

Neue Befunde zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Orchideengattung *Ophrys* – Untersuchungen in Kreta, Süditalien und Israel

Zusammenfassung: Mit Hilfe von Freilandbeobachtungen wurde in Kreta, Israel und Süditalien in den Jahren 1982–1985 die Spezifität der Bestäuberanlockung bei der Orchideengattung *Ophrys* untersucht. Die wichtigsten Ergebnisse sind in Tabelle 1 zusammengefaßt. Um die Spezifität zu testen, wurden einer Bienenart im Experiment zwei oder mehrere nah verwandte *Ophrys*-Arten zur Wahl präsentiert. Nur Bienen, welche ausschließlich eine *Ophrys*-Art wählten und bestäubten, wurden in Tabelle 1 aufgenommen.

Wegen der hohen Spezifität der *Ophrys*-Bestäuber-Beziehung fungieren *Ophrys*-Bestäuber als prägame Isolationsmechanismen zwischen den *Ophrys*-Arten. Dies bedeutet, daß *Ophrys*-Taxa mit syntoper Verbreitung und verschiedener Bestäuberanlockung klar definierbare Biospezies darstellen.

Folgende *Ophrys*-Artengruppen wurden untersucht und nach diesem Gesichtspunkt betrachtet:

1. *Ophrys fusca* aggr. (s. str.) ist wahrscheinlich ein Komplex aus 3 Arten, die wir vorläufig als *O. fusca* sehr klein, *O. fusca* klein und *O. fusca* groß(-blütig) bezeichnen. Zumindest in Süditalien kommen alle 3 syntop vor. *O. fusca* sehr klein blüht später als die anderen.
2. *Ophrys omegaifera* (Kreta) und *Ophrys dyris* (Südspanien) haben beide *Anthophora atroalba* als Bestäuber, doch handelt es sich um verschiedene Subspezies (ssp. *typica* und ssp. *agamoides*). Daher betrachten wir beide *Ophrys*-Taxa als nur eine Spezies.
3. *Ophrys lutea* ssp. *lutea* und *Ophrys lutea* ssp. *minor* haben in ihren Verbreitungsarealen stets verschiedene Bestäuber und sind daher verschiedene Biospezies. *O. lutea* wird von *Andrena*-Arten der Subgenus *Chlorandrena*, *O. minor* (stat. nov.) von *Chrysandrena*, gelegentlich auch von *Euandrena* bestäubt.
4. *Ophrys mammosa* und *Ophrys transhyrcana* (sensu BAUMANN & KÜNKELE 1981) haben denselben Bestäuber (*Andrena fuscosa*). Wir betrachten sie wegen allopatrischer bzw. parapatriischer Verbreitung als geographische Rassen einer Art: *O. mammosa* ssp. *mammosa* und *O. mammosa* ssp. *transhyrcana* (comb. nov.).
5. *Ophrys bertolonii* und *Ophrys bertolonii*formis (Süditalien) haben verschiedene Bestäuber und sind daher getrennte Biospezies, wie dies von DANESCH & DANESCH (1972) gefordert wird.
6. *Ophrys*-Spezies *O. heldreichii* (Kreta), *O. maxima* (Kreta) und *O. apulica* (Süditalien) werden alle von *Tetralonia berlandi* bestäubt. Für die beiden kretischen Arten muß deshalb ein postgamer Isolationsmechanismus gefordert werden.
7. Die beiden syntop vorkommenden *O. maxima* und *O. holosericea* (typ.) werden auf Kreta von verschiedenen *Tetralonia*-Arten bestäubt: *O. holosericea* von *T. cressa* und *O. maxima* von *T. berlandi*.
8. Die große Ähnlichkeit zwischen *O. heldreichii* und *O. apulica* stellt wegen identischer Selektion durch denselben Bestäuber eine Konvergenz, die zwischen *O. maxima* und *O. apulica* einen Parallelismus dar. Ein ähnlicher Fall von Konvergenz liegt auch für *O. atlantica* (Südspanien), *O. bertolonii* (Süditalien) und *O. ferrum-equinum* (Griechenland) vor, die alle in Allopatrie von *Chalicodoma parietina* bestäubt werden.
9. Vermutlich liegt auch eine Konvergenz der Blüten bei *O. cretica* (Kreta) und *O. kotschyi* (Cypern) vor, die beide von *Melecta tuberculata* bestäubt werden.

Summary: The specificity of pollinator attraction in *Ophrys* has been investigated in field experiments in Crete, Israel and southern Italy between 1982–1985. The main results concerning the relationship of *Ophrys* and its pollinator are displayed in Table 1. To test the specificity the supposed bee pollinator was offered a choice of closely related *Ophrys* species. Only data from those bee species which choose significantly were included in Table 1.

Pollinators of *Ophrys* function as a good pregame isolating mechanism among the different *Ophrys* species. This means that *Ophrys* taxa with different pollinators are separate bio-species provided that they are syntopically distributed. Some of this findings are:

*) Mit dankenswerter Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Pa 163/7).

Herrn Prof. Dr. F. SCHALLER (Wien) zum 65. Geburtstag und Herrn Prof. Dr. G. ÖSCHE (Freiburg) zum 60. Geburtstag gewidmet.

1. *Ophrys fusca* aggr. (s. str.) is a complex of 3 species which we previously referred to as *O. fusca* very small, *O. fusca* small and *O. fusca* large flowered. At least in southern Italy all these 3 species occur syntopically. But the very small *fusca* is blooming later than the others.
2. *Ophrys omegaifera* (Crete) and *Ophrys dyris* (southern Spain) are pollinated by the same bee *Anthophora atroalba* but by different subspecies: *O. omegaifera* by *A. atroalba agamoides*, *O. dyris* by *A. atroalba atroalba*. This indicates that these *Ophrys* are conspecifics.
3. *Ophrys lutea* ssp. *lutea* and *Ophrys lutea* ssp. *minor* have a wide range of distribution and as yet tested always show separate pollinators. They are thus well isolated biospecies. *O. lutea* is pollinated by various species depending on its locality by *Andrena* subgenus *Chlorandrena*; *O. minor* (nov. stat.) by bees of the subgenus *Chrysandrena* and in some cases of *Euandrena*.
4. *Ophrys mammosa* and *Ophrys transhyrcana* (sensu BAUMANN & KÜNKELE 1981) are pollinated by the same species: *Andrena fuscosa*. Due to the great similarity between these plants and their allopatric distribution with an overlapping area and because they lack an isolating mechanism we consider these two taxa as conspecifics but as different geographical subspecies: *O. mammosa* ssp. *mammosa* and *O. mammosa* ssp. *transhyrcana* (comb. nov.).
5. *Ophrys bertolonii* and *Ophrys bertoloniiiformis* from southern Italy have two different *Chalicodoma* species as pollinators which verifies the hypothesis of DANESCH & DANESCH (1972) that these are different species.
6. The *Ophrys* species *O. heldreichii* (Crete), *O. maxima* (nov. stat.) (Crete) and *O. apulica* (southern Italy) all have the same pollinator: *Tetralonia berlandi*. A postgamic isolation mechanism is postulated for *O. heldreichii* and *O. maxima*.
7. The two syntopic species *Ophrys holosericea* and *Ophrys maxima* in Crete are pollinated by different *Tetralonia* species: *O. holosericea* by *T. cressa*, *O. maxima* by *T. berlandi*.
8. The overall similarity between *O. heldreichii* and *O. apulica* is a case of convergence; that of *O. maxima* and *O. apulica* a case of parallelism resulting from identical selection pressures by the same pollinator species. A similar case of convergence is found among *O. atlantica* (southern Spain), *O. bertolonii* (southern Italy) and *O. ferrum-equinum* (Greece) which are all pollinated by *Chalicodoma parietina*.
9. A similar case of convergence can be found in *Ophrys cretica* (Crete) and *Ophrys kotschyi* (Cyprus) which are pollinated by *Melecta tuberculata*.

I. Einleitung

Das Ungewöhnliche an der Beziehung zwischen Vertretern der Orchideengattung *Ophrys* und ihren Bestäubern ist, daß die Blüten Weibchen bestimmter Hymenopterenarten im Duft, in der Färbung und in der Form imitieren, damit die Männchen anlocken und sie zur Landung sowie zu Kopulationsbewegungen veranlassen. Dabei werden den Bestäubern die Pollinien am Kopf bzw. am Abdomen befestigt oder – wenn das Insekt bereits Pollinien trägt – Teile der Pollinienköpfe auf der Narbe abgesetzt. Die Anlockung der Männchen erfolgt spezifisch, d. h. eine *Ophrys*-Art wird in der Regel von Männchen einer oder mehrerer nah verwandter Bienenarten

Systematik der Bestäuber aus der Überfamilie Apoidea

Gattung	Unterfamilie	Familie
<i>Colletes</i>	<i>Colletinae</i>	<i>Colletidae</i>
<i>Andrena</i>	<i>Andreninae</i>	<i>Andrenidae</i>
<i>Eucera</i>	<i>Eucerinae</i>	<i>Anthophoridae</i>
<i>Tetralonia</i>	<i>Eucerinae</i>	<i>Anthophoridae</i>
<i>Anthophora</i>	<i>Anthophorinae</i>	<i>Anthophoridae</i>
<i>Melecta</i>	<i>Melectinae</i>	<i>Anthophoridae</i>
<i>Eupavlovskia</i>	<i>Melectinae</i>	<i>Anthophoridae</i>
<i>Chalicodoma</i>	<i>Megachilinae</i>	<i>Megachilidae</i>

Liste der in dieser Arbeit behandelten Bestäuber

Ophrys-Art	Bestäuber	Fundort
I <i>Ophrys fusca</i> sect.		
1. <i>O. omegaifera</i>	<i>Anthophora atroalba</i> ssp. <i>agamoides</i> Strand	Kreta
2. <i>O. dyris</i>	<i>Anthophora atroalba</i> Lep. ssp. <i>atroalba</i> Lep. <i>Anthophora balearica</i> Friese	S-Spanien Mallorca (KULLENBERG 1973)
3. <i>O. iricolor</i>	<i>Andrena (Melandrena) morio</i> Br.	Kreta, Griechenland, Rhodos
4. <i>O. atlantica</i>	<i>Chalicodoma parietina</i> (Geoffroy)	S-Spanien
5. <i>O. fusca</i> (kleinblütig)	<i>Andrena (Zonandrena) flavipes</i> Panzer <i>Andrena (Zonandrena) creberrima</i> Perez	S-Spanien, NO-Spanien, S-Frankreich, S-Italien, Peloponnes S-Italien, Kreta?
6. <i>O. fusca</i> (großblütig)	<i>Colletes cunicularius infuscatus</i> Nosek <i>Andrena (Melandrena) nigroaenea</i> (K.)	S-Spanien NO-Spanien, S-Frankreich, S-Italien; Griechenland (ssp. <i>candiae</i> Strand)
7. <i>O. fleischmannii</i> (?)	<i>Andrena (Zonandrena) flavipes</i> Panzer	Zypern, N-Israel
8. <i>O. lutea</i> (großblütig)	<i>Andrena (Chlorandrena) cinerea</i> Br. <i>Andrena (Chlorandrena) senecionis</i> Perez <i>Andrena (Chlorandrena) humilis</i> Imhoff <i>Andrena (Chlorandrena) nigroolivacea</i> Dours <i>Andrena (Chlorandrena) cinereophila</i> Warncke	S-Spanien, S-Frankreich S-Spanien S-Italien S-Italien (WARNCKE & KULLENBERG 1984) Algerien (GODFERY 1925) Kreta
9. <i>O. minor</i> (kleinblütig)	<i>Andrena (Chrysandrena) hesperia</i> Smith <i>Andrena (Chrysandrena) merula</i> Warncke <i>Andrena (Euandrena) bicolor</i> F. <i>Andrena (Euandrena) vulpecula</i> Kriechbaumer <i>Andrena (Lepiandrena) dorsalis</i> Br.	Ägina, Libanon, Kreta, S-Italien N-Israel S-Italien S-Italien S-Italien
II <i>Ophrys sphegodes</i> aggr.		
1. <i>O. sphegodes</i> (s. str.)	<i>Colletes cunicularius infuscatus</i> Nosek <i>Andrena</i> spec. <i>Andrena (Melandrena) nigroaenea</i> (K.) <i>Andrena (Zonandrena) vachali cretica</i> Strd.	S-Frankreich SW-Deutschland S-Frankreich, S-Italien Kreta

2. <i>O. mammosa mammosa</i> <i>O. mammosa transhyrcana</i>	<i>Andrena (Melanapis) fuscosa</i> Erichs. <i>Andrena (Melanapis) fuscosa ssp. rutila</i> Spinola	Kreta Israel
3. <i>O. gargarica</i>	<i>Andrena (Melandrena) carbonaria</i> (L.)	NO-Spanien, S-Italien
4. <i>O. atrata</i>	<i>Andrena (Melandrena) morio</i> Br. ? <i>Melecta albifrons albovaria</i> Erichs.	S-Italien S-Frankreich (KULLENBERG in LIEFTINCK 1980)
III <i>Ophrys bertolonii</i> aggr.		
1. <i>O. bertolonii</i>	<i>Chalicodoma parietina</i> (Geoffroy) <i>Chalicodoma pyrenaica</i> Lep.	M- und S-Italien M- und S-Italien (BUEL 1978)
2. <i>O. bertolonii</i> formis (s. str.)	<i>Chalicodoma benoisti</i> Tkalcû	S-Italien (Mt. Gargano)
3. <i>O. ferrum-equinum</i>	<i>Chalicodoma parietina</i> (Geoffroy)	Griechenland (BUEL, VÖTH 1984)
IV <i>Ophrys scolopax-oestriifera</i> aggr.		
1. <i>O. scolopax</i>	<i>Eucera barbiventris</i> Perez <i>Eucera nigrescens continensis</i> Tkalcû <i>Eucera interrupta</i> Baer	S-Spanien S-Frankreich (KULLENBERG 1973) NO-Spanien (ARNOLD, in KULLENBERG et al. 1984)
2. <i>O. heldreichii</i>	<i>Tetralonia berlandi</i> Dusmet	Kreta
3. <i>O. kotschyi</i>	<i>Melecta tuberculata</i> Lieftinck	Zypern (LIEFTINCK 1980)
V <i>Ophrys holosericea</i> aggr.		
1. <i>O. holosericea</i>	<i>Eucera nigrescens continensis</i> Tkalcû (= <i>tuberculata</i> auct.) <i>Tetralonia cressa</i> Tkalcû	SW-Deutschland Kreta
2. <i>O. maxima</i>	<i>Tetralonia berlandi</i> Dusmet	Kreta
3. <i>O. apulica</i>	<i>Tetralonia berlandi</i> Dusmet	S-Italien
VI <i>Ophrys cretica</i>		
	<i>Melecta albifrons albovaria</i> Erichson <i>Melecta tuberculata</i> Lieftinck	Kreta, S-Griechenland Kreta, Rhodos (LIEFTINCK 1980)
VII <i>Ophrys reinholdii</i>		
	<i>Eupavlovskia obscura</i> (Friese)	Rhodos (BAUMANN & HALX 1972)

besucht (KULLENBERG 1961; PAULUS & GACK 1980). Dies schließt nicht aus, daß bei weit verbreiteten *Ophrys*-Arten in verschiedenen Teilarealen verschiedene Bestäuber auftreten.

Die Beziehung *Ophrys*blüte – Bestäuber ist nicht, wie die meisten anderen Blüten-Bestäuber-Beziehungen, mutualistischer Natur. Nicht beide Partner ziehen aus der Verbindung einen Nutzen, sondern allein die Blüte. Diese hat sich mit ihrer Weibchenmimikry an das Sexualverhalten des Insekts „angehängt“. In diesem Fall hat die Blüte in ihrer Evolution Anpassungen entwickelt, während das Insekt keinerlei Adaptationen an den Blütenbesuch zeigt. Reagieren auf Sexuallockstoffe oder ihnen ähnliche Substanzen, optisches Erkennen des Weibchens und Verhalten während der Paarung wurden im Funktionskreis der Fortpflanzung des Insekts entwickelt, nicht als Anpassung an den Besuch von *Ophrys*-Blüten.

In vorliegender Arbeit sind die Ergebnisse unserer *Ophrys*reisen der Jahre 1982, 1984 und 1985 zusammengefaßt und in vielen Fällen zusammen mit früheren Erkenntnissen und Annahmen diskutiert. Ziel unserer Untersuchungen ist es zum einen, neue, noch nicht bekannte *Ophrys*-Bestäuber zu finden (auch lokale Unterschiede), zum anderen zu versuchen, aus der Kenntnis der Bestäuber heraus Aussagen über die Verwandtschaft und die Genese von *Ophrys*-Arten machen zu können.

An folgenden Stellen haben wir beobachtet:

1. Kreta: Wir besuchten vom 26. 3. bis 9. 4. 1982, 19. 3. bis 12. 4. 1984 und 18. 3. bis 2. 4. 1985 die Insel. Dabei hielten wir uns bevorzugt im Osten (Umgebung Gournia, Neapolis) und im zentralen Teil (Archanae) auf. 1984 besuchten wir auch den Westen. Die Insel ist bekanntermaßen sehr reich an Orchideen, und man kann insbesondere im zentralen und östlichen Teil fast überall nahezu alle *Ophrys*-Arten finden. Wir haben in den drei Jahren alle für Kreta gemeldeten *Ophrys*-Arten gefunden, die in dieser Jahreszeit zu erwarten sind (Ausnahme: *O. argolica*). Nur sehr lokal haben wir *Ophrys spruneri* (bei Goniae und Marathos, Zentral-Kreta) und *Ophrys candida* (Umgebung Kastelli) angetroffen. Für *Ophrys fleischmannii* (nur ein Fund bei Kalamafka, 1985) waren wir wohl stets zu spät.

2. Peloponnes, Südgriechenland: Hier machten wir stets nur auf der Durchreise kurze Beobachtungen (13. 4. bis 15. 4. 1984 und 3. bis 4. 4. 1985). Wir hielten uns besonders bei Megara und auf dem nordöstlichen Peloponnes bei Moulki und Nemea auf.

3. Süditalien: Vom 16. 4. bis 22. 4. 1984 und vom 4. 4. bis 24. 4. 1985 waren wir in Apulien und suchten *Ophrys* und Bestäuber im Raum von Ostuni und im Mt. Garganogebiet.

4. Israel: Wir hielten uns vom 4. 3. bis 15. 3. 1984 in Haifa auf. Von dort aus besuchten wir vor allem das Carmelgebirge und fuhren einmal zum Mt. Meron weiter im Norden.

Zur Prüfung der Bestäuberattraktivität haben wir in einigen Fällen Versetzungsexperimente gemacht. Dazu haben wir eingetopfte Pflanzen von Kreta nach Süditalien und umgekehrt transferiert. Wir haben dabei stets den Blüten die Pollinien entnommen, um Fehlbestäubungen und Introgression ortsfremden genetischen Materials auszuschließen.

Für die Bestimmung der Bestäuber danken wir Herrn GRÜN WALDT (München), Herrn TKALCŮ (Prag) und Herrn Dr. WARNCKE (Dachau). Für seine Einladung und Gastfreundschaft danken wir Herrn Dr. A. DAFNI (Haifa) ganz besonders herzlich.

Die Autoren der Bienenarten sind jeweils in der Liste auf den Seiten 50 und 51 angegeben.

