

## Bestäubungsbiologische Untersuchungen an Winterorchideen auf der Ägäis-Insel Kos (Orchidaceae und Insecta, Hymenoptera, Apoidea)

Hannes F. PAULUS & Hans – Erich SALKOWSKI

### Keywords :

Flora von Kos, *Ophrys*-Bestäubung, Systematik

### Zusammenfassung/Summary:

PAULUS, H.F. u. H.-E. SALKOWSKI (2007): Bestäubungsbiologische Untersuchungen an Winterorchideen auf der Ägäis-Insel Kos (Orchidaceae und Insecta, Hymenoptera, Apoidea). – Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. 24(2): 4 - 30.

Im Winter 25.2.-3.3.2002 wurde auf der Insel Kos die Orchideenflora untersucht. Ziel war es, für möglichst viele der schon blühenden Arten ihre Bestäuber zu finden und auf Spezifität zu testen. Insgesamt blühten bereits 10 *Ophrys*-Arten: *Ophrys speculum* subsp. *orientalis* (PAULUS) PAULUS & SALKOWSKI comb.nov. mit dem Erstnachweis des Bestäubers *Dasyscolia ciliata* ssp. *araratensis* im östlichen Mittelmeergebiet; *O. leucadica* mit *Andrena flavipes*, *O. cinereophila* mit *Andrena cinereophila*, *O. iricolor* mit *Andrena morio*, *O. sicula*, *O. phryganae* mit *Andrena orientata*, *O. basilissa* (Neufund für Kos) mit *Anthophora subterranea* (= *nigrocincta*), *O. sitiaca* (bereits verblüht), *O. umbilicata* mit *Eucera digitata* (= *Eucera spatulata* auct.), *O. tenthredinifera* mit *Eucera nigrilabris* ssp. *rufitarsis*. Letztere *Ophrys*-Art halten wir für die typische großblütige *O. tenthredinifera*, die auch im östlichen Mittelmeerraum sehr früh blüht und wie dort *Eucera nigrilabris* als Bestäuber hat.

The orchidflora was investigated on the island of Kos from 25.2.- 3.3.2002. Main aim was to find all the pollinators of the still blooming *Ophrys* species and test their specificity. 10 different *Ophrys* species could be found: *Ophrys speculum* subsp. *orientalis* (PAULUS) PAULUS & SALKOWSKI comb.

nov. with first discovering of the pollinator *Dasyscolia ciliata* ssp. *araratensis* in the east Mediterranean area; *O. leucadica* with *Andrena flavipes*, *O. cinereophila* with *Andrena cinereophila*, *O. iricolor* with *Andrena morio*, *O. sicula*, *O. phryganae* with *Andrena orientata*, *O. basilissa* (new finding in Kos) with *Anthophora subterranea* (= *nigrocincta*), *O. sitiaca* (over), *O. umbilicata* with *Eucera digitata* (= *Eucera spatulata* auct.), *O. tenthredinifera* with *Eucera nigrilabris* ssp. *rufitarsis*. Last *Ophrys* species we consider conspecific with the typical large flowered nominal species which has the same pollinator in the western Mediterranean area.

Die Orchideenflora der Insel Kos in der östlichen Ägäis wurde bislang wenig detailliert untersucht. Lediglich GÖLZ & REINHARD (1978, 1981: 1.4. - 4.4.1977) und vor allem STERN & DOSTMANN (1989, 23.3. - 6.4.1988) beschäftigten sich ausführlicher mit dieser Flora. Beide Arbeiten erschienen vor der „Artenexplosion“ durch die Publikationen von DEVILLERS & DEVILLERS-TER-SCHUREN (1994), DELFORGE (1994, 2001) oder PAULUS (1988b, 1998, 2001a,b), in denen jedoch durch genauere Analysen der Pflanzen aufgedeckt wurde, dass die Artenvielfalt, durch PAULUS untermauert, über bestäubungsbiologische Befunde wesentlich größer ist, als bisher angenommen. Unterstützt wurden die Analysen dadurch, dass das Artkonzept für die Gattung *Ophrys* auf eine objektivere Basis gestellt werden konnte (PAULUS & GACK 1990). Die

Bedingungen für die Abgrenzung von Arten sind in PAULUS (1998) dargestellt und entsprechen dem biologischen oder evolutionären Artkonzept.

Sie entsprechen den Artkriterien der Lehrbücher der Biologie (z.B. CAMPBELL & REECE 2006) bzw. Evolutionsbiologie (z.B. FUTUYMA 2007) oder spezieller auf Pflanzen gemünzt (STUESSY 1989) und gehen letztlich auf Ernst MAYR (1975) zurück. Dabei muss nochmals betont werden, dass von PAULUS in der Praxis neue Arten noch nie allein aufgrund eines verschiedenen Bestäubers beschrieben worden sind, auch wenn dies immer wieder fälschlich behauptet wird (z.B. KRETZSCHMAR et al. 2002). Tatsache dagegen ist, dass neue Arten stets anhand ihrer abweichenden Blütenmorphologie, abweichender Blütezeit und weiterer unterschied-

licher ökologischer Kriterien erkannt und meist erst Jahre später beschrieben wurden. Insofern ist es auch kein Zirkelschluss anzunehmen, wenn die Sippe einen neuen Bestäuber habe, dass es sich um eine eigene Art handelt. Es müssen wie bei allen Feststellungen von neuen Arten, eben viele Kriterien erfüllt sein. Kritische Bestäuberbefunde sind allerdings einer der objektiven Bestätigungen für die Richtigkeit der Hypothese. Jedem Artkonzept liegt prinzipiell ein wesentliches Kriterium zugrunde, nämlich dass Mechanismen eine erfolgreiche Pollenübertragung nur innerhalb der fraglichen Sippe bewerkstelligen, die betreffende Art also genetisch isoliert ist.

In der Gattung *Ophrys* sind dies ein oder selten auch mehrere hochspezifische Bestäuber, die damit als Art trennende, weil dadurch genetisch trennende, Isolationsmechanismen wirken. Die unterschiedlichen Blütenmorphologischen Merkmale sind eine Folge der Selektion dieser spezifischen Bestäuber und sind genau aus diesem Grund geeignete Morphospezies-Charaktere, wie dies natürlich bei kritischer Abwägung bislang auch ohne Kenntnis der Bestäuber von Kennern selbstverständlich schon

immer praktiziert worden ist. Die Rangstufe der Subspezies ist dann völlig unangebracht bzw. schlichtweg falsch, wenn die betreffenden Sippen syntop und synchron (zumindest mit phänologischer Überlappung) verbreitet sind. Subspezies ist, wie der Name ja ausdrückt, eine Kategorie innerhalb einer Art. Wie sollten getrennte Charaktere oder Merkmalszustände sonst erklärt werden, wenn nicht dadurch, dass sie wegen verschiedener Bestäuberanlockung nicht und nur selten hybridisieren. Jede andere Systematisierung ist Typologie im Sinn von LINNÉ und in aller Regel völlig subjektiv! Wenn Systematik anstrebt, eine Wissenschaft und damit also objektivierbar zu sein, dann ist Typologie ohne Verbindung zu biologischen Fakten reine Willkür und damit genau das, was seit der Erkenntnis, dass Systematik in jedem Fall Ausdruck der Stammesgeschichte sein muss, unbedingt überwunden werden muss (AX 1988). Leider wird diesem Anliegen einer modernen Biologie vielfach aus Unkenntnis, oft genug leider auch aus purer Ignoranz, nicht gefolgt. Eine solche Systematik ist keine biologische, sondern eine anthropogene Systematik und hat mit Biologie nichts zu tun. Dies hat auch schon früher der Sy-

stematik als Wissenschaft sehr geschadet, mit der Konsequenz, dass sie bis auf den heutigen Tag nicht ernst genommen wird. Wenn man die Praxis einiger aktueller Autoren verfolgt (besonders absurd das neue Buch von PEDERSEN & FAURHOLDT (2007<sup>1</sup>), dann muss man leider auch sagen zu Recht! Als biologische Wissenschaftsdisziplin ist Systematik oder genauer das Systematisieren dank einer Reihe von überprüfbaren Kriterien nämlich erheblich weiter gekommen. Systematik ist keineswegs als etwas völlig Subjektives anzusehen, auch wenn man genau diesen Eindruck bei verschiedenen Autoren bis in die jüngste Zeit

