

# Untersuchungen zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Gattung *Ophrys* im östlichen Mittelmeergebiet (*Orchidaceae*, *Hymenoptera*, *Apoidea*)\*

## Inhaltsübersicht

- Zusammenfassung und Summary
- I. Einleitung
- II. Methoden und Untersuchungsgebiete
- III. Ergebnisse und Diskussion
  1. *Ophrys speculum* Link 1800 (= *vernixia* Brotero 1804 sensu Baumann & Künkele)
  2. *Ophrys regis-ferdinandii* (Achtaroff & Keller ex Kuzmanov 1939) Buttler 1983
  3. *Ophrys cretica* (Vierhapper 1916) Nelson 1962
  4. *Ophrys reinholdii* Fleischmann 1907
  5. *Ophrys umbilicata* Desf. 1807/attica (Boiss. & Orf. 1859) Jackson 1894
  6. *Ophrys bucephala* Gözl & Reinhard 1989
  7. *Ophrys scolapax-oestrifera*-Artenkomplex
    - a) *Ophrys lapethica* Gözl & Reinhard 1989
    - b) *Ophrys oestrifera* M. Bieb. 1808 aggr.
  8. *Ophrys holosericea* aggr.
    - a) *Ophrys holosericea* (Burm.) Greuter 1967 — *O. episcopalis* Poir. 1867 — *O. apulica* (O. & E. Danesch 1970) O. & E. Danesch 1975
    - b) *Ophrys heterochila* (Renz & Taubenheim 1980) Paulus & Gack 1991 (stat. nov.)
  9. *Ophrys tenthredinifera* Willdenow 1805
  10. *Ophrys bombyliflora* Link 1800
  11. *Ophrys ferrum-equinum* Dest. 1807
  12. *Ophrys argolica* aggr.
    - a) *Ophrys elegans* (Renz 1929) Baumann & Künkele 1981
    - b) *Ophrys biscutella* O. & E. Danesch 1970
    - c) *Ophrys argolica* Fleischmann 1919 — *O. delphinensis* O. & E. Danesch 1972
    - d) *Ophrys lucis* (Kalteisen & Reinhard 1987) Paulus & Gack 1990
    - e) *Ophrys aegaea* Kalteisen & Reinhard 1987
  13. *Ophrys lesbis* Gözl & Reinhard 1989
  14. *Ophrys spruneri* Nym. 1855 — *O. sipontensis* Gumprecht ex O. & E. Danesch 1972
  15. *Ophrys mammosa* Desf. 1807
  16. *Ophrys sphegodes* Mill. 1768 — *O. cretensis* (Baumann & Künkele 1986) Paulus 1988
  17. *Ophrys lutea* Cav. 1793 — *O. sicula* Tineo 1846 — *O. melena* (Renz 1928) Paulus & Gack 1990
  18. *Ophrys iricolor* Desf. 1807
  19. *Ophrys omegaifera* Fleischmann 1925 — *O. fleischmannii* Hayek 1926
  20. *Ophrys sitiaca* Paulus & C. + A. Alibertis 1988 — *O. israelitica* Baumann & Künkele 1988
  21. *Ophrys fusca* s. str. aggr.
- IV. Danksagung
- V. Literaturverzeichnis

\*) hierzu Farbtafel 2

**Zusammenfassung:** Es werden die Ergebnisse zum Pseudokopulations- und zum spezifischen Wahlverhalten verschiedener Bestäuber auf Arten der Orchideengattung *Ophrys* präsentiert. Die Daten wurden auf Reisen im östlichen Mittelmeergebiet (Zypern, Kreta, Karpathos, Rhodos, Lesbos, Peloponnes und S- und M-Griechenland) in den Jahren 1982—1989 erarbeitet. Die Mehrzahl der Bestäuberbefunde sind im Freiland in der natürlichen Umgebung beobachtete oder provozierte Anflüge. Das spezifische Verhalten und dessen Intensität sind wesentliche Kriterien für die Anerkennung als legitime Bestäuber.

Im Einzelnen wurden folgende Bestäuber gefunden und Schlüsse auf den systematisch-phylogenetischen Status der jeweiligen Sippen gezogen:

1. Für *Ophrys speculum* konnte im östlichen Mittelmeerraum kein Bestäuber gefunden werden. Auf die bemerkenswerte Ähnlichkeit des Männchens der Schwebfliege *Merodon velox* (Diptera, Syrphidae) mit der Blüte von *O. regis-ferdinandii* wird hingewiesen.
2. *Ophrys cretica* tritt in zwei durch verschiedene Bestäuber getrennte Typen auf, die deswegen sowie wegen blütenmorphologischer und phänologischer Differenzen als zwei Arten aufgefaßt werden müssen. *O. albifrons-cretica* ist eine früh blühende Sippe und wird von *Melecta albifrons* (Nachweise von Kreta, Karpathos, Aegina), *O. tuberculata-cretica* eine später blühende Sippe und wird von *M. tuberculata* (Nachweise von Kreta, Rhodos) bestäubt. Der Name *O. cretica* bezieht sich auf die spät blühende Art, wie die Überprüfung des Typusmaterials gezeigt hat. Der Name *O. doerfleri* dürfte sich kaum auf eine *O. cretica*-Sippe beziehen. Die Verbreitung beider Arten wird dargestellt.
3. *O. reinholdii* wird von *Eupavlovskia obscura* bestäubt, einer der Gattung *Melecta* nah verwandten Gattung. Möglicherweise liegen auch hier zwei durch Bestäuber getrennte Arten vor. Die zweite Art wird von *Eupavlovskia luneraria* (Mittelgriechenland) bestäubt und sieht einer *O. cretica* ähnlich.
4. *Ophrys attica/umbilicata* werden von nächstverwandten Arten der Langhornbienen-Gattung *Eucera* (*Atopoeucera*) bestäubt. Nachweise liegen vor aus Israel, Zypern, Lesbos, S-Griechenland. Die kürzlich als neue Art abgetrennte *O. bucephala* Götz & Reinhard aus Lesbos hat einen eigenen Bestäuber, die wesentlich größere *Eucera curvitaris*, wodurch ihr getrennter Artstatus bewiesen ist.
5. Von der Blütenmorphologie und Phänologie her gibt es in Griechenland neben *O. heldreichii* noch mindestens drei weitere Sippen aus dem *O. oestriifera*-Kreis. Wir bezeichnen sie provisorisch als *O. cornuta*-klein, *O. cornuta*-groß und *O. bremsifera*. Die Bestäubungsverhältnisse sind noch ungeklärt.
6. Aus dem *O. holosericea*-Kreis wird *O. heterochila* in den Artrang erhoben. Auf Rhodos konnte als Bestäuber *Eucera cypria* nachgewiesen werden.
7. Für *Ophrys ferrum-equinum* werden außer von S-Griechenland weitere Bestäubernachweise durch die große Mörtelbiene *Chalicodoma parietina* von Rhodos und Karpathos erbracht.
8. Es werden Bestäuberdaten für den *Ophrys argolica*-Kreis mitgeteilt. Sie werden von Arten der Pelzbiengattung *Anthophora* besucht. *Ophrys aegaea* (Karpathos: *Anthophora orientalis*) und *O. lucis* (Rhodos: *Anthophora* cf. *muicida*) haben zwei völlig verschiedene Bestäuber, so daß *O. lucis* in den Artrang erhoben wurde. Bemerkenswert ist, daß *O. argolica* und *O. delphinensis* offenbar denselben Bestäuber haben: *Anthophora plagiata*. Dies führt dennoch nicht zu Hybridisierungen, da beide Sippen sich in ihrer Verbreitung weitgehend auszuschließen scheinen. Die angeblich ebenfalls in diesen Artenkreis gehörige, von Lesbos neu beschriebene *Ophrys lesbis* hat als Bestäuber die große Sandbiene *Andrena curiosa*.
9. *Ophrys spruneri* aus Griechenland und *O. sipontensis* aus S-Italien haben beide die kleine schwarze Holzbiene *Xylocopa iris* als Bestäuber. Die Ähnlichkeit beider Sippen in der Blütenerscheinung ist ein Fall von Konvergenz aufgrund der identischen Bestäuberselektion.
10. Neben der Blütenmorphologie konnte aufgrund des Bestäubers (*Andrena nigroaenea*) gezeigt werden, daß auf Kreta neben *O. cretensis* und *O. gortynia* auch die typische *O. sphagodes* verbreitet ist. Sie blüht bereits im Januar/Februar.
11. Wegen unterschiedlichen Blütenbaus und vor allem Bestäuberisolation stellen *O. lutea*, *O. sicula* (= *lutea* ssp. *minor*, *O. galliata*) und *O. melena* drei verschiedene Arten dar. Letztere wurde daher in den Artrang erhoben. *O. galliata* stellt keine eigene Art dar, sondern ist eine geographische Rasse von *O. sicula*.
12. Der Bestäuber der kürzlich von Kreta beschriebenen *Ophrys sitiaca* ist *Andrena nigroaenea* (Abdomenpollination!), dieselbe Bieneart, die *O. sphagodes* besucht (Kopfpollination!). Diese Art ist damit auch im Bestäuber verschieden von der ähnlichen *O. israelitica*, deren Bestäuber *Andrena flavipes* ist (Nachweise von Zypern, Israel und Naxos).
13. Es werden weitere Bestäuberdaten und Verbreitungsangaben für die Arten des *O. fusca* s. str.-Kreises erbracht. Von den bisher im östlichen Mittelmeerraum 9 unterscheidbaren Sippen kommen allein 4 nur auf Kreta vor. Drei 'Arten' dagegen sind weit verbreitet: *O. cinereoophila-fusca*, *O. flavipes-fusca* und vermutlich *O. nigroaenea fusca* (Arbeitsnamen). Die beiden letzten Arten fehlen auf Kreta und Zypern. Sie werden dort durch stellenäquivalente Arten ersetzt: *O. sitiaca* (Kreta) und *O. israelitica* (Zypern). Von Lesbos und Naxos wird eine *Ophrys*-Art vorgestellt, die von dem Käfer *Blithopertha lineolata* (Scarabaeidae) sehr effektiv bestäubt wird.

**Summary:** The results are presented concerning the pseudocopulation and the specific behaviour of different pollinators of the genus *Ophrys* (Orchidaceae). The data were collected during visits in the eastern Mediterranean (Cyprus, Crete, Karpathos, Rhodes, Lesbos, Peloponnesus, south and central Greece) from 1982—1989. The majority of the pollination observations were made in the field as the natural environment or in bee habitats with offered flowers. The specific behaviour and the intensity are the important criteria for the recognition as proper pollinator. There were found the following pollinators and conclusions were drawn about the systematic-phylogenetic status of the *Ophrys* taxa:

1. There was not found a pollinator for *O. speculum* in the eastern Mediterranean. It should be mentioned that there is a remarkable optic similarity of the males of the hoverfly *Merodon velox* (Syrphidae) with the flowers of *O. regis-ferdinandii*.
2. There are two types of *O. cretica* with different pollinators which therefore and because of the morphological and phenological differences have to be considered as two species. *O. albifrons-cretica* is an early flowering taxon pollinated by *Melecta albifrons* (Crete, Karpathos, Aegina), *O. tuberculata-cretica* is a late flowering taxon pollinated by *M. tuberculata* (Crete, Rhodes). The name *O. cretica* probably refers to the late flowering species. The distribution of the two species is demonstrated.
3. *O. reinholdii* is pollinated by *Eupavlovskia obscura* a genus closely related to the genus *Melecta*. Possibly there also exist two species differentiated by two pollinators. The second species is probably pollinated by *E. funeraria* and looks similar to *O. cretica*.
4. *O. attica/umbilicata* is pollinated by closely related species of the long-horned bees *Eucera* (subgenus *Atopeucera*). Proof is given from Israel, Cyprus, Lesbos and southern Greece. *O. bucephala* Gözl & Reinhard from Lesbos which recently was distinguished as a new species has its own pollinator: *E. curvitaris* which is much bigger than the pollinators of *O. attica/umbilicata*. In addition to the morphological findings of GÖLZ & REINHARD the status of *O. bucephala* as a species is confirmed by the existence of a specific pollinator.
5. Besides *O. heldreichii* and *O. minutula* Gözl & Reinhard there are at least three other taxa from the *O. oestrifera*-group in Greece concerning flower morphology and phenology. Provisional we call them *O. cornuta* small flowered, *O. cornuta* large flowered and *O. brevis*. The pollination modalities are not known yet.
6. From the *O. holosericea*-group *O. heterochila* gets the status of a species. On Rhodes *Eucera cypria* was found as pollinator.
7. Apart from southern Greece *Chalicodoma parietina* as pollinator of *O. ferrum-equinum* has been also observed on Rhodes and Karpathos.
8. Data of the pollinators of the *O. argolica*-group are given. The flowers are visited by species of the bee genus *Anthophora*. *O. aegaea* (Karpathos: *A. orientalis*) and *O. lucis* (Rhodes: *A. cf. mucida*) have two completely different pollinators which establishes *O. lucis* as an own species. It is remarkable that *O. argolica* and *O. delphinensis* apparently have the same pollinator: *A. plagiata*. Both taxa seem to exclude each other in their distribution. *O. lesbis* (described recently from Lesbos) which seemingly also belongs to that group is pollinated by *Andrena curiosa*.
9. *O. spruneri* from Greece and *O. sipontensis* from southern Italy both have the same pollinator: the small black carpenter bee *Xylocopa iris*. The similarity of the two taxa concerning the flower appearance is a convergence due to an identical pollinator.
10. The pollinator *Andrena nigroaenea* gave proof of the distribution of the typical *O. sphaegodes* on Crete besides *O. cretensis* and *O. gortynia*. *O. sphaegodes* is flowering in January and February.
11. *O. lutea*, *O. sicula* (*O. lutea* ssp. *minor*, *O. galilaea*) and *O. melena* are characterized as own species by different pollinators. *O. galilaea* (*O. sicula* ssp. *galilaea*) is not a separate species but a geographic subspecies of *O. sicula*.
12. *O. sitiaca* which was recently described from Crete has *Andrena nigroaenea* as pollinator. This species differs from *O. israelitica* also concerning the pollinator (*A. flavipes*).
13. There are given more pollinator and distribution data for the species of the *O. fusca*-group. Of the nine distinguishable taxa in the eastern Mediterranean four are endemic on Crete. Three species are widely distributed: *O. cinereophila-fusca*, *O. flavipes-fusca* and probably *O. nigroaenea-fusca*. The two latter species don't exist on Crete and Cyprus. There they are substituted by the equivalent species *O. sitiaca* (Crete) and *O. israelitica* (Cyprus). From Lesbos an *O. fusca*-taxon is presented which is very efficiently pollinated by the beetle *Blithopertha lineolata* (Scarabaeidae).

## I. Einleitung

Die Arten der Orchideengattung *Ophrys* imitieren, um bestäubt zu werden, mit ihren Blüten kopulationsauslösende Signale (KULLENBERG 1961, PAULUS & GACK 1980, 1990b), die bestimmte Hymenopterenarten anlocken. Diese Signale sind primär von den Bestäuberinsekten in ihrer eigenen Evolution entwickelt worden. Sie dienen ihnen als gut funktionierende Mechanismen zur spezifischen Arterkennung und zur Verhinderung von Hybridisierungen. Von diesen prägameten (vor der Befruchtung wirkenden) Isolationsmechanismen der Bestäuber „profitieren“ die *Ophrys*-Arten, indem sie diese durch Imitation für ihre eigene genetische Isolation nutzen. Da normalerweise jede *Ophrys*-Art die spezifischen artisolierenden Signale einer Bestäuberart (manchmal weniger verwandter Arten) kopiert, ist auch die Beziehung *Ophrys*-Art/Bestäuber-Art hochspezifisch.

Bestäuber stellen daher für die *Ophrys*-Art einen prägameten Isolationsmechanismus dar, der normalerweise durch seine Spezifität eine Hybridisierung verhindert. Genauer gesagt handelt es sich um einen Mechanismus, der sogar bereits vor der Bestäubung wirkt. Solche Mechanismen werden als „prepollinating mechanisms“ bezeichnet (LEVIN 1978, STEBBINS 1966).

Der Nachweis für die hohe Spezifität der *Ophrys*-Bestäuber-Beziehungen ist bereits für eine ganze Reihe von *Ophrys*-Arten erbracht worden (KULLENBERG et al. 1984; PAULUS 1988b; PAULUS & GACK 1981, 1983a, 1986, 1990a, Zusammenfassung 1990b; VÖTH 1984, 1985, 1987; WARNCKE & KULLENBERG 1984). Auf mehreren Reisen in das östliche Mittelmeergebiet haben wir erneut versucht, weitere Bestäuber zu finden und sie mit Hilfe von Auswahltests im Freiland auf ihre Spezifität zu prüfen. Die Ergebnisse werden in folgender Arbeit dargestellt, mit anderen Daten verglichen und diskutiert.

## II. Untersuchungsgebiete und Methoden

Die Methoden der Bestäubersuche und Feststellung der Bestäuberspezifitäten sind bei PAULUS (1988a) genauer beschrieben. Auf folgenden Reisen wurden Bestäuberdaten erarbeitet:

Mittelgriechenland (Thessalien): 19./20. 4. 1986, 18.—20. 4. 1989.

S-Griechenland (Attika): 22./23. 3. 1986, 6.—18. 4. 1986, 2./3. 4. 1989, 17. 4. 1989.

Peloponnes: 23./24. 4. 1984, 13.—15. 4. 1984, 21. 3. 1985, 3. 4. 1985, 6.—18. 4. 1986, 15.—17. 4. 1987, 16. 3. 1989.

Kreta: in den Jahren 1982—1989 haben wir fast jedes Jahr die Insel zwischen Mitte März und Mitte April besucht, dazu kommt ein Aufenthalt vom 14.—21. 2. 1988 (PAULUS & GACK 1986, PAULUS 1988b)

Karpathos: 22.—29. 3. 1989

Rhodos: 19.—31. 3. 1987

Lesbos: 4.—13. 4. 1989

Zypern: 28. 2.—14. 3. 1986 (PAULUS & GACK 1990a)

Israel: 4.—15. 3. 1984 (PAULUS & GACK 1986)

Für einige *Ophrys*-Artengruppen werden auch Daten zum Vergleich aus Süd-Italien und Sizilien herangezogen. Diese Gebiete besuchten wir an folgenden Terminen:

S-Italien (Mte. Gargano, S. Apulien, Mte. Pollino): 16—22. 4. 1984, 19. 3. 1985, 2.—24. 4. 1985, 6.—15. 4. 1988, 13.—15. 3. 1989 (PAULUS & GACK 1986).

Sizilien: 19. 3.—5. 4. 1988 (PAULUS & GACK 1990b)

## III. Ergebnisse

### 1. *Ophrys speculum* Brot. (*O. vernixia*)

Bezüglich der Namensgebung fühlen wir uns nicht in der Lage zu entscheiden, ob die Argumente von BAUMANN & KÜNKELE (1986), BUTTLER (1983) oder WIRTH & BLATT (1988) zutreffen. Der Einfachheit halber schließen wir uns den Ausführungen von WIRTH & BLATT (1988) an.

Die Spiegelragwurz ist im Bereich der Ägäis weit verbreitet und an vielen Stellen nicht selten. Trotz einzelner Funde (ACKERMANN & ACKERMANN 1986) kann man davon ausgehen, daß sie auf Kreta fehlt. Dies deckt sich bemerkenswerterweise damit, daß auch ihr Bestäuber, die Dolchwespe *Campsoscolia ciliata* (CORREVON & POUYANNE 1916, POUYANNE 1917), dort nicht verbreitet ist. Doch bereits auf Karpathos ist *O. speculum* regelmäßig nachgewiesen, auch wenn sie dort eher selten zu sein scheint (RECHINGER 1943, NELSON 1962, GREUTER et al. 1983, HILLER & KALTEISEN 1988; eigene Funde: 24. 3. 1989 südl. Kato Dio/Aperi 2 Ex.). Interessanterweise liegen bis heute keinerlei Bestäubernachweise aus dem östlichen Areal vor. Vielleicht liegt dies daran, daß der Blühbeginn (Ende Februar/Anfang März) so früh liegt, daß bisher kaum Gelegenheit für Bestäuberbeobachtungen gegeben war. Die im östlichen Mittelmeerraum fliegenden *C. ciliata* ♂♂ sind deutlich dunkler rotbraun gefärbt als die im Westen. Auffallend ist, daß auch die östlichen *O. speculum*-Blüten deutlich dunkler gefärbt sind. Dies betrifft vor allem den rostroten Lippensaum sowie das Blau des Spiegels.

## 2. *Ophrys regis-ferdinandii* (Renz) Buttler

Bislang hatten wir nur auf Rhodos Gelegenheit, diese von *O. speculum* klar verschiedene Art zu studieren. Sie blüht 2–3 Wochen später als die großblütigere Spiegelragwurz, was nicht bedeutet, daß beide Arten nicht nebeneinander gefunden werden können. Trotz vieler intensiver Bemühungen konnten wir keinen Bestäuber ausfindig machen. Wegen der großen Ähnlichkeit mit *O. speculum* käme als Bestäuber eine andere Dolchwespenart in Frage. Die einzige weitere Art dieser Wespengruppe, die zu dieser Jahreszeit bereits fliegt, ist *Campsomeris thoracica*. Sie ist jedoch einerseits viel zu groß, andererseits ist ihre Flugzeit zur Hauptblütezeit von *O. regis-ferdinandii* längst vorüber. Alle anderen Dolchwespenarten sind im allgemeinen Sommertiere. Dies gilt im übrigen in gleicher Weise für die südliche iberische Halbinsel, wo die ähnlich aussehende *O. lusitanica* (O. & E. Danesch) Paulus & Gack vorkommt, deren Bestäuber auch nicht bekannt ist. Wir vermuten, daß hier Bestäuber am Werk sind, die nicht zu den Dolchwespen gehören. Einen ähnlichen Fall konnten wir auch für *O. aymaninii* in Südfrankreich zeigen, die wider Erwarten nicht von einer anderen Grabwespenart (*Sphecidae*), sondern von *Andrena combinata*, also einer Biene bestäubt wird (PAULUS & GACK 1990b).

