

Zur Bestäubung von *Ophrys holoserica* s.l.

BRIGITTE BAUMANN & HELMUT BAUMANN

Zusammenfassung

In Baden-Württemberg sind Männchen der Langhornbiene *Eucera nigrescens* Pérez die Hauptbestäuber von *Ophrys holoserica* (Burm. f.) Greuter, obwohl diese bislang nur als gelegentliche Nebenbestäuber angesehen worden waren. Neben den im Feld regelmäßig nachgewiesenen Pollinarienentnahmen stellt die weitgehende Deckungsgleichheit zwischen Bestäuber- und Pflanzen-Areal eine weitere Stütze für diese Erkenntnis dar. Männchen der gleichen Langhornbiene pseudokopulieren in Baden-Württemberg auch auf den Blüten der Naturhybriden *O. holoserica* (Burm. f.) Greuter x *O. apifera* Huds., *O. holoserica* (Burm. f.) Greuter x *O. insectifera* L. und *O. holoserica* (Burm. f.) Greuter x *O. sphegodes* Mill., wie hier erstmals gezeigt wird. *E. nigrescens*-Männchen besuchen hier auch *O. apifera* Huds., die als einzige *Ophrys*-Art obligat autogam ist. *Eucera nigrescens* bestäubt nach Beobachtungen der Autoren darüberhinaus auf den Kykladen (Griechische Inseln) *O. holoserica* subsp. *andria* (P. Delforge) Faurholdt und auf dem Peloponnes *O. bombyliflora* Link, sowie die von Kroatien (Pula) nach Baden-Württemberg verbrachte *O. holoserica* subsp. *untchjii* (M. Schulze) Kreuzt. Die Bestäuberspezifität ist daher bei den untersuchten Taxa nicht selektiv ausgeprägt und eignet sich nur bedingt zur Unterscheidung verwandter Taxa. Man kann daher davon ausgehen, daß für die Anlockung der Insektenmännchen die Optik, d. h. das insektenähnliche Aussehen der *Ophrys*-Blüten, eine wichtigere Rolle spielt, da die Duftstoffe der verschiedenen Taxa offensichtlich nicht völlig spezifisch und auch nur auf kurze Entfernung wirksam sind. Anlässlich des Vortrages bei der 13. Wuppertaler Orchideentagung 2006 wurden zahlreiche TV- Clips zu diesem Thema vorgeführt.

Summary

In Baden-Württemberg males of *Eucera nigrescens* Pérez bees are the main pollinators of *Ophrys holoserica* (Burm. f.) Greuter, although they are regarded so far as occasional pollinators. Together with the frequently observed pseudocopulations in the field the conformity of pollinator- and plant-area indicates additional this assumption. Pollination by males of the same bee has been observed in Baden-Württemberg also in case of three natural hybrids *O. holoserica*(Burm. f.) Greuter x *O. apifera* Huds., *O. holoserica* (Burm. f.) Greuter x *O. insectifera* L. and *O. holoserica* (Burm. f.) Greuter x *O. sphegodes* Mill. for the first time. Males of *E. nigrescens* are visiting also *O. apifera* Huds., which is the only autogamous *Ophrys*- species. *Eucera nigrescens* is pollinating according to the investigations of the authors also *O. holoserica* subsp. *andria* (P. Delforge) Faurholdt on the Kiklâdhes (Greece) and *O. bombyliflora* Link on the Peloponnisos (S. Greece), as well as *O. holoserica* subsp. *untchjii* (M. Schulze) Kreuzt from Croatia (Pula), which was carried to Baden-Württemberg. The pollinator specificity is therefore not marked distinctly among the tested species and its effect to distinguish related taxa is limited. As it seems the attraction of the male pollinators by the female mimicking flowers is primarily optical and not caused by flower-pheromones, which are identical with the scents of the female insects. Apparently this pheromones are not full specific and only effective at a short distance. On the occasion of our report at the 13. Wuppertaler Orchid-Congress in October 2006 numerous TV-clips on this subject are demonstrated.

1. Einleitung

Der erste Nachweis der Bestäubung von *Ophrys holoserica* gelang GODFERY (1929: 300-302; 1933: 233) in Ostfrankreich (Challes Les Eaux sub *Ophrys arachnites*). Die Langhornbiene wurde als „*Eucera tuberculata*“ bestimmt, der heutige gültige Name für dieses Taxon ist *Eucera nigrescens* Pérez. Auf Öland (Südschweden) konnte KULLENBERG (1961: 247-248) *Eucera longicornis* als Bestäuber für eingeführte Pflanzen aus der Schweiz (Basel) nachweisen. In Süddeutschland (Freiburg) handelt es sich sowohl um die gleiche Art als auch um *Eucera nigrescens* subsp. *continentis* (PAULUS in KULLENBERG, BÜEL & TKALCU 1984: 31, PAULUS 2001: 58), die später als „gelegentlicher Nebenbestäuber“ angesehen wurde (PAULUS 2005: 140). In Niederösterreich wurde ebenfalls *Eucera longicornis* (VÖTH in KULLENBERG, BÜEL & TKALCU 1984: 31; PAULUS in VÖTH 1999: 161) beobachtet, wobei REINHARD & al. (1991: 85) diese Biene für die Champagne (Frankreich) bestätigten und zusätzlich auf Männchen der Blumenfliege (*Microdon* sp.) für die Schweiz hinweisen konnten. Letztere sind in Kroatien (VÖTH 1999: 161, 236), im Elsaß (ENGEL 1985: 269-283) und wohl auch in Baden-Württemberg Blütenbesucher (Abb. 1). Aus Istrien gliederte TESCHNER (1987: 220-224) eine spätblühende Sippe aus dem *Ophrys holoserica*-Aggregat als *Ophrys tetraloniae* aus, die von *Tetralonia fulvescens* und *T. inulae* (PAULUS 2001: 58) bestäubt wird. Aus dem gleichen Raum stammt die mittelgroße *Ophrys holoserica* subsp. *untchji* (M. Schulze) Kreutz, deren Pollinator *Eucera clypeata* Erichson ist (PAULUS 2000: 17-23). Von Istrien nach Baden-Württemberg (Böblingen) verbrachte *O. holoserica* subsp. *untchji* wurden aber ebenfalls von *Eucera nigrescens* bestäubt (BAUMANN & BAUMANN 2007: 105-122, Abb. 12). Die gleiche Langhornbiene bestäubt mittel- (*Ophrys serotina* Rolli ex Paulus) bis süditalienische, mittelgroße *O. holoserica*-Sippen (KULLENBERG & al. 1984: 31, 35), die aus diesen Gründen von einigen Autoren mit dem istrischen Taxon vereinigt werden. Neuerdings wird von GULLI & al. (2003: 38-39) *Chalicodoma pyrenaica* (= *Megachile pyrenaica*) vom Monte Argentario (Toskana) als „schwacher Bestäuber“ von *Ophrys holoserica* subsp. *holoserica* angegeben. Auf Kreta wird die „normalblütige“ *O. holoserica* von der endemischen *Tetralonia cressa* und die großblütige subsp. *maxima* von *Synhalonia rufa* Lep. (*Tetralonia berlandi* Dusmet) bestäubt (PAULUS & GACK 1986: 76). Auf Kithira ist *Synhalonia alternans* Brullé der Bestäuber der endemischen *Ophrys holoserica* subsp. *cerigona* (BAUMANN & BAUMANN 2007: 105-122).

