERS-TERSCHUREN J. & DEVILLERS P., 1988: Les *Ophrys "arachnitiformis"* du bassin méditerranéen occidental. Les Naturalistes belges 69 (2 [n° spécial "Orchidées"]), 98-112.

DEVILLERS P. & DEVILLERS-TERSCHUREN J., 1994: Essai d'analyse systématique du genre *Ophrys*. Les Naturalistes Belges 75, hors-série, spécial "Orchidées" n° 7, suppl., 273-400.

EHRENDORFER F., 1959: Differentiation-hybridization cycles and polyploidy in *Achillea*. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24, 141-152.

EHRENDORFER F., 1980: Hybridisierung, Polyploidie und Evolution bei europäisch-mediterranen Orchideen. In: SENGHAS K. & SUNDERMANN H. (Ed.), Probleme der Evolution bei europäischen und mediterranen Orchideen. Die Orchidee (Hildesheim), Sonderheft 1980, 15-34.

EHRENDORFER F., 1984: Artbegriff und Artbildung in botanischer Sicht. Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 22 (3), 234-263.

ENGEL R., 1985: La pollinisation d'*Ophrys fuciflora* (SCHMITT) MOENCH par un diptère. Bull. Assoc. Philom. Alsace Lorraine 21, 269-283.

ERDMANN D. H., 1996: Identifizierung und Synthese flüchtiger Signalstoffe aus Insekten und ihren Wirtspflanzen. Diss. Univ. Hamburg.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

FRANCKE W., REITH W., BERGSTRÖM G. & TENGÖ J., 1981: Pheromone bouquet of the mandibular glands in *Andrena haemorrhoa* F.(Hym., Apoidea). Z. Naturforsch. 36c, 928-932.

FRANCKE W., SCHRÖDER W., BERGSTRÖM G. & TENGÖ J., 1984: Esters in the volatile secretion of bees. Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsaliensis, Ser. V, C, 3, 127-136.

GODFERY M. J., 1925: The fertilisation of *Ophrys speculum, O. lutea* and *O. fusca*. J. Bot. (London) 63, 33-40.

GODFERY M. J., 1929: Recent observations on the pollination of *Ophrys*. J. Bot. (London) 67, 298-302.

GÖLZ P., 1976: Statistische Untersuchungen an europäischen Orchideen (II). Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal 29, 118-130.

GÖLZ P. & REINHARD H. R., 1975: Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertoloniiformis* I. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 85, 31-36.

GÖLZ P. & REINHARD H. R., 1979: Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertoloniiformis* O. & E. DANESCH (2. Teil). Ber. Schweiz. Bot. Ges. 89 (1/2), 63-79.

GÖLZ P. & REINHARD H. R., 1980: Populationsstatistische Analysen bestätigen die Heterogeneität von *Ophrys „arachnitiformis"* (Orchidaceae). Plant Syst. Evol. 136, 7-39.

GÖLZ P. & REINHARD H. R., 1985: Statistische Untersuchungen an *Ophrys bornmuelleri* M. SCHULZE und *Ophrys kotschyi* H. FLEISCHMANN & SOÓ. AHO Mitt. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württemb. 17 (3), 446-491.

GÖLZ P. & REINHARD H. R., 1988: Beitrag zur Orchideenflora Sardiniens (1.Teil). AHO Mitt. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württemb. 20 (1), 103-150.

GÖLZ P. & REINHARD H. R., 1989: Zur Orchideenflora von Lesvos. AHO Mitt. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württemb. 21 (1), 1-87.

GUMPRECHT R., 1980: *Ophrys fuciflora* ssp. *elatior* ssp. nov. Die Orchidee (Hildesheim) 31, 59-62.

KULLENBERG B., 1949: A description in Swedish with two photographs of the visit of the male *Campsoscolia ciliata* on the flower of *Ophrys speculum*. Sverig. Natur (Svenska naturskyddsför. arsbok) 1949, 96-97.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

KULLENBERG B., 1956: On the scents and colours of *Ophrys* flowers and their specific pollinators among the aculeate Hymenoptera. Svensk Bot. Tidskr. 50, 25-46.

KULLENBERG B., 1961: Studies in *Ophrys* pollination. Zool. Bidr. Uppsala 34, 1-340.

KULLENBERG B., 1973a: Field experiments with chemical sexual attractants on aculeate Hymenoptera males II. Zoon, Suppl. (Uppsala) 1, 31-42.

KULLENBERG B., 1973b: New observations on the pollination of *Ophrys*. Zoon, Suppl. (Uppsala) 1, 9-14.

KULLENBERG B., 1977: Bestorning og artsdannelse hos flueblomstslaegten (*Ophrys*). Kaskelot, Biologforbundetsblad Nov. 1977, 6-9.

KULLENBERG B. BÜEL H. & TKALCŮ B., 1984: Übersicht von Beobachtungen über Besuche von *Eucera*- und *Tetralonia*-Männchen auf *Ophrys*-Blüten (Orchidaceae). Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsaliensis, Ser. V, C, 3, 27-40.