---

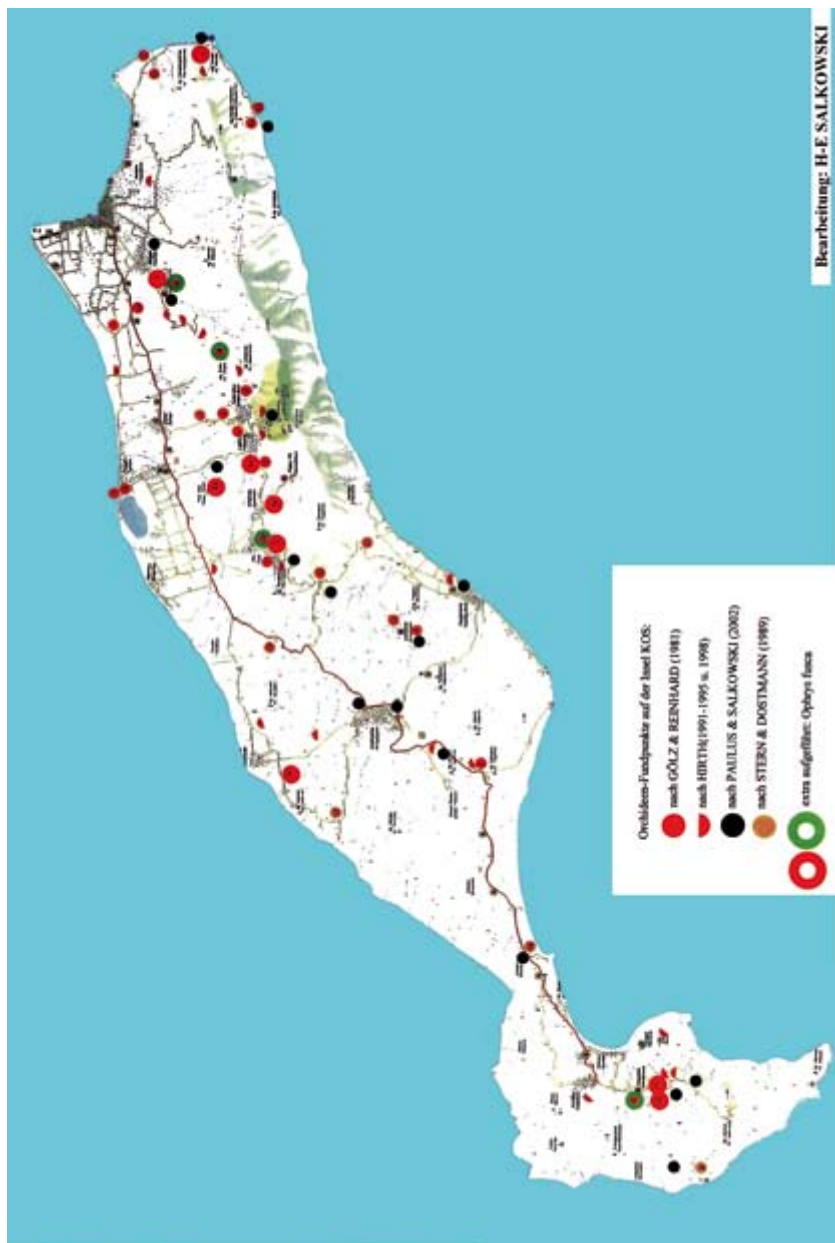
<sup>1</sup> Das Buch ist durch scheinbare Taxa-Reduktion zweifellos „übersichtlich“. Die Autoren haben dadurch allerdings alle interessanten Probleme ausgeklammert oder in den Untiefen äußerst vager Kategorien unterhalb der Art verschwinden lassen. Behandelt werden nur die Arten, welche die Autoren gesehen haben, was offenbar nicht besonders viele sind. Über das Buch werden nur jene jubeln, denen die Artenexplosion stets ein Dorn im Auge war. Gewonnen ist damit nichts, denn brauchbar ist das Buch weder wissenschaftlich noch ist es in der Praxis als Feldführer geeignet und dadurch trotz seiner im Prinzip schönen Aufmachung seinen Preis nicht wert. Die Zahl der behandelten Arten ist nun tatsächlich weniger als in REICHENBACH fil. (1851) und damit im Wissensstand noch hinter die Kenntnis des 19. Jahrhunderts zurückgefallen.

haben muss (z.B. KRETZSCHMAR et al. 2002, KREUTZ 2004, besonders krass unbiologisch PEDERSEN & FAURHOLDT 2007). Diese anthropomorphe Sichtweise hat mit biologischer Systematik nichts zu tun.

Ziel bestäubungsbiologischer Untersuchungen innerhalb der Gattung *Ophrys* ist

- das Auffinden von bislang nicht bekannten Bestäuber-Beziehungen und
- die Überprüfung bekannter Beziehungen in bislang nicht untersuchten Arealen der betreffenden Arten.
- Eindeutige Bestäuberwahlen sind damit klare Bestätigungen des Artstatus der betreffenden Sippe.
- 

Von der Insel Kos liegen bislang keine Bestäuberangaben vor. Wir wollten daher prüfen, welche Arten bereits Ende Februar auf der Insel vorkommen und welche Bestäuber hier wirksam sind. Zu diesem Zweck besuchten wir die Insel vom 25.2. – 3.3.2002.



## Ergebnisse

### 1. *Ophrys speculum* subsp. *orientalis* (PAULUS 2001) PAULUS & SALKOWSKI comb.nov.<sup>2</sup>

Die dunkelblütigere geographische Rasse der Spiegelragwurz ist im gesamten östlichen Mittelmeergebiet verbreitet. Entgegen der Meinung von BAUMANN et al. (2004) ist die geographische Rasse gut unterscheidbar und stellt eines der zahlreichen Beispiele einer eiszeitlich bedingten Ost-West-Disjunktion dar (z.B. de LATTIN 1967). Wir fanden sie mehr oder weniger aufblühend fast auf der gesamten Insel. Als Bestäuber wurde schon früh die östliche geographische Rasse der Dolchwespe *Dasy-*

---

2 Nachdem zunächst BAUMANN & KÜNKELE (1981, 1986) gezeigt hatten, dass die Spiegelragwurz *O. vernixia*, später in Anschluss an BUTTLER (1983) nun doch *Ophrys ciliata* heißen sollte, inzwischen aber wegen der großen Uneinheitlichkeit der Argumentationen der Name *O. speculum* durch die Nomenklaturkommission konserviert wurde, muss die östliche Rasse erneut umkombiniert werden. Obwohl gleich nach der Neubeschreibung sofort wild neu kombiniert wurde, scheint die nomenklatorisch-systematisch korrekte Kombination noch nicht vorzuliegen: *Ophrys speculum* subsp. *orientalis* (PAULUS 2001) PAULUS & SALKOWSKI comb.nov., Basionym *Ophrys vernixia* subsp. *orientalis* PAULUS 2001, Ber.Arbeitskrs.Heim. Orchid. 18 (1): 38-86. Die westmediterrane Rasse muss entsprechend *Ophrys speculum* subsp. *speculum* heißen.



