

---

## Zur Pseudokopulation und Bestäubung in der Gattung *Ophrys* (Orchidaceae) Sardiniens und Korsikas

Hannes F. Paulus und Claudia Gack  
Mit 8 Abbildungen und 2 Tabellen

### Inhalt

- I. Einleitung
- II. Bestäubungsbefunde und ihre systematischen Konsequenzen
  - 1). *Ophrys sicula* TINEO
  - 2). *Ophrys fusca*-Gruppe
    - a. *Ophrys "nigroaenea -fusca"*
    - b. *Ophrys iricolor* subsp. *maxima* (TERRACCIANO) PAULUS & GACK
    - c. *Ophrys funerea* VIVIANI
  - 3). *Ophrys vernixia* BROTERO
  - 4). *Ophrys panormitana* subsp. *praecox* (CORRIAS) PAULUS & GACK
  - 5). *Ophrys garganica* (NELSON) O. & E.DANESCH
  - 6). *Ophrys incubacea* BIANCA
  - 7). *Ophrys morisii* (MARTELLI) SOÓ
  - 8). *Ophrys panattensis* SCRUGLI, COGONI & PESSEI (pro hybr.)
  - 9). *Ophrys bombyliflora* LINK
  - 10). *Ophrys tenthredinifera* WILLD.
  - 11). *Ophrys annae* DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS
  - 12). *Ophrys chestermanii* (WOOD) GÖLZ & REINHARD und  
*Ophrys normanii* WOOD 1983 (pro hybr.)
- III. Zusammenfassung/Summary
- IV. Danksagungen
- V. Literatur

### I. Einleitung

Wie seit langem bekannt und bereits vielfach dargelegt, werden die Arten der Orchideengattung *Ophrys* von Männchen aculeater Hymenopteren bestäubt, die auf den Blüten pseudokopulieren (KULLENBERG 1961, PAULUS & GACK 1980, 1990a, 1994). Die Blüten locken die Männchen vor allem mit Duftsignalen an

(KULLENBERG 1973a,b; BORG-KARLSON 1990). Da die Bestäuber in der Regel artspezifisch auf die Signale der Blüte reagieren, übertragen sie nur den Pollen zwischen artgleichen Sippen. Sie fungieren als praegame Isolationsmechanismen für die betreffenden *Ophrys*-Arten und sorgen so für die Aufrechterhaltung des art-eigenen Genpools (PAULUS & GACK 1980, 1983, 1986, 1990a). Der Nachweis eines spezifischen Bestäubers ist daher ein sehr hilfreiches Mittel, um *Ophrys*-Sippen mit fraglichem systematischen Status als eigenständige Spezies zu erkennen und eventuell auch phylogenetisch-systematisch einordnen zu können.

Die Orchideenflora Sardiniens und Korsikas ist durch eine Reihe von Publikationen gut bekannt (CORRIAS 1982, 1983; GÖLZ & REINHARD 1988, 1990; GRASSO 1988; KLINGER 1974, KURZE & KURZE 1984; SCRUGLI & GRASSO 1979, 1984; SCRUGLI et al. 1985, 1988; GIOTTA & PICCITTO 1991). SCRUGLI (1990) gab ein Buch über die Orchideen Sardiniens heraus. Bearbeitungen für Korsika finden sich bei BLATT (1985), ENGEL (1988), ENGEL & MARK (1988) und LOWE (1994). Danach ist die Gattung *Ophrys* auf diesen Inseln sowohl durch Arten vertreten, die im Mittelmeerraum weit verbreitet sind (z.B. *O. vernixia*, *O. sicula*), als auch durch Arten, die nur von dort bekannt sind, die also Endemiten sind (z.B. *O. morisii* Korsika-Sardinien oder *O. chestermanii* nur in S.Sardinien). Besonders die Untersuchungen durch GÖLZ & REINHARD (1988, 1990) haben aufgrund statistischer Analysen für einige strittige Arten Klarheit gebracht. Dies betrifft u.a. *Ophrys morisii*, *Ophrys sphegodes* subsp. *praecox* und *Ophrys chestermanii*.

Wie für andere große mediterrane Inseln bereits gezeigt (z.B. PAULUS & GACK 1990 b, c, d) sind auch für Korsika und Sardinien Sonderentwicklungen zu erwarten. Bestäuberbefunde liegen von beiden Inseln bislang nicht vor.

Wir besuchten Sardinien in den Jahren 1992, 1993 und 1994 jeweils Ende März bis Mitte oder Ende April, Korsika vom 28.3. - 31.3.1994, um gezielt Daten zur Bestäubungsbiologie zu erarbeiten. Diese Daten sollen im folgenden zu Vergleichen mit den Verhältnissen in anderen Bereichen des Mittelmeeres herangezogen werden, um weitere Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungsbiologie und zur Systematik der Gattung *Ophrys* zu leisten.

## II. Bestäubungsbefunde und ihre systematischen Konsequenzen

### 1. *Ophrys sicula* TINEO 1846 (*O. lutea* subsp. *minor*) (Abb. 1)

Diese kleinblütige *O. lutea*-Verwandte ist in Sardinien vor allem im Bergland weit verbreitet, aber nur stellenweise häufig. Auffallend ist eine große Variabilität in

der Form und in der Farbe der Lippe. Die Mehrzahl der gefundenen Pflanzen ließen sich ohne Schwierigkeiten *O. sicula* zuordnen. Daneben fanden sich aber oft auch solche Lippenformen, die man abgesehen von ihrer Kleinheit eher als *O. lutea* ansprechen würde: Lippe gekrümmt, Narbe schmal und die Mittelkerbe lang zur Lippen spitze gezogen. Erstaunlicherweise haben wir trotz intensiver Suche und vor allem vieler Bestäubertests keine *O. lutea* gefunden. Dies deckt sich mit den Befunden von SCRUGLI et al. (1988) oder GÖLZ & REINHARD (1990). Als Bestäuber haben wir in allen drei Jahren an verschiedenen Lokalitäten ausschließlich die kleine Biene *Andrena hesperia* gefunden (Abb. 1), dieselbe Art, die auch im übrigen Mittelmeergebiet als Bestäuber von *O. sicula* auftritt. Die Männchen dieser Bienenart pseudokopulierten auf all den oben genannten Blütentypen, auch auf solchen, die eine mehr oder weniger ausgedehnte Dunkelfärbung des gelben Lippenrandes aufwiesen und gelegentlich als Subspezies *murbeckii* bezeichnet oder sogar für die Hybride „*subfusca*“ gehalten werden (SCRUGLI et al. 1985). *O. subfusca* ist zwar als Hybride beschrieben worden; es handelt sich aber um eine kleinblütige Art aus dem *O. fusca* s.str. Artenkreis aus N.Afrika (Paulus in Vorb.). Dies bedeutet, daß alle Pflanzen zu *O. sicula* zu rechnen sind und jene *murbeckii*-ähnlichen Pflanzen nur leicht melanisierte *O. sicula* sind. Da die Bestäuber von *O. lutea*, nämlich *Andrena cinerea*, *A. senecionis* oder *A. humilis* für Sardinien nachgewiesen sind (WARNCKE & KULLENBERG 1984), muß man annehmen, daß das Fehlen von *O. lutea* in Sardinien nicht eine Konsequenz fehlender Bestäuber ist, sondern daß diese Art Sardinien nie erreicht hat.

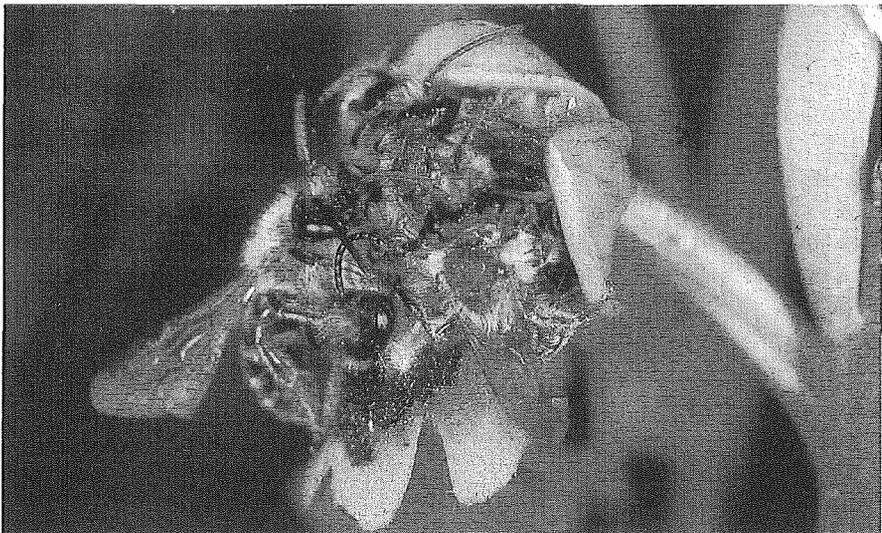


Abb. 1: *Ophrys sicula* wird wie im übrigen Mittelmeergebiet auch in Sardinien von *Andrena hesperia* bestäubt. Manche Blüten üben eine besonders starke Attraktivität aus, so daß auf ihnen viele Männchen zugleich pseudokopulieren.

Für Korsika ergab sich ein noch sehr unvollständiges Bild, da wir in der kurzen Zeit nur 6 Pflanzen haben finden können. Alle *O. sicula*-Pflanzen stammten von der Südspitze Korsikas aus dem Raum Bonifacio. Nach BLATT (1985) soll diese Art in Korsika nur hier vorkommen. In Sardinien wurden sie fliegenden *Andrena hesperia* angeboten, die auf fünf der Pflanzen pseudokopulierten. Die sechste von dem Kalkfels in Bonifacio zeigte zwar starke Anklänge an *O. lutea* und wurde aber dennoch von *Andrena hesperia* befliegen.

## 2. *Ophrys fusca*-Gruppe

Wie PAULUS & GACK (1981, 1986, 1990a, b, c) und PAULUS (1988) in verschiedenen Studien und durch viele Bestäuberuntersuchungen gezeigt haben, setzt sich die als *O. fusca* bezeichnete Sippe aus einem Konglomerat von vielen, durch jeweils spezifische Bestäuber reproduktiv isolierten und daher eigenständigen Arten zusammen. Zur Nomenklatur der *fusca*-Sippen muß nochmals zur Erklärung hervorgehoben werden, daß die Bestäubernamen als Präfix vor *fusca* bis zu einer Klärung der zahlreichen in der Synonymie befindlichen Namen noch immer nur Kennzeichnungen und keine gültigen Taxon-Namen sind. Bei einer Angabe wie z.B. *O. "nigroaenea-fusca"* handelt es sich also um einen Arbeitsnamen und nicht um eine gültige Benennung.

Aus der *O. fusca* aggr. sind im Mittelmeerraum *O. "nigroaenea-fusca"* (großblütig, frühblühend) und *O. "flavipes-fusca"* (kleinblütiger, später blühend) weit verbreitet und stellen normalerweise das dar, was man bei undifferenzierter Betrachtung als *O. fusca* bezeichnet. In S. Italien finden sich 3 *O. fusca*-Typen: : *O. "nigroaenea-fusca"*, *O. "flavipes-fusca"* und eine kleinblütige spätblühende Sippe (Blühzeit ab Mitte/Ende April). In Sizilien dagegen fanden wir 5 verschiedene *O. fusca*-Typen. Hier wird interessanterweise *O. "flavipes-fusca"* geographisch und bestäubungsbiologisch durch *Ophrys obaesa* LOJACONO ersetzt (PAULUS & GACK 1990b).

Wir waren daher sehr gespannt, wie nun die Situation auf Sardinien und in Korsika aussieht. Bisher gemeldet wurde meist lediglich undifferenziert *O. fusca*. Bereits TERRACCIANO (1910) hatte aber zwei *fusca*-Typen genannt: *O. fusca* und *O. fusca* f. *maxima*. Wie damals üblich verwendet TERRACCIANO den Terminus "forma" im Sinn von Rasse oder Subspezies. Erst SCRUGLI et al. (1988) unterscheiden für Sardinien wieder zwischen *O. fusca* subsp. *fusca* und *O. fusca* subsp. *iricolor*. GÖLZ & REINHARD (1988, 1990) differenzieren zwischen einer kleinblütigen Sippe, die sie der korsischen *Ophrys funerea* VIVIANI zuordnen und einer stark „*iricolor*-ähnlichen“ bzw. *iricolor* identischen Sippe. Wir haben in Sardinien entgegen SCRUGLI (1990) drei *O. fusca*-Typen gefunden: a) *O. "nigroaenea-fusca"*, b) *O. iricolor* und c) *O. funerea*. In Korsika dagegen haben wir (vermutlich der frühen Jahreszeit wegen) nur *O. "nigroaenea-fusca"* finden können. ENGEL (1988) nennt für diese Insel ausdrücklich drei *fusca*-Typen: *O. funerea*, *O. iricolor* und eine „mittelgroße“ *fusca*, die sicherlich *O. "nigroaenea-fusca"* darstellt.

a) *Ophrys nigroaenea-fusca* (Abb. 2a, c)

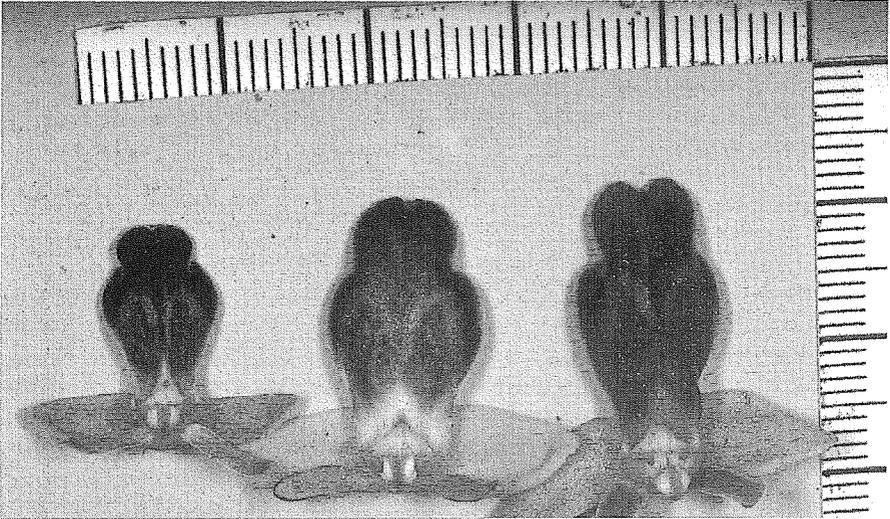


Abb. 2: a) In Sardinien gibt es nach unseren Befunden drei *O. fusca*-Typen (von links nach rechts): *O. iricolor* (Siniscola), *O. "nigroaenea-fusca"* (Dorgali), *O. funerea* (Domusnovas). *O. iricolor* und *O. "nigroaenea-fusca"* lassen sich leicht anhand der Lippenbasis und der Malfärbung unterscheiden.

Wie oben schon ausgeführt, stellt diese früh blühende, großblütige *fusca*-Sippe diejenige Art dar, die von der braunen *Andrena nigroaenea* bestäubt wird. Sie ist im westlichen Mittelmeergebiet weit verbreitet und oft sehr häufig. Sie blüht allerdings bereits im Februar/März, so daß die meisten Mittelmeerbesucher sie nur noch gerade blühend oder sogar schon verblüht antreffen. Sie wird und wurde auch früher oft mit *O. "flavipes-fusca"* zusammengeworfen, von der sie auch nicht immer leicht zu trennen ist. Im östlichen Mittelmeerraum ist sie in Griechenland und zumindest in der westlichen Aegaeis verbreitet. Weiter östlich wird sie durch *Ophrys sitiaca* ersetzt (Kreta, Rhodos u.a.). Auf Sardinien haben wir diese, normalerweise nur wenig spezifische Ansprüche stellende Art erstaunlicherweise nur auf den Kalkfelsen an der Grotta di Ispinigoli nördlich Dorgali häufig, in wenigen Exemplaren auch oberhalb Cala Gonone östlich Dorgali und in den Dünen am Capo Comino gefunden. Stets waren die Pflanzen weitgehend verblüht oder jeweils nur noch die letzten Blüten offen. Diese ungewöhnlich lokale Verbreitung entspricht nicht dem Bild, das diese Art sonst im Mittelmeergebiet aufweist. SCRUGLI (1990) bildet übrigens in seinem Buch auf Seite 111 eine *O. "nigroaenea-fusca"* ab, ohne ihren Fundort zu nennen. Als Bestäuber konnten wir die braune *Andrena nigroaenea* bei Pseudokolonien sowohl am Standort Grotta Ispinigoli als auch in zahlreichen Tests an anderen Orten beobachten.

