Neues aus Kreta und Rhodos: Bestäubungsbiologie und molekular-genetische Trennung in der *Ophrys fusca* – Gruppe, mit Neubeschreibungen von *Ophrys phaidra* Paulus nov. sp., *O. pallidula* Paulus nov. sp. und *O. kedra* Paulus nov.sp. aus Kreta (Orchidaceae und Insecta, Apoidea)

News from Crete and Rhodes: Pollination biology and molecular-genetical separations in the *Ophrys fusca* group, with new descriptions of *Ophrys phaidra* Paulus nov.spec., *O. pallidula* Paulus nov.spec. and *O. kedra* Paulus nov.spec. from Crete (Orchidaceae and Insecta, Apoidea)

HANNES F. PAULUS & PHILIPP SCHLÜTER

Zusammenfassung

Die mediterrane Orchideengattung *Ophrys* betreibt Sexualtäuschung als Bestäubungsstrategie unter Verwendung visueller, taktiler und olfaktorischer Signale, um mit hoher Spezifität Bestäuber anzulocken. Die spezifische Anlockung von Bestäubermännchen basiert hauptsächlich auf der Mimikry der Sexuallockstoffbouquets des virginellen Bestäuberweibchens. Veränderungen im Mischungsverhältnis der Komponenten des Sexualpheromons könnten zur Anlockung neuer Bestäuber und in der Folge zur Artbildung bei *Ophrys* führen. In der Doktorarbeit von Philipp Schlüter wurde in meiner Arbeitsgruppe und der von Tod Stuessy (Department für Systematische Botanik und Evolutionsforschung, Universität Wien) die bestäubergetriebene Evolution in *Ophrys* mit molekularen Markern untersucht, wobei Fragen der reproduktiven Isolation, Artbildung und Verwandtschaftsbeziehungen behandelt werden.
Genetische Differenzierung innerhalb des ägäischen *O. omegaifera* s.l.-Komplexes wurde mit genetischen Fingerabdrücken (AFLP) untersucht. Mit der Ausnahme von *O. omegaifera* s.s. und der putativen Hybridart *O. sitiaca* bildeten alle Arten distinkte genetische Einheiten. Dies legt nahe, daß spezifische Bestäuber als effektive Isolationsfaktoren im *O. omegaifera* s.l.-Artkomplex fungieren, wenngleich die Situation im Falle von *O. omegaifera* und *O. sitiaca* sicherlich komplexer ist. Die morphologisch ähnlichen *O. iricolor* and *O. mesaritica* waren genetisch vermischt, obwohl sich geographisch nahe Populationen genetisch stark differenziert erschienen. Diese Differenzierung ist wahrscheinlich auf spezifische Bestäuber zurückzuführen, jedoch erscheint eine einzelne, einfache Artbildung für *O. mesaritica* und *O. iricolor* unwahrscheinlich. Genetische Differenzierung und Diversität in *O. leucadica*, die in der Ägäis weitverbreitet ist, sind höher als in der ebenso weitverbreiteten *O. cinereophila* und drei auf Rhodos beschränkten Arten. Dies deutet darauf hin, dass *O. leucadica* eine ältere Art sein könnte; möglicherweise eine Vorgänger-Species, aus der sich kleinräumig verbreitete Arten, etwa *O. fusca* s.l.-Endemiten auf Kreta, entwickelten. Kretische Endemiten mit unterschiedlichen Bestäubern waren genetisch separierbar, obwohl die Trennung nicht sehr stark war. Für den Großteil der sympatrischen Populationen auf Kreta gibt es keine Indizien für erhöhten Genfluß. Eine sympatrische Artentstehung durch Bestäuberwechsel ist im Fall von *O. thriptiensis* und *O. cressa* wahrscheinlich.
Das nukleäre Gen *LEAFY* (*LFY*) wurde als phylogenetisch informativer Marker für die Gattung *Ophrys* identifiziert. Phylogenetische Verwandtschaftsbeziehungen in der Sektion *Pseudophrys* wurden mit Sequenz- und AFLP-Daten untersucht. Diese Sektion beinhaltet die nahverwandten Artenkomplexe *O. fusca* s.l., *O. lutea* s.l. und *O. omegaifera* s.l.. Während Sequenzdaten konsistente Resultate mit unterschiedlichen Analysemethoden lieferten, waren die auf AFLP-Daten basierenden Resultate stark

von den verwendeten Analysemethoden abhängig. Verwandtschaftsbeziehungen, die von AFLP- und Sequenzdaten errechnet wurden, stimmten nur teilweise überein und bestätigten die zuvor genannten Artenkomplexe, wobei zwei Gruppen in *O. fusca* s.l. gefunden wurden. Sequenzanalysen plazierten *O. iricolor* und *O. mesaritica* innerhalb von *O. omegaifera* s.l.. Die Unterschiede zwischen den Datensätzen könnten mit der Verschiedenheit der verwendeten Markersysteme zusammenhängen. Beide Markersysteme werden wahrscheinlich von Prozessen rapider und auch retikulierter Evolution beeinflußt. Die Daten im Einzelnen werden oder sind bereits separat publiziert (Schlüter et al. 2007a-f).

Im Zuge der Freilanduntersuchungen wurden in Kreta drei unbeschriebene Arten aus dem *Ophrys fusca*-Komplex entdeckt:

1. *Ophrys pallidula* H.F.Paulus nov.spec. vom Thripti-Massiv in Ostkreta mit dem Bestäuber *Andrena combinata.*
2. *Ophrys phaidra* H.F.Paulus nov.spec. in Kreta weit verbreitet, Anfang/Mitte April zu blühen beginnend und bislang unter *Ophrys cressa* subsummiert; Bestäuber unbekannt.
3. *Ophrys kedra* H.F.Paulus nov.spec. aus Westkreta ist eine erst Anfang Mai zu blühen beginnende großblütige Art aus den Kedros-Bergen. Ihr Bestäuber ist *Andrena variabilis.*

Summary

The Mediterranean orchid genus *Ophrys* employs a system of sexual deception to attract pollinating insects with a high specificity by use of visual, tactile and olfactory cues. Specific attraction of pollinator males is mainly determined by mimicry of the pollinators' virgin females' sex pheromones. Changes in the mixing ratio of pheromone constituents may lead to the attraction of novel pollinators and speciation in *Ophrys*.
1. Philipp Schlüter from my working group and that of Tod Stuessy (Department of Systematic Botany and Evolutionary Research, Wien) aimed in his thesis to investigate pollinator-driven evolution in the closely related *O. fusca* s.l.-species complex using molecular markers, addressing questions of reproductive isolation, speciation and relationships.
AFLP genetic fingerprinting was used to assess genetic separateness in the Aegean *Ophrys omegaifera s.l.* complex, whose taxa were well-separated genetic entities, except for *O. omegaifera* s.s. and the putative hybrid taxon, *O. sitiaca*. Specific pollinators appear to have high enough fidelity to act as effective isolating factors in Aegean *O. omegaifera* s.l. as a whole, but the situation in *O. sitiaca* and *O. omegaifera* may be more complex. The morphologically similar *O. iricolor* and *O. mesaritica* were found to be genetically intermixed on the whole, but populations of these two taxa occurring in geographical proximity were strongly differentiated. This suggests that specific pollinators do locally differentiate these taxa, but a simple, single speciation event for *O. mesaritica* and *O. iricolor* seems unlikely. Genetic differentiation and diversity were investigated in *O. leucadica* and *O. cinereophila*, which are widespread in the Aegean, and three restricted taxa from Rhodes. All of these were found to be genetically separate entities and two groups of populations identified within *O. leucadica*, similar structure being absent from *O. cinereophila*. *O. leucadica* was found to harbour the greatest genetic differentiation and highest genetic diversity among sampled taxa. This may be indicative of *O. leucadica* being an older taxon than *O. cinereophila* or the more restricted taxa, and make *O. leucadica* a candidate progenitor species from which restricted *O. fusca* s.l. taxa may have evolved, including *O. fusca* s.l. endemics on Crete. These Cretan endemics with different pollinators were genetically distinct groups, although genetic separation was not great. There is no evidence for increased gene flow among the majority of sympatric populations. A potential sympatric speciation event, likely linked with a pollinator shift, was identified among the endemics from Crete, *O. cressa* and *O. thriptiensis*.
The nuclear single-copy gene *LEAFY* (*LFY*) was identified as a suitable phylogenetic marker within *Ophrys*. Phylogenetic relationships within section *Pseudophrys*, comprising the closely related species complexes of *O. fusca* s.l., *O. lutea* s.l. and *O. omegaifera* s.l., were inferred from *LFY* sequence and

AFLP fingerprint data. Sequence data provided consistent results with different analysis methods, whilst relationships inferred from AFLP data were sensitive to the analysis method used. Relationships inferred from these data sets were partly contradictory and partly congruent, however supporting the aforementioned species complexes, *O. fusca* s.l.-taxa being partitioned into two groups, and *O. iricolor* and *O. mesaritica* nested within *O. omegaifera* s.l. in analyses of sequence data. Differences among the data sets may be due to the different nature of molecular markers used, both likely being impacted by processes of rapid and possibly also reticulate evolution.

2. During field works in the last years I discovered in Crete three undescribed species from the *Ophrys fusca* aggr.:

- *Ophrys pallidula* H.F.Paulus nov.spec. from Thripti-Massiv in eastern Crete with its pollinator *Andrena combinata*.
- *Ophrys phaidra* H.F. Paulus nov.spec. in Crete widely distributed, starting beginning-middle of April with blooming and up to now subsumed with *Ophrys cressa;* pollinator unknown.
- *Ophrys kedra* H.F. Paulus nov.spec. from the Kedros mountains in western Crete is a large flowered *fusca*-type blooming from beginning of May on. The pollinator is *Andrena variabilis.*

3. From field investigations and pollinator studies *Ophrys mesaritica* is not only distributed in Crete but also in the Ionian Islands (Kephallonia, Corfou, Levkas) and in Kythera. The new discovered pollinator is *Andrena nigroaenea*. The similar plants from Malta belong to *Ophrys iricolor* ssp. *maxima* and not to *O. mesaritica*. From molecular data it seems that *O. mesaritica* evolved independently two times from *O. iricolor:* Once in Krete and Kythera, secondly in the Ionian Islands. An alternative hypothesis is that there is more introgression from *O. iricolor* to *O. mesaritica* in the Ionian area.

4. *Ophrys iricolor* ssp. *maxima* (= *O. eleonorae*) is an independently evolved sip from a hybridization between *O. lupercalis* and *O. iricolor*. It is distributed in southern Corse, Sardinia, Malta, Tunesia and eastern Algeria. The pollinators are *Andrena morio* (Sardinia) and *Andrena nigroaenea* (Sardinia, Malta, Tunesia).

Einleitung

Seit den ersten systematischen bestäubungsbiologischen Untersuchungen in der *Ophrys fusca*-Gruppe in Südspanien (Paulus 1978, Paulus & Gack 1980, 1981) hat diese vergleichende Betrachtung verbunden mit vielen experimentellen Freilandtests zu einer Entdeckung einer Fülle von neuen *Ophrys*-Arten geführt. Die Basis für diese Aussagen war zunächst einmal durch die Entdeckung des Phänomens der Sexualtäuschung als Bestäubungsprinzip in der Gattung *Ophrys* von Pouyanne (1917) gelegt worden. Ihm zu Ehren wurde diese spezielle Form einer Signalfäschung als Pouyanne'sche Mimikry benannt (Pasteur 1982). Vor allem Kullenberg (1952, 1956, 1961) hat sich später genauer mit dem Phänomen beschäftigt und die wesentlichen Signale, die zu einer spezifischen Männchen-Anlockung notwendig sind, postuliert. Unsere eigenen weiteren Untersuchungen führten zu der Feststellung, dass die überwiegende Mehrzahl aller *Ophrys*-Arten nur einen einzigen oder wenige nächstverwandte Bestäuber besitzen, der bzw. die den Pollen in den Pollinarien auf Grund der hochspezifischen Täuschung nur

innerhalb der betreffenden Sippen transferieren. PAULUS & GACK (1983b, 1990a) formulierten daher erstmals für die Gattung *Ophrys* das Biospezies-Konzept, in dem die Bestäuber als prägame oder vor einer Bestäubung wirksame Isolationsmechanismen fungieren und dadurch den Genfluss nur innerhalb dieser Sippen bewerkstelligen. Dahinter stecken hochspezifische und komplexe Anlocksignale, unter denen Duftstoffbouquets die wichtigsten sind. Unsere genauen chemischen Analysen zeigten dann auch, dass die *Ophrys*-Arten exakt das komplexe Sexualpheromon der Bestäuberweibchen kopieren (AYASSE et al. 1996, 1997, 2000, 2003; SCHIESTL et al. 1996, 1997, 1999, 2000). Da einige nicht näher verwandte *Ophrys*-Spezies in der Vikarianz dieselbe Bestäuberart erschlossen haben, durfte daraus geschlossen werden, dass diese dann konvergent dieselben Duftbouquets entwickelt haben. Tatsächlich hat ein Vergleich einer Reihe von *Ophrys*-Arten, die *Andrena flavipes* (*Ophrys bilunulata, leucadica, funerea, israelitica*) oder *Andrena nigroaenea (Ophrys sphegodes, grammica* aus Kreta, *lupercalis, sitiaca, mesaritica)* als Bestäuber besitzen, gezeigt, dass sie mit denselben Duftstoffen operieren (STÖKL et al. 2005).
Konvergente oder parallele Entwicklung optischer Blütensignale hatten wir bereits für *Ophrys atlantica – O. bertolonii* und *O. ferrum-equinum* auf Grund des identischen Bestäubers *Chalicodoma parietina* oder *Ophrys kotschyii – Ophrys cretica* aufgezeigt (PAULUS & GACK 1986).
Bereits GODFERY (1925, 1927) hatte in der damals noch als eine einzige Art betrachteten *Ophrys fusca* verschiedene Bestäuber gesehen, ohne daraus den Schluss zu ziehen, dass es sich um mehrere verschiedene *Ophrys*-Arten handeln könnte. Unsere frühen Befunde in Südspanien mit verschiedenen Sippen der *O. fusca* s.l.-Gruppe legten aber auf Grund der spezifischen Wahlen durch *Andrena flavipes, Colletes cunicularius, Chalicodoma parietina* und *Anthophora atroalba* nahe, dass es sich um vier verschiedene Arten handeln muss, nämlich *Ophrys bilunulata, O. colletes-fusca, O. atlantica* und *O. dyris,* wenn man die heutige Nomenklatur verwendet (PAULUS & GACK 1981). Später kamen weitere Bestäuberbefunde in Südfrankreich, Italien, Sizilien, Kreta und Rhodos hinzu, wodurch weitere Sippen begründet werden konnten, darunter vor allem die weit verbreitete *Ophrys nigroaenea-fusca*, die heute als *Ophrys lupercalis*[i] bezeichnet wird (PAULUS & GACK 1990 b,c). Eine erste Zusammenfassung vieler unserer früheren Befunde findet sich in PAULUS & GACK (1990c, 1994) und PAULUS (1998, 2001a,b).
Wie schon gesagt war eine der Konsequenzen der Anwendung des biologischen Artkonzeptes die Entdeckung einer Fülle von noch unbeschriebenen Arten, die die so scheinbar einfache und überschaubare „Welt“ der Gattung *Ophrys* in eine für viele nicht mehr nachvollziehbare Ansammlung z.T. außerordentlich ähnlicher, aber als artverschieden postulierter Taxa durcheinander brachte. Immerhin ist die Zahl der Arten von ca. 30 bei SUNDERMANN (1980) auf über 240

(Zusammenfassung in DELFORGE 2005) angewachsen. Viele der Orchideenfreunde konnten und wollten dem nicht mehr folgen, da dies eine wesentlich intensivere Auseinandersetzung mit diesen Pflanzen forderte, als sie bereit waren zu investieren. So entstand schnell der Wunsch, diese Fülle durch Reduzierung der Zahl dieser Arten überschaubarer zu machen. Der derzeitige, allerdings völlig unbiologische Weg besteht darin, alle ähnlichen Taxa unter einem Artnamen zusammenzufassen und alle darin vermuteten ähnlichen Taxa als Subspezies unterzuordnen. Das hat nun mit biologischer Systematik nicht das Geringste zu tun und führt im Übrigen nur scheinbar zu einer Verringerung der Namen. Die Zahl der tatsächlichen Sippen ist ja dadurch nicht geringer geworden. So ist diese Vorgehensweise nicht nur rein anthropomorph und künstlich, sondern hat in keinster Weise den gewünschten Effekt. In der Fachwelt führt dies allerdings zu einer weiteren Geringschätzung dessen, was von einigen wenigen in der Amateurwelt so unwissenschaftlich produziert wird. Dabei geht es wie überall in der Wissenschaft darum, „Wahrheiten" der Natur aufzudecken und nachvollziehbar zu beschreiben. Es geht also nicht etwa darum, irgendeine „anthropomorphe Ordnung" in die Natur zu projizieren. Die Vielfalt unserer Orchideen gehört dazu und Systematisierungen sind ein wissenschaftlicher Teilbereich. Wer Systematik lediglich als Mittel betrachtet, eine Vielfalt zu benennen, ohne dabei die wesentlichen Kriterien der Biologie zu beachten, wird notgedrungen nur artifizielle Systeme produzieren, die lediglich den persönlichen Ansprüchen genügen mögen, nicht aber dem Stand einer modernen Biologie entsprechen. Häufig genug sind sie nur Ausdruck einer reinen Selbstdarstellung. Zurzeit beobachten wir eine sehr bedenkliche Tendenz, in die Gefilde einer längst überwunden geglaubten Linnéschen Typologie zurückzukehren, als ob es keine 180 Jahre Evolutionsbiologie gegeben hätte[ii].

Eine Form der Systematisierung besteht in der Taxonomie mit ihren Kategorien, die keineswegs beliebig angewendet werden dürfen. Eine der fundamentalen Grundeinheiten der Natur sind Arten oder Spezies, die sehr vielgestaltige Einheiten darstellen. So gibt es zahlreiche Versuche, sie in Definitionen zu pressen, je nachdem, welchem Aspekt man besonderes Gewicht beimessen möchte. Dennoch bleibt allen diesen Definitionen gemeinsam, dass man von genetischen Einheiten ausgeht, die dies sind, weil nur sie untereinander Fortpflanzung betreiben. Bei einigen Pflanzen kann bis zu einem gewissen Grad Introgression auftreten, ohne dass deswegen der Gesamtcharakter verloren geht. Das Entstehen und das Aufrechterhalten solcher Fortpflanzungsgemeinschaften haben natürlich biologische Gründe. Arten besitzen an ihre Umwelt spezifische Anpassungen. Sie haben, wie man sagt, eine eigene ökologische Nische gebildet. Um diese aufrecht zu erhalten, ist es besser, sich nur mit Mitgliedern der eigenen Art zu kreuzen. Dies führte in der Evolution dazu, Mechanismen und Signale zu entwickeln, Artgenossen von Nicht-Artgenossen unterscheiden zu können. Diese Signale sind

dafür zuständig, sich von anderen Arten zu trennen und dadurch genetisch zu isolieren. Wir bezeichnen sie daher als Isolationsmechanismen. Blühzeiten, verschiedene Standortansprüche, Blütenformen und Blütenfarben, Blütengröße, Haarstrich und vor allem eine Fülle von Duftstoffmolekülen bilden einen Komplex von Charakteristika, die alle von Genen gesteuert werden. Sie alle zusammen bilden einen Komplex, der die artspezifischen Charakteristika einer Art ausmacht. Vieles davon ist auf der genetischen Ebene noch nicht gut verstanden. Doch die molekular-genetischen Forschungen sind gerade dabei, diese Dinge aufzudecken und mehr und mehr zu verstehen.
Daraus geht hervor, dass Arten nicht Konstrukte des menschlichen Geistes, sondern reale, in der Stammesgeschichte durch Anpassungsprozesse entstandene Einheiten der Natur sind. Um Arten zu erfassen oder gar zu verstehen, reicht es daher nicht, sich auf einige wenige dieser Charakteristika zu berufen (etwa reine Form-Ähnlichkeiten), sondern man muss bestrebt sein, möglichst viele von ihnen zu beachten. Systematisierung allein an Hand der Formen nennt man Typologie. Dies führt zur Zeit bei einigen Autoren zu grotesk unbiologischen Systemen, da diese Autoren all die anderen biologischen Charakteristika nicht beachten oder ignorieren (Kretzschmar et al. 2002, besonders krass und fast schon absurd typologisch: Pedersen & Faurholdt 2002[iii], neuerdings mischen auch Kreutz (2004) oder Baumann et al. (2006) hier kräftig mit). Diese anthropozentrische Sichtweise hat mit biologischer Systematik nichts zu tun. Ein weiterer Motor dieser Form von Systematik wird durch die Nomenklaturregel des Umkombinierens lizenziert, die schon immer einen Wettlauf um die schnellste Neukombination ausgelöst hat.