*Dasycolia ciliata* subsp. *araratensis* auf *Ophrys speculum* subsp. *orientalis*, 01.03.2002, Insel Kos; bei Kardamena, Griechenland (HF PAULUS)

*lia ciliata* ssp. *araratensis* postuliert (PAULUS & GACK 1990, PAULUS 2001b). Ein direkter Nachweis liegt jedoch bislang nicht vor. Es war daher besonders erfreulich, dass wir im Süden von Kos endlich Pseudokopulationen durch ein Männchen dieser viel dunkler gefärbten Subspezies beobachten konnten. Wir sahen auf einem Brachacker nahe Kardamena ein einzelnes Männchen fliegen und postierten daher eine *Ophrys speculum*-Pflanze. Tatsächlich wurde dieses Männchen bald angelockt und begann nach der Landung auf der Blüte heftig zu kopulieren. Das Pseudokopulations-Verhalten entsprach vollständig den bisherigen



*Dasycolia ciliata* subsp. *aratensis* auf *Ophrys speculum* subsp. *orientalis*, 01.03.2002, Insel Kos; bei Kardamena, Griechenland (HF PAULUS)

Beobachtungen der Art im westlichen Mittelmeergebiet. Hier liegen Nachweise aus Sizilien, Spanien, Mallorca, Sardinien, Tunesien, Algerien, und Marokko vor (POUYANNE 1917, KULLENBERG 1949, 1961; GÖLZ & REINHARD 1977; PAULUS 1978, 1998; PAULUS & GACK 1980, 1998a, 1995). In Filmen ist das Verhalten der Wespe gut dokumentiert (PAULUS & GACK 1986, PAULUS & GACK in ATTENBOROUGH 1995). Leider waren Bestäuber-Männchen in Kos noch zu selten, um weitergehende Beobachtungen machen zu können. Doch passt der Befund vollständig in die Erwartung, so dass wir keinen Zweifel daran haben, dass im

gesamten östlichen Mittelmeergebiet die dunkle Rasse der Dolchwespe *Dasycolia ciliata* der Bestäuber ist. Die vergleichenden Maßanalysen (Lippenlängen und Lippenbreiten) durch BAUMANN et al. (2004) haben deshalb keine Resultate zu Trennung einer Ost- von einer Westrasse erbracht, da eben der Bestäuber beider Formen zur selben Art gehört und sich nicht in seinen Körpergrößenmaßen unterscheidet. Daher gibt es auch gar keine Veranlassung, dass sich die *Ophrys*-Blüten größenmäßig trennen lassen. Auffällig ist allerdings der Farbunterschied zwischen der westlichen und der östlichen Form der Dolchwespe, der sich eben auch in der Färbung der *Ophrys*blüte widerspiegelt. Wie PAULUS (2001b) bereits vermerkte, ist dies eine direkte Folge einer Selektion durch die Bestäubermännchen, die die östlichen *O. speculum*-Blüten in die farbliche Richtung ihrer ebenfalls dunkleren Weibchen quasi gezüchtet haben. In der Zwischenzeit konnten zahlreiche weitere Bestäubernachweise mit Männchen dieser östlichen Dolchwespe aus der Westtürkei (nahe Karaova 1.3.2006) und Rhodos (nahe Lardos Mitte 2.2007) erbracht werden (PAULUS & HIRTH, in Arb.). Bestäuber: *Dasycolia ciliata* ssp. *aratensis*

## 2. *Ophrys fusca*-Gruppe

Aus dieser Artengruppe sind in den vergangenen Jahren sehr viele neue Arten beschrieben worden, die blütenmorphologisch zwar oft ähnlich sind, aber nach intensiverer Beschäftigung mit Populationen im Gelände alle trennbar sind. Da sie, soweit bekannt, stets auch verschiedene Bestäuber besitzen, die ihnen als isolierender Präpollinationsmechanismus<sup>3</sup> dienen, sind sie eindeutig als biologische Arten aufzufassen. Diese Bestäuber transportieren nämlich den Pollen nur innerhalb der betreffenden Sippen. Die biologische Trennung beruht in erster Linie auf unterschiedlichen komplexen Duftbouquets, die von den bestäubenden *Andrena*-Männchen spezifisch wahrgenommen werden. Eine Subsumierung all dieser Arten als Subspe-

---

3 Isolationsmechanismen nennt man Phänomene, an Hand derer Pflanzen dafür sorgen, dass ihr Pollen nur auf die artlich richtige Narbe gelangt und/oder nur dort auskeimt. Die meisten dieser Mechanismen operieren bereits vor einer Bestäubung (=Präpollinations-Isolationsmechanismus). Solche können sein: verschiedene Bestäuber, getrennte Habitate oder getrennte Blühzeiten. Mechanismen, die nach einer Pollenübertragung wirksam werden (Postpollinations-Isolationsmechanismus) sind meist: Inkompatibilität (Pollen wächst nicht in die Narbe, da er von dieser gehemmt wird = präzygotischer Isolationsmechanismus) oder genetische Unverträglichkeiten nach einer Befruchtung (= postzygotischer Isolationsmechanismus) (z.B. wegen unterschiedlicher Chromosomensätze).

zies innerhalb von *Ophrys fusca* hat mit Biologie und biologischer Systematik nichts zu tun und ist anthropomorphe Typologie.

Die Arten der *fusca*-Gruppe von Kos und benachbarten Regionen ist bislang zu wenig differenziert untersucht worden. Von der frühen Jahreszeit her waren *Ophrys leucadica*, *O. cinereophila*, *O. sitiaca* und eventuell sogar weitere noch unbekannte Arten zu erwarten. Letzteres hat sich auf unserer Reise nicht bestätigen lassen.

## 2.2. *Ophrys leucadica* RENZ 1928

*Ophrys leucadica*, die früher von PAULUS & GACK (1990) unter dem Arbeitsnamen *O. flavipes-fusca*, von DELFORGE (2001) im westlichen Mittelmeer unter dem unklaren Namen *Ophrys bilunulata* RISSO 1844 geführte Art, halten wir beide für konspezifisch (PAULUS 2001a)<sup>4</sup>.