In Korsika fanden wir diese Art in vielen Exemplaren nur im Norden östlich St.Florent. Auch hier wurde die Zuordnung zu dieser Art durch die Beobachtung vieler Pseudokopulationen von *Andrena nigroaenea* bestätigt.

b) **Ophrys iricolor** DESF. 1807 (Abb. 2a,b,c)

ENGEL (1988) meldet „*iricolor*-ähnliche“ *fusca* aus Korsika. GÖLZ & REINHARD (1988) und SCRUGLI et al. (1988) zitieren sie auch für Sardinien. 1990 zeigten GÖLZ & REINHARD über statistische Untersuchungen, daß in Sardinien an vielen Lokalitäten Populationen vorkommen, die Übergänge von „*fusca*“ zu eindeutigen *O. iricolor* zeigen. Im qualitativen Bereich beziehen sie sich dabei vor allem auf die Färbung der Lippenunterseite, die ja bei *O. iricolor* rot oder rötlich ist. Wir erfuhren zum ersten Mal 1987 von einem Vorkommen dieser sonst im östlichen Mittelmeerraum verbreiteten Art durch Fotobelege von Herrn M. PETEREK (Bielefeld).

Wir haben uns in den vier Jahren ausgiebig mit dem Vorkommen und der Frage der artlichen Zuordnung beschäftigt. Zunächst waren wir erstaunt, wie verbreitet und oft häufig diese Art in Sardinien ist. Es ist uns ziemlich unerklärlich, wieso diese markante und leicht zu erkennende Art so lange nicht richtig gedeutet worden ist. Wenn es sich tatsächlich um echte *O. iricolor* handelt, dann muß der Bestäuber wie im östlichen Mittelmeerraum die schwarze *Andrena morio* sein (VÖTH 1984, PAULUS & GACK 1986). Tatsächlich konnten wir sehr rasch und an vielen Lokalitäten diese schwarze Sandbiene als Pollinienüberträger bestätigen (Abb. 2b). *Andrena nigroaenea* dagegen zeigte keinerlei Interesse. Sowohl von der Blütenmorphologie als auch dem Bestäuberbefund kann es nun keinen Zweifel mehr an der artlichen Übereinstimmung mit den östlichen Populationen geben. Damit sind alte Angaben mit Sardinien als Vorkommen (z.B. SCHLECHTER 1928, S. 96) bestätigt und beziehen sich nicht auf *O. "nigroaenea-fusca"*. SCHLECHTER nennt im Gegensatz zu anderen früheren Autoren als Verbreitung neben dem heute gut belegten Ostareal ausdrücklich nur Sardinien, Riviera und Algier. Es bleibt zu klären, ob nicht auch an der Riviera und in Nordafrika *O. iricolor* vorkommt. Tatsächlich wurde *O. iricolor* oder doch sehr *iricolor*-ähnliche Pflanzen in Tunesien vom Ehepaar RÜCKBRODT (Fotobelege der Reise 1993) und von VALLES & VALLES-LOMBARD (1988) auch in neuerer Zeit gefunden. Ähnliches gilt offenbar auch für die Insel Malta (DELFORGE 1993). Bei diesen Pflanzen handelt es sich nicht um jene großblütigen *fusca*-Typen, wie sie in S. Spanien von uns untersucht und zunächst provisorisch als *O. cf. iricolor* bezeichnet worden waren. Diese stellen *O. "colletes-fusca"* dar (PAULUS & GACK 1980, 1981, 1994).

Ohne daß wir statistische Untersuchungen gemacht haben, bietet sich für uns nun folgendes Bild von *Ophrys iricolor* in Sardinien:

Die Art ist in Sardinien sehr weit verbreitet und oft neben *O. morisii* die verbreitetste *Ophrys* überhaupt. Sie ist eine typische „Straßenrand-Orchidee“ und vertritt ganz offensichtlich die sonst in Sardinien fehlende *O. "flavipes-fusca"* oder die hier so seltene *O. "nigroaenea-fusca"*. Sie blüht nach unseren Beobachtungen und Extrapolationen aus den Blühzuständen der von uns gefundenen Pflanzen in Sardinien etwa von Anfang/Mitte März bis Mitte April, nach SCRUGLI (1990) sogar von Ende Februar bis Mitte Mai (!) und damit deutlich früher als in Griechenland, dies, obwohl Sardinien weiter nördlich liegt.

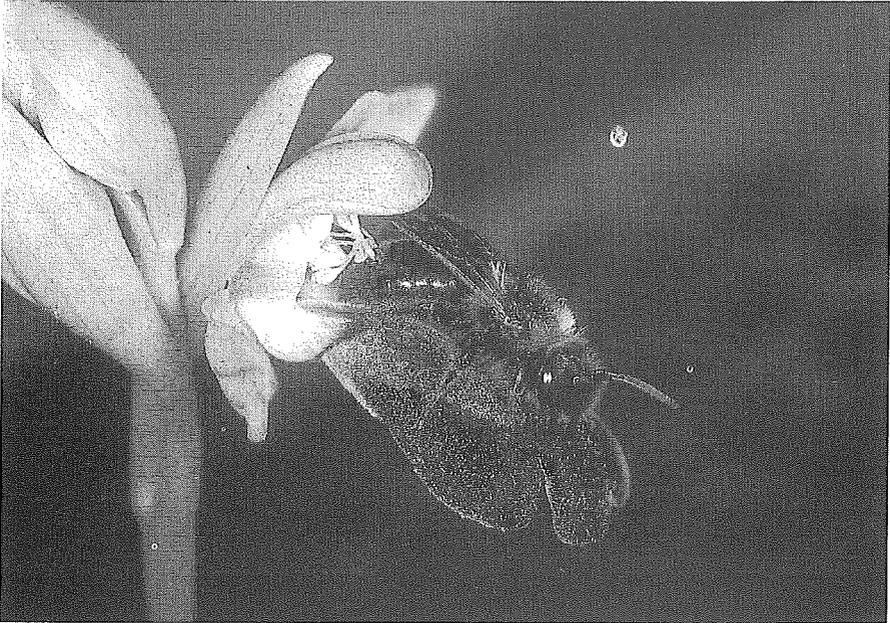


Abb. 2: b) Der Bestäuber von *Ophrys iricolor* subsp. *maxima* ist wie im östlichen Mittelmeerraum die schwarze *Andrena morio* (Foto: N.Sardinien, östl.Porto Torres 31.3.1992).

Bestätigen können wir, daß an einigen Lokalitäten die von GÖLZ & REINHARD (1990) konstatierten Mischformen vorkommen. So fanden wir im Süden der Insel nördlich Domusnovas oder in der Umgebung Carbonia praktisch nur Mischpopulationen, während in den Monte Albo zwar Mischformen auftreten, die meisten Pflanzen aber reine *O. iricolor* waren. Ähnlich ist unser Eindruck für Nordsardinien. Hier sind Mischformen eher selten. An der einzigen Stelle, an der wir häufig *O. "nigroaenea-fusca"* gefunden haben (Grotta Ispinigoli), sind interessanterweise beide Arten gut getrennt. Wir fanden hier nur reine *O. iricolor*.



Abb. 2: c) In vielen Teilen Sardiniens gibt es Hybridpopulationen zwischen *O. nigroaenea-fusca* (Dorgali) und *O. iricolor* (Siniscola). Die mittlere Blüte (Domusnovas) zeigt einen solchen Hybriden, der auf der Lippenoberseite fast immer stark an *O. iricolor* erinnert. Die Labellumbasis und die Färbung der Unterseite zeigen dagegen oft Anklänge an *O. nigroaenea-fusca*. Solche Blüten wurden von beiden Bestäuberarten besucht. (Farbtafel 1-E)

Es stellte sich nun aber die Frage, was hier „Mischpopulation“ bedeutet und wenn Hybridisierung auftritt, mit welcher *O. fusca*-Sippe diese *O. iricolor* sich kreuzt? Da in Sardinien *O. „flavipes-fusca“* fehlt, *O. funerea* nur sehr lokal verbreitet ist (s.u.), andererseits *O. iricolor* ökologisch die Rolle von „*nigroaenea-fusca*“ einnimmt, liegt der Verdacht nahe, daß hier an vielen Stellen *O. „nigroaenea-fusca“* durch Hybridisierung in *O. iricolor* aufgegangen ist. Dies läßt auch die statistische Analyse durch GÖLZ & REINHARD (1990) vermuten, auch wenn wir annehmen, daß ihr Vergleichsmaterial „*O. fusca*“ aus Südfrankreich, Katalonien und Mallorca im Wesentlichen oder zur Gänze *O. „flavipes-fusca“* war. In Bestäubertests zeigte sich dann, daß die These einer Hybridisierung mit *O. „nigroaenea-fusca“* zutrifft. Alle getesteten Pflanzen von Domusnovas (ca. 10) waren sowohl für *Andrena nigroaenea* als auch für *Andrena morio* attraktiv. *Andrena flavipes* dagegen zeigte keinerlei Interesse. Dies ist nun in mehrerer Hinsicht interessant:

- während im östlichen Mittelmeergebiet *O. iricolor* mit keiner *O. fusca*-Sippe hybridisiert - wegen der Blühzeiten käme nur *O. "flavipes-fusca"* in Frage, da *O. "nigroaenea-fusca"* längst vorbei ist, wenn *O. iricolor* zu blühen beginnt - scheinen in Sardinien beide Arten im großen Umfang zu hybridisieren. Die beiden *Andrena*-Arten sind sich zwar nicht sonderlich ähnlich, gehören aber in dieselbe Untergattung *Melandrena* und sind damit nächst verwandt. Dies könnte eine Erklärung für die offenbar bestehende identische Anlockung beider Bienenarten sein. Daß sich beide Bienenarten natürlich klar über ihre jeweils arteigenen Duftstoffbouquets trennen, kann man nicht nur daran sehen, daß die beiden *Andrena*-Arten niemals hybridisieren, sondern auch daran, daß bei entsprechenden Tests auch in Sardinien reine *O. "nigroaenea-fusca"* und reine *O. iricolor* nur für jeweils „ihre“ Bienenart attraktiv waren. Trotzdem muß davon ausgegangen werden, daß in beiden *Ophrys*-Arten Duftkomponenten vorhanden sind, die für beide *Andrena*-Arten anlockend wirken können und zumindest gelegentlich zu Fehlbestäubungen führen.

- Wir haben hier den ersten Fall vor uns, bei dem wir eine Hybride auf Attraktivität beider Elternbestäuber testen konnten. Zu unserer Überraschung waren die Hybriden für beide Bestäuber attraktiv. Das bedeutet, daß die Hybriden in den Duftausstattungen wahrscheinlich nicht intermediär sind, sondern die wichtigen Duftstoffbouquets beider Eltern gleichzeitig haben und diese dennoch getrennt reizwirksam sind. Tests mit einem anderen Hybriden, nämlich *Ophrys heldreichii* X *O. tenthredinifera*, zeigten ähnliche Ergebnisse. Hier fanden wir eine hohe Attraktivität für *Tetralonia berlandi*, den Bestäuber von *O. heldreichii*. Den Gegenteil, nämlich den mit dem Bestäuber von *O. tenthredinifera*, *Eucera dimidiata*, haben wir nicht durchführen können (PAULUS 1988, PAULUS & GACK 1986).

- Schließlich stellt sich die Frage, wieso *O. iricolor* in Sardinien früher blüht als in Griechenland oder Kreta. Eine naheliegende Erklärung liegt vermutlich darin, daß in Sardinien der Bestäuber *Andrena morio* offensichtlich früher fliegt als in Griechenland. Doch damit haben wir das Problem auf die Biene verschoben. Immerhin legt dies aber den Schluß nahe, daß die Verschiebung der Blühzeit eine Folge der Selektion durch die Bestäuberbiene ist.

Ganz unabhängig von diesen Erwägungen ist es interessant zu erörtern, wie das Vorkommen von *O. iricolor* in Sardinien und in Korsika zu erklären ist. Diese Art fehlt nämlich in Sizilien und Italien, so daß eine Verbreitungslücke zu den Populationen des östlichen Mittelmeerraumes besteht. Die plausibelste Erklärung ist die eines Reliktvorkommens. Damit stehen im Einklang die Neumeldungen dieser Art auch für N.Afrika und Malta. Dies könnte ein Hinweis dafür sein, daß die heutigen westlichen Vorkommen während der Eiszeit noch über N.Afrika mit dem Ostareal in

Verbindung standen. Eine ähnlich disjunkte Verbreitung finden wir bei *Ophrys omegaifera*, die in der Aegeis einerseits (*O. omegaifera* subsp. *omegaifera*) und in Nordafrika/Spainien/Balearen andererseits (*O. omegaifera* subsp. *dyris*) verbreitet und ähnlich wie ihr Bestäuber in zwei distinkte geographische Rassen getrennt ist. Unklar muß auch vorläufig bleiben, ob auch die kretische *Ophrys mesaritica* in diese Erörterung mit einbezogen werden muß. DELFORGE (1993) hat die *iricolor*-ähnlichen Pflanzen aus Malta nämlich dieser Art zugeordnet, ohne jedoch eine Begründung dafür anzuführen. Sie ist eine sehr früh blühende Art (Januar/Februar). Ihr Bestäuber ist bislang nicht bekannt. Er ist aber aus phänologischen Gründen ganz sicher nicht *Andrena morio* (PAULUS 1988).

Eine andere Hypothese geht davon aus, daß die korsosardische *O. iricolor* dadurch konvergent bzw. parallel neu aus *O. "nigroaenea-fusca"* entstanden ist, daß *Andrena morio* sich ein „Segment“ der Population zunächst „in ihrem Sinn“ selektiert hat. Die derzeitige *fusca-iricolor*-Population wäre dann gerade erst auf dem Weg sich „auseinander zu dividieren“, also eine Art in statu nascendi.

Wir halten die Hypothese, daß eine Reliktpopulation vorliegt, bei der stellenweise die praegame Isolation zusammenbricht oder zusammen gebrochen ist, für wesentlich wahrscheinlicher. Parallele Verbreitungsbilder anderer Pflanzen und Tiere unterstützen diese Auffassung. So ist etwa *Genista acanthoclada* in NW-Sardinien, Griechenland und Kreta, *Prunus prostrata* außer in Korsika, Sardinien, Spanien, N.Afrika auch auf dem Balkan und in Kreta verbreitet. Auch der Gefleckte Walzenskink (*Chalcides ocellatus*) und die Maurische Landschildkröte (*Testudo maura*) haben ihren Verbreitungsschwerpunkt im östlichen Mittelmeerraum und sind offenbar über N.Afrika auch nach Sizilien und schließlich Sardinien gelangt. Ähnliches gilt auch für die Schwarzkäfer (*Tenebrionidae*) *Scleron multistriatum* (Sardinien, Sizilien, N.Afrika, Kreta, Balkan, Kleinasien), *Gonocephalum setulosum* (Sardinien, Sizilien, Griechenland) und *Zophosis punctata* (Sardinien, Sizilien, N.Afrika, Kreta, Balkan, Kleinasien, N.Afrika) (ARDOIN 1973).

Eine weitere Klärung hoffen wir über die Untersuchung der Duftstoffbouquets zu erlangen.

Trotz der offenbar in manchen Populationen relativ häufigen Introgression durch *O. "nigroaenea-fusca"* in *O. iricolor* hat dies aber dennoch nicht oder nur wenig dazu geführt, die charakteristischen Merkmale von *O. iricolor* zum Verschwinden zu bringen. Diese Merkmale, wie das leuchtend blaue Mal, Labellumlänge und vor allem die prominenten, meist rötlichen Basallängswulste des Labellums sind fast immer gut ausgeprägt. Lediglich die Lippenunterseite kann von tief braunrot bis grün (bei den Hybriden) gefärbt sein. Typisch für die korsosardischen Populationen scheint

jedoch ein charakteristisch grügelber Randsaum der sonst roten Lippenunterseite zu sein. Die statistische Analyse durch GÖLZ & REINHARD (1990) zeigte denn auch, daß die Pflanzen im Schnitt etwas kleiner sind als typische *O. iricolor* aus dem östlichen Mittelmeerraum, aber größer sind als *O. fusca* aus dem westlichen Mittelmeergebiet. Man müßte reine *O. iricolor* aus Sardinien nochmals statistisch aufarbeiten, um zu sehen, ob dann die Unterschiede zu *O. iricolor* noch immer so groß sind. GÖLZ & REINHARD (1990) lassen bewußt bis weitere Klärungen des Problems vorliegen - z.B. Kenntniss des Bestäubers - das nomenklatorische Problem offen.