Diese kursorische Aufstellung von *O. holoserica* s.l. zeigt, dass sich eine Systematik dieser Gruppe nicht allein auf der Spezifität der *Ophrys*-Bestäuber und den damit verbundenen Isolationsmechanismen aufbauen lässt (Tab. 1).

2. Zur Bestäubung von *Ophrys holoserica* (Burm. f.) Greuter in Baden-Württemberg

Das Areal von *Ophrys holoserica* in Baden-Württemberg (KÜNKELE in SEBALD & al. 1998 (Bd. 8): 415) lässt neben Einzelvorkommen vier größere Verbreitungsschwerpunkte erkennen, die nicht miteinander verbunden sind (Karte 1). Es sind dies im Westen das Mittlere und Südliche Oberrheingebiet, im Süden das Hochrheingebiet, im Zentrum die Schwäbische Alb und im Nordosten das Jagst-Tauber-Gebiet. Die nacheiszeitliche Besiedlung erfolgte von Refugien in Italien entlang des südlichen Alpenrandes auf dem westlichen Wanderweg nach Norden entlang des Rheintales. Die Nachweise ab dem ersten Drittel des 16. Jahrhunderts durch OTTO BRUNFELS (1530: 105) am Oberrhein (Straßburg), LEONHART FUCHS (1542: 560) für die Umgebung von Tübingen und HIERONYMUS HARDER für die Schwäbische Alb (Geislingen um 1575, SCHORLER 1907: 80, 91) stellen die frühesten Wuchsortangaben der Gattung *Ophrys* dar und stehen mit der heutigen Arealstruktur in Einklang. Vergleicht man dieses Areal mit dem entsprechenden der bislang als Hauptbestäuber genannten *Eucera longicornis* (PAULUS & GACK 1986: 76, PAULUS 2005: 136-138, 140), so muss man feststellen, dass diese Areale nur eine bruchstückhafte Übereinstimmung zeigen. Die Verbreitungskarte von *E. longicornis* zeigt jeweils nur wenige Vorkommen auf der W-Seite des Bodensees, am Oberrhein und in den Gäulandschaften, darüberhinaus wurde die Art nach 1975 nur noch an wenigen Stellen nachgewiesen (WESTRICH 1989: 632). Aus diesem Grunde kann *Eucera longicornis* in Baden-Württemberg nicht als alleiniger Bestäuber in Frage kommen. Nur regional ist der Gartenlaubkäfer (*Phyllopertha horticola*) als Bestäuber dokumentiert (BAUMANN, P. & K. BAUMANN 1988: 62-63, BAUMANN in PAULUS 2005: 136), der am Oberrhein für einen erhöhten Fruchtansatz von 13,5 % verantwortlich zu sein scheint (BAUMANN in SEBALD & al. 1998: 415).

Im Frühjahr 2004 wurde im Raum Böblingen (7320/1) das Pseudokopulationsverhalten von *Eucera nigrescens* Pérez (*Eucera tuberculata* auct. nec Fabricius) an *Ophrys holoserica* subsp. *holoserica* getestet. Das Gelände liegt zwischen 450 und 500 m Höhe und erreicht damit die obere Höhengrenze des geschlossenen Areals von *Eucera nigrescens* in Baden-Württemberg (WESTRICH 1989: 634). In diesem Raum fliegt nur diese Langhornbiene (WESTRICH 1989: 631-634, 879-883), so daß eine Verwechslung mit einer anderen Art ausgeschlossen ist. Es dauerte auch nur kurze Zeit, bis eine bestimmte Bienenart sich auf der Blütenlippe niederließ und das bekannte Pseudokopulationsverhalten zeigte. Dieser Vorgang konnte mehrfach, auch an verschiedenen Stellen und unterschiedlichen Tagen wiederholt und durch kurze Filmsequenzen dokumentiert werden (BAUMANN 2005: 550/2, BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ 2006: Titelbild). An entnommenen und am Kopf fixierten Pollinarien konnte gesichert werden, dass es sich nicht