---

4 Die Nomenklatur ist allerdings generell unklar. DELFORGE (2005) nennt aus dem westlichen Mittelmeergebiet *Ophrys bilunulata* RISSO 1844 neben den überflüssigen Namen *O. africana* (Tunesien) und *O. caesiella* (Malta, S. Sizilien), schließlich aus dem östlichen Gebiet *Ophrys leucadica* RENZ 1928. *Ophrys funerea* VIVIANI 1824 wurde primär aus Süd-Korsika beschrieben und hat offenbar ebenfalls *Andrena flavipes* als Bestäuber. Allerdings ist hier die Situation noch immer unklar, da weitere Arten aus Korsika und Sardinien beschrieben worden sind (*O. zonata*: Sardinien). Unsere damaligen Bestäuberbefunde beziehen sich auf





*Ophrys leucadica*, 27.02.2002, Insel Kos, nahe Zia, Griechenland (HF PAULUS)

sardische Pflanzen, also auf das, was jetzt *O. zonata* sensu DEVILLERS & DEVILLERS-TERSCHUREN genannt wird. Unglücklicher Weise hat SOCA (2001) angeblich typisches Material von VIVIANI aus dem Raum Genua als *O. funerea* typisiert. VIVIANI hatte neben Korsika auch Funde um Genua genannt. Falls diese Typisierung korrekt ist, dann haben wir ein neues nomenklatorisches Problem. Aus dem Raum Genua wurde nämlich bis heute ausschließlich *O. sulcata* gemeldet. Das legt die Annahme nahe, dass dann *Ophrys funerea* identisch mit *Ophrys sulcata* ist. Da die korsische *O. funerea* auct. morphologisch sich von *O. sulcata* unterscheidet, müsste nun ausgerechnet die korsische Sippe neu benannt werden. Wahrscheinlich kommt nun doch der Name *Ophrys zonata* zum Zuge. Bislang hat niemand zu der Publikation von SOCA (2001) Stellung genommen, sondern sie einfach ignoriert. Tatsächlich bestehen meiner Meinung nach erhebliche Zweifel an der Annahme, dass das typisierte Herbarmaterial zum Viviani'schen typischen Material

Beide werden von der weit verbreiteten *Andrena flavipes* bestäubt. Nachdem es klare Nachweise von *Ophrys leucadica* außer vom griechischen Festland, der Peloponnes, der Insel Aegina und Idra, außerdem aus der Westtürkei (KREUTZ 2003), von den Inseln Lesbos, Samos, Karpathos und Rhodos (alle mit Bestäubernachweisen, PAULUS 2007) gibt, war das Auffinden dieser Art auch in Kos nicht weiter überraschend. Sie begann an verschiedenen Lokalitäten gerade zu blühen und war dort dann nicht selten. Besonders reiche Vorkommen fanden wir südwestlich Asklepion, nahe Zia und südlich Kefalos. Nahe Pili und nahe Kefalos konnten wir zahlreiche Pseudokolonien mit



*Ophrys leucadica*, 26.02.2002, Insel Kos, nahe Asklepion Griechenland (HF PAULUS)



*Andrena flavipes* auf *Ophrys leucadica*, 28.02.2002, Insel Kos, nahe Pili, Griechenland (HF PAULUS)

*Andrena flavipes* beobachten.

Bestäuber: *Andrena flavipes*

### 3. *Ophrys cinereophila* PAULUS & GACK 1998

Die innerhalb der *fusca*-Gruppe leicht kenntliche Art war in Kos bereits an vielen Standorten am Blühen. Sie gehört mit zu den Frühblüherern und ist im östlichen Mittelmeerraum weit verbreitet. Sie findet sich vom südlichen griechischen Festland, Peloponnes, wohl allen Ägäis-Inseln, südliche Westtürkei bis südlich Antalya und Zypern. Bestäubernachweise der weit verbreiteten kleinen *Andrena cinereophila* liegen von Zypern, Südtürkei, Rhodos, Karpathos, Kreta, Naxos und Lesbos sowie vom südlichen griechischen Festland vor. Auch auf der Insel Kos ist die Art weit verbreitet und lokal häufig. Im Sympetro-Gebirge konnten wir zahlreiche Pseudokopulationen sehen. In Wahltests zwischen *Ophrys sicula*, *O. phryganae* und *O. leucadica* landeten die Männchen auf *O. cinereophila*, nur einmal auch auf *Ophrys sicula* ! Doch dies war ein offenkundiger Irrtum, da dieses Männchen nur kurz verweilte und dann zu *O. cinereophila* flog. Dabei kam es allerdings zur Pollinarienentnahme, so

dass auf diesem Weg wohl Hybriden entstehen könnten. Uns sind allerdings keine sicheren Hybriden zwischen *O. cinereophila* und *O. sicula* bekannt.

Bestäuber: *Andrena cinereophila*

### 4. *Ophrys iricolor* DESFONTAINES 1807

Die großblütige *O. iricolor* gehört ebenfalls zu den leicht kenntlichen Arten der *fusca*-Gruppe. Wir fanden die ersten aufgeblühten Pflanzen nur im Süden der Insel südlich Kefalos. Der Bestäuber ist die große schwarze *Andrena morio*. Wir konnten keine Pseudokopulationen sehen. Lediglich ein Männchen mit gut sichtbaren abdominalen Pollinarien sahen wir im Süden der Insel fliegen. Es ist nahe liegend, dass dieses Männchen sie von *Ophrys iricolor* entnommen hatte, zumal einige Blüten ohne Pollinarien und sogar bestäubt waren. Bei früh blühenden Exemplaren muss eventuell bedacht werden, ob nicht *O. mesaritica* vorliegt. Diese *iricolor* ähnliche Art blüht allerdings noch früher (meist Februar/Anfang März) und hat eine grüne oder nur rötlich angehauchte Lippenunterseite. Die Art war bislang nur aus Südkreta bekannt. Neue Untersuchungen haben

aber gezeigt, dass die Art zumindest auch in Kythera, Kephallonia, Levkas und Korfu vorkommt. Ihr Bestäuber ist *Andrena nigroaenea* (PAULUS & SCHLÜTER 2007; SCHLÜTER et al. 2007). Es ist daher nicht auszuschließen, dass die Art auch in der südlichen Ägäis weiter verbreitet ist.

Bestäuber: *Andrena morio*

### 5. *Ophrys sitiaca* H.F.PAULUS, Ch. ALIBERTIS & A.ALIBERTIS 1988

Von dieser gut kenntlichen Art haben wir am 28.2. nur 6 verblühte Exemplare südwestlich Pili gefunden. Die Art war zunächst von Kos als fraglich unter dem Namen *O. fleischmannii* gemeldet (STERN & DOSTMANN 1989), später dann als *Ophrys sitiaca* publiziert (STERN 1991).

Sie gehört zu den ersten aufblühenden Orchideen im Jahr. So blühen in Kreta oft schon Ende Dezember die ersten Exemplare. Die Art ist in der südöstlichen Ägäis weit verbreitet und vertritt dort ökologisch die hier fehlende *Ophrys lupercalis*. Sichere Nachweise liegen aus Kreta, Karpathos, Rhodos, Samos, Südwesttürkei vor, so dass ein Vorkommen auf Kos zu erwarten war. Der Bestäuberbeobachtungen mit *Andrena nigroaenea* liegen aus Kreta (PAULUS et al.1988)

und Samos (PAULUS & HIRTH in Vorb.) vor.

Bestäuber: *Andrena (Melandrena) nigroaenea*.

### 6. *Ophrys basilissa* ALIBERTIS & REINHARD 1990

Diese sehr früh blühende, sehr großblütige Verwandte von *Ophrys omegaifera* war bislang nur von Kreta sowie den Inseln Leros und Kalymnos (HIRTH & SPAETH 1994) und Chios (HIRTH & SPAETH 1998, SALIARIS 2002) bekannt. Die Überraschung war zwar groß, aber das Vorkommen selbst nicht unerwartet, als wir am 27.2. westlich von Asklepios in einer niedrig wachsenden *Thymian-Sarcopoterium*-Phrygana 6 frisch aufgeblühte Pflanzen dieser Art entdecken konnten. Weitere Pflanzen fanden sich am 1.3. im Bereich einer „Passhöhe“ (130m) der Straße Andimachia – Kardamena, die sogar schon Fruchtstände hatten. Als mutmaßlichen Bestäuber dieser Art hatte PAULUS (1988b) die große silbergraue Pelzbiene *Anthophora nigrocincta* LE PELETIER, 1841 aus Kreta genannt. Spätere Untersuchungen in Südkreta konnten dies gut bestätigen (PAULUS & SALKOWSKI, unveröff.).