II. Neue Befunde zur Bestäuberspezifität in der *Ophrys fusca* aggr.

Die *Ophrys fusca*-Artengruppe besteht aus den relativ klar abgrenzbaren Taxa *O. omegaifera*, *dyris*, *atlantica*, *fleischmannii*, *iricolor*, *pallida* sowie dem groß- und kleinblütigen *O. fusca*, s. str.-Formenkreis (BAUMANN & DAFNI 1981, PAULUS & GACK 1981). Daß einige dieser Taxa als

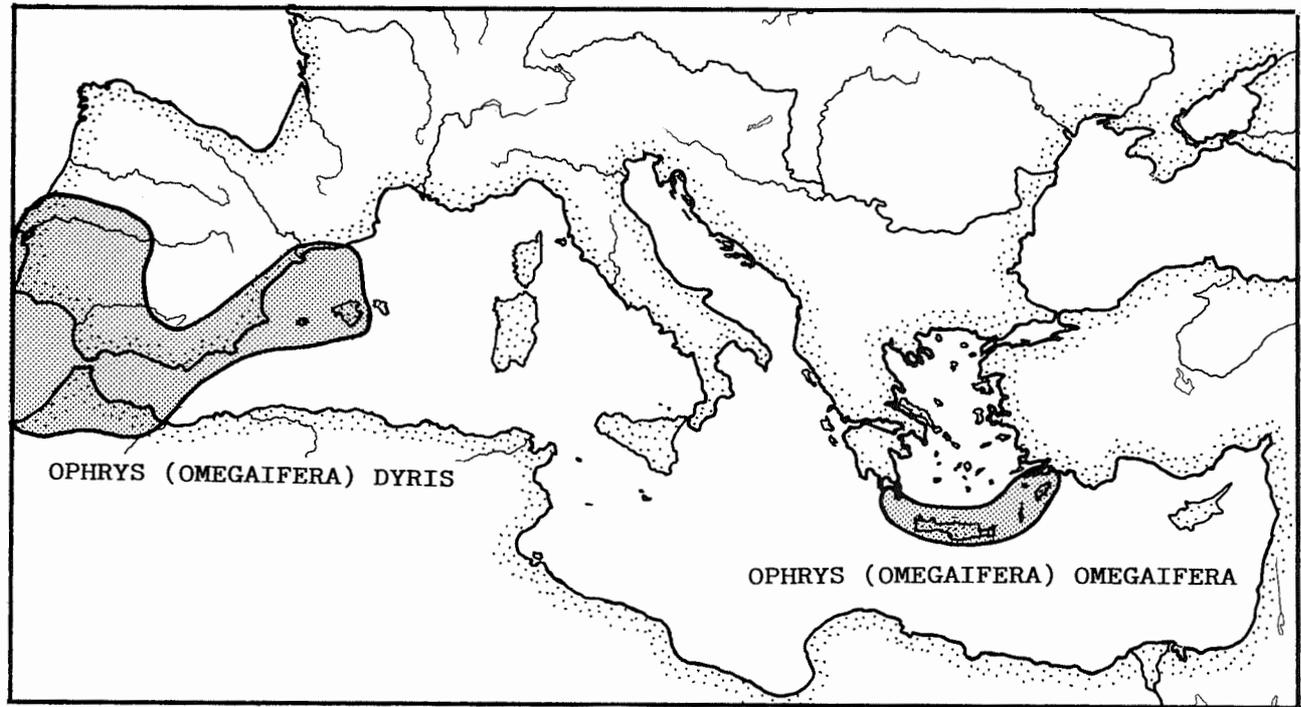


Abb. 1: Verbreitung von *Ophrys dyris* und *Ophrys omegaifera* (nach BAUMANN & DAFNI 1981, ergänzt nach ARNOLD 1981)

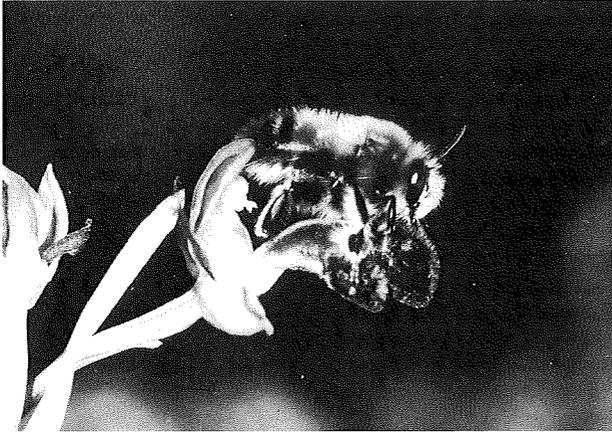


Abb. 2: Pseudokopulation von *Anthophora atroalba* ssp. *agamoides* auf *Ophrys omegaifera*, Kreta 1982

selbständige Arten im Sinne von reproductiv isolierten Biospezies zu betrachten sind, haben wir bereits früher besprochen (PAULUS & GACK 1981, 1983b). Durch neue Daten ergänzt, soll hier dieses Problem erneut betrachtet und diskutiert werden.

1. *Ophrys omegaifera/dyris*

Die beiden unter dem früheren Namen *O. omegaifera* zusammengefaßten Sippen treten in zwei disjunkten Arealen auf: *O. omegaifera* in der südlichen Ägäis, *O. dyris* in Mallorca (BAUMANN & DAFNI 1981), Südspanien, NW-Spanien (ARNOLD 1981) und Nordafrika (Abb. 1). BAUMANN & DAFNI (1981) betrachten beide Sippen als getrennte Arten. In der Tat bestehen zwischen ihnen blütenmorphologische Differenzen, die für sich allein aber noch keinen objektiven Schluß über den Artstatus zulassen. Wir konnten für Südspanien auf *O. dyris* als legitimen Bestäuber die Pelzbiene *Anthophora atroalba atroalba* nachweisen (PAULUS & GACK 1983b). Einen weiteren, indirekten Bestäubernachweis gibt KULLENBERG (1973a): Er fing in Mallorca *Anthophora balearica* (nah verwandt mit der weitverbreiteten *A. pilipes*) mit Pollinien. Diese sollten – nach dem jetzigen Kenntnisstand von *O. dyris* (früher *omegaifera*) stammen, nicht wie KULLENBERG vermutet von *O. fusca*, da bisher nichts für eine Anlockung der Gattung *Anthophora* durch *O. fusca* spricht. Andere Bestäubernachweise für *O. dyris* sind aus dem westmediterranen Raum nicht bekannt.

In den Jahren 1982, 1984, 1985 haben wir auf Kreta viele Pseudokopulationen von *Anthophora atroalba agamoides* auf *O. omegaifera* gesehen und fotografiert (Abb. 2). Wir haben daneben in verschiedenen Teilen Kretas zahlreiche *Anthophora* ♂♂ mit abdominal befestigten Pollinien gefangen. Die Determination ist durch TKALKŮ (Prag) sichergestellt. VOGEL (1977) gibt für Kreta noch *Anthophora pilipes* und *A. sicheli* als Arten mit abdominalen Pollinien an, die er gefangen, jedoch nie auf einer *Ophrys*-Blüte gesehen hat. In Kreta fliegenden *Anthophora pilipes* haben wir *Ophrys omegaifera* angeboten. Sie haben sich niemals für diese Blüten interessiert. *Anthophora atroalba* ist eine im gesamten Mittelmeergebiet verbreitete Pelzbieneart. Beide *Ophrys*-Sippen haben also als legitimen Bestäuber die Art *Anthophora atroalba*, allerdings verschiedene geographische Rassen. Nach bisheriger Kenntnis sind dies auch die einzigen *Ophrys*-Arten, welche Arten dieser Gattung anlocken*). Es erhebt sich die Frage, inwieweit die

*) 1985 konnten wir am Mt. Gargano *Anthophora retusa* als legitimen Bestäuber von *O. biscutella* feststellen!

morphologische Ähnlichkeit der Blüten und die Gattung *Anthophora* als Bestäuber eine Homologie oder eine Konvergenz darstellt. Im Fall einer Homologie (Ähnlichkeit aufgrund gemeinsamer genetischer Information) würden *O. dyris* und *O. omegaifera* von einer nur ihnen gemeinsamen letzten Stammart abstammen, die bereits *Anthophora* als Bestäuber gehabt haben müßte. Die Ähnlichkeit beider Sippen wäre dann als Ausdruck nächster Verwandtschaft zu verstehen. Im Fall einer Konvergenz müßten sich beide Sippen unabhängig voneinander Vertreter der Gattung *Anthophora* als Bestäuber erschlossen haben. Ausgang der Evolution beider Sippen müßten dann 2 Arten (oder Individuen) gewesen sein, die nicht von *Anthophora* bestäubt wurden. Die Ähnlichkeit beider Sippen wäre dann das Ergebnis einer unabhängigen Anpassung an nahverwandte Bestäuber (es ist anzunehmen, daß *Anthophora*-Rassen entsprechende „♀-Erwartungen“ haben), die sich konvergent ähnliche Blütentypen selektiert haben. Die Frage, ob in unserem Fall Homologie oder Konvergenz vorliegt, ist derzeit nicht schlüssig beantwortbar. Da jedoch biogeographische Befunde dafür sprechen, daß die beiden heute eine Ost-West-Disjunktion zeigenden Areale (Abb. 1) glazial bedingt sind und früher Verbindung hatten, ist Homologie die wahrscheinlichere Lösung. Möglicherweise bestand die Bindung an *A. atroalba* sogar bereits vor der Separierung in die beiden Pelzbienerassen.

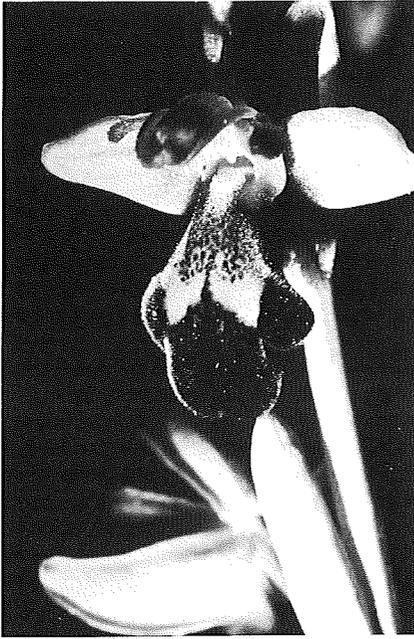
Zusammenfassend betrachten wir *O. omegaifera* und *O. dyris* derzeit als Vertreter nur einer Biospezies, die nächst verwandte geographische Rassen umfaßt und nicht das Produkt einer konvergenten Entwicklung sind.

2. *Ophrys fleischmannii*

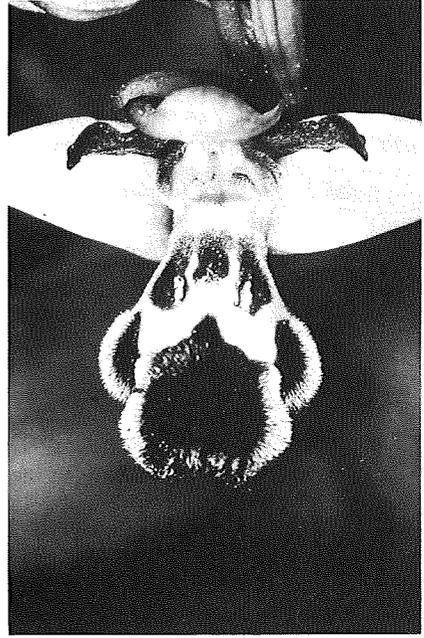
O. fleischmannii wurde erst vor wenigen Jahren von BAUMANN & DAFNI als eigenständiges Taxon erkannt. Wir hatten im März 1984 in N-Israel Gelegenheit, Pflanzen, und vor allem die Bestäubung, zu studieren. Diese Sippe ist nach BAUMANN & DAFNI (1981) ausschließlich in der S-Ägäis (Kreta, Naxos, Syros, Attiki) sowie in der S-Türkei, Zypern, Libanon und N-Israel verbreitet. Sie blüht bereits sehr früh im Jahr, nach BAUMANN & DAFNI (1981) auf Kreta im Februar/Anfang März. In Israel war Anfang März die Hauptblühzeit bereits deutlich überschritten. Sowohl am Mt. Carmel (Haifa) als auch Mt. Meron weiter im Norden fehlten vielen Blüten die Pollinien. Als Bestäuber konnten wir in zahlreichen Tests und Freianflügen *Andrena flavipes* feststellen (Farbtafel 2/Abb. 6). BAUMANN & HALX (1972) konnten schon früher diese Bienenart auf Zypern als Pollinator von *O. fleischmannii* fotografieren (in dieser Arbeit als *Ophrys fusca*-Bestäubung bezeichnet).

Diese Befunde sind in mehrfacher Hinsicht überraschend und interessant. Bei zwei weit auseinanderliegenden Populationen wurde dieselbe Bienenart als Pollinator festgestellt, was den Schluß zuläßt, daß dies wohl für das gesamte Verbreitungsgebiet von *O. fleischmannii* gilt, falls diese Art in ihrem Gesamtareal überall identisch ist (s. unten). Der erste Eindruck von dieser *Ophrys*-Art im Gelände läßt eine grobe habituelle Ähnlichkeit mit *O. omegaifera* vermuten. Doch bei der Betrachtung weiterer Pflanzen ist der deutliche „Einschlag“ von *O. fusca* s. str. nicht zu übersehen. In der Tat wirkt die Blüte wie ein Hybridisierungsprodukt aus *O. fusca* s. str. und *O. omegaifera* (Abb. 3a). Ein klares *omegaifera/dyris*-Merkmal ist das Fehlen der basalen Medianlängskerbe auf der Lippe.

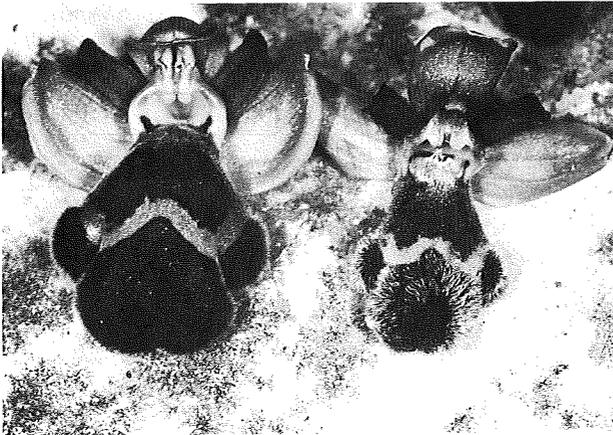
In Israel fehlen sowohl *O. fusca* als auch *O. omegaifera*. Doch auf Kreta kommen alle 3 Arten vor. *O. fleischmannii* blüht hier ab Ende Februar/Anfang März, *O. fusca* und *O. omegaifera* später, etwa ab Anfang März. Das bedeutet, daß alle 3 Arten auch 3 verschiedene Bestäuber haben sollten. *O. omegaifera* wird von *Anthophora atroalba* ssp. *agamoides* bestäubt. Für *O. fusca* (kleinblütig) ist im westlichen Mittelmeergebiet *Andrena flavipes* Bestäuber. Im östlichen Mittelmeergebiet gibt es derzeit noch keinen sicheren Bestäubernachweis für die kleinblütige *O. fusca* (s. Kap. II 4c). In N-Israel (Mt. Carmel) haben wir *O. fleischmannii* auch den dort fliegenden



a



b



c

Abb. 3:

- a) *Ophrys fleischmannii*, Carmel-Gebirge Israel 1984
- b) *Ophrys dyris*, Alhaurin S-Spanien, 1983
- c) links *Ophrys omegaifera*, rechts *Ophrys fleischmannii*, Kreta 1985

Anthophora-Arten (*A. cf. retusa*, *A. cf. atroalba*) angeboten, sie zeigten jedoch kein Interesse. Ebenso prüften wir Blüten verschiedenster Größe auf Bestäuberattraktivität. Sowohl kleine, als auch relativ große Blüten wurden in gleicher Weise von *Andrena flavipes* ♂♂ befliegen.

Nach unserer bisher allerdings spärlichen Erfahrung mit *O. fleischmannii* auf Kreta möchten wir vermuten, daß die kretischen Pflanzen mit den uns sehr gut bekannten israelischen *O. fleisch-*

mannii (Abb. 3a) nicht identisch sind. Während bei den *O. fleischmannii* aus Israel zwar eine Ähnlichkeit mit *O. omegaifera* unverkennbar, der *O. fusca*-„Einschlag“ jedoch nicht zu übersehen ist, kann bei kretischen Pflanzen (Abb. 3c) davon keine Rede sein. Hier ist die Sachlage eher so, daß die Blüte massiv an *O. dyris* (Abb. 3b) aus dem Westareal dieser Verwandtschaftsgruppe erinnert. Die Blüte sieht wie eine zu klein geratene *O. omegaifera* aus, jedoch mit den Farbmerkmalen von *O. dyris*. BAUMANN & DAFNI (1981) scheinen kretische Pflanzen nicht selbst gesehen zu haben. Das Foto (von Herrn VÖTH, in: BAUMANN & DAFNI 1981) scheint uns eher *O. omegaifera* zu sein. Die Abbildung in LANDWEHR (1977) dagegen entspricht genau unserem Fund. Vorausgesetzt, hier handelt es sich tatsächlich um dieselben Blüten, die von BAUMANN & DAFNI (1981) aus Kreta für *O. fleischmannii* gehalten wurden, dann vermuten wir, daß diese mit den israelischen nichts zu tun haben. *O. fleischmannii* wurde allerdings von HAYEK 1926 aus W-Kreta beschrieben. Wenn israelische und kretische *O. fleischmannii* nicht identisch sind, ist die taxonomische Seite insofern wieder offen, als die zyprisch/israelischen Pflanzen keinen Namen haben. Unser Verdacht ist, daß zumindest die israelischen, zyprischen und sicher auch die südtürkischen Pflanzen zu einer eigenen, dann noch unbeschriebenen Spezies gehören. Ein weiteres, allerdings noch nicht gut abgesichertes Argument gegen die Artzusammengehörigkeit von kretischer und zyprisch/israelischer *O. fleischmannii* ist die Kenntnis der Bestäuber. Da auf Kreta *O. fleischmannii* und *O. fusca* (klein) zusammen vorkommen, beide nach derzeitigem Kenntnisstand denselben Bestäuber, nämlich *Andrena flavipes*, haben, spricht dies gegen Artgleichheit. Damit ist es wahrscheinlich, daß die kretische, und damit taxonomisch korrekte, *O. fleischmannii* nicht von dieser Biene, sondern vielleicht von einer kleinen *Anthophora* bestäubt wird. Es wäre in dieser Hinsicht von Interesse festzustellen, welche *O. fusca*-Form auf Zypern verbreitet ist. Es dürfte dann nicht *O. fusca* (kleinblütig) sein.