Leider haben DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS (in DELFORGE et al. 1991) daraufhin diese sardische Sippe in einer Art Fußnote (!) ohne jede weitere Begründung kurzerhand als neue Art *Ophrys eleonora* beschrieben. Ähnlich unkritisch sind sie im übrigen auch mit der Beschreibung oder Umkombination anderer Sippen vorgegangen. Auch so kann man in recht unwissenschaftlicher und vor allem unkollegialer Weise die Lorbeeren anderer für sich ernten. Genau diese Art Handhabung systematisch-taxonomischer Probleme ist es, die die Systematik schon in der Vergangenheit in Verruf gebracht hat und ihr damit den Ruf als nicht ernst zu nehmende Wissenschaft eingebracht hat.

Nun unterscheiden sich die sardischen *O. iricolor*-Pflanzen, wie GÖLZ & REINHARD (1990) erarbeitet haben, tatsächlich geringfügig von denen des östlichen Mittelmeerraumes. Wie die Bestäuberbefunde und die blütenmorphologische Analyse (Sippendifferenz) jedoch gezeigt haben, handelt es sich aber keineswegs um eine eigenständige Art, sondern bestenfalls um eine auf Korsika und Sardinien beschränkte geographische Rasse (Subspezies). Was den eingeführten neuen Namen betrifft, ist es formal auch denkbar, daß DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS nicht *O. iricolor*, sondern die Hybride *O. iricolor* X *O. "nigroaenea-fusca"* benannt haben. Dies ergibt sich aus der knappen Beschreibung aus dem Punkt: ... „magis grisea, minus intensa azurea ...“. Typische sardische *O. iricolor* haben durchaus ein leuchtend blaues Mal wie ihre Verwandten in SO.Europa. Die sonstige Beschreibung ist aber so dürftig, daß daraus weder das eine noch das andere jemals rekonstruierbar sein wird.

Die Benennung der korsosardischen Sippe auf dem Subspeziesrang hängt nun davon ab, ob der für diese Sippe von TERRACCIANO (1910) vergebene Name *O. fusca* f. (subsp.) *maxima* valid ist. Die Verwendung des infraspezifischen Taxonnamens *maxima* ist nach dem ICBN zulässig, obwohl es bei *O. holoserica* bereits eine subsp. *maxima* (= *O. episcopalis*) gibt. Die Beschreibung ist zwar dürftig, doch aus dem Zusammenhang und der heutigen Kenntnis der Verhältnisse in Sardinien, kann er sich nur auf *O. iricolor* beziehen.

Der Name muß jetzt noch neu kombiniert werden:

*Ophrys iricolor* subsp. *maxima* (TERRACCIANO 1910) H.F. PAULUS & C. GACK comb. nov.; Basionym: *Ophrys fusca* f. *maxima* TERRACCIANO, Bull. Soc. Bot. Ital. 1910, S. 22.

Im Falle der Nicht-Verfügbarkeit muß die Umkombination anders vorgenommen werden: *Ophrys iricolor* subsp. *eleonorae* (DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS) H.F. PAULUS & C. GACK comb. nov.; Basionym: *Ophrys eleonorae* DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1991, Natural. Belg. 72: S. 100.

Entsprechendes gilt ganz sicher auch für die aus Tunesien neu beschriebene: *Ophrys iricolor*-Sippe: *O. vallesiana* DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994; *Ophrys iricolor* subsp. *vallesiana* (DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN) H.F. PAULUS & C. GACK comb. nov.; Basionym: *Ophrys vallesiana* DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994, Natural. Belg. 75 (suppl.): 373.

Diese Benennungen beziehen sich auf "typische" *O. iricolor* von Sardinien. Die vielfach auftretenden Hybriden zwischen *O. "nigroaenea-fusca"* und *O. iricolor* subsp. *maxima* wird zweifellos schon irgendwer neu benennen. Wir selbst halten sie für wissenschaftlich sinnlos.

c) **Ophrys funerea** VIVIANI 1824 (Abb. 2d, e)

(synonym nov.: *O. zonata* DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994)

VIVIANI hat aus Korsika eine kleinblütige, relativ dunkelfarbige (Name *funerea*!) *fusca*-Form beschrieben, über deren Status und weitere Verbreitung bis heute keine Klarheit besteht. Meist wurde sie als Subspezies von *Ophrys fusca* behandelt und dann auf alle kleinblütigen *fusca*-Formen bezogen, insbesondere auf die sehr kleinblütige *fusca*-Sippe im östlichen Mittelmeerraum (*O. cinereophila-fusca* sensu PAULUS & GACK) (so auch jetzt wieder in DELFORGE 1994). Meist aber wurde sie einfach in die Synonymie von *O. fusca* versetzt (SCRUGLI 1990). GÖLZ & REINHARD (1990) bezeichnen entsprechende Pflanzen aus Sardinien als *O. fusca* subsp. *funerea*. Ähnlich wie *O. "nigroaenea-fusca"* ist auch diese kleinblütige Sippe erstaunlich lokal verbreitet. GÖLZ & REINHARD (1990) nennen Funde nur südlich Laconi und Umg. Sadali (Prov. Nuoro). Den ersten Fundpunkt haben wir aufgesucht und dort die Sippe sehr zahlreich angetroffen. Die Art ist in diesem Raum offenbar weit verbreitet, wie eine gezielte Suche entlang der Straße Laconi ins Gebirge hinauf zeigte. Weitere Standorte fanden wir im Südwesten der Insel oberhalb der Grotta S. Giovanni bei Domusnovas und in den Bergen bei „Sa Duchessa“ nördlich Domusnovas. Hier und auch an anderen Flugstellen konnten wir den Bestäuber

ermitteln, der zu unserer großen Überraschung die uns bekannte Sandbiene *Andrena flavipes* ist. In vielen Auswahltests ist diese Biene als Bestäuber gut belegt. Weder *Andrena nigroaenea* noch *Andrena morio* noch irgendeine andere *Andrena*-Art interessierten sich für diese *fusca*- Sippe. Damit sind zwei Dinge gezeigt:

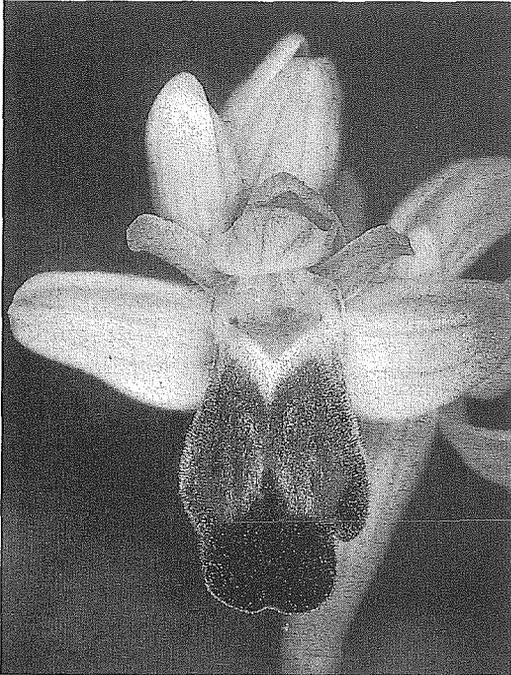


Abb. 2: d) Die kleinblütige *Ophrys funerea* Viviani ist in Sardinien nur lokal verbreitet (Foto: SW.Sardinien, Sa Duchessa nördlich Domusnovas 10.4.1993).

1. *O. funerea* sensu VIVIANI ist eine gut abgrenzbare eigene Art

2. Der Zusammenschluß von *O. cinereophila-fusca* mit *O. funerea* (DELFORGE 1994) ist nicht gerechtfertigt. Wir haben es hier mit zwei distinkten Arten zu tun.

*O. funerea* erinnert mit manchen Pflanzen eher an die sizilianische *O. obaesa* als an *O. cinereophila-fusca*.

Das Aussehen von *O. funerea* weicht vom Aussehen typischer *O. "flavipes-fusca"*, wie sie in S.Frankreich, Spanien oder in Italien überall vorkommt, ab: Die Blüten von *O. funerea* sind dunkler gefärbt und sehr viel zierlicher. *O. "flavipes-fusca"* fehlt interessanterweise, nach

Kenntnis des *funerea*-Bestäubers jetzt auch verständlicherweise, in Sardinien. Ein ganz ähnliches Bild haben wir auch in Sizilien mit *Ophrys obaesa* vor uns. Auch hier ist *Andrena flavipes* Bestäuber und *O. "flavipes-fusca"* fehlt (PAULUS & GACK 1990b).

Historisch-phylogenetisch betrachtet stellen sich nun folgende Fragen:

- wieso fehlt in Sardinien *O. "flavipes-fusca"* ?
- wieso hat *O. funerea* blütenmorphologisch ein so eigenständiges Bild, obwohl sie sich diesselbe Biene *Andrena flavipes* als Bestäuber erschlossen hat ?

Beide Fragen hängen natürlich eng zusammen. Erklärt werden muß das andersartige blütenmorphologische Bild von *O. funerea* gegenüber *O. "flavipes-fusca"*, obwohl *Andrena flavipes* als Bestäuber auftritt.

Zwei alternative Erklärungen erscheinen uns möglich.

1. In Sardinien ist in der langen Separation eine eigenständige *O. fusca*-Sippe entstanden, nämlich *O. funerea*, die ihr eigenständiges Aussehen primär dem Wirken eines anderen Bestäubers als *Andrena flavipes* zu verdanken hat. Aus nicht bekannten Gründen fand aber später ein Bestäuberwechsel statt, indem sich *O. funerea* sekundär und neu *Andrena flavipes* erschlossen hat. So wäre das andersartige Blütenbild erklärbar. *O. "flavipes-fusca"* hat danach Sardinien nie erreicht.

2. Die andere Hypothese ist, daß *O. "flavipes-fusca"* Sardinien doch erreicht hat und sich in der Separation aufgrund einer kleinen Gründerpopulation mit anschließender genetischer Drift zu *Ophrys funerea* entwickelt hat und *Andrena flavipes* als Bestäuber beibehalten hat.



Abb. 2: e) Der Bestäuber von *Ophrys funerea* ist die Sandbiene *Andrena flavipes*, die in anderen Teilen des Mittelmeergebietes entweder *O. "flavipes-fusca"*, *O. obaesa* (Sizilien) oder *O. israelitica* (östl. Mittelmeergebiet) bestäubt.

Nur wenn der letzte Fall zutrifft, kann und sollte die Sippe als *Ophrys "flavipes-fusca"* subsp. *funerea* bezeichnet werden. Eine Entscheidung kann allerdings nur mit anderen Mitteln als den derzeit vorliegenden getroffen werden. Wir betrachten vorläufig *O. funerea* als eigenständige Art.

Nach der derzeitigen Kenntnis ist diese Art in Korsika und Sardinien endemisch. Die alten Angaben für S.Frankreich und Italien oder gar für Griechenland beziehen sich auf andere Sippen (PAULUS in Vorb.).

In Verkennung dieses Tatbestandes, vor allem nämlich daß *O. funerea* aus Korsika und nicht aus S.Frankreich beschrieben worden ist, haben DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN (1994) *O. funerea* erneut aus Sardinien und Korsika unter dem Namen *Ophrys zonata* n.sp. beschrieben. Es handelt sich um ein neues Synonym.

### 3. *Ophrys vernixia* BROTERO 1804

Die Spiegelragwurz ist auf Korsika offenbar nur im äußersten Süden, in Sardinien dagegen weit verbreitet und an vielen Stellen meist häufig. Besonders individuenreiche Populationen haben wir in den Dünen am Capo Comino nahe Siniscola und im Südwesten in den Orrida-Bergen nördlich Domusnovas gefunden. In Korsika fanden wir wenige Pflanzen nur im Süden auf den Felsen mitten in Bonifacio. Blühbeginn ist Ende März/Anfang April. Als Bestäuber konnte die in Sardinien häufige Dolchwespe *Dielis ciliata* (= *Campsoscolia ciliata*) an verschiedenen Stellen bei der Pseudokopulation beobachtet und gefilmt werden. Damit ist diese Dolchwespenart neben N.Afrika, Spanien, Mallorca, Sizilien auch für Sardinien als Bestäuber nachgewiesen (Zusammenfassung bei PAULUS & GACK 1990a).

### 4. *Ophrys panormitana* subsp. *praecox* (CORRIAS 1983) H.F.PAULUS & C.GACK 1995 (Abb. 3) (= *Ophrys sphegodes* subsp. *praecox* CORRIAS 1983)

Diese Unterart wurde erst 1983 aus dem *Ophrys* „arachnitiformis-Komplex“ herausgelöst und als eigenständige Sippe *O. sphegodes* subsp. *praecox* von CORRIAS (1983) etabliert. Sie ist offenbar ausschließlich im Norden Sardinien und im Süden Korsikas (ENGEL 1988 und eigene Funde) verbreitet. Fundmeldungen aus dem Süden Sardinien (GRASSO 1992) erscheinen uns noch nicht gut genug belegt. Der Foto-beleg könnte genauso gut eine abweichende Variante von *O. incubacea* sein. Sie beginnt nach CORRIAS (1983) in günstigen Jahren bereits Ende Januar zu blühen. Ihre Hauptblühzeit scheint aber eher Anfang/Mitte März zu liegen. Wir haben viele Pflanzen vor allem in den Bergen östlich Sassari (Raum Osilo - Nulvi - Laerru - Sedini) gefunden. Hier waren die Pflanzen Ende März/Anfang April jedoch schon

weitgehend verblüht. Im Raum Bonifacio (S.Korsika) waren viele Pflanzen Ende März 1994 ebenfalls schon ziemlich weit abgeblüht. Wie im *Ophrys arachnitiformis*-Komplex verbreitet, finden sich neben Blüten mit buntem Perigon (weiß, purpur) auch immer wieder solche mit grünen Petalen/Sepalen, die aber dennoch alle zu derselben Sippe gehören und nicht etwa typische *O. sphegodes* repräsentieren. Von unseren Untersuchungen an *Ophrys exaltata*/*Ophrys panormitana* in Sizilien (PAULUS & GACK 1990b) ausgehend waren wir sehr gespannt, wie sich die korsisch-sardische Sippe hier einordnen lassen würde. In Sizilien haben wir entgegen der Meinung von BAUMANN & KÜNKELE (1984, 1986, 1988) oder GÖLZ & REINHARD (1980, 1982) über Bestäuberdaten klar zeigen können, daß es sich mit NELSON (1962) und LANDWEHR (1983) doch um zwei verschiedene Arten handelt. Die eine wird von der Seidenbiene *Colletes cunicularius* bestäubt und stellt *Ophrys exaltata* (= *O. sphegodes* subsp. *sicula*) dar, die andere von *Andrena thoracica* und *A. florentina* und ist *Ophrys panormitana*.