*Ophrys basilissa*, 01.03..2002, Insel Kos, bei Asklepios (HF PAULUS)

Nach der Revision der Gattung *Anthophora* von BROOKS (1988) muss diese Art inzwischen *Anthophora subterranea* GERMAR, 1826 heißen, da der Name älter ist als *A. nigrocincta*. Die Bienenart ist im südlichen Mittelmeerraum weit verbreitet und fliegt dort oft schon im Dezember (z.B. Insel Malta 30.12.2003 viele Männchen).

In Kos flog die auffällige Pelzbiene an vielen Lokalitäten, so dass wir 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. Auch unseren neuen molekulargenetischen Daten bestätigen die Zuordnung (SCHLÜTER et al. 2007).

Bemerkenswert ist allerdings die disjunkte Verbreitung, da die auffällige Art bislang ansonsten nur noch von den benachbarten Ägäis-Inseln Leros und Kalymnos gemeldet worden ist (HIRTH & SPAETH 1994). Auf den gut durchforsteten Inseln Karpathos und Rhodos schien die Art tatsächlich zu fehlen konnte, jedoch neuerdings in Rhodos (nahe Lardos und

südl. Kattavia mit Bestäubernachweisen) gefunden werden (PAULUS & HIRTH in Vorb.). Sie kommt auch auf Samos vor (Funde im äußersten Osten bei Klima 21.2.2004 PAULUS & HIRTH, unveröff.; SCHLÜTER et al. 2007). Weitere Meldungen stammen aus Chios (HIRTH & SPAETH 1998, SALIARIS 2002, TAYLOR 2005).



*Ophrys basilissa*, 27.02.2002, Insel Kos, bei Kardamena (HF PAULUS)

Auch *Ophrys omegaifera* kommt in Kos vor. Sie blüht aber später: z.B. Asfendiu 2.4.1977 (GÖLZ & REINHARD 1981).

Bestäuber von *Ophrys basilissa*:  
*Anthophora subterranea*  
(= *nigrocincta*)



*Anthophora subterranea* auf *Ophrys basilissa*,  
27.02.2002, Insel Kos, bei Asklepios (HF PAULUS)



*Anthophora subterranea* auf *Ophrys basilissa*, 01.03..2002, Insel Kos, bei Andimachia (HF PAULUS)

## 7. *Ophrys sicula* TINEO 1846

Die kleinblütige *Ophrys sicula* war an fast allen Standorten bereits in Hochblüte verbreitet. Der reguläre Bestäuber war selten und wir konnten im unteren Bereich des Dikeos-Sympetro-Gebirges nur eine einzige Pseudokopulation sehen. Es handelte sich erwartungsgemäß um *Andrena hesperia*. Gleichzeitig gebotene *Ophrys cinereophila* und *Ophrys phryganae* wurden weitgehend ignoriert. Nur einmal landete ein *Andrena cinereophila*-Männchen, ohne dann allerdings zu kopulieren.



*Ophrys sicula*, 27.02.2002, Insel Kos, Agios Dimitrios, Griechenland (HF PAULUS)

## 8. *Ophrys phryganae* DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1991

Diese Art war in Kos erstaunlich weit verbreitet und meist gerade am Aufblühen. Ähnlich wie in Karpathos musste man die Blüten allerdings sehr genau überprüfen, um sicher zu gehen, dass es sich tatsächlich um diese Art handelt. Die Blüten waren nämlich nicht größer als die von *O. sicula*, häufig genug eher kleiner. Doch am basalen Lippenknick und der schmälere Narbe war eine Zuordnung in der Regel eindeutig. Frühere Beobachter haben diese Pflanzen wohl alle zu *O. sicula* gestellt. In der Tat ist die Trennung nicht immer leicht und oft genug auch nicht eindeutig. Letzte Klarheit sollten daher Bestäuberbeobachtungen liefern.

Im Bereich des unteren Dikeos-Sympetro-Berges konnten wir tatsächlich zahlreiche Anflüge durch *Andrena orientata* sehen, die die in ihre Flugbahnen gestellten Pflanzen immer wieder besuchten und mit den Blüten pseudokopulierten. Gleichzeitig postierte *O. sicula* und *O. cinereophila* wurden dagegen stets ignoriert. Zahlreiche weitere Anflüge erhielten wir im Bereich der „Passhöhe“ Andimachia – Kardamena. Auch hier handelte es sich stets um *Andrena orientata*. Damit ist erwiesen, dass in Kos tatsächlich beide Arten, nämlich





*Andrena orientata* auf *Ophrys phryganae*, 27.02.2002, Insel Kos, nahe Pili (HF PAULUS)

*Ophrys sicula* und *O. phryganae*, verbreitet sind.

Das, was wir als *Ophrys phryganae* bezeichnen, wird allerdings im östlichen Mittelmeergebiet von verschiedenen nah verwandten Arten der *Andrena* (*Chlorandrena*) *taraxaci-humilis*-Gruppe bestäubt, deren Systematik und Artabgrenzungen im Fluss sind. WARNCKE (1968) betrachtete seine *A. orientana* noch als geographische Rasse von *Andrena taraxaci*.

GUSENLEITNER & SCHWARZ (2002) betrachten sie als eigenständige Art. PAULUS & GACK (1990) konnten als Bestäuber von *O. phryganae* in Karpathos *A. humilis* ssp. *prunella* feststellen, die heute *Andrena tadauchii* GUSENLEITNER 1998 heißen muss. In Kreta ist *Andrena panurgimorpha* der reguläre *O. phryganae*-Bestäuber. Westlich von Athen fanden wir dagegen *Andrena clypella* als Bestäuber. Zurzeit können wir diese unterschiedlichen Bestäuberbefunde noch nicht zweifelsfrei entsprechenden *phryganae*-Typen zuordnen.

Es scheint aber offenkundig zu sein, dass wir es nicht nur mit einer Art zu tun haben. So sind die als *O. phryganae* bezeichneten Blüten in Rhodos deutlich größer als die von *O. sicula*, solche in Kreta wenig größer, auf dem griechischen Festland meist deutlich kleiner als bei *O. sicula*. Besonders auf den Ionischen Inseln ist die Situation eher verwirrend, da *O. phryganae*-Typen hier besonders kleinblütig sind, aber von *Andrena cinerea* bestäubt werden, eine Bienenart, die im westlichen Mittelmeergebiet die typische, großblütige *O. lutea* bestäubt (PAULUS & HIRTH, in Vorb.). Zu allem Überfluss existieren in Südfrankreich, Italien und Sizilien inmitten großblütiger *O. lutea* auch kleinblütigere Pflanzen, die ebenfalls wie die großen von *Andrena cinerea* bestäubt werden (PAULUS & GACK 1999). Solche Pflanzen hatte bereits



*Ophrys phryganae*, 27.02.2002, Insel Kos, nahe Pili (HF PAULUS)

LOJACONO (1908) in Sizilien als *O. lutea* f. *minor* LOJACONO (nec *O. lutea* ssp. *minor*) bezeichnet. Auch *Ophrys corsica* SOLEIROL EX G. & W. FOELSCHER gehört in dieses Konglomerat bislang nicht verstandener Sippen.