Im östlichen Mittelmeergebiet gibt es allerdings eine große Schwebfliege (*Merodon velox*, *Syrphidae*), die eine geradezu erstaunliche optische Ähnlichkeit mit der Lippe von *O. regis-ferdinandii* aufweist (Abb. 1, s. Farbtafel 2, o. l.). Dies gilt allerdings nur für die  $\sigma\sigma$  dieser Fliege. Sie haben einen kräftigen Blauschiller auf ihren Flügeln, der sehr gut dem Blau des Spiegels entspricht. Wenn die Flügel über dem Hinterleib zusammengelegt werden, schaut nur die gelblich rotbraun behaarte Abdomenspitze heraus, die genau der entsprechend behaarten und gefärbten Labellumspitze der Blüte entspricht. Die Weibchen der Schwebfliege haben mehr oder weniger glasig helle Flügel und sind nicht so bunt gefärbt. Wir haben mehrfach versucht,  $\sigma\sigma$  zu Anflügen auf *O. regis-ferdinandii* zu animieren. Es erfolgten jedoch nur ganz selten kurze „Angriffe“, die vermutlich durch den blauen Spiegel der Blüte ausgelöst worden sind. Schwebfliegen treten als Bestäuber von *Ophrys* gelegentlich bei uns in Mitteleuropa auf. Hier wurden mehrfach *Microdon latifrons* (ENGEL 1985) und die nah verwandte *M. mutabilis* als sehr effektive Bestäuber von *O. holosericea* (eigene Beobachtungen bei Freiburg) oder gar *O. apifera* (HOFFMANN 1981) beobachtet. Auch andere Fliegen (Diptera) wurden gelegentlich beim *Ophrys*-Blütenbesuch gesehen. So liegt uns ein Fotobeleg vor (südl. Rome, 27. 5. 1985 fot. H. REINHARD, Zürich), auf dem eine Dickkopffliege (*Conopidae*, *Myopa* ?) auf *O. scolopax* sitzt und insgesamt mindestens 9 Pollinien (2 am Kopf, 4 an den Mittelbeinen, 3 auf dem Hinterleib) trägt. Alle diese Fliegen zeigen kaum Ähnlichkeit mit den von ihnen besuchten *Ophrys*-Blüten. Welchen Grund die verblüffende Ähnlichkeit von *M. velox  $\sigma\sigma$  mit der Blüte von *O. regis-ferdinandii* hat, ist uns derzeit nicht bekannt.*

## 3. *Ophrys cretica* (Vierh.) Nelson

Gegenüber den Ausführungen von PAULUS (1988) kann nur wenig Neues berichtet werden. Nach dem derzeitigen Stand unserer Kenntnis verbergen sich unter diesem Namen zwei biologische Arten, die blütenmorphologisch, blühphänologisch und vor allem durch zwei verschiedene Bestäuber klar getrennt sind (Abb. 2). Nach der Terminologie von NELSON (1962) handelt es sich um die als *O. cretica* ssp. *karpathensis* bzw. ssp. *naxia* (frühblühende Sippe) und als *O. cretica* ssp. *cretica* (später blühende Sippe) bezeichneten Sippen. *O. „karpathensis“* wird von *Melecta albifrons* (PAULUS & GACK 1983a, 1986), *O. cretica* (inklusive der gehöckerten Form) von *M. tuberculata* bestäubt. Nach BAUMANN & KÜNKELE (1986) sollen jedoch alle diese Namen invalid sein. Wegen fehlender Holotypus-Angaben bei *O. cretica* ssp. *karpathensis* und ssp. *naxia* kann und muß dem zugestimmt werden. Die Begründungen für die Ungültigkeit des Namens *O. cretica* dagegen ist aber nicht zwingend. VIERHAPPER (1916) hat seine *O. cretica* als „Forma“ (also im damaligen Sinne von Subspezies oder Rasse) von *O.*

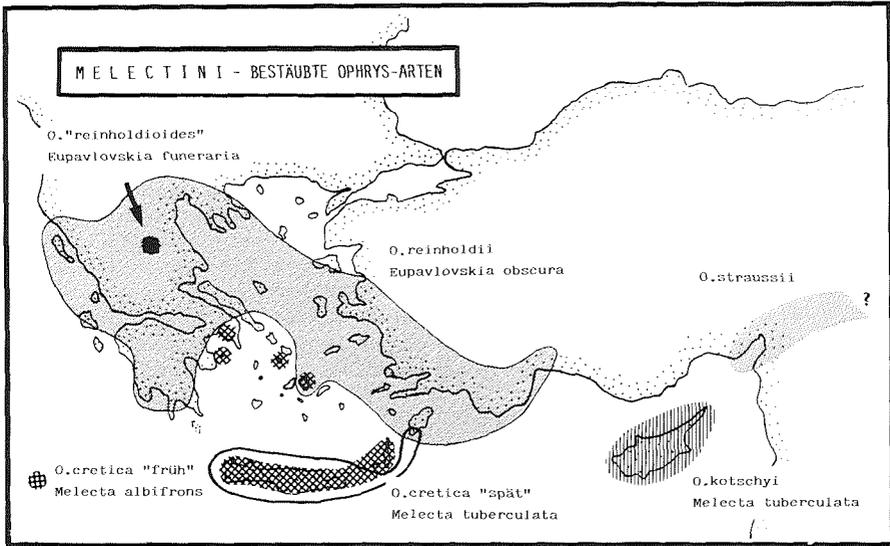


Abb. 2: Bisher bekannte Verbreitung der von Vertretern der Tribus Melectini (Anthophoridae) bestäubten *Ophrys*-Sippen.

*spruneri* beschrieben. Nach Überprüfung des Originalmaterials (Botanisches Institut der Universität Wien) können die Funddaten weiter präzisiert werden: 1. „Kreta Nordküste: auf dem Hügel südlich Knossos, 23. 4. 1914“, F. v. Wettstein; 2. „Kreta, Nordküste Knossos bei Candia, 24. 4. 1914“, F. v. Wettstein und 3. „Südküste, Tybaki, 16. 4. 1914“. Danach bezieht sich die Originalbeschreibung Vierhappers ganz eindeutig auf die spätblühende Sippe. Auch die Blütenanalyse und die Originalabbildung (nach einer von WETTSTEIN im Gelände angefertigten Originalskizze) beziehen sich auf die späte *O. cretica*. Schon NELSON selbst hat die später blühende Sippe ja als die typische *O. cretica* aufgefaßt, so wie dies auch RENZ (1932) für die östliche, gehöckerte Form getan hat (*O. spruneri* ssp. *cretica* [Vierh. ex Soó 1926] Renz). NELSON (1962) hat sie schließlich in den Artrang erhoben, was von BAUMANN & KÜNKELE (1986) unter Verweis auf den ICBN. Art. 33.4 nicht akzeptiert wird („Rassenkreis“ sensu NELSON). Zwei Gründe sprechen unserer Meinung nach klar gegen eine solche Einschränkung: NELSON hat den Begriff Rassenkreis von RENSCH (1929) übernommen, der ihn in erster Linie für Komplexe geographischer Rassen definiert hat, die sich auseinander entwickelt haben, geographisch einander vertreten und von denen jeweils die benachbarten miteinander unbegrenzt fruchtbar sind. Wenn das Verbreitungsgebiet des ganzen Rassenkreises nicht kontinuierlich ist, entscheidet der Prozentsatz der morphologischen und physiologischen Differenzen, die zugleich ein wenigstens annähernder Maßstab dafür sind, ob eine unbegrenzt fruchtbare Kreuzung der fraglichen Formen zu erwarten ist, über den systematischen Status. RENSCH betont nun weiter ausdrücklich (S. 13), „daß es sich hier nur um ein neues Wort handelt — der Begriff (Rassenkreis) deckt sich, von einigen extremen Fällen abgesehen, mit dem, was viele ‚moderne‘ Systematiker als ‚ART‘, KLEINSCHMIDT (1926) und seine Anhänger als ‚Formenkreis‘, die Vetter SARASIN, PLATE u. a. als ‚Rassenkette‘ bezeichnen.“ Auch heute wird ähnlich verfahren, indem man für die besonders markanten Fälle den Terminus „Allospesies“ verwendet (MAYR 1975). NELSON hat sich demnach nicht anders als RENSCH verhalten, indem er aus

evolutionsbiologischen Erwägungen Art durch das andere Wort Rassenkreis ersetzt hat. Daß nun dieses Wort im ICBN nicht aufgeführt ist, tut der Handhabung als Spezies keinen Abbruch. Der zweite Grund, der gegen die Einschränkung spricht, ist die Verwendung der Taxonomien und ihrer Rangstufen selbst. Die Benennungen *O. spruneri* ssp. *cretica* oder *O. cretica* legen die betreffenden Rangstufen ganz automatisch fest, gleichgültig, ob der betreffende Autor seine Privatmeinung vertritt und diese einmal als Art, Rassenkreis, Formenkreis, Allospezies, Kryptospezies, Agamospezies oder sonst wie **interpretiert**. Im ersten Fall ist *cretica* im Rang der Unterart, im zweiten Fall im Rang der Art festgelegt. Ein Name ist nicht dadurch invalid, daß der betreffende Autor für die Rangstufe einen im ICBN nicht verwendeten Terminus verwendet. *O. doerfleri* kann sich keinesfalls auf eine dieser Sippen beziehen, wie CAMPBELL (1982) und GÖLZ & REINHARD (1985, 1987) gezeigt haben. Schon Soó (1926) hatte diese Sippe als mutmaßliche Hybride zwischen einem Vertreter der Sektion Oestriiferae (auf Kreta nur *O. hel-dreichii*) mit einer nicht bekannten weiteren Art (wohl am ehesten *O. cretica* ?) bezeichnet.

Der Name *O. cretica* ist daher aus unserer Sicht valid und verfügbar und bezieht sich wie von NELSON bereits gehandhabt auf die spät blühende Art. Dies bedeutet, daß die früh blühende Sippe neu benannt werden muß.

Im Moment verwenden wir für die früh blühende Art den A r b e i t s n a m e n *O. albifrons-cretica*, für die spätere *O. tuberculata-cretica*. *O. albifrons-cretica* ist bislang von Kreta, Karpathos, Aegina, Naxos, *O. tuberculata-cretica* bisher nur von Kreta und dem Südzipfel von Rhodos bekannt. HERTEL (1986) meldet allerdings einen Neufund von *O. cretica* von der NO-Peloponnes (Gythion-Skala, 31. 3. 1985) (Einzelfund). Die abgebildete Blüte ähnelt zwar einer gehöckerten *O. cretica*, doch sprechen die übrigen Merkmale klar für die frühblühende *O. cretica*. Zudem gibt es aber auf Aegina auch gehöckerte Blüten, die dennoch der frühblühenden *O. cretica* zuzuordnen sind (REINHARD, mdl. Mitt.). Ein klares Bild kann sich erst nach der Bestätigung der Funde sowie nach Bestäuberbeobachtungen am Fundort ergeben. Bestäubernachweise liegen vor aus Kreta (PAULUS & GACK 1983a, 1986; PAULUS 1988b), Aegina (VÖTH 1986) und Rhodos (PAULUS 1988b). Auf Karpathos fanden wir im Süden der Insel stattliche Populationen, deren Blüten verglichen mit den Pflanzen von Kreta eine viel höhere Zeichnungsvariabilität auf dem Labellum aufwiesen. Wir konnten zwar keine Pseudokopulationen sehen, doch haben wir viele *M. albifrons*-Männchen mit Kopfpollinen gefangen, die sie nur von *O. albifrons-cretica* entnommen haben können. Gleiches gilt auch für das Vorkommen auf der Insel Naxos (PAULUS & GACK, unveröff.). Ob auf Karpathos auch *O. tuberculata-cretica* vorkommt, ist bisher nicht bekannt. Gleiches gilt für die Insel Naxos.

#### 4. *Ophrys reinholdii* Fleischmann

Diese markante Art ist im östlichen Mittelmeerraum weit verbreitet, wenn sie auch nicht überall häufig ist (Abb. 3). Als Bestäuber wurde *Eupavlovskia obscura* von der Insel Rhodos genannt (BAUMANN & HALX 1972 sub *Melecta* spec.; die spätere Determination erfolgte durch LIEFTINCK 1980). Die Gattung *Eupavlovskia* ist sehr nahe verwandt mit *Melecta* und ist wie diese eine sogenannte Kuckucksbiene. Sie parasitieren bei Pelzbiene der Gattung *Habropoda* (*Eupavlovskia*) bzw. der Gattung *Anthophora* (*Melecta*). Wir konnten bislang Bestäuberbeobachtungen nur auf Rhodos und in Mittelgriechenland machen. In Rhodos fingen wir gelegentlich *E. funeraria* mit Kopfpollinien, die nur von *O. reinholdii* stammen können. Im Freiland provozierte Anflüge von dieser Bieneart erwiesen sich als sehr uneffektiv, da die Männchen zwar oft angelockt wurden, aber nur sehr schwaches Pseudokopulationsverhalten zeigten. Die pollinientragenden Männchen dieser Art zeigen aber, daß auch diese Biene zumindest gelegentlich als Bestäuber auftritt. *E. obscura* haben wir in Rhodos nicht finden können. Dagegen konnten wir 1 pollinientragendes ♂ dieser Art in S-Griechenland (Umg. Elaeon, westl. Delphi/Itea, 18. 4. 1986) fangen, an einem Hang, auf dem typische *O. reinholdii* nicht selten waren.

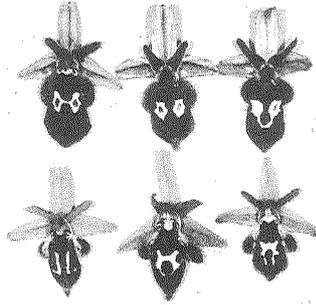


Abb. 3: *Ophrys reinholdii* (obere Reihe) im Vergleich mit der *O. reinholdii*-ähnlichen *Ophrys* aus Mittelengland (untere Reihe).

Im nördlichen Thessalien fanden wir im Gebiet südlich Elasson einen *O. reinholdii*-Bestand (ca. 15 Pflanzen), mit Blüten, die in ihrer Blütenmorphologie sehr stark an *O. cretica* erinnern (Abb. 2, 3). Sie sind kleiner und schlanker als bei typischen *O. reinholdii*, das Perigon ist einfarbig grün. Das Mal ist wesentlich vielgestaltiger und hat in der Regel Verbindung zur Lippenbasis. Es ähnelt damit der Malform von *O. strausii* bzw. *O. reinholdii* ssp. *leucotaenia* Renz & Taubenheim, ohne diesen Sippen aber sonst besonders ähnlich zu sein. Vermutlich haben WILLING & WILLING (1985) ähnliche Pflanzen bei Dhriovouni (Prov. Kozani, UTM: EK 3569) in Mittelgriechenland gefunden, die sie aber für apochrome Farbvarianten von typischen *O. reinholdii* halten (f. *albovirescens*). Doch auch ihnen ist eine gewisse Ähnlichkeit mit *O. cretica* aufgefallen.

Nachdem wir 1986 zwar einige bestäubte Pflanzen, aber keinen Bestäuber gefunden hatten, beschäftigten wir uns 1989 nochmals mit diesen Pflanzen. Wir fanden an besagter Stelle wieder genügend Exemplare, die aber diesmal in ihrer Phänologie (20. 4.) schon weit fortgeschritten waren. Um Auswahltests durchführen zu können, hatten wir aus dem Raum Elaeon östl. Amphissa typische *O. reinholdii* mitgenommen. Leider gelang es uns nicht, Freilandanflüge zu sehen, da *Eupavlovskia* ♂♂ bereits zu selten waren. Mit 2 gefangenen ♂♂ von *E. funeraria* machten wir schließlich etliche sogenannter „Röhrchen-Tests“ (PAULUS 1988b), indem wir ihnen in einem größeren Röhrchen abwechselnd Blüten der typischen und der *O. cretica*-ähnlichen *O. reinholdii* anboten. Beide Männchen zeigten eindeutige und langanhaltende Pseudokopulationen ausschließlich auf der *O. cretica*-ähnlichen *O. reinholdii*! Dies ist ein zwar noch keineswegs gesicherter Nachweis für Artverschiedenheit, doch ein klarer Hinweis. Ein zweiter Hinweis in diese Richtung könnte eine weitere Freilandbeobachtung sein, die wir kurz vorher (18. 4. 1989) südlich von Lamia gemacht haben. Dort flogen 2 ♂♂ von *E. funeraria*, denen wir typische *O. reinholdii* von Amphissa anboten. Doch sie ignorierten sie vollständig.

Das derzeitige Bild des Bestäuberverhaltens und dessen Spezifität ist noch nicht sehr überzeugend, da viel zu wenige eindeutige Befunde vorliegen. Folgende Arbeitshypothese soll Grundlage für weitere Beobachtungen sein:

— Die typische *O. reinholdii* wird von *E. obscura* bestäubt. Positive Nachweise liegen bislang nur von Rhodos (BAUMANN & HALX 1972) und S-Griechenland (allerdings nur ein pollinientragendes ♂) vor. Unsere eigenen Beobachtungen auf Rhodos beziehen sich auf die nächstverwandte *E. funeraria*, die zwar Interesse für *O. reinholdii* zeigten, aber kaum die regulären Bestäuber darstellen.

— Die *O. cretica*-ähnliche *O. reinholdii* von Mittelgriechenland wird von *E. funeraria* bestäubt. Die Nachweise sind lediglich Pseudokopulationen im „Röhrchen-Test“, die unbedingt durch Freilandanflüge bestätigt werden müssen.

Uns ist derzeit nichts über die weitere Verbreitung der *O. cretica*-ähnlichen *O. reinholdii* bekannt. Es wäre interessant, ob beide Formen auch nebeneinander vorkommen. Im Gebiet südlich Elason haben wir ausschließlich letztere gefunden. Sie wächst dort zusammen mit *O. helenae*, *O. mammosa*, *O. epirotica*, *O. attica*, *O. speculum*, *Orchis morio* und *O. tridentata*.

#### 5. *Ophrys umbilicata* Desf. und *O. attica* (Boiss. & Orph.) Jacks.

Diese beiden Sippen gehören im östlichen Mittelmeerraum neben dem Artenkomplex *O. scolopax-oestrifera* zu den nur schwierig abgrenzbaren Arten. BAUMANN & KÜNKELE (1986) betrachten beide Sippen als verschiedene Arten. GÖLZ & REINHARD (1983, 1984) zeigten, daß zwischen beiden Sippen keine nennenswerte Sippendifferenz besteht. Sie fassen daher die „Formen“ *O. carmeli*, *O. orientalis*, *O. attica* und *O. umbilicata* zu einer Art *O. umbilicata* Desf. zusammen. Über die Bestäuber ist bislang nicht sehr viel bekannt. VÖTH (1984) fand auf der Insel Aegina *Eucera seminuda* als Bestäuber für *O. umbilicata* (*O. attica*). Wir konnten in Südypern *E. gaullei* für *O. umbilicata* nachweisen. Die Langhornbienen machten keinen Unterschied zwischen Blüten mit grünem oder buntem Perigon (PAULUS & GACK 1990a). In Israel haben wir zwar keine Pseudokopulationen gesehen, doch in Blüten von *Serapias orientalis* einige übernachtende Bienen mit Kopfpollinien von *Ophrys* gefunden. Es handelte sich vor allem um *E. galilaea* und je 1 Exemplar von *E. cypria*, *E. fufurea* und *E. punctulata* (PAULUS & GACK 1990b). Die drei letztgenannten *Eucera*-Arten könnten ihre *Ophrys*-Pollinien aber auch von *O. holosericea* oder *O. bornmuelleri* ssp. *carduchorum* haben (neben der typischen *O. bornmuelleri* kommt unserer Meinung nach in Nord-Israel auch die *O. levantina*-ähnliche, aber kleinblütigere *O. bornmuelleri* ssp. *carduchorum* vor). Auf der Insel Lesbos konnten wir auf *O. umbilicata* Anfang April 1989 bei Pirgi südwestlich Mytilini am Ufer des Kolpos Geras zahlreiche Anflüge und intensive Pseudokopulationen von der kleinen Langhornbiene *E. spatulata* beobachten (Abb. 4). Auch hier machten die Tiere keinen Unterschied zwischen Blüten mit grü-



Abb. 4: *Ophrys umbilicata* mit ihrem Bestäuber *Eucera spatulata* (Lesbos).

nem oder buntem Perigon. Die anderen kleinen Langhornbienen, die im selben Habitat flogen (*E. rhodia* Tkalcu, *E. euroa* Tkalcu und *E. punctulata* Alfken), zeigten keinerlei Interesse. Damit sieht das Bestäuberbild zunächst nicht sehr einheitlich aus. Doch handelt es sich bei den genannten Bestäubern *E. seminuda* (Aegina), *E. galilaea* (Israel), *E. spatulata* (Lesbos) und *E. gaullei* (Zypern) um nächstverwandte Arten, die alle in die Untergattung *Atopeucera* Tkalcu gehören. Im Gegensatz zu den Arten der Gattung *Andrena* scheinen unserer bisherigen Erfahrung nach in der Gattung *Eucera* die nächstverwandten Arten an verschiedenen geographischen Lokalitäten relativ leicht als Bestäuber austauschbar zu sein, so daß die Sippenabgrenzungen innerhalb der *Ophrys*-Sektion *Fuciflorae* + *Oestriferae* auch dadurch schwieriger sind als in anderen Artengruppen.