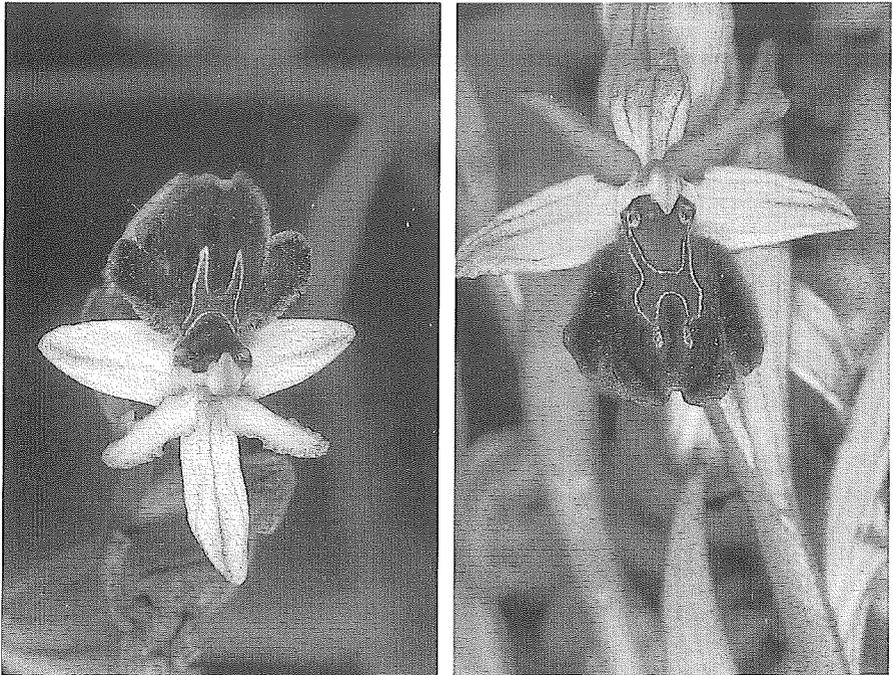


Abb. 3: Die als *Ophrys sphegodes* subsp. *praecox* (Abb. 3a, Foto: Korsika, östl. Bonifacio 30.3.1994) beschriebene korsosardische Sippe gehört in die nächste Verwandtschaft der sizilianischen *O. panormitana* (Abb. 3b, Foto: NW.Sizilien, Ventimiglia 19.3.1988). Sie sollte daher besser als *O. panormitana* subsp. *praecox* (CORRIAS) PAULUS & GACK **comb.nov.** geführt werden.

Die Ähnlichkeit der sardischen „*praecox*“ mit *Ophrys panormitana* ist auffällig und veranlaßte bereits GÖLZ & REINHARD (1988) an der Artverschiedenheit zu zweifeln. Die Sippendifferenz zu *Ophrys exaltata* (sensu GÖLZ & REINHARD, = *O. panormitana* sensu PAULUS & GACK 1990b) beträgt nur je 6 (Maß- bzw. Verhältnisdifferenz) und 12 als Gesamtdifferenz.

In Sardinien konnten wir zwar Bestäuberdaten ermitteln, die aber noch weiterer Ergänzungen bedürfen. Bei S.Vitorio/Osilo erhielten wir am 31.3.1992 eine sehr gute Pseudokopulation durch *Andrena thoracica* und nur schwache Anflüge mit mäßigem Kopulationsverhalten durch 6 Männchen von *Andrena nigroaenea*. Am 3.4.1992 flog uns im Monte Albo-Gebiet ein weiteres *Andrena thoracica*-Männchen ins Auto, das im „Röhrchentest“ sofort sehr ausgiebige Pseudokopulationen zeigte. 1993 widmeten wir uns erneut diesem Problem. Vielfache Tests gegenüber *Andrena nigroaenea* zeigten eine nur schwache Attraktivität, wenn auch einzelne Männchen die Pollinien normal entnommen haben. Gute Pseudokopulationen erhielten wir dagegen wieder durch zwei Männchen von *Andrena thoracica* (S.Vitorio 1.4.1993). Leider konnten wir an keiner Stelle *Andrena florentina* finden, um zu testen, ob *O. praecox* auch für diese Bienenart attraktiv ist. Damit ergibt sich aber dennoch folgendes Bild: Wenn wir auch nur wenige Anflüge durch *Andrena thoracica* hatten, so waren die Reaktionen stets deutlich und eindeutig. Diese Bienenart ist vermutlich auch in Sardinien der oder mit der wichtigste Bestäuber. Dies bestätigt die von GÖLZ & REINHARD (1990) vermutete nahe Beziehung oder gar Artidentität mit *O. panormitana*. *Andrena nigroaenea* wird in gewissem Umfang sicher auch angelockt und dürfte zumindest gelegentlich auch Pollinienüberträger sein. Diese Sandbiene ist im übrigen Mittelmeergebiet Bestäuber der typischen *Ophrys sphegodes* (Nachweise liegen vor von S.England, SW-Deutschland, O.Österreich, Italien, S.Frankreich, NO-Spanien und Kreta). Da typische *O. sphegodes* auf Sardinien sicher fehlt, spielt dies für mögliche Hybridisierungen auch keine Rolle. Sowohl das blütenmorphologische Bild, die Bestäuberbefunde als auch der biogeographische Zusammenhang sprechen für die Artgleichheit von *O. panormitana* und *O. sphegodes* subsp. *praecox*. Da die korsisch-sardische Sippe sich gegenüber der typischen *O. panormitana* geringfügig unterscheidet und ein Name bereits existiert, kann dieser zur Kennzeichnung der korsisch-sardischen Sippe als geographische Rasse beibehalten werden. Die Handhabung als eigenständige Spezies halten wir sachlich für unbegründet. Es würde den phylogenetischen und biogeographischen Zusammenhang eher verschleiern.

Wir nehmen die notwendige Umkombination vor:

*Ophrys panormitana* subsp. *praecox* (CORRIAS 1983) H.F. PAULUS & C. GACK 1995 **comb. nov.**, Basionym: *Ophrys sphegodes* subsp. *praecox* CORRIAS 1983 Boll. Soc. Sarda Sci. Nat. 22: 325-329; Synonym: *Ophrys praecox* (CORRIAS 1983) DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS (1988).

## 5. *Ophrys garganica* (NELSON 1962) O. & E. DANESCH 1975 (Abb. 4)



Abb. 4: Die in Sardinien offenbar sehr seltene *Ophrys garganica* wird auch dort von der schwarzen Sandbiene *Andrena carbonaria* bestäubt (Foto: Blüte nördl. Iglesias 12.4.1992, Bestäubung: Sa Duchessa nördl. Domusnovas 14.4.1992).

*O. garganica* war lange Zeit aus Sardinien nicht bekannt. Erst SCRUGLI (1990) nennt zwei Funde: "... in singoli individui sparsi nella macchia, tra i cespuglie e nei prati che costeggiano le strade dell'Iglesiente e del Sarcidano" (S. 114), also Funde sowohl in Zentralsardinien als auch im Südwesten der Insel. In den drei Jahren konnten wir nur einmal eine Pflanze in Vollblüte am 12.4.92 ca 7 km nördlich Iglesias (Straße Richtung Fluminimaggiore) auf etwa 400m Seehöhe am Straßenrand finden. Die Art muß daher als außerordentlich selten gelten. Da zwei der Blüten voll bestäubt waren - die Narben waren dicht mit Massulae belegt - müssen in der Nähe weitere Pflanzen gestanden sein, die wir aber nicht gefunden haben. Ein Test auf Bestäuber nahe Domusnovas zeigte die starke Attraktivität für die schwarze *Andrena carbonaria* (Abb. 4). Mehrere Individuen zeigten heftige und ausgiebige Pseudokopulationen. Sie ist als Bestäuber bereits für NO-Spanien (ARNOLD 1981), S.Italien (PAULUS & GACK 1986) und Sizilien (PAULUS & GACK 1990b) nachgewiesen.

## 6. *Ophrys incubacea* BIANCA 1842

Diese Art ist auf Sardinien weit verbreitet. Sie beginnt im Küstengebiet etwa Mitte März, in den Bergen Ende März zu blühen. Der Bestäuber dieser dunkelblütigen

*Ophrys*-Art ist die schwarze *Andrena morio*. Auch in Sardinien konnten wir diese Biene als Bestäuber nachweisen. Auch wenn wir einerseits nur mehrfach sogenannte „Röhrchentests“ (PAULUS 1988) machen konnten, andererseits nur zwei Männchen mit Kopfpollinien fangen konnten, halten wir diese Befunde für ausreichend. Ähnlich wie auf Zypern (PAULUS & GACK 1990d) besucht hier dieselbe Bienenart zwei verschiedenen *Ophrys*-Arten, ohne eine Hybridisierung zu verursachen. Auf *Ophrys incubacea* überträgt *Andrena morio* die Pollinien am Kopf, auf *Ophrys iricolor* überträgt sie diese am Hinterleib.

## 7. *Ophrys morisii* (MARTELLI 1896) SOÓ 1931 (Abb. 5a, b, c)

Diese Sippe wurde erst vor wenigen Jahren von GÖLZ & REINHARD (1980, 1988) wieder als eigenständige Art aus dem *O. arachnitiformis*-Komplex herausgelöst und etabliert. Aus ihren Sippendifferenz-Messungen nehmen sie eine nahe Beziehung zur *argolica*-Gruppe mit *O. crabronifera* und *O. biscutella* Italiens an. Diese Meinung hatte schon DEL PRETE (1984) vertreten und *O. morisii* sogar als Subspezies zu *O. crabronifera* gezogen. Wenn diese Hypothese zutrifft, dann sollte, wie bei den anderen Arten der *O. argolica*-Gruppe, eine Pelzbiene der Gattung *Anthophora* der Bestäuber sein.

Wir haben diese markante *Ophrys*-Art nahezu überall in Sardinien und Korsika gefunden. An vielen Stellen ist sie zumindest in Sardinien die häufigste *Ophrys*-Art überhaupt. Ihre Blütenmerkmale sind, wie schon GÖLZ & REINHARD (1988) vermerkten, außerordentlich variabel. Dennoch gibt es nur selten Zweifel über ihre Artzugehörigkeit, auch bei syntopem Vorkommen mit *O. panormitana* subsp. *praecox* (nur im Norden) oder der unten noch zu besprechenden *O. panattensis*.

Als Bestäuber konnte erwartungsgemäß eine Pelzbiene gefunden werden. Während wir 1992 nur an zwei Stellen wenige Pseudokopulationen beobachten konnten, finden wir jedoch immer wieder Tiere mit angehefteten Kopfpollinien, die ohne jeden Zweifel von *O. morisii* entnommen worden waren. Die 14 Männchen gehörten alle zu *Anthophora sicheli*, einer Bienenart, die wir als Bestäuber aus Kreta schon kennen. Hier ist sie Besucher von *Ophrys fleischmannii* (PAULUS 1988)! Im Frühjahr 1993 hatten wir Gelegenheit, an mehreren Orten (vor allem nahe Olbia am Lido del Sole) viele Anflüge von *Anthophora sicheli* zu registrieren, zu fotografieren und zu filmen. Dies bot uns auch Gelegenheit, diverse „Varianten“ auf Attraktivität zu testen. Weder die Farbe des Perigons noch unterschiedliche Lippenzeichnungen wurden selektiv unterschieden, sondern waren alle attraktiv. Die Bienenmännchen zeigten weder für präsentierte *O. panormitana* subsp. *praecox* noch für die unten noch zu besprechende *O. panattensis* Interesse. Andere *Anthophora*-Arten flogen weder *O. morisii* an, noch wurden andere *Anthophora*-Arten mit Pollinien gefunden.

Auch in Korsika stellten wir westlich Bastia dieselbe Pelzbieneart durch direkte Beobachtungen, im Süden durch den Fang pollinentragender Männchen als Bestäuber fest. In Sardinien den dort fliegenden *Anthophora sicheli*-Männchen angebotene korsische *O. morisii*-Pflanzen waren auch dort anlockend und lösten Pseudokopulationen aus. Damit ist sichergestellt, daß auch die korsischen Vertreter der Sippe zu *O. morisii* gehören.

Durch diesen Befund ist die Annahme von GÖLZ & REINHARD bestätigt. Sie hatten aufgrund ihrer biometrischen Analyse eine nähere Beziehung von *O. morisii* zum *O. argolica*-Komplex vermutet. *O. morisii* gehört demnach tatsächlich in die Verwandtschaft von *O. crabronifera* und *O. biscutella*. Wir sehen keinen Grund für die Annahme einer unabhängigen Entstehung aus irgendeinem *O. sphegodes*-artigen Vorfahren, sondern gehen von einer phylogenetischen Verwandtschaft aus. Damit meinen wir, daß alle Arten der *argolica*-Gruppe von einem einzigen nur ihnen gemeinsamen Vorfahren abstammen. Die einzige Art, die in dieser Gruppe aus dem Rahmen fällt, ist *Ophrys lesbis* von Lesbos, die von *Andrena curiosa* bestäubt wird (PAULUS & GACK 1990c). Wir vermuten jedoch, daß diese *Ophrys*-Art nicht in die *argolica*-Verwandtschaft gehört.



Abb. 5: *Ophrys morisii* ist in Korsika und Sardinien weit verbreitet (Abb. 5a: Foto: SW.Sardinien, nördl. Iglesias 12.4.1992). Der Bestäuber ist sowohl in Korsika (Abb. 5b, Foto: N.Korsika, St.Florent-Bastia 30.3.1994) (Farbtafel 2-A) als auch in Sardinien die dicke Pelzbiene *Anthophora sicheli*.



Abb. 5c: *Ophrys morisii* ist in Korsika und Sardinien weit verbreitet . Der Bestäuber ist sowohl in Korsika als auch in Sardinien (Foto: SW.Sardinien, nördl. Domusnovas 11.4.1992) die dicke Pelzbiene *Anthophora sicheli*.

### Tabelle I: Die Bestäuber der *Ophrys argolica*-Gruppe

Ophrys	Bestäuber	Land	Literatur
argolica	<i>Anthophora plagiata</i>	S-Griechenland	PAULUS & GACK (1990a,c)
aegaea	<i>Anthophora orientalis</i>	Karpathos	PAULUS & GACK (1990c)
lucis	<i>Anthophora cf.mucida</i>	Rhodos	PAULUS & GACK (1990c)
elegans	<i>Anthophora erschowi</i>	Zypern	PAULUS & GACK (1990d)
delphinensis	<i>Anthophora plagiata</i>	S-Griechenland	PAULUS & GACK (1990c)
biscutella	<i>Anthophora retusa</i>	S-Italien	PAULUS & GACK (1986)
morisii	<i>Anthophora sicheli</i>	Sardinien, Korsika	PAULUS & GACK
crabronifera	unbekannt	W-Italien	

Mit *Anthophora sicheli* haben wir erneut einen Fall vor uns, daß zwei gänzlich verschiedene *Ophrys*-Arten, nämlich *O. morisii* und *O. fleischmannii*, unabhängig in Allopatrie diesselbe Bienenart als Bestäuber erschlossen haben. Allerdings kann hier von einer für unsere Augen optischen Ähnlichkeit der beiden Blütenarten kaum die Rede sein.

8. *Ophrys panattensis* SCRUGLI, COGONI et PESSEI 1992 (pro hybr.) (Abb. 6a, b, c)  
 (In verschiedenen Vorträgen seit 1992 hatten wir diese Art als *Ophrys sardoa* nov.spec. bekannt gemacht.)

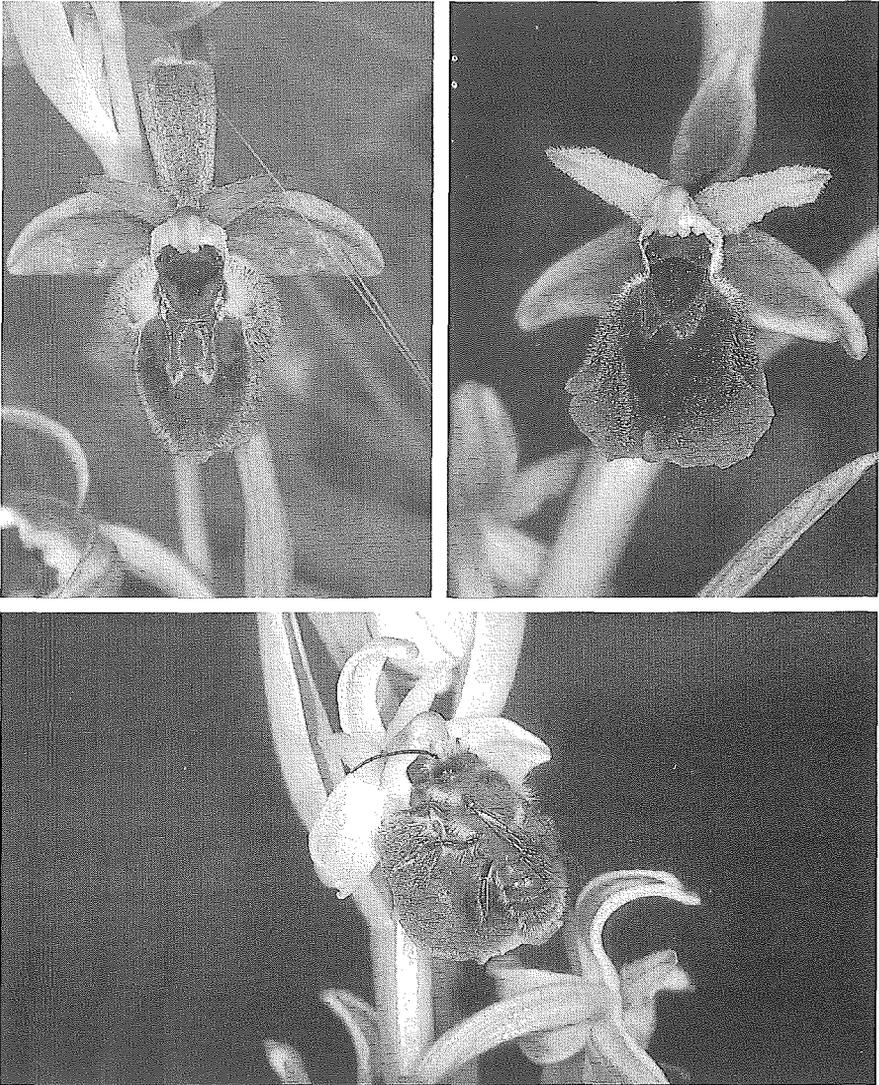


Abb. 6: *Ophrys panattensis* SCRUGLI, COGONI et PESSEI 1992 (pro hybr.) ist ein neu erkannter Endemit von Sardinien, der offenbar nur sehr lokal auf Kalk verbreitet ist (Abb. 6a (Farbtafel 2-B) und b, Fotos: O.Sardinien, Umg. Dorgali 7.4.1992). Er gehört in die nähere Verwandtschaft von *O. lunulata* von Sizilien. Der Bestäuber ist die rotbraune Mauerbiene *Osmia rufa* (Megachilidae) (Abb. 6c, Foto: Blüte von Dorgali, Bestäuber SW.Sardinien, Domusnovas 6.4.1993).