Bestäuber in Kos: *Andrena orientana* (= *Andrena taraxaci* ssp. *orientana*)

**Bislang bekannte Bestäuber in der *Ophrys lutea*-Gruppe:**

Alle bislang gefundenen Bestäuber der *O. lutea*-Gruppe im engeren Sinn gehören innerhalb der Gattung *Andrena* in die Untergattung *Chlorandrena*:

***Ophrys lutea* CAVANILLES 1793 s.str. (= großblütige Nominatform):**

<i>A. cinerea</i> BR.	S.Spanien, Mallorca, S.Frankreich, S.Italien (Apulien)
<i>A. senecionis</i> PEREZ	S.Spanien, S.Frankreich, N.Tunesien

***Ophrys lutea* s.lat. (= großblütig)**

<i>A. nigroolivacea</i> DOURS	S.Italien, Algerien, Kephallonia
<i>A. humilis</i> IMHOFF	S.Italien

***Ophrys phryganae* DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 1991 s.lat.**

(kleinblütig und mittelgroß):

<i>A. cinerea</i> Br.	Kephallonia, Westpeloponnes
<i>A. humilis</i> IMHOFF	Rhodos
<i>A. humilis</i> ssp. <i>cucullata</i> W.	Peloponnes
<i>A. tadauchii</i> GUSENLEITNER	Karpathos (= <i>humilis</i> ssp. <i>prunella</i> W.)
<i>A. panurgimorpha</i> MAVR.	Kreta (Locus typicus)
<i>A. clypella</i> ssp. <i>hasitata</i> W.	Attika
<i>A. (taraxaci</i> ssp.) <i>orientana</i> W.	Kos

***Ophrys sicula* TINEO 1846 (= *lutea* ssp. *minor* (TODARO) DANESCH)**

<i>Andrena</i> ( <i>Chrysandrena</i> ) <i>hesperia</i>	S.Italien, Siz., Sard., Kor., S.Griechenland, Kephallonia, Kreta Karpathos, Rhodos, Kos, Samos, Chios Lesbos, Naxos, W.Türkei, Libanon
<i>Andrena</i> ( <i>Chrysandrena</i> ) <i>merula</i>	Lesbos

***Ophrys melena* (RENZ 1928) PAULUS & GACK 1990**

<i>Andrena</i> ( <i>Simandrena</i> ) <i>transitoria</i>	S.Griechenland (VOTH 1987)
---	----------------------------

***Ophrys murbeckii* FLEISCHMANN 1925 (= *aspea* DEVILLERS-TERSCHUREN & DEVILLERS 2000)**

<i>Colletes formosanus</i>	N.Tunesien (PAULUS, unveröff.)
----------------------------	--------------------------------

***Ophrys battandieri* CAMUS 1908**

<i>Andrena</i> ( <i>Ptilandrena</i> ) <i>vetula</i>	N.Tunesien (PAULUS, unveröff.)
---	--------------------------------

## 9. *Ophrys tenthredinifera* s.lat.

Dieser markante Artenkomplex ist fast im gesamten Mittelmeerraum, so auch im östlichen Mittelmeergebiet weit verbreitet und meist häufig. Allerdings tritt die Art in verschiedenen „Varianten“ auf, die sich in der Blühzeit, Blütengröße und in blütenmorphologischen Merkmalen unterscheiden lassen und daher tatsächlich vielfach eigenständige Arten sind. Offenkundig kommen auch im östlichen Mittelmeerraum mehrere Arten vor. Bislang wurde hier lediglich *Ophrys tenthredinifera* subsp. *villosa* oder *O. villosa* zitiert. Doch gibt es auf vielen Ägäis-Inseln sehr früh blühende, großblütige Pflanzen sowie später blühende, eher dem *villosa*-Typ entsprechende Pflanzen. In Kreta kennen PAULUS & GACK und PAULUS ebenfalls mehrere „Typen“. Im äußersten Osten Kretas konnte *Eucera dimidiata* als Bestäuber nachgewiesen werden (PAULUS 1988b), interessanterweise dieselbe Bienenart, die auf Zypern *O. flavomarginata* bestäubt (PAULUS & GACK 1990). Auf dieser Insel fehlt *O. tenthredinifera* oder tritt nur sehr selten als Einzelpflanzen auf. Die anderen Typen in Kreta werden von dieser Langhornbiene ignoriert. Für S-Griechenland (Delphi) hat VÖTH (1985) dagegen *Eucera nigrilabris*



*Ophrys tenthredinifera*, 27-02.2002, Insel Kos, bei Pili, Griechenland (HF PAULUS)

ssp. *rufitarsis* als Bestäuber gemeldet. Diese Biene gehört dort wie vor allem im westlichen Mittelmeergebiet zu den Frühfliegern (ab Januar). Wegen der sehr frühen Flugzeit ist diese Bienenart bisher von den Ägäis-Inseln nur wenig gemeldet worden. Allerdings muss der frühen Flugzeit wegen damit gerechnet werden, dass diese Art bislang übersehen worden ist. Dies gilt im Übrigen auch für weite Teile S.Italiens und für Sizilien. Während dieser Artenkomplex auf Kreta oder Rhodos verbreitet und häufig ist, scheint sie auf Karpathos und Lesbos eher sehr lokal vorzukommen. Wir konnten auf Karpathos lediglich oberhalb Menetes (22.3.1989) und südlich Kato Dio/Aperi (24.3.1989) jeweils wenige total verblühte Exemplare



*Ophrys tenthredinifera*, 01.03.002, Insel Kos, bei Kardamena, Griechenland (HF PAULUS)

finden. Auf Lesbos gab es nur noch 1 total verblühtes Exemplar zwischen Mytilini und Lutra (6.4.1989). Dies spricht für eine sehr frühe Blühzeit und vielleicht beruhen die wenigen Fundmeldungen auf beiden Inseln nur darauf, dass bisher so früh im Jahr kaum jemand dort gewesen ist. Leider konnten wir auf keiner der Inseln einen Bestäuber finden. Wir haben einige Stängel von Rhodos nach Kreta transferiert und den dort fliegenden *E. dimidiata* angeboten. Sie zeigten kein Interesse, wohl aber für die gleichzeitig gebotenen kretischen Pflanzen. Wir wollten diesem

Befund aber keine übermäßige Bedeutung beimessen, da der Zustand der rhodischen Pflanzen nicht mehr optimal war. Dennoch war dies bereits ein Hinweis darauf, dass wir es hier eben doch mit mehreren Arten zu tun haben.

DELFORGE (2005) hat nun von Kreta gleich mehrere neue Taxa beschrieben, doch erscheint mir ihre Trennbarkeit zumindest sehr schwierig.

In Kos fanden wir an mehreren Stellen voll in Blüte stehende *O. tenthredinifera*.

Im Süden der Insel patrouillierten zahlreiche *Eucera nigrilabris* ssp. *rufitarsis*-Männchen im Bereich eines Brachackers. Hier postierte Pflanzen waren hochattraktiv und wir konnten zahlreiche heftige Pseudokopulationen sehen.

Vereinzelt flogen auch *Eucera dimidiata*-Männchen, die sich jedoch nicht für diese Pflanzen interessierten! Dieser früh blühende (Februar!)