Die bisher von Rhodos (BAUMANN & KÜNKELE 1986) und Karpathos (HILLER & KALTEISEN 1988) gemeldete *O. umbilicata* ssp. *rhodia* weist erhebliche morphologische Abweichungen von typischer *O. umbilicata* auf. Auf Rhodos kommen beide außerdem syntop vor. Aus diesen Gründen vermuten wir verschiedene Bestäuber. Während der Drucklegung wurde die Sippe in den Artrang erhoben: *O. rhodia* (Baumann & Künkele) Delforge 1990. Bestäuber haben wir auf Rhodos bislang keine finden können.

## 6. *Ophrys bucephala* Gölz & Reinhard

Diese *Ophrys*-Art wurde von GÖLZ & REINHARD (1989) von der Insel Lesbos beschrieben. Sie war ihnen schon früher (GÖLZ & REINHARD 1981) dort aufgefallen und als „großblütige *O. umbilicata*“ kartiert worden. Falls die Abtrennung als eigene Art — verschieden von *O. umbilicata* — berechtigt ist, müßte sie natürlich einen eigenen Bestäuber haben, der nicht gleichzeitig auch *O. umbilicata* besucht.

Am 7. 4. 1989 suchten wir daher die Stellen oberhalb Plomari im Süden von Lesbos auf. Tatsächlich fanden wir nach langem Suchen in dem sehr orchideenarmen Gebiet (1989 war allerdings ein generell sehr orchideenarmes Jahr) etwa 3 km nnw Plomari etwa 30 Exemplare von *O. bucephala*, die allerdings am Ende ihrer Blütezeit waren. Nach dem Fund dieser Pflanzen war uns bereits klar, daß wir es ganz sicher mit einer eigenen Sippe zu tun haben müssen, da die Blüten deutlich größer als die von *O. umbilicata* sind. Die kleine *E. spatulata* könnte niemals als Bestäuber von *O. bucephala* fungieren. Am nächsten Tag richteten wir unser Augenmerk daher auf eine deutlich größere Langhornbiene und wurden auch bald fündig. Ein Männchen

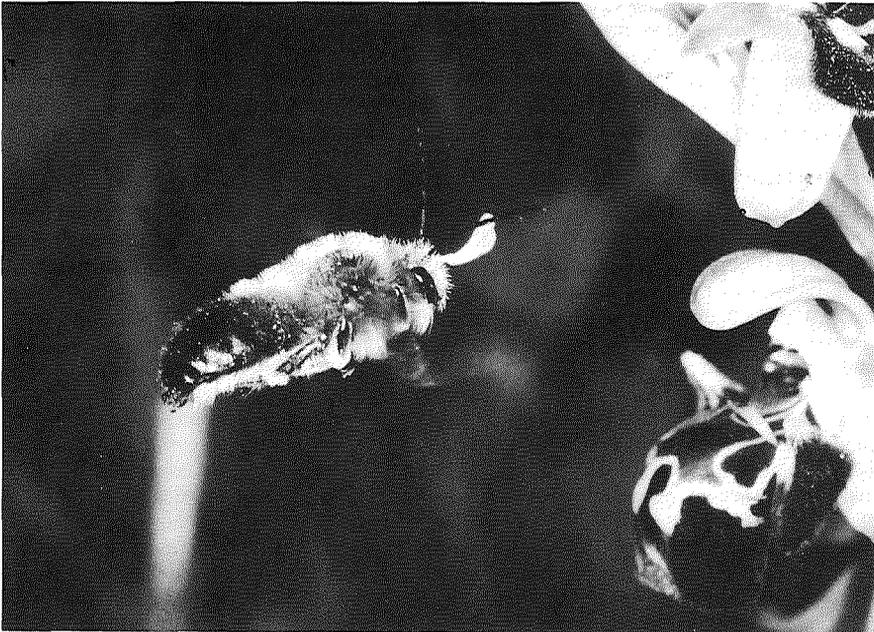


Abb. 5: *Eucera curvitaris* ♂ mit ausgestülptem Kopulationsapparat im Schwirrflyug vor *Ophrys bucephala* (Lesbos).

von *E. curvitaris* mit mehreren Kopfpollinien zeigte uns, worauf wir zu achten hatten, um mit unseren Pflanzen Anflüge zu provozieren. In einem guten Schwarmareal dieser Bienenmännchen hatten wir schließlich Erfolg. Wir erhielten viele Pseudokopulationen von ca. 20 Männchen. Sie verhielten sich ganz ähnlich, wie wir dies von *Tetralonia berlandi* auf Kreta mit *O. heldreichii* kennen: Ein ♂ kommt im schnellen, relativ lautlosen Flug zielgerichtet herbei geflogen, landet blitzschnell auf der Lippe, zeigt meist kurze Pseudokopulationen (ca. 10—15 sec), gelegentlich aber auch längere (bis 60 sec), um dann oft nach Abflug noch für viele Sekunden in einem Abstand von 3—4 cm im Schwirrfly die Lippe genau zu „inspizieren“ (sicher optisch, aber wohl auch olfaktorisch) (Abb. 5). Danach erfolgt fast immer eine weitere blitzartige Landung auf einer anderen Blüte. Andere im Gebiet fliegende *Eucera*-Arten (*E. nigrescens*, *E. punctulata* und *E. albofasciata*) zeigten keinerlei Interesse. Im Gegenteil beachteten *E. curvitaris* ♂♂ die gleichzeitig gebotenen *O. umbilicata* nicht. Genauso konnten wir keinerlei Reaktionen von *E. spatulata* beobachten, denen wir danach bei Pirgi *O. bucephala* anboten. Damit kann der Artstatus von *O. bucephala* gegenüber *O. umbilicata* als gesichert gelten. Auch gegenüber *O. flavomarginata* von Zypern und Israel, mit der *O. bucephala* gewisse Ähnlichkeiten besitzt, ist sie durch einen anderen Bestäuber abgegrenzt. *O. flavomarginata* hat auf Zypern die früh fliegende *E. dimidiata* als Bestäuber (PAULUS & GACK 1990a).

### 7. *Ophrys scolopax-oestrifera*-Artenkomplex

Die Vertreter dieses Artenkomplexes im östlichen Mittelmeerraum wurden von BAUMANN & KÜNKELE (1982a) bearbeitet. Sie betrachten die westliche *O. scolopax* und die östliche *O. oestrifera* aus „arealökologischen Gründen“ (was immer das heißen mag) als getrennte Arten. Für sie existieren im östlichen Mittelmeerraum zwei Sippen: eine lang gehörnte Form (*O. oestrifera* ssp. *oestrifera*) und eine kurz gehörnte Form (*O. oestrifera* ssp. *bremifera*). Die lang gehörnte Sippe wurde früher als *O. cornuta* bezeichnet. Daneben erkennen sie als eigene Arten noch *O. heldreichii*, *O. isaura* und die großblütige *O. umbilicata*-ähnliche *O. flavomarginata* an. Neuerdings haben GÖLZ & REINHARD (1989b) erneut begonnen, sich mit diesem Komplex zu beschäftigen. Sie beschrieben zwei neue Arten, die eher *O. scolopax* ähnlich sind: *O. lapethica* aus Zypern und *O. minutula* aus Lesbos.

#### a. *Ophrys lapethica* Gözl & Reinhard

Diese Art haben wir in Südzypern vor allem in den mittleren Lagen in Richtung auf das Troodos-Gebirge gesehen und hielten sie für etwas „merkwürdige“ *O. umbilicata* (6. 3. 86 bei Pareklisla viele Pflanzen, oft in ganz dicht stehenden Gruppen, fast immer mit rosa Perigon; bei Vavla besonders häufig zusammen mit einer *O. sphegodes*-ähnlichen Sippe [PAULUS & GACK, 1990a]; 9. 3. 86 bei Kissousa an abgebrannten Hängen; 10. 3. 86 bei Mallia, wieder zusammen mit der *O. sphegodes*-ähnlichen Sippe, *O. transhyrcana*, *O. israelitica* und *O. iricolor*). Da wir damals nicht zwischen *O. lapethica* und *O. umbilicata* unterschieden haben, war es nötig, unsere Bestäuberdaten erneut kritisch durchzusehen und differenzierter zu betrachten. Danach können wir jetzt folgende Aussagen machen: Wir haben nur eine einzige Pseudokopulation von *E. gaullei* auf *O. lapethica* beobachtet. Diese Pflanze war zwischen *O. umbilicata* postiert. Alle übrigen Pseudokopulationen müssen *O. umbilicata* zugeordnet werden (auf Pflanzen mit weißem, grünlichem und rötlichem Perigon). Bei Mallia und Kissousa haben wir mehrere *E. gaullei* ♂♂ mit Kopfpollinien gefangen, viele *O. lapethica*, jedoch keine *O. umbilicata* gefunden und betrachteten deshalb — vermutlich zu voreilig — *O. lapethica* als den Pollinienspender. (Daß Bienenmännchen mit ihrer „Nase“ ihre *Ophrys*-Arten zielsicherer finden können als wir, haben wir bereits öfter erkennen müssen!) Nach diesen Daten ist also die Bestätigung der Art *O. lapethica* von der Bestäuberseite her noch nicht belegt. Doch die biometrische Analyse über die Ermittlung der Sippendifferenz nach GÖLZ & REINHARD (1989) ist eindeutig genug, um beide Sippen als getrennte biologische Arten zu betrachten.

**b. *Ophrys oestrifera* aggr.**

Wer Anfang/Mitte März ins südliche Griechenland (Attica, Peloponnes u. a.) fährt, wird dort nicht selten zwei gut unterscheidbare *O. oestrifera*-Typen antreffen: eine relativ großblütige, *scolopax*-ähnliche (und daher von verschiedenen Autoren, z. B. PETER 1989, als *O. scolopax* bezeichnete), mehr oder wenig kurz gehöckerte Form und eine ebenso hoch gewachsene, aber sehr kleinblütige, mit sehr langen Hörnern versehene Form. Die großblütigere Form (*O. oestrifera* ssp. *bremifera*) beginnt früher zu blühen (vermutlich ab Anfang/Mitte März), die kleinblütige *O. oestrifera* ssp. *oestrifera* ab Mitte/Ende März. Erstere ist meist Anfang/Mitte April verblüht, während letztere oft noch bis Ende April angetroffen werden kann. In denselben Gebieten beginnt dann aber ab Ende April eine weitere Form zu blühen, nämlich wiederum eine sehr langgehörnte, aber wesentlich großblütigere Sippe. Bei ihr handelt es sich nicht um *O. heldreichii*. Mindestens diese Form ist in Griechenland weit nach Norden verbreitet und blüht dort bis Mai/Anfang Juni. Vermutlich sind diese Pflanzen identisch mit jenen, die WILLING & WILLING (1985) als *O. oestrifera* ssp. *oestrifera* var. *grandiflora* beschrieben haben. Sie vermuten, daß sich alle Angaben von *O. heldreichii* für die Peloponnes auf solche Pflanzen beziehen. VÓTH (1987) nennt allerdings *O. heldreichii* aus der Umgebung von Galaxidion (S-Griechenland) und belegt die Determination durch dort beobachtete Pseudokopulationen mit *Tetralonia berlandi*, die wir als Bestäuber dieser Art in Kreta ermittelt haben (PAULUS & GACK 1983a, 1986). Um uns im weiteren verständlich zu machen, welche der geschilderten „Formen“, die nach unserem Verständnis alle eigene Arten darstellen, gemeint sind, bezeichnen wir diese provisorisch mit (Abb. 6):

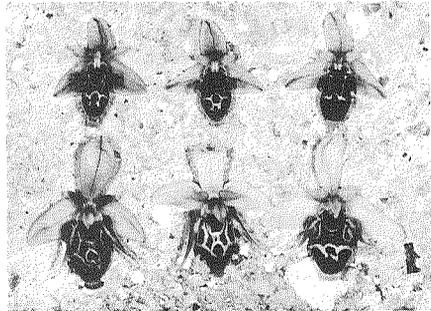


Abb. 6 obere Reihe: *Ophrys cornuta*-klein (Aegina);  
untere Reihe: *Ophrys cornuta*-groß (S-Griechenland).

*O. bremifera*: großblütig, variabel in der Hornlänge, früh blühend.

*O. cornuta*-klein: kleinblütig, lang gehörnt, früh blühend (Abb. 6, obere Reihe).

*O. cornuta*-groß: großblütig, lang gehörnt, spät blühend (Abb. 6, untere Reihe).

*O. bremifera* und *O. cornuta*-klein sind im östlichen Mittelmeergebiet offenbar weiter verbreitet. Außer im südlichen Griechenland und auf der Peloponnes haben wir beide Arten auch auf Rhodos (*O. bremifera*: Kato Kalamon, Kalathos, südl. Jennadion, Apolakkia; *O. cornuta*-klein: Kalathos, Kattavia) gefunden. Auf Lesbos haben wir nur *O. bremifera* gesehen. Auf Kreta fehlen beide Arten. Es kommt dort aus dieser Verwandtschaft ausschließlich *O. heldreichii* vor.

Daten zur Bestäubung liegen bisher kaum vor. VÓTH (1984) berichtet von seinen Befunden aus S-Griechenland und von der Insel Aegina. Er fand für eine großblütige *O. oestrifera* (wahrscheinlich *O. bremifera*) als Bestäuber *Tetralonia alternans*, eine *T. berlandi* nah verwandte Art. Für die kleinblütige Form (wahrscheinlich *O. cornuta*-klein) nennt er *Eucera punctulata*.

VÖTH selbst hat dann später (VÖTH 1987) seine Pflanzendetermination von *O. oestrifera* in *O. heldreichii* korrigiert, was wesentlich besser in das Bestäuberbild paßt. *O. heldreichii*, die wir von Kreta nach S-Griechenland transferiert haben, zogen neben ihrem Hauptbestäuber *T. berlandi* auch immer wieder *T. alternans* an.

Wir haben bisher zu diesem Problem ebenfalls nur sehr wenige weitere Daten zur Bestäubung erarbeiten können, die im folgenden kurz zusammengestellt sind.

### ***O. breimifera***

Aufgrund der ursprünglichen Meldung von VÖTH (1984), daß nämlich *Tetralonia alternans* der Bestäuber von *O. breimifera* sei, haben wir vor allem bei Mykene und Delphi versucht, diesen Befund zu bestätigen. Doch zu unserem großen Erstaunen zeigten diese Langhornbienen stets nur ein sehr schwaches Interesse. Nach vielen Versuchen, auch in verschiedenen Jahren, sind wir zu dem Schluß gekommen, daß diese Langhornbiene kein regulärer Bestäuber von *O. breimifera* sein kann. Dies paßt natürlich sehr gut zu der später erfolgten Korrektur von Herrn VÖTH (1987), daß seine getesteten Pflanzen nicht *O. breimifera*, sondern *O. heldreichii* gewesen waren.

Auf der NO-Peloponnes bei Skotini beobachteten wir am 10. 4. 1986 eine sehr intensive Pseudokopulation mit Pollinienentnahme der Mörtelbiene *Chalicodoma manicata* (*Megachilidae*). Da diese Biene überhaupt nicht in das Bestäuberbild paßte (alle Arten dieser *Ophrys*-Sektion werden von Langhornbienen bestäubt), schenkten wir diesem Befund keine weitere Beachtung. Doch einen Tag später erhielten wir bei Kesari wieder einen solchen Anflug von *C. manicata*, so daß jetzt dieser Befund zumindest verdächtig erscheint. Ende März 1990 beobachteten wir allerdings bei Nemea (NO-Peloponnes) wieder eine Pseudokopula von dieser Mörtelbienenart. Auch wenn dies bereits drei unabhängige Beobachtungen sind, möchten wir wegen der aus dem bekannten Rahmen fallenden Bestäuberbeziehung noch zurückhaltend sein und in dieser Art noch nicht den regulären Bestäuber sehen.

Darüber hinaus haben wir *O. breimifera*-Pflanzen mit zum Teil langen Seitenhöckern, die damit *O. heldreichii* ähnlich waren, aus dem südwestlichen Attika (nördl. Megara, Anfang April 1986) und Mykene (April 1986) auf Attraktivität für *Tetralonia berlandi* und *T. alternans* getestet. Die  $\sigma\sigma$  zeigten zwar zunächst Interesse, aber nur selten Landungen oder gar Pseudokopulationen. Diese Pflanzen sind den *O. cornuta*-groß recht ähnlich, blühen aber deutlich früher.

Auf Lesbos fanden wir am 3. 4. 1989 nördlich von Plomari die einzigen frisch aufgeblühten *O. breimifera* (zumindest möchten wir sie im Moment hier einordnen, obwohl sie viel eher an *O. scolopax* erinnerten), doch konnten wir keine Pseudokopulationen sehen. Wir konnten lediglich 1  $\sigma$  von *E. albofasciata* Alfken mit 4 Kopfpollinien fangen (auf der Höhe zwischen Plomari und Agiassos), welche nach den Fundumständen und der Körpergröße der Biene zu schließen von *O. breimifera* stammen könnten. Außer *O. bucephala*, über deren Bestäubung wir bereits oben berichtet haben, fanden wir im gesamten Gebiet keine weitere *Ophrys* der *O. oestrifera*-Gruppe (also weder *O. cornuta*-klein noch *O. minutula*).

### ***Ophrys cornuta*-klein (Abb. 6, obere Reihe):**

Wie schon erwähnt hat Vöth (1984) *E. punctulata* als Bestäuber aus S-Griechenland (Galaxidion) gemeldet. Wir haben nur einige wenige Anflüge von der überall in S-Griechenland und der Peloponnes häufigen kleinen *E. puncticollis* gesehen. Doch die Mehrzahl der gleichzeitig fliegenden  $\sigma\sigma$  reagierte überhaupt nicht, so daß diese Biene wohl höchstens gelegentlich Bestäubungen vornimmt. Ähnliches gilt für mehrere Pseudokopulationsbeobachtungen von *E. signifera* Tkalcu auf Aegina am 15. 4. 1989. Die Blühzeit von *O. cornuta*-klein war in diesem Jahr im Prinzip bereits beendet, so daß die Chance relevante Bestäubungsbeobachtungen ma-

chen zu können, gering war. Die gefundenen Langhornbienen gehören alle jeweils verschiedenen Untergattungen an, so daß noch weitere abgesicherte Daten gesammelt werden müssen, bevor definitive Aussagen gemacht werden können.

#### ***Ophrys cornuta*-groß (Abb. 6, untere Reihe):**

Da diese *Ophrys* erst sehr spät zu blühen beginnt, hatten wir bisher kaum Gelegenheit, sie auf Bestäuber zu testen. 1989 fanden wir wegen der ungewöhnlich weit fortgeschrittenen Vegetation auf Aegina die ersten Pflanzen bereits am 15. April. Sie waren allerdings noch in Knospe. Die meisten anderen *Ophrys*-Arten waren längst verblüht (so *O. cretica*, *O. ferrum-equinum*, *O. flavipes-fusca* u. a.). Lediglich *O. melena* gab es noch allenthalben.

Am 17. 4. 1989 fanden wir die allerersten bereits blühenden Exemplare ca. 8 km nwn Elaeon (östl. Amphissa in S-Griechenland), wo sie zusammen mit den bereits weit fortgeschrittenen *O. reinholdii*, *O. delphinensis*, *O. spruneri* und *O. mammosa* wuchsen. Bestäuber konnten wir keine finden. Bekannt wurden uns lediglich schwache Attraktionen von *E. fufurea* (Lefkada 20. 5. 1989) und *E. longicornis* (Prespa-See, N-Griechenland) (Dr. I. HOPP, Freiburg, mdl. Mitt.), die aber wohl keine regulären Bestäuber darstellen.

#### ***Ophrys heldreichii***

PAULUS & GACK (1983a, 1986), VÖTH (1987) und PAULUS (1988) haben für diese großblütige Art die entsprechend große Langhornbiene *T. berlandi* als Bestäuber gefunden. Nachweise liegen bislang für Kreta und S-Griechenland (Galaxidion) vor. Auf Karpathos haben wir 1989 zwar viele *O. heldreichii* gesehen, aber keine *T. berlandi*. Pflanzen, die wir von Karpathos nach Kreta transferierten, waren für die dortigen *T. berlandi* genauso attraktiv wie die kretischen, so daß wohl auch auf Karpathos diese Biene der Bestäuber ist.

### **8. *Ophrys holosericea* aggr.**

#### **a. *O. holosericea* — *O. episcopalis* — *O. apulica***

Nach WIRTH & BLATT (1988) soll unsere Hummelragwurz wieder einmal *O. fuciflora* heißen. Wie im Fall von *O. speculum* vermögen wir die Berechtigung nicht zu beurteilen. Wir bleiben daher bei *O. holosericea*.