3. *Ophrys iricolor*

Diese sehr großblütige Sippe aus der *O. fusca* aggr. ist nach BAUMANN & KÜNKELE (1982) ausschließlich im östlichen Mittelmeerraum verbreitet. Sie ist an dem leuchtend blauen Mal und der in aller Regel purpurroten Labellumunterseite leicht zu erkennen. Angaben aus Italien (Mt. Argentario), S-Frankreich oder Spanien beziehen sich sicherlich auf großblütige *O. fusca*. Auf Kreta beobachteten wir 1982 ein *Chalicodoma sicula*-♂ bei der Pseudokopula. Es verweilte mit heftigen Kopulationsbewegungen und Flügelschwirren ungewöhnlich lange auf der Lippe. Da

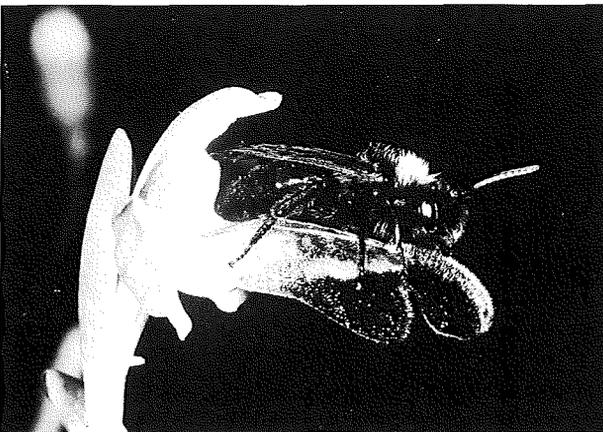


Abb. 4: Pseudokopulation von *Andrena morio* auf *Ophrys iricolor*; die Pflanze wurde nach Südapulien transferiert

die Blüte eine sehr starke Attraktivität auf das ♂ hatte – selbst massive Störungen mit dem Finger änderten nichts am Pseudokopulationsverhalten –, vermuteten wir in dieser Art einen legitimen Bestäuber (PAULUS & GACK 1983c). 1984 konnten wir jedoch weder in N-Israël noch auf Kreta eine Anlockung von *Chalicodoma* ♂♂ (*sicula* und *parietina*) durch *O. iricolor* reproduzieren. Statt dessen erbrachten weitere Beobachtungen, daß auf Kreta die große schwarze *Andrena morio* der legitime Bestäuber ist (Abb. 4). VOGEL (1977) hat auf Kreta diese Biene mit abdominal befestigten Pollinien bereits gefangen und vermutet in dieser Art den Pollinator von *O. omegaifera* oder *O. iricolor*. VÖTH (1984) publizierte ebenfalls Beobachtungen der Pseudokopulation von *Andrena morio* auf *O. iricolor* (aus Ägina). In der Sammlung GRÜN WALDT (München) fanden sich 3 Exemplare *Andrena morio* mit abdominalen Pollinien aus Griechenland (Petrachora, 9. 4. 73). In der Liste von WARNCKE & KULLENBERG (1984) wird eine Beobachtung von Rhodos durch NILSSON angegeben, die sich nur auf *O. iricolor* beziehen kann. Alle diese Daten sprechen dafür, daß *Andrena morio* der legitime Bestäuber von *O. iricolor* wohl im gesamten Verbreitungsgebiet der Art ist. Zu erwähnen ist noch, daß auch nach S-Italien transferierte *O. iricolor*-Pflanzen aus Kreta süditalienische *Andrena morio* zu Pseudokopulationen veranlaßten.

4. *Ophrys fusca* (s. str.)-aggr.

Wir haben für S-Spanien gezeigt, daß dort zwei reproduktiv isolierte *O. fusca* s. str.-Arten syntop vorkommen: *Andrena flavipes* ist Bestäuber der kleinblütigen, *Colletes cunicularius* der großblütigen *O. fusca* (PAULUS & GACK 1981, 1983b). Nach wie vor ungeklärt ist, wie die beiden Arten zu benennen sind. Nur eine der beiden darf in Zukunft den Namen *O. fusca* weiterführen. Vermutlich ist der Name *O. pectus* Mutel für die kleinblütige *O. fusca* des westlichen Mittelmeerraums verfügbar (BAUMANN, mündl. Mitt. 1985).

Wir haben in den vergangenen Jahren unser Augenmerk an verschiedenen Stellen des Mittelmeergebiets weiterhin auf das Problem „groß-kleinblütige *fusca*“ gerichtet. Fast an allen von uns besuchten Lokalitäten fanden wir mindestens 2 Größenvarianten zusammen blühend.

a) Untersuchungen in S-Frankreich und im weiteren westlichen Mittelmeergebiet

Ende März/Anfang April 1983 untersuchten wir die Bestäubung der *O. fusca*-Populationen in der Umgebung von Salses. Beide *fusca*-Typen sind dort sehr häufig (Abb. 5). Während die großblütige Sippe ihr Blühmaximum schon weit überschritten hatte, war die kleinblütige am Beginn

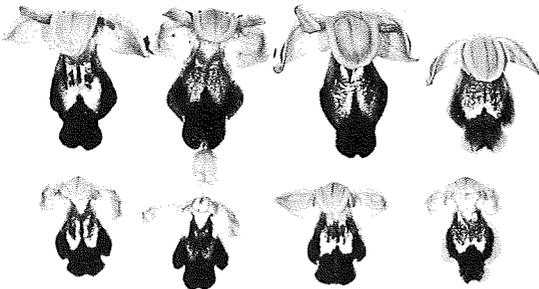
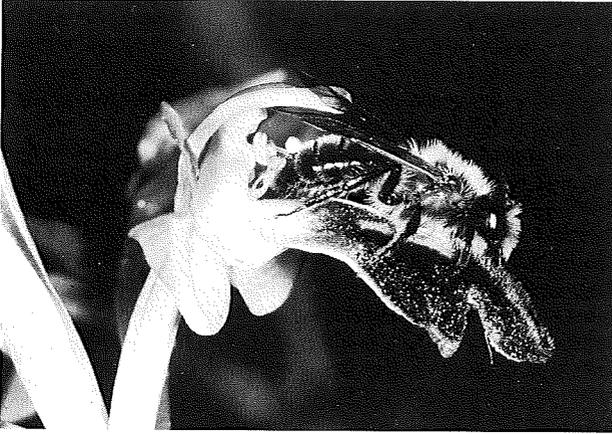
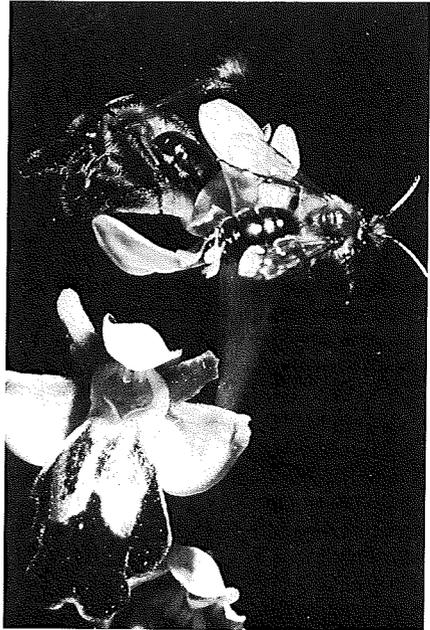


Abb. 5: *Ophrys fusca*-Blüten aus Südfrankreich (Umgebung Salses, 1983); obere Reihe *O. fusca* großblütig (Bestäuber *Andrena nigroaenea*), untere Reihe *O. fusca* kleinblütig (Bestäuber *Andrena flavipes*)



a

Abb. 6: a, b) Pseudokopulation von *Andrena nigroaenea* auf *Ophrys fusca* (großblütig), Südfrankreich (Umgebung Salses, Anf. April 1983)



b

ihrer Blütezeit. Ähnlich wie in S-Spanien sind die Blütezeitmaxima beider „Formen“ also phänologisch getrennt, es tritt aber eine breite Überlappung auf. Anders als in S-Spanien zeigte die großblütige *fusca* hier eine stärkere Variabilität sowohl in der Lippenfärbung als auch in der Größe. Neben relativ kleinblütiger „großer“ *fusca* fanden sich auch ungewöhnlich großblütige Individuen, die in Lippenform und Malausprägung sehr an *O. iricolor* erinnerten. Allerdings fehlten stets die für *O. iricolor* charakteristischen Merkmale, leuchtend blaues Mal und purpurrote

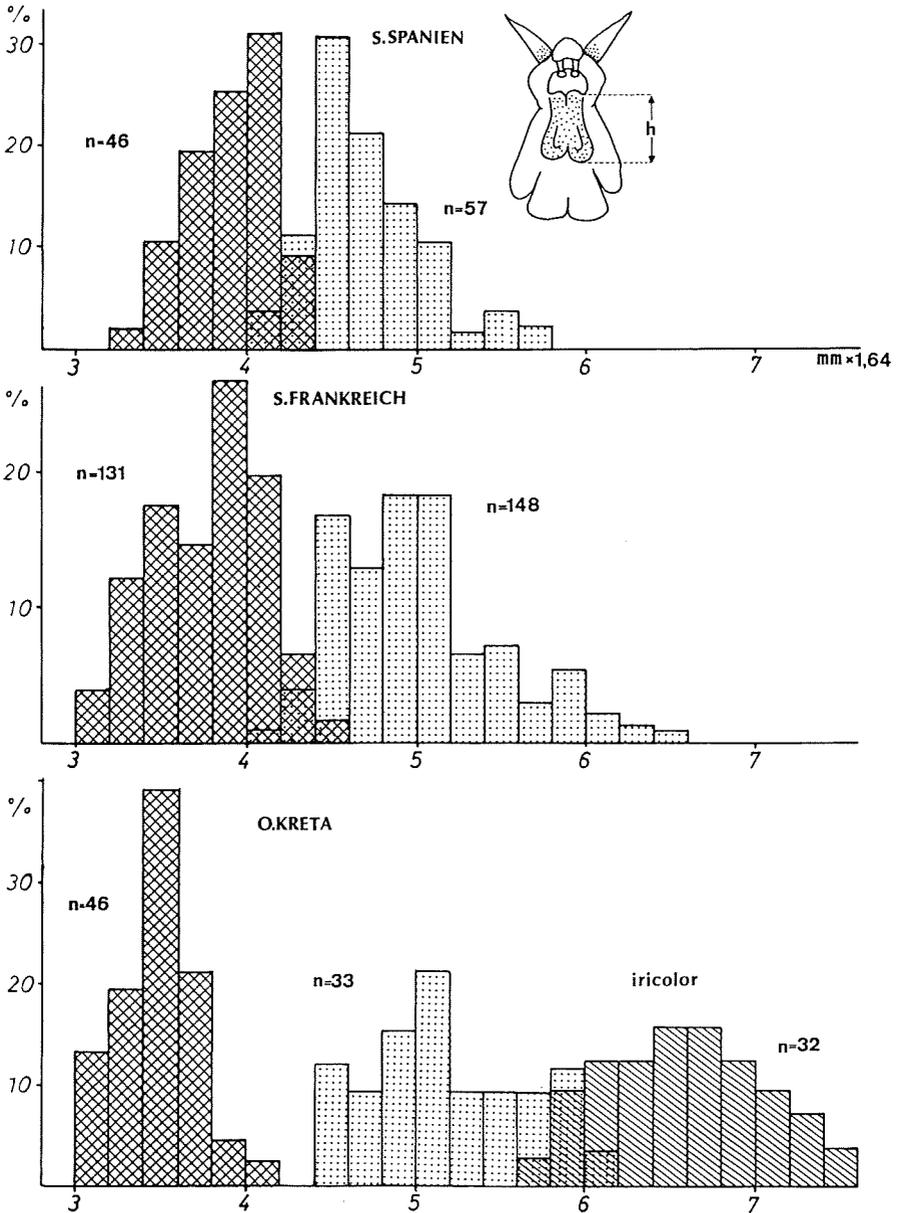


Abb. 7: Häufigkeitsverteilung der Mallängen von *Ophrys fusca*-Populationen aus S-Spanien, S-Frankreich und O-Kreta. Hierbei ist zu beachten, daß dieses Maß nicht immer mit der Lippenlänge direkt korreliert ist.

Unterseite. Die kleinblütige Art dagegen zeigte deutlich geringere Farb- und Zeichnungsvariabilität. Sie trug auch im Schnitt nur 1–3 Blüten pro Pflanze gegenüber 3–5 bei der großen *fusca*. Im Gegensatz zu den Verhältnissen in S-Spanien hatten wir bei der Zuordnung der Individuen zu „groß“ oder „klein“ häufiger Schwierigkeiten. Wir konnten die Bestäuber beider *fusca*-Arten finden und ihre Selektivität zwischen beiden Größen testen. Kleinblütige *O. fusca* wird wie in S-Spanien von *Andrena flavipes* befliegen und erfolgreich bestäubt. Zusätzlich landete oft auch eine viel kleinere *Andrena*-Art auf den Blüten und führte heftige Pseudokopulationen vor. Es handelte sich dabei um *Andrena ovatula*, die wir auch in S-Spanien gelegentlich als Besucher festgestellt haben. Doch diese Art ist zu klein, um regelmäßig dabei die Pollinien aus den Fächern zu ziehen. Große *O. fusca* dagegen wurde im Freiland von einer anderen Biene (*Andrena nigroaenea*) besucht (Abb. 6, a, b).

Zusätzlich zu freien Anflügen im Gelände konnten wir die Selektivität im Labor testen. Jedem ♂ wurde zunächst eine für ihn „falsche“, dann die „richtige“ und darauf wieder die „falsche“ Blüte geboten. Ein Test wurde als positiv bewertet, wenn das ♂ nur auf der für ihn „richtigen“ *Ophrys* pseudokopulierte. Auf diese Weise testeten wir 6 ♂♂ *Andrena nigroaenea* und 13 ♂♂ *Andrena flavipes* an mehreren Tagen mehrfach hintereinander. Beide Bienenarten zeigten stets eindeutige Wahlen. In diesen Test bezogen wir *Colletes cunicularius* mit ein. Diese Art, die in S-Spanien Bestäuber der großblütigen *O. fusca* ist, zeigte keine Pseudokopulation auf südfranzösischer großblütiger *O. fusca*! Im Freiland wie auch im Labortest konnten wir dagegen Pseudokopulationen dieser Art auf *O. sphegodes* beobachten und bestätigen damit die Angaben von KULLENBERG (1979).

Wichtig und interessant war, solche *O. fusca*-Pflanzenindividuen zu testen, deren Blüten von uns nicht zu großblütiger oder kleinblütiger *fusca* zuzuordnen waren. Die Bienen entschieden sich auch hier stets eindeutig. In den meisten Fällen handelte es sich um großblütige *O. fusca* mit besonders kleinen Blüten. In der Grafik der Häufigkeitsverteilung der Mallänge (Abb. 7) wurden solche Zweifelsfälle aufgrund der Bestäuberentscheidung zugeordnet. Wie Abb. 7 zeigt, findet sich auch in S-Frankreich in bezug auf dieses Maß eine deutlich zweigipflige Verteilung von *fusca* (groß) und *fusca* (klein). Diese beruht lediglich auf der Längenmessung des blauen Mals der Lippe. Die Überschneidung der Werte ist etwas größer als bei südspanischen *O. fusca*. Kretische kleine und große *fusca* zeigen keine Überschneidung. Das Minimum liegt auffallenderweise bei allen 3 Populationen an derselben Stelle. Die Überschneidung zeigt, daß allein dieses Längenmaß uns lediglich für den jeweils größten Teil der Population eine Zuordnung erlaubt. Innerhalb der Überschneidung müssen andere Merkmale weiterhelfen. Offensichtlich eindeutig ist hierbei eine klare Trennung in den als Pseudopheromon wirkenden Duftkomponenten, da sie von den Bienen deutlich alternativ wahrgenommen werden. Die Bienen ♂♂ sind also – anders als wir – in der Lage, beide *O. fusca*-Arten sicher zu unterscheiden. Dies schließt nicht aus, daß gelegentlich Zwischenformen existieren, die das Produkt einer Hybridisierung sein könn(t)en.

Wir sind jedoch momentan noch nicht in der Lage, echte Hybriden von scheinbaren Zwischenformen zu unterscheiden. Das ändert aber nichts daran, daß wie in S-Spanien auch in S-Frankreich eindeutig 2 *O. fusca*-Spezies existieren, die über verschiedene Bestäuber reproduktiv isoliert sind.

Bereits GODFERY (1925, 1930) gibt für SO-Frankreich *Andrena nigroaenea* und *Andrena flavipes* als Bestäuber von *O. fusca* an. Entsprechendes beobachtete ARNOLD (1981): Bestäuber von *O. fusca* in der Provinz Barcelona sind *Andrena nigroaenea* und *Andrena flavipes*. Auch KULLENBERG hat in Mallorca *Andrena nigroaenea* und *Andrena flavipes* auf *O. fusca* festgestellt (WARNCKE & KULLENBERG 1984). Nach heutiger Kenntnis dürften alle Autoren beide *O. fusca*-Arten vor sich gehabt, sie jedoch nicht getrennt haben.

b) Erste Ergebnisse aus Untersuchungen in Italien

Bestäuberangaben aus Italien liegen bislang nur von BUEL (zit. in WARNCKE & KULLENBERG 1984) vor. Er gibt für *O. fusca* ohne weitere Differenzierung *Andrena flavipes*, aber auch *Andrena willkella* und *Andrena labialis* für M- und S-Italien an.