LEVIN D. A., 1978: The origin of isolating mechanisms in flowering plants. Evol. Biol. 11, 185-317.

LOJACONO M. P., 1908: Flora Sicula, vol. 3. Scuola Tip. «Boccone del Povero», Palermo.

MAYR E., 1975: Grundlagen der zoologischen Systematik. Paul Parey, Hamburg.

NELSON E., 1962: Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orchidaceen Europas und der Mittelmeerländer, insbesondere der Gattung *Ophrys*. Selbstverlag, Chernex-Montreux.

PAULUS H. F., 1978: Co-Evolution zwischen Blüten und ihren tierischen Bestäubern. Sonderbd. Naturwiss. Ver. Hamburg 2, 51-81.

PAULUS H. F., 1988a: Co-Evolution und einseitige Anpassungen in Blüten-Bestäubersystemen: Bestäuber als Schrittmacher in der Blütenevolution. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 81, 25-46.

PAULUS H. F., 1988b: Beobachtungen und Experimente zur Pseudokopulation auf *Ophrys*-Arten (Orchidaceae) Kretas (II) – mit einer Beschreibung von *Ophrys sitiaca* H. F. PAULUS & C. + A. ALIBERTIS nov. spec. aus dem *Ophrys fusca – omegaifera*-Formenkreis. AHO Mitt. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 20 (4), 817-882.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

PAULUS H. F., 1994: Untersuchungen am *Ophrys cretica*-Komplex mit Beschreibung von *Ophrys ariadnae* H. F. PAULUS spec. nov. (Orchidaceae). J. Eur. Orch. 24 (3/4), 628-643.

PAULUS H. F. 1996: Zur Bestäubungsbiologie und Artberechtigung von *Ophrys tetraloniae* TESCHNER 1987 und *Ophrys elatior* GUMPRECHT ex PAULUS nov. spec. (Orchidaceae). Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid. 13 (2), 4-13.

PAULUS H. F. & GACK C., 1980: Beobachtungen und Untersuchungen zur Bestäubungsbiologie spanischer *Ophrys*-Arten. Die Orchidee (Hildesheim), Sonderheft 1980, 55-68.

PAULUS H. F. & GACK C., 1981: Neue Beobachtungen zur Bestäubung von *Ophrys* (Orchidaceae) in Südspanien, mit besonderer Berücksichtigung des Formenkreises *Ophrys fusca* aggr. Plant Syst. Evol. 137, 241-258.

PAULUS H. F. & GACK C., 1983a: Signalimitation als Bestäubungsstrategie der Gattung *Ophrys* (Orchidaceae) – Beobachtungen im Mittelmeergebiet. Verh. Soc. Int. Entomofaun. Europ. Centr. X (Budapest), p. 18-21.

PAULUS H. F. & GACK C., 1983b: Untersuchungen zur Bestäubung des *Ophrys fusca*-Formenkreises. Ein Beitrag zum Biospezies-Konzept der Gattung *Ophrys*. Die Orchidee (Hildesheim), Sonderheft 1983, 65-72.

PAULUS H. F. & GACK C., 1986: Neue Befunde zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Orchideengattung *Ophrys* – Untersuchungen in Kreta, Süditalien und Israel. In: SENGHAS K. & SUNDERMANN H. (Ed.), Probleme der Taxonomie, Verbreitung und Vermehrung europäischer und mediterraner Orchideen II. Die Orchidee (Hildesheim), Sonderheft 1986, 48-86.

PAULUS H. F. & GACK C., 1990a: Pollination of *Ophrys* (Orchidaceae) in Cyprus. Plant Syst. Evol. 169, 177-207.

PAULUS H. F. & GACK C., 1990b: Pollinators as prepollinating isolation factors: Evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae) – Israel J. Bot. 39, 43-79.

PAULUS H. F. & GACK C., 1990c: Untersuchungen zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Gattung *Ophrys* im östlichen Mittelmeerraum (Orchidaceae und Insecta, Hymenoptera, Apoidea). In: SENGHAS K. & SUNDERMANN H. & KOLBE W. (Ed.), Probleme bei

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

europäischen und mediterranen Orchideen. Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal 43, 80-118.

PAULUS H. F. & GACK C., 1990d: Zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität der Gattung *Ophrys* in Sizilien und Süditalien (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). In: SENGHAS K. & SUNDERMANN H. & KOLBE W. (Ed.), Probleme bei europäischen und mediterranen Orchideen. Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal 43, 119-141.

PAULUS H. F. & GACK C., 1992: Die Gattung *Ophrys* (Orchidaceae) auf der Kykladeninsel Naxos – Daten zur Bestäubungsbiologie und Floristik. AHO Mitt. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 23 (3), 403-449.

PAULUS H. F. & GACK C., 1994: Signalfälschung als Bestäubungsstrategie in der mediterranen Orchideengattung *Ophrys* – Probleme der Artbildung und der Artabgrenzung. In: BREDEROO P. & KAPTEYN DEN BOUMEESTER D. W. (Eds.), Int. Symp. Eur. Orchids, Eurorchis 1992 (Utrecht/Haarlem), p. 45-71.