immer um das gleiche Männchen handelte. Diese Langhornbienenmännchen patroullierten entlang der Blütenstände der Zaunwicke (*Vicia sepium* L.), die zahlreich in dieser Wiese wuchsen und in voller Blüte standen. Dort warteten sie auf die Weibchen, die ebenfalls diese Futterpflanzen aufsuchten (WESTRICH 1989: 632). Die Anflüge reduzierten sich in allen Fällen nach wenigen Minuten und beschränkten sich dann auf neu hinzukommende Insekten. Besonders intensiv und oft mehrere Minuten andauernd waren die Kopulationsversuche bei frisch geschlüpften (braunen) Männchen (Abb. 2). Bei älteren, bereits ausgebleichten (grauen) Männchen dauerte dagegen dieser Vorgang oft nur wenige Sekunden (Abb. 3), er beschränkte sich manchmal auch auf das Anstoßen an die Lippe oder auf reine Inspektionsflüge aus kürzestem Abstand. Die Bestimmung des Belegexemplars durch Dr. P. WESTRICH (Kusterdingen) und S. RISCH (Leverkusen) ergab, dass es sich wirklich um *Eucera nigrescens* handelte. Diese Art besitzt ein weites Verbreitungsgebiet, das vom Mittelmeer bis an die Nordsee reicht (KULLENBERG & al. 1984: 38, Karte 1 nach S. Risch). Ihre Verbreitung in Baden-Württemberg (WESTRICH 1989: 634, Karte 3) ist in weiten Teilen fast deckungsgleich mit der von *Ophrys holoserica* (KÜNKELE in SEBALD & al. 1998 (Bd. 8): 415, Karte 2). Es handelt sich dabei um eine auf *Fabaceae* spezialisierte Langhornbiene, wobei als Hauptpollenquelle die Zaunwicke (*Vicia sepium* L.) gesichert ist. Daneben kommen zur Blütezeit von *Ophrys holoserica* noch ab Ende April die Schmalblättrige Wicke (*Vicia angustifolia* L.) und ab Ende Mai die Dunkle Platterbse (*Lathyrus niger* (L.) Bernh., Abb. 4) als Pollenquellen in Frage, wobei an Wuchsorten dieser Arten im Verhalten der Bienenmännchen kein auffälliger Unterschied zu beobachten war. Letztere schlüpfen 3-4 Wochen vor den Weibchen und ihre Hauptaktivität liegt in Baden-Württemberg zwischen Anfang Mai und Mitte Juni. *Eucera longicornis* (L.) erscheint dagegen durchschnittlich deutlich später und besitzt ihre Hauptaktivität von Mitte Juni bis Mitte Juli (WESTRICH 1989: 632). Zu dieser Zeit ist aber *Ophrys holoserica* in der Abblühphase und *Eucera longicornis* scheidet auch aus diesem Grunde als Hauptbestäuber aus. Der unterdurchschnittliche Fruchtsatz von *Ophrys holoserica* von 3,7-7,6 % im Untersuchungsgebiet (BAUMANN in SEBALD & al. (1998 (Bd. 8): 415) dürfte sich aus der Tatsache ergeben, dass die Wuchsorte der Nektarquellen der Langhornbienenmännchen nicht mit denen von *Ophrys holoserica* korrespondieren und Blütenbesuche sich eher zufällig ergeben. *Vicia angustifolia* und -*sepium* wachsen vorzugsweise in Wiesen und in nährstoffreichen Gebüsch- und Waldsäumen, jedoch nicht in nährstoffarmen Trockenrasen. *Lathyrus niger* kommt zwar als thermophile Halbschattenpflanze an Waldsäumen und Gebüschrändern vor, es handelt sich jedoch fast immer um entkalkte Lehmböden, auf denen die Hummel-Ragwurz nicht vorkommt. Aus dem unterdurchschnittlichen Fruchtsatz lässt sich schließen, dass die Anlockung der Bienenmännchen durch den Blütenduft nur auf kurze Strecken wirksam ist, und das insektenähnliche

Aussehen der Blüten (Optik) überaus wichtig ist. Damit findet auch die Tatsache eine Erklärung, daß *Eucera nigrescens*-Männchen von verschiedenen *Ophrys*-Arten angelockt und zu Pseudokopulationen animiert werden (Tabelle 1). Bislang galt *Eucera nigrescens* nur als gelegentlicher Nebenbestäuber (PAULUS 2005: 140).

3. Zur Bestäubung von *Ophrys holoserica* (Burm. f.) Greuter in Thüringen und Sachsen-Anhalt

Die Verbreitungskarte von *O. holoserica* für Ostdeutschland zeigt ehemalige Vorkommen am Saaleknie (BENKERT & al. 1996: Karte 1266) in der Umgebung von Rudolstadt (5233, 5333, 5334), die nach HEINRICH (1997: 154) nur in der Zeit zwischen 1914 und 1921 völlig gesichert sind. Anlässlich einer Reise nach Thüringen wurde *O. holoserica* in der Umgebung von Bad Frankenhausen (4632) und Artern (4633) sowie in Sachsen-Anhalt bei Nebra (4735) und Freyburg (4736) am 28./29. Mai 2004 auf geeignetem Gelände angeboten. In allen Fällen konnten analoge Beobachtungen von Pseudokopulationen verbunden mit Pollinarienentnahmen wie in Baden-Württemberg mit Männchen von *Eucera (nigrescens?)* beobachtet und dokumentiert werden (Abb. 5). Die Bestäuberhäufigkeit war an den Abhängen der Unstrut bei Nebra und Freyburg sogar höher als in Baden-Württemberg, da die Vegetation nicht ganz so weit fortgeschritten war und an diesen Stellen meist braungefärbte junge Bienenmännchen flogen, die paarungsbereiter waren. Die Verbreitung von *Eucera nigrescens* in Deutschland ist bislang nur bruchstückhaft bekannt (mündliche Mitteilung von S. Risch und P. Westrich). Nach KULLENBERG & al. (1984: 38, Fig. 4) besitzt die Art außerhalb von Baden-Württemberg Vorkommen im Werra-Tal (Thüringen) und im Elbe-Tal bei Dresden (Sachsen). Die Areale von *O. holoserica* und *E. nigrescens* zeigen in diesen Gebieten keine Übereinstimmung, da *O. holoserica* in Deutschland auf die Mitte und den Süden (HAEUPLER & SCHÖNFELDER 1988: 711, Karte 2485) begrenzt ist. Das Aussterben von *O. holoserica* in Thüringen und Sachsen-Anhalt kann daher nicht mit dem fehlenden Bestäuber erklärt werden.