Wie wir auf 2 Reisen (1984, 1985) nach S-Italien feststellen konnten, gibt es auch dort mindestens 2 *O. fusca*-Formen. In S-Italien (Mt. Gargano und Umgebung Lecce) blüht etwa ab Anfang April bis Ende April/Anfang Mai eine *O. fusca*-Form, die wir nach unserer bisherigen Erfahrung für große *fusca* halten würden. Die Blüten sind im Schnitt jedoch etwas kleiner als in S-Frankreich. Daneben fanden wir in den Mti. die Badessa bei Ostuni (S-Apulien) am 17. April 1985 ungewöhnlich großblütige *fusca*-Pflanzen. Beide Typen konnten wir auf Bestäuberattraktivität testen. Der erste Typ war im südlichen Apulien (Frigole, Ostuni) attraktiv für *Andrena (Zonandrena) creberrima* (Abb. 8), diejenigen am Mt. Gargano für *Andrena (Zonandrena) flavipes* und gelegentlich für *Andrena ocreata* (Christ. 1791) (Freilandanflüge im natürlichen Biotop). Den sehr großblütigen Typ verfrachteten wir zum Mt. Gargano und fanden hohe Attraktivität für *Andrena nigroaenea*. Demnach existieren auch S-Italien 2 *O. fusca*-Arten. Der Unterschied zu Frankreich/Spainien besteht allerdings darin, daß die von *Andrena flavipes* besuchte *O. fusca*-Art in unseren Augen in den Lippendimensionen hier eher der großblütigen Art in S-Frankreich entspricht. Das zweite Problem liegt darin, daß im Mt. Gargano-Gebiet etwa ab Ende April eine dritte *O. fusca*, nämlich eine deutlich kleinblütigere Form zu blühen beginnt. Diese haben wir auf Attraktivität für *Andrena flavipes* und *Andrena creberrima* getestet. Sie wurde bis auf eine einzige Ausnahme nicht beachtet. Im Testgebiet flogen etwa 10-12 ♂♂, die alle Gelegenheit hatten, auf diese „sehr kleine“ *fusca* zu reagieren. Wir konnten bislang keinen legitimen Bestäuber finden. In jedem Fall hat sich nun das Problem der *O. fusca* s. str. aggr. eher kompliziert als geklärt. Es sieht für uns im Augenblick so aus, daß wir zumindest in S-Italien sogar 3 *O. fusca*-Formen finden, die wir zunächst als „sehr kleine“, „kleine“ und „große“ *fusca* bezeichnen möchten. Während wir aufgrund der Bestäuberattraktivität und der damit notwendigerweise verknüpften chemischen Anpassung in den Duftstoffbouquets wieder die uns schon bekannten „große“ und „kleine“ *fusca* vor uns haben, ist es fraglich, was die „sehr kleine“ *fusca* darstellt. Über die weitere Verbreitung dieser Sippe in Italien ist uns nichts bekannt. Diese „sehr kleine“ *fusca* erinnert in ihrem Blütenhabitus etwas an Blüten aus Griechenland. Auch aus biogeographischen Gründen wäre eine Beziehung zu Balkanelementen denkbar. Dabei sind nach unseren bisherigen Be-

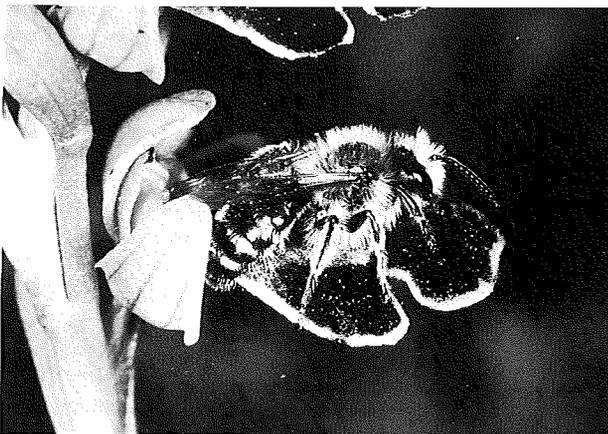


Abb. 8: Pseudokopulation von *Andrena creberrima* auf *Ophrys fusca* „klein“, S-Apulien 1985

Abb. 9: *Ophrys iricolor* (links), *Ophrys fusca* (Mitte; da diese von *Andrena flavipes* besucht wurde, ist sie nach unserer Zuordnung *O. fusca*, klein!) und *Ophrys fusca* sehr klein (rechts), Kreta 1982



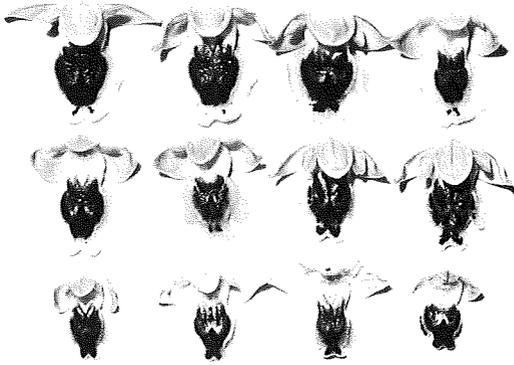
nennungsweisen im folgenden mindestens 3 *O. fusca*-Arten zu unterscheiden: 1) *O. fusca* (groß), 2) *O. fusca* (klein) und 3) *O. fusca* (sehr klein). Letztere kommt nach jetziger Kenntnis nur in S-Italien und in Griechenland (Kreta) vor. Sobald die Bestäuber, sowohl der italienischen als auch der griechischen bzw. kretischen „sehr kleinen“ *fusca* bekannt sind, wird diese Frage vielleicht klärbar sein.

c) Bemerkungen zur *O. fusca*-Bestäubung im östlichen Mittelmeerraum

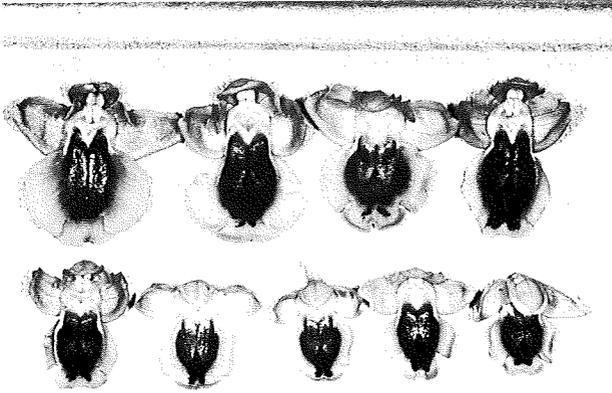
Angaben zur Pseudokopulation auf *O. fusca*-Formen im östlichen Mittelmeergebiet existieren bisher kaum. *Andrena flavipes* auf *O. fusca* in Zypern (BAUMANN & HALX 1972) bezieht sich auf *O. fleischmannii* bzw., falls unsere Annahme über die Artverschiedenheit zyprisch-israelischer und kretischer *O. fleischmannii* zutreffend ist, auf die östliche noch unbenannte Sippe (BAUMANN mündl. Mitteilung). WARNCKE & KULLENBERG 1984 geben für Attika *Andrena panurgimorpha* Mavr. als Bestäuber für eine „ungewöhnlich kleine *fusca* mit deutlich gelbem Saum“ an. Vielleicht handelt es sich hier um *O. fusca* (sehr klein), wenn nicht um einen weiteren Typ. Wir selbst haben in all den Jahren auf Kreta keinen Bestäuber finden können. Dort finden sich Mitte März bis Mitte April 2 deutlich getrennte *O. fusca*-Formen (Abb. 9): eine früh blühende *fusca* (Blühzeit von Anfang März bis Ende März) und eine ab Mitte/Ende März blühende *fusca* (sehr klein). Erste hat in der Regel nur 1–3, letztere 3–12 Blüten. Zumindest auf Kreta ist bei dieser sehr kleinen *fusca* die Lippe häufig stark gekrümmt und erinnert darin schon fast an *O. pallida*. Auf dem nördlichen Peloponnes beginnt eine der „kleinen“ *fusca* von Kreta vergleichbare Form gegen Ende März zu blühen, die etwa Mitte April ihr Blühmaximum erreicht hat. Später erscheint (VÖTH, WILLING mündl. Mitt.) eine noch großblütigere *fusca*-Form, die wir aus eigener Anschauung nicht kennen. Es scheinen demnach hier ähnliche Verhältnisse vorzuliegen wie in S-Italien: 3 *fusca*-Formen, eine sehr kleine, eine kleine und eine große *O. fusca*. In diesem Sinn sind die Ende März hier blühenden *fusca* kleine *O. fusca* (also von *A. flavipes* bestäubt!). Anfang April fingen wir auf dem nordöstlichen Peloponnes *Andrena flavipes* mit abdominalen Pollinien in einem Gebiet, in dem zu dieser Zeit nur die „kleine“ *fusca* blühte. Zum anderen haben wir sowohl kretische *fusca* (klein) als auch solche vom N-Peloponnes nach S-Italien transferiert und dort im Test Attraktivität für *Andrena flavipes* gefunden. Es scheint demnach diese kretische und nordpeloponnesische, relativ großblütige „kleine“ *fusca* eine entsprechend hohe Attraktivität für *Andrena flavipes* zu haben wie die sehr ähnlich aussehenden süditalienischen Pflanzen.

Abb. 10:

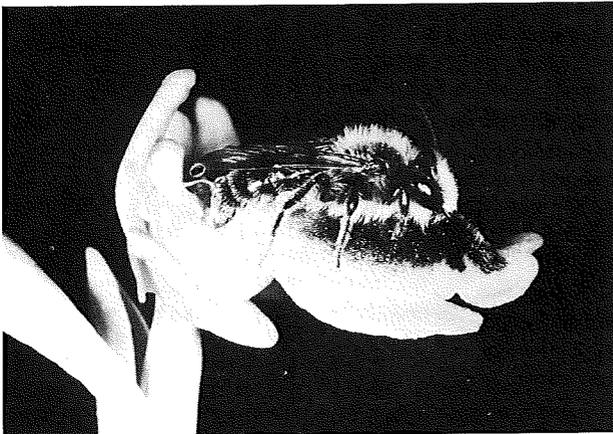
a) *Ophrys lutea* (oberen beiden Reihen) und *Ophrys minor* (untere Reihe), Kreta 1984



b) *Ophrys lutea* (obere Reihe) und *Ophrys minor* (untere Reihe), Mt. Gargano 1984



c) Pseudokopulation von *Andrena cinereophila* auf *Ophrys lutea*, Kreta 1984



Wer die wirklich „große“ *fusca* in Griechenland bestäubt, ist nicht sicher bekannt. In der Sammlung GRÜN WALDT (München) fanden sich jedoch *Andrena nigroaenea* mit abdominalen Pollinien, die bei *Perachora* gesammelt worden sind. Es ist sehr wahrscheinlich, daß sie diese von Pseudokopulationen auf *O. fusca* (groß) haben.

Wenn dies zutrifft, könnten auch im östlichen Mittelmeerraum 3 *O. fusca*-Arten existieren. Unsere Hypothese, daß die „sehr kleine“ *fusca* S-Italiens mit den entsprechenden Populationen Griechenlands und Kretas in Verbindung stand, findet damit eine indirekte Stütze. Ähnliche Verbindungen sind bereits bei anderen Orchideen bekannt: *Ophrys oestrifera*, *Orchis quadripunctata*, eventuell auch *Ophrys biscutella* aus der *Ophrys argolica*-Verwandtschaft. Weitere (zoologische) transadriatische Relikte sind bei WITTE (1965) zusammengestellt.

III. Untersuchungen zur Bestäubung in der *Ophrys lutea* aggr.

Ähnlich wie *O. fusca* werden auch die Vertreter der *O. lutea* aggr. von *Andrena*-Arten durch Abdomenpollination bestäubt (KULLENBERG 1961). Auch bei *O. lutea* findet sich im größten Teil ihres Verbreitungsareals ein Lippengrößendimorphismus, der schon früh auch seinen taxonomischen Niederschlag gefunden hat. Der derzeitige Stand ist, daß (von den nordafrikanischen Formen abgesehen, die einer weiteren Klärung bedürfen, BAUMANN 1975) im westlichen Mittelmeergebiet, Italien (Abb. 10b), Griechenland und Kreta (Abb. 10a) zwei *lutea*-Formen existieren, die als *O. lutea* ssp. *lutea* (großblütig) und *O. lutea* ssp. *minor* (kleinblütig) bezeichnet werden. Im südlichen Griechenland, Peloponnes und in S-Italien (Mt. Gargano, Umgebung Lecce u. a.) tritt als dritte Form eine zu starker Braunfärbung des gelben Lippensaums neigende *O. lutea* ssp. *melena* auf. Nach der bisherigen Kenntnis der Konvergenz von Blütenmorphologie und Bestäuberspezifität ist auch hier zu erwarten, daß alle drei „Formen“ verschiedene Bestäuber haben und sich damit als 3 Biospezies erweisen. In den vergangenen Jahren haben wir versucht, die Bestäuber der *lutea*-Formen zu finden. Im folgenden sind unsere Befunde sowie Daten aus der Literatur zusammengestellt.

Für *O. lutea* ssp. *lutea* wurden im westlichen Mittelmeergebiet bisher vor allem 3 nächstverwandte *Andrena*-Arten des Subgenus *Chlorandrena* Per. als Bestäuber gemeldet: *Andrena cinerea*, *Andrena senecionis* und *Andrena nigroolivacea* (GODFERY 1925, KULLENBERG 1961, 1973, PAULUS & GACK 1980). In S-Italien (Foggia) konnte BUEL (zit. in WARNCKE & KULLENBERG 1984) *Andrena nigroolivacea* mit Pollinien fangen, ohne eine Pseudokopula zu beobachten. In S-Italien konnten wir auch keine Pseudokopulation auf *O. lutea* ssp. *lutea* sehen, haben aber vor allem im Mt. Gargano-Gebiet oft *Andrena humilis* mit abdominalen Pollinien gefunden. Aufgrund der Untergattungszugehörigkeit halten wir sie für einen Bestäuber der großblütigen *O. lutea*. Im östlichen Mittelmeergebiet scheint *O. lutea* ssp. *lutea* etwas kleinblütiger zu sein und findet sich nicht selten in Griechenland und Kreta. Die Verbreitung weiter östlich ist zumindest ungeklärt (eventuell fehlt die Art dort). Angaben über Bestäuber sind uns nicht bekannt. Herr GRÜN WALDT schickte uns allerdings 9 Exemplare *Andrena cinerea* mit abdominalen Pollinien, die bei Olympia (Griechenland) zwischen dem 22. und 30. 3. gefangen wurden. Auf Kreta (östlicher Teil) fanden wir als Bestäuber von *O. lutea* ssp. *lutea* die ebenfalls zum Subgenus *Chlorandrena* gehörende *Andrena cinereophila* (Abb. 10c). Im Wahltest (*O. lutea* ssp. *lutea*/*O. lutea* ssp. *minor*) konnten wir klar die hohe Spezifität dieses Bestäubers zeigen.

Über die Bestäuber von *O. lutea* ssp. *minor* liegen bislang Angaben von KULLENBERG (1961) aus dem Libanon und VÖTH (1984) von Ägina vor. Beide nennen die kleine *Andrena hesperia* Am. als Pollinator. KULLENBERG (1961) erwähnt aus der Umgebung Beiruts noch *Andrena taraxaci orientata* Warncke als Besucher. Für Kreta konnten wir 1984 und 1985 *Andrena hesperia* (Farbtafel 3/Abb. 5), für Israel die nächstverwandte *Andrena (Chrysandrena) merula* als Bestäu-

ber nachweisen.*) Während in Israel nur *O. lutea* ssp. *minor* (dort gelegentlich als *O. galiläa* bezeichnet) vorkommt, haben wir in Kreta an vielen Stellen *O. minor* und *O. lutea* ssp. *lutea* nebeneinander gefunden. Im Wahltest wählte *Andrena hesperia* stets *O. lutea* ssp. *minor*. *Andrena hesperia* ist auch in S-Italien (Mt. Gargano, Umgebung von Lecce und Ostuni) der Bestäuber von *O. lutea* ssp. *minor*. Daneben finden wir *Andrena bicolor*, *Andrena vulpecula* und *Andrena dorsalis* (alle drei Vertreter des Subgenus *Euandrena*) mit Pollinarien. Damit ist nach unserer Konzeption klar, daß auch die beiden *lutea*-Formen zwei gut getrennte Spezies darstellen. Die großblütige *O. lutea* behält ihren Namen. Dagegen muß *O. lutea* ssp. *minor* umgruppiert und in den Rang einer eigenen Art erhoben werden: *Ophrys minor* Todaro 1842, PAULUS & GACK stat. nov. = *O. lutea* Cav. ssp. *minor* (Tod.) O. & E. DANESCH (1975) = *Arachnites lutea* var. *minor* Tod. (1842) (Orch. Sic. 1842, p. 97, tab. 2, F. 9, 10) (zur Berechtigung des Namens *O. minor* Tod. 1842 s. DANESCH & DANESCH 1972 und GÖLZ & REINHARDT 1978).

Nach unserer Meinung gehört auch *Ophrys galilaea* Fleischm. & Born. (1923) (= *O. lutea* ssp. *galilaea* [Fleischm. et Bornm.] Soó) in diese Verwandtschaft. Da sie von typischen *O. minor* aus S-Italien etwas abweicht, sie jedoch offensichtlich denselben Bestäuber hat, betrachten wir sie als geographische Rasse von *O. minor*: *Ophrys minor* Tod. ssp. *galilaea* (Fleischm. & Bornm.) Paulus & Gack **comb. nov.**; = *O. lutea* Cav. ssp. *galilaea* (Fleischm. & Bornm.) Soó; Basionym: *O. galilaea* Fleischm. & Bornm. in Ann. Mus. Wien 36: 12–13, 1923 (in BAUMANN & DAFNI 1979). Hierher gehören vielleicht auch die kretischen *O. minor*.

*) Eine weitere Beobachtung aus dem ostmediterranen Raum verdanken wir Prof. Dr. P. SAUER, Bielefeld, der auf Rhodos ebenfalls *Andrena hesperia* auf *O. minor* als Bestäuber gesehen und sie gefangen hat. Herr A. MICHEL, Bern, fotografierte am 28. 3. 1975 bei Olympia (Griechenland) eine *Andrena* auf *O. minor*, die höchstwahrscheinlich ebenfalls *Andrena hesperia* ist.

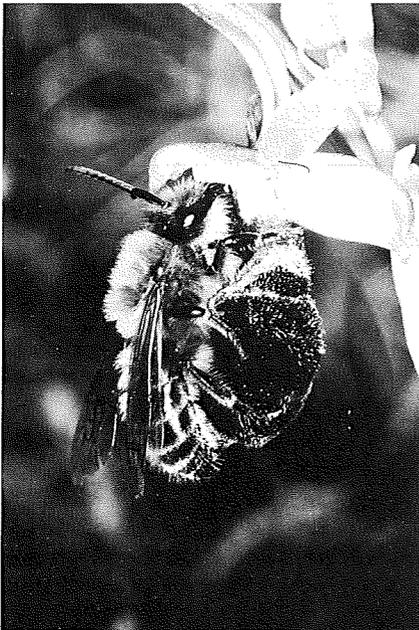


Abb. 11: Pseudokopulation von *Colletes cunicularius infuscatus* auf *Ophrys sphegodes*, S-Frankreich 1983

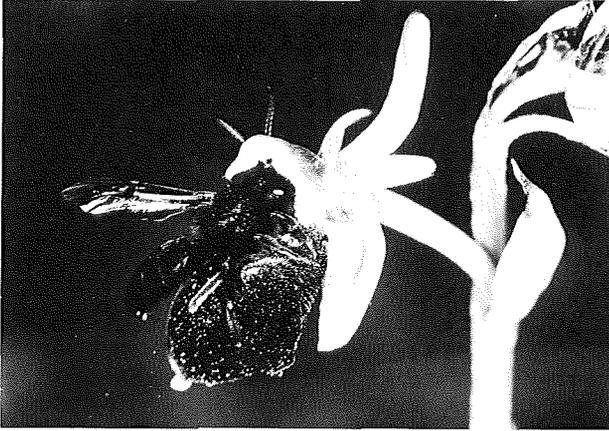
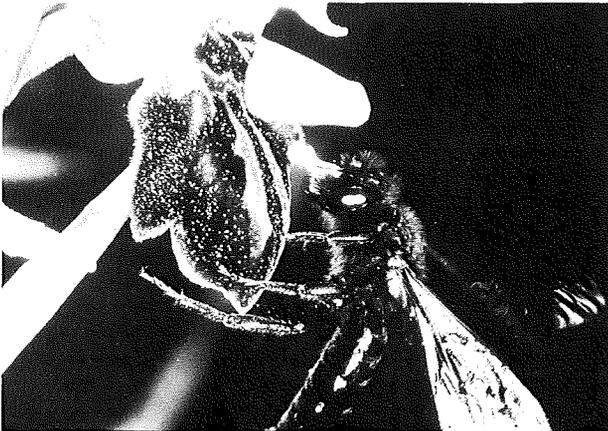


Abb. 12:
a) Pseudokopulation von *Andrena fuscosa* auf *Ophrys mammosa*, Kreta 1982



b) Pseudokopulation von *Andrena fuscosa* auf *Ophrys transhyrcana*, Mt. Carmel, Israel 1984

IV. Die Bestäubung einiger Vertreter der *Ophrys sphegodes* aggr.

In dieser Gruppe sind eine ganze Reihe von Sippen zusammengefaßt, die teils als Subspezies, teils als Formen, aber auch als eigene Spezies aufgefaßt werden. Die Kenntnis der Bestäuber ist hier noch besonders mangelhaft. Eine Zusammenstellung bekannter Angaben findet sich bei WARNCKE & KULLENBERG (1984).

