

## Modelle zur Evolution innerhalb der Gattung *Ophrys*

**Summary:** Models of evolution within the genus *Ophrys*. – NELSONs and KULLENBERGs evolution models are confronted and discussed. The areas of *Ophrys*-Taxa allow the supposition that the origin center of this genus is the middle mediterranean region.

Zweifellos ist die Gattung *Ophrys* unter den europäisch-mediterranen Orchideen diejenige, die sich bezüglich der Aufstellung von Modellen zur infragenerischen Evolution – also zur Artbildung – am meisten aufdrängt. Dies insbesondere, seitdem wir durch die Forschungsergebnisse der Arbeitsgruppe um KULLENBERG (seit 1961) über die Bestäuber und ihr Verhalten gut unterrichtet sind. In Kenntnis der hochinteressanten Wechselbeziehungen zwischen der *Ophrys*-Blüte und ihren meist artspezifischen Bestäubern darf man wohl unterstellen, daß die Bestäuber innerhalb der durch Sexualmimikry hoch spezialisierten Gattung die bedeutendsten Faktoren der Artbildung sind.

Kein geringerer als DARWIN (1862) hat sich schon mit dieser Gattung beschäftigt und ihr zweifellos ein „evolutorisches Potential“ zugeschrieben, obgleich er weder die Formenvielfalt noch die Bestäuber kannte. Seine im Zusammenhang mit der Selbstbestäubung geäußerte Bemerkung: „Wenn mich eines wünschen ließe, noch 1000 Jahre zu leben, so wäre es die Begierde, zu sehen, wie *Ophrys apifera* degeneriert“ (zitiert nach NELSON, S. 91), bekundet sein besonderes Interesse an diesem Formenkreis.

Die Gliederung der Gattung in Sektionen (z. B. von SCHLECHTER 1928 oder SOÓ 1929) erfolgte ausschließlich nach morphologischen Kriterien, die kaum verwandtschaftliche Beziehungen erkennen lassen. Dabei werden sogar häufig nahe verwandte Sippen voneinander getrennt (z. B. *O. fuciflora* und *O. scolopax*) und andererseits weiter voneinander entfernt stehende (wie z. B. *O. fusca* und *O. speculum*) in einen Topf geworfen.

### Grundgedanken zur Evolution bei E. NELSON

Ein nach evolutorischen Gesichtspunkten begründetes System wurde erstmals von E. NELSON (1962) aufgestellt. Grundlage dieses Systems und der dargelegten Entwicklungswege ist die von NELSON entwickelte Labellhypothese, nach der die Blütenlippe der Orchideen nicht dem 3. Kronblatt entspricht, sondern eine Neubildung unter Beteiligung von 3 ausgefallenen Staubblättern darstellt (Farbtaf. 2). Dabei entsprechen bei der Gattung *Ophrys* z. B. die Seitenlappen des Labellums den beiden ausgefallenen Stamina des äußeren Kreises, das Doppelstreifenmal (s. Abb. 1) und das Anhängsel dem oberen ausgefallenen Staubblatt des inneren Kreises, wobei das Anhängsel als Konnektivfortsatz gedeutet wird. Aus dieser Konstruktion ergibt sich für NELSON eine Hierarchie von ursprünglichen und abgeleiteten Merkmalen (Tabelle). Daraus folgt wiederum die Ableitung einer Stufenfolge innerhalb eines Verwandtschaftskreises, wie es hier am Beispiel der *Fuciflorae* dargestellt ist (Abb. 2). Dabei gilt *O. attica* Schltr. (= *O. carmeli* Fleischm. & Bornm.) mit ausgeprägter dreilappiger und gewölbter Lippe, mit stark behaarten Seitenlappen, einer ausgeprägten Malzeichnung, grünen Sepalen und nach vorn geneigtem mittleren Sepalum als Ursprungsform der Reihe. Diese Merkmalskombination wird stufenweise durch abgeleitete Merkmale ersetzt. Ein Endglied der Reihe ist z. B. *O. fuciflora* ssp. *exaltata*, bei der die Lippe ungeteilt, (manchmal) flach ausgebreitet und  $\pm$  kurz und gleichmäßig behaart ist und die Höcker fehlen. Die Sepalen sind farbig und das mittlere aufgerichtet (was bereits bei *orientalis*, dem 2. Glied der Reihe, der Fall ist).

Abgeleitete Merkmale nach NELSON

	ursprünglich	abgeleitet
Labellum	dreilappig und stark konvex Randpartien stark behaart	ungeteilt ± flach Behaarung einheitlich
Höcker	ausgeprägt	reduziert oder fehlend
Mal	Doppelstreifen mit Lateralmalen	reduziert und abgeschmolzen
Staminodialpunkte	vorhanden	meist fehlend
Sepalen	grün	farbig
mittleres Sepalum	nach vorn geneigt	aufrecht

So bestechend dieses Evolutionskonzept auf den ersten Blick auch erscheint, kann man jedoch in einigen Punkten Bedenken anmelden. NELSON mißt der Einwirkung von Umwelt und Auslese keine besondere Bedeutung bei. Er verneint die identische Mutation identischer Gene ebenso wie die „identische Selektion“. Er spricht von einem orthogenetisch fortschreitenden, intrasomatisch gesteuerten Differenzierungsprozeß und nennt dies „homodyname Differenzierung homologer Organe“ (S. 81). Sein Konzept ist also durchaus im Sinn des (Psycho-)Lamarckismus zu verstehen, der ja innere richtende Kräfte (das „Streben nach Vervollkommnung“) voraussetzt. So bleibt die bedeutende