Artkriterien

Arten sind, wie in jedem Lehrbuch der Biologie nachlesbar, morphologische, genetische und ökologische Einheiten. Sie können danach auch definiert werden, je nachdem, worauf das Schwergewicht gelegt werden soll. In jedem Fall steht dahinter, dass sie im Fall von sich bisexuell vermehrenden Einheiten eine *Fortpflanzungsgemeinschaft* bilden. In der Praxis wendet man den so genannten Morphospezies-Begriff an, da dieser zunächst lediglich Gruppen von Individuen umfasst, die auf Grund einer Reihe charakteristischer morphologischer Merkmale eine fassbare und gegenüber nächst ähnlichen Gruppen abgrenzbare Einheit beschreibt. Diese können durch qualitative und quantitative Merkmale umschrieben und gegenüber anderen Gruppierungen abgegrenzt werden. In der Vergangenheit haben vor allem Gölz & Reinhard in zahlreichen Arbeiten über morphometrische Methoden gezeigt, dass man solche Einheiten quantitativ sehr gut charakterisieren kann. Solche morphologischen Einheiten sind aber nur dann Arten, wenn sie gleichzeitig auch den Kriterien eines biologischen Artbegriffes entsprechen. Wir benötigen daher Kriterien und/oder Hinweise, die aufzeigen, dass die vermutete

morphologische Einheit tatsächlich auch eine Art darstellt. So sind z. B. Arten ebenso ökologische Einheiten und sind stammesgeschichtlich irgendwann nur ein einziges Mal entstanden, sind also monophyletisch. Man spricht dann außer von biologischen auch von evolutionären Arten. Sie besiedeln daher nur Standorte, die ihren Ansprüchen genügen und ihre heutigen Areale sind darüber hinaus historisch entstanden (etwa durch das Wirken der Eiszeiten oder durch anthropogene Veränderungen unserer Landschaften). Diese Geschichte der Besiedlungen wird durch Methoden der Biogeographie zu rekonstruieren versucht.

Da Arten Fortpflanzungsgemeinschaften sind, sollten vor allem Merkmale dieses Fortpflanzungsgeschehens brauchbare Artcharakteristika liefern können. Bei Orchideen, so auch in der Gattung *Ophrys*, sind dies naturgemäß Blütenmerkmale, die als Signale an ihre Bestäuber entstanden sind, eine Idee, die erstmals von SPRENGEL (1793) geäußert worden war. In zahlreichen Untersuchungen ist dies sehr gut bestätigt worden (z.B. GRANT 1949, PAULUS 1978, 1988a, 2005, 2006; NEAL et al. 1998).

Wie gut Arten in der Natur getrennt sind, lässt sich unter Umständen an der Häufigkeit von Hybridbildungen ablesen. Diese führen dann zu Introgressionen artfremden Genmaterials in die betreffenden Populationen. Dies muss keineswegs zu Bildungen neuer Arten führen, da Hybriden in der Regel an die ökologischen Faktoren der Umwelt ihrer Ausgangsarten schlechter angepasst sind und daher Selektionsnachteile besitzen. Dies führt meist zum schnellen Verschwinden dieser Hybriden, ungeachtet dessen, dass die Hybridindividuen ähnlich wie ihre Eltern sehr langlebig sein können. Sie gaukeln uns dann eine nicht existierende Häufigkeit vor und führt u.U. zu dem Schluss, dass Hybridbildungen häufig wären. Wie COZZOLINO et al. (2004) kürzlich gezeigt haben, sind bei *Orchis* s.l.-Hybriden in der Regel sogar steril. Auch in der Gattung *Ophrys* haben Hybriden eine deutlich verminderte Fertilität (DETTO 1905).

Da man in der Natur Pseudokopulationen mit *Ophrys*-Pflanzen nur selten sehen kann, wissen wir nicht wirklich, wie häufig es trotz der hohen Spezialisierungen zu Fehlbestäubungen kommt. Bei unseren Freilandbeobachtungen, verbunden mit einer Serie von Biotests gegenüber verschiedenen Bestäubern, kommt es sehr wohl gelegentlich vor, dass auch „falsche“ Bienenmännchen angelockt werden und diese sogar Kopulationsversuche machen. Dabei kommt es zwar nur selten auch zu Pollinarienentnahmen, doch passiert es gelegentlich eben doch. Wir wissen noch weniger, ob dann sogar eine Pollenübertragung auf weitere *Ophrys*-Individuen stattfindet. Doch sollte die Wahrscheinlichkeit noch geringer sein. Da *Ophrys*-Arten in ihrer Bestäubungsstrategie „Lotteriespieler“ sind (PAULUS 2004), führt aber eine noch so unwahrscheinliche Fehlbestäubung eben doch zur Bildung von Samen. Wenn es nun sogar zu Rückkreuzungen kommt, wird auf diesem Weg genetisches Material der einen Art in die Population der anderen Art transferiert. Man kann heute mit Hilfe molekular-genetischer Methoden feststellen, ob solche

Introgressionen auftreten und wie häufig diese sind. Wenn Hybridisierungen und damit Introgressionen häufig sind, kann dies notgedrungen zur Verwischung von Artgrenzen führen. Damit können diese molekular-genetischen Methoden uns helfen, den Artstatus einer Sippe zu überprüfen, da damit gezeigt werden kann, wie gut die Fortpflanzungsbarrieren in der Natur funktionieren. Wir kennen Beispiele sehr durchlässiger Schranken vor allem in der Gattung *Dactylorhiza* (z.B. HEDRÉN et al. 2001, HEDRÉN 2002, DEVOS et al. 2003).

Untersuchungen in der Gattung *Ophrys* liegen bislang nicht vor. Ziel unserer Untersuchungen war es daher, in einer Gruppe sehr ähnlicher, zusammen vorkommender Arten zu überprüfen, ob die über Blütenmorphologie, Phänologie und Bestäuberbefunden postulierten Arten tatsächlich genetische Einheiten mit keiner oder vernachlässigbarer Introgression darstellen. Ich wählte dazu den *Ophrys fusca*-Artenkomplex in der Ägäis aus, mit Schwerpunkten auf Kreta und Rhodos.
Von diesen Inseln sind bislang eine Reihe Arten beschrieben worden, die untereinander oft sehr ähnlich und viele endemisch für diese Inseln sind. Folgende Arten sind bekannt:

Kreta

Jan	Febr	März	April	Mai	Ophrys	Bestäuber	Lippen-länge**
———	———	———			sitiaca	nigroaenea	13,3 ± 1,0
	———	———			mesaritica	nigroaenea	15,6 ± 1,4
		———	———		creticola*	? (bimaculata)	15,0 ± 1,3
		———	———		thriptiensis*	bicolor (?)	12,4 ± 0,8
		———	———		cinereophila	cinereophila	10,9 ± 0,6
			———		iricolor	morio	18,4 ± 1,5
			———		creberrima*	creberrima	13,7 ± 1,3
			———	———	cressa*	merula	10,3 ± 0,6
			———		pallidula*	combinata	11,6 ± 0,3
			———	———	phaidra*	?	13,2 ± 0,9
				———	kedra*	variabilis	16,8 ± 0,7

* endemisch in Kreta; ** Labellumlänge: von der Narbe bis zur Lippenspitze

Tabelle 1: Kreta-fuscas

Jan	Febr	März	April	Mai	Ophrys	Bestäuber	Lippen-länge
———	———	———	———	———	sitiaca	nigroaenea	13,3 ± 1,0
	———	———	———		leucadica	flavipes	13,3 ± 1,3
	———	———			cinereophila	cinereophila	10,9 ± 0,6
		———	———		eptapigiensis*	?	11,7 ± 1,3
		———			lindia	truncatilabris	11,1 ± 1,0
		———	———		iricolor	morio	17,4 ± 1,5
		———			persephonae	?	12,7 ± 0,7
		———			parvula*	tomora	8,5 ± 0,8
		———			blitopertha	Blitopertha	11,6 ± 0,8
		———			attaviria	labialis	13,3 ± 0,6

* endemisch in Rhodos (soweit bekannt)

Tabelle 2: Rhodos-fuscas

Verzeichnis der Bestäuber aus der Ophrys fusca-Gruppe

Kreta

fusca-Gruppe

iricolor Desfontaines 1807	Andrena (Melandrena) morio
mesaritica Paulus & Alibertis 1990	Andrena (Melandrena) nigroaenea
cinereophila Paulus & Gack 1998	Andrena (Chlorandrena) cinereophila
*creticola Paulus & Gack 1998	Andrena (Plastandrena) (bimaculata)?
*creberrima Paulus 1998	Andrena (Zonandrena) creberrima
*cressa Paulus 1998	Andrena (Euandrena) bicolor
*thriptiensis Paulus 1998	? (A. merula?)
*pallidula nov.sp.	Andrena (Simandrena) combinata
*kedra nov.sp.	Andrena (Holandrena) variabilis
*phaidra nov.sp.	?
sitiaca Paulus & Alibertis 1988	Andrena (Melandrena) nigroaenea

lutea-Gruppe

phryganae Devillers-Terschuren & Devillers 1991	Andrena (Chrysandrena) panurgimorpha
sicula Tineo 1846	Andrena (Chrysandrena) hesperia

omegaifera-Gruppe

omegaifera FLEISCHMANN 1925	Anthophora (Pyganthophora) dalmatica (= A. atroalba ssp. agamoides)
basilissa ALIBERTIS & REINHARD 1990	Anthophora (Anthophora) subterranea (= nigrocincta)
fleischmannii HAYEK	Anthophora (Pyganthophora) sichelii

Rhodos

cinereophila PAULUS & GACK 1998	cinereophila	Chlorandrena
leucadica RENZ 1928	flavipes	Zonandrena
sitiaca PAULUS & ALIBERTIS 1988	nigroaenea	Melandrena
iricolor DESFONTAINES 1807	morio	Melandrena
blitopertha PAULUS & Gack 1998	Blitopertha lineolata	Coleoptera
persephonae PAULUS 2001	?	
lindia PAULUS 2001	truncatilabris	Truncandrena
attaviria RÜCKBRODT & WENKER 1990	labialis	Holandrena
*eptapigiensis PAULUS 2001	?	
*parvula PAULUS 2001	tomora	Fumandrena
sicula TINEO 1846	hesperia	Chrysandrena
phryganae DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1991	(humilis) orientata	Chrysandrena
omegaifera (früh)	nigriceps	Anthophora (Pyganthophora)
omegaifera (spät)	dalmatica (=atroalba agamoides)	Anthophora (Pyganthophora)
basilissa**	subterranea	Anthophora

* nach derzeitigem Stand des Wissens endemisch für Kreta bzw. Rhodos !
** nach Untersuchungen im Februar 2007 (PAULUS & HIRTH in Vorb.)

Daraus ergeben sich eine Reihe interessanter Fragen:

1. Sind alle Taxa als biologische Arten berechtigt?
2. Dies ist dann gegeben, wenn es Genfluss nur oder ganz überwiegend innerhalb der genannten Taxa gibt?
3. Wie sind diese Arten entstanden? Dabei sollten Daten erarbeitet werden, die entweder eine allopatrische, also in der geografischen Trennung, oder eine sympatrische Entstehung wahrscheinlich machen.
4. Woher stammen die endemischen Taxa?

Methodik

1. Freilanduntersuchungen

Alle genannten Taxa wurden nach blütenmorphologischen Kriterien, nach Standortunterschieden oder nach Blühzeitunterschieden erkannt und früher schon als eigenständige Arten beschrieben. Bei den meisten der Arten liegen auch gut abgesicherte Bestäubertests vor. Bei den in den Tabellen 1 und 2 mit ? versehenen Arten sind die Bestäuberbefunde nicht genügend abgesichert. Gänzlich unbekannt sind sie bei *O. eptapigiensis, phaidra* und *persephonae*. Während *O. phaidra* und *persephonae* blütenmorphologisch gut abgetrennt sind, sind die Befunde für *O. eptapigiensis* nicht erneut überprüfbar gewesen, da wir keine Pflanzen mehr finden konnten.

2. Molekulare Untersuchungen

Bislang liegen nur wenige umfangreichere Untersuchungen anhand molekularer Marker vor. Allen ist gemeinsam, dass sie mit den bisher üblichen Markern (z.B. ITS-Sequenzen: Aceto et al. (1999), Bateman 2001, Bateman et al. 2003, Bernardos et al. 2003, 2005, Soliva et al. 2001, Soliva & Widmer 2003) durchgeführt worden sind, die alle innerhalb der Gattung *Ophrys* keine oder eine nur sehr schwache Auflösung erbracht haben.

Pflanzenmaterial, DNA-Extraktion und AFLP Fingerprinting

Blattmaterial wurde stets vor Ort frisch gesammelt und in kleinen mit Silikagel halb gefüllten, verschließbaren Plastiktütchen aufbewahrt. In jedes Tütchen kam Material von nur einem Pflanzenindividuum. Dieses wird dann mit einem Permanentschreiber beschriftet (Funddaten, Bestimmung). Zur Sicherheit wurde jede Pflanze fotografiert, um Zuordnungen auch später kontrollieren zu können. Außerdem wurde aus jeder Population Herbarmaterial entnommen und in den Herbarien Wien (WU) und im Herbarium des Balkan Botanic Garden in Kroussia, Griechenland deponiert. Wir bemühten uns, aus jeder Population mindestens 5–10 Individuen zu besammeln, um nach einer DNA-Analyse die genetische Varianz innerhalb und zwischen den Populationen vergleichen zu können. Diese ist ein Maßstab für die mögliche genetische Distanz zwischen den Arten, die natürlich signifikant größer sein muss. Die genauere Methodik der DNA-Extraktion kann in Vos et al. (1995) und vor allem in Schlüter et al. (2005) nachgelesen werden.

AFLP = **a**mplified **f**ragment-**l**ength **p**olymorphism; = genetischer Fingerabdruck (fingerprinting). Hier werden DNA-Stränge durch Restriktionsenzyme in

Fragmente zerlegt und diese anschließend vervielfältigt (=amplifiziert). Diese Enzyme zerschneiden die DNA an „Erkennungssequenzen“ (das sind 4, 6 oder 8 Basenpaare). Hier sind *kurze* Stücke = *Msel, lange* = *EcoRI.* Angewendet wurden 6 primer Kombinationen (*Eco*RI+3/*Mse*I+4) mit 2 Datengruppen (vor 2005 und 2005 Proben). Insgesamt wurden bislang 948 loci x 397 Individuen (vor 2005) und 188 Individuen (2005) ausgewertet.
Bei einem Teil der Proben wurden auch Blüten bildende Gene sequenziert (sogenannte „Low-copy“ Sequenzen: *LFY (*= „leafy“ = Gen für Blütenbildung, Blühzeitpunkt etc.) (MONTIERI & al. 2004) und mit in die Analysen einbezogen.
Die gewonnenen AFLP- und andere Daten wurden mit Hilfe komplexer statistischer Analysen (Principal coordinate analyses = PCoA, basierend auf dem Jaccard’s Index oder „average Jaccard’s coefficient“) ausgewertet. Sogenannte „neighbour joining dendrograms“ (NJ) wurden vor allem mit dem Programm PAUP*4.0b10 (SWOFFORD 2002) und “Bayesian clustering“ der analysierten Individuen mit dem Programm BAPS 3.2 (CORANDER et al. 2003) berechnet.
Zu den genaueren Verfahren der DNA-Auswertungen lese man bei SCHLÜTER et al. (2005, 2007) nach.

Das Material selbst wurde überwiegend von mir selbst und PHILIPP SCHLÜTER gesammelt und von mir bestimmt. Es stammt aus vielen Teilen Kretas, Rhodos, Karpathos, Chios, Samos, Kos, Kephallonia, Levkas, Kythera, südl. Flugplatz Athen. Einzelne Stichproben lagen uns aus Südspanien (Raum Malaga), Sardinien, Mallorca und Malta vor. In allen Fällen hatten wir Sammelgenehmigungen.

Ergebnisse

Es ist hier nicht der Ort, auf die zahlreichen Details unserer Ergebnisse einzugehen. Ich greife daher nur auf Dinge zurück, die für systematische und phylogenetische Belange von Interesse sind.
Zunächst war eine wichtige Grundfrage, ob die angewendeten Methoden überhaupt greifen. Dazu muss man sich vergegenwärtigen, dass alle bisherigen Analysen in der Gattung *Ophrys* keine brauchbaren Ergebnisse gebracht haben, da die Auflösung der genetischen Marker so gering waren, dass bestenfalls große Gruppen innerhalb der Gattung unterscheidbar waren. Die Stammbäume von SOLIVA et al. (2001) oder BATEMAN et al. (2003) machen dies besonders deutlich. So gut die Marker für die Gattungen *Orchis* s.l., *Dactylorhiza* etc. waren, für Gruppenbildungen innerhalb von *Ophrys* sind sie unbrauchbar. Entscheidend wichtig ist allerdings auch, dass die Proben korrekt bestimmt wurden. Das ist, wie allseits bekannt, nicht immer einfach. Wenn man „Mischproben“ (bestehend aus mehreren nicht erkannten Arten) analysiert, kann man zu falschen Schlüssen kommen. Einige der Schlussfolgerungen in der Arbeit von SOLIVA et al. (2003) scheinen mir darauf zu beruhen.

1. Die *Ophrys fusca*-Gruppe

Unsere AFLP-Auswertungen und die Gensequenzdaten von LFY bestätigten, dass die *fusca*-Gruppe eine phylogenetische Einheit bildet. Dies war bereits in den Untersuchungen von BATEMAN et al. (2003), SOLIVA et al. (2001) und in Grenzen auch bei BERNARDOS et al. (2005) angedeutet worden. Sie hatten aber nur wenige Arten in ihren Proben. Alle von uns untersuchten Arten und Proben clustern in den multivariaten Analysen der Sequenz-Daten zusammen. Interessant und durchaus unerwartet ist das Ergebnis, dass die Arten der *lutea*-Gruppe (*Ophrys lutea, O. phryganae* und *O. sicula*) zwar zusammen gehören, aber inmitten der *fusca*-Artengruppen liegen. Ein anderes interessantes Ergebnis ist, dass *O. iricolor* zusammen mit *O. atlantica* nahe der *O. omegaifera*-Gruppe steht. Die *O. omegaifera*-Artengruppe clustert erwartungsgemäß zusammen. Interessant und jedoch nicht unerwartet ist, dass auch *O. sitiaca* hierher gehört. Doch muss gesagt werden, dass vor allem die LFY-Daten und nur bedingt die AFLP-Daten für phylogenetische Aussagen brauchbar sind. Einige Arten seien im Einzelnen besprochen:

1.1. Weit verbreitete Arten in der Ägäis
a. *Ophrys leucadica* RENZ 1928

Diese variable Art des östlichen Mittelmeerraumes zerfällt auf Grund der ALFP-Daten und ihrer statistischen Auswertungen im Verband weiterer Arten in zwei genetisch distinkte Gruppen. Die eine sind Populationen aus dem westlichen Teil Griechenlands: Attika, Kephallonia, die anderen stammen von den östlichen Ägäis-Inseln Samos, Kos, Rhodos, Karpathos (SCHLÜTER et al. 2007). Für alle diese Gebiete kann ich aber sagen, dass blütenmorphologisch und bestäubungsbiologisch keine Unterschiede bestehen. So bedeuten die populationsgenetischen Unterschiede nur, dass diese historisch unterschiedlich entstanden sind, ohne die Artgrenzen zu verlassen. Die genetischen Populationsstrukturen sprechen dafür, dass wir es hier mit einer der älteren und weit verbreiteten Arten zu tun haben, die offensichtlich Ausgangspunkt für eine Reihe späterer Artbildungen war. Aus diesem Grund sind diese Unterschiede in der weiteren Analyse und für Vergleiche mit den anderen Ägäis-Arten von großer Bedeutung. Bemerkenswert ist auch, dass *O. leucadica* in Kreta fehlt. Eine vordergründige Erklärung dafür ist, dass auch die Bestäuberbiene *Andrena flavipes* in Kreta fehlt (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002). In all den vielen Jahren habe ich niemals diese Biene finden können, so dass wir tatsächlich von einem völligen Fehlen ausgehen können. Damit verschiebt sich das Problem dahin, zu fragen, warum die ansonsten so weit verbreitete Bienenart ausgerechnet in Kreta fehlt. Ähnlich wie im parallelen Fall mit *Dasyscolia ciliata*, dem Bestäuber von *Ophrys speculum*, kennen wir für beide Insektenarten die entsprechende Antwort nicht. Sie sind entweder ausgestorben oder haben die Insel

nie erreicht. Das heutige Fehlen erklärt daher zunächst nur, warum die beiden *Ophrys*-Arten in Kreta nicht vorkommen, da sie zumindest längerfristig ohne ihre Bestäuber nicht überdauern können.
Bezüglich der Entstehung der kretischen *fusca*-Endemiten wäre eine denkbare Hypothese, dass eine ursprüngliche *leucadica*-Population in Kreta Ausgangspunkt für die heutigen endemischen *fusca*-Typen ist. In den Auswertungen der AFLP-Daten und besonders der des Gens LFY stellt *Ophrys bilunulata* die Schwesterart zu *O. leucadica* dar. Dies entspricht meiner Auffassung, dass beide Formen lediglich die westlichen und östlichen Ausgaben ein und derselben Art darstellen. Leider konnten wir nicht *Ophrys caesiella* (Malta), *O. gazella* (N.Tunesien) und *O. africana* (N.Tunesien) untersuchen, die meines Erachtens alle zusammen gehören und zu *O. bilunulata* gestellt werden sollten. Alle haben übrigens *Andrena flavipes* als Bestäuber.

b. *Ophrys cinereophila* Paulus & Gack 1998

Diese kleinblütige *fusca* aggr.-Art ist ebenfalls im östlichen Mittelmeerraum weit verbreitet und oft häufig. Ihr Areal reicht vom südlichen Griechenland (ohne die Ionischen Inseln) über die gesamte Ägäis (einschließlich Kreta), Westtürkei bis in den Raum Antalya, Zypern, Syrien und nördlichen Libanon. Sie gehört zu den früh blühenden Arten und kann in Kreta oder Kos bereits ab Mitte Februar gefunden werden. Ihre Hauptblühzeit fällt in den März. Blütenmorphologisch und bestäubungsbiologisch ist sie gut charakterisiert. Bestäuberwahltests zeigten stets, dass ihr einziger Bestäuber die kleine *Andrena cinereophila* ist. Sehr gut belegte Nachweise mit zahlreichen Pseudokopulationen haben wir aus Kreta, Rhodos, Karpathos, Naxos, Lesbos, Kos, Zypern, Südtürkei (nahe Olympos), Peloponnes und Attika. Alle molekular-genetischen Proben aus Attika, Kreta und Rhodos clustern gut zusammen, so dass damit ihre genetische Zusammengehörigkeit gut belegt ist.