1. *Ophrys sphegodes* s. str.

Diese Sippe ist in Europa weit verbreitet und recht vielgestaltig. Angaben zur Bestäubung sind besonders für das östliche Mediterranengebiet selten. Wir konnten in SW-Deutschland (Tauber-geießen) mehrfach eine *Andrena* spec. bei der Pseudokopula beobachten. Die Artbestimmung ist bis heute nicht möglich gewesen. Andere Angaben aus dem mitteleuropäischen Areal sind uns nicht bekannt.

In S-Frankreich hat KULLENBERG (1973a) auf den meist als ssp. *provincialis* bezeichneten Blüten *Colletes cunicularius infuscatus* als Bestäuber festgestellt. Er hat bei dieser Biene keine Differenzierung in ihrer Wahl zwischen „normalen“ und „arachnitiformen“ Blütentypen feststellen können. Dies bestätigt die Untersuchung von GÖLZ & REINHARD (1980) über den *O. arachnitiformis*-Komplex. Nach den Feststellungen dieser Autoren gibt es in SO-Frankreich neben einer typischen *O. arachnitiformis-sphegodes*, die sie als eigene Art *O. splendida* Gölz & Reinhard 1980 zu Recht abtrennen, vor allem eine in der Sepalen/Petalen-Färbung variable *O. sphegodes*, die aber ein und dieselbe Sippe darstellt. Wir können dies auch für die Populationen im westlichen S-Frankreich (Umgebung Perpignan, Salses, Sète) voll bestätigen. Auch hier ist der legitime Bestäuber *Colletes cunicularius infuscatus* (Abb. 11). Die Artberechtigung von *O. splendida* wird auch durch einen eigenen Bestäuber, *Andrena squalida* Per. (KULLENBERG 1979, WARNCKE & KULLENBERG 1984) bestätigt. Daneben existieren für *O. „arachnitiformis“* noch die alten Angaben von POULTON (1931): *Andrena nigroaenea* und von GODFERY (1922): *Andrena trimmerana* (K.).

Für S-Italien können wir vom Mt. Gargano (Mattinata) *Andrena nigroaenea* als Bestäuber der dortigen typischen *O. sphegodes* nennen. Auf Kreta, wo neben der häufigeren sehr kleinblütigen *O. araneola* auch typische *O. sphegodes* vorkommt, konnten wir *Andrena (Zonandrena) vachali creticola* als Bestäuber ausfindig machen. *Andrena nigroaenea* besucht demnach in Italien und Frankreich zwei verschiedene *Ophrys*-Arten: *O. fusca* (groß) per Abdomen-, *O. sphegodes* per Koppollination.

2. *Ophrys mammosa/transhyrcana*

Ophrys mammosa ist in Griechenland und auf den Ägäisinseln weit verbreitet und meist nicht selten. Die Blühzeit beginnt auf dem nördlichen Peloponnes und auf Kreta Mitte/Ende März und erstreckt sich dann offensichtlich mit mehreren Blühwellen bis in den Mai. Über die Bestäubung war bisher nichts bekannt. Wir konnten 1982, 1984 und 1985 mehrfach in O-Kreta die pechschwarze *Andrena fuscata* (Abb. 12a*) bei der Pseudokopula sehen und fotografieren.

Im nord- und südöstlichen Kleinasien, Libanon und Nordisrael findet sich stellvertretend die der *O. mammosa* sehr ähnliche *O. transhyrcana* (= *sintensisii* Fleischm. & Bornm.) (BAUMANN & KÜNKELE 1982). Wir hatten in N-Isreal (Mt. Carmel) Anfang März 1984 Gelegenheit, die Bestäubung zu studieren. Die Mehrzahl der israelischen Pflanzen sind typische *O. transhyrcana* mit der zipfelartigen Verlängerung der Pollinienfächer (Abb. 13 a, b). Doch nicht wenige Pflanzen tendieren zur typischen *O. mammosa*. Es war daher nicht überraschend, daß auch am Mt. Carmel die schwarze *Andrena fuscata* der Bestäuber ist (Abb. 12b). Damit halten wir *O. transhyrcana* lediglich für eine geographische Rasse von *O. mammosa*: *Ophrys mammosa* Desf. ssp. *transhyrcana* (Czernjakowska 1923) Paulus & Gack **comb. nov.** = *O. araneifera* Jessen ssp. *transhyrcana* (Czern.) Soó 1932 = *sphegodes* ssp. *sintensisii* (Fleischm. & Born. 1923) Nelson; Basionym: *O. transhyrcana* Czern. Notulae syst. ex Herb. Horti Petropol., IV, fasc. 1, 1923.

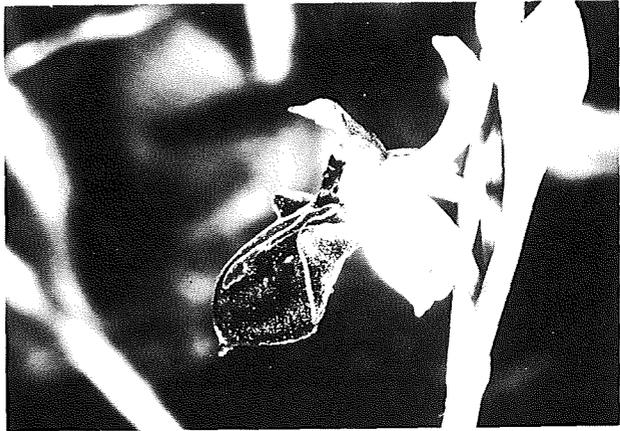
3. *Ophrys atrata*

O. atrata löst vom Verbreitungsareal von *O. mammosa* ausgehend, diese nach Westen hin ab. Über die Bestäubung war trotz der Häufigkeit dieser eindeutig von *O. sphegodes* verschiedenen Art nichts bekannt. Im Mt. Gargano-Gebiet konnten wir 1984 und 1985 mehrfach die schwarze *Andrena morio* als Bestäuber feststellen. Im Labortest hat diese der *Andrena fuscata* sehr ähnliche Biene in der Wahl zwischen *O. garganica* und *O. atrata* stets letztere für Pseudokopulationen gewählt. *Andrena morio* als Bestäuber von *O. atrata* zumindest in S-Italien ist deshalb be-

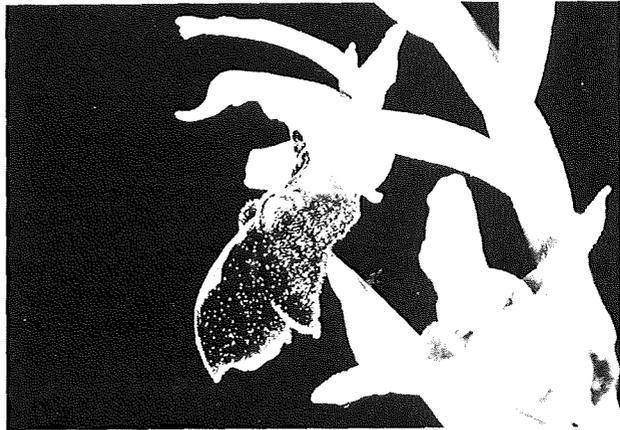
*) Wir hatten diese Biene zunächst irrtümlich für *Andrena carbonaria* gehalten (PAULUS & GACK 1983c).

Abb. 13:

a) *Ophrys mammosa*,
Kreta 1985



b) *Ophrys transhyrcana*,
Mt. Carmel, Israel 1984



merkenswert, weil dieselbe Bienenart im östlichen Mittelmeergebiet Pollinator von *O. iricolor* ist. KULLENBERG (zit. in LIEFTINCK 1980) konnte Anfang Mai 1979 in S-Frankreich (Languedoc, Montbazin) ein ♂ *Melecta albifrons albovaria* auf *O. atrata* bei der Pseudokopula beobachten. Auch wir konnten in S-Italien (Umgebung Ostuni, Apulien) ein ♂ dieser *Melecta* mit *Ophrys*-Pollinium am Kopf finden. Doch gelang es uns nicht, dieses und auch andere *Melecta* ♂♂ zur Landung auf *O. atrata* zu bewegen, so daß wir eher an zufällige Stimulation denken möchten, falls dieses Pollinium überhaupt von *O. atrata* stammte.

4. *Ophrys garganica*

Diese markante Art ist nach BAUMANN & KÜNKELE (1982) vor allem in S-Italien (Apulien, S-Kalabrien, Sizilien), am Mt. Argentario und wiederum isoliert in Katalonien (NW-Spanien, genauere Verbreitung s. ARNOLD 1981) verbreitet. In Apulien blüht sie etwa ab Ende März und hat ihr Blühmaximum etwa Mitte April, deutlich später als *O. sphegodes* und etwa gleichzeitig mit

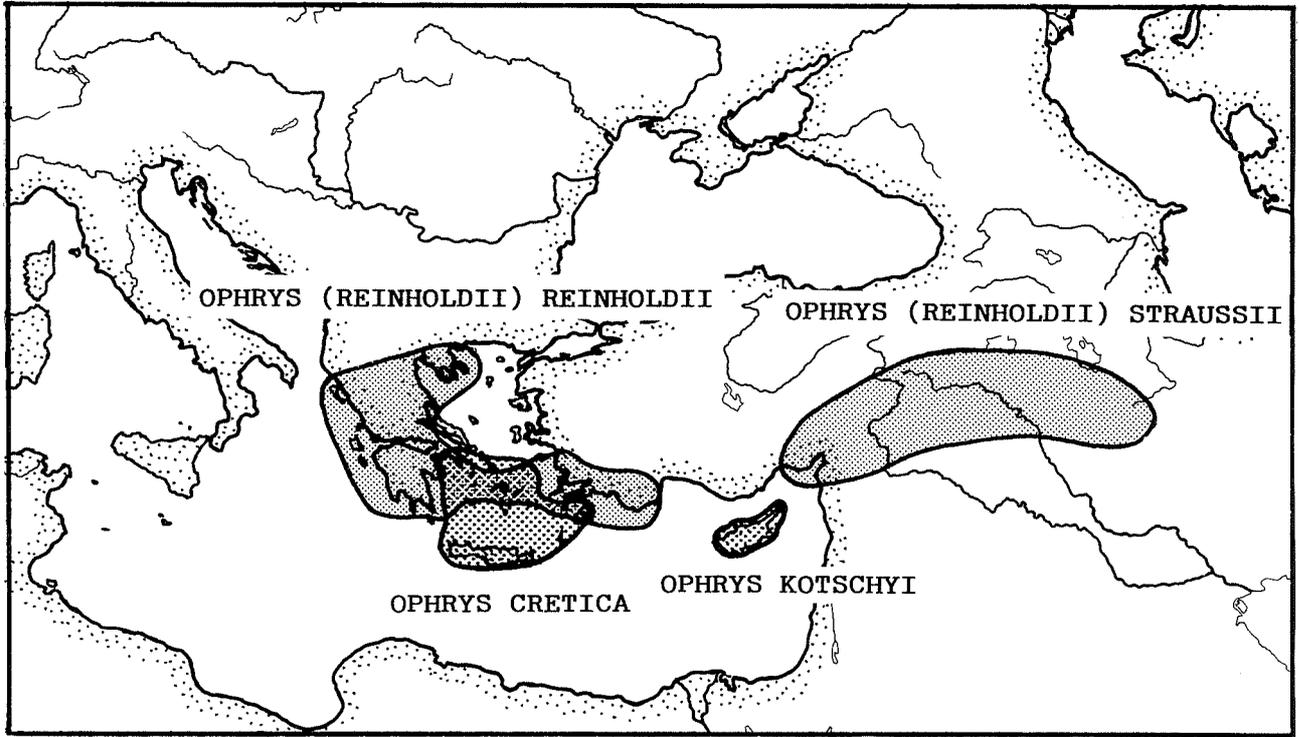


Abb. 14: Verbreitung von *Ophrys reinholdii/straussii* und *Ophrys cretica/kotschyi* (nach BAUMANN & KÜNKELE 1982)

O. atrata, *O. garganica* und *O. atrata* sind dort die häufigsten und verbreitetsten *Ophrys*-Arten, die offensichtlich wenig spezifische Ansprüche an ihre Standorte stellen. Selbst an Straßenrändern sind sie häufig und überall zu finden. Für Katalonien gibt ARNOLD (1981) eine Pseudokopulationsbeobachtung von *Andrena carbonaria* an. Diese schwarze *Andrena* ist den Arten *Andrena morio* und *Andrena fuscosa* recht ähnlich. Sie fliegt in S-Italien sogar häufig mit *Andrena morio* zusammen in denselben Biotopen und beide besuchen gerne gelbblühende Brassicaceen (Raps u. a.). NELSON (1962) nahm für die beiden getrennten Areale von *O. garganica* polytope Artentstehung durch Hybridisation von *O. atrata* mit *O. sphegodes* an. Es war besonders interessant, daß auch in S-Italien dieselbe Bienenart Bestäuber ist. Wir konnten am Mt. Gargano 1984 und 1985 mehrfach *Andrena carbonaria* bei der Pseudokopulation auf *O. garganica* sehen (Farbtafel 1/Abb. 2). Im Wahltest zwischen *O. atrata*, *O. sphegodes* und *O. garganica* pseudokopulierte *Andrena carbonaria* stets auf *O. garganica*. Im Gegensatz zu NELSON nehmen wir jedoch keine konvergente Entstehung von *O. garganica* an, sondern halten die rezente disjunkte Verbreitung für eine Folge der letzten Eiszeit. In diesem Zusammenhang mag es interessant sein, daß KULLENBERG (1979) auf Pflanzen in S-Frankreich (Provence, Montmajour), die er als arachnitiforme *O. sphegodes* bezeichnet, *Andrena carbonaria* bei der Pseudokopulation gesehen hat. NELSON (1962) erwähnt aus SO-Frankreich *garganica*-ähnliche *O. sphegodes*. Vielleicht handelt es sich tatsächlich um weitere Reliktvorkommen von *O. garganica*?

V. *Melectini* als Bestäuber von *Ophrys cretica/kotschyi/reinholdii*

Der erste Nachweis der Beteiligung von Arten der Tribus *Melectini* der *Anthophoridae* am *Ophrys*-Bestäubungsgeschehen erfolgte durch BAUMANN & HALX (1972). Sie nannten *Melecta spec.* als Bestäuber von *Ophrys reinholdii* auf Rhodos. Eine Revision der *Melectini* durch LIEFTINCK (1969, 1972) erbrachte, daß es sich um *Eupavlovskia obscura* (Friese) ssp. *simulatrix* Lieftinck (1969) handelt. Eine weitere Beobachtung einer nicht identifizierten *Melectini* auf *O. reinholdii* ist uns durch WASSERTHAL (mündl. Mitt.) aus der SW-Türkei bekannt geworden. Nach LIEFTINCK (1969) fehlt die Gattung *Eupavlovskia* sowohl auf Kreta als auch auf Zypern. Dies mag das Fehlen von *O. reinholdii* auf diesen Inseln erklären. Die Südgrenze der Verbreitung dieser Bienengattung im Vorderen und Mittleren Orient deckt sich übrigens auch mit der von *Ophrys straussii*.

Wir selbst konnten auf Kreta 1982 und 1985 die Pseudokopulation von *Melecta albifrons* ssp. *albovarica* auf *Ophrys cretica* mehrfach beobachten und fotografieren (Farbtafel 2/Abb. 1). Wir bevorzugen den Namen *O. cretica* gegenüber *O. doerfleri*, da die Frage der Priorität keineswegs geklärt ist (s. CAMPBELL 1982). Auf Bestäuber haben wir bisher nur die zentralkretischen getestet, nicht die aus dem äußersten Osten, die in ihrem Blütenhabitus von ersteren etwas abweichen. VÖTH (briefl. Mitt. 1985) konnte auf Ägina ein *Melecta albifrons* ♂ mit Pollinien fangen, die wahrscheinlich von *O. cretica* sind. LIEFTINCK (1980) hat für seine Revision der Gattung *Melecta* auch *Melecta tuberculata*-Material aus O- und Zentralkreta sowie von Rhodos mit am Kopf befestigten *Ophrys*-Pollinien bearbeitet. Diese können nur von *O. cretica* stammen. Dieselbe Art (*Melecta tuberculata*) lag LIEFTINCK mit Pollinien auch von Zypern vor. Da *O. cretica* dort fehlt, können diese nur von der sehr ähnlich aussehenden *O. kotschyi* stammen, denn die denkbare Alternative *O. reinholdii/straussii* kommt auf Zypern nicht vor (Abb. 14).

Damit stellt sich erneut das Problem der Artidentität von *O. cretica* und *O. kotschyi*. Beide haben als Bestäuber die Kuckucksbiene *Melecta tuberculata*. Wenn sie zusammen vorkämen, wären sie vermutlich nicht reproduktiv isoliert. Dies spricht für Artgleichheit. Diese Ansicht vertritt vor allem SUNDERMANN (1980). Die zweite Interpretation für die Ähnlichkeit beider Sippen ist eine konvergente Blütenform und -farbbildung. Derselbe Bestäuber hätte dann aus zwei verschiedenen Ausgangssippen zweimal unabhängig ähnliche Blütentypen selektiert. Dies ist so zu verste-

hen, daß *Melecta tuberculata* ♂♂ sowohl auf Zypern als auch auf Kreta und im weiteren Verbreitungsgebiet von *O. cretica* dieselbe ♀-Erwartung haben, die durch die *Ophrys*-Blüte imitiert werden muß, wenn sie erfolgreiche Bestäubung erreichen will. Damit werden *Melecta* ♂♂ stets solchen Pflanzen zu mehr Bestäubung verhelfen, die ihrer ♀-Erwartung am nächsten kommen. Wenn dies auch in größerem Maß optische Merkmale betrifft, muß es im Lauf der Evolution auch zu für unser Auge erkennbaren Ähnlichkeiten beider Sippen kommen. Der Nachweis einer konvergenten Evolution beider Sippen kann geführt werden, indem man zeigt, daß eine der beiden mit einer dritten Art näher verwandt ist als die beiden miteinander. Nach Ansicht von RENZ (1929) weist die zyprische *O. kotchyi* mit der dortigen *O. attica* erhebliche Übereinstimmungen auf. *) Wenn diese Übereinstimmungen ein Ausdruck phylogenetischer Verwandtschaft sind und nicht eine Folge von Introgression durch *O. attica*, dann wäre erwiesen, daß die Ähnlichkeit von *O. cretica* und *O. kotchyi* eine Konvergenz ist. In diesem Fall müßten beide Sippen als verschiedene Spezies betrachtet werden.

VI. Die Bestäubung von *Ophrys bertoloniiformis/bertolonii* in S-Italien

O. bertolonii ist eine im südlichen und mittleren Italien weit verbreitete und zumindest im Süden häufige *Ophrys*-Art. Die Bestäubung durch die große Bauchsammelbiene *Chalicodoma parietina* und die nächsverwandte *Chalicodoma pyrenaica* konnte erstmals von BUEL (1978) nachgewiesen werden. Wir können *Chalicodoma parietina* als Bestäuber bestätigen, denn auch wir konnten Pseudokopulationen im südlichen Apulien sehen und fotografieren (Farbtafel 2/Abb. 3) (7. 4. 85 S. Ceserea Terme, 8. 4. 85 nahe Andrano, 9. 4. 85 S. Caterina bei Gallipoli, 11. 4. 85 Fang eines ♂ mit Pollinien bei Ostuni).