4. Zur Bestäubung der Hybride zwischen *Ophrys apifera* Huds. x *Ophrys holoserica* (Burm. f.) Greuter (= *O. x albertiana* E.G. Camus) in Baden-Württemberg

In Baden-Württemberg handelt es sich bei der Kreuzung *O. apifera* x *O. holoserica* (= *O. x albertiana*) erstaunlicherweise um einen relativ häufigen Bastard, obwohl *O. apifera* durch obligate Autogamie weniger anfällig für Kreuzbefruchtung sein müßte. Die Pollinien dieser Art beginnen relativ rasch aus den Fächern

herauszufallen und sinken dann durch Krümmung der vergleichsweise langen Stielchen auf die Narbe, obwohl die Klebscheiben in ihrer Ausgangslage verbleiben. Die Selbstbestäubung tritt dann 6-7 Tage nach Entfaltung einer Blüte ein (SCHREMMER 1959: 178-187). Damit ist der Weg für eine Fremdbestäubung zumindest teilweise eingeschränkt und man kann darüber spekulieren, ob im vorliegenden Fall nur Pollinarien von *O. apifera* wirksam auf die Narbe von *O. holoserica* übertragen werden können. PRIESNER (1973: 46-47) konnte bereits nachweisen, daß die Riechrezeptoren von *Eucera nigrescens* („*tuberculata*“)-Männchen eine starke Reaktion auf den Lippenextrakt von *O. apifera* zeigten. KULLENBERG (1973: 10) konnte später in Südfrankreich (Languedoc) dafür den experimentellen Nachweis im Feld erbringen (vgl. CINGEL 1995: 125, tab. 85-89). Tatsache ist, daß die oft populationsweise auftretenden Hybriden von *O. x albertiana* in Baden-Württemberg eine größere morphologische Affinität zu *O. apifera* (BAUMANN in SEBALD & al. 1998: 447) besitzen. Diese Hybride wurde im Jahre 2005 im Raum Böblingen sowohl in der Nähe von blühenden *Lathyrus niger*- als auch von *Vicia sepium*-Pflanzen den dort patrouillierenden und saugenden *Eucera nigrescens*-Männchen angeboten, wobei in allen Fällen eine heftige Bereitschaft der Langhornbienenmännchen bestand, die beiden Blüten, häufig sogar gruppenweise, zu besetzen, zu pseudokopulieren und Pollinarienentnahme zu vollziehen (BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ 2006: 139). Von den drei in Baden-Württemberg vorkommenden *O. holoserica*-Hybriden löste *O. x albertiana* die stärkste sexuelle Attraktion der *Eucera nigrescens*-Männchen aus (Abb. 6). Damit konnte der Beweis erbracht werden, daß bestäubungsrelevante Eigenschaften von *O. holoserica* wie Optik, Lippenstruktur und Duft auch bei der Hybride in ausreichendem Maße eingekreuzt wurden.

5. Zur Bestäubung der Hybride zwischen *Ophrys holoserica* (Burm. f.) Greuter x *Ophrys insectifera* L. (= *O. x denevensis* Rchb. f.) in Baden-Württemberg

Die Hybride *Ophrys x denevensis* (*O. holoserica* x *O. insectifera*) ist in Baden-Württemberg seit über 100 Jahren bekannt. Obwohl sie früher als selten galt, konnte in den letzten Jahren eine deutliche Zunahme der Wuchsorte festgestellt werden (BAUMANN in SEBALD & al. 1998: 449-450), wobei diese zumindest teilweise auf Handbestäubung zurückzuführen sein dürfte. Auf Grund der relativ großen morphologischen Unterschiede der beiden Elternarten sind die entsprechenden Hybriden sicher anzusprechen, vor allem weil sie meist \pm intermediär ausgebildet sind. *O. x denevensis* wurde im Raum Böblingen in die Flugbahnen von *Eucera nigrescens*-Männchen gebracht, wobei an verschiedenen Tagen und Stellen jeweils eine hohe und mehrere Minuten dauernde Attraktion der

Insekten festgestellt und dokumentiert (BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ 2006: 162-163) werden konnte, die zu Pollinarienentnahme führte (Abb. 7). *O. insectifera* wird in Mitteleuropa meist von Männchen der kleinen Grabwespe *Argogorytes mystaceus* (*Specidae*) bestäubt (WOLFF 1950: 20-59; KULLENBERG 1961: 67-68, tab. 36-38). Es wäre interessant zu wissen, ob diese Grabwespenmännchen auch auf *O. x denevensis* pseudokopulieren. Die starke Attraktion der Hybride *O. x denevensis* auf *Eucera nigrescens*-Männchen zeigt, daß das Erbgut der entsprechenden Eigenschaften (Optik, Duft, Lippenstruktur) von *O. holoserica* in ausreichendem Maße an die Hybride weitergegeben wurde.

6. Zur Bestäubung von *Ophrys holoserica* (Burm. f.) Greuter x *Ophrys sphegodes* Mill. (= *Ophrys x obscura* Beck) in Baden-Württemberg

Der Bastard *Ophrys x obscura* Beck (*Ophrys holoserica* x *Ophrys sphegodes*) gehörte früher zu den seltenen Erscheinungen in Baden-Württemberg. Erst etwa seit etwa 1990 hat die Hybride sowohl in der Zahl der Wuchsorte als auch in der Häufigkeit beträchtlich zugenommen (BAUMANN in SEBALD & al. 1998: 450-451). Im Hohenlohekreis tritt sie sogar populationsbildend auf (GRUND 1997: 117). Es war daher auch in diesem speziellen Fall von regelmäßigen Bestäubungen auszugehen. Da es bislang kaum Beobachtungen über Pseudokopulationen bei *Ophrys*-Hybriden gab, wurden Experimente mit *Ophrys x obscura* Pflanzen durchgeführt. Auch hier konnten Männchen von *Eucera nigrescens* bei der Pseudokopulation und Pollinarienentnahme mehrfach sowohl im Großraum Böblingen (7320) als auch am Kaiserstuhl (7811) im Mai der Jahre 2004 bis 2006 beobachtet und dokumentiert werden (Abb. 8). *O. sphegodes* wird in Süddeutschland von Männchen der Sandbiene *Andrena nigroaena* bestäubt (PAULUS 2005: 135). Interessant zu wissen wäre nun, ob diese Sandbiene auch von *Ophrys x obscura*-Pflanzen angelockt und effektiv bestäubt wird. Das gesellige Auftreten dieser Hybride in einigen Gebieten Baden-Württembergs schließt diese Möglichkeit zumindest nicht aus. Die vorhandene Attraktion der Hybride *Ophrys x obscura* auf *Eucera nigrescens*-Männchen zeigt, daß das Erbgut der entsprechenden Eigenschaften von *O. holoserica* in ausreichendem Maße an die Hybride vererbt wurde. Von den drei kontrollierten *O. holoserica*-Hybriden übt diese jedoch die schwächste Anziehung auf *Eucera nigrescens* aus, was möglicherweise mit ihrer früheren Blütezeit zusammenhängen könnte.