1.2. Arten aus Kreta

1.2.1. *Ophrys creberrima* Paulus 1998

Diese gut kenntliche Art ist offenbar nur in Kreta verbreitet. Sie hat auf Grund der Lippenkrümmung Ähnlichkeiten mit *O. cinereophila*, ist aber deutlich großblütiger. Sie beginnt auch später zu blühen, nämlich frühestens ab Ende März. Die westlichen Populationen in Kreta (Spili – Gerakari etc.) wirken plumper und breiter, haben aber ebenfalls *Andrena creberrima* als Bestäuber. Einzelne dieser Individuen haben Ähnlichkeit mit *O. parosica* oder *O. phaseliana* und wurden auch prompt unter letzterem Namen als neu für Kreta publiziert (Riechelmann 1999). Unsere Proben aus Marathos (locus typicus), Kalamafka, Ierapetra und Spili-

Gerakari clustern sehr gut zusammen und zeigen, dass wir es nur mit einer geschlossenen Art zu tun haben. Eine spätere phylogenetische Analyse könnte übrigens erbringen, dass *O. creberrima* in die Verwandtschaft von *O. parosica* und *O. phaseliana* (S.Türkei) gehört. Als Bestäuber haben wir bereits vor Jahren die mittelgroße *Andrena creberrima* gefunden. Sie gehört in die Verwandtschaft von *Andrena flavipes*, ist aber größer und hat frisch geschlüpft einen rotbraun behaarten Thorax. Außerdem beginnen die Männchen in Kreta erst ab Ende März zu fliegen. Die Biene ist in Kreta nicht selten, so dass ich in den vergangenen Jahren viele Pseudokopulationen gesehen habe.

1.2.2. *Ophrys creticola* Paulus 1998

Diese gut kenntliche, bereits sehr früh zu blühen beginnende Art ist in Kreta nur lokal verbreitet. Erste Blüten findet man ab Ende Februar, spätestens Ende März/Anfang April ist die Blühzeit zu Ende. Ein bekannter, individuenreicher Standort ist der Fuß des Juchtasberges bei Archanae südlich von Knossos. Es handelt sich um den locus typicus. Weitere reiche Standorte liegen im Bereich Kalamafka und in den Asteroussia-Bergen nahe Vasiliki. Trotz vielfacher Anstrengungen ist es mir bis heute nicht gelungen, den Bestäuber zu finden. Herr Presser hatte mehr Glück. Er beobachtete bei Phaistos eine *Andrena (A. bimaculata*?) bei der Pseudokopulation. (http://www.guenther-blaich.de/ophpoll6.htm)

1.2.3. *Ophrys thriptiensis* Paulus 1998 (Abb. 1)

Diese sehr früh blühende mittelgroßblütige Art findet sich ausschließlich im Thripti-Massiv im Bereich der Kiefernwälder unterhalb der Ortschaft Thripti, auf dem gesamten Hochplateau oberhalb bis mindestens Orino im Osten. Sie blüht ausschließlich in den höheren Lagen ab 600m/700m. Die ersten Blüten kann man ab Anfang Februar finden. Als Bestäuber habe ich vor Jahren die kleine *Andrena bicolor* beobachten können. Leider habe ich bis heute keine Bestätigung machen können. Die Art tritt allerdings in zwei mehr oder weniger unterscheidbaren „Morphen“ auf, von denen ich nicht sagen kann, ob eine von ihnen am Ende eine weitere Art darstellt. Die verbreitete Form ist diejenige mit einem blaugrauen Mal, das auf seiner Fläche oft gerunzelt ist und einer bräunlichen Lippe. Die zweite Form kenne ich nur aus der Waldzone. Sie wirkt oft wie eine kleinblütige *O. creticola*: Mal mehr glänzend dunkelgraublau, Labellumkolorit dunkelbraun. In der Originalbeschreibung ist vor allem diese Form abgebildet; der Holo-Typus stellt aber die „gerunzelte“ dar. Im Bereich der Waldzone unterhalb der Ortschaft Thripti finden sich im März beide Formen nebeneinander mit Übergängen! Daraus habe ich damals beschlossen, sie als eine Art zu betrachten. Doch nach neueren Kenntnissen sollte man der Sache gezielter nachgehen. Die molekularen Daten beziehen sich auf die gerunzelte Form.

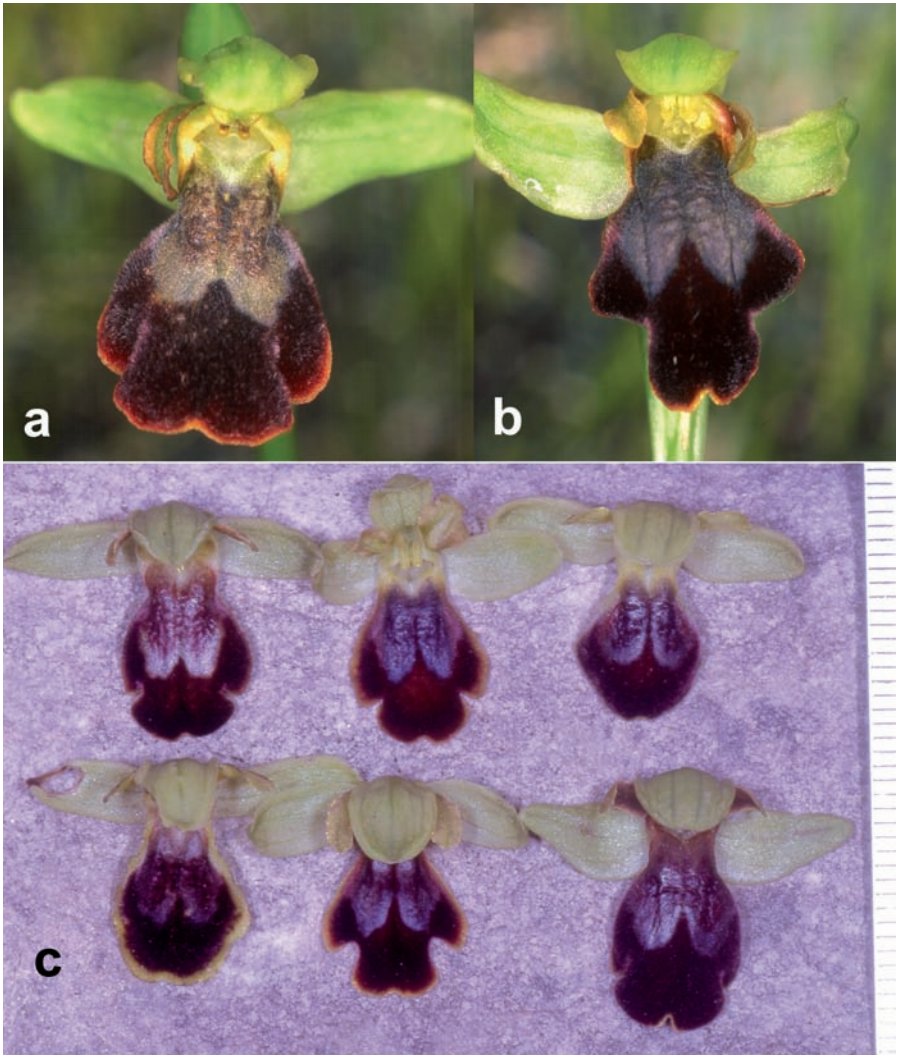

Abb. 1: *Ophrys thriptiensis* PAULUS 1988 gehört zu den sehr früh blühenden Arten Kretas. Sie kommt nur im Thripti-Orno-Massiv oberhalb 650m vor. a. Einzelblüten vom "gerunzelten" Typ (a) und vom "dunklen" Typ (b) 16.2.2001 Waldzone unterhalb Thripti-Dorf, ca. 700m; c: Blütenserie von *O. thriptiensis* 20.3.1989 untere Waldzone unterhalb Thripti-Dorf; rechts untere größere Blüte: *Ophrys creticola* vom Jouchtas bei Archanae.

1.2.4. *Ophrys cressa* Paulus 1998 (Abb. 2)

Um diese kleinblütige, deutlich später blühende Art hat es durch die Darstellung in Kretzschmar et al. (2002) viel Verwirrung gegeben. Sie fassen in diesem Buch *O. cressa* wesentlich weiter als in der Originalbeschreibung definiert. Tatsächlich handelt es sich in dieser Fassung um mindestens zwei verschiedene Arten. Sie bilden in ihrem Buch auch keine einzige „echte“ *cressa* ab, sondern ausschließlich die neu zu beschreibende *O. phaidra,* die Kretzschmar et al. (2002) vermutlich als vermeintliche Hybriden zwischen *O. cressa* und *O. creberrima* falsch interpretiert hat.

Die Original-*cressa* ist eine Art ausschließlich der Hochlagen des Thripti-Massivs bis Orino und Stavrohori. Sie beginnt erst Mitte April, meist eher Ende April zu blühen und hat auf ca. 1000m ihre Hochblüte Anfang/Mitte Mai. Der locus typicus liegt auf knapp 1000m Seehöhe (N35º, 05’ 36,1”/ EO25º, 52’ 50,7”, gemessen:

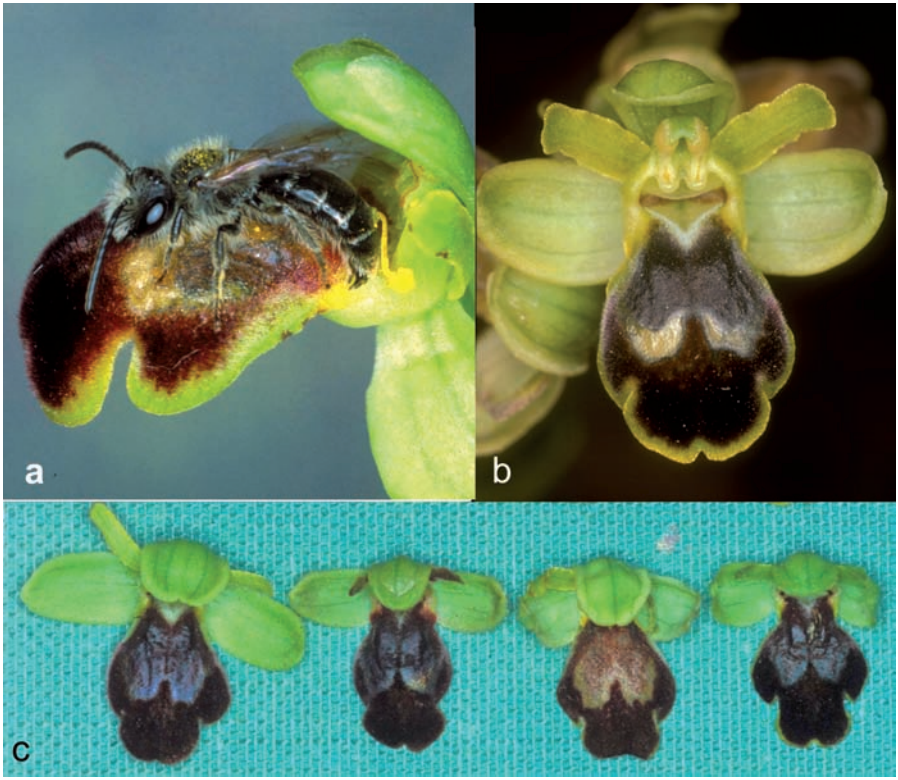

Abb. 2: *Ophrys cressa* Paulus gehört zu den Spätblühern und kommt nur im Thripti-Massiv bevorzugt auf den Hochweiden vor. (a) Der Bestäuber ist die kleine *Andrena merula*: 4.5.2003 oberhalb Thripti-Dorf ca.1000m; b. Einzelblüte von locus typicus 2.5.2002; c. Blütenserie vom locus typicus 29.4.2004.

960m). Zudem gehört sie zu den kleinblütigen Arten vom Lippenformat einer *O. cinereophila*. Ihre Lippenlänge beträgt Ø 10,25 ± 0.3 mm. Sie blüht also erst, wenn *O. thriptiensis* verblüht ist. Als Bestäuber hatte ich damals einige Besuche von *Andrena merula*. Inzwischen habe ich gute Bestätigungen, so dass der Bestäuber dieser Art tatsächlich die kleine *Andrena (Chrysandrena) merula* darstellt, die auf anderen Ägäis-Inseln (Lesbos: PAULUS & GACK 1990a) gelegentlich auch *Ophrys sicula* bestäubt. In Kreta zeigte diese kleine Biene niemals Interesse für *O. sicula.*

1.2.5. *Ophrys pallidula* H.F. PAULUS nov.spec. (Abb. 3, Abb. 7)

Ebenfalls in den höheren Lagen des Thripti-Massivs kommt eine weitere *fusca*-Form vor, die eine sehr blasse und fahlbraune Lippe aufweist. Bei den ersten Pflanzen vor einigen Jahren vermutete ich die abweichende Färbung als eine Folge von Herbizid-Behandlung. Doch spätere Funde von gerade frisch aufblühenden Pflanzen zeigten sehr schnell, dass nahezu alle Individuen von Anfang an hell und fahl gefärbt sind. Die Pflanzen beginnen zu blühen, wenn an gleichen Standorten *Ophrys creberrima* am Abblühen ist. Dass es sich um eine eigenständige Art handelt, konnte sehr schnell durch Auffinden eines eigenen Bestäubers bestätigt werden. Es handelt sich um die kleine *Andrena combinata*, die im Thripti-Bereich vor allem an blühender Kamille patrouilliert. Zahlreiche Pseudokopulationen zeigten eine hohe Attraktion. In den drei Jahren, in denen ich Bestäubertests durchführen konnte, habe ich weit über 30 Pseudokopulationen gesehen. Gleichzeitig gebotene *O. cressa, O. creberrima, O. phaidra* oder *O. kedra* wurden stets vollständig ignoriert. Umgekehrt zeigte die kleine *Andrena merula* keinerlei Interesse für *O. pallidula*. Interessant ist, dass *Andrena combinata* gleichzeitig der Bestäuber von *Ophrys aymoninii* in den französischen Cevennen ist (PAULUS & GACK 1990c, 1999). Die Biene selbst ist in Europa weit verbreitet und kommt vom Mittelmeergebiet bis ins südliche Norddeutschland vor (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002). Da die *Ophrys*-Art noch nicht gültig beschrieben ist, folgt hier die Erstbeschreibung:

***Ophrys pallidula* nov.spec.**

Diagnosis:
Species egrege Ophrydis fuscae s.str., Ophrydis cressae vel O. phaidrae vel O. lindiae similis, sed labellum subbrunneum vel pallidula, cum margo latus viridoflavus; speculum leviter deponent, subfuscus usque ad subcoeruleus, margo subalbus, forma omega vel duo separati U; pollinator *Andrena combinata*.
Beschreibung:
Art der *fusca*-s.str.-Gruppe, ähnlich *Ophrys cressa* oder *O. phaidra*, aber Labellumgrundfarbe hellbraun bis kastanienbraun, selten dunkler, Labellumrand

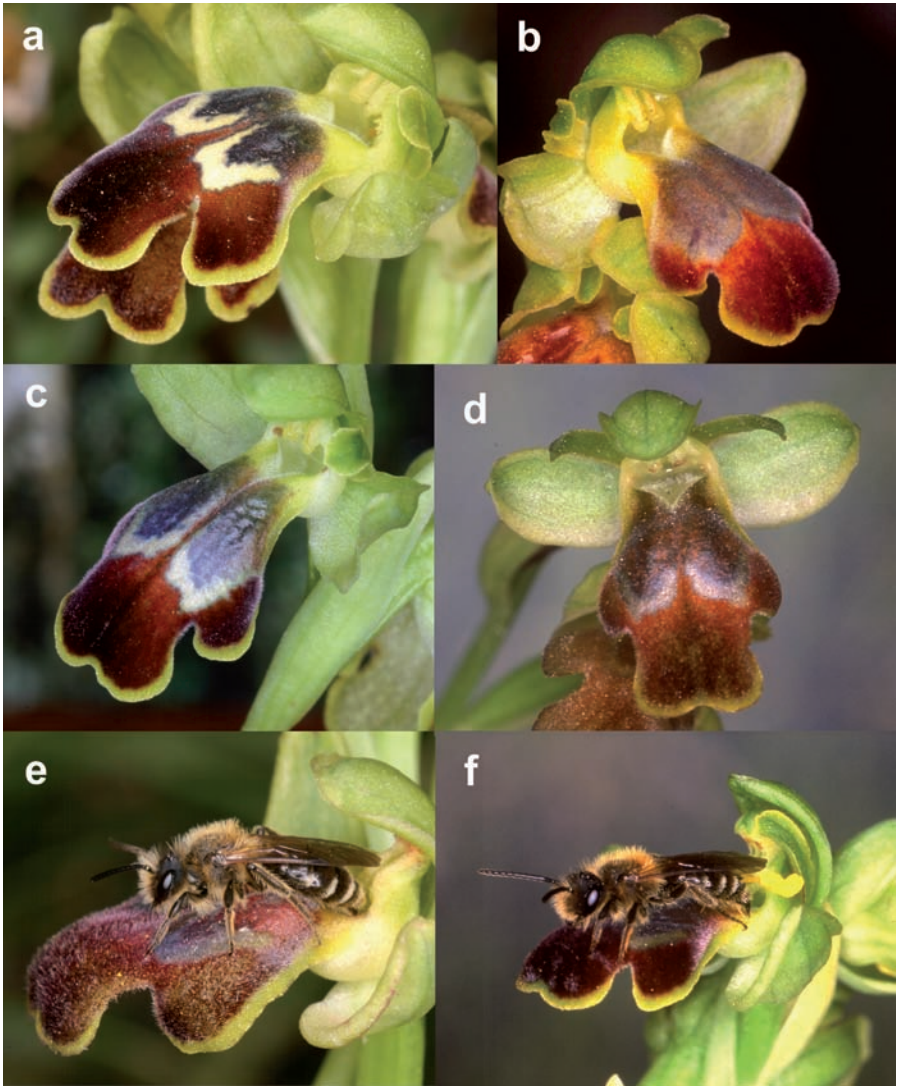

Abb. 3: *Ophrys pallidula* PAULUS nov.spec.ist ein neu entdeckter Endemit im Thripti-Massiv. Die Art kommt vor allem im östlichen Siedlungsbereich des Dorfes Thripti vor. Die Blüten sind auffällig hellbraun gefärbt (a-d); der Bestäuber ist *Andrena combinata* (e, f).

schmal bis breit grünlich gelb, Mal farblich wenig abgesetzt, bräunlich bis leicht bläulich, selten kräftiger, Malvorderrand schwach bis kräftig weißlich abgesetzt in Form eines Omega oder zwei getrennten U, Labellum breit wulstig, Seitenränder

verrundet umgeschlagen, an der Basis rechts und links vor der Narbe wenig, aber breit wulstig erhöht, mediane Narbenkerbe nur kurz und tief eingeschnitten; der tiefe Teil reicht nur in das basale Viertel des Males. Labellumfarbe reicht bis an die Narbe; Narbe relativ breit verrundet, breiter als die basale Labellumverengung, Narbe innen deutlich breiter als hoch, vollkommen hellgrün gefärbt, Labellumunterseite einfarbig grün; Sepalen grün, etwa so lang wie die Lippe, Petalen nur leicht dunkler, Ränder schwach gewellt.
Maße: Labellumlänge Ø 11,6 ± 0.3 mm, Labellumbreite Ø 8.9 ± 0.4 mm, Mallänge Ø 6.35 ± 0.5 mm, Verhältnis Labellumlänge zu Labellumbreite Ø 1.25 ± 0.1 mm, Labellum fast doppelt so lang wie das Mal (Ø 1.82 ± 0.4 mm), Narbenbreite außen Ø 5.0 ± 0.2 mm. Die neue Art weist wegen der fahlen Gesamtfärbung Ähnlichkeiten mit *Ophrys lindia* PAULUS von Rhodos auf. Letztere ist jedoch kleinblütiger, ihr Mal ist glänzend und dunkel, die Lippe ist flach, wenig gewölbt oder im Randbereich nicht oder kaum umgeschlagen. Ihr Bestäuber ist *Andrena truncatilabris* (PAULUS 2006).
Bestäuber: *Andrena (Simandrena) combinata* Christ 1791; Negativtests: *Andrena merula, A. creberrima, A. nigroaenea, A. variabilis.*
Blühzeit Mitte/Ende April bis Anfang Mai.
Derivatio nominis: Von „pallidula“ = besonders blass.
Holotypus: Blüte in Alkohol, Ost-Kreta, Thripti-Massiv, im oberen Ortsbereich von Thripti-Ort, 4.5.2003, leg. H.F.PAULUS, Koordinaten: N35º,05’ 34,2”/EO25º, 52’ 01,9”, 850m; in coll. Herbarium des Botanischen Institutes[iv] der Universität Wien. Im Bereich des locus typicus standen etwa 40 Pflanzen. Alle DNA-Proben stammen aus dieser Population.
Verbreitung: Soweit bekannt, kommt die neue Art nur im Bereich der Thripti-Almen von ca. 700m–950m vor. An ihren Standorten wächst sie zusammen mit *O. omegaifera, Ophrys creberrima* und *O. cinereophila*, die meist schon abgeblüht sind. *O. thriptiensis* ist total verblüht. Im Gebiet gleichzeitig blühend findet man *O. fleischmannii, O. cressa* und *O. phaidra* (selten).