In der Umgebung der Grotta Ispinigoli nördlich Dorgali entdeckten wir 1992 auf den mesozoischen Kalkfelsen zwischen den dort sehr zahlreich blühenden *Ophrys morisii* immer wieder Exemplare, die durch andersartige Blütengestalten auffielen. Manche Pflanzen wirkten wie schlankblütige *O. morisii* mit kleinem Mal, viele hatten deutliche Labellumhöcker, wieder andere wirkten wie ein Hybridisierungsprodukt aus *O. scolopax* und *O. morisii*. Einzelne Pflanzen erinnerten sogar stark an die sizilianische *O. lunulata*. Zunächst dachten wir an eine Population von äußerst variablen *O. morisii* mit Introgressionen von anderen *Ophrys*-Arten. Eine Klärung über entsprechende Bestäubertests gelang uns zunächst nicht. Auffallend war allerdings, daß wir in den wenigen Tests 1992 mit einem gemischten Strauß aus diesen Pflanzen Attraktivität für *Anthophora sicheli* und auch für *Osmia rufa* (*Megachilidae*), einmal sogar für ein altes Männchen von *Chalicodoma sicula* (*Megachilidae*) erhielten. Frische und damit jüngere Männchen der letztgenannten Bienenart zeigten allerdings kein Interesse.

1993 konnten wir uns wieder diesem Problem widmen. Diesmal mit gutem Erfolg. In zahlreichen Auswahltests konnten viele *Anthophora sicheli*- und *Osmia rufa*-Männchen zwischen den beiden vermeintlichen „*Ophrys morisii*-Typen“ wählen. Dabei bestätigte sich der Verdacht, daß es sich hier tatsächlich um zwei verschiedene Arten handelt. Die eine Art wird ausschließlich von *Anthophora sicheli* besucht. Bei ihr handelt es sich um die schon besprochene *Ophrys morisii*. Die andere dagegen wurde ausschließlich von *Osmia rufa* ssp. *rufa* (L.) besucht. Die Attraktivität der Blüten war z.T. so hoch, daß oft mehrere Männchen auf einer Blüte zu kopulieren versuchten.

Eine genauere Analyse der beiden Arten erbrachte dann auch, daß es sich um zwei durchaus unterscheidbare Blütentypen handelt. Die neue Art wurde erst kürzlich als vermeintliche Hybride *O. morisii* X *O. scolopax* von SCRUGLI et al. (1992) unter dem Namen *O. Xpanattensis* von der Ortschaft Panatta bei Orosei (Typus 16.4.1990) in O.Sardinien beschrieben und bezieht sich ganz sicher auf diese von *Osmia* bestäubte Art und hat nichts mit einer Hybride zu tun. Eine genaue Registrierung des Blühzustandes vieler Exemplare von *Ophrys morisii* und *Ophrys panattensis* zeigte, daß die Blühphänologie beider leicht versetzt ist. *O. morisii* befand sich in Hochblüte, *O. panattensis* am Beginn der Anthese. Damit hat sich das ohnehin komplizierte Bild der alten „*O. arachnitiformis*“ Sardinien dahingehend erweitert und geklärt, daß es sich sogar um drei gut getrennte Arten handelt:

*Ophrys panormitana* subsp. *praecox* (CORRIAS) PAULUS & GACK  
*Ophrys morisii* (MARTELLI) SOÓ  
*Ophrys panattensis* SCRUGLI, COGONI et PESSEI 1992 (pro hybr.)

Über die weitere Verbreitung in Sardinien können wir nicht viel sagen. Trotz vieler Standortuntersuchungen in großen Teilen Sardinien haben wir die neue Art ausschließlich nördlich Dorgali gesehen. Uns liegen allerdings Fotobelege von Funden einiger Kollegen vor, die eindeutig dieser Art zuzuordnen sind: SSW Dorgali, am Straßenrand der SS125 zwischen km-Stein 195 IV - 195 V 4.5.1994 1 Pflanze (Foto: Gerhard Löber, Zirndorf); bei Su Gologone (wenige km nnw Dorgali) 16.4.1990 und 20.4.1990 je eine Pflanze (Fotos: Ernst Gügel, München). Hinzu kommt der Fundpunkt der Typen: Panatta bei Orosei. Zu erwähnen sind in diesem Zusammenhang allerdings publizierte Funddaten von *Ophrys lunulata* für Sardinien (MACCHIATI 1880, 1881), die später nie bestätigt worden sind. Er nennt ausschließlich Standorte in der weiteren Umgebung von Sassari: Cappuccini, Baddimanna, Bunnari, S.Semplicio und Serra Secca zwischen 28.4. und 28.5. Vom Monte Fiocca beschreibt MACCHIATI (1881) eine „Varietät“ *O. lunulata-longipetala* mit einem ca 1 cm langen Anhängsel am Labellum. Es ist sehr wahrscheinlich, daß bereits MACCHIATI die neue *O. panattensis* vor sich gehabt hat, sie aber als *O. lunulata* aufgefaßt hat. Er bezeichnete schon damals diese Art als ausgesprochen selten. 1994 haben wir den Raum des Monte Fiocca und die Serra Secca westlich Sassari besucht, aber keine *O. lunulata* oder *O. panattensis* finden können. Die anderen alten Fundpunkte liegen heute mehr oder weniger im Stadtgebiet von Sassari, so daß hier keine Orchideen mehr zu erwarten sind. Dennoch kann man davon ausgehen, daß die neue Art in Sardinien weiter verbreitet ist, auch wenn sie derzeit nur aus dem Großraum Dorgali-Orosei bekannt ist. Als Standorte kommen sicherlich ähnliche Kalkgebiete wie die bei Dorgali in Frage. Eventuell ist sie häufig mit dem sardosizilianischen Endemit *Orchis brancifortii* vergesellschaftet.

Von Arten der Mauerbienengattung *Osmia* (*Megachilidae*) bestäubte *Ophrys* sind bislang nur aus Italien bekannt. Sie schließen sich alle in ihrer Verbreitung aus (Tabelle 2). *Osmia* als Bestäuber von *Ophrys araneola* hat sich bei Überprüfung des Originalmaterials als falsch erwiesen. Es handelt sich statt dessen um *Andrena lathyri* (PAULUS & GACK 1990b). Leider wird diese falsche Angabe erneut in DELFORGE (1994) angeführt.

**Tabelle 2: Verzeichnis der von der Gattung *Osmia* bestäubten *Ophrys*-Arten**

Ophrys-Art	Bestäuber	Vorkommen	Literatur
<i>Ophrys tarentina</i>	<i>Osmia tricornis</i> Latr.	S.Apulien, N.Kalabrien	GÖLZ & REINHARD 1982
<i>Ophrys promontorii</i>	<i>Osmia mustelina</i> Gerst.	Monte Gargano	PAULUS & GACK 1990a, b
<i>Ophrys lunulata</i>	<i>Osmia kohli</i> Ducke	Sizilien	PAULUS & GACK 1990a, b
<i>Ophrys panattensis</i>	<i>Osmia rufa</i> ssp. <i>rufa</i> (L.)	Sardinien	diese Arbeit

Nach PETERS (1978) sind diese *Osmia*-Arten alle nah verwandt. *Osmia rufa* auf Sardinien gehört zur Nominatform, die in Spanien ohne den Norden, England,

N.Dänemark und südl. Skandinavien vorkommt. In Mitteleuropa, Frankreich, Italien, Griechenland und Russland fliegt *Osmia rufa* ssp. *cornigera* (ROSSI). Letztere interessierte sich 1993 im Experiment in Wien und Freiburg praktisch nicht für *Ophrys panattensis* ! Im Frühjahr 1994 erfolgten mit den *Osmia rufa* aus Wien zunächst wieder keine oder kaum nennenswerte Anflüge. Erst in kleinen Flugkäfigen gehaltene Männchen zeigten dann doch vergleichbar intensive Anflüge und Pseudokopulationen wie in Sardinien bei den Freianflügen. Vermutlich übten die im Käfig eng fliegenden Männchen eine starke gegenseitiger Stimulation aus. Daraus kann man den Schluß ziehen, daß die beiden Bienen-Subspezies sich in ihrer Duftausstattung zumindest geringfügig unterscheiden. Zumindest gilt dies für die sardischen *Osmia rufa*. In Sardinien konnten *O. panattensis*-Pflanzen auch gegenüber den Bienen *Osmia kohli* und *Osmia ferruginea* getestet werden, die sich jedoch nicht anlocken ließen.

### 9. *Ophrys bombyliflora* LINK 1799/1800

Diese unscheinbare *Ophrys*-Art haben wir zwar an vielen Stellen gefunden, doch war sie meist eher einzeln. Im westlichen Mittelmeerraum wird sie vor allem von der kleinen *Eucera oraniensis* oder nächst verwandten Langhornbienen erfolgreich bestäubt. Einige Pseudokopulationen mit Pollinientnahme erhielten wir bei Porto Torres (8.4.93) durch die sehr häufige *Eucera grisea*, die mit *E. oraniensis* nächst verwandt ist. Doch die große Mehrzahl der Männchen reagierte nicht oder nur schwach, so daß diese Art wohl nur ein Gelegenheitsbestäuber ist. Ab und zu fanden wir Hybriden zwischen *O. bombyliflora* und *O. tenthredinifera*.

### 10. *Ophrys tenthredinifera* WILLD. 1805 (Abb. 8c)

Diese Art ist in Korsika und Sardinien weit verbreitet und zumindest in Sardinien oft sehr häufig. Bestäuber konnten wir keine ausfindig machen. In Spanien, Südfrankreich, Mallorca und S.Griechenland wird sie von *Eucera nigrilabris* erfolgreich bestäubt. In Sardinien waren wir vermutlich bereits zu spät, da wir nur noch Weibchen von *Eucera nigrilabris* gesehen haben (z.B. Cappelletti, 8 km südl. Alghero, 9.4.1993, viele Weibchen an gelbem Raps). Andere *Eucera*-Männchen wurden von den Blüten nicht attrahiert.

### 11. *Ophrys annae* DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1992 (= *O. holoserica* kleinblütig sensu GÖLZ & REINHARD 1988)

Diese kleinblütige Hummelragwurz ist zwar aus Sardinien schon lange bekannt, wurde aber erst 1988 von GÖLZ & REINHARD gut charakterisiert und als Angehörige des von REINHARD (1987) bearbeiteten *Ophrys tetraloniae-elatior*-Komplexes herausgearbeitet. Um nicht unnötig neue Namen zu produzieren, lassen sie die nomen-

klatorische Seite aber offen, da in diesem Artenkomplex noch weitere Klärungen vorgenommen werden müssen. Dennoch haben DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS (1992) sie daraufhin kurzerhand als neue Art beschrieben. Hier befassten sie sich wenigstens etwas ausführlicher mit der Art, ordnen sie aber in völlig unverständlicher Weise der *Ophrys episcopalis* (= *O. holoserica* subsp. *maxima*) als nächste Verwandte zu. Wir können der Begründung nicht folgen und halten sie auch für völlig absurd.

Wir haben wegen der frühen Jahreszeit unserer Besuche zunächst nur ein einziges Exemplar mit der ersten offenen Blüte am 7.4.1992 bei der Grotta Ispinigoli nördlich Dorgali gefunden. Eine erneute Nachsuche am 22.4. erbrachte keine weiteren Pflanzen. Erst 1994 fanden wir zahlreiche Exemplare vor allem im Norden der Insel (z.B. westl. des Monte Ficocca westl. Sassari). Bestäuber konnten wir keine finden.

Mit GÖLZ & REINHARD (1988) halten wir eine weitere Klärung für angebracht, um den systematischen Status der Sippe beurteilen zu können. Neben *O. tetraloniae* TESCHNER 1987 müssen als weitere Verwandte oder gar mögliche konspezifische Sippen wie *O. holoserica* subsp. *gracilis* (BÜEL & O. & E. DANESCH 1972) O. & E. DANESCH 1975 in die Erörterung mit einbezogen werden. Im übrigen gibt es weitere kleinblütige Sippen auch in Mittelitalien (REINHARD 1987), Istrien (PAULUS & FREIDINGER, unveröff.) und Dalmatien (FREIDINGER, Graz, in litt.). Bestäuber sind nur von *O. tetraloniae* (*Tetralonia rufescens*) (TESCHNER 1987) und *O. holoserica* subsp. *elatior* (*Tetralonia salicariae*) (PAULUS & GACK 1990a, 1994) bekannt.

## 12. ***Ophrys chestermanii*** (WOOD 1982) GÖLZ & REINHARD 1988 (Abb. 7) und ***Ophrys normanii*** WOOD 1983 (pro hybr.) (Abb. 8)

Diese sehr dunkle und großblütige Hummelragwurz war den alten Autoren unter dem Namen „*O. fuciflora* var. *maxima*“ (NELSON 1962) bekannt. Erst 1982 hat J.J. WOOD sie als *O. holoserica* subsp. *chestermanii* aus den Schluchtwäldern nördlich Domusnovas im Südwesten der Insel neu beschrieben. GÖLZ & REINHARD (1988) haben die Sippe aufgrund statistischer Untersuchungen in den Artrang erhoben, um die klare Eigenständigkeit zu manifestieren. Lange Zeit war diese markante Art nur aus dem Raum Domusnovas - Iglesias (Oridda-Berge: Perdu Carta, sa Duchessa u.a.) und südlich davon bei Carbonia/Barbusi (CORRIAS 1983) sowie M.Lora, S. Vito (Cagliari) (SCRUGLI et al. 1985) bekannt. Neuerdings wurde sie auch an zwei weiteren weit getrennten Lokalitäten (in den Distrikten Baunei und Tertenia) im mittleren Osten der Insel entdeckt (GIOTTA & PICCITTO 1991).

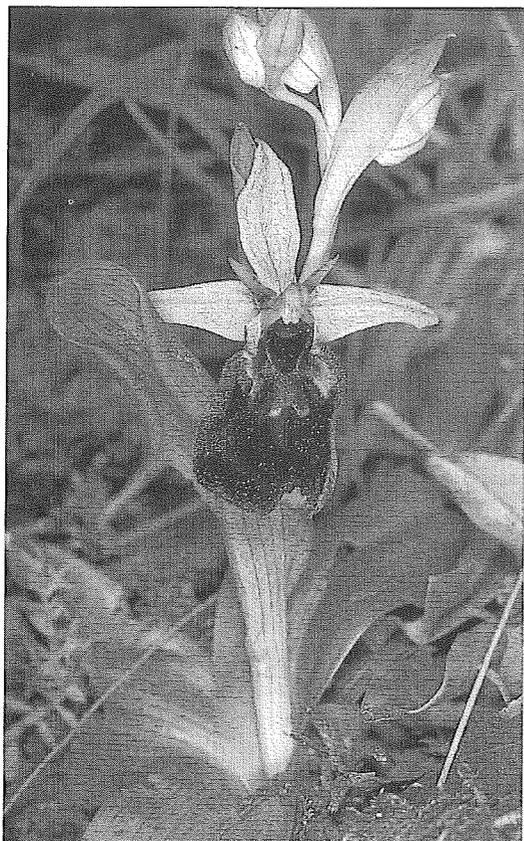


Abb. 7a: *Ophrys chestermanii* findet sich als Relikt nur noch in Schluchtwäldern des südl. Sardinien (Foto: SW.Sardinien, nördl. Domusnovas bei Grotta S.Giovanni 13.4.1992, Farbtafel 2-C).