7. Zur Bestäubung von *Ophrys apifera* Huds. in Baden-Württemberg

Seit BROWN (1833: 740) und DARWIN (1862: 63-72) galt *O. apifera* als obligat autogam, was in der Folgezeit mehrfach, unter anderem von SCHREMMER (1959: 184-187) in Istrien detailliert bestätigt wurde. PRIESNER (1973: 46-47) konnte jedoch nachweisen, daß die Riechrezeptoren von *Eucera nigrescens* („*tuberculata*“)-Männchen eine starke Reaktion auf den Lippenextrakt von *O. apifera* zeigten. KULLENBERG (1973: 10) erbrachte in Südfrankreich (Languedoc) dafür den experimentellen Nachweis im Feld, wobei die entsprechenden Bilddokumente später von CINGEL (1995: 125, tab. 85-89) veröffentlicht wurden. Dies deckt sich mit der Existenz zahlreicher Bastarde, bei denen *O. apifera* zweifelsfrei als Kreuzungspartner beteiligt ist (BAUMANN & KÜNKELE 1986: 402-404). Im Raum Böblingen wurde im Jahre 2005 *O. apifera* an geeigneter Stelle *Eucera nigrescens*-Männchen angeboten. Auch bei diesem Beispiel konnte eine Attraktivität beobachtet und dokumentiert werden, wobei auf den Blüten Pseudokopulationen ausgelöst wurden, die aber nicht zur Pollinarienentnahme führten (Abb. 9). Einschränkend muß hier darauf hingewiesen werden, daß auf Grund der späten Blütezeit von *O. apifera* sich die *Eucera nigrescens*-Männchen am Ende der Flugzeit befanden und auch Blüten anderer *Ophrys*-Arten nicht mehr mit hoher Erregtheit besucht wurden.

8. Zur Verbreitung von *Eucera nigrescens* Pérez

Eucera nigrescens Pérez ist eine weit verbreitete Langhornbiene, deren Gesamtverbreitung Südeuropa von Spanien bis Ukraine, Griechenland mit Ägäischen Inseln (KULLENBERG & al. 1984: 38, Fig. 4) und die Türkei umfasst. In den letzten Jahren ergab sich eine beträchtliche Arealerweiterung nach Osten bis Armenien, Aserbaidschan und Nordiran (Karte 2 nach S. Risch). Die von Tkalcu (KULLENBERG & al. 1984: 38, fig. 4) vorgeschlagene Trennung in eine westliche subsp. *continentis* mit Vorkommen in Spanien, Italien, Mitteleuropa und eine östliche daran anschließende subsp. *contraria*, wird nicht von allen Autoren akzeptiert (Mitteilung S. Risch).

9. Zur Bestäubung von *Ophrys holoserica* subsp. *andria* (P. Delforge) Kreutz auf den Kykladen (Griechenland)

Ophrys andria wurde von DELFORGE (1994: 136) von der griechischen Insel Andros beschrieben. Verwandtschaftlich steht sie *O. holoserica* nahe, unterscheidet sich von dieser jedoch durch etwas längere Petalen und Lippenhöcker sowie eine

reduzierte Malzeichnung. Auf der südlich gelegenen Insel Naxos soll nach DELFORGE (1997: 167) zusätzlich *Ophrys thesei* vorkommen, die sich aber nur durch die rosa Perigonfarbe von *O. andria* unterscheidet und von KRETZSCHMAR & KRETZSCHMAR (1996: 7-10) nur noch als eigene Varietät (var. *halkionis*) geführt wurde. Nach eigenen Untersuchungen kommt *O. holoserica subsp. andria* neben den Kykladen-Inseln Andros und Naxos auch auf den benachbarten Inseln Serifos, Siros, und Tinos vor. Auf Naxos und Tinos konnten wir Anfang April 2003 mehrfach Männchen von *Eucera nigrescens* als Bestäuber dokumentieren, die auf *O. andria* mit großer Ausdauer und starker sexueller Erregung pseudokopulierten und Pollinarien entnahmen (Abb. 10). Auch aus diesem Grunde halten wir die Rangstufe der Unterart für angemessen.

10. Zur Bestäubung von *Ophrys bombyliflora* Link auf dem Süd-Peloponnes

O. bombyliflora stellt eine der konstantesten und auch ursprünglichsten *Ophrys*-Arten dar. Mit Ausnahme der Blütengröße (BAUMANN & BAUMANN 2001: 695) ist die Variabilität nur gering. Dafür spricht auch das Areal, das ein rein mediterranes Kerngebiet umfasst. Es reicht im Westen von den Kanarischen Inseln (Teneriffa, Gran Canaria) über Nordafrika (Marokko, Algerien, Tunesien, Cyrenaika), die südliche Iberische Halbinsel, Südfrankreich, die Balearen, Italien mit Inseln, die ostadriatische Küste, Griechenland mit Inseln bis in die Westtürkei (BAUMANN & KÜNKELE 1982: 202). Auf den Kanaren ist die endemische Langhornbiene *Eucera gracilipes* Pérez der effektive Bestäuber (PAULUS 1999: 13-16). Auf Mallorca, in Süditalien (Salerno) und auf Sizilien tritt *Eucera oraniensis* Lep. als Hauptbestäuber auf (KULLENBERG & al. 1984: 33-35, PAULUS & GACK 1990: 131, BAUMANN & BAUMANN 1998), auf Sardinien handelt es sich um *Eucera grisea* (PAULUS & GACK 1995: 212). Für Griechenland wurde darüberhinaus *Eucera vulpes* nachgewiesen (Delforge 2005: 435). Darüberhinaus finden sich für Nordwestafrika (Marokko, Algerien) eine ganze Reihe weiterer Arten wie *Eucera albofasciata* Friese, *E. collaris* Dours, *E. notata* Lep., *E. spatulata* Grib., *E. vidua* Lep. und *E. elongatula* Vachal (KULLENBERG & al. 1984: 32-33), die später von PAULUS (1999: 15) als nicht reguläre Bestäuber eingestuft wurden. Da *Eucera oraniensis* eine westmedi-terrane Verbreitung (Nordafrika, Italien, Balearen, Iberische Halbinsel) besitzt, kann sie für die ostmediterranen Vorkommen von *O. bombyliflora*, die von Griechenland und Lybien (Cyrenaika) ostwärts bis in die Westtürkei reichen, nicht als Bestäuber in Frage kommen. Auf Kreta gilt *Eucera algira* (PAULUS 1988: 873-874) als Bestäuber, in Griechenland (Peloponnes) *Eucera parnassia* (PAULUS 1999: 14).