PAULUS H. F. & GACK C., 1995: Zur Pseudokopulation und Bestäubung in der Gattung *Ophrys* (Orchidaceae) Sardiniens und Korsikas. Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal 48, 188-227, 2 Farbtafeln.

PAULUS H. F., GACK C. & MADDOCKS R., 1983: Beobachtungen und Experimente zum Pseudokopulationsverhalten an *Ophrys*. Das Lernverhalten von *Eucera barbiventris* ♂♂ an *Ophrys scolopax* in Südspanien. Die Orchidee (Hildesheim), Sonderheft 1983, 73-79.

PIJL VAN DER L. & DODSON C. H., 1966: Orchid flowers. Their pollination and evolution. 214 pp. Univ. Miami Press, Coral Gables.

PIRSTINGER P., 1996: Untersuchung der Lippenbehaarung der Gattung *Ophrys* (Orchidaceae) und ihrer Bestäuberweibchen (Apoidea). 96 pp. Diplomarbeit Univ. Wien.

POUYANNE A., 1917: La fécondation des *Ophrys* par les insectes. Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Noire 8, 6-7.

RENZ J., 1929: Über neue Orchideen von Rhodos, Zypern und Syrien. Feddes Repert. 28, 193-262.

SASAKI M., ONO M., ASADA S. & YOSHIDA T., 1991: Oriental orchid (*Cymbidium pumilum*) attracts drones of the Japanese honeybee *(Apis cerana japonica)* as pollinators. Experientia 47, 1229-1231.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

STEBBINS G. L., 1966: Processes of Organic Evolution. Prentice-Hall, Englewood Cliffs (New Jersey), London.

STEBBINS G. L., JR. & FERLAN L., 1956: Population variability, hybridization and introgression in some species of *Ophrys*. Evolution 10, 32-46.

STOUTAMIRE W. P., 1975: Pseudocopulation in Australian orchids. American Orchid. Soc. Bull. 44, 226-233.

SUNDERMANN H., 1980: Europäische und mediterrane Orchideen. 3. Aufl. 243 pp. Brücke Verl., Hildesheim.

TENGÖ J. & BERGSTRÖM G., 1976: Comparative analysis of lemonsmelling secretions from heads of *Andrena* F. (Hym., Apoidea) bees. Comp. Biochem. Physiol. 55B, 179-188.

TENGÖ J. & BERGSTRÖM G., 1977: Comparative analysis of complex secretions from heads of *Andrena* bees (Hym., Apoidea). Comp. Biochem. Physiol. 57B, 197-202.

VÖTH W., 1984: Bestäubungsbiologische Beobachtungen an griechischen *Ophrys*-Arten. AHO Mitt. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 16, 1-20.

VÖTH W., 1985: Ermittlung der Bestäuber von *Ophrys fusca* ssp. *funerea* (VIV.) G. CAMUS, BERGON & A. CAMUS und von *Ophrys lutea* CAV. ssp. *melena* RENZ. AHO Mitt. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 17 (3), 417-445.

VÖTH W., 1986: Zum Nachweis des Bestäubers *Melecta albifrons albovaria* ERICHS. von *Ophrys cretica* (VIERH.) NELSON auf der griechischen Insel Aejina. AHO Mitt. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 18 (2), 243-253.

VÖTH W., 1987: Neue bestäubungsbiologische Beobachtungen an griechischen *Ophrys*-Arten. AHO Mitt. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 19 (1), 112-118.

VÖTH W. & EHRENDORFER F., 1976: Biometrische Untersuchungen an Populationen von *Ophrys cornuta, O. holoserica* und ihren Hybriden (Orchidaceae). Plant Syst. Evol. 124, 279-290.

WARNCKE K. & KULLENBERG B., 1984: Übersicht von Beobachtungen über Besuche von *Andrena*- und *Colletes cunicularius*-Männchen auf *Ophrys*-Blüten (Orchidaceae). Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsaliensis, Ser. V, C, 3, 41-55.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

WILLING B. & WILLING E., 1985: Beitrag zur Orchideenkartierung NW. Griechenlands. Kartierungsergebnisse 1984/85. AHO Mitt. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 17 (4), 508-628.

WOLF T., 1950: Pollination and fertilization of fly-orchis *Ophrys insectifera* L. in Allindellille fredskov, Denmark. Oikos 2, 20-59.

Manuskript eingelangt: 1997 05 28

Anschrift des Verfassers: o. Univ.-Prof. Dr. Hannes F. PAULUS, Institut für Zoologie, Abteilung Evolutionsbiologie, Universität Wien, Althanstr.14, A-1091 Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: 134

Autor(en)/Author(s): Paulus Hannes Franz

Artikel/Article: Signale in der Bestäuberanlockung: Weibchenimitation als Bestäubungsprinzip bei der mediterranen Orchideengattung Ophrys 133-176