*Eucera nigrilabris* subsp. *rufitarsis* auf *Ophrys tenthredinifera*, 01.03.002, Insel Kos, bei Kardamena, Griechenland (HF PAULUS)

großblütige *tenthredinifera* - Typ kommt auch in der Westtürkei und in Rhodos vor. Zumindest liegen in der Zwischenzeit von dort ebenfalls Bestäubernachweise mit *Eucera nigrilabris* vor (PAULUS & HIRTH, in Vorb.). Möglicherweise gehören die als *Ophrys dyctinnae* DELFORGE 2005 sehr früh blühenden aus Kreta beschriebenen Pflanzen hierher. Doch liegen dazu aus Kreta bislang keine Bestäuberbefunde vor. Tests dieser Pflanzen in Kreta haben bislang nur gezeigt, dass sie nicht für *Eucera dimidiata* attraktiv sind.

Bestäuber der früh blühenden Art in Kos: *Eucera nigrilabris* ssp. *rufitarsis* TKALCU

### 10. *Ophrys umbilicata* DESFONTAINES 1807

Die kleinblütige, im Perigon farblich von grün, weiß oder purpur variierende *Ophrys umbilicata* begann im Süden der Insel gerade aufzublühen. Auf einer Wiese nahe Kefalos (Agios Theologos/Agios Ioannis) sahen wir am 2.3. gegen 10 Pseudokopulationen von der kleinen *Eucera digitata* (= *spatulata* auct.<sup>5</sup>). Dabei machten die Männchen keinen Unterschied zwischen den Farbmorphen weiß,

<sup>5</sup> *Eucera digitata* galt bislang als ein Synonym zu *E. spatulata*. Letztere Art ist jedoch auf ihre Verbreitung auf N.Afrika beschränkt.



*Eucera digitata* (= *spatulata* auct.) auf *Ophrys umbilicata*, 02.03.002, Insel Kos, bei Kefalos, Griechenland (HF PAULUS)

rosa oder grün. Es muss nochmals ausdrücklich betont werden, dass die mit grünem Perigon ausgestatteten Pflanzen keineswegs zu *Ophrys attica* oder gar zu *Ophrys rhodia* gehören. Diese Männchen besuchten ansonsten vor allem die blauen Blüten von *Alkanna tinctoria*. Dieselbe Bienenart konnten PAULUS & GACK (1990) in Lesbos (PAULUS & GACK 1990), in Chios (PAULUS, unveröff.), in der Südtürkei nahe Aspendos beobachten.

Die Bestäuberangabe *Eucera gaulleii* für *O. umbilicata* in Zypern (PAULUS & GACK 1990) bezieht sich sehr wahrscheinlich auf *O. lapethica*, die erst nach dieser Publikation be-

schrieben worden ist. Ob die Pflanzen in Israel tatsächlich konspezifisch mit *O. umbilicata* sind, sollte erneut geprüft werden. Wuchsform und der Bestäuber *Eucera galilaea* (PAULUS & GACK 1990) könnten dafür sprechen.

Bestäuber in Kos: *Eucera digitata*

### 11. *Orchis collina*

Die Art war an vielen Standorten in Hochblüte. Sie gehört wie fast alle *Orchis* s.lat. – Arten zu den Nahrungstäuschblumen, die also keinen Nektar zu bieten haben. Blütenbesuche waren sehr selten zu sehen. Ein *Anthophora* sp.-Männchen wurde nahe Andimachia bei der Entnahme der grünlichen Pollinien beobachtet. Diese Männchen besuchten ansonsten fleißig *Silene colorata*-Blüten.

### 12. *Barlia robertiana*

Nur lokal verbreitet, an den Standorten dann allerdings sogar häufig in Hochblüte. Als Blütenbesucher konnten wir gelegentlich Männchen von *Bombus terrestris* sehen.

### 13. *Orchis papilionacea*

Die Art war gerade am Aufblühen und daher erst selten zu sehen. Lediglich bei Kefalos und Agios Theologos waren schon viele Exemplare in Hochblüte.

### Danksagung

Für die notwendigen Bestimmungen der Bestäuberbienen haben wir vor allem Mag. Fritz GUSENLEITNER (Biologiezentrum Linz, *Andrena*), Mag. SCHWARZ (Ansfelden, *Anthophora*) und Stephan RISCH (Leverkusen, *Eucera*) ganz herzlich zu danken.

Weiters haben wir 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 (Kommission für interdisziplinär-ökologische Studien).

## Literatur

- AX, P. (1988): Systematik in der Biologie. – UTB Taschenbuch 1502, G.Fischer Verl., 181 S.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. (1981): Beiträge zur Taxonomie europäischer Orchideenarten. – Mitt.Bl.Arbeitskr.Heim. Orch.Baden-Württ. 13 (3): 337-374.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. (1986): Die Gattung *Ophrys* L. – eine taxonomische Übersicht. – Mitt.Bl.Arbeitskr. Heim.Orch.Baden-Württ. 18 (3): 305-688.
- BAUMANN H.& KÜNKELE, S. & LORENZ, R. (2004): *Ophrys speculum* LINK, ein illegitimer Name. – Jour.Eur.Orch. 36 (2): 561-583.
- BUTTLER, K.P. (1983): Die *Ophrys ciliata* (*speculum*)-Gruppe, eine Neubewertung (Orchidaceae, Orchideae). – Jber. naturw. Ver. Wupper-tal 36: 37-57.
- CAMPBELL, N.A. & REECE J.B. (2006): Biologie. – Verlag Pearson Studium, 6. Aufl., 1606 Seiten, 4,3 kg schwer.
- BROOKS, R. W. (1988): Systematics and phylogeny of the Anthophorine bees (Hymenoptera: Anthophoridae; Anthophorini). – The University of Kansas Science Bulletin 53 (9): 436-575.
- DELFORGE, P. (1994): Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient. – Delachaux et Niestlé, Lausanne, Paris, 480 S.
- DELFORGE, P. (2001): Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient. 2.édit. – Delachaux et Niestlé, Lausanne, Paris, 592 S.
- DELFORGE, P. (2005) : Contribution à la connaissance du groupe d'*Ophrys tenthredinifera* dans le bassin méditerranéen oriental. *Natural. belges* 86 (Orchid. 18): 95-144.
- DEVILLERS, P. & DEVILLERS-TERSCHUREN, J. (1994): Essai d'analyse systématique du genre *Ophrys*. – Natural. belges (Orchid. 7 suppl.) 75: 273-400.
- FUTUYMA, D.J. (2007): Evolution. Das Original mit Übersetzungshilfen. – Elsevier, Spektrum Akad.Verlag München, 607 Seiten.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. (1977): Weitere Beobachtungen über die Bestäubung von *Ophrys speculum* Link. – Die Orchidee 28: 147-148.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. (1978): Orchideen auf Kos, Samos und Chios - ein Beitrag zur Kenntnis der Orchideenflora der Aegaeis. -Die Orchidee 29: 103-106.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H.R. (1981): Die Orchideenflora der ostägäischen Inseln Kos, Samos, Chios und Lesbos (Griechenland) - Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad. Württ. (Karlsruhe) 19: 5-127.
- 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. (1989): Die Orchideen der Insel Samos. Ein Beitrag zur Kartierung des Mittelmeerraumes. – Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 21 (4): 1068-1135.
- HIRTH, M. & SPAETH, H. (1994): Beitrag zur Orchideenflora der ostägäischen Inseln Arkoi, Kalymnos, Leipsoi, Leros, Patmos, Phournoi, Telendos: *Ophrys calypsus* – eine neue *Ophrys*-Art, *Serapias patmia* – eine neue *Serapias*-Art. – Jour. Eur. Orch. 26 (3/4): 426-621.