In Griechenland (S-Peloponnes) konnten wir im April 2006 in der Umgebung von Areopolis und Githeon mehrfach *E. nigrescens* bei heftigen Pseudokopulationen

verbunden mit Pollinarienentnahmen beobachten und dokumentieren (Abb. 11). Diese Bienenmännchen wurden bereits früher in Süditalien (Foggia und Salerno) von Büel (KULLENBERG & al. 1984: 33, 35) als Bestäuber festgestellt, später aber von PAULUS (1999: 15) in Zweifel gezogen.

Diese knappe und wohl auch unvollständige Aufstellung zeigt, daß *O. bombyliflora* in ihrem Gesamtverbreitungsgebiet von mehreren Langhornbienen-Arten bestäubt wird, wobei selbst eine regionale Selektivität nicht klar erkennbar ist. Dies deckt sich im übrigen mit den Ergebnissen der Hybridisierung, die bei *O. bombyliflora* trotz ihrer morphologischen Ausnahmestellung besonders stark ausgeprägt ist (BAUMANN & KÜNKELE 1986: 400, 435-442). Man kann daher davon ausgehen, daß eine ganze Reihe der oben erwähnten effektiven Bestäuber von *O. bombyliflora* zumindest gelegentlich andere *Ophrys*-Arten besucht. Als Beispiel sei auf *E. oraniensis* hingewiesen, die auch als Bestäuber der deutlich größerblütigen *O. tenthredinifera* beobachtet wurde (KULLENBERG & al. 1984: 34), wobei diese Kreuzung (*O. x sommieri* Sommier) besonders häufig ist und im gesamten Überschneidungsbereich der Areale der beiden Ausgangsarten mit großer Regelmäßigkeit aufzutreten pflegt. An diesem Beispiel wird besonders deutlich, daß die Optik (insektenähnliche Aussehen der Blüten) der von *Eucera*-, *Tetralonia*- und *Synhalonia*-Arten bestäubten *Ophrys*-Taxa für die Anlockung der Wildbienenmännchen von großer Bedeutung ist und die Imitation des paarungs-willigen Weibchens so stark sein kann, daß eine strenge selektive Bestäubung einem ausgeprägtem Paarungstrieb zum Opfer fällt.

11. Zur Bestäubung von *Ophrys holoserica* subsp. *untchyi* (M. Schulze) Kreutz kroatischer Herkunft in Baden-Württemberg

Die mittelgroße *O. holoserica* subsp. *untchyii* wird in Kroatien (Pula) von *Eucera clypeata* Erichs. bestäubt (PAULUS 2000: 17-22, BAUMANN & BAUMANN 2001), einer Langhornbiene deren Areal von Nordafrika über Mittelasien und Pakistan nordwärts ins südliche Mitteleuropa reicht (KULLENBERG & al. 1984: 39, Fig. 7; Ergänzung durch S. Risch). Darüberhinaus tritt sie in Mittel- und Süd-Italien ebenfalls als Bestäuber mittelgroßer *O. holoserica*-Sippen auf (BÜEL in KULLENBERG & al. 1984: 31). Eine Pflanze von *O. holoserica* subsp. *untchyii* wurde im Raum Böblingen an geeigneter Stelle den dort fliegenden *Eucera nigrescens*-Männchen angeboten, die hier als alleinige Vertreter der Gattung vorkommen. Diese reagierten spontan auf diese offensichtlich willkommene Abwechslung, wobei sie ausdauernd auf den Blüten pseudokopulierten (bis zu 6 Minuten) und Pollinarienentnahmen mehrfach dokumentiert werden konnten (Abb. 12). Auf Grund dieses Verhaltens verbunden mit einer morphologischen Ähnlichkeit halten wir die Rangstufe der Unterart von *O. holoserica* für angemessen.

Tab. 1: Von *Eucera nigrescens* Pérez bestäubte *Ophrys*-Taxa

Ophrys	Gebiet	Informant
<i>apifera</i> ?	Baden-Württemberg	Baumann & Baumann
<i>apifera</i>	S-Frankreich	Kullenberg 1973: 10
<i>apifera</i> x <i>holoserica</i>	Baden-Württemberg	Baumann & Baumann
<i>bombyliflora</i>	S- Peloponnes	Baumann & Baumann
<i>bombyliflora</i>	S- Italien	Büel in Kullenberg & al. 1984: 33, 35
<i>holoserica</i> s. str.	Baden-Württemberg	Paulus 2005: 137 als Nebenbestäuber Baumann & Baumann
<i>holoserica</i> s. str.	SE- Frankreich	Godfery 1929: 301
<i>holoserica</i> subsp. <i>andria</i>	Kykladen	Baumann & Baumann
<i>holoserica</i> x <i>insectifera</i>	Baden-Württemberg	Baumann & Baumann
<i>holoserica</i> x <i>sphegodes</i>	Baden-Württemberg	Baumann & Baumann
<i>holoserica</i> subsp.	S- Italien	Kullenberg & al. 1984: 32
<i>parvimaclata</i>		
<i>holoserica</i> subsp. <i>untchyi</i>	Baden-Württemberg (Herkunft Istrien)	Baumann & Baumann
<i>scolopax</i>	S- Frankreich	Kullenberg & al. 1984: 30
<i>tenthredinifera</i>	S- Italien	Kullenberg & al. 1984: 32
<i>umbilicata</i> ?	Libanon	Kullenberg 1961: 206