Entwicklungsreihe der Fuciflorae  
nach NELSON

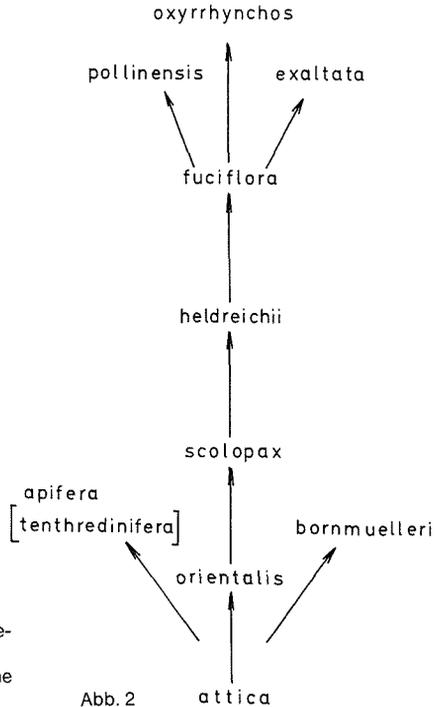


Abb. 2

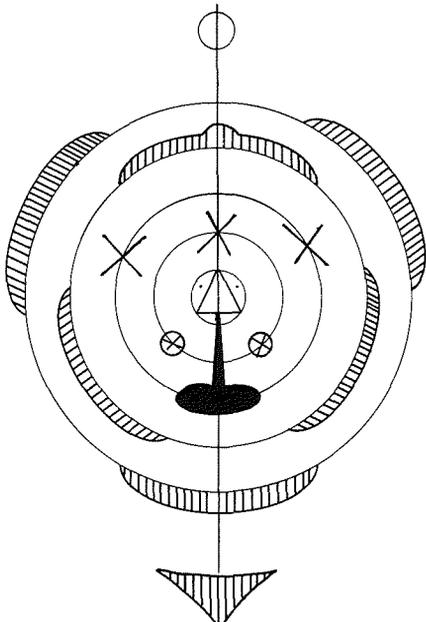


Abb. 1: Blütendiagramme von *Ophrys* zur Erläuterung der Labellhypothese von NELSON.  
 (x) = Staminodialpunkte, X = total ausgefallene Staubblätter, denen die Lippe entsprechen soll.

Rolle der Bestäuber, die insbesondere bei dieser Gattung ganz offensichtlich ist, völlig unberücksichtigt.

### Grundgedanken zur Evolution bei KULLENBERG

KULLENBERG & BERGSTRÖM (1976) haben kürzlich ein anderes Evolutionskonzept vorgestellt, das auf dem Gedanken beruht, daß sich die *Ophrys*-Sippen parallel mit den sie bestäubenden Hymenopterengattungen entwickelt haben könnten (Abb. 3). Dabei werden den stammesgeschichtlich älteren Hymenopterengruppen die vermutlich auch älteren *Ophrys*-Sippen zugeordnet. KULLENBERG geht dabei – im Gegensatz zu NELSON – davon aus, daß die morphologischen und chemischen Charakteristika der verschiedenen *Ophrys*-Sippen als adaptiv zu betrachten und demnach auf Auslesemechanismen zurückzuführen sind. Er unterscheidet dabei die bezüglich der Bestäuber streng spezialisierten Arten als die älteren und die von mehreren Hymenopterenarten bestäubten *Ophrys*-Formen als die jüngeren.

Zu dieser Gruppe der jüngeren Arten gehört auch die zur Selbstbestäubung übergegangene *O. apifera*. KULLENBERG und BERGSTRÖM betonen ausdrücklich, daß ihre Vorstellungen als hypothetisch zu betrachten seien und lediglich dazu dienen sollen, Diskussionen und Forschung auf diesem Gebiet anzuregen.

In diese Überlegungen sind auch die Ergebnisse der Untersuchungen über die von den *Ophrys*-Blüten produzierten Pheromone eingegangen, die chemisch identifiziert werden konnten und die ebenfalls für bestimmte *Ophrys*-Gruppen spezifisch sind (KULLENBERG & BERGSTRÖM 1976).

Da die Konzepte von NELSON und KULLENBERG ganz verschiedene Ansatzpunkte aufweisen, können die Schlußfolgerungen nicht identisch sein. So vertritt KULLENBERG die Auffassung, daß die *Orientalis* eine sehr junge Gruppe seien, die sich – möglicherweise unter dem Einfluß des Menschen – explosionsartig am Ostrand des Areal entwickelt haben könnte, während NELSON zumindest *O. kotschyi* Fleischm. & Soó zu den ursprünglichen Formen zählt. Auch andere Arten wie z. B. *O. apifera* und *O. bombyliflora* werden von NELSON als ältere Sippen, von KULLENBERG als junge Glieder der Evolutionsreihe betrachtet.