Unser weiteres Augenmerk galt aber vor allem der im Mt. Gargano-Gebiet weit verbreiteten kleinblütigen *O. bertoloniiformis* O. & E. Danesch (die nach PRETE et al. 1982 jetzt *O. saratoi* E. G. Ca. heißen soll) und ihrem Bestäuber. Es gelang uns, an den oberen Südhängen des Mt. Gargano bei San Giovanni eine deutlich kleinere, im männlichen Geschlecht silbergraue *Chalicodoma* zu finden, die ihnen dargebotene *O. bertoloniiformis* sofort anfliegen und heftige Pseudokopulationen vorführten (Farbtafel 1/Abb. 4). Auch diese Art – es handelte sich um *Chalicodoma benoisti* – zeigt während der Kopulationsversuche das charakteristische Hochkrümmen des Abdomens, wie wir es bei der Pseudokopula von *Chalicodoma parietina* sowohl auf *O. atlantica* in S-Spanien (PAULUS & GACK 1981, 1983b) als auch auf *O. bertolonii* gesehen haben. Das gleiche Verhalten ist von *Chalicodoma parietina* auch auf *O. ferrum-equinum* (BUEL 1983 mündl. Mitt.; VÖTH 1984) in Griechenland bekannt. Wir testeten 1984 im Mt. Gargano-Gebiet auch das Wahlverhalten von *Chalicodoma benoisti* zwischen *O. bertoloniiformis* und *O. bertolonii* (aus dem Raum Ostuni). Wir konnten nur wenige Wahlen beobachten, trotzdem war die Bevorzugung von *O. bertoloniiformis* ziemlich deutlich. Die wenigen Landungen auf *O. bertolonii* waren nie von klaren Pseudokopulationsbewegungen gefolgt. 1985 testeten wir bei S. Cesarea Terme (Südapulien) erneut, diesmal nur *O. bertolonii*-Pflanzen auf Attraktivität gegenüber *Chalicodoma benoisti*. Diese flog dort vor allem in den Felsen der Steilküste ziemlich häufig. Wir erhielten auf *O. bertolonii* keinerlei Anflüge oder gar Landungen, lediglich gerichtete Annäherungen, „einen kurzen Blick“ und Abflug. 1985 konnten wir bei Mt. San Angelo (Mt. Gargano) wegen der bereits weit fortgeschrittenen Blühzeit von *O. bertoloniiformis* keine Pseudokopulationen sehen, aber ein ♂ mit einem dichten Büschel Pollinien am Kopf fangen. Diese stammen mit hoher Wahrscheinlichkeit von *O. bertoloniiformis*.

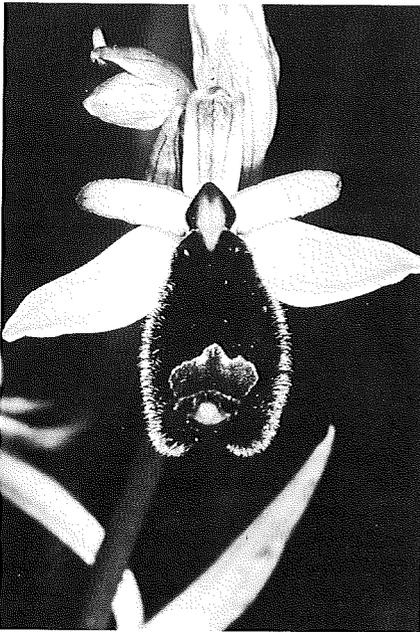
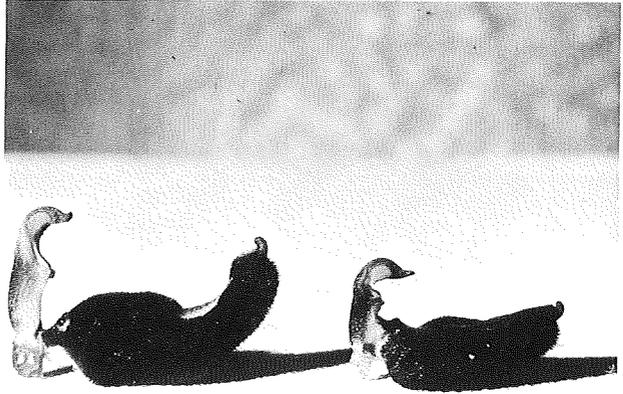
*) Für diesen Hinweis danken wir Herrn REINHARD (Zürich). GÖLZ & REINHARD (1985) haben zwischenzeitlich durch biometrische Analysen die nahe Verwandtschaft von *O. kotschyi* mit *O. attica* wahrscheinlich gemacht.

Abb. 15:

a) Seitenansicht der Blüten von *Ophrys bertolonii* (S-Apulien) links und *Ophrys bertoloniiformis* (Mt. Gargano) rechts 1985

b) *Ophrys bertolonii*, S-Apulien 1984

c) *Ophrys bertoloniiformis*, Mt. Gargano 1984



Auf den ersten Blick fügen sich *O. bertolonii* und *O. bertoloniiformis* in das nun schon bekannte Phänomen von „groß- und kleinblütigen Formen“ ein. Tatsächlich wirkt *O. bertoloniiformis* wie eine kleinblütige *O. bertolonii*, die sich u. a. durch das Fehlen der charakteristischen Lippenkrümmung von dieser unterscheidet (Abb. 15a, b, c). Nach DANESCH & DANESCH (1971), DANESCH & EHRENDORFER (1975), GÖLZ & REINHARD (1975, 1979) handelt es sich bei *O. bertoloniiformis* um eine gefestigte Sippe hybridogenen Ursprungs aus *O. bertolonii* und *O. atrata*

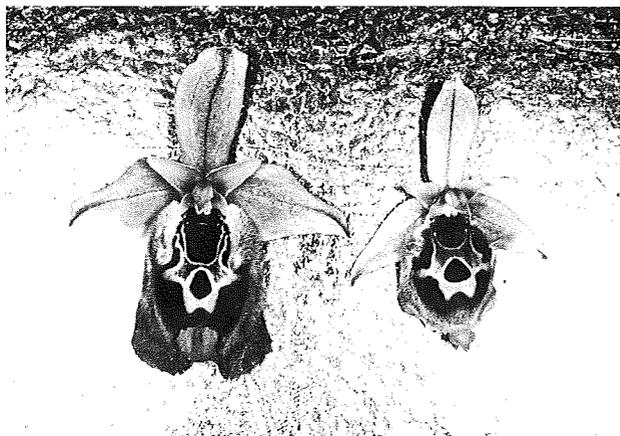
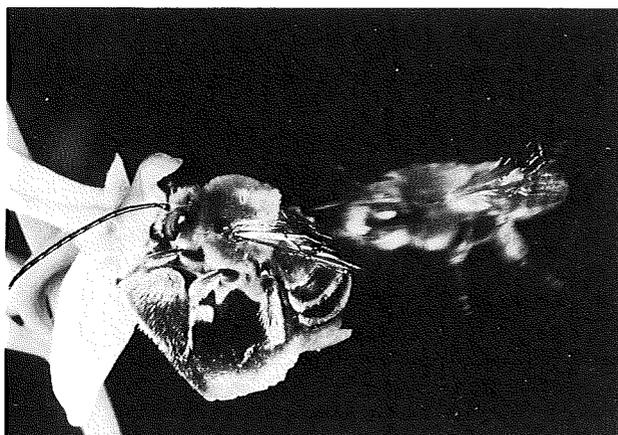


Abb. 16:

a) *Ophrys holosericea maxima* links und *Ophrys holosericea holosericea*, Kreta 1984



b) Pseudokopulation von *Tetrалonia cressa* auf *Ophrys holosericea holosericea*, Kreta 1984

bzw. *O. sphegodes*. Ob die *O. bertoloniiformis* vom Mt. Gargano, diejenigen aus dem Raum Palermo (Sizilien) (GÖLZ & REINHARD 1979), diejenigen aus dem Gardaseegebiet (*O. benacensis* O. & E. Danesch) und den weiter westlich gelegenen Populationen (S-Frankreich, NW-Spanien – *O. catalaunica* O. & E. Danesch – Mallorca) alle zu *O. bertoloniiformis* gehören und damit von einer einzigen Stammart abstammen, müßte auch über die Bestäuber geklärt werden können. Wenn es sich aber, wie es die sehr gründlichen statistischen Analysen durch GÖLZ & REINHARD (1975, 1979) nahelegen, um vielfach unabhängige Parallelismen (s. Kap. VIII) handelt, dürfte für diese Formen keinesfalls ein gemeinsamer Name *O. bertoloniiformis* Verwendung finden. Bestäuber für diese *Ophrys*-Vertreter sind bis heute nicht bekannt.

Wegen der Konvergenz der Blütensignale zwischen *O. bertoloni*/*O. atlantica* und *O. ferrum-equinum* s. Kap. VIII.

VII. Die Bestäubung von *Ophrys heldreichii*/*Ophrys holosericea*/*Ophrys apulica* auf Kreta und in S-Italien

Im folgenden möchten wir auf unsere Untersuchungen dieser *Ophrys*-Artengruppe auf Kreta und in S-Italien eingehen. Die zusammenfassende Betrachtung gerade dieser *Ophrys*-Taxa nehmen wir aus gutem Grund vor, da wir hier einem evolutionsbiologisch besonders interessanten Problem auf der Spur sind.

Auf Kreta findet man im März/April *O. heldreichii*, *O. holosericea* mit normaler Blütengröße und *O. holosericea* ssp. *maxima*, die in ihren Lippendimensionen deutlich von der typischen abweicht (Abb. 16a). Während *O. heldreichii* auf Kreta ihr Blühmaximum etwa Mitte/Ende März hat, ist das von *O. holosericea* eher Ende März/Anfang April oder später. Dies gilt auch für *O. holosericea* ssp. *maxima*. Alle drei Sippen haben eine deutliche Überlappung ihrer Blühzeit. Auch die Standorte scheinen sich kaum zu unterscheiden. Eventuell kann man sagen, daß *O. heldreichii* trockenere Standorte besser verkräftet als *O. holosericea*. *O. heldreichii* ist aus der *O. scolopax*/*oestrifera*-aggr. der einzige Vertreter auf Kreta. Angaben über Vorkommen anderer Sippen (*O. scolopax*, *O. oestrifera*) auf Kreta halten wir mit BAUMANN & KÜNKELE (1982) für falsch. Sie beziehen sich auf etwas kleinblütigere individuelle Varianten von *O. heldreichii*, wie auch wir sie vor allem in Zentralkreta gelegentlich gesehen haben. *O. apulica* ist in ihrer Verbreitung auf Apulien in S-Italien beschränkt (GÖLZ & REINHARD 1982).

1. *Ophrys heldreichii*

Über die Bestäubung dieser großblütigen Art war bisher nichts Sicheres bekannt. VOGEL (1977) hat allerdings auf O-Kreta die große Langhornbiene *Tetralonia berlandi* (= *ruficollis* Brullé) mit am Kopf befestigten Pollinien gefangen. Er vermutet, daß diese von *O. heldreichii* stammen. Wir konnten 1982, 1984 und 1985 an einigen Stellen im Osten Kretas (Gournia, Neapolis) zahlreiche Pseudokopulationen von *Tetralonia berlandi* auf *O. heldreichii* sehen, fotografieren und filmen (Farbtafel 3/Abb. 7). Die Attraktion ist sehr stark und erfolgt bereits auf eine Entfernung von mindestens 10 m. Stellt man Pflanzen in Schwarmbahnen, stürzen sich stets alle blütenunerfahrenen ♂♂ auf die Blüten und zeigen charakteristisches Kopulationsverhalten. Dabei werden stets die Pollinien entnommen. Insbesondere bei Gournia und oberhalb von Neapolis flogen *Tetralonia berlandi* ♂♂ in den *Salvia triloba*-Beständen in großer Zahl. Hier erfolgten Anflüge, obwohl bereits zahlreiche ♀♀ flogen. Wegen der sehr zahlreichen Männchen konnten wir auch Experimente zum Lern- bzw. Habituationsverhalten machen, deren Ergebnisse an anderer Stelle publiziert werden. Gelegentlich beobachteten wir auch andere Besucher an *O. heldreichii*. Es ist vor allem die kleinere *Eucera kullenbergi* Tkalkû zu nennen, die sowohl bei Gournia als auch bei Neapolis immer wieder Pseudokopulationsversuche auf den für sie allerdings viel zu großen Blüten durchführte. Die Attraktion war bezogen auf die Summe der dort fliegenden ♂♂ sehr gering. Doch einzelne ♂♂ wurden überraschend stark angelockt, was sich durch Landung und heftiges Tänzeln und Drehen auf der Lippe zeigte, doch scheint die geringe taktile Passung das genaue Sitzen und damit den Kontakt mit den Klebscheiben zu verhindern. In keinem Fall wurden deshalb die Pollinien entnommen. Ähnliches gilt für *Eucera nigrescens contraria* Tkalcû und *Tetralonia cressa*, die wir ebenfalls selten als weitere Besucher feststellen konnten. Auch diese beiden Arten zeigten Pseudokopulationen, doch konnte man am Gesamtverhalten sofort erkennen, daß sie nicht als reguläre Bestäuber in Frage kommen. Weder konnten wir beobachten oder provozieren, daß dasselbe ♂ mehrfach anflug, noch wurden normalerweise Pollinien entnommen. Lediglich *Eucera nigrescens contraria* berührte einige Male die Klebscheiben. Dies ist bemerkenswert, da diese Bienen zwar deutlich kleiner sind als *Tetralonia berlandi*, dennoch aber eine gelegentliche Pollinien-Entnahme denkbar ist. *Tetralonia cressa* und *Eucera kullenbergi* wurden als Besucher auch von KULLENBERG auf Kreta beobachtet (KULLENBERG et al. 1984).

Nach den vorliegenden Beobachtungen ist der legitime Bestäuber von *O. heldreichii* zumindest auf Kreta allein die große *Tetralonia berlandi*. Es bleibt zu prüfen, ob dies auch für das übrige Verbreitungsgebiet von *O. heldreichii* zutrifft. Der Bestäuber ist über das gesamte Mittelmeergebiet verbreitet (TKALKŮ 1984). Erwähnt werden sollte an dieser Stelle noch, daß *Tetralonia berlandi* in S-Spanien keinerlei Interesse an *O. scolopax* ssp. *scolopax* zeigte (PAULUS & GACK 1980). Gleiches gilt auch für die groß- und kleinblütige *O. oestrifera* auf dem nordöstlichen Peloponnes, wo wir bei Moulki 1984 keine Attraktion feststellen konnten.

2. *Ophrys holosericea*

Während in Mitteleuropa die Hummelragwurz von *Eucera longicornis* L. und weniger effektiv von *Eucera nigrescens* ssp. *continensis* (= *tuberculata* auct.) bestäubt wird (PAULUS 1978), liegen aus S-Europa erst wenige Angaben vor. BUEL nennt für Italien (Pisa, Salerno) ebenfalls *Eucera longicornis*, aber auch *Eucera clypeata* Er. (in: KULLENBERG et al. 1984). KULLENBERG konnte auf Kreta die neubeschriebene, für die Insel endemische *Tetralonia cressa* als Bestäuber finden (KULLENBERG et al. 1984). Diese braungelbe Langhornbiene, deren Augen im Leben hellgrün sind, ist im Gelände an dieser auffälligen Färbung leicht erkennbar. Häufiger konnten wir diese Art bei Archanae (Zentralkreta) und vor allem am Kourna-See (Westkreta) finden. An beiden Stellen haben wir zahlreiche Pseudokopulationen beobachtet und fotografiert (Abb. 16b), wodurch die Angabe KULLENBERGs bestätigt wird. Auch hier war die Attraktion so stark, daß bei der ersten Präsentation zahlreiche ♂♂ sich um die Blüten balgten. Auffällig war ein Verhalten, das wir so stark ausgeprägt bei keiner anderen Bienenart feststellen konnten. Die ♂♂ machen heftige Kopulationsbewegungen mit dem Rand der Lippen spitze, vor allem mit dem Anhängsel. Anschließend erfolgt häufig ein starkes Krümmen des Körpers, indem das ♂ mit der Hinterleibspitze die Lippe in Richtung Narbengrube entlang streicht. Dabei nimmt der Körper eine stark eingerollte Haltung ein. Andere Besucher der normalblütigen *O. holosericea* konnten wir nicht beobachten. Nur *Tetralonia berlandi* zeigte zunächst Interesse, doch sind die Blüten für diese große Biene zu klein. Offensichtlich fehlten auch adäquate taktile Reize, so daß das Interesse schnell erlahmte. Pollinien wurden niemals übernommen.

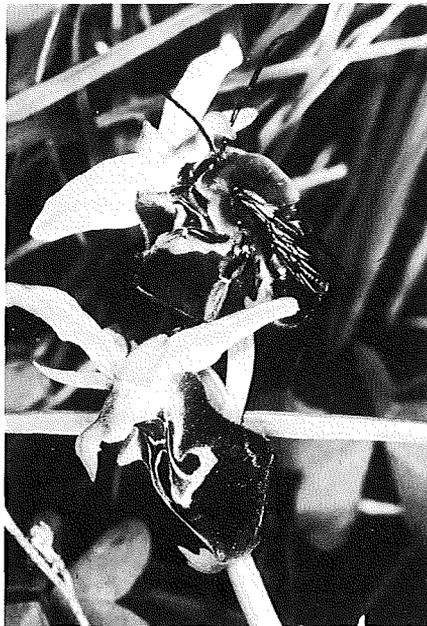
3. *Ophrys holosericea* var. *maxima*

Diese großblütige Variante der Hummelragwurz ist auf Kreta weit verbreitet und wächst häufig mit der kleinblütigen *O. holosericea* und *O. heldreichii* zusammen. Unser Eindruck ist, daß *O. holosericea* var. *maxima* etwas früher als die Normalform zu blühen beginnt. Alle 3 Formen haben auf jeden Fall eine breite Überlappung in ihrer Blühphänologie (über die Frage der Nomenklatur und ihres systematischen Status s. KÜNKELE 1979). Die Bestäubung war bislang nicht bekannt. Bei den Tests mit *Tetralonia berlandi* auf *O. heldreichii* war uns schon 1982 aufgefallen, daß die großblütige Hummelragwurz auch für diese große Langhornbiene eine erstaunliche Attraktivität besitzt. Darauf bezieht sich die Angabe in der Tabelle bei KULLENBERG et al. (1984). 1984 und 1985 konnten wir diese Beobachtung erneut machen. Nach zahlreichen Tests können wir sagen, daß *O. holosericea* var. *maxima* eine nur wenig geringere Anziehungskraft auf *Tetralonia berlandi* ♂♂ besitzt als *O. heldreichii*. Bei den Pseudokopulationen kam es stets zur Pollinien-Entnahme. Damit kann man davon ausgehen, daß *Tetralonia berlandi* ♂♂ auch ein Pollinienüberträger von *O. holosericea* var. *maxima* ist. In W-Kreta konnten wir als gelegentlichen Besucher auch *Tetralonia cressa*, den regulären Bestäuber der normalblütigen *O. holosericea* beobachten. Pollinientnahme fand aber nicht statt. In Wahlversuchen wurde *O. holosericea* gegenüber *O. holosericea* var. *maxima* von *Tetralonia cressa* klar bevorzugt. Dies zeigt, daß beide Formen verschieden behandelt werden, was zweifellos an der verschiedenen Duftausstattung und nicht nur an der verschiedenen Labellumgröße liegt.