12. Offene Fragen

Trotz der faszinierenden Anpassung zwischen Blüte und Bestäuber bleiben eine ganze Reihe von offenen Fragen. Wichtig in diesem Zusammenhang ist die Erkenntnis, daß die Bestäubungsrate innerhalb der Gattung *Ophrys*, vor allem im Vergleich zu anderen mediterranen Orchideen-Gattungen, sehr niedrig ist. Neben- oder Zufallsbestäuber können daher eine größere Rolle spielen, als bei Arten mit durchschnittlichem Fruchtansatz. Das Beispiel von *Ophrys holoserica* in Baden-Württemberg zeigt, daß die seither als Nebenbestäuber eingestufte Bienenart im Wesentlichen für das heutige Arealbild verantwortlich ist. Es erscheint nicht unwahrscheinlich, daß bei zukünftigen Fortschritten in der Bienenerfassung im Mittelmeergebiet sich ähnliche Überraschungen ergeben. Wertet man Stichproben

abgeblühter *Ophrys*-Populationen aus, so kann man feststellen, daß die meisten Pflanzen keine Früchte ansetzen, dafür aber an Einzelexemplaren oft mehrere Kapseln ausgebildet werden können. Dies lässt nur den Rückschluss zu, daß die Wildbienenmännchen oft mehrere Blüten des gleichen Blütenstandes hintereinander besuchen, was auch bei der Hummel-Ragwurz durch Feldversuche bestätigt werden konnte. Ob die Absenkung der Pollinarien, die nach eigenen Untersuchungen etwa fünf Minuten dauert, Voraussetzung für die Befruchtung von Blüten anderer Pflanzen ist, erscheint fraglich. Bei der hektischen Betriebsamkeit verbunden mit häufigen Positionsänderungen der beobachteten Bestäuber ist die Möglichkeit der Übertragung frisch entnommener, nicht abgesenkter Pollinarien nicht völlig auszuschließen. Darüberhinaus wurde bei jungen, braun gefärbten *Eucera*-Männchen beobachtet, daß diese bis zu sechs Minuten auf der gleichen Blüte, unter ständigen Suchbewegungen des Hinterleibes, zubringen können und damit eine Absenkung der Pollinarien auf Grund des langen Zeitraumes vollzogen sein kann. Geitonogamie und/oder Autogamie können daher auch bei der Gattung *Ophrys* eine wichtige, bislang unbekannte Rolle spielen. Ein weiteres Indiz gegen eine absolute Bestäuberspezifität ist die Tatsache, dass bei keiner anderen Orchideengattung so viele Naturhybriden bekannt sind, selbst zwischen Kopf- und Hinterleib-bestäubten Arten, wie bei dieser Gattung (BAUMANN & KÜNKELE 1986: 393-596). Dies betrifft vor allem auch isolierte und morphologisch klar getrennte Arten wie *Ophrys bertolonii*, *O. bombyliflora*, *O. speculum* und *O. tenthredinifera*, die mit zu den häufigsten Kreuzungspartnern zählen. *O. bombyliflora* Link und *O. tenthredinifera* Willd. kommen in weiten Teilen ihres großen Areals oft gemeinsam vor und blühen etwa gleichzeitig. Obwohl, wie oben gezeigt wurde, beide Arten von verschiedenen Arten der Gattung *Eucera* bestäubt werden, gibt es doch mit großer Regelmäßigkeit die entsprechenden Bastarde. Unklar ist bislang, ob nur einer oder beide Bestäuber den falschen Partner auswählen. Könnte man bei diesem Beispiel noch einwenden, dass es sich um nahe verwandte Bestäuber der gleichen Gattung handelt, so wird dieses Argument im Falle von *O. bertolonii* Moretti und *O. incubacea* Bianca hinfällig. *O. bertolonii* wird von Mörtelebienen (*Megachile parietina*, *M. pyrenaica*), *O. incubacea* aber von einer Sandbiene (*Andrena morio*) bestäubt (PAULUS & GACK 1986: 51). Gerade bei diesem Artenpaar kann man eine gesteigerte Tendenz zur Hybridisierung, an vielen weit getrennten Wuchsorten des Gesamtareals beobachten, wobei die Hybriden gelegentlich sogar häufiger auftreten als die Ausgangsarten. Dies gilt auch für die verhältnismäßig häufigen infragenerischen Hybriden zwischen *O. speculum* subsp. *speculum* und subsp. *lusitanica* in Portugal (BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ 2004: 564, 577-579). Während die Bestäubung der Nominatsippe durch die Dolchwespe (*Dasyscolia ciliata*) Vorbildfunktion für die gesamte Gattung *Ophrys* (CORREVEON & POUYANNE 1916: 29-31, 41-47) besitzt, soll die lusitanische Unterart von einem anderen, bislang unbekanntem Bestäuber besucht werden (PAULUS 2001: 45). Ganz

ähnlich verhält es sich im äußersten Osten des Areal von *O. speculum*, wo die Nominatsippe mit der östlichen subsp. *regis-ferdinandii* zusammentrifft. Obwohl bislang beide Bestäuber unbestätigt sind, soll es sich nach PAULUS (2001: 45) bei der subsp. *regis-ferdinandii* um eine Schwebfliege (*Merodon velox*) handeln, die ein ähnliches Aussehen besitzt. Auch bei diesem Paar ist eine häufige und über viele Jahre bestehende Hybridisierung gesichert (BAUMANN, KÜNKELE & LORENZ 2004: 568-569). Ob sich auf Grund des Einzelmerkmals der Bestäubungsspezifität die Systematik der Gattung *Ophrys* aufbauen lässt, erscheint bei dem gegenwärtigen Kenntnisstand der Sippenareale von Pflanzen und Bestäubern mehr als fraglich. „Rückschlüsse auf den Grad der Verwandtschaft erhalten eine gewisse Fundierung erst durch Berücksichtigung und Vergleich möglichst vieler Merkmale“ (EHRENDORFER in STRASBURGER 1983: 486).

13. Danksagung

Herrn Stefan Risch (Leverkusen) danken wir herzlich für die Bestimmung der Wildbienen, Dr. Paul Westrich (Kusterdingen) für die Durchsicht des Manuskriptes.