Im gleichen Gebiet fanden wir neben *O. chestermanii* (Abb. 7a) *Ophrys*-Pflanzen, die wie riesigblütige *O. tenthredinifera* wirkten (Abb. 8a). Diese gigantea-*tenthredinifera* ist von WOOD (1983) aus diesem Gebiet als Hybride *O. X normanii* (= *O. holoserica* subsp. *chestermanii* x *O. tenthredinifera*, nach den Regeln hätte die Benennung damals allerdings *O. X maremmae* nsubsp. *normanii* (WOOD) BAUMANN & KÜNKELE 1986 = *O. X maremmae* nsubsp. *woodii* CORRIAS (nom. nudum, syn. ?) heißen müssen) beschrieben worden. Durch die Erhebung von *O. chestermanii* in den Artrang durch GÖLZ & REINHARD (1988) gewinnt die alte Benennung durch WOOD wieder Gültigkeit. Allerdings sind erst bei genauerer Betrachtung gewisse Anklänge an *O. chestermanii* erkennbar. Wie wir zeigen möchten, sind wir nicht überzeugt, daß es sich bei diesen Pflanzen um Hybriden handelt, sondern um Vertreter einer eigenständigen Spezies.

Erstaunlicherweise ist diese Art aber nur selten gefunden worden. GÖLZ & REINHARD (1988, 1990) zitieren folgende Funde: 5,4 km SW-SSW Fluminimaggiore 7.5.1988 5 Pflanzen, zusammen mit *O. chestermanii*; Domusnovas, Perdu Carta 23.4.1987 1 Ex. mit drei Blüten, 18.5.1987 Domusnovas/Sa Duchessa 1 Ex. Bei Fluminimaggiore wurden etliche Pflanzen auch von Herrn TYTECA (briefl. Mttl., Fotobelege) gefunden. Wir fanden die ersten Exemplare am 10.4.1992: 6 Ex. oberhalb der Grotta S.Giovanni, 5 Ex. unterhalb Sa Duchessa. Alle Pflanzen waren zwar am Beginn der Blühzeit, hatten aber mindest seit 5-6 Tagen schon 1-2 offene Blüten. Zu diesem Zeitpunkt blühten die ersten zwei *O. chestermanii*, die gerade je ihre erste Blüte geöffnet hatten. Bis zum 14.4. hatten wir schließlich an 9 verschiedenen



Abb. 7b: *Ophrys chestermanii* - Der Bestäuber ist die Schmarotzerhumme *Psithyrus vestalis* (Apidae, Bombini), die für manche Blüten fast zu groß ist (Foto: SW.Sardinien, nördl. Domusnovas bei Grotta S.Giovanni 20.4.1992, Farbtafel 1-F).

Standorten im Gebiet der Grotta S. Giovanni bis hinauf ins Minengebiet Sa Duchessa jeweils 1 - 16 blühende Pflanzen. Am 20.4.1992 kehrten wir in das Tal zurück und konnten an weiteren Standorten *O. normanii* in Vollblüte finden. *O. chestermanii* war zwar inzwischen deutlich häufiger geworden, befand sich aber noch immer klar am Beginn der Blühphase. Insgesamt haben wir sicher gegen 100 blühende *O. normanii* gesehen. Ähnlich wie *O. chestermanii* wächst *O. normanii* an schattigen vermoosten Kleinstandorten, in der Regel in nordexponierten Wald- oder Strauchlagen. Nur an wenigen Stellen wuchsen im übrigen beide Arten wirklich zusammen.

Da die Beschreibung von *O. normanii* durch WOOD (1983) etwas knapp ist, sei hier eine genauere Differentialdiagnose gegenüber *O. tenthredinifera* wiedergegeben:

Pflanze sehr kräftig und robust, Wuchshöhe 15 - 50 cm, 2 - 7 Blüten, meist nur 2 - 3 offen. Blüten sehr ähnlich denen von *O. tenthredinifera*, aber wesentlich größer. Labellumlänge (gemessen vom hinteren Außenrand neben dem Gynostemium bis zum Rand des Mittellappens an in Alkohol fixierten, nicht gepreßten Blüten) 13,1 - 19,8 mm  $\varnothing = 14,9$  mm; max. Labellumbreite (abhängig von der Art der Seitenlappen): 12,7 - 20,0 mm,  $\varnothing = 16,2$  mm; bei *O. tenthredinifera* aus S.Italien beträgt Labellumlänge: 8, 7 - 12,3 mm,  $\varnothing = 10,6$  mm., die Labellumbreite: 7,4 - 14,8 mm

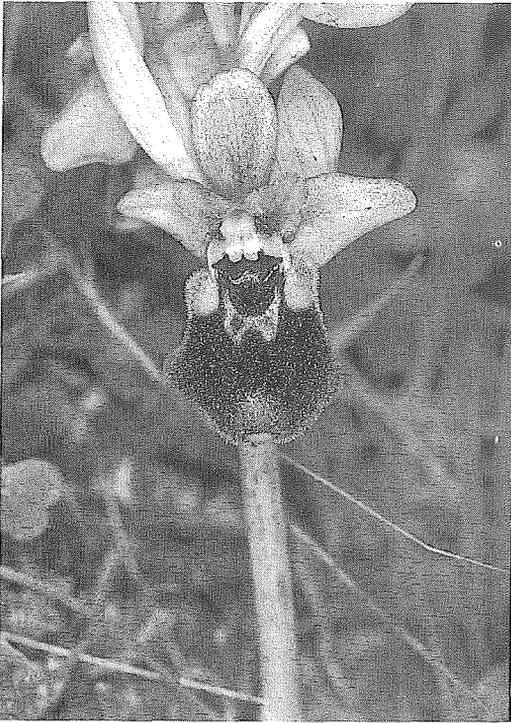


Abb. 8a: *Ophrys normanii* ist ebenfalls ein neu erkannter Endemit von S.Sardinien. Die Pflanzen ähneln riesigblütigen *O. tenthredinifera* (Abb. 8a, Foto: SW.Sardinien, nördl. Domusnovas nahe Grotta S.Giovanni 13.4.1992, Farbtafel 2-D)

$\varnothing = 9,7$  mm. Labellungesamtlänge (einschließlich Gynostemium): 17,4 - 23,4 mm  $\varnothing = 19,7$  mm. Bei *O. tenthredinifera* beträgt diese Länge: 13,3 - 15,2 mm  $\varnothing = 13,8$  mm. Die größte gefundene Blüte maß von der Spitze des mittleren Sepals bis zur Labellumspitze 40 mm. Sepalen und Petalen grünlich weiß bis hell rose mit stark grün angefärbten Mitteladern, oft auch die Seitenadern grünlich. Sepala wie bei *O. tenthredinifera* breit im Verhältnis zur Länge, an den Rändern eingewellt, die Spitzen breit verrundet. Petala meist kontrastiert gefärbt gegenüber den Sepala, d.h. bei hellrosa Sepala sind sie dunkler rosa, bei grünlich-weißen Sepala sind sie dunkler gefärbt. Form der Petala kurz, breit dreieckig, meist unregelmäßig kurz, aber dicht behaart. Labellum ganzrandig, Mittellappen oft weit hohlkehlig ausgerandet. Solche Lippen sind dann breit dreieckig (Verhältnis Labellum-

Länge zur maximalen Breite fast 1:1). Manchmal ist der basale Seitenrand umgeschlagen, seltener der gesamte Seitenrand. Solche Lippen sind dann schlank und wirken im Verhältnis zur Länge extrem langgezogen. Verhältnis Länge zur Breite hier ca. 1,7:1,0. Färbung des Labellums ähnlich wie bei *O. tenthredinifera*. Die gelbe Randzone ist aber in der Regel deutlich weniger ausgedehnt, so daß die Lippe wesentlich dunkler erscheint. Manche Lippen sind total braun gefärbt. Lediglich die schwach ausgebildete Seitenhöcker-Region ist stets grünlich gelb gefärbt. Das Mal ist ähnlich wie bei *O. tenthredinifera* weitgehend verkleinert und auf die Lippenbasis beschränkt. Bei *O. normanii* ist das Mal fast immer deutlich großflächiger, nie oder nur selten hell umrandet, die Malfarbe ist dunkel blauschwarz glänzend. Das Basalfeld ist im Schnitt deutlich kleiner als bei *O. tenthredinifera*. Bei letzterer ist das Mal fast immer viel schmaler, deutlich weißlich oder bläulich hell umrandet, die Malfläche oft weißlich bläulich bis trüb-violett gefärbt.

Basalschwien im basalen Narbengruben-Bereich ähnlich wie bei *O. tenthredinifera* oft sehr prominent und schräg gestellt; der Rand mit deutlichen Staminodialpunkten. Gynostemium groß und kräftig, mit im Verhältnis zu anderen *Ophrys*-Arten langen Pollinien, apikale Spitze breit verrundet, ohne Konnektivfortsatz. Narbenhöhle innen fast schwarz, nur das obere Innenviertel hell, nach oben durch ein kaum erkennbares, nur schwach helleres Band begrenzt. Bei *O. tenthredinifera* findet sich hier fast immer ein gut heller begrenztes, meist purpurbraunes Transversalband. Anhängsel der Lippe groß und kräftig, meist stark nach oben zur Lippe gekrümmt und dieser fast aufliegend. Die Form ist meist breit verrundet, selten schwach einfach zugespitzt. Über dem Anhängsel auf der Lippe mit einem Haarbüschel, das aber aus deutlich kürzeren Haaren besteht als bei *O. tenthredinifera*. Die Haare erreichen kaum die halbe Länge des Anhängels, bei *O. tenthredinifera* sind mindestens so lang wie das Anhängsel. Insgesamt sind die Blütenmaße verglichen mit italienischen *O. tenthredinifera* mindest um ein Drittel größer. *O. normanii* verhält sich in den Dimensionen etwa so wie *O. apulica* gegenüber kleinblütigen *O. holoserica*.

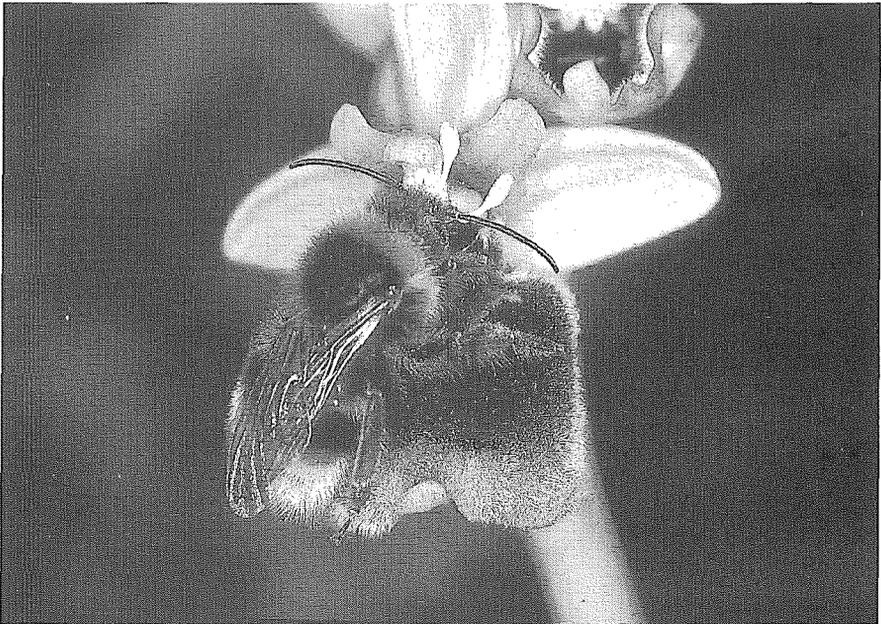


Abb. 8 b: Der Bestäuber von *Ophrys normanii* ist überraschender Weise die Schmarotzerhummel *Psithyrus vestalis*, der die großen Blüten wesentlich besser angepaßt sind (Abb. 8b, Foto: SW.Sardinien, nördl. Domusnovas nahe Grotta S.Giovanni 20.4.1992).

Auch 1993 und 1994 bot sich uns in demselben Gebiet ein vergleichbares Bild. Mitte April war die vermeintliche Hybride wesentlich häufiger als *O. chestermanii*. Am 10.4.93 blühten nahe der Grotta S.Giovanni am Nordhang 12 *O. normanii*, 8 weitere hatten dicke Knospen. Bis zum 13.4. fanden wir wieder an vielen Stellen blühende *O. normanii*, jedoch nur eine einzige blühende *O. chestermanii*.

Folgende Tatsachen lassen uns an der Natur eines Primärhybriden zweifeln.

- 1) Die Pflanzen sind in diesem Raum zu häufig und weit verbreitet.
- 2) Die vermeintliche Hybride beginnt deutlich früher zu blühen als *O. chestermanii*.
- 3) Viele der Blüten von *O. normanii* sind größer als die der mutmaßlichen Eltern (Abb. 8c). Eine *O. normanii* - Blüte maß von der Spitze des oberen Sepals bis zur Labellumspitze 39 mm !
- 4) Der Gesamteindruck der Blüte ist keineswegs intermediär zwischen *O. chestermanii* und *O. tenthredinifera*, sondern entspricht eher dem einer sehr großblütigen *O. tenthredinifera*.

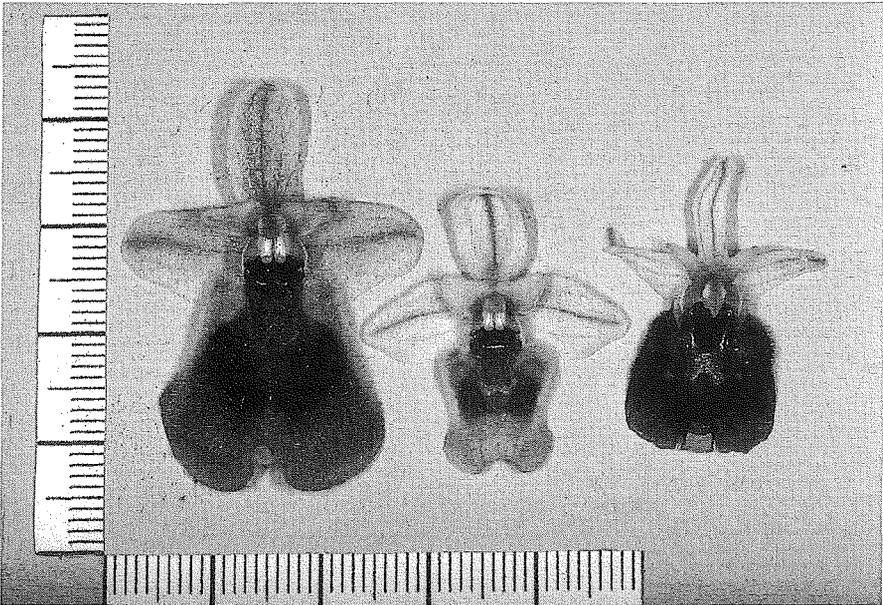


Abb. 8c: Ein Vergleich der Blüten von *O. normanii* (Abb. 8c, links) mit *O. tenthredinifera* (Abb. 8c, Mitte) und *O. chestermanii* (Abb. 8c, rechts) zeigt die enormen Lippendimensionen von *O. normanii* (Foto: alle Blüten SW.Sardinien, nördl. Domusnovas 13.4.1992).