### Geobotanische Gesichtspunkte

Bei evolutionstheoretischen Betrachtungen spielen zweifellos auch die Areale der Arten bzw. Sippengruppen (= Rassenkreise nach NELSON) eine bedeutende Rolle, besonders die Größe. Ebenso kann der Grad der „Konsolidierung“ – also der Merkmalskonstanz – möglicherweise als Gradmesser für das Alter einer Art herangezogen werden. Aber hier ergeben sich zahlreiche Widersprüche, was anhand folgender Beispiele erläutert werden soll. Die auf folgenden Skizzen eingetragenen Arealgrenzen dienen nur einer generellen Orientierung, sie erheben keinen Anspruch auf Vollständigkeit oder Genauigkeit im Detail. Offensichtlich unsichere Grenzen sind punktiert dargestellt.

*Ophrys fuciflora* s.l.

Zwischen *O. scolopax* Cav. und *O. fuciflora* (Schmidt) Moench\* besteht eine so enge Beziehung, daß man beide Sippen als zu einer Art gehörig rechnen muß (SUNDERMANN 1975 a, b). Auch NELSON hat diese Ansicht bereits im Prinzip vertreten, ohne jedoch die erforderlichen nomenklatorischen Konsequenzen daraus zu ziehen. Er leitet *O. fuciflora* unmittelbar von der nach seiner Ansicht ursprünglicheren *O. scolopax* ab, die zwei

\*) Nomenklatur nach WIRTH 1977

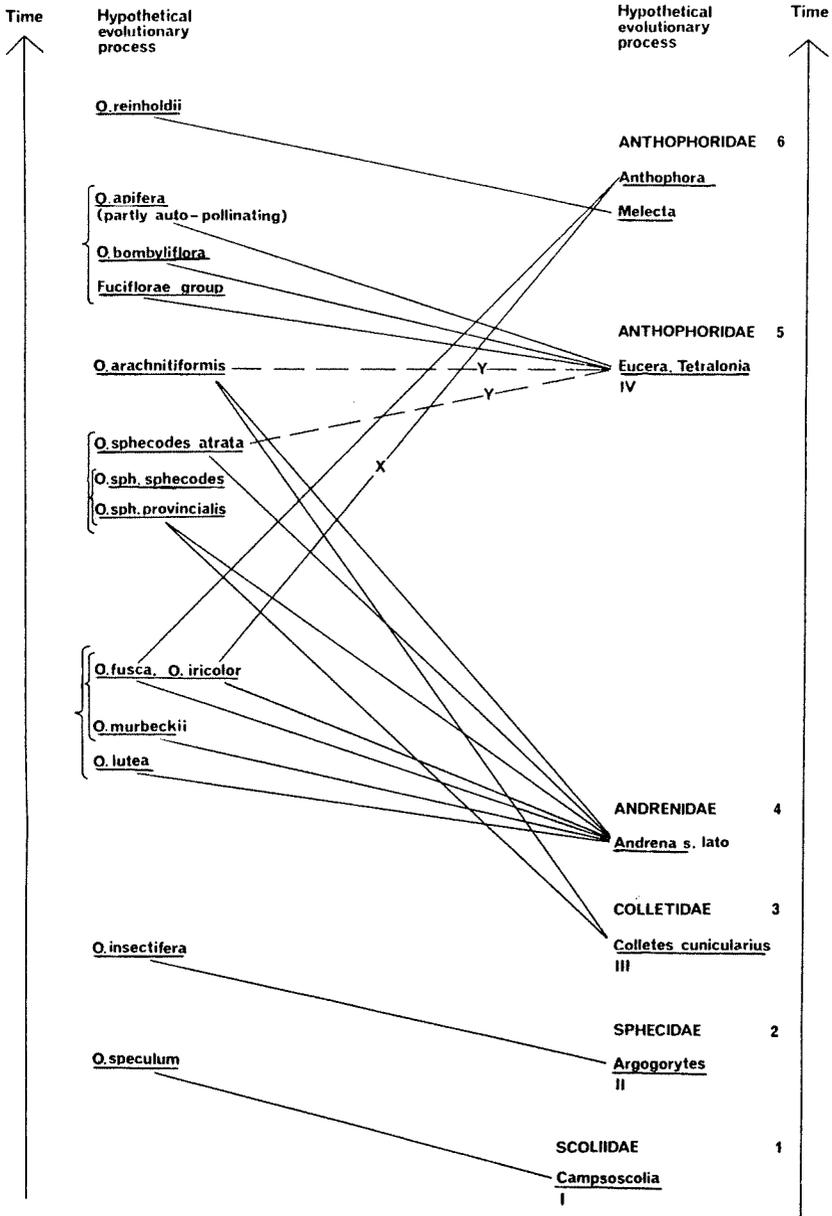


Abb. 3: Koevolutions-Vorstellung nach KULLENBERG und BERGSTRÖM.  
*Ophrys*-Sippen und ihre Bestäuber.  
 X = Beobachtung von S. VOGEL, Y = experimentelle Befunde (aus Zoologica Scripta).