Die Hummelragwurz-Verwandschaft haben wir vor allem auf Kreta untersucht (PAULUS & GACK 1986, PAULUS 1988b). Danach stellen auf dieser Insel die beiden dort vorkommenden „Typen“ zumindest aufgrund der Bestäuber klar verschiedene Arten dar: *O. holosericea* mit *Tetralonia cressa*, *O. episcopalis* (*holosericea* ssp. *maxima*) mit *T. berlandi* als Bestäuber. Beide Bienen selektierten in zahlreichen Konkurrenztests im Freiland eindeutig. Da in S-Italien und Sizilien auch *O. apulica* von *T. berlandi* bestäubt wird, haben wir die Ähnlichkeiten zwischen *O. apulica* und *O. episcopalis* als Parallelismus, die zwischen *O. heldreichii* und *O. episcopalis* als Konvergenz interpretiert. Kompliziert könnte der Fall noch dadurch werden, daß es auf einigen Ägäis-Inseln (Rhodos, Kos, Naxos und Syros) Pflanzen gibt, die von GÖLZ & REINHARD (1978) und PETER (1989) als *O. apulica* angesprochen werden. Tatsächlich haben Pflanzen aus S-Italien und solche aus Rhodos eine nur sehr geringe Sippendifferenz (GÖLZ & REINHARD, zit. in PETER 1989). Wir haben auf Rhodos solche Pflanzen gesehen und sind noch nicht restlos überzeugt, daß es sich um *O. apulica* handelt. Da wir auf Rhodos den mutmaßlichen Bestäuber *T. berlandi* nicht finden konnten, transferierten wir Exemplare von Rhodos nach Kreta. Zu unserer Überraschung interessierten sich die dort häufig fliegenden *T. berlandi* ♂ nicht oder kaum für die rhodischen „*O. apulica*“! Ob dieses mangelnde Interesse an schlechter Blütenqualität der mitgebrachten Pflanzen lag oder ob auf Rhodos tatsächlich

ein anderer Bestäuber wirksam ist, können wir mit diesem sicherlich noch zu spärlichen Befund nicht entscheiden. Allerdings paßt dieser Befund zu Beobachtungen, die wir im April 1990 auf Naxos gemacht haben. Hier finden sich Populationen von *O. heldreichii*-ähnlichen Pflanzen, die alle Übergänge zu *O. „apulica“* aufweisen. Sie alle waren nicht attraktiv für *T. berlandi*!

**b. *Ophrys heterochila* (Renz & Taubenheim) Paulus & Gack\*)**

Diese Sippe wurde von RENZ & TAUBENHEIM (1980) als eine frühblühende, kleinblütige Hummelragwurz aus der SW-Türkei beschrieben. BAUMANN & KÜNKELE (1986) und PETER (1989) nennen sie auch für Rhodos, HIRTH & SPAETH (1989) auch für Samos. Wir konnten größere Bestände auf Rhodos in der mittleren Waldzone des Profitis Ilias (oberhalb Kapion/Salakos) untersuchen. Die Blüten sind dort sehr variabel (Abb. 7). Die Sepalen/Petalen sind weiß

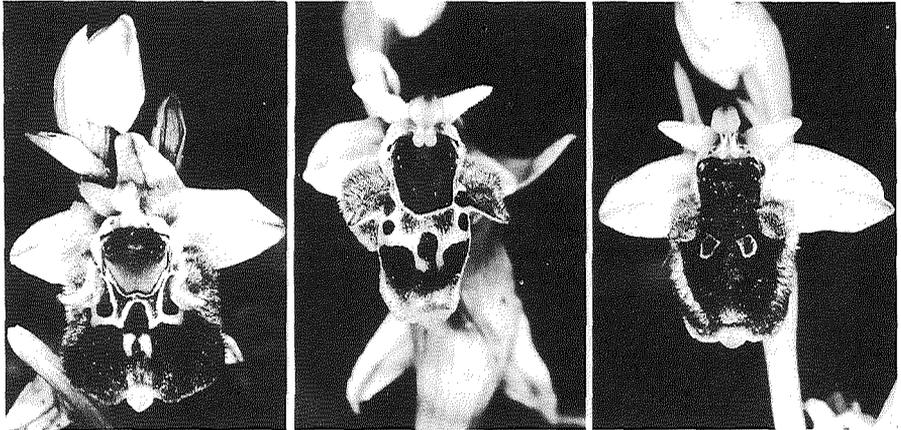


Abb. 7: Drei Blütentypen von *Ophrys heterochila* aus Rhodos; alle Pflanzen stammen aus derselben Population aus der Waldzone des Proph. Ilias.

bis rosa gefärbt, die Lippe weist oft entweder dunkle Färbung mit einem kleinen Mal oder hellere Färbung mit einem reicher gegliederten Mal auf. Erstere erinnern an *O. levantina*, letztere an kleinblütige typische *O. holosericea*. Daneben finden sich einzeln sogar Pflanzen mit ungewöhnlich schlanker Lippe, die dann sehr an *O. scolopax/oesstrifera* erinnern. Diese große Variabilität macht eine klare Umgrenzung der Sippe schwierig. Vielleicht wurden die malarmen Vertreter des Variationsspektrums als *O. bornmuelleri* (KRETSCHMAR et al. 1984, HERVOUET 1984) bzw. richtiger als *O. levantina* (GÖLZ & REINHARD in PETER 1989) bezeichnet. Doch sind wir nicht überzeugt, daß diese Pflanzen tatsächlich *O. levantina* darstellen. Leider war für bestäubungsbiologische Untersuchungen das Wetter zu schlecht. In kurzen Sonnenphasen flogen am 29./30. 3. 1987 aber relativ viele rotbraune, mittelgroße Langhornbienen, von denen sogar etliche Tiere Kopfpollinien trugen. Es handelte sich um *E. cypria* Alfken, die sonst soweit bekannt nur noch in Israel und Zypern vorkommt. Den dort stehenden *O.*

\*) *Ophrys heterochila* (Renz & Taubenheim 1980) Paulus & Gack comb. et stat. nov., *Basionym: Ophrys holosericea* ssp. *heterochila* RENZ & TAUBENHEIM, Die Orchidee 31: 237, 1980.

*heterochila*-Blüten fehlten vielfach die Pollinien und viele waren bestäubt, so daß diese ♂♂ sicher die Bestäuber sind. Wir beobachteten leider nur zwei nicht sehr intensive Pseudokopulationen, was sich daraus erklärt, daß diese ♂♂ natürlich alle längst Erfahrung mit den Blüten hatten. Aus diesem Grund konnten wir auch die verschiedenen Blütentypen nicht ausgiebiger testen. Zu erwähnen ist noch, daß wir bereits am 20. 3. beim Artamiti Kloster auf der Südseite des Attaviosberges einige kurze Pseudokopulationen von *E. cyprica* auf *O. heterochila* beobachtet hatten.

Nach diesen Befunden, den blütenmorphologischen Gegebenheiten, der Tatsache, daß offenbar auch typische *O. holosericea* auf Rhodos später blühend vorkommt (PETER 1989), besteht für uns kein Zweifel, daß diese Sippe eine eigenständige Art darstellt.

### 9. *Ophrys tenthredinifera* Wild.

Diese markante Art ist auch im östlichen Mittelmeergebiet verbreitet und meist häufig. Für S-Griechenland (Delphi) hat VÖTH (1984) *Eucera nigrilabris* ssp. *rufitarsis* als Bestäuber gemeldet. Diese Biene gehört dort wie in Südspanien zu den Frühfliegern, die oft schon ab Ende Februar aktiv sind. Diese Art fehlt aber offenbar auf den Ägäis-Inseln, so daß dort andere Bestäuber tätig sein müssen. Dies gilt im übrigen auch für weite Teile S-Italiens und für Sizilien. Auf Kreta konnte *E. dimidiata* als Bestäuber nachgewiesen werden (PAULUS 1988b), interessanterweise dieselbe Bienenart, die auf Zypern *O. flavomarginata* bestäubt (PAULUS & GACK 1990a). Auf dieser Insel fehlt *O. tenthredinifera*. Während diese Art auf Kreta oder Rhodos verbreitet und häufig ist, scheint sie auf Karpathos und Lesbos eher sehr lokal vorzukommen. Wir konnten auf Karpathos lediglich oberhalb Menetes (22. 3. 1989) und südlich Kato Dio/Aperi (24. 3. 1989) jeweils wenige total verblühte Exemplare finden. Auf Lesbos gab es nur noch 1 total verblühtes Exemplar zwischen Mytilini und Lutra (6. 4. 1989). Dies spricht für eine sehr frühe Blütezeit, und vielleicht beruhen die wenigen Fundmeldungen auf beiden Inseln nur darauf, daß bisher so früh im Jahr kaum jemand dort gewesen ist. Leider konnten wir auf keiner der Inseln einen Bestäuber finden. Wir haben allerdings einige Stengel nach Kreta transferiert und den dort fliegenden *E. dimidiata* angeboten. Sie zeigten kaum Interesse, wohl aber für die gleichzeitig gebotenen kretischen Pflanzen. Wir wollen diesem Befund aber noch keine übermäßige Bedeutung beimessen, da der Zustand der rhodischen Pflanzen nicht mehr optimal war.

### 10. *Ophrys bombyliflora* Link

Über die Bestäubung berichten KULLENBERG et al. (1984) und PAULUS (1988). Die regelmäßigen Bestäuber sind die beiden Arten der Untergattung *Hetereucera*: *E. oraniensis* (westl. Mittelmeergebiet: Mallorca, S-Italien) und *E. algira* (Kreta). Die Blüten haben aber eine relativ starke Anziehungskraft auch für andere Langhornbienenarten. Diese entnehmen aber nur selten Pollinien, da sich oft Körpergröße und Blütengröße nicht entsprechen und somit die taktile Stimulation nicht adaequat sein dürfte. Dennoch tragen sie sicher zu den ja nicht seltenen Hybriden bei.

Wir können nur wenige ergänzende Bestäuberdaten hinzufügen: Am 16. 3. 1989 testeten wir von S-Apulien zur Peloponnes (Sikion) transferierte Pflanzen. Diese hatten eine starke Attraktivität für die kleine *E. (Hetereucera) parnassia*. Bemerkenswert erscheint uns, daß die kretischen *O. bombyliflora* deutlich großblütiger sind als die süditalienischen, aber auch als die rhodischen Pflanzen. Dies paßt sehr gut zu dem ebenfalls deutlich größeren Bestäuber *E. algira*. Außer der abweichenden Blütengröße konnten wir bislang keine weiteren Unterschiede finden.

## 11. *Ophrys ferrum-equinum* Desf.

Diese großblütige Art ist im östlichen Mittelmeergebiet weit verbreitet, fehlt aber merkwürdigerweise auf Kreta (siehe jedoch ALIBERTIS & ALIBERTIS 1989, S. 65). Auf Karpathos, Rhodos und Lesbos haben wir sie häufig gefunden. Der Bestäuber ist die große Mörtelebene *Chalicodoma parietina* (VÖTH 1989, BÜEL in KULLENBERG et al. 1984). Dieselbe Bienenart ist im westlichen Mittelmeergebiet der Bestäuber von *O. bertolonii* (BÜEL 1978) und *O. atlantica* (PAULUS & GACK 1983a, b; 1986). Wir können die Angabe von BÜEL und VÖTH bestätigen. Bei Aspropurgos westl. Piräus konnten wir am 6. 4. 1986, bei Delphi am 17. 4., bei Mykene am 13. 4. jeweils zahlreiche Pseudokopulationen sehen. Dabei konnten wir auch alle möglichen Farb- und Zeichnungsvarianten testen, die aber nicht unterschieden wurden. Darunter befanden sich auch *O. gottfriediana*-ähnliche Blüten (von Delphi) mit grünem Perigon. Speziell bei Delphi wachsen an den Trockenhängen *O. ferrum-equinum*, *O. mammosa* und *O. spruneri* mit zum Teil sehr individuenreichen Populationen und bilden offenbar auch Hybriden, so daß die Zuordnung von Extremvarianten oft problematisch erschien. Weitere Nachweise von *C. parietina* als Bestäuber konnten wir auf Rhodos (Kritinia 27. 3. 1987 mehrere Pseudokopulationen) und Karpathos (Strand von Laki 26. 3. 1989, nordwestl. der Hauptstadt Karpathos 28. 3. 1989, jeweils mehrere Pseudokopulationen) erbringen. Auf Karpathos sind die Männchen von *C. parietina* deutlich heller gefärbt als in der übrigen Ägäis (*C. parietina* ssp. *carpathia* nov. TKALCU i. litt.). Die etwas früher im Jahr fliegende *C. sicula* zeigte niemals Interesse für *O. ferrum-equinum*.

## 12. *Ophrys argolica* aggr.

Diese Artengruppe besteht aus *O. argolica*, *O. delphinensis*, *O. elegans*, *O. biscutella*, *O. crabronifera*. Vielleicht gehört auch *O. morisii* hierher. Nach der Abtrennung von drei ägäischen Populationen von *O. argolica* als neue Arten (KALTEISEN & REINHARD 1987, GÖLZ & REINHARD 1989a) gehören auch *O. aegaea*, *O. lucis* und eventuell *O. lesbis* dazu (Abb. 8). Für alle

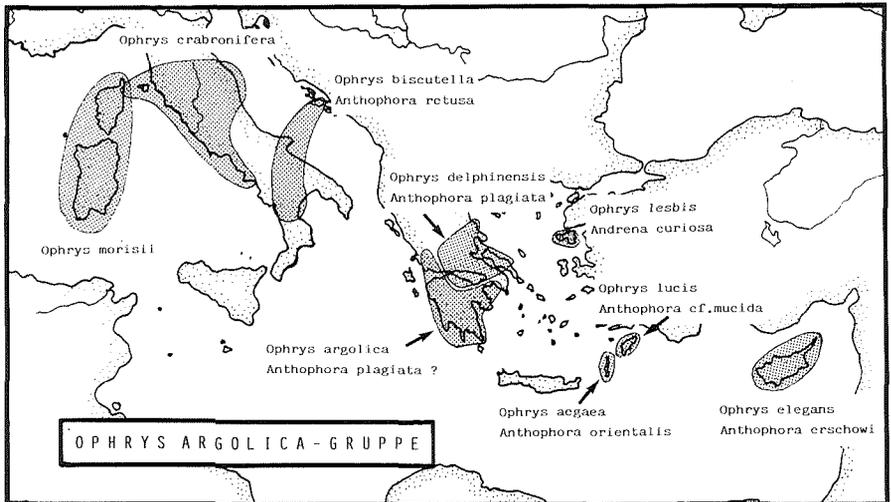


Abb. 8: Vertreter der sog. *Ophrys argolica*-Gruppe und ihre bislang bekannten Bestäuber.

Arten gilt, daß sie oft ein von der Lippenbasis abgelöstes brillenförmiges Mal haben und (mit Ausnahme von *O. lesbis*) von Arten der Pelzbienengattung *Anthophora* bestäubt werden. Wir haben uns in den letzten Jahren auch dieser Artengruppe gewidmet, um die Abgrenzungen und Zusammenhänge der einzelnen Arten zu studieren.

#### a. *Ophrys elegans* (Renz) Baumann & Künkele

Wir haben über die Bestäubung dieser nur auf Zypern vorkommenden Art bereits berichtet (PAULUS & GACK 1990a). Sie wird von *A. erschowi* bestäubt (Ende Februar 1986).

#### b. *Ophrys biscutella* O. & E. Danesch

Schon DANESCH & DANESCH (1969) haben darauf hingewiesen, daß *O. biscutella* aus S-Italien in die nähere Verwandtschaft von *O. argolica* gehört.

*O. biscutella* ist in S-Italien weit verbreitet und kommt offenbar auch auf der jugoslawischen Insel Korčula vor (GÖLZ & REINHARD 1982, LORENZ & GEMBARDT 1987, BUTTLER 1986). Unsere Untersuchungen machten wir am Monte Gargano in den Jahren 1985, 1988 und 1989. *O. biscutella* ist hier vor allem in den mittleren und höheren Lagen des Gebietes verbreitet. Den ersten Bestäuberhinweis erhielten wir am 19. 4. 1985, als wir ein *Anthophora retusa* ♂ mit alten Kopfpollinien fingen. Die Pollinienstiele waren sehr lang, so daß wir als Spender *O. biscutella* vermuteten. Damals war *Anthophora* als Bestäuber ausschließlich von *O. omegaifera* bekannt (VOGEL 1977, PAULUS & GACK 1981, 1983a). Unser Erstaunen war daher sehr groß. Nachdem wir bei der weiteren Suche nach Bienen keinen Erfolg hatten, hielten wir die Pollinienentnahme dieses *Anthophora* ♂ für einen Zufall. Am 21. 4. 1985 löste sich unser Problem. Oberhalb von San Giovanni entdeckten wir wieder *A. retusa*. Als wir *O. biscutella* dort anboten, landete sehr bald ein ♂ blitzartig auf der Blüte und entnahm bei einer kurzen, aber heftigen Pseudokopulation beide Pollinien. Im Laufe der nächsten Stunden erhielten wir noch mindestens 10 Pseudokopulationen von jeweils anderen ♂♂, die sich ähnlich verhielten. Interessant war, daß gelegentlich auch *Eucera euroa* und *E. nigrescens* ♂♂ auf der Lippe landeten und dann aber, vermutlich wegen mangelnder taktile Passung nur tänzelnde Bewegungen ausführten. Auf den gleichzeitig gebotenen *O. apulica*, *O. oxyrrhynchos* und *O. oestriifera* landeten weder *Anthophora* noch *Eucera* ♂♂. Am nächsten Tag konnten wir bei Monte San Angelo noch weitere Pseudokopulationen sehen. Auch 1988 und 1989 sahen wir im Gebiet einige Pseudokopulationen bzw. fingen *A. retusa* ♂♂ mit Pollinien, so daß diese Art ganz sicher der reguläre Bestäuber von *O. biscutella* ist. Andere *Anthophora*-Arten zeigten niemals Interesse. Aufgrund der Ähnlichkeit von *O. crabronifera* mit *O. biscutella* nehmen wir an, daß auch diese Art eine *Anthophora*-Art als Bestäuber hat. Dies könnte auch für *O. morsii* gelten. Untersuchungen liegen bislang keine vor.

#### c. *Ophrys argolica* Fleischmann — *O. delphinensis* O. & E. Danesch

Diese beiden Arten sind vor allem auf dem südgriechischen Festland und der Peloponnes verbreitet. Genauere Kartierungen beider Arten liegen von BAYER et al. (1978), KÜNKELE (1983), WILLING & WILLING (1983) und HÖLZINGER & KÜNKELE (1985) vor. Über die Bestäubung beider Arten ist außer einer kurzen Mitteilung in PAULUS & GACK (1990b) bisher nichts bekannt. *O. argolica* haben wir vor allem bei Mykene, *O. delphinensis* bei Moulki/Kiato, Delphi und Elaion/Amphissa gefunden. Leider haben wir trotz intensiver Suche bei Mykene in den Jahren 1986 und 1987 keine Bestäuber finden können. Wegen der optischen Ähnlichkeit der Blütensignale mit *O. elegans* und *O. biscutella* erwarteten wir eine Pelzbienenart (*Anthophora*) als Bestäuber. Erfolg hatten wir schließlich bei Moulki im Paralleltal des Asopos-Flußchens. Am 11. 4. 1986 hatten wir in der Hoffnung auf Anflüge einige *O. argolica*-Pflanzen aus Mykene so-

wie *O. delphinensis* aufgestellt. Plötzlich erschien im rasanten Flug eine relativ schlanke, rotbraune *Anthophora*, die bereits Pollinien am Kopf trug. Sie landete wie ein Geschöß auf der obersten Blüte einer frisch aufgeblühten *O. argolica* und führte eine kurze, aber intensive Pseudokopulation vor. Das gefangene Tier wurde später als *A. plagiata* bestimmt. Während wir noch rätselten, woher das ♂ die mitgebrachten Pollinien wohl gehabt haben könnte, — *O. argolica* kommt im Raum Moulki/Kiaton nach unserer Erfahrung nicht vor — kam plötzlich wiederum eine solche *Anthophora*, landete und pseudokopulierte, aber diesmal auf *O. delphinensis* (Abb. 9, s. Farbtafel 2, l. u.)! Wir waren begreiflicherweise über diesen Befund etwas verwirrt. Am 13./14. 4. 1986 besuchten wir die Hänge bei Moulki erneut, um diesem Problem auf den Grund zu gehen. Wir beobachteten am späten Nachmittag an *Vicia* saugende *A. plagiata* ♂♂, von denen 2 Kopfpollinien trugen. Am nächsten Tag postierten wir an mehreren Stellen je eine *O. delphinensis* und eine *O. argolica*. Wir erhielten im Laufe des Tages viele Pseudokopulationen, und zwar sowohl auf *O. delphinensis* als auch auf *O. argolica*. Unser Eindruck war, daß *O. argolica* häufiger angefliegen wurde. Wir suchten nun nochmals zu fünft die ganze Gegend nach *O. argolica* ab, um zu sehen, welche *Ophrys*-Art der Pollinienspender in diesem Gebiet ist. Wir fanden aber ausschließlich *O. delphinensis*, viele Blüten hatten keine Pollinien mehr.

Am 17. 4. 1986 entdeckten wir zu unserer Freude direkt am Fuß der Ausgrabungen von Delphi viele *A. plagiata* ♂♂, von denen einige ganze Büschel Pollinien (bis zu 12) trugen. Wir postierten zwischen den *Vicia*-Büscheln *O. delphinensis* und erhielten zahlreiche, z. T. sehr intensive Pseudokopulationen. Auch bei Delphi fanden wir ausschließlich *O. delphinensis*. Damit ergeben sich nun folgende Fakten und Überlegungen:

— Der reguläre Bestäuber von *O. delphinensis* ist die Pelzbiene *A. plagiata*.

— Diese Bienenart wird fast mit derselben Intensität auch von *O. argolica* angelockt.

— Dies bedeutet, daß beide *Ophrys*-Arten über den Bestäuber nicht isoliert sein können. Bei syntoper Verbreitung müßten Hybriden auftreten, wenn nicht metagame Isolation besteht.