Wenn auch die Punkte 2 - 4 jeweils für sich alleine nicht schlüssig gegen Hybridisierung sprechen, so stellen sie im Verband mit dem ersten Argument starke Stützen gegen die Hybridhypothese dar. Da die Blüten außerordentlich groß sind, hatten wir den Verdacht, daß die Pflanzen polyploid sein könnten, auch wenn dies bei *Ophrys* nur selten vorkommt (z.B. *O. elatior*, MRKVICKA 1992). Doch erste Analysen der Chromosomenzahlen zeigten, daß auch hier mit  $2n = \text{ca. } 36$  normale Verhältnisse vorliegen. Eine eindeutigere Klärung erhofften wir uns aus der Ermittlung der Bestäuber. Aus der verwandtschaftlichen Stellung von *O. chestermanii* und *O. normanii* sollte jeweils eine Langhornbiene der Gattung *Eucera* oder *Tetralonia* Bestäuber sein. Alle Arten dieser Artengruppe haben Arten dieser Gattungen als Bestäuber. So galt unsere Suche auch vornehmlich solchen Männchen. Doch zeigte sich sehr bald, daß keine der fliegenden *Eucera*-Arten sich für *O. chestermanii* oder *O. normanii* interessierte. Von den um diese Jahreszeit in Sardinien fliegenden Langhornbienen kam von der Körpergröße her sowieso bestenfalls *Eucera nigrescens* in Frage. Doch erschien sie uns von vorne herein als viel zu klein. Trotz vieler Bemühungen konnten wir zunächst keine Bestäuber finden. Daß die Bestäuber aber vorhanden sein mußten, ging daraus hervor, daß wir sowohl Blüten ohne Pollinien als auch sogar bestäubte Blüten gefunden hatten.

Aus der Kombination sehr dunkle Blütenfärbung, überdurchschnittliche Lippengröße und den meist sehr schattigen Wuchsorten entstand langsam die Idee, daß der Bestäuber kaum eine der uns bisher bekannten Bienen sein kann, da diese ja gerade solche Standorte eher meiden. Zu unseren Kandidaten entwickelten sich aufgrund der Überlegung, wer denn überhaupt in solchen Biotopen fliegen könnte, mehr und mehr Hummeln. Bei einigen Hummel-Arten patrouillieren die Männchen stets in der Nähe von Nestern auf der Suche nach schlüpfenden Jungköniginnen auch im schattigen Unterholz. Während normalerweise Hummelmännchen erst im Frühsommer und später auftauchen und daher bislang auch nie als Bestäuber in Erscheinung getreten sind (auch nicht bei der sogenannten „Hummelragwurz“-Verwandtschaft - diese werden ja von Langhornbienen der Gattungen *Eucera* oder *Tetralonia* bestäubt), sind die Hummelarten Sardinien zumindest auch winteraktiv und entwickeln bereits Anfang/Mitte April Geschlechtstiere (KRAUSSE 1910). In Frage kommen in Sardinien nur *Bombus terrestris* ssp. *sassaricus* TOURNIER 1860, ein rotbeiniger Vertreter der Erdhummeln, eventuell *Bombus ruderatus*, dann *Psithyrus maxillosus* und *Psithyrus vestalis* ssp. *sorgonis* STRAND 1917, eine parasitische Kuckuckshummel bei *B. terrestris* (RASMONT 1984). *Psithyrus vestalis* gehört zu den Arten, deren Männchen auf Weibchensuche am Boden entlang patrouillieren, während andere Arten dazu oft hoch in den Bäumen oder Büschen fliegen (CEDERBERG 1983, CEDERBERG et al. 1984; FISHER 1983, FISHER & GREENWOOD 1990). Als gute Kandidaten boten sich also Männchen von *Bombus terrestris* und/oder *Psithyrus vestalis* an.

In dem Schluchtwaldgebiet nördlich Domusnovas sahen wir immer wieder Männchen von *Psithyrus vestalis* fliegen, so daß sich unser Augenmerk vor allem auf

diese Art richtete. Die Überraschung und Freude war groß, als es schließlich tatsächlich gelang, eine Serie von Anflügen und ausgiebigen Pseudokopulationen zu provozieren, in dem wir Pflanzen in der Nähe von Patrouillenplätzen an blühende Weißdornbüschen stellten. Das erste Männchen von *Psithyrus vestalis* kam gleich 5 mal wieder, landete auf verschiedenen Blüten und ließ bei den heftigen Kopulationsversuchen stets ein lautes Thoraxbrummen hören. Auf diese Weise kamen in den folgenden 2 Stunden insgesamt 9 Männchen, die alle landeten und Begattungsversuche durchführten. 6 dieser Männchen trugen im übrigen bereits am Kopf Pollinien, oft sogar mehr als zwei! Auch am folgenden Tag gelangen noch weitere Beobachtungen.

Zu unserer großen Überraschung machten die Männchen keinen Unterschied zwischen *O. chestermanii* und *O. normanii* (Abb.7 b und 8b)! Sie landeten zuerst auf *chestermanii* und dann auf *normanii* oder umgekehrt. Damit hatten wir natürlich wieder große Zweifel, ob *O. normanii* eine eigenständige Sippe darstellt. 1994 hatten wir wieder viele Gelegenheiten, unsere Tests zu wiederholen. Es bot sich wieder dasselbe Bild. Diesmal flogen auch viele *Bombus terrestris*-Männchen, die aber beide *Ophrys*-Sippen vollständig ignorierten.

Dieser Bestäuberbefund läßt auch die Deutung von *O. normanii* als Hybride zu. Entsprechende Gegentests müssen nun allerdings noch folgendes zeigen:

- Geht *Psithyrus vestalis* auch auf *O. tenthredinifera* ?
- Wie verhält sich *Bombus ruderatus* gegenüber *O. chestermanii* und *O. normanii* ?
- Wie verhält sich der Bestäuber von *O. tenthredinifera* (vermutlich *Eucera nigrilabris*) gegenüber *O. normanii* und *O. chestermanii* ?

Leider hatten wir nur eine einzige Gelegenheit, *Psithyrus vestalis* gegenüber *O. tenthredinifera* zu testen: Das Männchen ignorierte erwartungsgemäß diese Art, landete dann aber sofort auf *O. chestermanii* und anschließend noch auf *O. normanii*. *Bombus terrestris*-Männchen verhielten sich gegenüber *O. tenthredinifera* ebenso.

Durch diese Beobachtungen ist zunächst erwiesen, daß *Ophrys chestermanii* und *O. normanii* beide von der Schmarotzer- oder Kuckuckshummel *Psithyrus vestalis* bestäubt werden. Damit ist auch gezeigt, daß *O. chestermanii* tatsächlich eine eigenständige Art darstellt. Sie ist die erste *Ophrys*-Art, die einen Vertreter der sozialen *Apidae* anlockt und damit den Namen „Hummelragwurz“ zu recht trägt. Vielleicht sollte diese jetzt besser Kuckucks-Hummelragwurz heißen. Die erste soziale Biene als Orchideenbestäuber im Zusammenhang mit Sexualtäuschung wurde kürzlich in Japan an der Orchidee *Cymbidium pumilum* mit Drohnen von *Apis cerana* ssp. *japonica* beobachtet (SASAKI et al. 1991).

Der systematische Status von *O. normanii* ist trotz Kenntnis des Bestäubers nicht klar. Daß es sich bei diesen Pflanzen um Primärhybriden handelt, bezweifeln wir auf Grund der schon geschilderten Fakten. Es ist zumindest sehr unwahrscheinlich, daß diese Pflanzen durch ständige Fehlbestäubungen immer wieder neu entstehen. Interpretiert man die Sippe als biologische Art, muß eine reproduktive Isolation dafür sorgen, daß der Genfluß nur innerhalb der Sippe fließt oder doch zu anderen Arten sehr stark eingeschränkt ist, da sonst die eigenständigen Merkmale und Anpassungen mehr und mehr verwischt werden. In der Gattung *Ophrys* sorgen dafür die spezifischen Bestäuber aufgrund der spezifischen Anpassungen der betreffenden Arten. Eine post- oder metagame Isolation ist daher in der Regel kaum ausgeprägt. Mindestens einen Fall haben wir aber bereits finden können, wo die Situation ähnlich ist. Es handelt sich um *Ophrys episcopalis* (= *O. holoserica* subsp. *maxima*) und *Ophrys heldreichii* von Kreta. Beide haben die große Langhornbiene *Tetralonia berlandi* als Bestäuber. Obwohl sie mehr oder weniger syntop und synchron blühend vorkommen, scheinen sie nicht zu bastardieren. Hier muß daher ein postgamer Isolationsmechanismus gefordert werden (PAULUS 1988, PAULUS & GACK 1986), was vielleicht auch für *O. chestermanii* und *O. normanii* zutrifft. Vielleicht haben wir in Sardinien einen vergleichbaren Fall vor uns ?

Neben dieser Hypothese gibt es allerdings noch ein Faktum, das den Genfluß zwischen *O. normanii* und *O. chestermanii* vermutlich nur in einer Richtung gehen läßt. Beide Sippen haben nämlich deutlich verschieden lange Pollinien. Die von *O. normanii* sind erheblich länger als die von *O. chestermanii*. Dies führt zu einer deutlichen Einschränkung der Pollenübertragung von *O. normanii* zu *O. chestermanii*, wie wir bei den dauernden Blütenwechseln von einzelnen *Psithyrus*-Männchen leicht sehen konnten. Die langen Pollinien von *O. normanii* passen kaum oder nicht in die Narbe von *O. chestermanii*, die kurzen von *O. chestermanii* allerdings passen in beide Narbengruben. Diese mechanische Barriere sollte dazu führen, daß Erbgut von *O. normanii* nur stark vermindert oder auch gar nicht in *O. chestermanii* zurückfließt, das von *O. chestermanii* allerdings in das von *O. normanii*. Rückkreuzungen sollten, wenn sie überhaupt auftreten, bevorzugt nur in einer Richtung stattfinden, nämlich von *O. chestermanii* zu *O. normanii*. Da außerdem *O. normanii* deutlich vor *O. chestermanii* zu blühen beginnt, sollten in der ersten Blühhälfte bevorzugt nur Bestäubungen innerhalb *O. normanii* vorkommen. In der zweiten Blühhälfte können dann Introgressionen durch *O. chestermanii* auftreten.

Wenn wir nun überlegen, was wir aus diesen Befunden heraus zum Status von *O. normanii* sagen können, dann haben wir den Eindruck einer Sippe, die gerade dabei ist, sich zu einer eigenständigen Art zu entwickeln. Die Hypothese lautet also, *O. normanii* ist eine Art in statu nascendi, die entweder als hybridogene Sippe aus einer Hybridisierung von *O. chestermanii* und *O. tenthredinifera* irgendwann einmal entstanden ist oder sich von *O. tenthredinifera* allein abgespalten hat.

### III. Zusammenfassung/Summary

#### Zusammenfassung

In den Jahren 1992-1994 haben wir die *Ophrys*flora Sardiniens, 1994 auch kurz die von Korsika bestäubungsbiologisch untersucht. Von fast allen *Ophrys*-Arten konnten wir für die Inseln neue Bestäuber feststellen. In einigen Fällen konnten aus diesen Befunden heraus wichtige systematische Konsequenzen gezogen werden, da sippenpezifische Bestäuber ein Hinweis auf deren Artstatus sind. Im einzelnen erhielten wir folgende Ergebnisse:

- 1) In Sardinien scheint aus der *lutea*-Gruppe nur *O. sicula* vorzukommen. Der Bestäuber ist auch hier *Andrena hesperia*.
- 2) Aus der *O. fusca*-Gruppe finden sich in Korsika und Sardinien drei Arten: *O. "nigroaenea-fusca"* (Bestäuber *Andrena nigroaenea*), *O. iricolor* (Bestäuber *Andrena morio*) und *O. funerea* (Bestäuber *Andrena flavipes*). Der Status der sardischen *O. iricolor* ist damit bestätigt. Es handelt sich nicht um eine für die Insel eigene Spezies. Als geographische Rasse wurde der alte Name von TERRACCIANO neu kombiniert: *O. iricolor* subsp. *maxima*. Zwischen *O. "nigroaenea-fusca"* und *O. iricolor* treten umfangreiche Hybridschwärme auf, die offenbar von beiden Bestäuberbienen besucht werden. *O. funerea* ist eine eigenständige Art, die ausschließlich in Korsika und Sardinien verbreitet ist. *O. zonata* DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN 1994 ein neues Synonym hierzu.
- 3) *Ophrys sphegodes* subsp. *praecox* hat dieselbe Biene als Bestäuber wie die sizilianische *O. panormitana*, nämlich *Andrena thoracica*. Dies bestätigt die bereits blütenmorphologisch auffällige Ähnlichkeit beider Sippen. Sie wurde daher zu einer Art zusammengezogen. Die korsio-sardische Sippe heißt dann: *O. panormitana* subsp. *praecox* comb. nov.
- 4) *Ophrys garganica* konnte erneut für Sardinien nachgewiesen werden. Ihr Bestäuber ist auch auf dieser Insel *Andrena carbonaria*.
- 5) Der Bestäuber der in Korsika und Sardinien weit verbreiteten *Ophrys morisii* ist die Pelzbiene *Anthophora sicheli*. Damit bestätigt sich, daß diese Art in die Verwandtschaft der *O. argolica*-Gruppe gehört
- 6) Mit *Ophrys panattensis* SCRUGLI, COGONI & PESSEI 1992 (pro hybr.) konnte ein neuer Endemit für Sardinien aus der Verwandtschaft um *O. lunulata* gefunden werden. Der Bestäuber ist die Mauerbiene *Osmia rufa*.
- 7) Die großblütige dunkle Hummelragwurz *Ophrys chestermanii* wird von der Schmarotzerhummel *Psithyrus vestalis* bestäubt. Dies bestätigt die klare Eigenständigkeit dieser markanten Art.
- 8) Im Süden von Sardinien konnte eine riesigblütige *O. tenthredinifera*-Sippe (*Ophrys normanii* WOOD 1983 pro hybr.) genauer studiert werden. Auch sie hat den Bestäuber *Psithyrus vestalis*.

## Summary

We studied the *Ophrys*-flora (Orchidaceae) of Sardinia in the years 1992-1994, that of Corsica in the year 1994 only. We were able to find most of the pollinators that had been unknown to date. Our results have obvious implications for the systematics of the genus *Ophrys* because a specific plant-pollinator relationship reliably proves the biospecies status of the investigated plant group. Specifically, we got the following results:

- 1) In Sardinia, *Ophrys sicula* seems to be the only member of the *O. lutea*-group. As in other regions in southern Europe, *Andrena hesperia* is the specific pollinator.
- 2) Three species of the *O. fusca*-s.str.group occur on Corsica and Sardinia: the early-blooming *O. "nigroaenea-fusca"* (pollinator: *Andrena nigroaenea*), the small-flowered *O. funerea* (pollinator: *Andrena flavipes* !) and *O. iricolor* (pollinator in Sardinia as well as in the eastern mediterranean: *Andrena morio*). The latter finding confirms the systematic status of the Sardinian populations as belonging to *O. iricolor*. However, the small differences in the flower morphology allow us to establish them as subspecies (geographic race). The name has been combined from the old name given by TERRACCIANO (1910): *O. iricolor* subsp. *maxima* (TERRACCIANO) PAULUS & GACK comb. nov.. Numerous hybrid populations between *O. iricolor* and *O. "nigroaenea-fusca"* appear in Sardinia which are pollinated by both species. *O. funerea* is confirmed as a good species endemic to Corsica and Sardinia and distinctly different from *O. "cinereophila-fusca"* in the eastern part of the mediterranean area. The new described *Ophrys zonata* DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN (1994) from Corsica and Sardinia is a new synonym to *O. funerea*.
- 3) *Ophrys sphegodes* subsp. *praecox* CORRIAS and *O. panormitana* on Sicily have the same bee species *Andrena thoracica* as a pollinator. In addition *O. sphegodes* subsp. *praecox* is sometimes visited by *Andrena nigroaenea* but does not very attractiv to this species. The Corso-Sardinian form is newly combined as *O. panormitana* subsp. *praecox* (CORRIAS) PAULUS & GACK comb. nov.. Elevation to the species level is not justified.
- 4) The occurrence of *O. garganica* in Sardinia was reconfirmed. The pollinator for the Sardinian plants is *Andrena carbonaria*, the same species as in Italy, Sicily and NE. Spain.
- 5) *Ophrys morisii* (MARTELLI) SOÓ is widely distributed in Corso-Sardinia. Its pollinator is *Anthophora sicheli*. This confirms the hypothesis that *O. morisii* belongs to the *O. argolica*-group.
- 6) A new member of the *O. lunulata-tarentina*-group was found in E. Sardinia. This *Ophrys panattensis* SCRUGLI, COGONI & PESSEI 1992 (pro hybr.) is pollinated by the common *Osmia rufa* (*Megachilidae*).