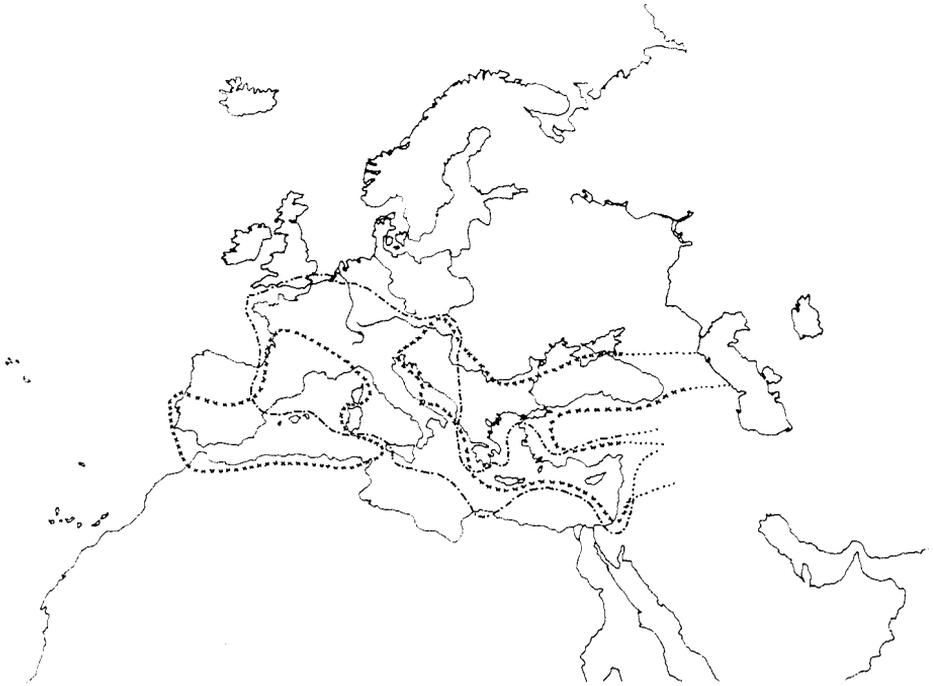


Abb. 4: Die zwei getrennten Verbreitungsgebiete von *Ophrys scolopax* Cav. s. l. (unter Einschluß von *O. carmeli* Fleischm. & Bornm.) xxxxx und Verbreitung von *O. fuciflora* (Schmidt) Moench s. l. (unter Einschluß von *O. bornmuelleri* Schulze & Bornm.). - - - - -

durch eine breite Lücke getrennte Verbreitungsgebiete (fehlt weitgehend in Italien) hat (Abb. 4). Danach müßte *O. scolopax* bei ihrer Ausbreitung von Osten nach Westen diese Verbreitungslücke übersprungen haben, wofür es aber keine geobotanische (bzw. ökologische) Erklärung gibt. Abgesehen davon, daß das bis in die äußerste Westmediterraneis reichende Vorkommen einer „Ursprungsform“ im NELSON-Konzept einen Widerspruch in sich darstellt, läßt sich daraus nur folgern, daß *O. fuciflora* als die ursprüngliche Form angesehen werden muß. Aus ihr hat sich bei der Ausbreitung nach Westen und Osten der *Scolopax*-Komplex in verschiedenen Ausprägungen ausgegliedert. Damit wird gleichzeitig die These in Frage gestellt, das Entstehungszentrum der Gattung *Ophrys* sei im östlichen Mittelmeergebiet gelegen.

*Ophrys bombyliflora* Link ist eine in hohem Grad stabilisierte, d. h. im gesamten Verbreitungsgebiet einförmig ausgeprägte Sippe. Diese Tatsache ließe an sich auf ein „hohes Alter“ schließen. Jedoch ist ihr Verbreitungsgebiet nicht so weit ausgedehnt wie das anderer, weniger stabiler Arten (wie z. B. *O. sphegodes*). Sie ist zwar die am weitesten nach Westen (bis zu den Kanaren) reichende Art, geht aber nur knapp bis zum westlichen Kleinasien und fehlt im Osten des *Ophrys*-Arealis ganz (Abb. 5). Daraus muß man schließen, daß auch diese Art bezüglich ihrer Entstehung dem mittleren Mittelmeergebiet zuzuordnen ist, wo sie auch am häufigsten vorkommt. Was das Alter betrifft, so kann man sich – trotz ihrer Stabilität – vielleicht der Auffassung von KULLENBERG anschließen.