Wenn man nun die exakte Kartierung der Verbreitung beider *Ophrys*-Arten betrachtet, so fällt auf, daß beide Arten praktisch nie zusammen (also syntop) vorkommen. Einzig bei Delphi und bei Trapezi (N-Peloponnes) (BAYER et al. 1978) sind beide Arten nebeneinander und gleichzeitig gefunden worden (DANESCH & DANESCH 1972, NELSON 1962). Wir haben die Umgebung von Delphi in verschiedenen Jahren daraufhin geprüft und haben immer nur *O. delphinensis* gefunden. Laut BAUMANN & KÜNKELE (1986) sind offenbar keine Primärhybriden *O. argolica* x *O. delphinensis* bekannt. Wir haben bei Delphi gelegentlich lediglich Hybriden aus *O. delphinensis* x *O. oestriifera* (*O. cornuta*) gesehen. Es sei auch daran erinnert, daß *O. delphinensis* von DANESCH & DANESCH (1972, 1976) als mutmaßliche Hybride aus *O. argolica* x *O. scolopax* (im Sinne von *O. cornuta*-groß) beschrieben worden ist. Die weite Verbreitung und die Konstanz der Merkmale haben aber gezeigt, daß wir heute eine gefestigte Art vor uns haben, die vielleicht in ihrer Entstehung hybridogenen Ursprungs sein mag. Die soeben geschilderten Bestäubungsbeobachtungen und die Analyse der Verbreitungsareale beider Arten sind zweifellos interessant und fordern eine spezielle Erklärung.

#### d. *Ophrys lucis* (Kalteisen & Reinhard) Paulus & Gack

Diese von *O. argolica* abgetrennte und zunächst als Rasse von *O. aegaea* beschriebene, aber eigenständige Art (PAULUS & GACK 1990b), ist offenbar bislang nur von Rhodos bekannt (KALTEISEN & REINHARD 1987, PETER 1989). Wir haben diese hübsche *Ophrys*-Art Ende März 1987 untersuchen können. Nach den Angaben von REINHARD (Zürich) fanden wir die Pflanzen vor allem bei Kapion (viele Pflanzen im Straßengraben) und im Gebiet Agios Isidoros/Laerma. Obwohl in diesen Gebieten viele *Anthophora* ♂♂ verschiedener Arten flogen und wir häufig versuchten, Anflüge zu provozieren, gelang es uns dort nicht, einen Bestäuber zu

finden. Bei Koskinou nahe Rhodos-Stadt wurden wir schließlich fündig. Dort flogen ebenfalls viele *Anthophora* ♂♂, von welchen sich eine kleine silbergraue Art ausschließlich für *O. lucis* interessierte. Die ♂♂ bestätigten uns durch zahlreiche Anflüge und Pseudokopulationen, daß diese Art der Bestäuber von *O. lucis* ist (Abb. 10). Die genaue Determination ist bis heute noch



Abb. 10: *Anthophora* cf. *mucida* ♂ beim Abflug von einer *Ophrys lucis*-Blüte (Rhodos); das ♂ versucht gerade, mit dem Vorderbein die Pollinien abzustreifen.

offen, da die Gattung *Anthophora* noch eine Reihe zwar beschriebener, aber dennoch unklarer Arten beinhaltet (TKALCU in litt.). Es handelt sich aber um eine Art aus der nächsten Verwandtschaft von *A. mucida*. Wir bezeichnen diesen Bestäuber daher zunächst als *A. cf. mucida*. Für unsere weitere Betrachtung, besonders im Hinblick auf die Frage der Artverschiedenheit von *O. lucis* gegenüber *O. aegaea* und *O. argolica* ist bedeutsam, daß *A. mucida* nicht näher mit *A. plagiata* oder *A. orientalis* verwandt ist.

#### e. *Ophrys aegaea* Kalteisen & Reinhard

Diese von *O. argolica* abgetrennte Art ist bislang nur von Karpathos und der benachbarten Insel Kasos bekannt, wo sie vermutlich von Anfang März bis Anfang/Mitte April von der Küste bis in die mittleren und höheren Lagen verbreitet ist (HILLER & KALTEISEN 1988 und eigene Befunde 1989). Die früheren Angaben von *O. argolica* für Kasos und Karpathos (NELSON 1962) beziehen sich auf *O. aegaea*.

Wir haben nun auf Karpathos Ende März 1989 nach dem Bestäuber Ausschau gehalten und erwarteten eine weitere *Anthophora*-Art. Wegen der milden Witterung im Winter 1988/89 war die Entwicklung der Vegetation in der gesamten Ägäis bereits weit fortgeschritten, so daß an der Küste kaum noch *O. aegaea* blühten. In den mittleren Lagen bei Aperi, Menetes und vor allem bei Spoa fanden wir noch genügend blühende Pflanzen. Bei Menetes (26. 3.), bei Aperi (27. 3.) und zwischen Menetes und Arkasa (28. 3.) erhielten wir insgesamt 8 Anflüge und Pseudokopulationen mit unterschiedlicher Intensität von der großen, grauen *A. orientalis* (Abb. 11). Diese Tiere, die völlig anders aussehen als ♂♂ von *A. plagiata* und *A. cf. mucida*, waren bereits stark abgeflogen, weil sich ihre Flugzeit dem Ende zuneigte. Dennoch waren ihre Reaktionen eindeutig. In all den Gebieten flogen auch andere *Anthophora*-Arten (*A. atroalba*, *A. crinipes*), die aber niemals positiv reagierten.

Damit ist nun gezeigt, was die biometrischen Blütenanalysen von KALTEISEN & REINHARD (1987) bereits nahegelegt haben, daß *O. argolica*, *O. aegaea* und *O. lucis* drei verschiedene Sippen darstellen, die nach den eindeutigen Bestäuberbefunden als drei getrennte Arten zu betrachten sind (PAULUS & GACK 1990b). Zusammenfassend nochmals die drei Bestäuber:

<i>Ophrys argolica</i>	mit <i>Anthophora plagiata</i> (S-Griechenland)
<i>Ophrys aegaea</i>	mit <i>Anthophora orientalis</i> (Karpathos)
<i>Ophrys lucis</i>	mit <i>Anthophora cf. mucida</i> (Rhodos)

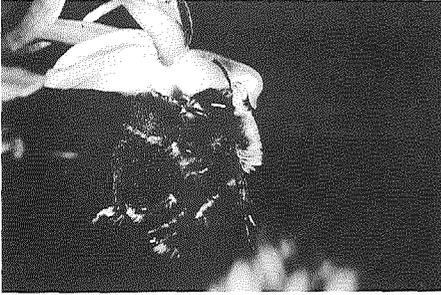


Abb. 11: *Antophora orientalis* ♂ bei der Pseudokopulation auf *Ophrys aegaea* (Karpathos).

### 13. *Ophrys lesbis* Gözl & Reinhard

GÖLZ & REINHARD haben bereits 1981 von einer „merkwürdigen“ *O. argolica* von der Insel Lesbos berichtet. Sie haben sie dann später als eigenständige Art beschrieben (GÖLZ & REINHARD 1989a). Aufgrund der Ähnlichkeiten und der statistischen Analyse kommen sie zu dem Schluß, daß sie in den Verwandtschaftskreis um *O. aegaea* — *argolica* — *ferrum-equinum* gehört. Sie weisen allerdings darauf hin, daß die Sippendifferenz zu *O. aegaea* so groß ist, daß sie auf jeden Fall als eigenständige Art betrachtet werden muß. Die neue Art ist bislang nur aus dem Westen der Insel (Raum Eresos/Andissa) bekannt. Wir haben vom 4. — 13. 4. 1989 die Insel besucht, um auch nach dem Bestäuber dieser *Ophrys* zu suchen. Nach dem bisher Gesagten erwarteten wir natürlich eine weitere *Anthophora*-Art als Bestäuber. Weil 1989 ein orchideenarmes Jahr war, hatten wir zunächst große Mühe, *O. lesbis* überhaupt zu finden. Schließlich entdeckten wir am 10. 4. gleich oberhalb von Andissa 10 Pflanzen, die schon in weit fortgeschrittenem Blühzustand waren. Die meisten Blüten waren bestäubt, so daß wir voller Hoffnung nach pollinientragenden *Anthophora* ♂♂ Ausschau hielten. Tatsächlich sausten mindestens 5 Arten auf Weibchensuche herum (*A. pilipes*, *A. moderna*, *A. crinipes*, *A. dufouri* und sogar *A. orientalis* [Bestäuber von *O. aegaea* auf Karpathos!]). Weder trug eines dieser ♂♂ Pollinien, noch interessierte sich eines für *O. lesbis*. Am blühenden Affodil entdeckten wir schließlich mehrere ♂♂ einer großen schlanken Biene, die entfernt an *A. plagiata* erinnerten. Diese stürzten sich augenblicklich auf die ihnen angebotenen *O. lesbis* und zeigten heftige Pseudokopulationen mit Pollinienentnahmen (Abb. 12, s. Farbtafel 2, r. u.). Zu unserer Überraschung stellten sich diese Männchen später als *Andrena (Melittodes) curiosa* heraus, eine Art, die bis dahin nur aus der Türkei bekannt war (WARNCKE, in litt.). Am nächsten Tag konnten wir einige km weiter Richtung Kalloni bei Filia eine stattliche Population dieser großen Sandbiene entdecken. Die ♂♂ patroullierten in ganzen Trupps zwischen blühendem Affodil. Dort präsentierte *O. lesbis* wurden nun immer und immer wieder befliegen. Wider Erwarten ist also der Bestäuber von *O. lesbis* keine *Anthophora*-Art, sondern *Andrena curiosa*.

Dieser Bestäuberbefund paßt nicht in das Bild der *O. argolica* aggr., so daß sich die Frage erhebt, wie dies zu erklären ist. Theoretisch bieten sich drei Möglichkeiten an:

- *O. lesbis* gehört nicht in diesen Verwandtschaftskreis.
- *O. lesbis* gehört hinein; sie hat sich nur sekundär *Andrena* als neuen Bestäuber erschlossen. Ihre Vorfahren hatten *Anthophora* als Bestäuber.
- *O. lesbis* gehört hinein; *Andrena* als Bestäuber ist jedoch ursprünglich und daher primär. In diesem Fall wäre diese Art die Schwesterart aller Arten der *O. argolica* aggr.

Die Entscheidung ist ohne weitere Daten derzeit nicht zu treffen. Vielleicht ist *O. lesbis* näher mit der südwestanatolischen *O. lycia* Renz & Taubenheim verwandt.

#### 14. *Ophrys spruneri* Nyman und *O. sipontensis* Gumprecht ex O. & E. Danesch

*O. spruneri* ist auf der südlichen Balkanhalbinsel und auf einigen Ägäisinseln (z. B. Kreta) verbreitet. *O. sipontensis* dagegen findet sich ausschließlich in S-Italien vor allem im Monte Gargano-Gebiet. Beide Arten haben für unsere Augen ein ähnliches Erscheinungsbild, auch wenn in wichtigen Details natürlich klare Unterschiede bestehen. Die Ähnlichkeiten beziehen sich auf ein großes dunkles Labellum, das fast rundlich erscheint, auf ein dunkelblau leuchtendes Mal und auf die oft bunt gefärbten Sepalen/Petalen. Dieser ähnliche Gesamteindruck ließ uns schon lange vermuten, daß beide Arten denselben Bestäuber haben. Einen ersten Hinweis auf diesen gab KULLENBERG (in litt. und in BORG-KARLSON 1985). Er beobachtete die kleine Holzbiene *Xylocopa iris* auf *O. spruneri* in S-Griechenland.

Nachdem wir auf unseren Reisen immer wieder ohne Erfolg nach Bestäubern dieser beiden *Ophrys*-Arten Ausschau gehalten hatten, gelangen uns 1988 in S-Italien und 1989 auf Kreta die entsprechenden Nachweise. Am 10. 4. 1988 sahen wir am Monte Gargano bei San Giovanni *X. iris* ♂ mit Kopfpollinien umherfliegen. Die *O. sipontensis*-Blüten hatten zum großen Teil keine Pollinien mehr und waren auch bestäubt. Es war uns sofort klar, daß diese kleinen Holzbienen die Blütenbesucher gewesen sein müssen. Leider war keines der Männchen zu weiteren Anflügen zu bewegen, da sie wohl alle längst ausgiebig Erfahrung mit den *O. sipontensis*-Blüten gesammelt hatten und auf die Weibchenattrappen nicht mehr reagierten. Wir suchten daher später andere Flugstellen dieser Biene, an denen *O. sipontensis* nicht vorkam. Richtung Foresta Umbra oberhalb Mattinata gelang es uns schließlich, Anflüge und Pseudokopulationen zu sehen und zu fotografieren (Abb. 13). Die Männchen kamen stets eher behäbig angebrummt, um zunächst kurz vor der Lippe im Schwirrflyg zu stehen. Erst dann stürzten sie sich blitzartig auf die Blüte, um dort eher ruhig, aber laut summend und brummend



Abb. 13: *Xylocopa iris* ♂ bei der Pseudokopulation auf *Ophrys sipontensis* (S-Italien, Mte. Gargano).

Kopulationsbewegungen auszuführen. Eines der Männchen kam mehrmals in Zeitabständen zurück, um immer wieder auf verschiedenen *O. sipontensis*-Blüten zu pseudokopulieren.

*O. spruneri* haben wir vor allem in Kreta auf Bestäubung untersucht. In den vielen Jahren, die wir Kreta besucht haben, hatten wir nie Erfolg. Doch am 18. 3. 1989 ging uns bei Marathos, einer der wenigen Wuchsstellen für *O. spruneri* in Nordkreta, endlich *X. iris* mit Pollinien ins Netz. Die weitere Suche nach anderen ♂ blieb leider erfolglos. Wir konnten lediglich noch kurze „Angriffe“ auf *O. spruneri* von der viel zu großen *X. violacea*, der im Frühjahr im Mittelmeer überall verbreiteten großen schwarzblauen Holzbiene, sehen. Im „Röhrchentest“ zeigte unser *X. iris* ♂ einige, allerdings nicht sehr intensive Pseudokopulationen. Erst auf Karpathos erhielten wir am 26. 3. 1989 auf von Kreta mitgebrachten *O. spruneri* Freianflüge mit schönen Kopulationsversuchen und Pollinienentnahmen. Damit ist *X. iris* der reguläre Bestäuber auch von *O. spruneri*, und die Angabe von KULLENBERG kann als bestätigt gelten.

Da *O. sipontensis* eher mit *O. gargarica*, *O. spruneri* vielleicht mit *O. mammosa/transhyrcana* näher verwandt ist, haben wir hier einen weiteren Fall von Konvergenz aufgrund des identischen Bestäuberselektionsdruckes auf die Blüten vor uns (PAULUS & GACK 1986, 1990b).

### 15. *Ophrys mammosa* Desf.

Als Bestäuber dieser *Ophrys* haben wir auf Kreta die schwarze *Andrena fuscosa* gefunden (PAULUS & GACK 1983a, 1986). Diese Beobachtung haben wir auf Kreta vielfach bestätigen können (PAULUS 1988b). Weitere Bestäubernachweise konnten wir westlich Athen (6. 4. 1986), bei Moulki/Kiato (Peloponnes, 11. 4. 1986) und direkt bei Mykene (8. 4. 1986) erbringen.

Unsere Angabe für *A. fuscosa* auf *O. transhyrcana* in Israel (PAULUS & GACK 1986) bezieht sich inzwischen unserer Meinung nach auf *O. mammosa*, die entgegen bisheriger Ansicht in Israel neben *O. transhyrcana* vorkommt (DAFNI et al. 1987). Der Bestäuber der echten *O. transhyrcana* ist die große *A. morio*, wie wir auf Zypern zeigen konnten (PAULUS & GACK 1990a).

In Rhodos, Karpathos, Lesbos und in Zentralgriechenland haben wir zwar oft *O. mammosa* gesehen, doch nie Bestäuber finden können. Erwähnenswert erscheint uns, daß wir auf Karpathos oberhalb von Katodio am 27. 3. 1989 2 Ex. von *O. mammosa* gefunden haben, die bemerkenswert kleine Blüten mit sehr kurzen Seitenhöckern hatten. Sie waren schon fast verblüht. Offenbar ist *O. mammosa* von Karpathos bisher noch nicht gemeldet worden. Sie scheint dort ziemlich selten zu sein, da sie von HILLER & KALTEISEN (1988) nicht genannt wird.

Interessant könnte es in diesem Zusammenhang sein, daß wir auf Lesbos ein *A. (Nobandrena) nobilis* Mor. Männchen gefunden haben (13. 4. 1989 bei Pirgi/Mytilini), das 4 frische *Ophrys*-Kopfpollinen trug. Nach Lage der Dinge können diese eigentlich nur von *O. mammosa* sein, da keine andere *Ophrys* aus der *O. sphegodes*-Verwandschaft auf Lesbos vorkommt. Eventuell kommt aber auch *O. lesbis* in Frage, da die Untergattung *Nobandrena* Warncke in näherer Verwandschaft zur Untergattung *Melittodes* steht. Doch wurde im Raum Pirgi — Loutra — Mytilini bisher nie *O. lesbis* gefunden. Leider zeigte das Männchen in „Röhrchentests“ auf *O. mammosa* und andere *Ophrys*-Arten keine Reaktionen. *Nobandrena* gehört offenbar aber auch in die nähere Verwandschaft von *Truncandrena* (als Bestäuber tritt aus dieser Untergattung bisher *A. squalida* auf *O. splendida* in S-Frankreich auf).

### 16. *Ophrys sphegodes* Miller — *O. cretensis* (Baumann & Künkele) Paulus

Für *O. cretensis* haben wir auf Kreta *Andrena (Zonandrena) vachali* als Bestäuber finden können (PAULUS & GACK 1986, PAULUS 1988b). Besonders 1989 haben wir diese Biene an vielen Stellen in Kreta testen können und sie als regulären Bestäuber bestätigt. PAULUS (1988b) und ALIBERTIS & ALIBERTIS (1989) haben in Kreta neben der später (ab Mitte April) blühenden *O. gortynia* noch eine sehr früh blühende Sippe (ab Januar) gefunden, die sie provisorisch

als *O. pseudomammosa* (?) (oder *mammosa* ssp. *grammica*) bezeichneten, da diese kretische Sippe entfernte Ähnlichkeit mit diesen aus N-Griechenland gemeldeten Typen aufweist. 1989 hatten wir gerade noch Gelegenheit (17.—23. 3.), die letzten hochwüchsigen Exemplare dieser Sippe zu studieren. Wir fanden Pflanzen im Raum Archanes auf nordexponierten Hängen, deren letzte Blüten frisch geöffnet waren. Wir stellten diese Pflanzen an großen Eichenbüschen auf, um die größere *Andrena* ♂♂ patroullierten, darunter sogar ein Tier mit Kopfpollinien. Tatsächlich erhielten wir noch Anflüge mit Pseudokopulationen von 3 ♂♂, die später als *Andrena (Melandrena) nigroaenea* ssp. *candiae* bestimmt wurden. Damit hat sich unser bereits lange gehegter Verdacht bestätigt, daß jene frühblühende Sippe nichts anderes ist als typische *O. sphegodes* (s. str.). Auch im „Röhrchentest“ zeigten *A. nigroaenea* ♂♂ Pseudokopulationen auf *O. sphegodes*, nicht jedoch auf *O. cretensis*. In den Freilandtests beachteten sie *O. cretensis* ebenfalls nicht, wie auch umgekehrt. *A. vachali* ♂♂ niemals auf *O. sphegodes* landeten. Damit ist nun für Kreta neben den schon lange bekannten Sippen *O. cretensis* (früher unter *O. araneola* geführt) und *O. gortynia* (von früheren Kretabesuchern gelegentlich als späte kleine *mammosa* bezeichnet) auch *O. sphegodes* nachgewiesen, die bisher wegen ihrer sehr frühen Blütezeit nicht beachtet worden ist. Sie hat dieselbe Bienenart als Bestäuber wie ihre Namensvettern in S-Italien (Monte Gargano) (PAULUS & GACK 1986) und S-Frankreich (GODFERY 1929), nämlich *A. nigroaenea*. Geprüft werden müßte allerdings, ob die aus S-England beschriebene *O. sphegodes* mit den Pflanzen in S-Frankreich, Italien und Griechenland tatsächlich konspezifisch ist\*). Wir haben in SW-Deutschland (Taubergießengebiet) als Bestäuber der dortigen *O. sphegodes* *A. limata* gefunden, eine mit *A. nigroaenea* nah verwandte Art (beide gehören in das Subgenus *Melandrena*). Falls die ja weit verbreitete *A. nigroaenea* auch *O. sphegodes*-Blüten aus England und SW-Deutschland besuchen, wäre gezeigt, daß alle Populationen von England bis Kreta zu einer einzigen Art *O. sphegodes* gehören, die bestenfalls in geographische Rassen gegliedert werden könnte. Zu erwähnen ist hier noch die Angabe bei WARNCKE & KULLENBERG (1984), wonach *A. nigroaenea* bei Experimenten in Schweden die Blüten von *O. sphegodes* aus Italien und Spanien besuchte. Die dritte auf Kreta verbreitete Art aus diesem Komplex, *O. gortynia* (Baumann & Künkele) Paulus, haben wir auf Bestäubung hin noch nicht untersuchen können.

### 17. *Ophrys lutea* Cav. aggr.

Wie PAULUS & GACK (1986, 1990b) und PAULUS (1988) gezeigt haben, handelt es sich bei den im östlichen Mittelmeergebiet vorkommenden drei Sippen *O. lutea*, *O. sicula* (= *lutea* ssp. *minor*, incl. *O. galilaea*) und *O. melena* um klar getrennte Arten, was durch verschiedene Bestäuber, blühphänologische Unterschiede und natürlich auch durch Differenzen in der Blütenmorphologie begründbar ist. Diese sind allerdings nicht immer leicht zu unterscheiden. Die Bestäubungsverhältnisse sind bei weitem noch nicht in allen Fällen klar. Nach unseren bisherigen Erkenntnissen scheint diese Aggregation innerhalb der Gattung *Ophrys* die einzige zu sein, deren Vertreter (zumindest *O. lutea*) im selben Gebiet regelmäßig von jeweils mehreren nahverwandten Bienenarten bestäubt werden. Dies ist, nach allem was wir wissen, ein deutlicher Unterschied in der Bestäubungsstrategie zur *O. fusca* s. str. aggr., die sich ja über verschiedene Bestäuber in viele eigenständige Arten aufgespaltet hat.