1.2.6. *Ophrys phaidra* H.F. Paulus nov.spec. (Abb. 4, Abb. 6b, c; Abb. 7)

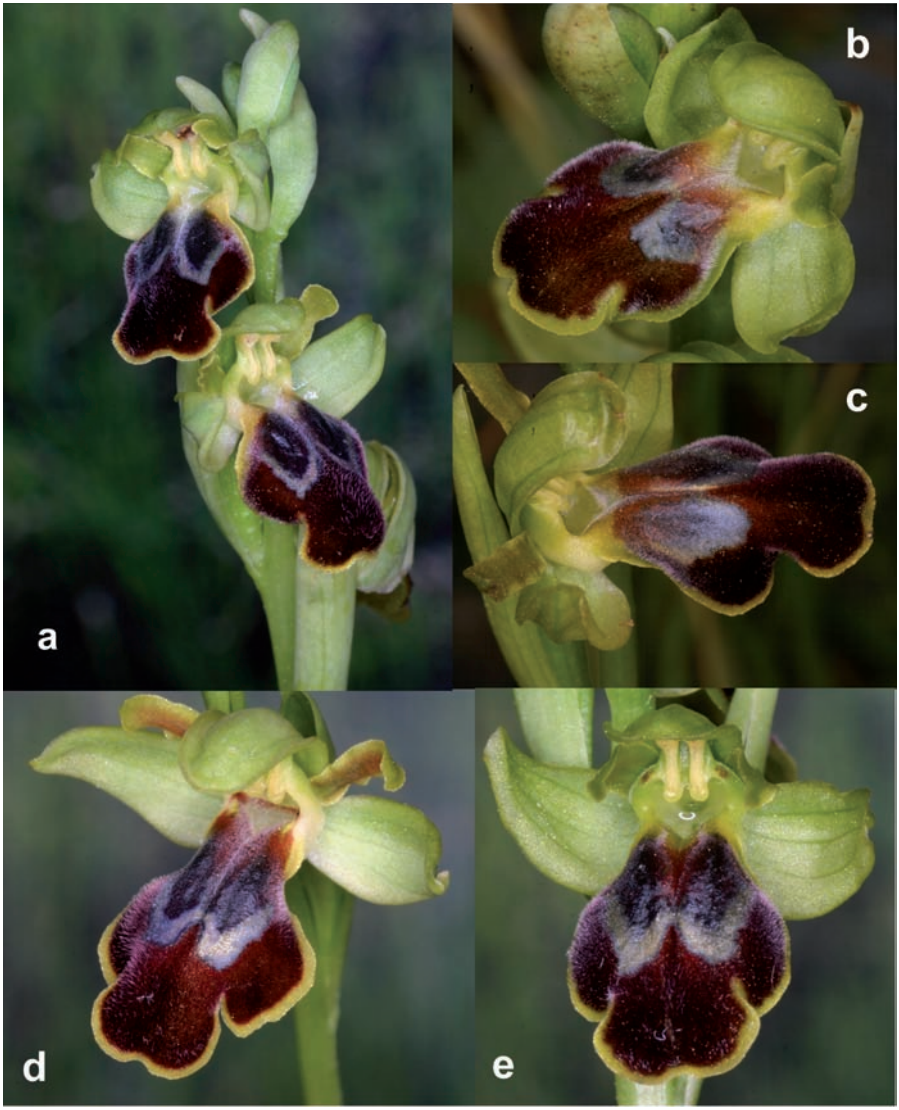

Abb. 4: *Ophrys phaidra* Paulus nov.spec. wurde bislang fälschlich als *O. cressa* angesehen. Sie ist aber deutlich großblütiger und kommt Kreta weit verbreitet vor. a., d. + e. Blüten von den Hängen oberhalb des Klosters Vrontissiou westlich Zaros (27.4.2004); b + c. Blüten aus der Typus-Population oberhalb Spili Richtung Gerakari, 760m, 12.5.2005.

Vor Jahren fand ich bei der Ortschaft Thripti Mitte April zu blühen beginnend einige *fusca*-Pflanzen, die stark an *Ophrys leucadica* mit gelbem Labellumrand erinnerten. Alibertis & Alibertis (1989) und Alibertis (1997) hatten später solche Pflanzen bei Miamou in den südlichen Asteroussia-Bergen, bei Zoniana westlich Anogia gefunden und als *O. fusca* aggr. abgebildet.
Es war mir seit damals klar, dass wir es hier mit einer weiteren kretischen Art zu tun haben, die noch keinen Namen trägt. Ich selbst habe dann ab 2002 vier weitere Standorte über die verschiedenen Blühphasen verfolgt. Es sind dies die Hänge westlich von Zaros nahe Zaros, oberhalb des Klosters Vrontissiou, Kiefernwaldzone westlich Ierapetra zwischen Shinokapsala und Vasiliki und oberhalb Spili Richtung Gerakari auf ca. 750m. Letztere Populationen haben Kretzschmar et al. (2002) als angeblich hybridogene Population zwischen *O. cressa* und *O. creberrima* abgebildet. Diesen angeblichen „Übergang“ zu *O. creberrima* kann ich nicht nachempfinden. Die Aufnahmen zeigen dies auch in keiner Weise. Auf der grasigen Hochfläche am Fuß des Kedros-Berges beginnen diese Pflanzen aber erst dann zu blühen, wenn *O. creberrima* abgeblüht ist. Das ist in der Regel ab Ende April. In den Hängen westlich Zaros auf ca. 400–600m beginnen die Pflanzen ca. Mitte April zu blühen. Oberhalb Spili-Gerakari wachsen sie vielfach zusammen mit *Ophrys kedra*, die allerdings großblütiger ist und dann auch mindestens weitere 8-10 Tage später zu blühen beginnt. Trotz zahlloser Bemühungen habe ich keinen Bestäuber finden können. Doch verschiedenene Negativtests belegen dennoch den eigenen Status. *Andrena creberrima, A. merula* oder *A. variabilis* zeigten keinerlei Interesse. *Ophrys cressa* kommt in der gesamten Region nicht vor.
Viele Kretabesucher, die erst ab Mitte April die Insel besucht haben, haben diesen *fusca*-Typ zweifellos gesehen. Im Buch von Kretzschmar et al. (2002) sind sie auch sehr schön vom Thriphti (Anfang Mai), westlich Gerakari (Mitte Mai) und Miamou in den Asteroussia-Bergen (Ende April) abgebildet. Die Autoren haben sie dort allerdings unter *Ophrys cressa* subsummiert, da sie offenbar die echte *O. cressa* nie gesehen haben. Im Folgenden sei sie als neue Art beschrieben:

***Ophrys phaidra* spec.nov.**

Diagnosis:
Species egrege Ophrydis fuscae s.str., Ophrydis leucadicae vel O. cressae similis; labellum longum Ø 13,2 ± 0.9 mm, labellum planus, non vel pauci incurvatus, labellum nigro-brunneum, atro-fusca; macula (speculum) canoviolacea vel fusco-livida, splendidus, separatus in media incisura profunda, pertinens media pars labelli; 2 – 8 flores; differt de O. cressae flores magnus, speculum splendidus.

Beschreibung:
Art der *Ophrys fusca s*.str.-Gruppe, ähnlich *O. leucadica* oder *O. cressa*; Labellum

gerade, nicht oder nur schwach gekrümmt, Labellumfarbe dunkel- bis schwarzbraun, gelegentlich auch heller braun, oft mit breitem, von oben sichtbaren gut abgesetzten gelben Saum, der bei umgeschlagenen Seitenrändern auf der Unterseite sichtbar ist. Mal glänzend graublau bis bräunlich, oft rechts und links durch die lange tiefe Mittelkerbe getrennt, sein Vorderrand nicht oder schwach durch einen weißlichen Abschluss getrennt. Das Mal ist oft nur wenig länger als die halbe Lippe. Die lange tiefe Mittelkerbe reicht bis in die Mitte des Labellums bzw. ins vordere Viertel des Mals; Kerbeninnenflächen in Narbennähe grün oder weißlich behaart, nicht gefärbt. Lippenbasis neben der Kerbe jeweils nur schwach gewulstet; Lippenbasis wenig oder nicht schmäler als der Narbenkopf außen breit; Narbenbereich grün, nicht gefärbt. Petalen grün, etwa so lang wie das Labellum, Sepalen grün, meist kaum angedunkelt, gelegentlich im zentralen Bereich leicht bräunlich. Labellumunterseite grün. Labellumlänge Ø 13,2 ± 0.9 mm, Labellum-breite Ø 9,6 ± 0.2 mm, Mallänge Ø 7,3 ± 0.7 mm, Verhältnis Labellumlänge zu Labellumbreite Ø 1.29 ± 0.9 mm, Verhältnis Labellumlänge zur Mallänge Ø 1,7 ± 0.9 mm, Narbenbreite außen Ø 4.9 ± 0.7 mm. Die Art unterscheidet sich von *O. cressa* durch größere Blüten (O. *cressa*-Blüten sind 10-11mm lang), glänzendes Mal, lange Mittelkerbe und durch oft hohen Wuchs (bis 28 cm), meist 2 -8 Blüten (gegenüber niederwüchsig und meist nur 2-3 Blüten).

Holotypus: zentrales Süd-Kreta, 5km nördlich Spili Richtung Gerakari, N35º 12`47,2``/EO 24º 33`32,5``, 760m, niedere und degradierte Phrygana, 28.4.2004 leg. H.F.Paulus, in coll. Herbarium des Botanischen Institutes der Universität Wien.

Bestäuber: unbekannt. Negativtests: *Andrena merula, A. creberrima, A. variabilis, A. fuscosa, A. nigroaenea.*

Derivatio nominis: Benannt nach der Tochter des Minos von Kreta und der Pasiphae, zweite Gattin des Theseus von Athen und Mutter des Akamas und des Demophon von Athen. In der griechischen Sage “die Leuchtende”.

Verbreitung: Zahlreiche Exemplare fand ich vor allem westlich Zaros, oberhalb Spili Richtung Gerakari, bei Miamou in den Asteroussia-Bergen (dort finden sich oft sehr breit gelbrandige Exemplare, siehe auch Kretzschmar et al. 2002 Seite 181), vereinzelt im Randbereich der Lassithi-Ebene oder bei der Ortschaft Thripti (solche bilden Kretzschmar et al. 2002 auf Seite 179 ab). Ansonsten ist die Art vermutlich entlang des Südrandes des Thripti-Massivs in der Kiefern-Waldzone zwischen Shinokapsala und Kallivitis östlich Ierapetra, eventuell noch weiter nach Osten weit verbreitet und dort stellenweise bereits ab Anfang April häufig.

Blühzeit je nach Höhenlage ab Anfang, meist aber ab Mitte April und später.

Die Art gehört eher zu den Spätblühern und kommt daher nur selten mit anderen *fusca*-Typen zusammen blühend vor. Bei Gerakari beginnt *O. phaidra* zu blühen, wenn *O. creberrima* am Ende ist. Bei Zaros blüht sie oft zusammen mit *Ophrys grammica* (späte Form). Auf der Thripti-Alm trifft sie auf *O. cressa*, die allerdings mehr in der sehr kargen, steinigen Phrygana steht. *O. phaidra* bevorzugt grasige, mit niederen Büschen *(Cistus, Sarcopoterium* etc.) bestandene Flächen.

1.2.7. *Ophrys kedra* H.F. Paulus nov.spec. (Abb. 5, Abb. 6 a, c; Abb. 7)

Am Fuße des Kedros-Gebirges zwischen Spili und Gerakari auf ca. 700–900m entdeckte ich Anfang Mai 2002 zum ersten Mal eine ganz frisch aufblühende, sehr großblütige dunkle *fusca*-Form, die entfernt an *Ophrys creticola* ohne gelben Rand erinnert. Sie wächst am locus typicus mit *O. phaidra* zusammen, die hier aber im Schnitt 8 – 10 Tage früher zu blühen beginnt. Auf der Hochfläche habe ich in den vergangenen Jahren nur vier Standorte gefunden, die jeweils nur 500–1000m auseinander liegen. Die Pflanzen sind eher niederwüchsig und bevorzugen durch andere Pflanzen (*Asphodelus*) beschattete Kleinstandorte. Zunächst konnte ich trotz sehr intensiver Suche keinen Bestäuber finden. Im Mai 2005 entdeckte ich ihn oberhalb Spili endlich, als Männchen über eine Böschung patrouillierten. Ihnen präsentierte *Ophrys kedra* wurden sofort angeflogen und heftig kopuliert. Diesen Männchen gleichzeitig gebotene *O. phaidra* wurden ignoriert. Damit war auch von der Bestäuberseite her klar, dass es sich um eine weitere eigenständige Art handelt, die im Folgenden beschrieben wird.

***Ophrys kedra* nov.spec.**

Diagnosis:
Flores Ophrydi attaviriae vel O. lucanae similis, parum magnus, labellum Ø 16,8 ± 0.9 mm longum, nigro-brunneum cum subruber vestitus, sine margo flavus vel margo inferior rutilus; speculum breve, non pertinus ad basin lobes laterales; canoviolacea, vix splendidus; ingresso cavae stigmaticae breviter, saepe cum subruber linea transversa; sepala viridis vel subruber, petala viridis. Pollinator *Andrena variabilis*.

Beschreibung: Art der *Ophrys fusca* s.str.-Gruppe, ähnlich *Ophrys attaviria* oder *O. lucana*; großblütig, Labellum länglich, $1^3/_4$ bis doppelt so lang wie breit, Seitenlappen meist umgeschlagen, Labellumrand meist dunkel oder dunkelrötlich aufgehellt, selten auch gelblich. Labellumkolorit sehr dunkel, seltener bräunlich; Mal dunkelgraublau, leicht glänzend, Fläche oft leicht runzelig; Mallänge etwas mehr als die halbe Labellumlänge (1.7 : 1), Mal selbst median dicht anstoßend, nur durch eine schmale Naht getrennt, Malvorderrand nicht farblich abgesetzt oder nur sehr schwach; mediane Labellumkerbe kurz, meist nur das basale Maldrittel erreichend; Kerbe im Narbenbereich kräftig und tief, Farbe am Narbenunterrand scharf abgesetzt, Narbe selbst innen grün, selten (bei sehr dunklen Exemplaren) mit einem dunklen Querband; Narbenkopf außen so breit oder wenig breiter als die Labellumbasis, meist gerade oder nur schwach verrundet; Narbenrand innen an der Basis oft mit je einem dunklen Punkt.
Labellumlänge Ø 16,8 ± 0.9 mm, Labellumbreite Ø 9,4 ± 0.6 mm, Mallänge Ø 9,8

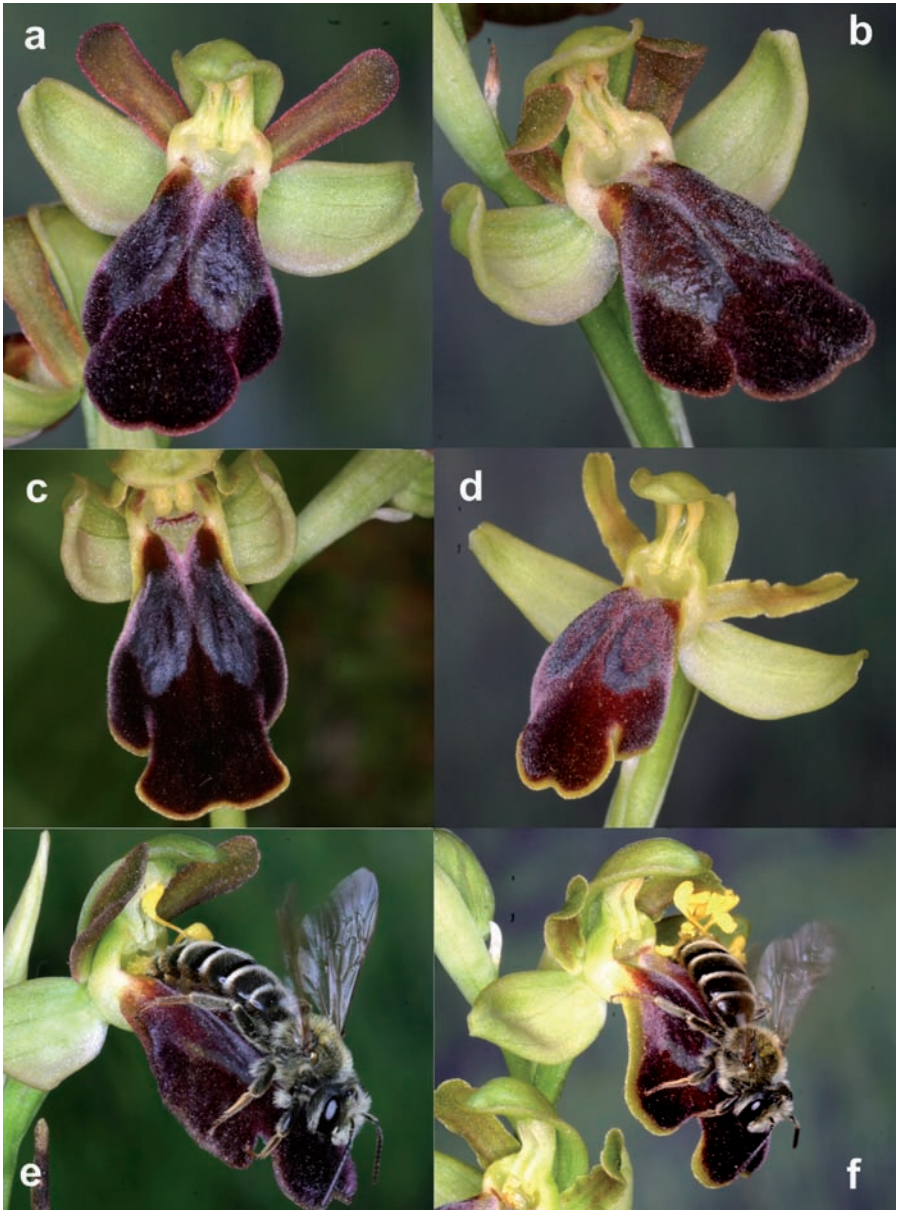

Abb. 5: *Ophrys kedra* PAULUS nov.spec. ist eine spät blühende, großblütige neue Art aus Westkreta. Bislang ist sie nur von den Nordwesthängen der Kedros-Berge bekannt. a. – d. Blütentypen aus der Typus-Population 7.5.2005 800m, oberhalb Spili Richtung Gerakari; e. + f. Der Bestäuber ist *Andrena variabilis*.