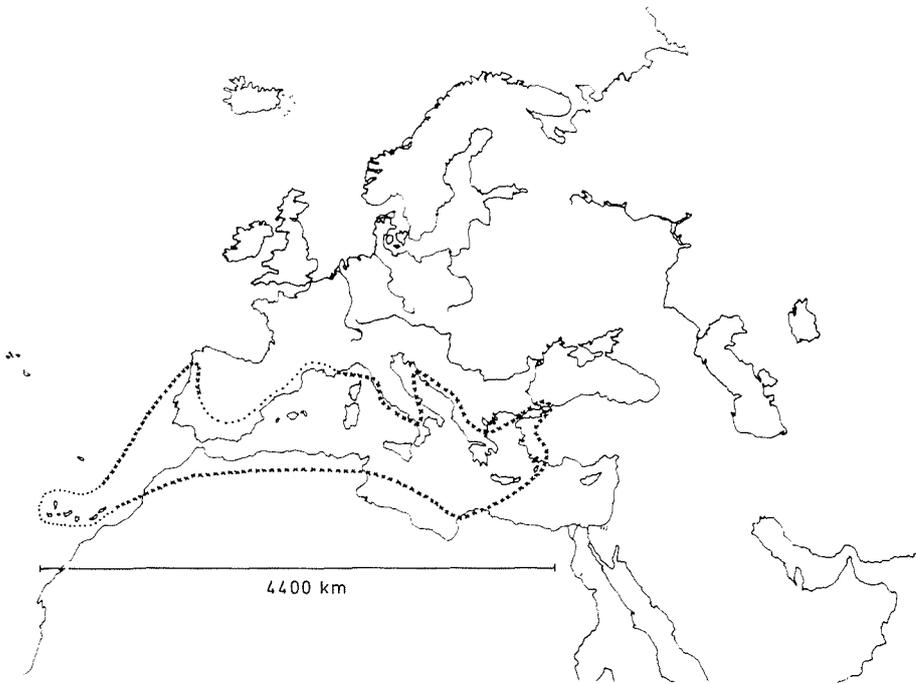


Abb. 5: Verbreitung von *Ophrys bombyliflora* Link xxxxxxxx

*Ophrys speculum* Link ist über weite Teile des Mediterrangebietes verbreitet; sie fehlt (sehr wahrscheinlich) im Norden und ist auf dem italienischen Festland bisher erst an zwei Stellen nachgewiesen worden. Zweifellos ist ihr Areal mit dem ihres einzigen (!) Bestäubers korreliert. Die Verbreitungsangaben von *Dasyscolia ciliata* (= *Campsocolia ciliata*) (Abb. 6) sind sicher unvollständig, aber es läßt sich feststellen, daß der Bestäuber weiter verbreitet ist als *O. speculum*. Daraus darf man wohl schließen, daß der begrenzende Faktor für die Ausbreitung dieser zweifellos sehr alten Art im Klimabereich zu suchen ist. Sie gelangte z. B. nicht – wie andere *Ophrys*-Sippen – bis in das Gebiet des Kaspischen Meeres. Das Fehlen bzw. die extreme Seltenheit der Art in Süditalien könnte dagegen mit dem Bestäuber zusammenhängen, der von BERTEM für das italienische Festland nicht angegeben, aber für Sizilien und Sardinien als häufig bezeichnet wird. (Dort ist auch *O. speculum* häufig!).

Das Areal von *O. speculum* spricht nicht dagegen, daß sie ebenfalls im mittleren Mediterrangebiet entstanden sein könnte.

*Ophrys sphegodes* Mill. hat ein Verbreitungsgebiet mit sehr langer O-W-Achse (Abb.7) und sie könnte daher ein beträchtliches Alter aufweisen. Die von ihr abgeleitete *O. bertolonii* Moretti hat ein bedeutend kleineres Areal und gehört sicher zu den jüngeren Sippen wie z. B. auch *O. arachnitiformis* Gren. & Phil., die ebenfalls auf das zentrale MMG beschränkt ist. Auch dieser Umstand und die größere Variabilität dieses Sippenkomplexes im mittleren Mediterrangebiet machen es wahrscheinlich, daß das Entstehungszentrum eher hier zu suchen ist.

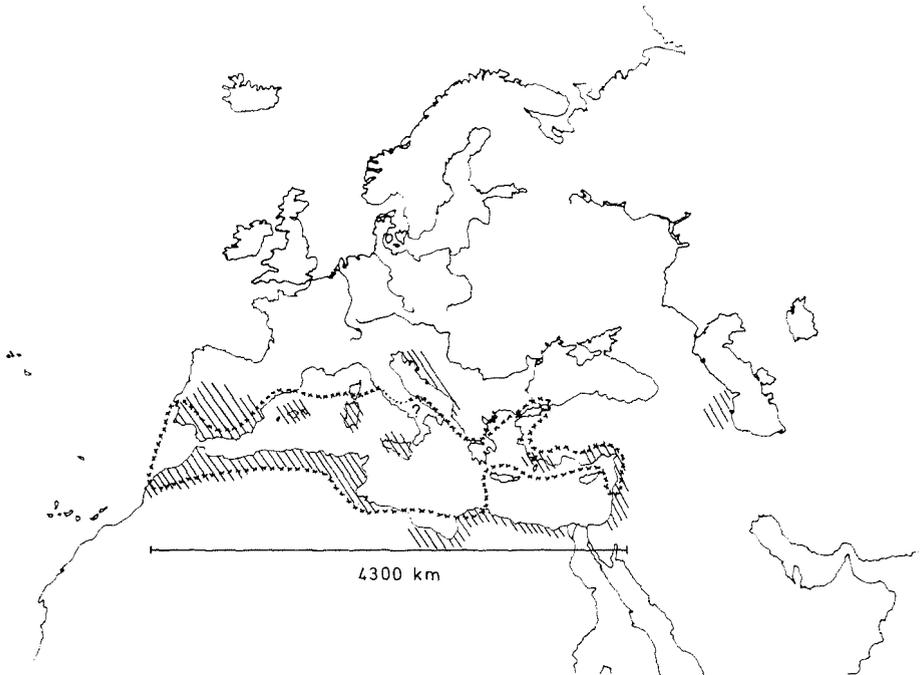


Abb. 6: Verbreitung von *Ophrys speculum* Link xxxxxx und ihres vermutlich einzigen Bestäubers *Dasycolia ciliata* (Fabr.) \\\ (bisher gesicherte Fundgebiete, schematisiert nach BETREM).