- HIRTH, M. & SPAETH, H. (1998): Zur Orchideenflora von Chios – *Ophrys homeri*, eine neue *Ophrys*-Art. – Jour.Eur.Orch. 30 (1): 3-80.
- KRETZSCHMAR, H. & KRETZSCHMAR, G. & EC-CARIUS, W. (2002): Orchideen auf Kreta, Kasos und Karpathos. Ein Feldführer durch die Orchideenflora der zentralen Inseln der Südägäis. – Bad Hersfeld: H. KRETZSCHMAR Privatverlag, 416 S.
- KREUTZ, C.A.J. (2003): Feldführer der türkischen Orchideen. – Selbstverlag, Landgraaf, NL., 204 Seiten.
- KREUTZ, K. (2004): Kompendium der Europäischen Orchideen / Catalogue of European Orchids. – KREUTZ Publisher Privatverlag, 240 Seiten.
- KULLENBERG, B. (1949): A description in Swedish with two photographs of the visit of the male *Campsocolia ciliata* on the flower of *Ophrys speculum*. - Sverig.Natur (Svenska naturskyddsför. arsbok) 1949: 96-97.
- KULLENBERG, B. (1961): Studies in *Ophrys* pollination - Zool.Bidr.Uppsala 34: 1-340.
- LATTIN, G. de (1967): Grundriss der Zoogeographie. – G. Fischer Verl. Jena, 602 Seiten.
- LOJACONO, M.P. (1908/1909): Flora Sicula. - Vol. 3 (Monocotyledones, Cryptogames vasculares), 424 S., 20 Tafeln, Palermo.
- MAYR, E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. - Paul Parey Verl. Hamburg, 616 S.
- 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) - Mitt. 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. (1986): *Campsocolia ciliata* (Scoliidae): Pseudokopulation auf *Ophrys speculum* (Orchidaceae); Pollinientnahme und Pollination - Publ. Wiss. Film, Sect.Biol., Ser.18, Nr.20/E 2795, 14 S.
- PAULUS, H. F. & GACK, C. (1990): Pollinators as prepollinating isolation factors: Evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae) - Israel J. Botany 39: 43-79.
- PAULUS, H. F. & GACK, C. (1995): Zur Pseudokopulation und Bestäubung in der Gattung *Ophrys* (Orchidaceae) Sardinien und Korsikas. - Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal 48: 188-227, 2 Farbtafeln.
- PAULUS, H. F. (1978): Co-Evolution zwischen Blüten und ihren tierischen Bestäubern. - Sonderbd. Naturwiss. Ver. Hamburg 2: 51-81 (Parey Verl.).
- PAULUS, H. F. (1988a): Co-Evolution und einseitige Anpassungen in Blüten-Bestäubersystemen: Bestäuber als Schrittmacher in der Blüten evolution. - Verh. Dtsch. Zool. Ges. 81: 25-46.
- PAULUS, H. F. (1988b): 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* - *omegajfera* - Formenkreis. - Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 20(4): 817-882.

- PAULUS, H. F. (1998): Der *Ophrys fusca* s. str. – Komplex auf Kreta und anderer Ägäisinseln mit Beschreibungen von *O. bliopertha*, *O. creberrima*, *O. cine-reophila*, *O. cressa*, *O. thriptiensis* und *O. cretica* spp. nov. (Orchidaceae). – Jour. Eur. Orch. 30 (1): 157-201.
- 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. (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 persephona*, *Ophrys lindia*, *Ophrys eptapiensis* 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. (2007): Wie Insekten-Männchen von Orchideenblüten getäuscht werden – Bestäubungstricks und Evolution in der mediterranen Ragwurzgattung *Ophrys*.- in: *Evolution – Phänomen des Lebens* (759 Seiten) – Denisia 20: 255-294 (Biologiezentrum Linz).
- PEDERSEN, H. Ä. & FAURHOLDT, N. (2007): *Ophrys* – The bee orchids of Europe.- Kew Publishing, Royal Botanical Gardens, Richmond Surrey, 297 Seiten.
- POUYANNE, A. (1917): La fécondation des *Ophrys* par les insectes. - Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Noire 8: 6-7.
- REICHENBACH, fil., H. G. (1851): Orchideae in Flora Germanica Recensitae additis Orchideis Europae Reliquae, Reliqui Rossicii Imperii, Algerii ergo Tentamen Orchidographiae Europaeae. Icones Florae Germanicae et Helveticae. Tabulae Aeneae CLXX. – Lipsiae, Sump-tibus F. HOFMEISTER (*Ophrys*: S. 69-101, Nachträge S. 177-179, 184-185; Tafeln 91-113, Nachtrag 165, 169).
- SALIARIS, P. A. (2002): Wild Orchids of Chios. – Ekdosi Dimoi Kardamilon, Chios, 212 Seiten (ISBN 960-85971-1-0)
- SCHLÜTER, P. M., RUAS P. M., KOHL G., RUAS C. F., STUESSY T. F. & PAULUS H. F. (in press): Evolution of the sexually deceptive orchid *Ophrys mesaritica* from *O. iricolor* by convergent pollinator shifts. -
- SCHLÜTER, P. M., RUAS P. M., KOHL G., RUAS C. F., STUESSY T. F. & PAULUS H. F. (2007): Reproductive isolation in the *Ophrys omegaifera* complex (Orchidaceae). – Plant Systematic Evolution 267: 105-119.
- SOCA, R. (2001): Typification d'*Ophrys funerea* Viviani. – Le Monde des Plantes 2001 (nr. 471) : 29-31.
- STUESSY, T. F. (1989): Plant Taxonomy. The Systematic Evaluation of Comparative

Data. – Columbia Univ. Press, N. Y.,  
514 Seiten.

- STERN, W. & DOSTMANN, H. (1989): Kos –  
der Orchideen wegen ? – Ber. Arbeits-  
krs. Heim. Orchid. 6 (1): 63-84.
- STERN, W. (1991): *Ophrys sitiaca* auch auf  
Kos. - Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.  
8 (1): 92.
- TAYLOR, M. (2005): Orchids of Chios, Inous-  
es & Psara: Illustrated checklist.- “Peli-  
neo” Editions, Centre of Chian Studies,  
Chios (ISBN: 960-88202-2-7)
- VÖTH, W. (1985): Ermittlung der Bestäuber  
von *Ophrys fusca* ssp. *funerea* (Viv.)  
G.Camus, Bergon & A.Camus und von  
*Ophrys lutea* Cav. ssp. *melena* Renz -  
Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim.Orch. Baden-  
Württ. 17(3): 417-445.
- VÖTH, W. (1987): Neue bestäubungsbiolo-  
gische Beobachtungen an griechischen  
*Ophrys*-Arten - Mitt. Bl. Arbeitskreis  
Heim. Orch. Baden -Württ. 19 (1):  
112-118.
- WARNCKE, K. (1968): Die Untergattungen  
der westpaläarktischen Bienengattung  
*Andrena* F. – Mem.Estud.Museu Zool.  
Univ.Coimbra 307: 1-107.

Das Manuskript wurde  
am 08.10.2007 eingereicht

## Anschriften der Verfasser

Prof. Dr. Hannes F. PAULUS  
Department für Evolutionsbiologie  
Universität Wien  
Althanstr. 14  
A-1090 Wien, Austria  
[hannes.paulus@univie.ac.at](mailto:hannes.paulus@univie.ac.at)

Hans-Erich SALKOWSKI  
Löhrstr. 80  
D-56179 Vallendar  
[ingrid-boesch@t-online.de](mailto:ingrid-boesch@t-online.de)