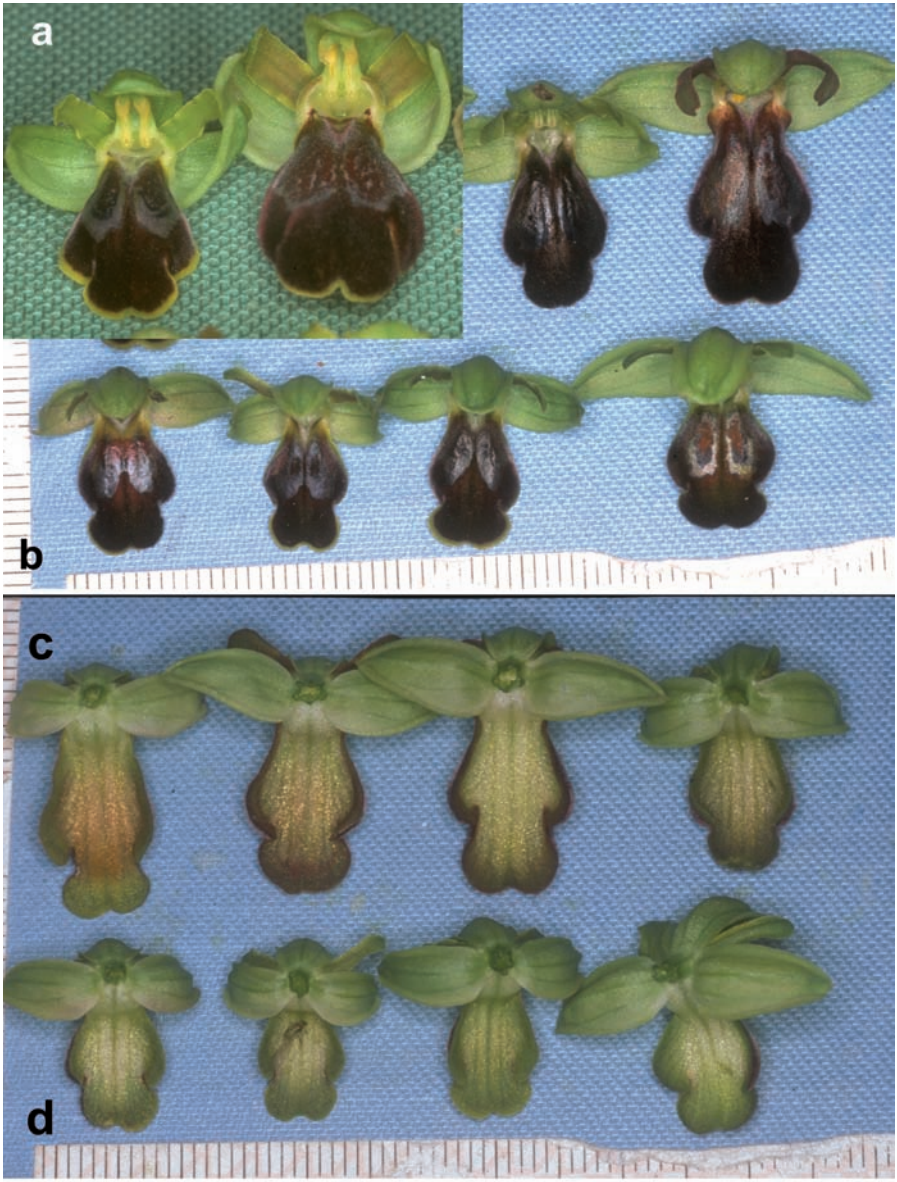

Abb. 6: Vergleich der Blütenserien von *Ophrys kedra* PAULUS a. Oberseiten, c. Unterseiten mit *Ophrys phaidra* PAULUS b. Oberseiten und d. Unterseiten. Alle Blüten aus den Typus-Populationen oberhalb Spili Richtung Gerakari, 3.5.2002.

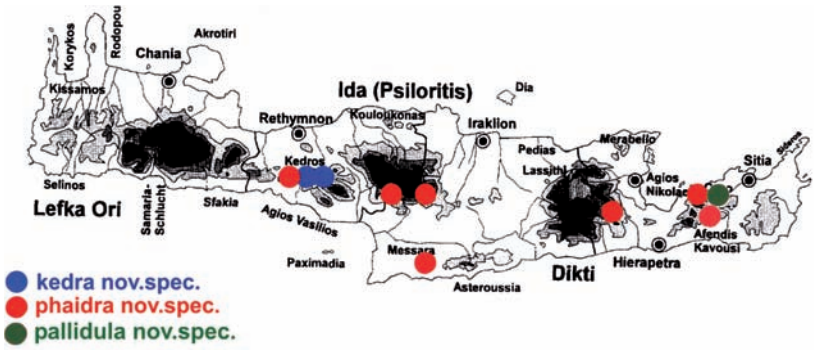

Abb. 7: Lage der bisher bekannten Fundpunkte der neuen Arten *Ophrys pallidula, O. phaidra* und *O. kedra* in Kreta.

± 0.5 mm, Narbenbreite außen Ø 5,5 ± 0.4 mm, Verhältnis Labellumlänge zu Labellumbreite Ø 1,8 ± 0.5 mm, Verhältnis Labellumlänge zu Mallänge Ø 1,7 ± 0.9 mm. Sepalen einfarbig grün, kürzer als das Labellum; Sepalen lang und schlank, wenig kürzer als die Sepala, meist deutlich angedunklt. Labellumunterseite grün, selten leicht rötlich. Die Art ist auf Grund der späten Blühzeit und der Blütengröße mit keiner anderen Art zu verwechseln. Von *Ophrys phaidra* unterscheidet sich die neue Art durch ihr dunkleres Labellumkolorit, das leicht gerunzelte Mal, der Malfarbe, die stets dunkelgraublau und nicht glänzend ist.

Holotypus: Blüte in Alkohol, zentrales Süd-Kreta, 5km nördlich Spili Richtung Gerakari, N35º, 12` 43,4``/ EO24º, 33` 31,6``, 760m, niedere und degradierte Phrygana, 2.5.2004 leg. H.F. PAULUS, in coll. Herbarium des Botanischen Institutes der Universität Wien.

Bestäuber: *Andrena (Holandrena) variabilis*

Derivatio nominis: Abgeleitet von den Kedros-Bergen. Kedros ist zwar das griechische Wort für Zedern, dürfte sich aber, da die Gattung *Cedrus* in Kreta wohl nie vorgekommen ist, auf den ähnlich aussehende *Juniperus* beziehen.

Blühzeit: Im Bereich Gerakari ab Ende April, meist ab Anfang Mai.

Verbreitung: Bislang nur auf dem Hochplateau der Nordwestflanke des Kedros zwischen oberhalb Spili, Gerakari und Kissos.

1.2.8. *Ophrys iricolor* DESFONTAINES 1807

Die großblütige und auffällig leuchtend blau gefärbte Art mit intensiv roter Labellum Unterseite beginnt in Kreta erstaunlich spät zu blühen, nämlich frühestens ab Mitte März. Darin unterscheidet sie sich von Populationen in

Karpathos, Rhodos, Kos oder Samos, wo die Art vielfach schon Ende Februar blüht. Ob dies in einem Zusammenhang mit der noch wesentlicher früher blühenden *O. mesaritica* steht, kann nur vermutet werden. Damit meine ich, dass es vielleicht einen Zusammenhang zwischen dem Vorkommen der zweifellos nah verwandten sehr früh blühenden *O. mesaritica* gibt und dem in Kreta etwas späteren Blühbeginn von *O. iricolor.* Bei der Besprechung von *O. mesaritica* werde ich darauf zurückkommen. Der Bestäuber ist die große schwarze *Andrena morio*, die ein grau behaartes Pronotum besitzt. Hier gibt es Nachweise aus Kreta, aus Rhodos, Samos, Lesbos, Naxos und Südgriechenland. Die DNA-Proben aus Kreta, Karpathos, Attika und Kephallonia clustern sehr gut zusammen und belegen die Einheitlichkeit der Art.

1.2.9. Das Verhältnis von *Ophrys mesaritica – O. iricolor* ssp. *maxima* (*Ophrys eleonorae*) (Abb. 8, Abb. 10)

Bis vor kurzem dachten wir, dass *O.mesaritica* ein Endemit von Südkreta ist. Inzwischen haben wir gut belegt Funde auch von anderen Inseln.
Vor einigen Jahren zeigte mir Monika Hirth im Norden von Korfu im Februar blühende *iricolor* ähnliche Pflanzen, die *O. mesaritica* sehr ähnlich sehen. Verwirrend waren die Bestäuberbefunde. Sie wurden nämlich von *Andrena nigroaenea* bestäubt. Dies war deshalb verwirrend, da wir an weit abgelegenen anderen Fundorten in Korfu *O. lupercalis* gefunden hatten und diese dort ebenfalls von *Andrena nigroaenea* bestäubt wurden[V]. Es erhob sich allerdings die Frage, ob es sich nicht eher um *Ophrys iricolor* ssp. *maxima* handelt, da eine phylogeographische Verbindung zu Südkreta schwer vorstellbar erschien. Diese Unterart, auch unter dem Namen *Ophrys eleonorae* geführt, kommt in Sardinien, im Süden Korsikas, in Malta und Gozo und meines Erachtens auch in N.Tunesien vor. In Korfu haben wir für diese frühe „*O. iricolor*“ zu meinem Erstaunen *Andrena nigroaenea* gefunden. Da wir viele Pseudokopulationen beobachten konnten, ist der Bestäuber gut belegt. Wir hatten bereits früher für Sardinien zeigen können, dass die dortigen Mischpopulationen zwischen *O. lupercalis* und *O. iricolor* ebenfalls *Andrena nigroaenea*, allerdings auch *Andrena morio* als Bestäuber besitzen. Auch in Malta ist der Bestäuber *Andrena nigroaenea.* Ich habe in verschiedenen Jahren mehrfach Pseudokopulationen der dort sehr früh (Mitte Dezember) zu blühen beginnenden Art gesehen. Dies gilt schließlich auch für die nordtunesischen Pflanzen. Auch hier habe ich viele Pseudokopulationen mit *Andrena nigroaenea* gesehen.
Von N.Tunesien ist sie vermutlich unter dem Namen *O. vallesiana* erneut beschrieben worden. Sie wurde nach Pflanzen aus dem Jebel Amar 20 km nordwestlich Tunis in N.Tunesien beschrieben. Es handelt sich um ein hügeliges

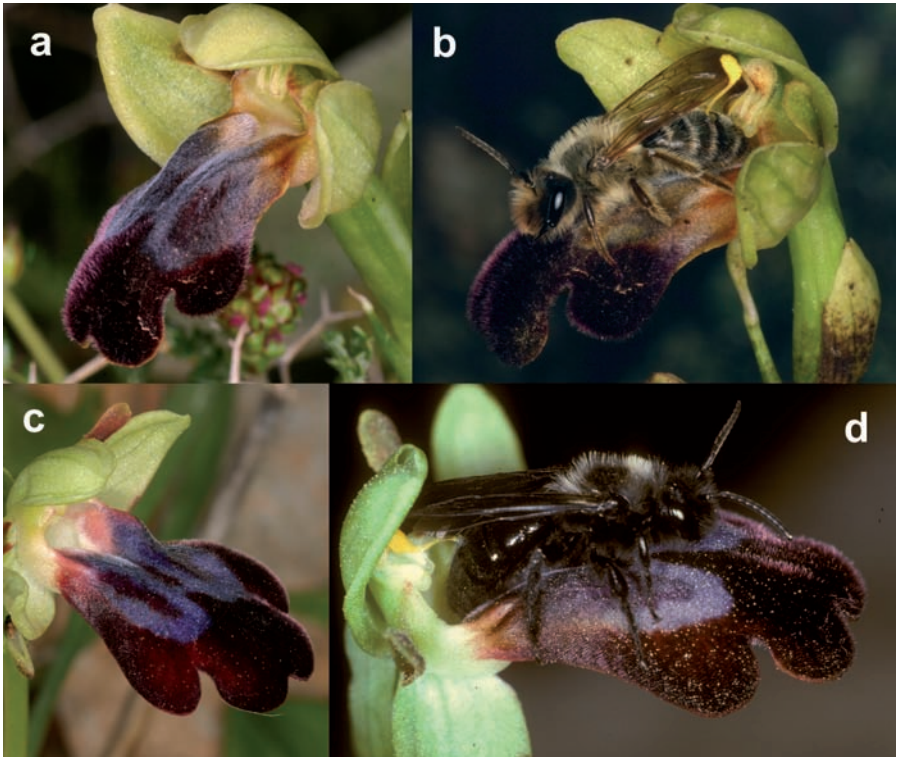

Abb. 8: *Ophrys mesaritica* (a: S.Kreta westlich Zaros, 450m, 17.3.2005) galt bislang als sehr früh blühender Endemit in Südkreta. Der neu entdeckte Bestäuber ist *Andrena nigroaenea* (b). *Ophrys iricolor* ist dagegen im östlichen Mittelmeergebiet weit verbreitet und blüht auch deutlich später (c: SO.Kreta, Kallivitis östlich Ierapetra, 28.3.2006); der Bestäuber ist die große schwarze *Andrena morio* (d. Insel Lesbos 12.4.1989).

Kalk-Lößgebiet, das nur wenig beweidet wird und an vielen Stellen über ausgedehnte Kleinterrassen versucht wird aufzuforsten. Auf dem höchsten Punkt befindet sich eine Fernsehstation für den Bereich der Großstadt Tunis. Hier wächst ab Januar eine kräftige, z.T. außerordentlich hochwüchsige *fusca*-Form, die in ihrem Blütencharakter zwischen O. *fusca* und *O. iricolor* steht. Die Lippenoberseiten sind in den meisten Fällen deutlich *iricolor*-ähnlich, auf ihren Unterseiten oft jedoch völlig grün. Aus diesem Variationsspektrum haben wohl Devillers & Devillers-Terschuren (1994) ein „Segment" als *Ophrys vallesiana* neu beschrieben. Nach der Beschreibung und dem beigegebenen Foto (fig. 2b) ist allerdings völlig unklar, welche Pflanzen sie tatsächlich gemeint haben. Sie geben eine Labellumlänge von 12–15 mm an und bezeichnen sie kleinblütiger als *O. eleonorae*. Im Jebel Amar-Gebiet ist die Art häufig und man kann alle

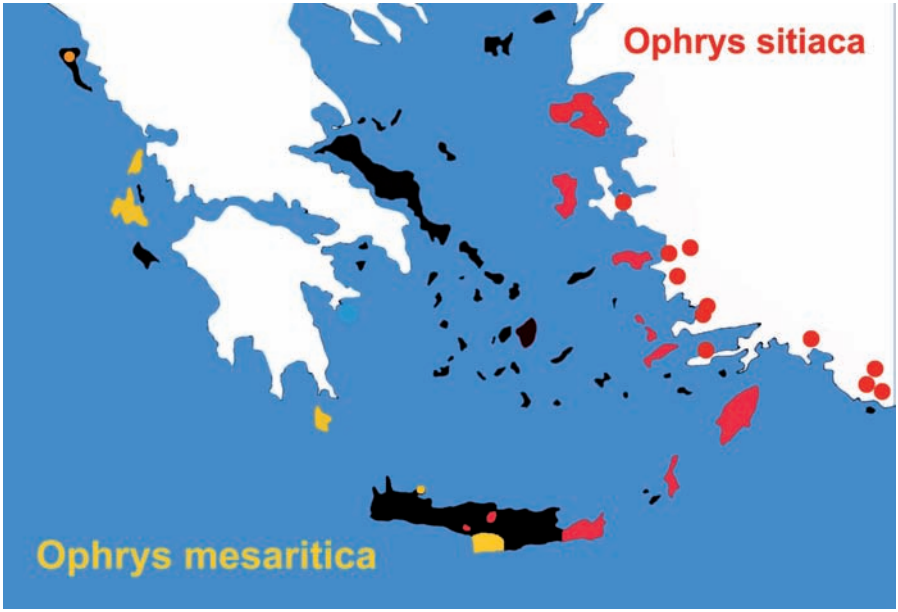

Abb. 10: Areale von *Ophrys mesaritica* und *O. sitiaca*. *O. mesaritica* ist jetzt auch von Kythera und den Ionischen Inseln bekannt. Da beide dieselbe Bienenart als Bestäuber haben (*Andrena nigroaenea*), dürfen beide Arten nicht zusammen vorkommen. Die genauere Kartierung in Kreta zeigt, dass selbst hier beide Arten niemals syntop verbreitet sind.

Abstufungen von eher kleinblütig (13mm) bis ziemlich großblütig (über 22mm) finden ohne dass hier ein Hiatus zwischen als zwei Arten trennbare Formen ausfindig zu machen wäre. Wir kennen ähnliche Blütentypen mit vergleichbarer Varianz bereits sehr gut aus Sardinien. Wir haben sie dort *Ophrys iricolor* subsp. *maxima* (Terracciano) Paulus & Gack 1999 (= *O. eleonorae*) (Paulus & Gack 1995, 1999) benannt. Nach gründlichem Studium im gesamten Jebel Amar-Gebiet über 3 Jahre sind wir nahezu sicher, dass Devillers & Devillers-Terschuren (1994) eine "Variante" der sehr variablen hybridogenen Sippe *Ophrys iricolor* subsp. *maxima* als neue Art beschrieben haben. Diese Art ist auch in Tunesien offenbar nicht selten und beginnt im Küstenbereich von Hamamet in vielen Jahren schon Ende Januar/Anfang Februar zu blühen. Ähnlich wie in Sardinien zeigen die Blüten zwar überwiegend eindeutiges *iricolor*-Aussehen. Ihre Unterseiten sind jedoch oft grün oder nur schwach rötlich und zeigen nicht selten einen grün-gelblichen Saum. Hier gibt es aber erstaunliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Populationen. Während diejenigen von Teboursouk und von Beni Khiar überwiegend *iricolor*-Aussehen haben, sind diejenigen im Jebel Amar außerordentlich variabel. Ausgerechnet im locus typicus von *O. vallesiana* findet

sich diese große Streubreite von *O. lupercalis* (sensu *nigroaenea-fusca*) und typischer *O. iricolor*. Auch die Größenvarianz der Lippen ist groß. Im Bereich des feuchteren Jebel Amar finden sich in Senken oft geradezu riesige Pflanzen mit sehr starken Stielen und Blüten mit bis über 20 mm langen Labellen (Maximum 28 mm). Dies macht den Eindruck, als ob auch in Tunesien diese Pflanzen stellenweise gefestigte Hybridpopulation aus *O. lupercalis* und *O. iricolor* ausbilden. Die Beschreibung als weitere Art *O. vallesiana* (Tunesien) neben *O. eleonorae* (Sardinien) für diese im Gesamtbild eindeutig als *O. iricolor* auffassbare Sippe ist daher meines Erachtens nicht wirklich zu rechtfertigen.
Dies passt auch sehr gut zu biogeographischen Befunden. Zwischen Sardinien und Tunesien hat es glazial und präglazial Landverbindung gegeben, über die es einen regen Floren- und Faunenaustausch gegeben hat. Die Vereinigung mit *O. iricolor* subsp. *maxima* ist daher auch unter diesem Gesichtspunkt als sinnvoll zu erachten.
Wenn die Vereinigung mit der sardischen hybridogenen *O. iricolor* subsp. *maxima* zutrifft, dann sollten auch die tunesischen Pflanzen gleichzeitig zwei Bestäuber haben, nämlich die beiden Bienenarten, die die jeweiligen Bestäuber der beteiligten Sippen sind: *Andrena morio* und *Andrena nigroaenea*. Wie schon gesagt, kenne ich bislang nur *Andrena nigroaenea* als Bestäuber.
Zurück zu *Ophrys mesaritica.* DELFORGE (1993) hat die Pflanzen aus Malta *O. mesaritica* zugeordnet. So lange wir den Bestäuber der kretischen *O. mesaritica* nicht kennen, kann man zwar die große Ähnlichkeit konstatieren, müssen aber uns fragen, wie denn all diese Populationen alle je zusammengehangen sollen.
2005 gelang es mir nun endlich, den Bestäuber der kretischen *O. mesaritica* zu finden. Die Überraschung war sehr groß, als dieser sich als *Andrena nigroaenea* herausstellte. Mit den letzten noch blühenden Exemplaren (14.3.2005) westlich von Zaros (das ist ein neuer Fundort für diese Art) gelang es mir noch etliche Pseudokopulationen zu provozieren. Es wurde schließlich noch besser. Der Co-Autor PHILIPP SCHLÜTER war zwecks DNA-Proben kurz nach Karpathos und Kythera gefahren. Er brachte *O. iricolor* oder auf den ersten Blick ähnliche Pflanzen mit. Im Bestäubertest entpuppten sich die Pflanzen aus Kythera als *O. mesaritica,* jene aus Karpathos als *O. iricolor*. Die genaueren Blütenanalysen zeigten dann auch, dass diese Zuordnungen auch Blüten morphologisch zutrafen.
Ich fuhr schließlich Ende März über Athen nach Kephallonia, um mich dort mit Frau MONIKA HIRTH zu treffen. Südlich des Flughafens Athen bei Koropi standen die allerletzten *Ophrys lupercalis* (praktisch verblüht), viele frisch aufgegangene *Ophrys leucadica* und einige *Ophrys iricolor*. Außerdem blühten bereits viele *Ophrys „bremifera*“, einige *O. ferrum-equinum* und viele *Ophrys phryganae* in der sehr kleinblütigen Variante des griechischen Festlandes. Dort fliegende *Andrena nigroaenea*-Männchen versuchten auf den verblühten *O. lupercalis* zu kopulieren, niemals jedoch auf den *O. leucadica* oder gar *O. iricolor*. Mit *O. leucadica* kopulierten viele der frisch geschlüpften *Andrena flavipes*-Männchen.