\*) Da wir inzwischen wissen, daß die aus Südengland beschriebene *O. sphegodes* ebenfalls von *Andrena nigroaenea* bestäubt werden (REINHARD konnte dort eine Pseudokopulation beobachten und photographieren, 1991), und auch am Neusiedler See dieselbe Biene Bestäuber ist (PAULUS, 1991), sind diese mit den Pflanzen aus S-Frankreich, Italien und Griechenland identisch.

### a. *Ophrys lutea* Cav.

*O. lutea* hat *Andrena* (*Chlorandrena*) *cinerea*, *A. (Chlorandrena) senecionis* und *A. (Chlorandrena) humilis* und, wie im Weiteren ausgeführt wird, mehrere andere Arten derselben Subgenus als Bestäuber. Es handelt sich um nah verwandte Bienenarten, die keine Unterschiede in der Wahl von möglichen *O. lutea*-Blütentypen machen und, wie wir vielfach gesehen haben, oft alle dieselben Blütenindividuen besuchen. Auf Kreta haben wir als Bestäuber ausschließlich eine weitere nah verwandte Art gefunden: *A. (Chlorandrena) panurgimorpha*. (PAULUS & GACK 1986, 1990b; PAULUS 1988b). *A. cinerea* haben wir auf Kreta nie gesehen, obwohl sie nach WARNCKE (1965) dort vorkommen soll.

**Peloponnes:** An weiteren Bestäuberdaten liegen uns aus der Sammlung GRÜN WALD (München) 10 ♂♂ von *A. cinerea* vor, alle mit abdominalen Pollinien, die GRÜN WALD zwischen dem 22. 3. und 30. 3. 1964 bei Olympia (W-Peloponnes) gefangen hat. Auch wir haben *A. cinerea* ♂♂ mit Pollinien am 10. 4. 1986 bei Exohi/Lirkio gefangen und bei Sterno (NO-Peloponnes) am 9. 4. 1986) auf *O. lutea* eine Pseudokopulation von *A. (Chlorandrena) humilis* ssp. *cucullata* gesehen.

**Attika:** Am 3. 4. 1989 haben wir östlich Athen am Fuß des Hymmetos an einigen Stellen (Agia Marian, Koropion, südl. Kalyvia Thoriku) viele blühende *O. lutea* neben *O. melena* gefunden. Als Bestäuber traten hier viele ♂♂ von *A. (Chlorandrena) clypella* ssp. *hasitata* auf, von denen einige ♂♂ bereits Pollinien trugen. Diese Art ist sehr nahe verwandt mit *A. humilis*. Bemerkenswert ist, daß diese Bienen die aus Kreta mitgebrachten *O. lutea* völlig ignorierten. HÖLZINGER & KÜNKELE (1985) und KÜNKELE & PAYSAN (1981) haben erstaunlicherweise für das griechische Festland fast keine *O. lutea*-Nachweise. WILLING & WILLING (1985) nennen Fundorte in NW-Griechenland.

**Rhodos:** Ende März 1987 haben wir vor allem am Südzipfel der Insel immer wieder neben *O. sicula* auch normale *O. lutea* gefunden, die sogar etwas großblütiger sind als die entsprechenden Pflanzen auf Kreta. Auch im Norden begannen *O. lutea* gerade frisch aufzublühen (z. B. bei Kalythiae). PETER (1989) nennt ebenfalls zahlreiche Funde von *O. lutea* auf Rhodos. Als Bestäuber konnten wir leider nur einmal *A. humilis* sehen (26. 3. 1987 bei Apolakkia).

**Karpathos:** Von dieser Insel wurde bislang nur *O. lutea* ssp. *minor*, nicht jedoch *O. lutea* genannt (GREUTER et al. 1983, HILLER & KALTEISEN 1988). Auch wir waren während unseres Aufenthaltes Ende März 1989 überzeugt, ausschließlich *O. sicula* gesehen zu haben. Wir hatten zwar gelegentlich Zweifel, weil offenbar neben typischen *O. sicula*, die schon weit aufgeblüht waren, immer wieder ganz frisch aufblühende Exemplare auftauchten, die etwas rundlichere Blüten und engere Narbengruben hatten. Wir haben immer wieder Pseudokopulationen von einer kleinen *Andrena*-Art gesehen: Strand von Laki 27. 3. und 29. 3., Othos 27. 3., unterhalb Menetes 28. 3., 3 km NW Hauptstadt 28. 3. Besonders an der letztgenannten Stelle testeten wir viele Pflanzen, da dort sehr viele kleine *Andrena* ♂♂ zwischen den blühenden *Hieracium*-Blüten patrouillierten. Wir waren überzeugt, ausschließlich *O. sicula* vor uns zu haben, da die Bienen zwischen den Pflanzen keinen Unterschied machten.

Überrascht waren wir allerdings, als wir am 30. 3. in SO-Kreta bei Lithines diese „*O. sicula*“ aus Karpathos zusammen mit kretischen *O. lutea* testeten: Viele der hier fliegenden *A. panurgimorpha* ♂♂ pseudokopulierten sowohl auf den *O. lutea* aus Kreta als auch den „*O. sicula*“ aus Karpathos. Damit hatten wir wieder starke Zweifel, ob die Pflanzen aus Karpathos wirklich *O. sicula* waren. Die Determination der Bienen aus Karpathos erbrachte dann auch, daß es sich um *A. humilis* ssp. *prunella* handelt, eine Rasse, die deutlich kleiner ist als die Nominatform von *A. humilis*. Damit gehen wir nun davon aus, daß die vermeintlichen *O. sicula* von Karpathos in Wirklichkeit ausgesprochen kleinblütige *O. lutea* sind! Die Kleinblütigkeit deuten wir als Anpassung an den deutlich kleineren, zwar subspezifisch verschiedenen, aber artgleichen Bestäu-

ber. Danach kommen auch auf Karpathos wie auf Kreta und Rhodos beide *lutea*-Sippen nebeneinander vor. Nach Durchsicht unserer Fotos und des Belegmaterials war es 1989 auf Karpathos vermutlich so, daß *O. sicula* schon ziemlich verblüht war, während *O. lutea* gerade im Kommen war. Die Unterscheidung dürfte, ähnlich wie auf Kreta, nicht immer leicht sein. In der Regel sind beide Sippen außer an der meist rundlicheren Lippenform bei *O. lutea* vor allem an der Form der Narbengrube zu trennen. Bei *O. sicula* ist sie im Verhältnis zur hier kurzen basalen Längskerbe der Lippe breit, bei *O. lutea* ist sie schmaler, die Kerbe länger. *O. sicula* beginnt wesentlich früher im Jahr zu blühen, hat dann aber eine sehr lange Blühzeit, die sich lange mit der von *O. lutea* überschneidet.

**Lesbos:** Auf dieser Insel haben wir trotz intensiver Suche keine *O. lutea* gefunden.

Nachfolgende Tabelle gibt einen Überblick über die derzeit bekannten Bestäuber von *O. lutea*. Zusammenfassend läßt sich sagen, daß sie auch im östlichen Mittelmeergebiet ausschließlich von *Andrena*-Arten des Subgenus *Chlorandrena* bestäubt wird.

A. ( <i>Chlorandrena</i> ) <i>cinerea</i> Br.	S-Spanien, S-Frankreich, Peloponnes
A. ( <i>Chlorandrena</i> ) <i>senecionis</i> Perez	S-Spanien
A. ( <i>Chlorandrena</i> ) <i>humilis</i> Imhoff	S-Italien, Rhodos
A. ( <i>Chlorandrena</i> ) <i>humilis</i> ssp. <i>cucullata</i> W.	Peloponnes
A. ( <i>Chlorandrena</i> ) <i>humilis</i> ssp. <i>prunella</i> W.	Karpathos
A. ( <i>Chlorandrena</i> ) <i>nigroolivacea</i> Dours	S-Italien, Algerien
A. ( <i>Chlorandrena</i> ) <i>panurgimorpha</i> Mavr.	Kreta
A. ( <i>Chlorandrena</i> ) <i>clypella</i> ssp. <i>hasitata</i> W.	Attika

**b. *Ophrys sicula* Tineo (*O. lutea* ssp. *minor*, *O. galilaea*)**

PAULUS (1988) hat gezeigt, daß *O. lutea* ssp. *minor* (TOD.) O. & E. Danesch auf dem Artrang *O. sicula* Tineo heißen muß. Daß *O. sicula* als eigenständige Art gelten muß, ist außer durch blütenmorphologische Differenzen vor allem durch spezifische Bestäuber gezeigt. *O. sicula* wird in erster Linie von *Andrena* (*Chrysandrena*) *hesperia* oder nächst verwandten Arten dieses Subgenus bestäubt (Libanon: KULLENBERG 1961; Aegina: VÖTH 1984; Kreta: PAULUS & GACK 1986, PAULUS 1988b; Rhodos: SAUER, Bielefeld in litt.).

Neue Bestäuberdaten:

**Karpathos:** Laki 27. 3. 1989 1 ♂ von *A. hesperia* mit Pollinien.

**Rhodos:** Kalathos 21. 3. 1987 mehrere Pseudokopulationen von *A. hesperia*, Kaption 29. 3. 1987 1 ♂ *A. hesperia* mit Pollinien.

**Lesbos:** 1989 an vielen Stellen zahlreiche Pseudokopulationen von *A. hesperia*: Loutra Korfou, Pirgi westl. Mytilini, Kalimvatera, oberhalb Plomari, südl. Agiassos, Andissa. An allen Stellen kamen auch stets *O. sicula*-Pflanzen vor. Bei Loutra Korfou am Kolpos Geras erhielten wir außerdem Anflüge von 12—15 ♂♂ von *A. (Chrysandrena) merula*, die trotz ihrer Kleinheit gelegentlich Pollinien entnommen haben. *A. merula* ist sehr größenvariabel. Diese Bienenart beobachteten wir bereits einmal als Bestäuber von *A. sicula* in Israel.

**Peloponnes:** Pseudokopula durch 1 ♂ von *A. (Euandrena) vulpecula* auf *O. sicula* (13. 4. 1986 bei Stimanga). Diese Bienenart war uns bisher als Bestäuber der melenaoiden *O. sicula* am Monte Gargano (S-Italien) bekannt.

**Zentr.-Griechenland:** 23. 3. 1986 bei Malesina O-Griechenland 2 ♂♂ von *A. hesperia* bei der Pseudokopulation beobachtet.

Damit hat es sich weiterhin bestätigen lassen, daß *A. hesperia* von Italien über das griechische Festland, Peloponnes, Lesbos, Kreta, Karpathos, Rhodos bis zum Libanon als Bestäuber von

*O. sicula* auftritt und keinen Unterschied zwischen *O. sicula* in Italien oder der sogenannten *O. galliata* (etwa im Libanon) macht. Wenn man letztere als eigene Sippe aufrechterhalten möchte, dann höchstens im Rang einer geographischen Rasse:

***Ophrys sicula* ssp. *galliata*** (Fleischmann & Bornmüller) Paulus & Gack **comb. et stat. nov.**, Basionym: *Ophrys galliata* Fleischmann & Bornmüller, Ann. Naturhist. Mus. Wien **36**: 12, 1963.

### c. *Ophrys melena* (Renz) Paulus & Gack

*O. melena* kommt ausschließlich in Griechenland vor. Sie besitzt zwei Zentren, eines im Südosten (Euböa, Attika, NO-Peloponnes), ein anderes in NW-Griechenland, Korfu (HÖLZINGER & KÜNKELE 1985). WILLING & WILLING (1985) weisen aber darauf hin, daß die Pflanzen in NW-Griechenland nur äußerst vereinzelt und dann meist in undeutlicher Ausprägung in der Population *O. sicula* erscheinen: „Man sollte die von hier angegebenen Pflanzen daher eher in die Variationsbreite der ssp. *minor* stellen.“ Wir haben bisher nur Pflanzen von der Peloponnes und Attika gesehen, die ganz eindeutig weder zu *O. sicula* noch zu *O. lutea* gehören, sondern ganz sicher eine eigenständige Art darstellen. Zu prüfen bleiben die Pflanzen des Mte. Gargano-Gebietes, die als *O. lutea* ssp. *melena* bezeichnet werden (LORENZ & GEMBARDT 1987). Diese gehören eher in die nächste Verwandtschaft von *O. sicula* und sind möglicherweise mit dieser konspezifisch. Wir haben bislang keine klaren Auswahlexperimente auf unterschiedliche Bestäuberattraktivität machen können. Bislang haben wir nur Daten für eine gute Attraktivität dieser „melenoiden *sicula*“ für *Andrena vulpecula*, nicht dagegen für *A. hesperia*. Im übrigen treten solche „*melena*-ähnlichen“ Farbvarianten im Monte Gargano-Gebiet und nicht nur dort auch bei den großblütigen *O. lutea* auf. Umgekehrt kann die typische und echte *O. melena* auch einen völlig gelben Labellum-Seitenrand haben und wirkt dann wie eine *O. lutea*. Solche Pflanzen haben wir an beiden Fundstellen zwischen den dunklen *O. melena* gesehen, wobei es stets viele Zwischenformen gibt.

Über die Bestäubung haben wir bis heute nichts Neues in Erfahrung bringen können. VÖTH (1985) hat in S-Griechenland ein ♂ von *A. (Simandrena) transitoria* Mor. als Bestäuber beobachtet. Diese Untergattung steht in keiner näheren Beziehung zu *Chlorandrena* oder *Chrysandrena*. (Bislang ist nur eine weitere Art dieses Subgenus als Bestäuber gefunden worden: *A. [Simandrena] combinata* [Chr.] auf *O. aymoninii* [PAULUS & GACK, in Vorb.]).

### 18. *Ophrys iricolor* Desf.

VÖTH (1984) hat erstmals auf Aegina die große schwarze *Andrena (Melandrena) morio* bei der Pseudokopulation auf *O. iricolor* beobachtet. Bereits VOGEL (1977) hatte auf Kreta, NILSSON 1977 auf Rhodos (zitiert in WARNCKE & KULLENBERG 1984) *A. morio* ♂♂ mit abdominalen Pollinien gefunden, ohne ihre Spender zu kennen. Für Kreta (PAULUS & GACK 1986) und Zypern (PAULUS & GACK 1990a) konnten wir diese Biene als Bestäuber bestätigen.

Auf Rhodos und Karpathos haben wir zwar allenthalben *O. iricolor* gefunden, aber keine Bestäuber. Dagegen konnten wir 1989 auf Lesbos mehrfach ♂♂ von *A. morio* mit Pollinien fangen und — allerdings nur in „Röhrchentestes“ — Pseudokopulationen sehen. Die in Kreta sehr früh blühende, *O. iricolor* sehr ähnliche Sippe wurde inzwischen als neue Art *O. mesaritica* PAULUS & ALIBERTIS (1990) beschrieben.

### 19. *Ophrys omegaifera* Fleischm. — *O. fleischmannii* Hayek

Beide Arten sind auf Kreta durch zwei verschiedene Bestäuber getrennt: *Anthophora atroalba* ist der Bestäuber von *O. omegaifera*, *A. sicheli* der von *O. fleischmannii*. *O. fleischmannii* kommt, soweit wir heute wissen, ausschließlich auf Kreta vor (PAULUS & GACK 1986, PAU-

LUS 1988). Alles, was vorher als *O. fleischmannii* außerhalb von Kreta bezeichnet worden ist (BAUMANN & DAFNI 1981), ist entweder *O. israelitica* BAUMANN & KÜNKELE (1988) (Israel, Zypern, S-Türkei) oder es handelt sich eventuell um eine weitere Art (Paros, Naxos, Hydra: Fotobelege von VÖTH, Mödling, und LÄPPLER, Rastatt\*). Wir hatten schon früher darauf hingewiesen, daß die Israelisch/cypriotischen Populationen eine eigene Art darstellen, die u. a. durch einen völlig anderen Bestäuber (*A. flavipes*) gekennzeichnet ist (PAULUS & GACK 1986, 1990a, b; PAULUS 1988b). Für *O. omegaifera* haben wir von Rhodos und Karpathos weitere Bestäuber-Nachweise:

**Rhodos:** Artamiti Kloster bei Laerma 20. 3. 1987 2 ♂♂ von *A. atrolba* mit abdominalen Pollinien, am 25. 3. bei Genadi 1 ♂ gefangen; außerdem konnten wir noch Pseudokopulationen von der silber-schwarzgrauen *A. nigriceps* sehen: 22. 3. 1987 bei Koskinu, mehrere Anflüge, 2 ♂♂ mit Pollinien. 28. 3. 1987 mittlere Zone des Profitis Elias oberhalb Kapion 1 ♂ mit Pollinien. Damit gibt es auf Rhodos für *O. omegaifera* offenbar zwei Bestäuber. *O. omegaifera* haben wir während unseres Aufenthaltes auf Rhodos an vielen Stellen gesehen. Viele Pflanzen waren bereits am Ende ihrer Blütezeit. Daneben gab es aber auch völlig frische Individuen, ohne daß in der Blütenmorphologie auffällige Abweichungen zu erkennen gewesen wären.

**Karpathos:** Im Süden der Insel haben wir *O. omegaifera* nur noch in mittleren Lagen blühend angetroffen. Besonders an den Osthängen zwischen Karpathos-Stadt und Spoa war die Art nicht selten. Vor allem südlich Spoa in den Steilhängen mit lichthem Kiefernwald flogen noch etliche *A. atrolba* mit abdominalen Pollinien (25. 3. 1989). Genauso war es bei Volada und Othos (27. 3. 1989). Andere *Anthophora*-Arten hatten niemals Pollinien, so daß wie in Kreta also auch auf Karpathos der Bestäuber von *O. omegaifera* die Pelzbiene *A. atrolba* ssp. *agamoides* ist.

**Kreta:** Bezüglich der Bestäubung der noch zu beschreibenden frühen, sehr großblütigen *O. omegaifera*-Sippe (PAULUS 1988b, ALIBERTIS & ALIBERTIS 1989: „*basilicata*“) liegen nur wenig aussagekräftige Beobachtungen vor. PAULUS sah die größere silbergraue *A. nigrocincta*, die zwar deutliches Interesse hatte, aber zu wenig eindeutiges Verhalten gezeigt hat. Da ihre Flugzeit vor Mitte März liegt (wir haben diese *Anthophora*-Art in den vielen Jahren später nie fliegen sehen), könnte sie sehr gut der Bestäuber sein.

## 20. *Ophrys sitiaca* Paulus & A. + C. Alibertis und *O. israelitica* Baumann & Künkele

*O. sitiaca* ist bislang nur aus dem östlichen Kreta bekannt und gehört zu den sehr früh blühenden *Ophrys*-Sippen. Es bleibt abzuwarten, ob diese gutbegründete Art auch außerhalb Kretas verbreitet ist. Die Blütezeit beginnt in der Regel Anfang Januar und endet in den höheren Lagen Ende März/Anfang April (PAULUS 1988b, ALIBERTIS & ALIBERTIS 1989). Die Art ist ähnlich *O. israelitica*. Sie unterscheidet sich aber durch größere Blüten und vor allem durch eine kleine Längskerbe in der Mitte der Lippenbasis. Der Bestäuber war bisher nicht bekannt. Wir haben uns daher 1989 nochmals bemüht, diesen zu finden. Am 19. und 20. 3. hielten wir uns in der mittleren und vor allem oberen Waldzone auf der Westseite des Thripti-Massivs auf, wo wir noch viele blühende, wenn auch schon jeweils die allerletzten Blüten von *O. sitiaca* antrafen. Tatsächlich wurden unsere Pflanzen bald von größeren *Andrena* ♂♂ besucht, die sehr intensive Pseudokopulationen vorführten (Abb. 14). Diese ♂♂ schwärmten vor allem um niedrige Kiefern und andere Büsche. Einige von ihnen trugen gut sichtbar gelbe abdominale Pollinien. In den zwei Tagen erhielten wir sehr viele Anflüge immer von derselben Bienenart, die später als *A. (Melandrena) nigroaenea* determiniert wurde.

Damit ist gezeigt, daß *O. sitiaca* eine von *O. israelitica* klar verschiedene Art ist. Bemerkenswert ist, daß *O. sitiaca* und *O. israelitica* danach in einem ähnlichen Verhältnis stehen wie *O.*

\*) Auf Naxos konnten wir inzwischen (1990) *O. israelitica* finden und Pseudokopulationen mit *Andrena flavipes* beobachten (in Vorber.).

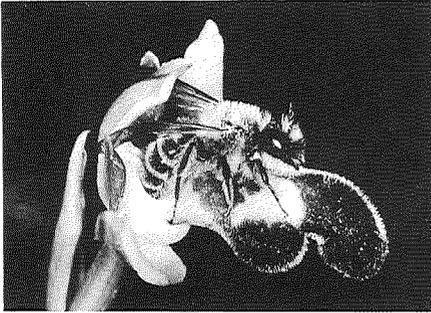


Abb. 14: *Andrena nigroaenea* ♂ bei der Pseudokopulation auf *Ophrys sitiaca*; es findet gerade eine Bestäubung statt (O-Kreta, Thriпти).

*flavipes-fusca* und *O. nigroaenea-fusca* (s. Kap. *O. fusca* s. str. aggr.). 1990 konnten wir *O. israelitica* auch für Naxos bestätigen. BAUMANN & DAFNI (1981) hatten sie aufgrund von Foto-belegen von Herrn Vöth für diese Insel unter *O. fleischmannii* gemeldet.