Abb. 17: Pseudokopulation von *Tetralonia berlandi* auf *Ophrys apulica*
a) S-Apulien

b) Kreta (Blüte vom Mt. Gargano transferiert) ▶



4. *Ophrys apulica*

O. apulica (O. & E. Danesch) O. & E. Danesch ist eine großblütige Sippe aus der *O. holosericea* aggr., die von NELSON (1962) zu *O. heldreichii* gestellt worden ist. Nach DANESCH & DANESCH (1970) ist sie jedoch eigenständig, was von GÖLZ & REINHARD (1982) nochmals ausdrücklich bestätigt wird. Die Ähnlichkeit zwischen *O. heldreichii* und *O. apulica* ist jedoch offensichtlich, und man findet in Apulien in der Tat nicht selten *O. apulica*-Individuen, die neben ihrer Blütengröße dadurch, daß die Labellumseitenränder umgeschlagen sind, überraschend stark an *O. heldreichii* erinnern. BUEL (zit. in KULLENBERG et al. 1984) weist als erster auf den Bestäuber hin. Es handelt sich um die uns schon bekannte große Langhornbiene *Tetralonia berlandi*. 1985 konnten wir an einigen Stellen Apuliens diese Biene bei der Pseudokopula auf *O. apulica* beobachten (Umgebung Lecce [Frigole], S. Cesarea Terme) (Abb. 17 a, b). Auch wenn die Bienen zwischen *O. apulica*, *O. parvimaculata*, *O. oxyrrhynchos* und *O. celiensis* wählen konnten, wurde nur erstere beachtet.

Um die Attraktivität von *O. apulica* auf kretische sowie von *O. heldreichii* auf apulische *Tetralonia berlandi* zu testen, exponierten wir auf Kreta eine blühende *O. apulica*-Pflanze, die wir im Vorjahr mitgenommen hatten und transferierten *O. heldreichii* nach Apulien. Die kretischen und die apulischen Langhornbienen reagierten auf die ihnen jeweils „fremde“ *Ophrys* mit Pseudokopulationen. In Apulien attrahierte *Tetralonia berlandi* die *O. heldreichii* sogar stärker als *O. apulica*. Dies ist dadurch zu erklären, daß die dort fliegenden Bienen ♂ sicher Erfahrung mit *O. apulica* hatten, die überall im Gebiet vorkam. Die Duftstoffbouquets beider *Ophrys* müssen sich also zumindest in einigen wesentlichen die Pseudokopulation auslösenden Komponenten entsprechen. Sie sind wahrscheinlich nicht vollständig identisch, sonst hätten die bereits an den Duft

von *O. apulica* gewöhnten Bienen in Apulien auch nicht mehr so stark auf *O. heldreichii* aus Kreta reagieren dürfen.

Wie nicht anders zu erwarten, haben *O. heldreichii* und *O. holosericea* auf Kreta verschiedene Bestäuber. Interessanterweise handelt es sich um 2 Arten der Gattung *Tetralonia* (*berlandi* auf *heldreichii*, *cressa* auf *holosericea*), die sonst am Bestäubungsgeschehen der Gattung *Ophrys* bisher nicht beteiligt ist. Auch wenn gelegentlich andere Langhornbienenarten der Gattung *Eucera* angelockt werden, spielen sie bei der Bestäubung der beiden hier betrachteten *Ophrys*-Arten keine Rolle. Über diese beiden verschiedenen – größtmäßig deutlich unterschiedlichen – Bestäuber werden *O. heldreichii* und *O. holosericea* prägam isoliert. Mit *Tetralonia cressa* ist zudem der erste Fall bekannt, bei welchem am Bestäubungsgeschehen nicht eine weitverbreitete, sondern eine endemische Bienenart beteiligt ist. *Tetralonia cressa* kommt ausschließlich auf Kreta vor und wurde erst 1984 als eigene Art beschrieben (TKALKŮ 1984). Sie ist allerdings mit der weiter verbreiteten *Tetralonia tricincta* (ERICHSON 1835) nächst verwandt. TKALKŮ beschreibt in derselben Arbeit eine endemische wiederum nahverwandte Art von Zypern (*Tetralonia mavromoustakisi* TkalckŮ 1984), von der man vielleicht vermuten kann, daß sie der Bestäuber der zyprischen *O. holosericea* ist. Bleibt jedoch zu klären, zu welcher(n) Art(en) der(die) Bestäuber von *O. holosericea* im übrigen ägäischen Raum gehört(gehören). Wegen der nahen Verwandtschaft von *Tetralonia cressa* und *Tetralonia tricincta* könnte letztere Biene der Bestäuber sein. *Tetralonia berlandi*, der Bestäuber von *O. heldreichii*, ist weit verbreitet, Bestäubungsnachweise liegen jedoch bisher nur aus Kreta vor.

Überraschend war für uns die Feststellung, daß auf Kreta *Tetralonia berlandi* auch der Bestäuber von *O. holosericea* ssp. *maxima* ist. Dies schließt nicht aus, daß es vielleicht außerdem noch eine andere Biene als legitimen Bestäuber gibt. Es kommt jedoch auf Kreta kein weiterer Vertreter der *Eucerini* vor, welcher die einer *Tetralonia berlandi* entsprechende, für die regelmäßige Bestäubung von *O. holosericea* var. *maxima* erforderliche Körpergröße aufweist. Dies ist der erste Fall, bei dem ein und dieselbe Bienenart zwei offensichtlich verschiedene, aber syntop und synchron verbreitete *Ophrys*-Arten bestäubt und somit regelmäßig Bastardierung zu erwarten wäre. Wenn auch zwischen vielen *Ophrys*-Arten hin und wieder Bastarde gefunden werden, so scheinen gerade solche zwischen *O. heldreichii* und *O. holosericea* sehr selten zu sein. Dies kann theoretisch zwei Gründe haben: entweder sind – bedingt durch geringe Wechselbesuche der Bienen oder durch eine gut ausgeprägte postgame Isolation beider Arten – Bastarde wirklich selten, oder aber die Bastarde existieren und sind als solche nicht erkennbar, da sie als *O. heldreichii* oder als *O. holosericea* eingeordnet werden.

Man könnte sogar zu dem Schluß kommen, daß *O. holosericea* var. *maxima* den Bastard *O. heldreichii* × *O. holosericea* darstellt. Doch eine genauere Analyse von *O. holosericea* var. *maxima* erbringt keinerlei Hinweise auf diese Hypothese. Es gibt sogar einen weiteren gewichtigeren Grund dafür, daß diese Annahme falsch ist. In S-Italien stellt *O. apulica* eine überraschende Parallele zu *O. holosericea* var. *maxima* dar. Diese erinnert in vieler Hinsicht an die großblütige *O. holosericea* var. *maxima* von Kreta. *O. apulica* hat zudem als Bestäuber ebenfalls *Tetralonia berlandi*.

Wir haben also drei Sippen vor uns, die von derselben Bienenart bestäubt werden (Farbtafel 3/ Abb. 8).

Die Ähnlichkeit zwischen *O. apulica* und *O. heldreichii*, die bereits NELSON (1962) bewogen hatte, beide in eine nähere Beziehung zu bringen, ist demnach das Ergebnis einer konvergenten unabhängigen Selektion durch dieselbe Bestäuberart. Wir halten es für eine denkbare Hypothese, daß *O. holosericea* var. *maxima* auf Kreta und anderen Stellen ihrer Verbreitung das Produkt einer dritten parallelen Selektion durch den Bestäuber *Tetralonia berlandi* ist. Das bedeu-

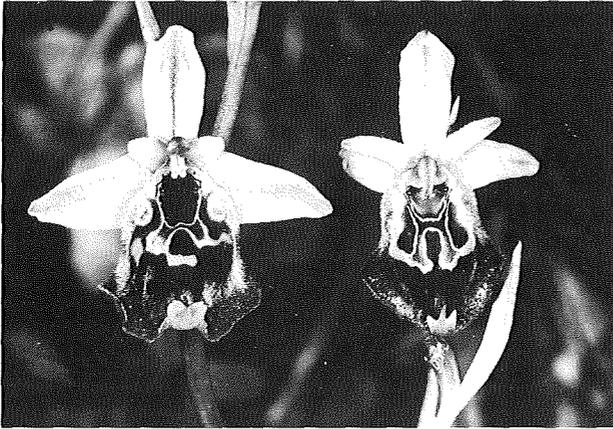


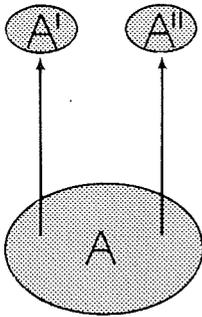
Abb. 18: *Ophrys holosericea maxima* links, Kreta 1985, *Ophrys apulica* rechts, Mt. Gargano 1985

tet, daß normalblütige *O. holosericea* und *O. holosericea* var. *maxima* wegen bestehender reproduktiver Isolation als verschiedene Arten betrachtet werden müssen. Als noch ungeklärtes und sehr wichtiges Problem bleibt allerdings die Frage, worin die sicherlich vorhandene, aber über den Bestäuber allein nicht nachweisbare reproduktive Isolation zwischen *O. heldreichii* und *O. holosericea* var. *maxima* besteht. Schwieriger zu erklären ist die Vermutung, daß *O. holosericea* var. *maxima* und *O. apulica* in dem Sinn artidentisch sind, daß beide auf nur einen, ihnen gemeinsamen Vorfahren zurückgeführt werden können. Ähnliches, wenn auch mehr von typologischer Seite, hatten GÖLZ & REINHARD (1978) bereits bei der Beurteilung der *O. holosericea* var. *maxima*-Funde auf Kos vermutet. Sie stellen diese Formen mit Vorbehalt zu *O. apulica*. Für eine Zusammenziehung könnte außer dem vorher mehr theoretischen Ansatz der Bestäuberidentität auch eine biogeographische Parallele sprechen. *O. candica* zeigt eine nahezu identische Verbreitung: Südapulien einerseits, Kreta und einige ägäische Inseln andererseits. Blütenmorphologisch läßt sich *O. apulica* von *O. holosericea* var. *maxima* in erster Linie durch die sehr viel längeren Petalen bei *O. apulica* leicht unterscheiden (Abb. 18). Angaben von *O. holosericea* var. *maxima*-Vorkommen in Italien beziehen sich unserer Meinung nach auf *O. apulica* mit etwas zu kurz geratenen Petalen. In den kurzen Petalen gleicht *O. holosericea* var. *maxima* der Nominatsippe. Auch ist bei ihr die Lippe, verglichen mit *O. apulica*, breiter und wuchtiger. Die Gesamtähnlichkeit (die quantitativ allerdings geprüft werden sollte) spricht eher für eine nähere Beziehung zur Nominatform.

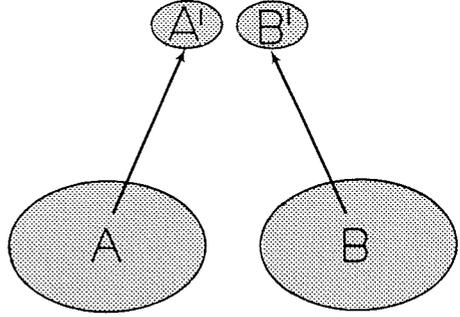
Wir meinen daher, daß *O. holosericea* var. *maxima* eine Parallelentwicklung zu *O. apulica* darstellt und daher nicht artidentisch mit dieser ist, auch wenn wir sagen können, daß beide keine reproduktive Isolation haben, außer ihrer allopatrischen Verbreitung.

Wir möchten, ähnlich wie im Fall von *O. minor*, die taxonomische Konsequenz ziehen und *O. holosericea* var. *maxima* als eigene Biospezies führen: *Ophrys maxima* (Fleischmann 1925) Paulus & Gack **stat. nov.**; Basionym: *O. fuciflora* var. *maxima* Fleischmann 1925 (Österr. Bot. Zeitschr. 74, 188) = *O. holosericea* ssp. *maxima* (Fleischmann) Greuter.

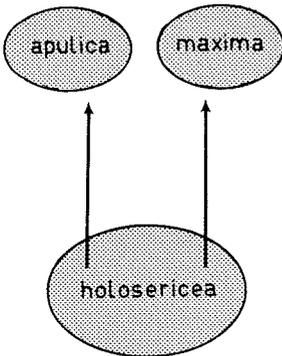
Das würde allerdings auch für *O. apulica* und *O. heldreichii* gelten. Die mutmaßliche phylogenetische Entstehungsgeschichte spricht für Artverschiedenheit. Wie bereits gesagt, halten wir *O. apulica*, *O. maxima* und *O. heldreichii* für das Ergebnis von parallelen und damit phylogenetisch unabhängigen Selektionen durch denselben Bestäuber. Allen diesen Blüten kann man zu-



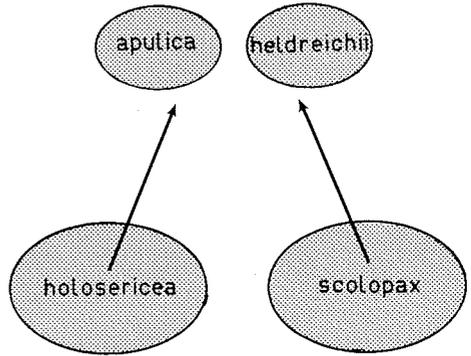
Parallelismus



Konvergenz



Parallelismus



Konvergenz

Abb. 19: Parallelismus: aus der Art A (*O. holosericea*) werden in verschiedenen Teilarealen die Arten A' (*O. apulica*) und A'' (*O. maxima*). Sie sind ähnlich aufgrund des Selektionsdrucks desselben Bestäubers und genetischer Verwandtschaft.

Konvergenz: aus der Art A (*O. holosericea*) und der Art B (*O. scolopax/oestrifera*) werden bei allopatrischer Verbreitung die Arten A' (*O. apulica*) und B' (*O. heldreichii*). Sie sind ähnlich aufgrund des Selektionsdrucks desselben Bestäubers.

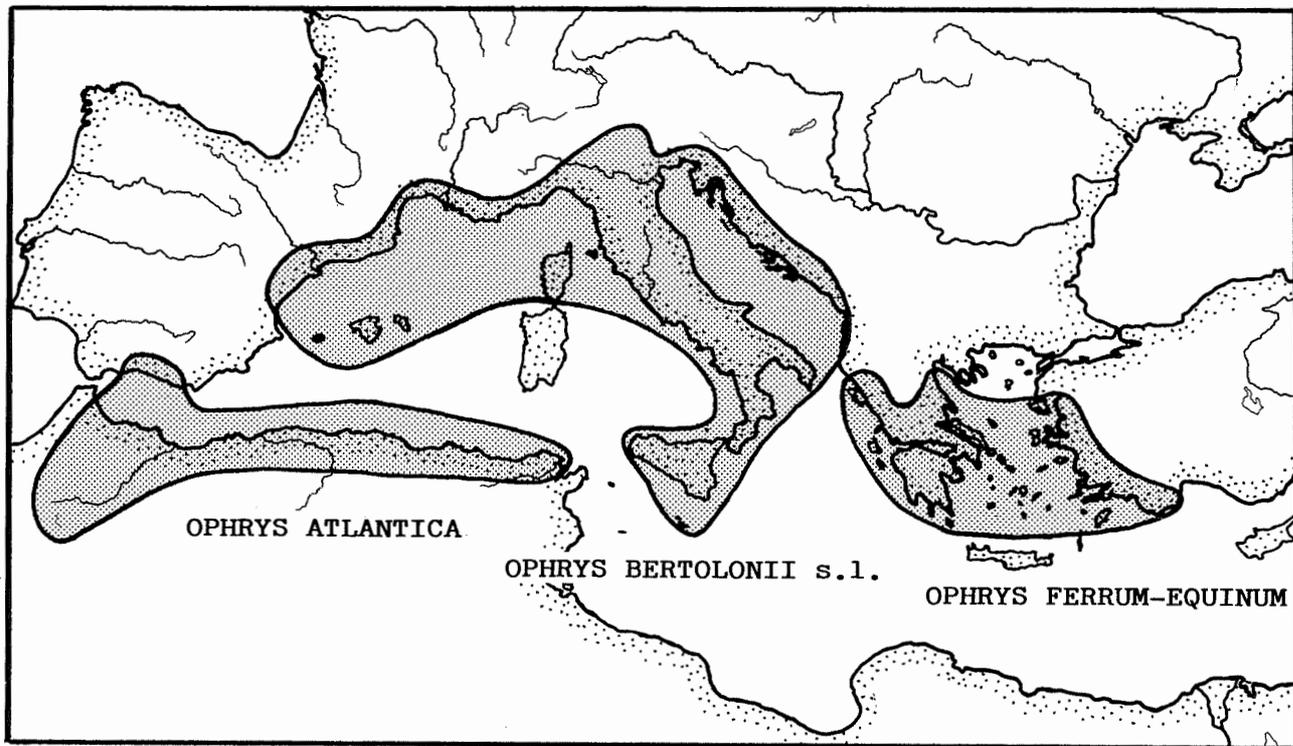


Abb. 20: Allopatrische Verbreitung von *Ophrys atlantica*, *Ophrys bertolonii* und *Ophrys ferrum-equinum*.
 Alle drei Arten haben denselben Bestäuber: *Chalicodoma parietina*.

dem ihre Herkunft deutlich ansehen. Die Blütenmorphologie von *O. apulica* und *O. maxima* zeigt klar die Herkunft von *O. holosericea*, diejenige von *O. heldreichii*, die Herkunft von *O. scolopax/oestrifera*. Wir können uns in diesem Zusammenhang nicht der Ansicht von SUNDERMANN (1975, 1980) anschließen, der alle diese Formen, d. h. den gesamten *holosericea/scolopax*-Komplex, als eine einzige „Super“-spezies betrachtet. Die Bestäuber sprechen eine deutliche Sprache gegen diese Auffassung.

VIII. Parallelismen und Konvergenzbildungen in der Gattung *Ophrys*

Unter Konvergenz versteht man das Ähnlichwerden von Merkmalen, die nicht homolog sind. Sie sind deshalb ähnlich geworden, weil sie ähnliche Funktionen zu erfüllen haben bzw. ähnlich funktionieren. In der Evolution haben die Merkmalsträger diese ähnlichen Eigenschaften unabhängig voneinander durch ähnliche oder identische Selektionsbedingungen erworben. Die Ausgangssituation beider Merkmalsträger war also, daß sie das betreffende Merkmal gar nicht oder nicht in dieser Ausprägung gehabt haben. Parallelismus ist ein Sonderfall der Konvergenz. Auch hier sind die betrachteten Merkmale, die zur Ähnlichkeit zweier Arten geführt haben, unabhängig in deren Phylogenese entstanden. Die Ausgangssituation war aber bereits so, daß die weitere Entwicklung unter gleichen Selektionsbedingungen schon soweit kanalisiert war, daß die Endprodukte parallel unabhängig zur sekundären Ähnlichkeit kommen mußten (MAYR 1967, S. 476). Am deutlichsten findet man Parallelismen in solchen Fällen, in welchen bei einer weitverbreiteten Art an verschiedenen Stellen des Areals durch identische Selektionsbedingungen Veränderungen dieser Art stattfinden, im Extremfall durch genetische Isolation neue Arten entstehen, die sich dann sehr ähnlich sehen. In diesem Sinn entsteht Ähnlichkeit durch Konvergenz bei identischem Selektionsdruck auf **zwei** verschiedene Arten (wohl stets in Allopatrie), aus denen zwei neue Arten entstehen oder sich abspalten. Bei Parallelismus läuft derselbe Prozeß innerhalb **einer** Art ab, aber in verschiedenen Teilarealen dieser Art (Abb. 19).