In Kephallonia angekommen, zeigte mir Frau Hirth eine Blütenkollektion einer *O. iricolor* ähnlichen Pflanze von Levkas. Sie erinnerten mich sofort an *O. mesaritica.* Da ich bei Athen einige *Andrena nigroaenea*-Männchen gefangen und lebend mitgenommen hatte, bot ich diesen jene Blüten aus Levkas an. Zu unserer Freude kopulierten sie sofort heftig mit den Blüten. Ihnen anschließend und im Wechsel gebotene O. *leucadica, O. cinereophila* (von Athen) oder *O. iricolor* (von Athen) wurden stets ignoriert !
In Kephallonia fanden wir schließlich an zwei Lokalitäten in ca. 400-500m Seehöhe viele total verblühte *fusca*-Pflanzen, die trotz des Zustandes als *iricolor* ähnlich identifizierbar waren. Zum Glück fand ich eine noch intakte Pflanze, bei der die Blüte eindeutig als *O. mesaritica* erkennbar war: Lippe dunkel, leuchtend blaugraues Mal, basale Labellum-Längswulste, Unterseite grün mit leicht rötlichem Einschlag. Eines meiner *Andrena nigroaenea*-Männchen zeigte noch schwache sexuelle Erregung und versuchte eine Kopula.
Nach all diesen Befunden haben wir nun ein neues Bild der Verbreitung von *Ophrys mesaritica*. Die Art hat als Bestäuber *Andrena nigroaenea.* Belege dafür stammen aus Korfu, Levkas, Kephallonia, Kythera und natürlich Kreta. Damit ist die Art von Südkreta über Kythera zu den Ionischen Inseln verbreitet. Ob sie auch in der westlichen Peloponnes vorkommt, ist derzeit nicht bekannt.

DNA-Analysen

Wir waren nun sehr gespannt, was die DNA-Analysen zu den Zuordnungen sagen werden. Es ist hier nicht der Ort, auf die Ergebnisse im Detail einzugehen. Dazu möge man in SCHLÜTER et al. (2007a-f) nachlesen. Zunächst clusterten die Proben innerhalb von Kreta gut zusammen und vor allem, sie sind klar getrennt von *O. iricolor*. Erwartungsgemäß stellt *O. mesaritica* eine Schwesterart zu *O. iricolor* dar. Interessant sind dagegen die Befunde aus Kephallonia und Levkas. Die *O. mesaritica*-Proben clustern jeweils mit den dortigen *O. iricolor*. Daraus könnte man den Schluss ziehen, dass entweder *O. mesaritica* häufiger mit den lokalen *O. iricolor* hybridisieren oder aber dass *O. mesaritica* mehrfach konvergent aus *O. iricolor* entstanden ist. Anhand der vorliegenden Daten lässt sich dies nicht entscheiden. Leider hatten wir zu wenige Daten bezüglich *O. lupercalis*, die ja *Andrena nigroaenea* als Bestäuber hat. Unsere AFLP-Daten sprechen aber gegen eine Hybridisierung mit den lokalen *O. lupercalis*. So bleibt als möglicher Hybrid- oder Introgressionspartner *O. iricolor*, die außerdem als die spät blühende Form und deutlich weiter verbreitet eher als Ursprung anzusehen ist. Andererseits lassen sich jedoch die *O. mesaritica*-Populationen anhand ihrer Blüten morphologischen Charakteristika gut zusammenfassen. Dies gilt übrigens auch für die Pflanzen aus Korfu, die nun ganz klar als *O. mesaritica* klassifiziert werden können.
In diesem Zusammenhang muss nun auch *O. iricolor* ssp. *maxima (O. eleonorae*)

gesehen werden. Diese ist der *O. mesaritica* durchaus ähnlich. Eine brauchbare Unterscheidung beider ist, dass *O. iricolor* ssp. *maxima* stets einen gelbgrünen Randsaum auf der Labellumunterseite hat, der bei *O. mesaritica* fehlt.
Sie ist nun aber ganz sicher aus der Hybridisierung oder häufigen Introgression zwischen *O. iricolor* und *O. lupercalis* hervorgegangen (Gölz & Reinhard 1988, 1990, Paulus & Gack 1995, Stöckl et al. 2005). Dies muss aber schon ziemlich lange zurückliegen, da *O. iricolor* ssp. *maxima* eine interessante Verbreitung aufweist, die sonst nur sehr alte tyrrhenische Elemente besitzen, nämlich Korso-Sardinien, Malta, Tunesien, O. Algerien. Tatsäch clustern sardische *O. iricolor ssp. maxima* **nicht** mit *O. mesaritica* oder *O. iricolor*! Die taxonomische Fassung dieses Komplexes ist nun durchaus schwierig. Blütenmorphologisch ist es sinnvoll, von *O. iricolor* ssp. *iricolor* zu sprechen, wenn man die südosteuropäisch-kleinasiatischen Populationen meint. Die zentralmediterranen Formen in Korso-Sardinien-Malta-Tunesien bilden eine weitere Einheit, die als *O. iricolor* ssp. *maxima* bezeichnet werden können. Für beide gilt, dass sie *Andrena morio* als Bestäuber haben. Bei den *O. iricolor* ssp. *maxima* Formen „mischt“ offensichtlich außerdem *Andrena nigroaenea* mit. Leider konnte ich bislang in Malta und Tunesien nur *Andrena nigroaenea* als Bestäuber nachweisen. Ob auch *Andrena morio* mitbestäubt, ist noch offen.
Im Falle von *O. mesaritica* hat sich nun herausgestellt, dass sie weiter verbreitet ist als bislang angenommen. Abgesicherte Nachweise gibt es aus Südkreta, Kythera, Kephallonia, Levkas und N.Korfu. Vermutlich kommt sie auch in Zakynthos vor, möglicher Weise auch auf dem jeweils benachbarten griechischen Festland. Man müsste hier Anfang-Mitte März auf Suche gehen.

1.3. *Ophrys omegaifera*-Gruppe

In diese Artengruppe gehören aus Kreta *O. omegaifera, O. fleischmannii, O. basilissa* und als Zwischenart zur *fusca*-Gruppe *O. sitiaca*. Im übrigen Mittelmeerraum gehören hierher noch *O. dyris* und *O. algarvensis,* als weitere sogenannte „Zwischenarten“ O. *vasconica, O. israelitica* und vielleicht sogar *O. mirabilis.* Die engeren Arten der Gruppe werden von Arten der Gattung *Anthophora* bestäubt. *O. sitiaca* und *O. israelitica* sind wahrscheinlich hybridogenen Ursprungs. Zumindest vermittelt ihre Blütenmorphologie diesen Eindruck. Im östlichsten Mittelmeerraum nehmen sie bestäubungsökologisch die dort fehlenden *Ophrys leucadica* und *O. lupercalis* ein (Paulus & Gack 1990a,c). Ihre Bestäuber sind *Andrena nigroaenea (sitiaca)* und *Andrena flavipes (israelitica). O. algarvensis* vom Süden der iberischen Halbinsel hat interessanter Weise *Colletes albomaculatus* als Bestäuber (Nachweise April 2004 nahe Torremolinos/Malaga, Paulus unveröff.). Ziel unserer DNA-Analysen war hier zu prüfen, ob die Artengruppe monophyletisch ist und natürlich, wie sich *O. sitiaca* einordnen läßt.

1.3.1. *O. omegaifera* Fleischmann 1925 (Abb. 11a)

Die Art ist im südöstlichen Mittelmeerraum weit verbreitet, vor allem in Kreta, Karpathos, Rhodos, entlang der türkischen Ägäisküste nach Norden über Samos mindestens bis Chios, südwestliche Türkei, dann Naxos. Als Bestäuber haben wir

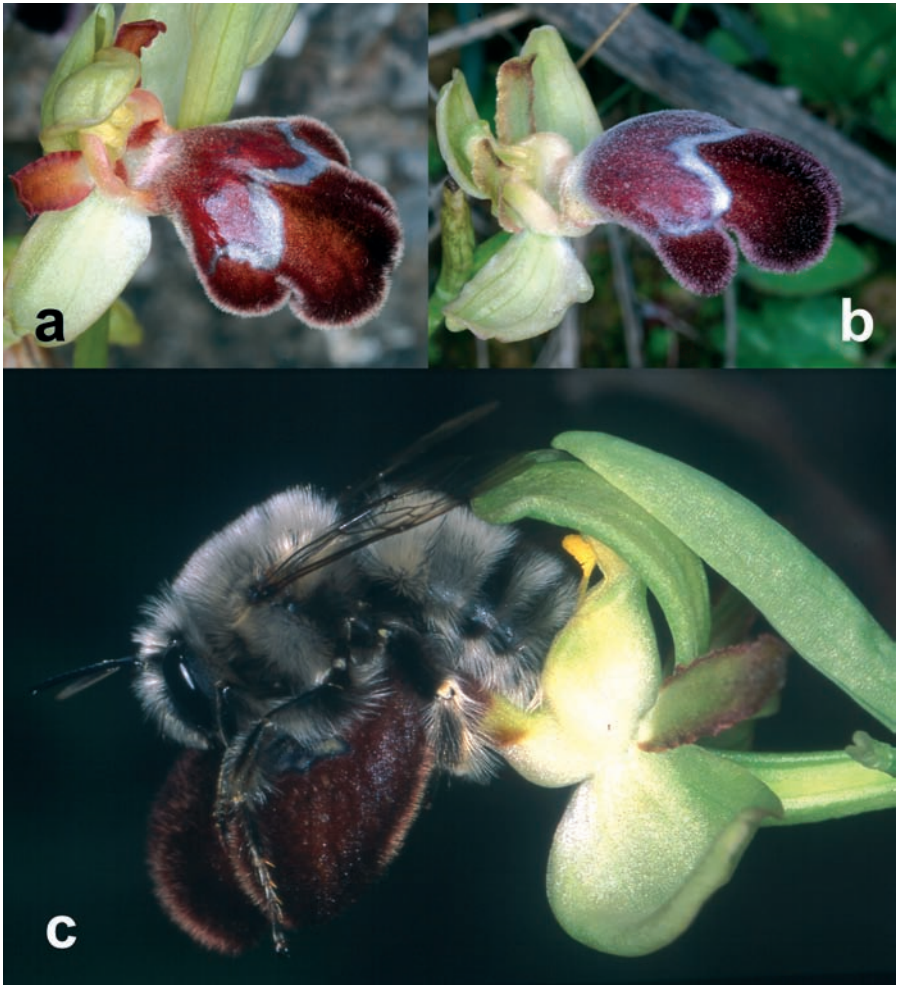

Abb. 11: *Ophrys omegaifera* (a) und *O. basilissa* (b) sind zwei ähnliche Arten, die phänologisch gut getrennt sind. Doch kommt es lokal sehr wohl zu Blüh-Überschneidungen (a + b: beide S.Kreta Vasiliki, Asteroussia-Berge 17.3.2005); doch Bestäuber-Wahltests zeigten, dass beide Bestäuber stets nur „ihre" *Ophrys*-Art wählen: c.: *Anthophora subterranea* (= *nigrocincta*) nur *Ophrys basilissa* (S.Kreta, Phaistos 18.2.2001) und *Anthophora dalmatica* (= *atroalba* ssp.*agamoides*) nur *O. omegaifera.*

schon früh *Anthophora dalmatica* (= nach BROOKS 1988 neuer Name für *A. atroalba* ssp. *agamoides*) in Kreta (PAULUS & GACK 1986), Karpathos, Rhodos und Naxos (PAULUS & GACK 1990a,c) feststellen können. In Rhodos fand sich jedoch oft als weiterer Bestäuber *Anthophora nigriceps*, ohne dass wir Hinweise hatten, eine weitere Art vor uns zu haben. In der Zwischenzeit mehrten sich jedoch Hinweise, dass in Rhodos eventuell eine frühe und eine späte *omegaifera* vorkommen. Ganz sicher ist dies in Samos, wo ich zusammen mit MONIKA HIRTH im Februar 2005 frisch aufblühende Pflanzen von einer omegaifera-Sippe fand, die im Kolorit an *O. basilissa* erinnerten, deren Blüten aber zu klein schienen. Nach Aussage von Frau Hirth blüht außerden mindestens 4 Wochen später eine „normale" *omegaifera*. Bestäubertests in Samos zeigten schließlich, dass ein Teil der Pflanzen von *Anthophora nigriceps* heftig besucht wurden. Die, die nicht besucht wurden, gehörten vermutlich zu *O. basilissa*, wie sich allerdings erst nach der DNA-Analyse in Wien herausstellte. In Chios sah ich übrigens auch *Anthophora atriceps* mit abdominalen Pollinien (Mitte April 2005), so dass dieses Problem vielleicht auch auf dieser Insel besteht. Wir haben uns von der DNA-Seite noch zu wenig diesem Problem gewidmet, so dass ich noch nicht mehr sagen kann. Bislang deutet sich an, dass wir eventuell im Bereich der Dodekanes von Rhodos bis Chios eine weitere *omegaifera*-Sippe haben, deren Bestäuber *Anthophora atriceps* ist.

1.3.2. *Ophrys basilissa* ALIBERTIS & REINHARD 1990 (Abb. 11 b, c)

Die großblütige *O. basilissa* ist in Kreta weit verbreitet (siehe Karte in KRETZSCHMAR et al. 2002). HIRTH & SPAETH (1994) fanden sie auch auf den Inseln Leros und Kalymnos, so dass der Fund auf Kos (PAULUS & SALKOWSKY 2007) nicht gänzlich überraschend war. TAYLOR (2005) gibt sie auch für Chios an. Inzwischen konnten PAULUS & HIRTH (unveröff.) diese Art auch in Rhodos nachweisen. Als Bestäuber hatte ich die große silbergraue *Anthophora subterranea* (unter dem damals gültigen Namen *Anthophora nigrocincta*) gefunden (PAULUS 1988). Ich hatte jedoch nur wenige Tiere gesehen, so dass dieser Befund einer Bestätigung bedurfte. Dies ist inzwischen ausgiebig geschehen. Zusammen mit HANS SALKOWSKI konnte ich nahe Phaistos in Südkreta im Februar 2003 zahlreiche Pseudokopulationen mit dieser auffälligen Pelzbiene sehen. Auch bei Gournia und Kalamafka fand ich weitere Tiere, die pseudokopulierten.
Auch in Kos flog die auffällige Pelzbiene an vielen Lokalitäten, so dass wir auf dieser Insel tatsächlich in kurzer Zeit viele sehr schöne Anflüge mit ausgiebigen Pseudokopulationen beobachten konnten. Damit ist bestätigt, dass *O. basilissa* eine eigenständige Spezies ist und dass die Populationen in Kos identisch sind mit denen in Kreta. Die Zusammengehörigkeit wurde durch unsere DNA-Analysen eindrucksvoll bestätigt (SCHLÜTER et al. 2007). Die Proben aus Kos clusterten

vollständig mit denen der verschiedenen Lokalitäten in Kreta. *O. basilissa* hat eine gewisse Anziehung auch für *Andrena*-Arten. In Kreta und Samos konnte ich mehrfach die silbergraue *Andrena bicolorata* bei heftigen Pseudokopulationen sehen. Doch waren diese Männchen stets zu klein, um Pollinarien zu entnehmen. Auch PRESSER (mündl.Mittl.) sah in Kreta eine *Andrena* (vermutlich *A. bimaculata*) auf *O. basilissa*. Diese Männchen kopulierten auch auf *O. creticola* (siehe http://www.guenther-blaich.de/ophpoll6.htm). Diese Bienen haben allerdings auch Pollinarien entnommen.
Wie schon erwähnt fanden MONIKA HIRTH und ich im Osten von Samos *omegaifera*-Pflanzen, deren Zuordnung keineswegs gesichert schien. Zu meiner Überraschung clusterten einige der Pflanzen von Samos vollständig mit *basilissa* aus Kreta und Kos. Daraus muss ich den Schluss ziehen, dass *O. basilissa* auch in Samos vorkommt und wir dies vor Ort nicht realisiert hatten. Um hier ein klareres Bild zu erhalten, müssen die Pflanzen in Samos genauer untersucht werden.

1.3.3. *Ophrys fleischmannii* HAYEK 1926

Die gut charakterisierte Art ist wohl auf Kreta endemisch. DELFORGE (1995) meldete sie zwar auch von Paros, doch gibt es trotz intensiver Nachsuche keine neuen Funde. Die Meldung von der Insel Idra bezieht sich ganz sicher nicht auf *O. fleischmannii,* sondern eher auf *O. israelitica* oder gar eine weitere unbeschriebene Art (Fotos LÄPPLE, Karlsruhe).
Unsere DNA-Proben stammen alle vom Thripti-Massiv, wo die Art offensichtlich einen Verbreitungsschwerpunkt hat. Als Bestäuber haben PAULUS & GACK (1990a) *Anthophora sicheli* gefunden. In Wahltests zeigten diese Pelzbienen keinerlei Interesse für *O. omegaifera*.

1.3.4. *Ophrys sitiaca* PAULUS & ALIBERTIS 1988

Wir haben diese Art zwar aus Ost-Kreta beschrieben (Paulus 1988b), doch wie sich später herausstellte, ist sie in der südöstlichen Ägäis weit verbreitet. Die Blüte vermittelt den Eindruck einer hybridogenen Art zwischen *O. omegaifera* aggr. und *O. fusca* aggr. Als Bestäuber fand ich in Kreta und Samos *Andrena nigroaenea*. Dies konnte später mehrfach bestätigt werden. Die Duftanalyse zeigte auch, dass *O. sitiaca* zu den parallel entstanden Arten gehört mit dem für *Andrena nigroaenea* attraktiven Duftspektren (STÖKL et al. 2005). Zur DNA-Analyse wurde Material aus Kreta, Kos und Samos herangezogen. Im Übrigen kann ich die Angaben von KRETZSCHMAR et al. (2002) nur bestätigen, dass die Art im Thripti-Massiv deutlich zurückgegangen ist. Die Typus-Lokalität ist schon vor vielen Jahren durch einen Waldbrand zerstört worden. Dort standen damals viele 100 Exemplare !

2. Arten aus Spanien:

2.1. *Ophrys dyris* Maire 1931

Ophrys dyris kommt im westlichen Nordafrika und in Südspanien vor. Weitere Lokalitäten finden sich in Katalonien und auf den Balearen. Unsere DNA-Proben stammen aus der Sierra de Mijas bei Torremolinos-Fuengirola in S.Andalusien. Es handelte sich Mitte April um die allerletzten noch blühenden Exemplare. Gleichzeitig fand ich in Hochblüte *Ophrys algarvensis*, so dass die DNA-Zuordnung zu *O. dyris* gesichert ist. Als Bestäuber fanden wir bereits vor vielen Jahren die grauschwarze *Anthophora atroalba* (Paulus & Gack 1983a,b). Die östliche *A. atroalba* ist inzwischen als eigenständige Art *Anthophora dalmatica* abgetrennt worden. Sie ist der Bestäuber von *Ophrys omegaifera* (Paulus & Gack 1986).

2.2. *Ophrys algarvensis* Tyteca & Ayuso & Walravens 2003 (Abb. 12a-c)

Diese der *O. dyris* entfernt ähnliche Art wurde erst kürzlich abgetrennt. Sie blüht später als *O. dyris* und hat eher flache Lippen mit abstehenden Seitenlappen und sieht darin *Ophrys mirabilis* aus Sizilien ähnlich. Sie kommt vor allem in der Algarve in Südportugal vor, aber auch im Bereich der Sierra de Mijas in Andalusien. An zwei Fundstellen fand ich Mitte April viele Pflanzen in Hochblüte. Als Bestäuber stellte sich überraschenderweise die Seidenbiene *Colletes albomaculatus* heraus. Die Attraktion war sehr stark und ich sah viele Pseudkopulationen mit mindestens 10 verschiedenen Männchen. Gleichzeitig gebotene *O. dyris* wurde ignoriert. Dieselbe Bienenart ist übrigens der Bestäuber von *Ophrys gortynia* in Kreta (Paulus unveröff.). Leider haben wir diese neue Art in unsere DNA-Auswertung noch nicht einbeziehen können.