## 21. *Ophrys fusca* s. str. aggr.

Wie PAULUS & GACK (1980, 1981, 1986, 1990a, b) und PAULUS (1988b) gezeigt haben, besteht *O. fusca* s. str. aus einem Konglomerat von verschiedenen Sippen, die durch verschiedene spezifische Bestäuber der Gattung *Andrena*, durch phänologische, chorologische und meist auch blütenmorphologische Differenzen ausgezeichnet sind. Wahrscheinlich müssen nach besserer Kenntnis ihrer Verbreitung und Variabilität nahezu alle als eigenständige Arten betrachtet werden. Die große Variabilität — betrachtet man *O. fusca* als eine einzige, weit verbreitete Art — in der Blütengröße, Malgestaltung, Färbung und Blühzeit ist offenbar keine Konsequenz verschiedener Wuchsorte oder eines verschiedenen und schwankenden Lokalklimas, sondern der Ausdruck von bisher nicht richtig in ihrer diskontinuierlichen Merkmalsausprägung und Verbreitung beachteten eigenständigen Arten. Es ist interessant, daß einige der alten Autoren hier bereits ganz anders gedacht und die Verhältnisse der Formgliederung richtig gesehen haben. So hat bereits LOJACONO (1908) allein in Sizilien vier *O. fusca*-Sippen unterschieden, die nach heutiger Kenntnis der Bestäuber wohl alle eigene Arten sind (PAULUS & GACK 1990c). Im Folgenden sind vor allem neue Bestäuberdaten vorgestellt. Um jedoch die Einordnung in den sicherlich noch sehr verworrenen taxonomischen Sachverhalt zu erleichtern, sind alle jetzt im östlichen Mittelmeerraum bekannten *O. fusca*-Typen vorab zusammengestellt (PAULUS 1988b, PAULUS & GACK 1990b). Es ist zur Zeit nicht klar, welche der bisher bekannten Sippen den Namen *O. fusca* tragen darf. Die Benennungen sind daher derzeit lediglich Kennzeichnungen, die wir durch den Bestäuber-Namen als Präfix vornehmen:

- a) *O. flavipes-fusca*: Bestäuber A. (*Zonandrena*) *flavipes*
- b) *O. creberrima-fusca*: Bestäuber A. (*Zonandrena*) *crebberima* (Kreta)
- c) *O. nigroaenea-fusca*: Bestäuber A. (*Melandrena*) *nigroaenea*
- d) *O. cinereophila-fusca*: Bestäuber A. (*Chlorandrena*) *cinereophila*
- e) *O. Blithopertha-fusca*: Bestäuber *Blithopertha lineolata* (Coleoptera, Scarabaeidae) (Lesbos, Samos, Naxos)
- f) *O. Thriпти-fusca* (spät): Bestäuber A. (*Chrysandrena*) *merula* ?? (Kreta)
- g) *O. Thriпти-fusca* (früh): Bestäuber A. (*Euandrena*) *bicolor* ?? (Kreta)
- h) *O. Kreta-fusca* (großblütig, früh): Bestäuber unbekannt (Kreta)
- i) *O. fusca*-großblütig, spät: Bestäuber unbekannt (S-Griechenland, Rhodos ?) (*A. labialis* ?).

Es fällt auf, daß allein auf Kreta 5 *O. fusca*-Typen vorkommen. Dafür fehlen dort die sonst weit verbreiteten *O. flavipes-fusca* und *O. nigroaenea-fusca*.

**a. *Ophrys flavipes-fusca***

Diese *O. fusca* mit mittelgroßen Blüten ist, abgesichert durch Bestäuberdaten von N-Afrika, S-Spanien über Frankreich, Italien, wohl ganz Griechenland mit Peloponnes, und von Karpathos, Rhodos und Lesbos bekannt (Abb. 15). Vermutlich ist sie in der gesamten Ägäis und entlang

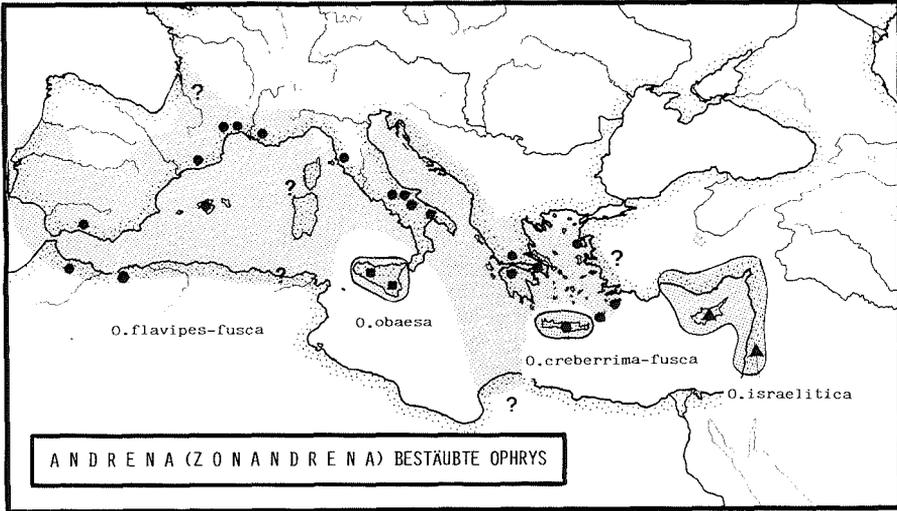


Abb. 15: Bisher bekannte Verbreitung der von *Andrena flavipes* (und der nächstverwandten *Andrena creberrima*) bestäubten *Ophrys fusca*-Sippen.

der Westküste Anatoliens verbreitet. Sie fehlt auf Naxos, Kreta und Zypern. Dort ist sie durch andere Sippen ersetzt oder verdrängt. So bezieht sich die Angabe von *A. flavipes* als Bestäuber von *O. fusca* in Zypern von BAUMANN & HALX (1972) auf *O. israelitica*. *O. flavipes-fusca* blüht von Anfang/Mitte März bis längstens Mitte April und ist oft die dominierende *O. fusca*-Form.

**Rhodos:** Während unseres Aufenthaltes auf Rhodos vom 19. 3. 1987 an war *O. flavipes-fusca* schon ziemlich am Ende der Blühzeit. Demnach dürfte die Hauptblühzeit auf Rhodos Anfang März sein. Wir fanden an vielen Stellen der Insel noch genügend Individuen, um Bestäuber-tests machen zu können. Wir haben Belege von: Kalathos 21. 3. 1987 einzeln, praktisch verblüht; Koskinu 22. 3. 1987 nicht selten, meist nur noch die letzten Blüten; Kalythiae 22. 3. 1987 häufig; südl. Kattavia 24. 3. 1987 einzeln, meist verblüht; Kalathos 21. 3. 1987 1 ♂ Pseudokopula („Röhrchentest“); Appolakia 26. 3. 1987 4 Pseudokopulationen (Freianflüge).

**Karpathos:** Auf dieser Insel hielten wir uns Ende März 1989 auf. Wir haben *O. flavipes-fusca* nahezu überall im Süden der Insel gefunden. Die Pflanzen waren aber wie auf Rhodos weitgehend verblüht. Besonders im lichten Kiefernwald 3—4 km südlich Spoa haben wir viele Pseudokopulationen von *A. flavipes* gesehen (25. 3.). Bei Katodio/Aperi gab es zwischen *O.*

*cinereophila-fusca* noch viele *O. flavipes-fusca*. In einer *Orchis italica*-Blüte fanden wir ein schlafendes *A. flavipes* ♂ mit abdominalen Pollinien (24. 3.).

**Lesbos:** Anfang April 1989 bot sich uns ein ähnliches Bild. *O. flavipes-fusca* war zwar an vielen Stellen vorhanden, aber weitgehend verblüht. Die Rasterkartierung von GÖLZ & REINHARD (1989) für *O. fusca* dürfte sich mit wenigen Ausnahmen auf *O. flavipes-fusca* beziehen. Pseudokopulationen von *A. flavipes* erhielten wir nördlich von Plomari, bei Agiasos und Pirgi/Mytilini.

**S-Griechenland/Peloponnes:** *O. flavipes-fusca* ist hier ab Anfang/Mitte März überall weit verbreitet und oft sehr häufig. Mitte April findet man dann nur noch sehr vereinzelt frische Pflanzen. Wir haben an vielen Stellen einzelne Pseudokopulationen sehen können, so bei Lamia 18. 4. 1986, Sikion (NO-Peloponnes) 3. 4. 1985, Stimanga (NO-Peloponnes) 13. 4. 1986. Hier beobachteten wir auch einzelne Pseudokopulationen von der nah verwandten, aber etwas später fliegenden *A. creberrima*. Im Vergleich zu den westmediterranen Populationen von *O. flavipes-fusca* haben die ostmediterranen offenbar im Schnitt etwas größere Blüten und erinnern darin stärker an *O. nigroaenea-fusca*.

#### **b. *O. creberrima-fusca***

PAULUS (1988) hat bereits über die Bestäubung dieser in Kreta weit verbreiteten *O. fusca*-Sippe berichtet. Sie beginnt dort in der Regel erst Anfang/Mitte April zu blühen und kommt vor allem in den mittleren Lagen vor. Sie ist durch oft große, fast senkrecht stehende, breite Lippen ausgezeichnet. Der Bestäuber ist *A. (Zonandrena) creberrima*, eine mit *A. flavipes* sehr nah verwandte Art. *A. flavipes* fehlt auf Kreta, was das Fehlen von *O. flavipes-fusca* erklärt. Es ist anzunehmen, daß *O. creberrima-fusca* sich aus *O. flavipes-fusca* entwickelt hat, indem die etwas später fliegende *A. creberrima* durch Selektion den Blühbeginn sukzessive in den April verschoben hat. Ob sie bestäubungsbiologisch von *O. flavipes-fusca* isoliert ist, ist fraglich. *A. creberrima* tritt nämlich sowohl in S-Italien als auch in Griechenland gelegentlich als zusätzlicher Bestäuber von *O. flavipes-fusca* auf. Zudem zeigten süditalienische *A. flavipes* ♂♂ (allerdings im „Röhrchentest“) Pseudokopulationen auf *O. creberrima-fusca*.

#### **c. *O. nigroaenea-fusca***

Diese großblütige, stets früh blühende *O. fusca* haben wir bislang vor allem im westlichen Mittelmeergebiet untersuchen können. Sie fängt dort oft schon im Januar an zu blühen. Vermutlich gilt dies auch für das östliche Mittelmeergebiet. Einzelne Pflanzen können aber bis Anfang April gefunden werden, was gut der ebenso langen Flugzeit der ♂♂ des Bestäubers *A. nigroaenea* entspricht. Bestäubernachweise liegen bisher aus NO-Spanien (ARNOLD 1981), S-Frankreich (GODFERY 1925, PAULUS & GACK 1983a, 1986), Mallorca (KULLENBERG 1973), S-Italien (PAULUS & GACK 1986) und Sizilien (PAULUS & GACK 1990c) vor. Für Griechenland gibt es bislang nur eine Beobachtung: Galaxidion (S-Griechenland) zweite Märzhälfte 1982 (VÖTH 1985). Weiterhin liegen aus der coll. GRÜNWALD (München) 3 ♂♂ von *A. nigroaenea* mit abdominalen Pollinien vor, die am 9. 4. 1973 von GROSS bei Perachora (W-Attika) gefangen worden sind.

Auf den Reisen in Griechenland und auf den Inseln haben wir nur noch sehr vereinzelt Pflanzen gefunden:

**Griechenland:** Bei Malesina (östl. Mittelgriechenland) 22. 3. 1986, praktisch verblüht, *O. flavipes-fusca* ging gerade frisch auf; Phyli nordwestl. Athen 6. 4. 1986 1 Exemplar.

**Rhodos:** Mitte März 1987 südl. Rhodos-Stadt, einige sehr großblütige, aber praktisch verblühte *O. fusca*. Es ist aber nicht sicher, daß dies *O. nigroaenea-fusca* waren.

Über die weitere Verbreitung in der Ägäis liegen keine gesicherten Daten vor. In Kreta fehlt diese Art ganz sicher. Sie ist dort bestäubungsökologisch durch *O. sitiaca* ersetzt.

Die Unterscheidung von *O. flavipes-fusca* und *O. nigroaenea-fusca* scheint uns in Griechenland nach bisheriger sehr spärlicher Erfahrung ziemlich schwierig zu sein. Dies liegt u. a. daran, daß *O. flavipes-fusca* im Osten deutlich großblütiger ist als in Italien oder S-Frankreich.

#### d. *O. cinereophila-fusca*

Die sehr kleinblütige *O. cinereophila-fusca* ist zumindest im südlichen Griechenland, vermutlich in der gesamten Ägäis, W-Anatolien und Zypern verbreitet (PAULUS 1988b), PAULUS & GACK 1986, 1990a). Möglicherweise kommt sie sogar bis Antakya (SO-Türkei) vor. (ALTAN & HOFFMANN 1986). Der Bestäuber, die entsprechend kleine *A. (Chlorandrena) cinereophila* ist erstmals von VÖTH (1985) in S-Griechenland (Galaxidion) und auf Aegina beobachtet worden. Wir haben weitere Bestäubernachweise aus Kreta (PAULUS 1988b) sowie Rhodos und Zypern (PAULUS & GACK 1990a). Sichere Pflanzenfunde haben wir außerdem von Karpathos (1989: in mittleren Lagen verbreitet und häufig, Ende März bereits ziemlich verblüht), Lesbos (1989: ausschließlich auf dem Kalkmassiv zwischen Piri und Mytilini gefunden, ziemlich verblüht), Aegina, Peloponnes: Mykene, Sikion, S-Griechenland: Phylli nordwestl. von Athen, Mourikion am Yliki See südl. Thivae. Wir fanden sie trotz intensiver Suche nicht bei Delphi, Amphissa und Lamia.

#### e. *O. Blithopertha-fusca*

Auf Lesbos fanden wir bei Piri westl. Mytilini eine ganz fremdartig anmutende, niederwüchsige *O. fusca*-Sippe, die sich durch sehr flache Lippen auszeichnet. Die Grundfarbe ist sehr dunkel mit einem oft sehr breiten hellgelben Saum, der auch dunkel rotbraun sein kann. Das Mal ist dunkelblau. Bei unserer Ankunft (5. 4. 1989) fingen solche Pflanzen in einer dichten Thymian-*Cistus*-Formation gerade an zu blühen. Ähnliche Pflanzen hatten wir bereits früher auf Dias von Samos (Fotobeleg VÖTH, Mödling: Samos 20. 4. 1976; HIRTH & SPAETH 1989) gesehen. Möglicherweise gibt es diese Sippe auch in Rhodos (Fotobeleg durch Herrn GÜGEL, München: 5. 4. 1987 Aj. Jeorjios östl. Wardas). Nach Sichtung der Fotobelege der als angeblichen Hybride *O. iricolor* x *O. lutea* ssp. *minor* interpretierten Pflanzen aus Chios (GÖLZ & REINHARD 1981, Tafel 10, Fig. c) gehören auch diese Pflanzen hierher\*).

Als Bestäuber fanden wir nun zu unserer großen Überraschung den kleinen Blatthornkäfer *Blithopertha lineolata*, einen Verwandten des auch bei uns verbreiteten Gartenlaubkäfers *Phyllopertha horticola*. Am 5. 4. 1989 flog plötzlich ein solcher Käfer inmitten dieses *O. fusca*-Bestandes und fiel uns durch einen gelben Anhang am Hinterende auf, der sich als ein ganzes Büschel gelber Pollinien entpuppte. Es waren 12 Pollinien, die am Hinterleibsende auf dem Pygidium festgeklebt waren. Auch wenn es uns zunächst merkwürdig vorkam, konnte sie der Käfer eigentlich nur von dieser neuartigen *O. fusca* haben. Am 8. 4. bestätigte sich diese Vermutung. Oberhalb von Plomari schwärmten viele ♂♂ dieses Käfers an einer Straßenrandböschung. Wir stellten zwei Pflanzen der *O. Blithopertha-fusca* zusammen mit *O. flavipes-fusca* und *O. cinereophila-fusca* auf. Zu unserer Freude und Überraschung kamen plötzlich von allen Seiten langsam die Käferchen angeschwärmt und balgten sich bald zu vieren und fünfen auf einer Lippe (Abb. 16, s. Farbtafel 2, r. o.). Sie zeigten eindeutig sexuelle Erregung, da sie ihre Kopulationsapparate weit herausgestreckt hatten. Sie nahmen stets sehr schnell die für *O. fusca* charakteristische Position mit dem Hinterleib zur Narbengrube hin ein. Aus allen Blüten waren schnell die Pollinien entfernt und klebten vor allem am Pygidium, dem letzten

\*) Inzwischen haben wir auch auf Naxos *O. Blithopertha-fusca* gefunden und zahlreiche Pseudokopulationen beobachten können.

sichtbaren Hinterleibssegment der Käfer. Kein einziger Käfer landete auf Blüten einer anderen *O. fusca*-Sippe. Weitere Anflüge erhielten wir noch bei Sigri, wo die Käfer inmitten unserer *Ophrys*-Palette ausschließlich auf der *O. Blithopertha-fusca* landeten und pseudokopulierten. Trotz vieler weiterer Versuche konnten wir keine Biene als Bestäuber finden, was wir natürlich eher erwartet hätten. Diese Beobachtungen sind nun außerordentlich bemerkenswert. Der Käfer reagiert auf die Signale der Blüte in völlig adäquater Weise wie *Andrena* ♂♂. Er wird von dem Duftbouquet mindestens über mehrere Meter Entfernung angelockt. Er landet gezielt auf dem Labellum und dreht sich vor allem sofort um 180°. Dies bedeutet, daß die taktile Stimulation der Labellumbehaarung auch auf die ♂♂ dieser Käferart wirkt, obwohl die Weibchen von *B. lineolata* fast unbehaart sind. Unsere Beobachtungen zeigen, daß diese Käferart ganz sicher ein guter Bestäuber ist. Das schließt nicht aus, daß es daneben noch eine *Andrena*-Art als legitimen Bestäuber gibt und wir diese nur noch nicht gefunden haben.

Dieser Befund schließt sich an Beobachtungen anderer Käfer als gelegentliche *Ophrys*-Blütenbesucher an. Hier ist vor allem der schon erwähnte Gartenlaubkäfer *Phyllopertha horticola* (*Scarabaeidae*) zu nennen, den wir seit vielen Jahren vor allem im Taubergießen-Gebiet in SW-Deutschland bei der Pseudokopulation auf *O. holosericea* beobachtet haben. Diese Käfer sind aber zu klein, um als reguläre Bestäuber häufig die Pollinien zu entnehmen. Die Käfer landen nämlich auf der Lippe und beginnen aufgeregt auf ihr umherzulaufen. Sie versuchen mit weit ausgestrecktem Genitalapparat überall am Lippenrand oder auf dem Labellum selbst zu kopulieren. Zur Pollinienentnahme kommt es dabei eher zufällig. Wenn überhaupt Pollinien entnommen werden, kleben diese am Kopf, an den Elytren oder an den Beinen. Dennoch führt dieses Verhalten in beschränktem Maß zu Bestäubungen. Ähnliche Beobachtungen liegen aus der N-Schweiz von REINHARD (1985) und dem Elsaß von ENGEL (1985) vor. Schon FERLAN (in litt. 1950 an KULLENBERG, zit. in KULLENBERG 1961) berichtet von Käferbesuchen auf *O. sphegodes* in NO-Italien, und zwar von den kleinen dunklen Rosenkäfern *Tropinota hirta* und *Oxythyrea funesta*, die aber eher auf der Suche nach Freßbarem waren. Ähnliches berichtet KULLENBERG (1961) für *T. squalida* auf *O. tenthredinifera*, *O. scolopax* und *O. apifera*.

Während die zitierten Rosenkäfer nicht sicher durch sexuelle Stimulation angelockt worden sind, gilt dies aber auf jeden Fall für *P. horticola* und *O. holosericea* bzw. *B. lineolata* und *O. Blithopertha-fusca* aus Lesbos. Im letztgenannten Fall liegt vielleicht sogar eine gezielte Anpassung der *Ophrys* vor, während *Phyllopertha* wohl nur zufällig auf das Duftanlock-Bouquet von *O. holosericea* reagiert, weil dieses Komponenten enthält, die seine eigenen Weibchen als Sexuallockstoff einsetzen. Eine erste Duftstoffanalyse wurde von BORG-KARLSON (1985) vorgenommen.

#### **f und g. *O. Thriphti-fusca* (früh) und *O. Thriphti-fusca* (spät) (O-Kreta)**

PAULUS (1988) berichtet von einer *O. fusca*-Form, die bisher nur im Thriphti-Massiv (O-Kreta) gefunden worden ist (*Thriphti-fusca*). Sie erblüht relativ spät, ab Ende März/Anfang April im Bereich der Thriphti Almen auf ca. 800 m Höhe. Als Bestäuber wurden lediglich 2 ♂♂ der kleinen *A. merula* beobachtet (die gelegentlich auch von *O. sicula* angezogen wird.).