Wenn zwei nicht näher verwandte *Ophrys*-Arten dieselbe Bestäuberart haben, so müßten – wegen der identischen ♀-Erwartung durch diesen Bestäuber – die Blüten gewisse Ähnlichkeiten aufweisen. Die Duftbouquets sollten ein hohes Maß an chemischer Übereinstimmung in den Duftkomponenten und deren Mischung haben. Wenn als auslösende Merkmale auch optische Signale auftreten, sollten diese auch für unser Auge nachvollziehbar sein. Wir haben in den vergangenen Jahren solche Beispiele zusammengetragen und versucht, sie zu analysieren. Nach unserer Meinung ist die Ähnlichkeit von *Ophrys*-Blüten, die von derselben Bienenart bestäubt werden, durch Konvergenz oder Parallelismus zu erklären.

Beispiele für Konvergenz:

O. atlantica (N-Afrika, S-Spanien), *O. bertolonii* (Italien) und *O. ferrum-equinum* (Griechenland) (Abb. 20) werden alle drei von *Chalicodoma parietina* bestäubt. Die übereinstimmenden optischen Signale sind hier das leuchtend blau glänzende Mal und die schwarzbraune Lippe mit purpurrötlicher Behaarung. Zumindest *O. atlantica* und *O. bertolonii* weisen zudem eine charakteristische Krümmung der Lippe auf. *O. atlantica* gehört zur *O. fusca* aggr. mit abdominaler Pollination, während *O. bertolonii* und *O. ferrum-equinum* die Pollinien am Kopf festkleben. Interessanterweise ist dem die Position des blauen Males angepaßt. Bei *O. atlantica* liegt es an der Basis, bei *O. bertolonii* und *O. ferrum-equinum* an der Spitze der Lippe. Vermutlich hat dies mit der taktilen Stimulation nach der Landung des Bestäubers zu tun, die ihn in die entsprechende Sitz- und Pseudokopulationsstellung bringt. Ob dies auch ein richtendes optisches Signal darstellt, muß untersucht werden.

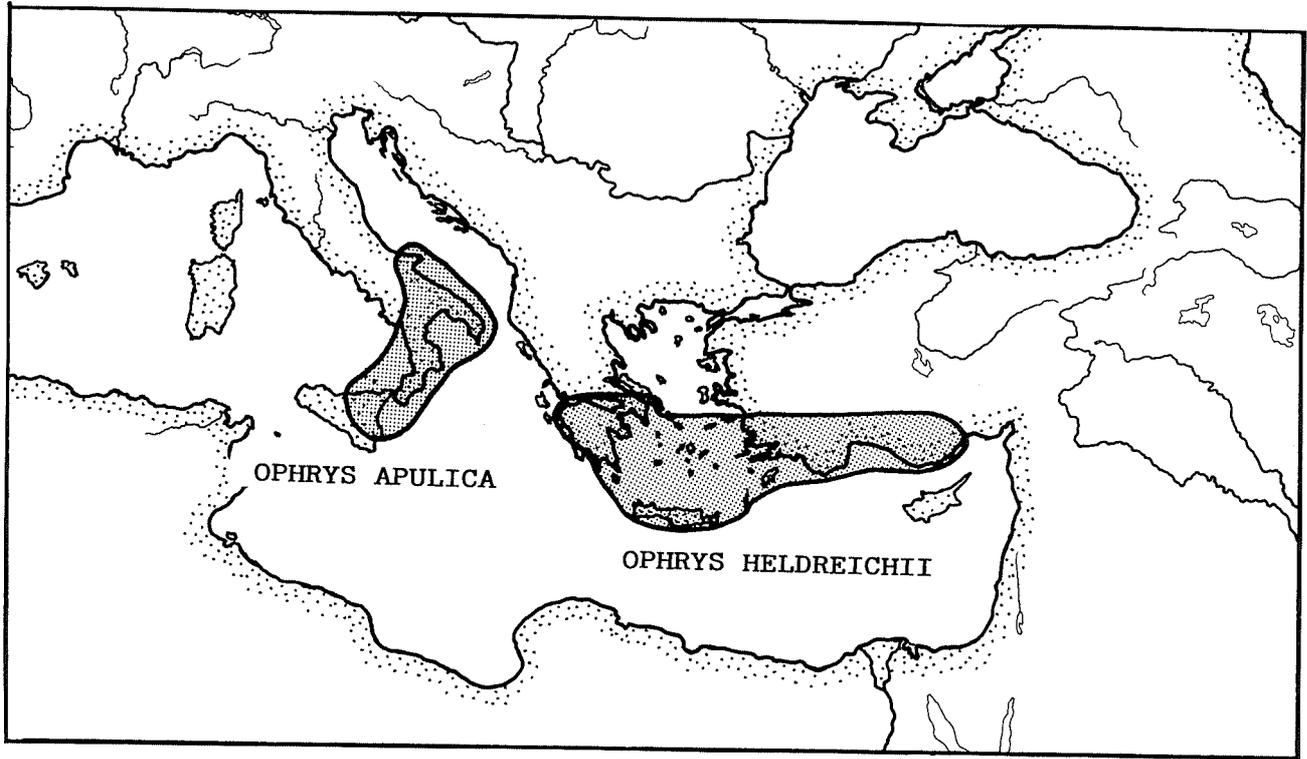


Abb. 21: Allopatrische Verbreitung von *Ophrys heldreichii* und *Ophrys apulica*. Beide Arten haben denselben Bestäuber: *Tetralonia berlandi*.

Sollte sich die Annahme von RENZ (1929) bestätigen, daß *O. kotschyi* mit *O. attica* und *O. cretica* mit *O. spruneri* näher verwandt sind*) – erstere also zum *O. scolopax/oestrifera*, letztere zum *O. sphegodes*-Verwandtschaftskreis gehört –, wäre das verblüffend ähnliche Aussehen von *O. kotschyi* und *O. cretica* konvergent entstanden. Derselbe Bestäuber (*Melecta tuberculata*) hätte dann auf Zypern bzw. auf Kreta und im restlichen Verbreitungsgebiet von *O. cretica* dieselben optischen (und sicher auch olfaktorischen) Signale selektiert.

Auch *O. heldreichii* und *O. apulica* stammen aus verschiedenen Verwandtschaftsgruppen (*O. scolopax/oestrifera* bzw. *O. holosericea*-Verwandtschaftskreis), und trotzdem weisen sie große Ähnlichkeit auf. Ihre Areale überschneiden sich nicht (Abb. 21). Dieselbe Biene, die im Mittelmeergebiet weitverbreitete *Tetralonia berlandi*, muß in diesem Fall durch identische ♀-Erwartung auf verschiedene Stammarten einen entsprechenden Selektionsdruck ausgeübt und konvergent dieselben optischen und olfaktorischen Merkmale selektiert haben.

Die drei aufgeführten Beispiele sind deshalb so einsichtig, weil die optische Ähnlichkeit auch unseren Gesichtssinn anspricht. Daß dies nicht immer so sein muß, zeigen die folgenden Fälle, bei welchen die Blüten konvergent ein zumindest in den wesentlichen Komponenten übereinstimmendes Duftbouquet entwickelt haben müssen, die optischen Signale für die Biene (wenn solche hier überhaupt relevant sind) von unserem Auge kaum erfaßt werden.

O. atrata und *O. iricolor*, deren Verbreitungsgebiete sich nicht überlappen, haben denselben Bestäuber: *Andrena morio*. Beide gehören völlig verschiedenen Verwandtschaftskreisen an (*O. sphegodes* bzw. *O. fusca* aggr.). Der legale Bestäuber der südspanischen großblütigen *O. fusca* und von *O. sphegodes* in S-Frankreich ist *Colletes cunicularius*. Selbst wenn hier zeitliche und/oder geographische Überlappungen vorliegen würden, wäre wegen der verschiedenen Pollentransportareale an der Biene eine Bastardierung in der Regel ausgeschlossen.

Beispiel für Parallelismus:

In Kap. VII haben wir ausgeführt, daß wir *O. apulica* und *O. maxima* für einen Spezialfall von Konvergenz, für einen Parallelismus, halten. Hier sind nach unserer Meinung durch identische Bestäuberselektion in verschiedenen Teilarealen aus derselben Stammart zwei neue *Ophrys*-Arten entstanden.

*) Entsprechende morphometrische Untersuchungen wurden inzwischen von GÖLZ & REINHARD (1985) vorgenommen, wodurch die Annahme von RENZ bestätigt wird.

Literaturverzeichnis

- ARNOLD, J. E.: Notas para una revision del genero *Ophrys* L. (Orchidaceae) en Cataluna. – Collectanea Botanica XII, 1: 5–61, 1981.
- BAUMANN, H.: Die *Ophrys*-Arten der Sektion *Fusci-luteae* Nelson in Nordafrika. – Die Orchidee 26 (3): 132–140, 1975.
- BAUMANN, H. & DAFNI, A.: *Orchis israelitica* nov. spec. – eine neue endemische Art aus Israel – AHO Mitt. Arb. Heim. Orch. Baden-Württ. 11: 249–282, 1979.
- BAUMANN, H. & DAFNI, A.: Differenzierung und Arealform des *Ophrys omegaifera*-Komplexes im Mittelmeergebiet. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 19: 129–153, 1981.
- BAUMANN, H. & HALX, G.: *Ophrys* – die Pflanze mit „Sex“. Kosmos 68: 78–80, 1972.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S.: Die wildwachsenden Orchideen Europas. Kosmos Stuttgart; 1982.
- BUEL, H.: Beobachtungen über die Bestäubung von *Ophrys bertolonii* Mor. – Die Orchidee 29: 106–109, 1978.
- CAMPBELL, N. R.: *Ophrys cretica* and its possible identity with *O. doerfleri* (Orchidaceae). – Willdenowia 12: 231–234, 1982.

- DANESCH, E. & O. DANESCH: Orchideen Europas, Hallwag Bern/Stuttgart; 1969.
- DANESCH, E. & O. DANESCH: Drei neue *Ophrys luciflora*-Sippen aus Italien. – Die Orchidee **21** (1): 17–22, 1970.
- DANESCH, E. & O. DANESCH: *Ophrys bertolonii* O. et E. Danesch spec. nov., eine Sippe hybridogenen Ursprungs. – Die Orchidee **22**: 115–117, 1971.
- DANESCH, E. & O. DANESCH: Orchideen Europas: *Ophrys*-Hybriden. – Hallwag, Bern/Stuttgart; 1972.
- DANESCH, E. & O. DANESCH: Die Hochzeitswochen der Langhornbienen. – Kosmos **71**: 232–237, 1975.
- DANESCH, E.; DANESCH, O.; EHRENDORFER, F. & EHRENDORFER, F.: Hybriden und hybridogene Sippen aus *Ophrys bertolonii* und *O. atrata* (Orchidaceae). – Plant Syst. Evol. **124**: 79–123, 1975.
- GODFERY, M. J.: Notes on the fertilisation of orchids. – J. Bot. (London) **60**: 359–361, 1922.
- GODFERY, M. J.: The fertilisation of *Ophrys speculum*, *O. lutea* and *O. fusca*. – J. Bot. (London) **63**: 33–40, 1925.
- GODFERY, M. J.: Further notes on the fertilisation of *Ophrys fusca* and *O. lutea*. – J. Bot. London, 237–238, 1930.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertolonii* I. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. **85**: 31–36, 1975.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Orchideen auf Kos, Samos und Chios. – Ein Beitrag zur Kenntnis der Orchideenflora der Ägäis. – Die Orchidee **29**: 103–106, 1978.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertolonii* II. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. **89**: 63–79, 1979.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Populationsstatistische Analysen bestätigen die Heterogenität von *Ophrys „arachnitiiformis“* (Orchidaceae). – Pl. Syst. Evol. **136**: 7–39, 1980.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Orchideen in Süditalien. – AHO Mitt. Arb. Heim. Orch. Baden-Württ. **14**: 1–124, 1982.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Statistische Untersuchungen an *Ophrys bormuelleri* M. Schulze und *Ophrys kotschyi* A. Fleischm. & Soó – AHO Mitt. Arb. Heim. Orch. Baden-Württ. **17** (3): 446–491, 1985.
- HAYEK, A.: Über einige Orchideen, besonders aus der Mediterranflora. – Fedde Repert. **22**: 387–390, 1926.
- KÜNKELE, S.: Historischer Überblick zur Erforschung der Orchideen Kretas. – AHO Mitt. Arb. Heim. Orch. Baden-Württ. **11**: 283–309, 1979.
- KULLENBERG, B.: Studies in *Ophrys* pollination. – Zool. Bidr. Uppsala **34**: 1–340, 51 pl., 1961.
- KULLENBERG, B.: New observations on the Pollination of *Ophrys* L. (Orchidaceae). – Zoon Suppl. **1**: 9–14, 1973 (a).
- KULLENBERG, B.: Field experiments with chemical sexual attractants on aculeate hymenoptera males. – Zoon Suppl. **1**: 31–42, 1973 (b).
- KULLENBERG, B.: Bestörning og artsdannelse hos Flueblomstslægten (*Ophrys*). – Kaskelot (Hvalsö) **11**: 6–9, 1979.
- KULLENBERG, B.; BUEL, H. & TKALKŮ, B.: 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, 1984.
- LANDWEHR, J.: Wilde Orchideen van Europa I, II. – s'Graveland; 575 S.; 1977.
- LIEFTINCK, M. A.: The Melectine Genus *Eupavlovskia* Popov, 1955, with notes on its distribution and host relations (*Hym., Apoidea, Anthophoridae*). – Tijdschr. v. Entomol. **112**: 101–122, 1969.
- LIEFTINCK, M. A.: Further studies on Old World melectine bees, with stray notes on their distribution and host relationships (*Hym., Anthophoridae*). – Tijdschr. v. Entomol. **115**: 253–322, 1972.
- LIEFTINCK, M. A.: Prodrôme to a monograph of the Palaearctic species of the genus *Melecta* Latreille 1802 (*Hymenoptera, Anthophoridae*). – Tijdskr. Entomol. **123** (6): 129–349, 1980.
- MAYR, E.: Artbegriff und Evolution. – Parey Hamburg, 617 S.; 1967.
- NELSON, E.: Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orchidaceen Europas und der Mittelmeerlande, insbesondere der Gattung *Ophrys*. – Selbstverlag Chernex-Montreux; 1962.
- PAULUS, H. F.: Co-Evolution zwischen Blüten und ihren tierischen Bestäubern. – Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg **2**: 51–81, 1978.
- PAULUS, H. F. & GACK, C.: Beobachtungen und Untersuchungen zur Bestäubungsbiologie spanischer *Ophrys*-Arten. – Die Orchidee (Sonderheft), 55–68, 1980.
- PAULUS, H. F. & GACK, C.: Neue Beobachtungen zur Bestäubung von *Ophrys* (Orchidaceae) in Südspanien, mit besonderer Berücksichtigung des Formenkreises *Ophrys fusca* agg. – Plant Syst. Evol. **137**: 241–258, 1981.

- PAULUS, H. F., GACK, C. & MADDOCKS, R.: Beobachtungen und Experimente zum Pseudokopulationsverhalten an *Ophrys*. Das Lernverhalten von *Eucera barbiventris* ♂♂ an *Ophrys scolopax* in Südspanien. – Die Orchidee (Sonderheft), 73–79, 1983 (a).
- PAULUS, H. F. & GACK, C.: Untersuchungen zur Bestäubung des *Ophrys fusca*-Formenkreises: Ein Beitrag zum Biospecies-Konzept der Gattung *Ophrys*. – Die Orchidee (Sonderheft), 65–72, 1983 (b).
- PAULUS, H. F. & GACK, C.: Signalimitation als Bestäubungsstrategie der Gattung *Ophrys* (Orchidaceae) – Beobachtungen im Mittelmeergebiet. – Verh. SIEEC X. Budapest, 18–21, 1983 (c).
- POULTON, E. B.: Bees and an empid fly taken visiting orchids in France. – Rep. of G. H. Evans, Proc. Entom. Soc. London V, III, 101–103, 1931.
- PRETE, C., TICHY, H. & TOSI, G.: Le Orchidee spontane della provincia di Grosseto. – A.T.L.A. Pitigliano; 1982.
- RENZ, J.: Über neue Orchideen von Rhodos, Zypern und Syrien. – Fedde Repert. 28: 193–262, 1929.
- SUNDERMANN, H.: Zum Problem der Definition taxonomischer Kategorien (Species, Subspecies, Paespecies, Varietät) – Dargestellt am Beispiel des Sippenkomplexes *Ophrys fuciflora* (Crantz) Moench – *Ophrys scolopax* Cav. – Taxon 24 (5/6): 615–627, 1975.
- SUNDERMANN, H.: Europäische und mediterrane Orchideen. – 3. Aufl.; Schmiersow Hildesheim; 1980.
- TKALCŮ, B.: Systematisches Verzeichnis der westpalaearktischen *Tetralonia*- und *Eucera*-Arten, deren Männchen als Blütenbesucher verschiedener *Ophrys*-Arten festgestellt wurden. Mit Beschreibung neuer Taxa (Hymenoptera: Apoidea). – Nova Acta Reg. Soc. Sci. Uppsaliensis, Ser. V: C 3: 57–77, 1984.
- VOGEL, S.: Zur *Ophrys*-Bestäubung auf Kreta. – Die Orchidee (Sonderheft), 131–139, 1977.
- VÖTH, W.: Bestäubungsbiologische Beobachtungen an griechischen *Ophrys*-Arten. – Mitt. Arb. Heim. Orch. Baden-Württ. 16: 1–20, 1984.
- WARNCKE, K. & KULLENBERG, B.: Übersicht über Besuche von *Andrena*- und *Colletes cunicularius*-Männchen auf *Ophrys*-Blüten (Orchidaceae). – Nova Acta Reg. Soc. Sci. Uppsaliensis, Ser. V: C 3: 41–55, 1984.
- WITTE, C. R.: Ergebnisse neuer biogeographischer Untersuchungen zur Verbreitung transadriatischer Faunen- und Florenelemente. – Bonner Zool. Beitr. 16 (3/4): 165–248, 1965.

*Prof. Dr. H. F. Paulus, Dr. C. Gack, Biologisches Institut I (Zoologie)
der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg im Breisgau, Alberstraße 21a, D-7800 Freiburg*

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: [39](#)

Autor(en)/Author(s): Paulus Hannes F., Gack Claudia

Artikel/Article: [Neue Befunde zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Orchideengattung Ophrys - Untersuchungen in Kreta, Südtalien und Israel 48-86](#)