*Ophrys apifera* Hudson gehört ebenfalls zu den sehr weit verbreiteten Arten (Abb. 8), was im Zusammenhang mit ihrer innerartlichen Stabilität zu dem Schluß verleiten könnte, es handle sich um eine sehr alte Sippe. Da jedoch Autogamie immer eine „Neuerwerbung“ ist, muß diese Art als vermutlich vom *Fuciflora*-Komplex abgeleitet betrachtet werden, was bezüglich des Alters auch der Vorstellung von KULLENBERG entspricht. Sowohl ihre Einförmigkeit als auch ihr großes Areal können als Folge der Selbstbestäubung angesehen werden. Die Tatsache, daß sie weit mehr Samen produziert als alle anderen *Ophrys*-Arten, kann auch die Ursache einer schnelleren Verbreitung gewesen sein. Die ungewöhnlich große Fläche, die von dieser relativ jungen Art besiedelt wird, ist außerdem durch die Tatsache zu erklären, daß *Ophrys apifera* zu den „mediterranunabhängigen“ Arten gehört, sich also bis weit nach Mitteleuropa ausbreiten konnte.

Die Orientales (Beispiele: *O. reinholdii* Spruner und *O. kurdica* Rückbr.) haben ein relativ kleines Verbreitungsgebiet, das auf den östlichen Teil des *Ophrys*-Areal beschränkt ist (Abb. 9). Das könnte darauf hinweisen, daß es sich hier um einen relativ jungen Sippenkomplex handelt, was auch mit der Auffassung von KULLENBERG übereinstimmt. Die engen Beziehungen zwischen *O. reinholdii* und *O. kurdica* sind offensichtlich. Die blütenmorphologische Einförmigkeit von *O. kurdica* (Farbtafel 2) macht deutlich, daß dieses Kriterium bei der Gattung *Ophrys* wahrscheinlich nicht für eine „Altersbestimmung“ herangezogen werden kann.

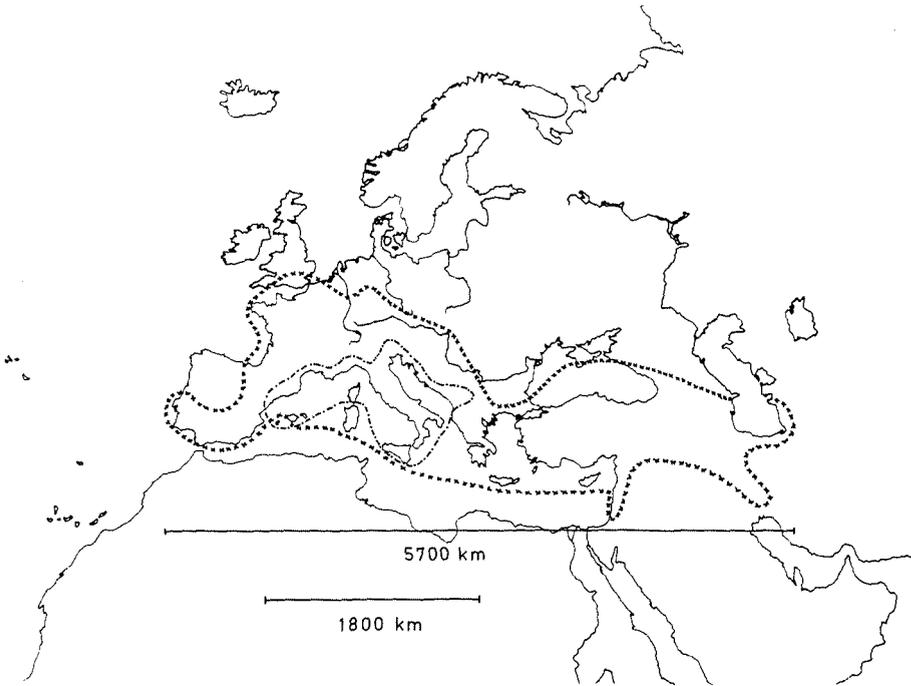


Abb. 7: Verbreitung von *Ophrys sphegodes* Mill s. l. ×××××× und *Ophrys bertolonii* Moretti s. l. - - - - -

*Ophrys schulzei* Bornm. & Fleischm., die wohl dem Verwandtschaftskreis der *Fuciflorae* zugerechnet werden muß, gehört ebenfalls zu den Arten mit extrem kleinem Verbreitungsgebiet (Abb. 9) und gleichzeitig höchster Formkonstanz. Aus dem ersten Kriterium könnte man schließen, daß es sich um eine stammesgeschichtliche junge Sippe handeln kann, während die Konsolidierung bezüglich der blütenmorphologischen Merkmale eher das Gegenteil vermuten läßt. Da sie allein auf den äußersten Osten des MMG beschränkt ist, müßte sie nach der Auffassung NELSONs ebenfalls zu den ursprünglichen Arten gezählt werden. Dem widersprechen aber die Merkmale: farbige Sepalen, das mittlere zurückgeschlagen und extrem kurze Petalen. Die Art war NELSON unbekannt, ebenso wie *O. kurdica*.

Bei dieser Sippe handelt es sich entweder um eine sehr alte, aber gut konsolidierte Form, die wenig Überlebenschancen hat und daher vom Aussterben bedroht ist; oder die Sippe ist sehr jung und wie die *Orientalis* erst mit der Einwanderung der Gattung in den ostmediterranen Raum entstanden. Die zuletzt genannte Vermutung müßte zutreffen, falls das Entstehungszentrum der Gattung im mittleren Mittelmeergebiet gelegen ist.