1989 waren wir zusammen mit dem Ehepaar ALIBERTIS am 19. und 20. 3. wieder im Thriphti-Massiv. Zu unserer Überraschung fanden wir in der oberen Waldzone neben *O. sitiaca*, *O. cretensis*, *O. omegaifera* und *O. fleischmannii* viele Individuen einer *O. fusca*-Sippe, die bereits ziemlich verblüht war. Sie stimmte in ihren Merkmalen mit keiner der uns von Kreta bereits bekannten anderen *O. fusca*-Typen überein. Zu dieser Jahreszeit blühen in Kreta in den tieferen Lagen nur *O. cinereophila-fusca* und die großblütige, sehr dunkle *O. fusca* (*O. Kreta-fusca*, groß, früh, s. nächster Absatz) mit einer oft rötlichen Lippenunterseite. Der letzten ist die neue *O. fusca*-Sippe ähnlich, doch ist sie kleinblütiger und blütenreicher. Diese neue *O. „Thriphti-fusca, früh“* fand sich sogar auf den Hochalmen des Thriphti (oberhalb 900 m!), wo um diese

Zeit außer einigen wenigen *Orchis lactea* und *O. papilionacea* noch keine Orchideen blühten. Selbst hier war sie praktisch schon verblüht. Am 21. 3. fuhren wir noch über Stavrohori-Orimo von der Südseite in die höheren Lagen des Thripti-Massivs. Gleich oberhalb Stavrohori fanden wir wieder diese *O. fusca* (allerdings nur 3 Exemplare). Hier blühte bereits wesentlich mehr: viele *O. omegaifera*, viele *O. fleischmannii*, einige *O. tenthredinifera*, *O. cretensis* und sogar 2 prächtige *O. spruneri*. In der oberen Waldzone der Westseite des Thripti versuchten wir den Bestäuber zu finden. Wir sahen zwar mehrfach kleine schwarze *Andrena* ♂♂ mit abdominalen Pollinien fliegen, doch entkamen sie uns. Während wir noch diese *O. fusca* an einem Tisch im Freien untersuchten, landete plötzlich eines dieser *Andrena* ♂ und pseudokopulierte auf einer Blüte. Es wurde später als *A. bicolor* F. bestimmt. Bei weiteren Tests konnten wir keine Anflüge erhalten. Wichtig zu erwähnen sind allerdings zwei Negativ-Ergebnisse: Fliegende *A. merula* und *A. creberrima* ♂♂ zeigten keinerlei Interesse an dieser neuen *O. fusca*. Damit können wir derzeit sagen, daß von der phänologischen und blütenmorphologischen Divergenz her im Thripti-Massiv wahrscheinlich zwei *O. fusca*-Sippen wachsen. Die Bestäuber könnten für die frühe Art *A. bicolor*, für die spätere Art *A. merula* sein. Doch liegen hierzu viel zu wenige Daten vor, so daß weitere Schlußfolgerungen verfrüht sind.

#### **h. *O. Kreta-fusca*, groß, früh**

Von dieser bereits ab Ende Januar blühenden sehr dunklen, relativ großblütigen Sippe berichtete bereits PAULUS (1988). Leider ist es uns wieder nicht gelungen, einen Bestäuber zu finden.

#### **i. späte großblütige *O. fusca* (Griechenland)**

Auch diese *O. fusca*-Sippe wurde bereits von PAULUS (1988) erwähnt. Sie beginnt ab Anfang/Mitte April in S-Griechenland zu blühen, zu einer Zeit, zu der *O. nigroaenea-fusca* vollständig und *O. flavipes-fusca* weitgehend abgeblüht sind. 1989 haben wir am 17. 4. besonders bei Elaeon östl. Amphissa sehr viele dieser späten großblütigen *O. fusca* gesehen, die völlig frisch aufgeblüht waren. An derselben Stelle standen viele *O. reinholdii* (weit fortgeschritten) und die großblütige späte *O. cornuta* fing gerade an aufzugehen. Leider konnten wir keinen Bestäuber finden. Etwa 20 km südl. Lamia, am Nordabfall der Berge vor der Ebene von Lamia, machten wir Tests mit den dort noch fliegenden *A. flavipes*. Sie zeigten keinerlei Interesse. Plötzlich flog aber eine rotbraune *Andrena* mit einem großen Büschel gelber abdominaler Pollinien (etwa 12) in der Nähe umher. Es handelte sich um *A. (Holandrena) labialis* (K.). Die Pollinien hatte sie sicher nicht von unseren mitgebrachten Pflanzen geholt. Wir suchten daraufhin sehr lange die ganze Gegend ab, ohne aber überhaupt irgendeine *Ophrys* zu finden. Trotzdem liegt die Vermutung nahe, daß diese Pollinien von *O. fusca* stammen, und zwar von dieser späten großblütigen *O. fusca*, die wir in derselben Gegend 3 Jahre zuvor am 18. 4. 1986 auch schon einmal gesehen haben. Aus Rhodos wurde nun eine ganz entsprechende Sippe als neue Art beschrieben: *Ophrys attaviria* (RÜCKBRODT & WENKER 1990), die vielleicht diese Sippe darstellt.

Damit haben wir jetzt aus dem östlichen Mittelmeergebiet 9 vermutlich artlich getrennte *O. fusca*-Sippen vorgestellt. Weiter verbreitet sind hiervon aber nur 3 Arten, nämlich *O. flavipes-fusca*, *O. nigroaenea-fusca* und *O. cinereophila-fusca*. Vor allem Kreta nimmt neben Sizilien eine Sonderstellung ein. Hier ist wahrscheinlich eine adaptive Radiation eingetreten, da außer *O. cinereophila-fusca* alle übrigen *O. fusca* (4 Sippen) dort endemisch sind. *O. creberrima-fusca* ist vermutlich als geographische Rasse von *O. flavipes-fusca* einstuftbar. *O. sitiaca* vertritt die hier fehlende *O. nigroaenea-fusca*. Es ist besonders interessant, daß wir außerdem bereits 2 x solche vikariierenden *Ophrys*-Bestäuber-Beziehungen gefunden haben (Abb. 15): *O.*

*israelitica* (Israel, Zypern, Naxos) und *O. obaesa* (Sizilien) ersetzen die in ihrem Verbreitungsareal fehlende *O. flavipes-fusca* (Paulus & Gack 1990c).

#### IV. Danksagung

Für die oft mühevollere Determination der Bienen haben wir wieder Herrn B. TKALCU (Prag) und Herrn Dr. K. WARNCKE (Vierkirchen) sehr herzlich zu danken. Zahlreiche fruchtbare Diskussionen haben wir mit Herrn H. R. REINHARD (Zürich) und Herrn P. GÖLZ (Winterthur) geführt. Unser Dank gilt wie immer allen unseren Begleitern, die durch tatkräftigen Einsatz auf den Exkursionen geholfen haben. 1986 erhielten wir finanzielle Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG PA 193/7-2) und die Deutsche Orchideengesellschaft.

#### Literaturverzeichnis:

- ACKERMANN, M. & M.: *Ophrys vernixia* BROT. — neu für Kreta — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. **18** (1): 151—158; 1986.
- ALIBERTIS, C. & A.: Die wilden Orchideen Kretas. — G. Detorakis, Heraklion, 176 S., 209 Farb-fotos; 1989.
- ALTAN, T. & HOFFMANN, V.: Ein Beitrag zur Orchideenkartierung in der Südost-Türkei. — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. **18** (2): 254—277; 1986.
- ARNOLD, J. E.: Notas para una revision del genero *Ophrys* L. (Orchidaceae) en Catalonia. — Collectanea Botanica **12** (1): 5—61 (Barcelona); 1981.
- BAUMANN, H. & HALX, G.: *Ophrys* — die Pflanze mit „Sex“. — Kosmos **68**: 78—80; 1972.
- BAUMANN, H. & DAFNI, A.: Differenzierung und Arealform des *Ophrys omegaifera*-Komplexes im Mittelmeergebiet. — Beih. Veröff. Naturschutz u. Landschaftspflege Baden-Württ. **19**: 129—153; 1981.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S.: *Ophrys umbilicata* Desf. — eine gute, aber falsch interpretierte *Ophrys*-Art aus dem östlichen Mittelmeergebiet. — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. **13**: 285—310.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S.: Beiträge zur Taxonomie von *Ophrys oestriifera* M.-Bieb. und *Ophrys scolopax* Cav. — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. **14**: 204—239; 1982a).
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S.: Die wildwachsenden Orchideen Europas — Kosmos-Naturführer, Franckh'sche Verlagshandl. Stuttgart, 432 pp.: 1982.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S.: Die Gattung *Ophrys* L. — eine taxonomische Übersicht. — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. **18** (3): 305—688; 1986.
- BAYER, M., KÜNKELE, S. & WILLING, E.: Interimskarten zur Verbreitung der südgriechischen Orchideen. — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. **10** (3/4): 114—216; 1978.
- BORG-KARLSON, A.-K.: Attraction of *Phyllopertha horticola* males of the fragrances of flowers of the genus *Ophrys* (Section *Fuciflorae*). Manuskript (13 S.) in: Borg-Karlson, A.-K. (1985): Chemical and behavioural studies of pollination in the genus *Ophrys* L. (Orchidaceae). — Dissertation Univ. Stockholm; 1985.
- BUTTLER, K. P.: Die *Ophrys ciliata*-(*speculum*)-Gruppe, eine Neubewertung (Orchidaceae: Orchideae). — Jber. Naturwiss. Ver. Wuppertal **36**: 37—57; 1983.
- BUTTLER, K. P.: Orchideen. Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas. — Mosaik-Verl. München, 287 pp.; 1986.
- CAMPBELL, N. R. (1982): *Ophrys cretica* and its possible identity with *O. doerfleri* (Orchidaceae). — Willdenowia **12**: 231—234.
- CORREVEON, H. & POYANNE, A.: Un curieux cas de mimétisme chez les Ophrydées. — J. Soc. nat. Horticult. France **17**: 29—31, 41—42; 1916.

- DAFNI, A., TALMON, Y. & GERTMANN, Y.: Updated list of the orchids of Israel — Israel J. Botany **36**: 145—157; 1987.
- DANESCH, O. & E.: Orchideen Europas: *Ophrys*-Hybriden. — Hellweg Verl. Bern u. Stuttgart, 268 pp.; 1972.
- DANESCH, O. & E.: Hybriden and Hybridschwärme aus *Ophrys argolica* Fleischm. und *Ophrys scolopax* Cav. ssp. *cornuta* (Stev.) E. G. Cam. — In: Senghas, K. (Ed.): Tagungsbericht der 8. Welt-Orchideen-Konferenz Palmengarten Frankfurt, 10.—17. April 1975, 129—138; 1976b. — Frankfurt: Deutsche Orchideenges.; 1976.
- DEFORGE, P. (1990): Contribution à la connaissance des orchidées du sud-ouest de Chypre et remarques sur quelques espèces méditerranéennes. — Les Naturalistes belges **71** (3): 103—144 (spécial «Orchidées» no 4); 1990.
- ENGEL, R.: La pollinisation d'*Ophrys fuciflora* (Schmitt) Moensch par un diptère. — Bull. Assoc. Philom. Alsace Lorraine **21**: 269—283; 1985.
- FLEISCHMANN, H.: Neue *Ophrys*-Arten aus Asien. Gesammelt von J. Bornmüller und Th. Strauß. — Annl. Naturhist. Mus. Wien **36**: 7—14; 1923.
- GODFERY, M. J.: The fertilisation of *Ophrys speculum*, *O. lutea* and *O. fusca*. — J. Bot. (London) **63**: 33—40; 1925. GODFERY, M. J.: Recent observations on the pollination of *Ophrys*. — J. Bot. (London) **67**: 298—302; 1929.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Orchideen auf Kos, Samos und Chios — ein Beitrag zur Kenntnis der Orchideenflora der Aegaeis. — Die Orchidee **29**: 103—106; 1978.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Die Orchideenflora der ostägäischen Inseln Kos, Samos, Chios und Lesvos (Griechenland) — Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. (Karlsruhe) **19**: 5—127; 1981.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Orchideen in Süditalien. — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. **14** (1): 1—124; 1982.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Orchideen in Nordwestgriechenland. Ein Beitrag zur Kenntnis der Orchideenflora des Balkans (I). — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. **15** (2): 161—226; 1983.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Die Orchideenflora Albaniens. — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. **16** (2): 193—394; 1984.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Bemerkungen zu Baumann, H. & S. Künkele (1986): Die Gattung *Ophrys* L. — eine taxonomische Übersicht. — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. **19** (4): 866—894; 1987.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Zur Orchideenflora von Lesvos. — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. **21** (1): 1—87; 1989a.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Über einige Besonderheiten im ostmediterranen *Ophrys scolopax*-Komplex. — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. **21** (4): 1040—1067; 1989b.
- GREUTER, W., PLEGER, R. & RAUS, T.: The vascular flora of the Karpathos island group (Dodecanesos, Greece), a preliminary checklist. — Willdenowia **13**: 43—78; 1983.
- HILLER, W. & KALTEISEN, M.: Die Orchideen der Insel Karpathos. Ein Beitrag zur Kartierung der Orchideen des Mittelmeerraumes — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. **20** (3): 443—518; 1988.
- HIRTH, M. & SPAETH, H.: Die Orchideen der Insel Samos. Ein Beitrag zur Kartierung des Mittelmeerraumes. — AHO Mittl. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. **21** (4): 1068—1135; 1989.
- HÖLZINGER, J. & KÜNKELE, Die Verbreitung der Gattung *Ophrys* L. auf dem griechischen Festland. — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. **17** (1): 1—101; 1985.
- HOFFMANN, V. (1981): Ragwurz — ohne Tricks läuft nix — Illustrierte Wochenzeitung IWZ (Stuttgart), 8. 8. 1981, Nr. 32: Foto Seite 7; 1981.

- HÖLZINGER, J., KÜNKELE, A. & KÜNKELE S.: Die Verbreitung der Gattung *Ophrys* L. auf dem griechischen Festland. — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 17 (1): 1—101; 1985.
- KALTEISEN, M. & REINHARD, H. R.: Zwei neue *Ophrys*-Taxa (*Orchidaceae*) aus dem Ägäischen Archipel. — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 19 (4): 895—938; 1987b).
- KALTEISEN, M. & WILLING, E. (1981): Verbreitungskarten der Orchideen von Rhodos — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 13 (4): 377—446; 1981.
- KLEINSCHIDT, O.: Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens. — Halle; 1926.
- KRÄMER, K. & E.: Beiträge zur Orchideenflora der Provinz Attika (Griechenland). — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 15 (4): 541—558; 1983.
- KRETSCHMAR, H., WILLING, E. & WENKER, D.: Orchideenkartierung der Insel Rhodos — aktuelle Übersicht. — Ber. Arbeitskr. Heim. Orchideen 1 (2): 130—146; 1984.
- KÜNKELE, S.: Zum Stand der Orchideenkartierung in Griechenland. — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 15 (1): 11—42; 1983.
- KÜNKELE, S. & PAYSAN, K.: Die Orchideen von Euböa (Griechenland). — Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württ. 23: 1—138 (Karlsruhe); 1981.
- KULLENBERG, B.: Studies in *Ophrys* pollination. — Zool. Bidr. Uppsala 34: 1—340; 1961.
- KULLENBERG, B.: New observations on the pollination of *Ophrys*. — Zoon (suppl. 1): 9—14 (Uppsala); 1973.
- KULLENBERG, B.: Field experiments with chemical sexual attractants on aculeate Hymenoptera males II. — Zoon (suppl. 1): 31—42; 1973.
- KULLENBERG, B., BÜEL, H. & TKALCU, 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.
- LEVIN, D. A.: The origin of isolating mechanisms in flowering plants. — Evolutionary Biology 11: 185—317; 1978.
- LIEFTINCK, M. A.: The Melectine genus *Eupavlovskia* Popov 1955, with notes on its distribution and host relations (*Hym.*, *Apoidea*, *Anthophoridae*). — Tijdsk. Entomol. 112: 101—122; 1969.
- LORENZ, R. & GEMBARDT, C.: Die Orchideenflora des Gargano (Italien). — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 19 (3): 385—756; 1987.
- MAYR, E.: Grundlagen der zoologischen Systematik. — Paul Parey Verl. Hamburg; 1975.
- 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 und einseitige Anpassungen in Blüten-Bestäubersystemen: Bestäuber als Schrittmacher in der Blütenrevolution. — Verh. Dtsch. Zool. Ges. 81: 25—46; 1988a.
- PAULUS, H. F.: Beobachtungen und Experimente zur Pseudokopulation auf *Ophrys*-Arten (*Orchidaceae*) Kretas (II) — mit einer Beschreibung von *Ophrys sitiaca* H. F. PAULUS & C. + A. ALIBERTIS nov. spec. aus dem *Ophrys fusca-omegaifera*-Formenkreis. — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 20 (4): 817—882; 1988b.
- PAULUS, H. F., ALIBERTIS, C. & ALIBERTIS, A.: *Ophrys mesaritica* PAULUS & ALIBERTIS spec. nov. aus Kreta, eine neue Art aus dem *Ophrys fusca-iricolor*-Artenkreis. — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 22 (4): 772—787; 1990.
- PAULUS, H. F. & GACK, C.: Beobachtungen und Untersuchungen zur Bestäubungsbiologie spanischer *Ophrys*-Arten. — Die Orchidee, Sonderheft 1980, 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.: Signalimitation als Bestäubungsstrategie der Gattung *Ophrys* (Orchidaceae) — Beobachtungen im Mittelmeergebiet. — *Verh. SIEEC X.* (Budapest): 18—21; 1983a.
- PAULUS, H. F. & GACK, C.: Untersuchungen zur Bestäubung des *Ophrys fusca*-Formenkreises. Ein Beitrag zum Biospezies-Konzept der Gattung *Ophrys*. — *Die Orchidee* (Sonderheft): 65—72; 1983b.
- 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 1983: 73—79; 1983.
- PAULUS, H. F. & GACK, C.: Neue Befunde zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Orchideengattung *Ophrys* — Untersuchungen in Kreta, Süditalien und Israel. — In: Senghas, K. & Sundermann, H. (eds.): *Probleme der Taxonomie, Verbreitung und Vermehrung europäischer und mediterraner Orchideen II. Die Orchidee* (Hildesheim), Sonderheft 1986: 48—86; 1986.
- PAULUS, H. F. & GACK, C.: Pollination of *Ophrys* (Orchidaceae) in Cyprus. — *Plant Syst. Evol.* **169**, 177—207; 1990a.
- PAULUS, H. F. & GACK, C.: Pollinators as prepollinating isolation factors: Evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae) — *Israel Journal of Botany* **39**: 43—79; 1990b.
- PAULUS, H. F. & GACK, C.: Zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität der Gattung *Ophrys* in Sizilien und Süditalien; Jahresber. Nat. wiss. Ver. Wuppertal **43**, 119—141; 1990c.
- PETER, R.: Ergänzungen zur Orchideenflora von Rhodos. — *AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid.* Baden-Württ. **21** (2): 279—350; 1989.
- POUYANNE, A.: La fécondation des *Ophrys* par les insectes. — *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Noire* **8**: 6—7; 1917.
- RECHINGER, K. H.: Flora aegaea. Flora der Inseln und Halbinseln des ägäischen Meeres. — *Akad. Wiss. Wien Math. Naturwiss. Kl. Denkschr.* **105** (1): 809—843; 1943.
- RENSCH, B.: Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. — *Verl. Borntraeger*, Berlin, 206 S.; 1929.
- RENZ, J. & TAUBENHEIM, G.: Neue *Ophrys*-Taxa aus der Türkei. — *Die Orchidee* **31** (6): 235—243; 1980.
- RÜCKBRODT, U., RÜCKBRODT, D., WENKER, S. & WENKER, D.: Versuch einer Gliederung des *Ophrys fusca*-Komplexes auf Rhodos und Beschreibung von *Ophrys attaviria* Rückbrodt & Wenker spec. nov. — *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* **7** (2): 7—17; 1990.
- STEBBINS, G. L.: *Processes of Organic Evolution*. New York / London; 1966.
- VÖTH, W.: Bestäubungsbiologische Beobachtungen an griechischen *Ophrys*-Arten. — *AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid.* Baden-Württ. **16**: 1—20; 1984.
- VÖTH, W.: Ermittlung der Bestäuber von *Ophrys fusca* ssp. *funerea* (VIV.) G. CAMUS, BERGON & A. CAMUS und von *Ophrys lutea* Cav. ssp. *melena* Renz. — *AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid.* Baden-Württ. **17** (3): 417—445; 1985.
- VÖTH, W.: Zum Nachweis des Bestäubers *Melecta albifrons albovaria* ERICHS. von *Ophrys cretica* (VIERH.) auf der griechischen Insel Aegina. — *AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid.* Baden-Württ. **18** (2): 243—253; 1986.
- VÖTH, W.: Neue bestäubungsbiologische Beobachtungen an griechischen *Ophrys*-Arten. — *AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid.* Baden-Württ. **19** (1): 112—118; 1987.
- WARNCKE, K.: Beitrag zur Kenntnis der Bienengattung *Andrena* Fabricius in Griechenland. — *Beitr. Entomologie* (Berlin) **15** (1/2): 27—76; 1965.

- WARNCKE, K.: Die Untergattungen der westpaläarktischen Bienengattung *Andrena* F. — Mem. Estud. Mus. Zool. Univ. Coimbra **307**: 1—107; 1968.
- WARNCKE, K. & KULLENBERG, B.: Übersicht über *Andrena*- und *Colletes cunicularius*-Männchen auf *Ophrys*-Blüten (*Orchidaceae*) — Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsaliensis, Ser. V: C, **3**: 41—55; 1984.
- WILLING, B. & E.: Beitrag zur Verbreitung der Orchideen Ätoliens und Arkananiens sowie der Insel Lefkas (NW-Griechenland). — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. **15** (3): 351—413; 1983.
- WILLING, B. & E.: Beitrag zur Orchideenkartierung NW-Griechenlands. — Kartierungsergebnisse 1984/85. — AHO Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. **17** (4): 508—628; 1985.
- WIRTH, W. & BLATT, H.: Kritische Anmerkungen zu „Die Gattung *Ophrys* L., eine taxonomische Übersicht“ — Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid. **5** (1/2): 4—21; 1988.

*Prof. Dr. Hannes F. Paulus, Institut für Zoologie, Althanstr. 14, A-1090 Wien*  
*Dr. Claudia Gack, Institut für Biologie I (Zoologie), Albertstraße 21a, D-7800 Freiburg.*

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: [43](#)

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

Artikel/Article: [Untersuchungen zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Gattung Ophrys im östlichen Mittelmeergebiet \(Orchidaceae, Hymenoptera, Apoidea\) 80-118](#)