2.3. Einige Ergebnisse der DNA-Analysen

Alle Arten der engeren Gruppe (*omegaifera, dyris, basilissa* und *omegaifera*) gehören zusammen. In einigen Analysen fällt allerdings *O. dyris* heraus.
O. basilissa von Kreta, Kos und Samos gehören zusammen. Auch *O. omegaifera* aus Kreta und Samos clustern gut zusammen.
Interessant sind die Resultate für *O. sitiaca*. Sie enthält Genom von *O. omegaifera* und ist über die AFLP-Daten fast immer nicht zu trennen. Dies scheint die These einer hybridogenen Entstehung zu stützen. Die frühe Blühzeit und *Andrena nigroaenea* als Bestäuber impliziert als ursprünglichen Kreuzungspartner *Ophrys lupercalis*, die allerdings im gesamten heutigen Areal von *O. sitiaca* fehlt. Dies könnte bedeuten, dass *O. lupercalis* über die vermutete „Palaeohybridisierung“ vollständig in *O. sitiaca* aufgegangen ist. Interessant wäre hier der Vergleich mit

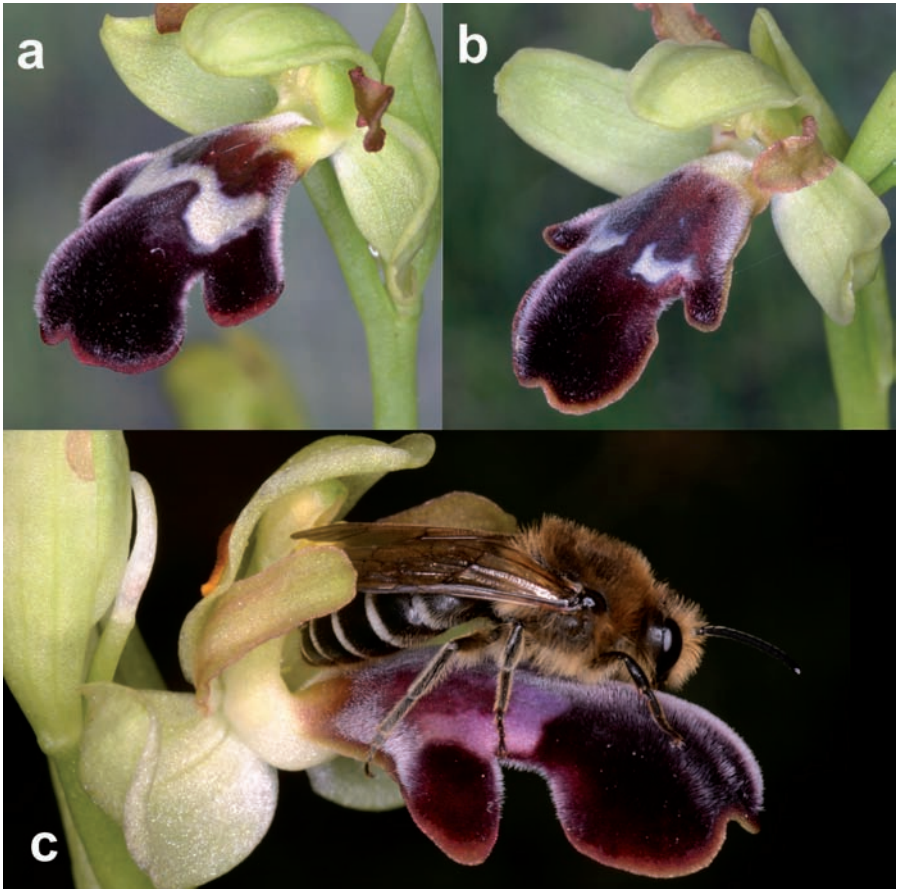

Abb. 12: Die Seidenbiene *Colletes albomaculatus* ist der Bestäuber der südspanischen *Ophrys algarvensis* (a – c) (S.Spanien, Andalusien, Las Delicias bei Coin, 11.4.2004).

Ophrys israelitica. Hier scheint dasselbe parallel gelaufen zu sein. Der Kreuzungspartner sollte hier *O. leucadica* sein. Auch hier schließen sich *O. leucadica* und *O. israelitica* in ihrer Verbreitung aus. Phylogeographisch noch nicht verstanden ist hier die Verbreitungsenklave von *O. israelitica* in Naxos und Andros, die vollständig umschlossen ist von *O. leucadica*-Vorkommen.

2.4. *Ophrys sitiaca* und *O. mesaritica* haben denselben Bestäuber

Da beide Arten denselben Bestäuber, nämlich *Andrena nigroaenea,* haben, stellt sich die Frage, wie beide Hybridisierung vermeiden. Eine genaue Arealanalyse in

Kreta, wo beide Arten zusammen vorkommen könnten, zeigte aber rasch, dass sie niemals syntop wachsen. *O. sitiaca* kommt in Kreta praktisch nur im Thripti-Massiv und sehr einzeln im östlichsten Kreta, am Jouchtas südlich Knossos und östlich Agia Galini in Südkreta vor. *O. mesaritica* dagegen ist ausschließlich in den Asteroussia-Bergen, bei Phaistos und westlich Zaros verbreitet. Einzelne Angaben in Kretzschmar et al. (2002) stammen aus Acrotiri und bei Rodovani. Über die Gründe der völlig getrennten Areale innerhalb Kretas wissen wir nichts. Sie führen aber dazu, dass eine Hybridbildung de facto nicht stattfindet.

3. Bemerkung zu einigen Arten der *fusca*-Gruppe in Rhodos

Paulus (2001b) hatte aus Rhodos auf Grund blütenmorphologischer, phänologischer Differenzen und teilweise auf Grund von neuen Bestäuberbefunden eine Reihe neuer Arten aus dem *fusca*-Kreis beschrieben. Die früh blühenden Arten haben wir nur bedingt in unsere Untersuchungen einbeziehen können, da wir nicht früh genug in Rhodos waren. Dies betrifft vor allem *O. leucadica, O. cinereophila* und *O. sitiaca.*

3.1. *Ophrys attaviria* Wenker & Rückbrodt 1990

Diese großblütige, ab Anfang April zu blühen beginnende Art hat *Andrena labialis* als Bestäuber (Untersuchungen in den Jahren 2003, 2005: Paulus unveröff.). Alle Populationen clustern sehr gut zusammen, auch die Pflanzen bei Lachania im Süden der Insel. Diese wurden verschiedentlich als mutmaßliche *O. eptapigiensis* bezeichnet und daraus abgeleitet, *eptapigiensis* sei eine Variante von *O. attaviria*. Dieser Schluss ist nicht begründet, da die Lachania-Populationen auch auf Grund der AFLP-Daten tatsächlich zu *O. attaviria* gehören.

3.2. *Ophrys eptapigiensis* H.F. Paulus 2001

Leider konnten wir die deutlich vor *O. attaviria* blühende Art nicht mehr finden, so dass wir keine DNA-Proben sammeln konnten. Das ist sehr schade, da gerade um diese Art viele Diskussionen bestehen. Doch scheint mir allen gemeinsam zu sein, dass niemand die echte *O. eptapigiensis* gesehen hat. Wie schon erwähnt, gehören die südrhodischen Populationen bei Lachania zu *O. attaviria*.

3.3. *Ophrys parvula* H.F. Paulus 2001

Diese markante, sehr kleinblütige Art habe ich vom Südzipfel in Rhodos beschrieben (N35º 53’ 30,2”/O 27º 46’ 40,7”, 50m) und stellt sich auch nach den DNA-Daten als gut begründete Art heraus. Ihr Bestäuber ist die kleine *Andrena*

tomora (Paulus 2001b). Sie clustert auf Grund einer hohen genetischen Distanz in keiner Analyse mit *O. cinereophila* und hat mit ihr auch nichts zu tun. Sie stellt in der lokalen Analyse (nur Rhodos) eine Schwesterart zu *O. leucadica* dar! Bislang kennen wir diese Art nur aus dem äußersten Süden von Rhodos.

3.4. *Ophrys persephonae* H.F. Paulus 2001

Diese markane, hochwüchsige Waldart ist im Zentrum von Rhodos weit verbreitet. Sie hat gewisse Ähnlichkeiten mit *Ophrys blitopertha* und könnte mit ihr verwandt sein. Sie blüht aber deutlich vor der Käfer-*fusca*. Der kleine Blatthornkäfer *Blitopertha lineolata* zeigte auch keinerlei Interesse für *O. persephonae*. Einen Bestäuber habe ich bisher nicht finden können. Offenbar ist die Art auch in der Südwesttürkei verbreitet (Kreutz 2003) und wird auch von Chios angegeben (Taylor 2005). Die mutmaßlichen *O. persephonae* von Chios, die ich gesehen habe, gehören jedoch alle zu *O. blitopertha*. In den DNA-Analysen der rhodischen Pflanzen stellen sie sich als eine gut geschlossene Einheit dar und als nahe Verwandte von *O. leucadica* heraus. Allerdings hatten wir kein Material von *O. blitopertha*, so dass daraus kein weiterer Schluss gezogen werden kann.

3.5. *Ophrys lindia* H.F. Paulus 2001

Ich habe diese Art vom Südzipfel südlich Kattavia in Rhodos beschrieben. Dort blüht sie in „feuchteren“ Senken ab Ende März. Als Bestäuber habe ich später *Andrena truncatilabris* finden können (Paulus 2006). Ich hatte zwar nur 3 Männchen, die aber auf vielen Blüten zahlreiche Pseudokopulationen zeigten. *Andrena labialis, Andrena tomora* und die allerletzten Männchen von *Andrena flavipes* ignorierten die Blüten.
Ich habe zwar mehrfach Proben am locus typicus (N 35º 53’ 37,1”/0 26º 46’ 21,5”, 40m) gesammelt, doch war aus ihnen aus unbekannten Gründen nie genügend DNA-Material zu extrahieren. So musste die schöne Art unberücksichtigt bleiben.

3.6. *Ophrys omegaifera* Fleischmann 1925

Im Bergland von Rhodos (Profitis Elias und am Attaviros) fanden wir im April noch einige blühende Pflanzen. Diese Proben clusterten sehr gut untereinander und vor allem mit den kretischen Populationen. Als Bestäuber haben wir schon vor Jahren dieselbe Pelzbienenart gefunden, wie in Kreta, Karpathos, Naxos, nämlich *Anthophora dalmatica*, die früher *A. atroalba* ssp. *agamoides* genannt wurde. Wie schon erwähnt, findet man aber nicht selten die schwärzlichere *Anthophora atriceps* mit abdominalen Pollinarien, bei denen ich nicht sicher bin, ob sie diese nicht doch von einer früher blühenden Form von *O. omegaifera* haben. Bestärkt wurde ich in dieser Annahme durch unsere Befunde in Samos, wo dies ganz offensichtlich so ist.

4. Neue Bestäuberbefunde in Kreta und Rhodos

Der Vollständigkeit halber sollen hier ein paar neue Bestäuberbefunde kurz besprochen werden.

4.1. Kreta

***Ophrys gortynia* (Baumann & Künkele) Paulus 1988 (Abb. 13)**

Nachdem es mir seit vielen Jahren nicht gelungen ist, einen Bestäuber zu finden, war ich im Mai 2005 erfolgreich. Die Überraschung war groß, als sich die Seidenbiene *Colletes albomaculatus* (Colletidae) als sehr effektiver Pollinator herausstellte. Die bei Fotinos-Armeni südlich Rethymnion vor allem an *Reseda* patrouillierenden Männchen stürzten sich immer wieder auf *Ophrys gortynia*-Blüten und pseudokopulierten sehr heftig. Damit ist endlich der Artstatus dieser aus der *O. sphegodes*-Gruppe stammenden Sippe bestätigt. Bemerkenswert ist, dass dieselbe Bienenart der Bestäuber von *Ophrys algarvensis* in Andalusien ist. Hier konnte ich im April 2004 zahlreiche Pseudokopulationen sehen.

Abb. 13: Die Seidenbiene *Colletes albomaculatus* ist der Bestäuber von *Ophrys gortynia* (links: Südost-Kreta, Pilalimata 2.4.2006; rechts: Westkreta bei Armeni, 11.5.2005).

***Ophrys cretensis* (Baumann & Künkele) Paulus 1988**

Paulus & Gack (1990) konnten *Andrena vachali* als Bestäuber finden. In den letzten Jahren konnte ich dies vielfach bestätigen, so dass auch hier der eigenständige Artstatus bestätigt ist.

Ophrys cf. herae aus Kreta ist *Ophrys grammica* (Willing & Willing) Devilliers & Devilliers-Terschuren

Nachdem Hirth (2005) endlich die Artengruppe um *Ophrys herae, grammica, epirotica* etc. geklärt hat, ist jetzt klar, dass die sehr früh blühende, bislang unspezifisch als *Ophrys cf. pseudomammosa* oder *O. cf. herae* geführt Art zu *Ophrys grammica* gehört. Als Bestäuber habe ich schon früher *Andrena nigroaenea* nachweisen können. *Ophrys herae* wurde aus Samos beschrieben und hat *Andrena thoracica* als Bestäuber. Hierher gehört auch *Ophrys janrenzii*, die nun als geographische Rasse zu *O. herae* gestellt werden konnte (Hirth 2005). *Ophrys grammica* hat als Bestäuber *Andrena nigroaenea*. Nachweise gibt es aus Korfu (Hirth 2005), aus Leukas und Kefalonia (Paulus & Hirth, unveröff.). Interessant ist allerdings, dass es in Kreta eine weitere cf. *O. grammica* gibt, die erst Anfang-Mitte April zu blühen beginnt. Die frühe *grammica* beginnt im Januar zu blühen und ist in der Regel Mitte-Ende März vollständig abgeblüht. Die späte *grammica* wächst an gänzlich anderen Standorten. Ich kenne sie vor allem von den unteren Südhängen des Ida-Gebirges (Zaros), Vasiliki in den Asteroussia-Bergen und von Rodovani (in Westkreta). Die Pflanzen sind Ende April/Anfang Mai in Hochblüte. Ihre Blüten sind etwas kleiner als die der frühen Variante, aber größer als die von *Ophrys cretensis.* Taxonomisch schwierig, aber biologisch interessant ist der Befund, dass auch diese Pflanzen von *Andrena nigroaenea* bestäubt werden. Es handelt sich hierbei um die 2. Generation dieser Bienenart. Dies ist demnach vermutlich eine Parallele zu *Ophrys lupercalis* und *O. arnoldii* in NO.Spanien (Arnold 1996). Ich werde an anderer Stelle darüber ausführlicher berichten.

Ophrys grigoriana Kretzschmar & Kretzschmar 1995

Diese eigenständige Art ist nicht identisch mit *Ophrys sphaciotica*. Letztere ist eindeutig ein Synonym mit *Ophrys spruneri,* wie die Untersuchung des Typus im Naturhistorischen Museum Wien erbrachte (Paulus 2006). Als Bestäuber tritt die große *Xylocopa violacea* auf. Sie wird wie bei den anderen *Ophrys*-Arten zu Pseudokopulationen veranlaßt, wie ich 2006 endgültig finden konnte.

Ophrys candica Greuter & Matthäs & Risse 1985

Auch diese Ragwurz entzog sich bislang meinen Bemühungen, einen Bestäuber zu finden. Im Mai 2005 konnte ich aber viele Pseudokopulationen und fliegende Männchen mit Kopfpollinarien von *Eucera furfurea* sehen. Bei allen von Langhornbienen bestäubten *Ophrys*-Arten muß man, wie ich in den letzten Jahren immer wieder feststellen musste, sehr vorsichtig sein, da die bislang konstatierte hohe Spezifität der Anlockung nicht immer gegeben ist. Es sind daher deutlich

kritischere Tests notwendig, um eine enge Beziehung aufzeigen zu können. Im Falle von *Eucera furfurea* kann ich aber sagen, dass die Befunde so eindeutig sind, dass diese Langhornbiene der reguläre Bestäuber ist.

***Ophrys episcopalis* Poiret 1816**

Entgegen meiner früheren Vermutung kann ich jetzt sagen, dass es mit Kretzschmar et al. (2002) nur eine einzige *Ophrys episcopalis*-Sippe in Kreta gibt. Zahlreiche Bestäubertests in den letzten 5 Jahren zeigten, dass ausschließlich *Eucera (Synhalonia) cressa* der Bestäuber ist. Unsere früheren sehr großen cf. *episcopalis*-Blüten waren offenkundig Hybriden mit *O. heldreichii*. Diese waren nämlich attraktiv für die große *Eucera (Synhalonia) berlandi*. Dies gilt allerdings keineswegs für die anderen Ägäis-Inseln. Hier kommen tatsächlich mehrere als *O. episcopalis* geführte Sippen vor.

4.2. Rhodos

***Ophrys attaviria* Wenker & Rückbrodt 1990**

Nachdem ich zunächst nur eine schwache Attraktivität für *Andrena nigroaenea* finden konnte (Paulus 1999), habe ich inzwischen viele Nachweise für *Andrena labialis* als Bestäuber. Wie oben schon erwähnt, gehören auch die Populationen im Süden von Rhodos bei Lachania zu *O. attaviria*. Diese Befunde sind interessant, da *Andrena labialis* inzwischen als Bestäuber von *Ophrys epirotica* (Hirth 2005), von uns als mutmaßlicher Bestäuber von *O. calocaerina* („*O. labialis-fusca*“) angegeben wird (Paulus & Gack 1986). Delforge (2005) nennt diese Biene als Bestäuber von *Ophrys lucana*, ohne eine Quelle anzugeben.

5. Danksagungen

Wir haben in erster Linie zu danken für die finanziellen Unterstützungen eines 3-jährigen *Ophrys*-Projektes (PAULUS: P16727-B03) durch den Österreichischen Wissenschaftsfund (FWF), sowie der Österreichischen Akademie der Wissenschaften (ÖAW) im Rahmen eines KIÖS-Projektes (**K**ommission für **i**nterdisziplinär-**ö**kologische **S**tudien) (Finanzierung von Reisen und Materialsammlungen für Fingerprinting-Auswertungen in Kreta und Rhodos). Alle mühevollen und kompetenten DNA-Auswertungen stammen von PHILIPP SCHLÜTER (jetzt Universität Zürich). Ohne die Mitwirkungen von GUDRUN KOHL (Wien) (AFLPs, Sequenzierungen etc.) sowie PAULO & CLAUDETE RUAS (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico of Brazil) (AFLPs, RTNs) wären viele Labor-Arbeiten schwierig gewesen. Auf einigen meiner Reisen haben mich Frau MONIKA HIRTH (Freiburg) (Korfu, Kephallonia, Samos) und HANS SALKOWSKI (Valendar) (Kreta, Kos) begleitet und durch zahlreiche Diskussionen stimuliert. Von beiden erhielten wir weiteres Material getrocknet in Silikagel. Material beschafften auch Orchideenkollegen aus Wien, allen voran MATTHIAS FIEDLER und JOHANNES STÖKL (jetzt Ulm) (vor allem Material aus Mallorca). Mein früherer Mitarbeiter Prof. Dr. MANFRED AYASSE (jetzt Univ. Ulm) machte zusammen mit JOHANNES STÖKL die gaschromatografischen Analysen gekoppelt mit elektrischen Ableitungen an den Antennen der Bienenmännchen (GC-EADs) in der *fusca*-Gruppe.

Für die Bestimmungen der Bestäuberbienen habe ich den Herren FRITZ GUSENLEITNER (Linz) *(Andrena)*, STEFAN RISCH (Leverkusen) *(Eucera)*, MICHAEL KUHLMANN (Münster) *(Colletes)* und MAXIMILIAN SCHWARZ (Ansfelden) *(Anthophora)* zu danken. Ohne deren wertvolle Spezialistenarbeit wären viele Aussagen nicht möglich.

Nicht zuletzt habe ich meiner Frau Dipl.-Biol. URTE PAULUS und meinen beiden Kindern Maria und Marko zu danken, die mich ebenfalls auf vielen Sammelreisen begleitet und tatkräftig unterstützt haben.

6. Literatur

Aceto, S. & Caputo, P. & Cozzolino, S. & Gaudio, L. & Moretti, A. (1999): Phylogeny and evolution of *Orchis* and allied genera based on ITS DNA variation: Morphological gaps and molecular continuity. – Mol.Phylogenetic Evol. 13: 67-76.

Alibertis, A. (1997): Die Orchideen von Kreta und Karpathos. Eigenverlag Heraklion, 159 S.

Alibertis, C. & A. (1989): Die wilden Orchideen Kretas. – G. Detorakis, Heraklion, 176 S., 209 Farbfotos.

Arnold, J.E. (1996): Notas para una revision del genero *Ophrys* L. en Cataluna II. – Fol. Bot. Misc. (Barcelona) 10: 85-105.

Ayasse, M. & Schiestl, F & Paulus, H.F. & Erdmann, D. & Francke, W. (1996): Does an Ophrys plant cheat a pollinating male bee more than once ? – Proc. XX.Int.Congr.Entomol.Firence (Italy): 255.

Ayasse, M. & Schiestl, F.P. & Paulus, H.F. & Erdmann, D. & Francke, W. (1997): Chemical communication in the reproductive biology of *Ophrys sphegodes*. – Mitt.Dtsch.Ges.Allg.Angew.Ent. 11: 473-476.