*Ophrys insectifera* L., die am weitesten nach Norden vordringende Art der Gattung, wird von KULLENBERG als sehr früh in der Entstehungsgeschichte angesetzt. Dem widerspricht auch nicht die Größe ihres Areals (Abb. 10), das sicher nur aus Gründen der klimatischen Adaptation eingeschränkt ist. Sie ist die einzige Art der Gattung, die in der mediterranen Vegetationsstufe völlig fehlt. Man darf vielleicht die Annahme wagen,

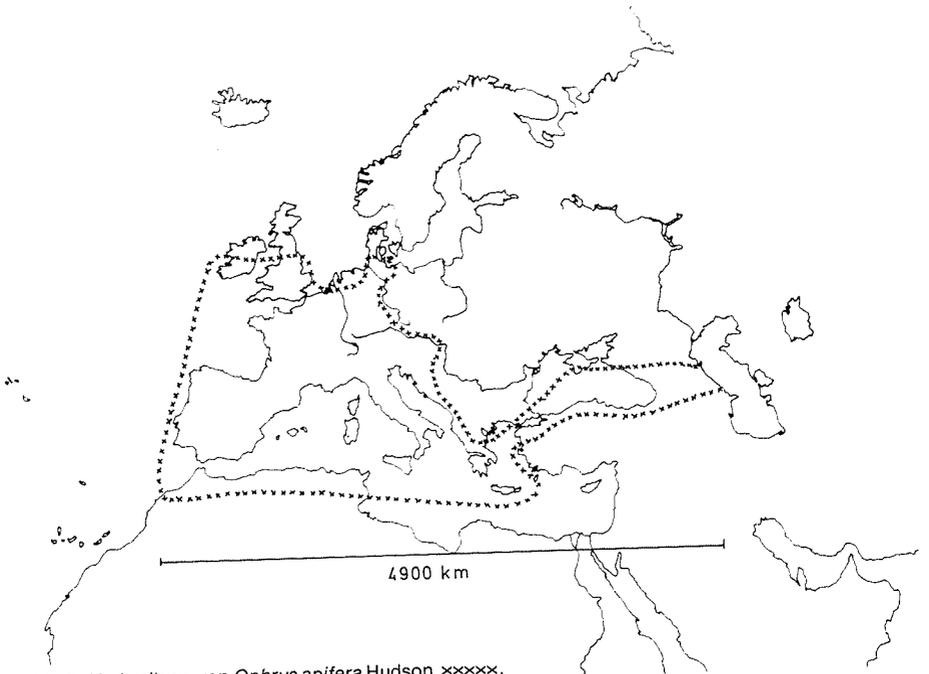


Abb. 8: Verbreitung von *Ophrys apifera* Hudson xxxxxx.



Abb. 9: Verbreitung von *Ophrys reinholdii* Spruner xxxxxx, *Ophrys kurdica* Rückbr. □ und *Ophrys schulzei* Bornm. & Fleischm. ○ (bisher bekannte Fundorte).

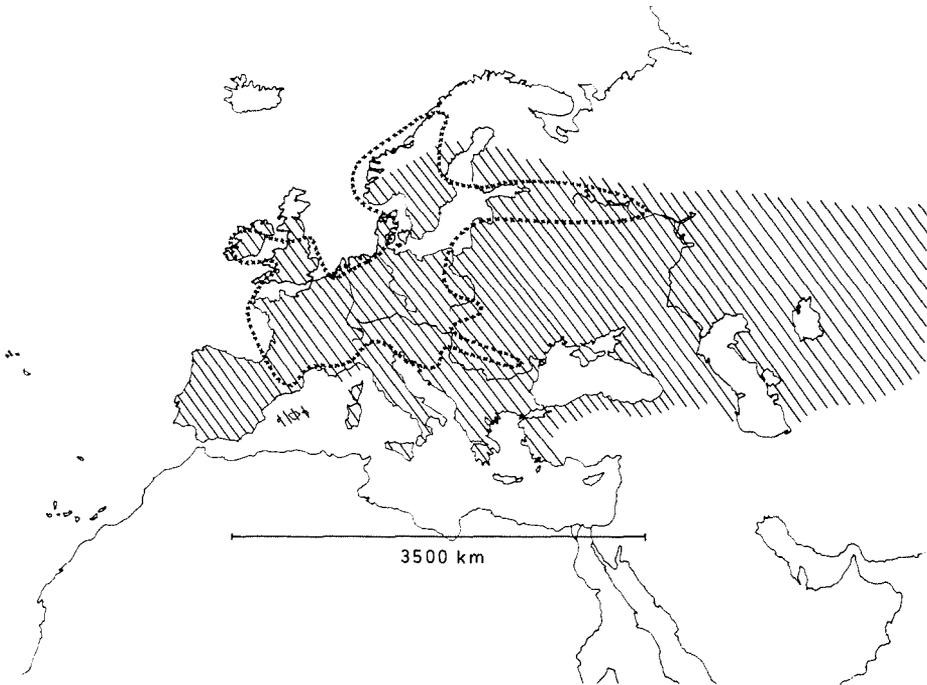


Abb. 10: Verbreitung von *Ophrys insectifera* L. (.....) und ihrem Bestäuber *Argogorytes mystaceus* (L.) (——) (nach briefl. Information durch Ole LOMHOLDT, Kopenhagen).