7) The large and dark-flowered *Ophrys chestermanii* is pollinated by the cuckoo bumblebee *Psithyrus vestalis*. This establishes the status of *O. chestermanii* as a separate species within the *O. holoserica*-complex.

8) The extremely large-flowered *Ophrys normanii* WOOD 1983 (pro hybr.) of the *O. tenthredinifera*-group was studied. The pollinator is the cuckoo bumblebee *Psithyrus vestalis*, as for *O. chestermanii*.

#### IV. Danksagungen

Für zahlreiche Gespräche und Tips haben wir den Herrn GÖLZ (Winterthur) und REINHARD (Zürich) zu danken. Fleißig mitgeholfen bei der Orchideen- und Bestäubersuche haben unsere Studenten, die in den 3 Jahren uns begleitet haben. Besonders Herr Dr. Manfred AYASSE (Zoologisches Institut Wien) war an den zahlreichen Experimenten beteiligt. Für die Eruiierung der alten Fundortangaben für *O. lunulata* haben wir Frau Marie Pia GRASSO (Cagliari) sehr zu danken. Für die Determination einiger Bienen haben wir den Herren Dr. W. GRÜNWARD (München), Dr. F. GUSENLEITNER (Linz) und Dr. M. SCHWARZ (Freindorf) zu danken.

#### V. Literatur

- ARDOIN, P. (1973): Contribution à l'étude des Tenebrionidae (Coleoptera) de Sardaigne. - Ann.Soc.Ent.Fr.(N.S.) 9 (2): 257-307.
- ARNOLD, J.E. (1981): Notas para una revision del genero *Ophrys* L.(Orchidaceae) en Catalonia. - Collectanea Botanica 12 (1): 5-61 (Barcelona).
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. (1984): Über *Ophrys exaltata* TEN. und *Ophrys crabronifera* MAURI - AHO Mitt.Bl.Arbeitskr.Heim. Orchid.Baden-Württ. 16(4): 633-663.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. (1986): Die Gattung *Ophrys* L. - eine taxonomische Übersicht. - AHO Mitt.Bl.Arbeitskr.Heim. Orchid.Baden-Württ. 18(3): 305-688.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. (1988): Die Orchideen Europas. Kosmos Naturführer. Franckh'sche Verlagshandl. Stuttgart, 191 S.
- BLATT, H. (1985): Vorläufige Ergebnisse einer Durchforschung der Orchideenflora von Korsika. - Ber.Arbeitskr.Heim.Orchideen (Hanau) 2(1): 4-88.
- BORG-KARLSON, A.K. (1990): Chemical and ethological studies of pollination in the genus *Ophrys* (Orchidaceae). - Phytochemistry 29 (5): 1359-1387.
- CEDERBERG, B. (1983): The role of trail pheromones in host selection by *Psithyrus rupestris* (Hym., Apidae). - Ann.Ent.Fenn. 49: 11-16.
- CEDERBERG, B. & SVENSSON, B.G. & BERGSTRÖM, G. & APPELGREN, M. & GROTH, I. (1984): Male marking pheromones in North European cuckoo bumble bees: *Psithyrus* (Hymenoptera, Apidae). - Nova Acta Reg.Soc.Sci.Upsal. 5: 161-166.
- CORRIAS, B. (1983): Le piante endemiche della Sardegna. 130 - 131. - Boll.Soc.sarda Sci.nat. 22: 325-333.
- DELFORGE, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. (1991): Contributions taxonomiques et nomenclaturales aux Orchidées d'Europe (Orchidaceae). - Les Naturalistes belges 72 (3): 99-101.
- DELFORGES, P. (1993): Remarques sur les Orchidées précoces de l'île de Malta. - Les Naturalistes belges 74 (3): 93-106.
- DELFORGES, P. (1994): Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient. - Delachaux et Niestlé, Lausanne, Paris, 480 S.
- DEL PRETE, C. (1984): The genus *Ophrys* L. (Orchidaceae) in Italy: check-list of the species, subspecies and hybrids. - Webbia 37: 247-255.

- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. (1994): Essai d'analyse systématique du genre *Ophrys*. - Les Naturalistes belges, 75, hors-série-spécial "Orchidées" nr.7, suppl.: 273-400.
- DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. (1988): Les *Ophrys* „*arachniformis*“ du bassin méditerranéen occidental. - Les Naturalistes belges **69** (2) (n° spécial „Orchidées“): 98-112.
- DEVILLERS-TERSCHUREN, J. & DEVILLERS, P. (1992): *Ophrys annae*, une espece sarde du groupe d'*Ophrys episcopalis*. - Les Naturalistes belges **73** (3) (n° spécial „Orchidées“ n° 5):109-112.
- ENGEL, R. (1988): *Ophrys* critique de Corse. - L'Orchidophile **19** (80): 30-36.
- ENGEL, R. & MARK, C. (1988): Contribution à la cartographie et à l'étude des orchidées de la Corse. - L'Orchidophile **20** (89): 205-213.
- FISHER, R.M. (1983): Behavioural interactions between a social parasite, *Psithyrus citrinus* (Hym., Apidae) and its bumble bee host. - Proc.Ent.Soc. Ontario **114**: 55-60.
- FISHER, R.M. & GREENWOOD, D.R. (1990): A chemical basis for host recognition in cuckoo bumble bees (p.157). in Veeresh, G.K. & Mallik, B. & Viraktamath, C.A. (eds.): Social insects and the environment. Oxford & IBH, New Delhi.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. (1980): Populationsstatistische Analysen bestätigen die Heterogenität von *Ophrys* „*arachniformis*“ (Orchidaceae). - Plant Syst.Evol. **136**: 7-39.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. (1982): Orchideen in Süditalien. - AHO Mitt.Bl.Arbeitskr.Heim. Orchid.Baden-Württ. **14**(1): 1-124.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. (1988): Beitrag zur Orchideenflora Sardinien (1. Teil) - AHO Mitt.Bl.Arbeitskr.Heim.Orchid. Baden-Württ. **20** (1): 103-150.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. (1990): Beitrag zur Orchideenflora Sardinien (2. Teil) - AHO Mitt.Bl.Arbeitskr.Heim.Orchid. Baden-Württ. **22**: 405-510.
- GIOTTA, C. & PICCITTO, M. (1991): Die wildwachsenden Orchideen der Ogliastra (mittleres Ost-sardinien). - AHO Mitt.Bl.Arbeitskr.Heim.Orchid.Baden-Württ. **23** (2): 247-306.
- GRASSO, M.P.M. (1988): Neue Fundorte von Orchideen auf Sardinien. - AHO Mitt.Bl.Arbeitskr. Heim.Orchid.Baden-Württ. **20** (1): 151-154.
- GRASSO, M.P.M. (1992): Découverte d'*Ophrys sphegodes* subsp. *praecox* Corrias dans la Sardaigne méridionale. - Les Naturalistes belges **73** (3) (n° spécial „Orchidées“ n 5): 143-144.
- KLINGER, P.U. (1974): Zur Orchideenflora von Ulussai-Ostsardinien. - Die Orchidee **25**: 218-222.
- KRAUSSE, A.H. (1910): Hummelleben auf Sardinien im Winter. - Ent.Rdsch. **27**: 23-24.
- KULLENBERG, B. (1961): *Studies in Ophrys pollination* - Zool.Bidr.Uppsala **34**: 1-340.
- KULLENBERG, B. (1973a): New observations on the pollination of *Ophrys*. - Zoon, suppl.1: 9-14 (Uppsala).
- KULLENBERG, B. (1973b): Field experiments with chemical sexual attractants on aculeate Hymenoptera males II.- Zoon (suppl.1): 31-42.
- KULLENBERG, B. & BERGSTRÖM, G. & BRINGER, B. & CARLBERG, B. & CEDERBERG, B. (1973): Observations on scent marking by *Bombus* Latr. and *Psithyrus* Lep. males (Hym., Apidae) and localization of site of production of the secretion. - Zoon, suppl. **1**: 24-30.
- KURZE, H. & KURZE, O. (1984): Orchideenkartierung in Sardinien. - AHO Mitt.Bl.Arbeitskr.Heim. Orchid. Baden-Württ. **16**(3): 453-498.
- LANDWEHR, J. (1983): Les Orchidées sauvages de Suisse et d'Europe II. - Editions Piantanida, Lausanne, 595 pp.
- LOWE, M.R. (1994): Orchideenaufzeichnungen aus Korsika. - Jour.Eur.Orch. (Mittlbl.AHO Baden-Württemberg) **26**(1): 37-42
- MACCHIATI, L. (1880): Orchidee del Sassarese che fioriscono dal Febbraio al Maggio. - Sassari, 8 S.
- MACCHIATI, L. (1881): Orchidee di Sardegna, colla descrizione d'una forma ibrida nuova. - Nuova giornale bot. ital. **13**: 307-317.
- MRKVICKA, A.Ch. (1992): Liste der Chromosomenzahlen europäischer Orchideen. - AHO Mittl.Bl. Arbeitskr. Heim.Orchid. Baden-Württ. **24** (1):125-140.
- NELSON, E. (1962): Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orchidaceen Europas und der Mittelmeerländer, insbesondere der Gattung *Ophrys*. - Selbstverlag Chernerx-Montreux.

- PAULUS, H.F. (1988): 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* - *omegafera* - Formenkreis. - AHO Mittl.BI.Arbeitskr.Heim.Orchid. Baden-Württ. **20** (4): 817-882.
- PAULUS, H.F. (in Vorb.): Revision der *Ophrys fusca* s.str.-Artengruppe.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1980): Beobachtungen und Untersuchungen zur Bestäubungsbiologie südspanischer *Ophrys*-Arten. - Die Orchidee (Sonderheft **1980**): 55-68.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1981): Neue Beobachtungen zur Bestäubung von *Ophrys* (Orchidaceae) in Südsanien, mit besonderer Berücksichtigung des Formenkreises *Ophrys fusca* agg. - Plant Syst. Evol. **137**: 241-258.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1983): Untersuchungen zur Bestäubung des *Ophrys fusca*-Formenkreises. Ein Beitrag zum Biospezies-Konzept der Gattung *Ophrys*. - Die Orchidee (Sonderheft **1983**): 65-72.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1986): Neue Befunde zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Orchideengattung *Ophrys* - Untersuchungen in Kreta, Süditalien und Israel. - in: Senghas, K. & Sundermann, H. (eds.): Probleme der Taxonomie, Verbreitung und Vermehrung europäischer und mediterraner Orchideen II. Die Orchidee (Hildesheim) (Sonderheft **1986**): 48-86.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1990a): Pollinators as prepollinating isolation factors: Evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae) - Israel Journal of Botany **39**: 43-79.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1990b): Zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität der Gattung *Ophrys* in Sizilien und Süditalien (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). - in: Senghas, K. & Sundermann, H. & Kolbe, W. (ed.): Probleme bei europäischen und mediterranen Orchideen. - Jahresber.Naturwiss.Ver.Wuppertal **43**: 119-141.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1990c): Untersuchungen zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Gattung *Ophrys* im östlichen Mittelmeerraum (Orchidaceae und Insecta, Hymenoptera, Apoidea). - in: Senghas, K. & Sundermann, H. & Kolbe, W. (ed.): Probleme bei europäischen und mediterranen Orchideen. - Jahresber.Naturwiss.Ver.Wuppertal **43**: 80-118.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1990d): Pollination of *Ophrys* (Orchidaceae) in Cyprus - Plant Syst.Evol. **169**: 177-207.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1994): Signalfälschung als Bestäubungsstrategie in der mediterranen Orchideengattung *Ophrys* - Probleme der Artbildung und der Artabgrenzung. - Proc.Int.Symp.European Orchids (Nijmegen 26.9.1992), Eurochis **92**: 45-71.
- PETERS, D.S. (1978): Systematik und Zoogeographie der westpaläarktischen Arten von *Osmia* Panzer 1806 s.str., *Monosmia* Tkalcu 1974 und *Orientosmia* n.subgen. (Insecta, Hymenoptera: Megachilidae). - Senckenberg.biol. **58** (5/6): 287-346.
- RASMONT, P. (1983): Catalogue commenté des bourdons de la région ouest-paléarctique (Hymenoptera, Apidae). - Notes Fauniques de Gembloux **7**: 1-71.
- REINHARD, H.R.(1987): Untersuchungen an *Ophrys holoserica* (Burm.fil.) W.Greuter subsp. *elatior* (Gumprecht) Gumprecht (Orchidaceae). - AHO Mittl.BI.Arbeitskr.Heim.Orchid.Baden-Württ **19**(4): 769-800.
- SASAKI, M. & ONO, M. & ASADA, S. & YOSHIDA, T. (1991): Oriental orchid (*Cymbidium pumilum*) attracts drones of the Japanese honeybee (*Apis cerana japonica*) as pollinators. - Experientia **47**: 1229-1231.
- SCHLECHTER, R.(1928): Monographie der Gattungen und Arten (mit Blütenanalysen) in Keller, G. & Schlechter, R.(eds.): Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes, Bd.I. Verl.Repertorium, Berlin-Dahlem.
- SCRUGLI, A. (1990): Orchidee spontanee della Sardegna. Ed. della Torre, Cagliari, 207 pp.
- SCRUGLI, A. & GRASSO, M.P. (1979): Contributo alla conoscenza delle Orchidaceae della Sardegna Centrale. - Atti.Soc.Tosc.Sci.Nat., Mem., Ser. B, **86**: 303-315.

- SCRUGLI, A. & COGONI, A. PESSEI, A. (1992): Eine neue interspezifische Hybride aus Sardinien: *Ophrys X panattensis* Srugli, Cogoni et Pessei, nothosp.nov. *Ophrys morisii* (Martelli) Soó X *Ophrys scolopax* Cav. - Die Orchidee **43** (5): 224-227.
- SCRUGLI, A. & GRASSO, M.P.M. (1984): Sul reperimento di *Ophrys scolopax* Cav. subsp. *apiformis* (Desf.) Maire et Weiller (Orchidaceae) in Sardegna. - Atti Soc.Tosc.Sci.Nat., Mem., Serie B, **91**: 59-62.
- SCRUGLI, A. & GRASSO, M.P.M. & COGONI, A. (1985): Segnalazioni floristiche italiane: 291.-295. - Informatore Bot.Ital. **17**: 108-110.
- SCRUGLI, A. & GRASSO, M.P. & COGONI, A. (1988): Le Orchidee spontanee del Sarcidano. - Webbia **42** (2): 179-199.
- TERRACCIANO, A. (1910): Nuovi habitat e nuove entità di Orchideae in Sardegna. - Bull.Soc.Bot.Ital. **1910**: 17-32 (Firenze).
- TESCHNER, W. (1987): *Ophrys tetraloniae* spec.nov. - eine spätblühende Verwandte der Hummelragwurz in Istrien. - Die Orchidee **38**: 220-224.
- VALLES, V. & VALLES-LOMBARD, A.M. (1988): Orchidées de Tunisie. - Librairie de la Renaissance, Toulouse, 106 S.
- VÖTH, W. (1984): Bestäubungsbiologische Beobachtungen an griechischen *Ophrys*-Arten - AHO Mitt.Bl.Arbeitskr.Heim. Orchid.Baden-Württ. **16**: 1-20.
- WARNCKE, K. & KULLENBERG, B. (1984): Übersicht von Beobachtungen über Besuche von *Andrena*- und *Colletes cunicularius*-Männchen auf *Ophrys*-Blüten (Orchidaceae). - Nova Acta Reg.Soc.Sci.Uppsaliensis, Ser. V:C, **3**: 41-55.
- WOOD, J.J. (1982): Eine neue Subspezies von *Ophrys holoserica* aus Sardinien und eine neue interspezifische Hybride von Parma, Italien. - Die Orchidee **33**: 66-69.
- WOOD, J.J. (1983): *Ophrys holoserica* (Burm.f.) Greuter subsp. *chestermanii* J.J.Wood and *O. X normanii* J.J.Wood. - Orchid.Rev. **91** (1082): 383-385.

Prof.Dr.Hannes F.Paulus, Institut für Zoologie, Evolutionsbiologie, Althanstr. 14, A-1090 Wien

Dr. Claudia Gack, Institut für Biologie I (Zoologie), Albertstr. 21a, D-79104 Freiburg i Br

# 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: 1995

Band/Volume: [48](#)

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

Artikel/Article: [Zur Pseudokopulation und Bestäubung in der Gattung Ophrys \(Orchidaceae\) Sardiniens und Korsikas 188-227](#)