Ayasse, M. & Schiestl, F.P. & Paulus, H.F. & Löfstedt, C. & Hansson, B. & Ibarra, F. & W. Francke (2000): Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid *Ophrys sphegodes*: How does flower-specific variation of odor signals influence reproductive success? – Evolution 54 (6): 1995-2006.

Ayasse, M. & Schiestl, F.P. & Paulus, H.F. & Ibarra, F. & W. Francke (2003): Pollinator attraction in a sexually deceptive orchid by means of unconventional chemicals. – Proc.Roy.Soc.London B 270: 517-522.

Bateman, R.M., & Pridgeon, A.M. & Chase M.W. (1997): Phylogenetics of subtribe *Orchidinae* (Orchidoidea, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 2. Infrageneric relationships and reclassification to achieve monophyly of *Orchis* sensu strictu. – Lindleyana 12 (3): 113-141.

Bateman, R. M. (2001): Evolution and classification of European orchids: insights from molecular and morphological characters. – J. europ. Orchid. 33: 33-119.

Bateman, R. M. & Hollingsworth, P. M. & Preston, J. & Yi-Bo, L., & Pridgeon, A. M. & Chase, M. W. (2003): Molecular phylogenetics and evolution of Orchidinae and selected Habenariinae (Orchidaceae). – Bot. J. Linn. Soc. 142: 1-40.

Baumann, H. & Künkele, S. & Lorenz, R. (2006): Die Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten. – Ulmer Naturführer, Weltbild, Stuttgart, 333 Seiten.

Bernardos, S. & Amich, F. & Gallego, F. (2003): Karyological and taxonomical notes on *Ophrys* (Orchidoideae, Orchidaceae) from the Iberian Peninsula. – Bot. J. Linn. Soc. 142: 395-406.

Bernardos, S. & Crespí, A. & Del Rey F. & Amich. F. (2005): The section *Pseudophrys* (*Ophrys*, Orchidaceae) in the Iberian Peninsula: a morphometric and molecular analysis. – Botanical Journal of the Linnean Society 148: 359-375.

Brooks, R. W. (1988): Systematics and phylogeny of the Anthophorine bees (Hymenoptera: Anthophoridae; Anthophorini). – The University of Kansas Science Bulletin 53 (9): 436-575.

Corander, J. & Waldmann, P. & Sillanpää, M. J. (2003): Bayesian analysis of genetic differentiatoin between populations. – Genetics 163: 367-374.

Cozzolino, S. & D'emerico S. & Widmer A. (2004): Evidence for reproductive isolate selection in Mediterranean orchids: karyotype differences compensate for the lack of pollinator specificity. - Proceedings of the Royal Society of London B. 271: 259-262.

Delforge, P. (1993): Remarques sur les Orchidées précoces de l'île de Malta. – Les Naturalistes belges 74(3): 93-106.

Delforge, P. (1995): Les Orchidées des îles de Paros et Antiparos (Cyclades, Grèce). Observations, cartographie et description d'*Ophrys parosica*, une nouvelle espèce du sous-group d'*Ophrys fusca*. – Les Naturalistes belges 76, 3 (special «Orchidées» no. 8): 144-221.

Delforge, P. (2005): Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient. 3. Auflage. – Delachaux et Niestlé, Lausanne, Paris, 640 S.

Devillers, P. & Devillers-Terschuren, J. (1994): Essai d'analyse systématique du genre *Ophrys*. – Natural.belges (Orchid. 7 suppl.) 75: 273-400.

Devos, N. & Tyteca, D. & Raspé, O. & Wesselingh, R.H. & Jackemart, A.-L. (2003): Patterns of chloropast diversity among western European *Dactylorhiza* (Orchidaceae). – Plant Syst.Evol. 243: 85-97.

Detto, C. (1905): Blütenbiologische Untersuchungen. I. Über die Bedeutung der Insektenähnlichkeit der *Ophrys*blüte. – Flora (Allg.Bot.Zeitung, Marburg) 94: 287- 329.

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

Godfery, M.J. (1925b): The fertilisation of *Ophrys speculum*, *O. lutea* and *O. fusca*. – Orchid Rev.33: 67-69, 195.

Godfery, M.J. (1927): The fertilisation of *Ophrys fusca* Link. – J.Bot.London 65: 350-351.

Godfery, M.J. (1930): Further notes on the fertilisation of *Ophrys fusca*, and *O. lutea*. – J.Bot.London 68: 237-238.

Gölz, P. & Reinhard, H.R. (1975): Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertoloniiformis* I. – Ber.Schweiz.Bot.Ges. 85: 31-36.

Gölz, P. & Reinhard, H.R. (1979): Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertoloniiformis O*. & E. Danesch (2.Teil). – Ber.Schweiz.Bot. Gesellsch. 89 (1/2): 63-79.

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

Gölz, P. & Reinhard, H.R. (1985): Statistische Untersuchungen an *Ophrys bornmuelleri* M. Schulze und *Ophrys kotschyi* H. Fleischmann & Soo – Mitt.Blatt Arbeitskreis heim.Orchid. Baden-Württemb. 17(3): 446-491.

Gölz, P. & Reinhard, H.R. (1988): Beitrag zur Orchideenflora Sardiniens (1.Teil) – Mitt.Bl.Arbeitskr.Heim.Orchid. Baden-Württ. 20 (1): 103-150.

Gölz, P. & Reinhard, H.R. (1990): Beitrag zur Orchideenflora Sardiniens (2.Teil) – Mitt.Bl.Arbeitskr.Heim.Orchid. Baden-Württ. 22 (3): 405-510.

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

Grant, V. (1949): Pollination systems as isolating mechanism in angiosperms. – Evolution 3: 82-97.

GUSENLEITNER F. & SCHWARZ M. (2002): Weltweite Checkliste der Bienengattung *Andrena* mit Bemerkungen und Ergänzungen zu paläarktischen Arten (Hymenoptera, Apidae, Andreninae). – Entomofauna (Linz). Zeitschrift für Entomologie, Supplement 12, 1-1280.

HIRTH, M. & SPAETH, H. (1994): Beitrag zur Orchideenflora der ostaegaeischen Inseln Arkoi, Kalymnos, Leipsoi, Leros, Patmos, Phournoi, Telendos: *Ophrys calypsus* – eine neue *Ophrys*-Art, *Serapias patmia* – eine neue *Serapias*-Art. – Jour.Eur.Orchid. 26 (3/4): 426-621.

HEDRÉN, M. (2002): Speciation patterns in the *Dactylorhiza incarnata/maculata* polyploid complex (Orchidaceae): evidence from molecular markers. – J.Europ.Orchid. 31: 707-731.

HEDRÉN, M. & FAY, M.F. & CHASE, M.W. (2001): Amplified fragment length polymorphisms (AFLP) reveal details of polyploid evolution in *Dactylorhiza* (Orchidaceae). – American Journal of Botany 88: 1868-1880.

KRETZSCHMAR, H. & KRETZSCHMAR, G. & ECCARIUS, W. (2002): Orchideen auf Kreta, Kasos und Karpathos. Ein Feldführer durch die Orchideenflora der zentralen Insel der Südägäis, Selbstverlag H. Kretzschmar, Bad Hersfeld, Germany.

KREUTZ, C.A.J. (2003): Feldführer der türkischen Orchideen. – Selbstverlag, Landgraaf, NL., 204 Seiten.

KREUTZ, K. (2004): Kompendium der europäischen Orchideen. – Selbstverlag: Kreutz Publishers, Landgraaf, Niederlande, 239 pp.

KULLENBERG, B. (1952): Recherches sur la biologie floral des *Ophrys*. – Bull.Soc.Hist.Nat.Afr.N.43: 53-62.

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

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

NEAL, P.R. & DAFNI, A. & GIURFA, M. (1998): Floral symmetry and its role in plant-pollinator.-systems: terminology, distributions and hypotheses. – Ann.Rev.Ecol.Syst.29: 345-373.

PASTEUR, G. (1982): A classificatory review of mimicry systems. – Ann.Rev.Ecol.Syst.13: 169-199.

PAULUS, H.F. (1978): Co-Evolution von Blüten und ihren tierischen Bestäubern – 20. Phylogenet. Symp.: Co-Evolution. – In: Sonderbände d. Naturwiss.Ver.Hamburg 2: 51-81 (P.Parey Verlag, Hamburg).

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

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

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

PAULUS, H.F. (1998): Der *Ophrys fusca* s.str. – Komplex auf Kreta und anderer Ägäisinseln mit Beschreibungen von *O. blitopertha, O. creberrima, O. cinereophila, O. cressa, O. thriptiensis* und *O. creticola* spp.nov. (Orchidaceae). – Jour.Eur.Orch. 30 (1): 157-201.

PAULUS, H.F. (2001a): Material zu einer Revision des *Ophrys fusca* s.str. Artenkreises I. *Ophrys nigroaenea-fusca, O. colletes-fusca, O. flavipes-fusca, O. funerea, O. forestieri* oder was ist die typische *Ophrys fusca* Link 1799 (Orchidaceae) ? – Jour.Eur.Orch. 33 (1): 121-177.

PAULUS, H.F. (2001b): Daten zur Bestäubungsbiologie und Systematik der Gattung *Ophrys* in Rhodos (Griechenland) mit Beschreibung von *Ophrys parvula, Ophrys persephonae, Ophrys lindia, Ophrys eptapigiensis* spp. nov. aus der *Ophrys fusca* s.str. Gruppe und *Ophrys cornutula* spec. nov. aus der *Ophrys oestrifera*-Gruppe (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). – Ber.Arbeitskrs. heim.Orchid. 18 (1): 38-86.

PAULUS, H.F. (2005): *Bestäubungsbiologie heimischer Orchideen (p. 98-140).* – In Arbeitskreise heimische Orchideen (Eds.): Die Orchideen Deutschlands. – Uhlstädt-Kirchhasel, 800 pp.

PAULUS, H.F. 2006, Deceived males – Pollination biology of the Mediterranean orchid genus *Ophrys* (Orchidaceae). – J.Europ.Orchid. 38 (2): 303-353.

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

PAULUS, H.F. & ALIBERTIS, C. & ALIBERTIS, A. (1990): *Ophrys mesaritica* spec.nov. H.F.Paulus & C. + A. Alibertis aus Kreta, eine neue Art aus dem *Ophrys fusca-iricolor*-Artenkreis (Orchidaceae). – Mittl.Bl. Arbeitskr. Heim.Orch.Baden-Württ. 22 (4): 772-787.

PAULUS, H.F. & GACK, C. (1980): Beobachtungen zur Pseudokopulation mit südspanischen *Ophrys*arten (Orchidaceae) – J.Ber. Naturwiss.Ver.Wuppertal 33: 55-68.

PAULUS, H.F. & GACK, C. (1981): Neue Beobachtungen zur Bestäubungsbiologie (Pseudokopulation) verschiedener südspanischer *Ophrys*arten, unter besonderer Berücksichtigung der Formenkreises *Ophrys fusca* agg. – Plant Syst.Evol. 137: 241-258.

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

PAULUS, H.F. & GACK, C. (1983b): Untersuchungen des *Ophrys fusca*-Formenkreises in Südspanien. Ein Beitrag zum Biospezieskonzept 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): 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. (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): Pollinators as prepollinating isolation factors: Evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae). – Israel J.Botany 39: 43-79.

PAULUS, H.F. & GACK, C. (1994): Signalfälschung als Bestäubungsstrategie in der mediterranen Orchideengattung *Ophrys* - Probleme der Artbildung und der Artabgrenzung - Brederoo, P. & Kapteyn den Boumeester, D.W. (edts.): Int.Symp.Europ.Orchids, Eurorchis 1992 (Utrecht/Haarlem) : 45-71.

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

PAULUS, H.F. & GACK, C. (1999): Bestäubungsbiologische Untersuchungen an der Gattung *Ophrys* in der Provence (SO.Frankreich), Ligurien und Toscana (NW.Italien) (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). – Jour.Eur.Orch. 31 (2): 347-422.

PAULUS H.F. & SALKOWSKI, H. (2007): Bestäubungsbiologische Untersuchungen an Winterorchideen in Kos und Kreta. – Manuskript

PEDERSEN, H.A. & FAURHOLDT, N. (2002): Ophrys – Versuchsweise Definitionen der Kategorien Art, Unterart und Varietät in der gattung und einige daraus resultierende taxonomische Änderungen. – Die Orchidee 53 (3): 341-346.

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

RIECHELMANN, A (1999): *Ophrys calypsus* HIRTH & SPAETH und *Ophrys phaseliana* D.n.U. Rückbrodt – zwei neue Orchideenarten auf Kreta. – Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid. 16(1): 66-71.

RÜCKBRODT, U. & RÜCKBRODT, D. & WENKER, S. & WENKER, D. (1990): Versuch einer Gliederung des *Ophrys fusca*-Komplexes auf Rhodos und Beschreibung von *Ophrys attaviria* Rückbrodt & Wenker spec.nov. – Ber.Arbeitskr.Heim.Orchid. 7: 7-17.

SCHIESTL, F. & AYASSE, M. & PAULUS, H.F. & ERDMANN, D. & FRANCKE, W. (1996): Variation of the pollinator attracting odor signal of Ophrys sphegodes subsp. sphegodes Miller. – Proc. XX.Int.Congr.Entomol.Firence (Italy): 255.

SCHIESTL, F.P. & AYASSE, M. & PAULUS, H.F. & ERDMANN, D. & FRANCKE, W. (1997a): Variations of floral scent emission and post-pollination changes in individual flowers of *Ophrys spegodes* subsp. *sphegodes* (Orchidaceae). – J.Chem.Ecol. 23 (12): 2881-2895.

SCHIESTL, F.P. & AYASSE, M. & PAULUS, H.F. & ERDMANN, D. & FRANCKE, W. (1997b): Variation of the pollinator-attracting odor signals and reproductive success in *Ophrys sphegodes* subsp. *sphegodes* Miller (Orchidaceae). – Mitt.Dtsch. Ges.Allg.Angew.Ent. 11: 477-480.

SCHIESTL, F.P. & AYASSE, M. & PAULUS, H.F. & LÖFSTEDT, C. & HANSSON, B.S. & IBARRA, F. & FRANCKE, W. (1999): Orchid pollination by sexual swindle. – Nature 399: 421-422.

SCHIESTL, F.P. & AYASSE, M. & PAULUS, H.F. & LÖFSTEDT, C. & HANSSON, B.S. & IBARRA, F. & FRANCKE, W. (2000): Sex pheromone mimikry in the early spider orchid (*Ophrys sphegodes*): patterns of hydrocarbons as the key mechanism for pollination by sexual deception. – J.comp.Physiol. A 186: 567-574.

SCHLÜTER P. M. & RUAS P. M. & KOHL G. & RUAS C.F. & STUESSY T.F. & PAULUS H.F. (2007a): Reproductive isolation in the *Ophrys omegaifera* complex (Orchidaceae). – Plant Syst.Evol. (im Druck).

SCHLÜTER P.M. & STUESSY, T.F. & PAULUS H.F. (2005): Making the first step: Practical considerations for the isolation of low-copy nuclear sequence markers. – Taxon 54 (3): 766-770.

SCHLÜTER P. M. & HARRIS S. A. (2006): Analysis of multilocus fingerprinting data sets containing missing data. – Mol. Ecol. Notes 6**:** 569-572.

SCHLÜTER P. M. & RUAS P. M. & KOHL G., & RUAS C. F. & STUESSY T. F. & PAULUS H. F. (2007b): Evolution of sexually deceptive *Ophrys fusca s.l.* (Orchidaceae) on Crete. – Evolution (submitted).

SCHLÜTER P. M. & RUAS P. M. & KOHL G. & RUAS C. F. & STUESSY T. F. & PAULUS H. F. (2007c): Evolution of the sexually deceptive orchid *Ophrys mesaritica* from *O. iricolor* by convergent pollinator shifts. – Bot. J. Linn. Soc. (submitted).

Schlüter, P. M. & Kohl G. & Stuessy, T. F. & Paulus H. F. (2007e): A screen of low-copy nuclear genes reveals the LFY gene as phylogenetically informative in closly related species of orchids (Ophrys). 56(2): 493-504. – Taxon.)

Schlüter, P. M. & Ruas P. M. & Kohl G. & Ruas C. F. & Stuessy T. F. & Paulus H. F. (2007f): Genetic structure of the Aegean *Ophrys leucadica* and *O. cinereophila* (Orchidaceae) and related taxa. – Mol. Ecol. (submitted).

Schlüter, P.M. & Stuessy, T.F. & Paulus, H.F. (2007d): Inferring evolutionary relationships in closely related taxa of the sexually deceptive *Ophrys* sect. *Pseudophrys* (Orchidaceae) from DNA fingerprint and sequence data. – American Journal of Botany (submitted).

Soliva, M., & Kocyan, A. & Widmer, A. (2001): Molecular phylogenetics of the sexually deceptive orchid genus *Ophrys* (Orchidaceae) based on nuclear and chloroplast DNA sequences. – Mol. Phylogenet. Evol. 20(1): 78-88.

Soliva, M. & Widmer, A. (2003): Gene flow across species boundaries in sympatric, sexually deceptive *Ophrys* (Orchidaceae) species. – Evolution 57(10): 2252-2261.

Sprengel, C.K. (1793): Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. – Historiae Naturalis Classica (Cramer, J. & Swann, H.K. edit.) Tomus XCVII, Friedrich Viehweg dem Aeltern, mit 25 Kupfertafeln, 444 S. (Reprint: 1972: Verl. von J. Cramer, 3301 Lehre).

Stökl, J. & Paulus, H.F. & Dafni, A. & Schulz, C. & Francke, W. & Ayasse, M. (2005): Pollinator attracting odour signals in sexually deceptive orchids of the *Ophrys fusca* group. – Plant Syst. Evol. 254: 105-120.

Sundermann, H. (1980): Europäische u. mediterrane Orchideen. 3.Aufl. – Brücke Verl.Hildesheim, 243 pp.

Swofford, D. L. (2002): PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4, Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Taylor, M. (2005): Illustrated checklist – Orchids of Chios, Inouses & Psara. – “Pelineo” Centre of Chian Studies, Chios (ISBN 960-88202-2-7), 99 Seiten, 58 Tafen.

Vos, P. & Hogers, R. & Bleeker, M. & Reijans, M. & van de Lee, T. & Hornes, M. & Frijters, A. & Pot, J. & Peleman, J. & Kuiper, M. & Zabeau, M. (1995): AFLP: A new technique for DNA fingerprinting. – Nucl. Acids Res. 23: 4407-4414.

[i] Entgegen meiner früheren Meinung stellt *Ophrys lupercalis* doch eine von der „typischen“ *O. fusca* verschiedene Art dar. Diese kommt auch in der Algarve und zumindest in der Serra Arrabida zusammen mit der typischen *fusca* vor. Neue Untersuchungen in Südportugal bestätigen, dass Delforge als Neotypus nicht *O. lupercalis*-Pflanzen, sondern eine weitere, eigenständige *fusca*-Form aus dem Raum Lissabon gewählt hat. Deren Bestäuber ist allerdings noch immer unbekannt. Diese Form ist meiner Meinung nach **nicht** identisch mit *O. colletes-fusca* aus Südspanien, zumal die Biene *Colletes cunicularius* in Portugal nicht vorzukommen scheint.

[ii] Darwin hätte übrigens am 12.2.2007 seinen 198. Geburtstag gehabt.

[iii] Da diese Autoren sogar Fachbotaniker sind, ist dies für die „Zunft“ besonders beschämend.

[iv] Das Institut für Botanik heißt inzwischen Department für Systematische Botanik und Evolutionsforschung.

[v] Bestäubungsbiologische Untersuchungen in Korfu machte ich zusammen mit Monika Hirth und Claudia Gack Anfang März 2000. *Ophrys mesaritica* (eine Zuordnung zu dieser kretischen Art wagte ich damals allerdings noch nicht) fanden wir mit zahlreichen Individuen in Hochblüte bzw. Ende der Blühzeit im Raum Strinilas – Sgourades – Spartilas (NO.Korfu) in 700-800m Seehöhe. *Ophrys lupercalis* fand sich dagegen nur in tieferen Lagen (z.B. bei Koronata).

Anschrift der Verfasser:

Prof. Dr. Hannes Paulus
Department für Evolutionsbiologie, Zentrum Zoologie
Althanstr. 14 · A-1090 Wien

Dr. Philipp Schlüter
Ökologische Pflanzengenetik, Institut für integrative Biologie, ETH Zürich,
Universitätsstr. 16 · CH-8092 Zürich

Bildnachweis:

Alle Fotos H.F. Paulus

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal

Jahr/Year: 2007

Band/Volume: 60

Autor(en)/Author(s): Paulus Hannes F., Schlüter Philipp

Artikel/Article: Neues aus Kreta und Rhodos: Bestäubungsbiologie und molekular-genetische Trennung in der Ophrys fusca – Gruppe, mit Neubeschreibungen von Ophrys phaidra Paulus nov. sp., O. pallidula Paulus nov. sp. und O. kedra Paulus nov.sp. aus Kreta (Orchidaceae und Insecta,Apoidea) 101-151