daß *O. insectifera* sich erst nach Ende der Eiszeiten nach Norden hin ausgebreitet und damit in kühlere Regionen zurückgezogen hat. Die Tatsache, daß sie keinen Anschluß an das von NELSON in der Ostmediterraneis vermutete Entstehungszentrum hat, läßt – wie die anderen angeführten Beispiele – eher vermuten, das Ursprungsgebiet der Gattung liege im mittleren mediterranen Bereich. Ein Vergleich mit dem Areal ihres hauptsächlichsten Bestäubers\*) *Argogorytes mystaceus* zeigt, daß es – wie im Falle *O. speculum* – zweifellos klimatische Faktoren sind, die das Areal der Art begrenzen.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß es eine ganze Reihe von Gründen gibt, die das NELSON-Konzept infrage stellen. Nach unserer heutigen Kenntnis sind es ganz sicher die Bestäuber, die die Artbildung dieser hochspezialisierten Gattung nicht nur wesentlich beeinflußt, sondern vermutlich sogar gesteuert haben. Es ist also *Zuchtwahl* im DARWINschen Sinn – von NELSON als Wirkungsmechanismus abgelehnt – die uns an diesem geradezu klassischen Beispiel demonstriert wird. Jedoch dürfen wir keine vorläufigen Schlüsse ziehen, solange uns nicht die Bestäuber aller *Ophrys*-Sippen bekannt sind.

Was nun die Vorstellungen von KULLENBERG betrifft, die ja mit aller Vorsicht vorgetragen werden, so werfen sie zunächst keine Widersprüche auf. Dennoch ist die Annahme einer Koevolution nicht unbedingt zwingend. Es ist immerhin denkbar, daß die „Erfin-

\*) Auch *Argogorytes fargei* (Shuckard) wurde als Bestäuber beobachtet. Da *Argogorytes* im westlichen Norwegen fehlt, müssen noch andere Bestäuber infrage kommen (briefliche Mitteilung von Ole LOMHOLDT).

dung“ der Sexualmimikry zu einem Zeitpunkt erfolgte, als bereits eine Vielzahl von Arten potentieller Bestäuber existierte.

Die ausgedehnten Areale auch derjenigen Arten, die über eine erhebliche Variationsbreite verfügen – wie *O. sphaecodes* und *O. fuciflora* – legen den Schluß nahe, daß die verschiedenen Grundtypen mehr oder weniger gleichzeitig entstanden sind. Dadurch wird nicht ausgeschlossen, daß die Sippen mit kleineren Arealen (*O. reinholdii*, *O. kurdica*, *O. schulzei*, *O. atlantica* und *O. bertolonii*) sich erst zu einem späteren Zeitpunkt aus dem „großen Topf“ (gemeint ist ein bereits differenzierter Genpool der Gattung *Ophrys*) während der Ausbreitungsphase ausgegliedert haben.

Widersprüche ergeben sich allerdings bezüglich der Merkmalskonstanz, die ja evolutionstheoretisch als Zeichen einer Stabilisierung und damit eines höheren Alters angesehen wird (vgl. z. B. *O. bombyliflora*). Andererseits sprechen Größe und Lage der Areale (z. B. *O. insectifera*) sowie die größere Variabilität im mittleren Mittelmeergebiet eher dafür, das Entstehungsgebiet („Genzentrum“) in diesem Bereich zu suchen. Wenn diese Annahme zutrifft, müßten die formkonstanten östlichen Arten *O. kurdica* und *O. schulzei* als abgeleitet angesehen werden.

#### Literatur:

- BETREM, J. G.: The African Campsomerinae: *Dasyscolia ciliata*; Mon. Ned. Ent. Ver. **6**, 313–318, 1971.
- DARWIN, Ch.: Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen befruchtet werden; 2. Aufl., Stuttgart; 1899 (Original 1862).
- KULLENBERG, B.: Studies in *Ophrys* pollination; Zool. Bidr. (Uppsala) **34**, H 1, 1961.
- KULLENBERG, B. & G. BERGSTRÖM: Hymenoptera Aculeata Males as Pollinators of *Ophrys* Orchids; Zoll. Scripta, **5**, 13–23, 1976.
- NELSON, E.: Gestaltwandel und Artbildung . . . Monographie und Ikonographie der Gattung *Ophrys*; Chernex-Montreux 1962.
- SCHLECHTER, R.: Monographie und Ikonographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes, Bd. I; Berlin 1928.
- SOÓ, R. v.: Orchideeologische Mitteilungen; Fedde Rep. **26**, 273–280, 1929.
- SUNDERMANN, H.: Europäische und mediterrane Orchideen, 2. Aufl.; Hildesheim, 1975 a.
- SUNDERMANN, H.: Zum Problem der Definition taxonomischer Kategorien (Spezies, Subspezies, Praespezies, Varietät) – dargestellt am Beispiel des Sippenkomplexes *Ophrys fuciflora* (Crantz) Moench – *Ophrys scolopax* Cav.; Taxon **24**, 615–627, 1975.
- WIRTH, H. W.: Zur Nomenklatur von *Ophrys fuciflora*; Acta Botanica Acad. Sci. Hung. **23**, 285–293, 1977.

Prof. Dr. Hans Sundermann, Gesamthochschule, Fachbereich 9, Gaußstraße 20,  
D-5600 Wuppertal 1

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal](#)

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: [33](#)

Autor(en)/Author(s): Sundermann Hans

Artikel/Article: [Modelle zur Evolution innerhalb der Gattung Ophrys 44-54](#)