Abb. 1: *Ophrys holoserica* subsp. *holoserica* mit Blumenfliege? (*Microdon* spec.), Böblingen, 18.05.2004.



Abb. 2: *Ophrys holoserica* subsp. *holoserica* mit jungem, braun gefärbtem *Eucera nigrescens*-Männchen, Böblingen, 01.06.2005.



Abb. 3: *Ophrys holoserica* subsp. *holoserica* mit älterem, grau gefärbtem *Eucera nigrescens*-Männchen, Böblingen, 18.05.2004.



Abb. 4: *Eucera nigrescens*-Männchen an *Lathyrus niger* saugend, Böblingen, 04.06.2005.

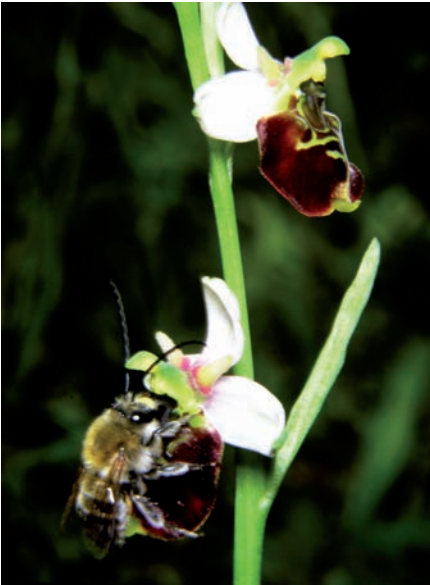


Abb. 5: *Ophrys holoserica* subsp. *holoserica* (Herkunft Baden-Württemberg) mit *Eucera nigrescens*, Thüringen, 27.05.2004.



Abb. 6: *Ophrys holoserica* subsp. *holoserica* x *Ophrys apifera* mit *Eucera nigrescens*, Böblingen, 01.06.2005.



Abb. 7: *Ophrys holoserica* subsp. *holoserica* x *Ophrys insectifera* mit *Eucera nigrescens*, Böblingen, 09.06.2005.



Abb. 8: *Ophrys holoserica* subsp. *holoserica* x *Ophrys sphegodes* mit *Eucera nigrescens*, Böblingen, 23.05.2005.



Abb. 9: *Ophrys apifera* mit *Eucera nigrescens*, Böblingen, 03.06.2005.



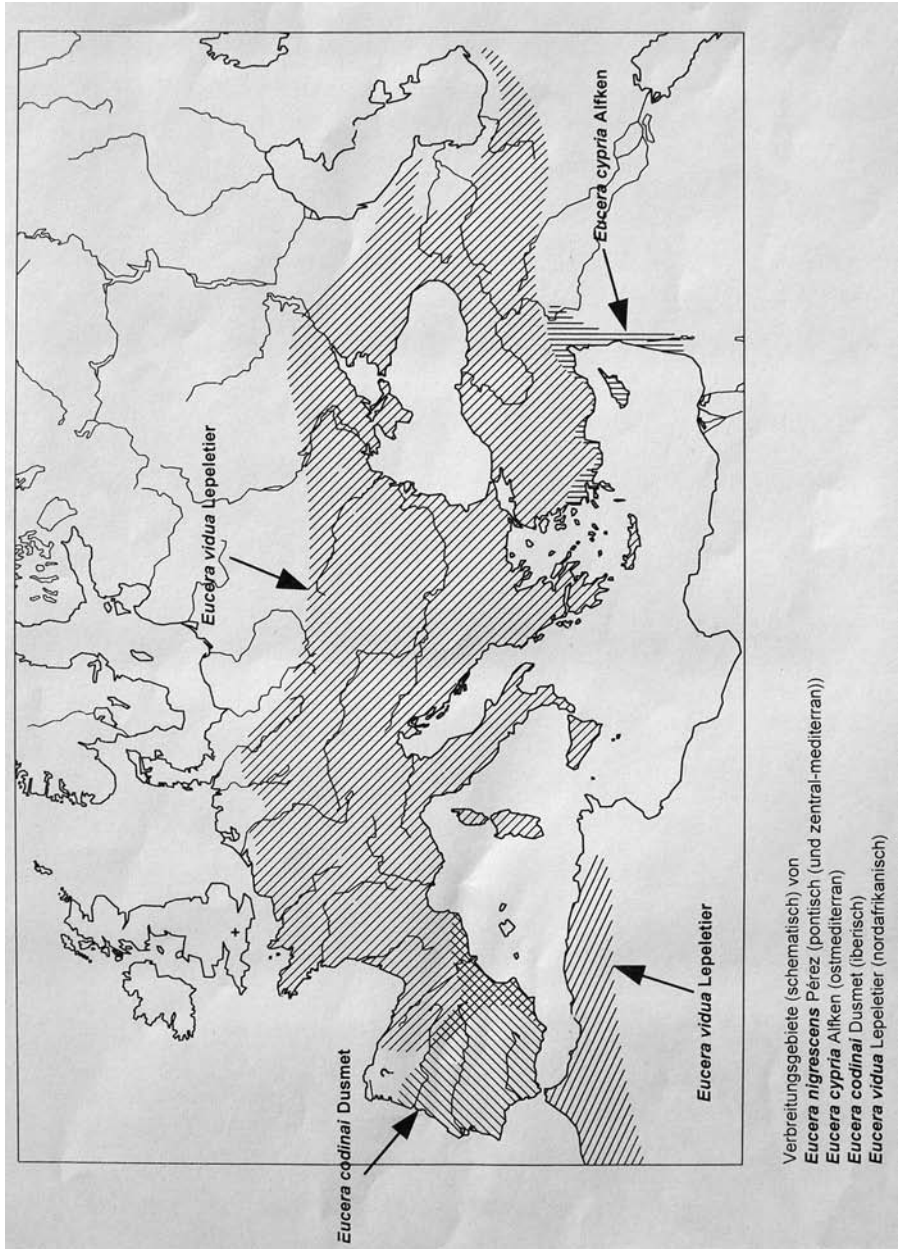
Abb. 10: *Ophrys holoserica* subsp. *andria* mit *Eucera nigrescens*, Kykladen, Naxos, 03.04.2002.



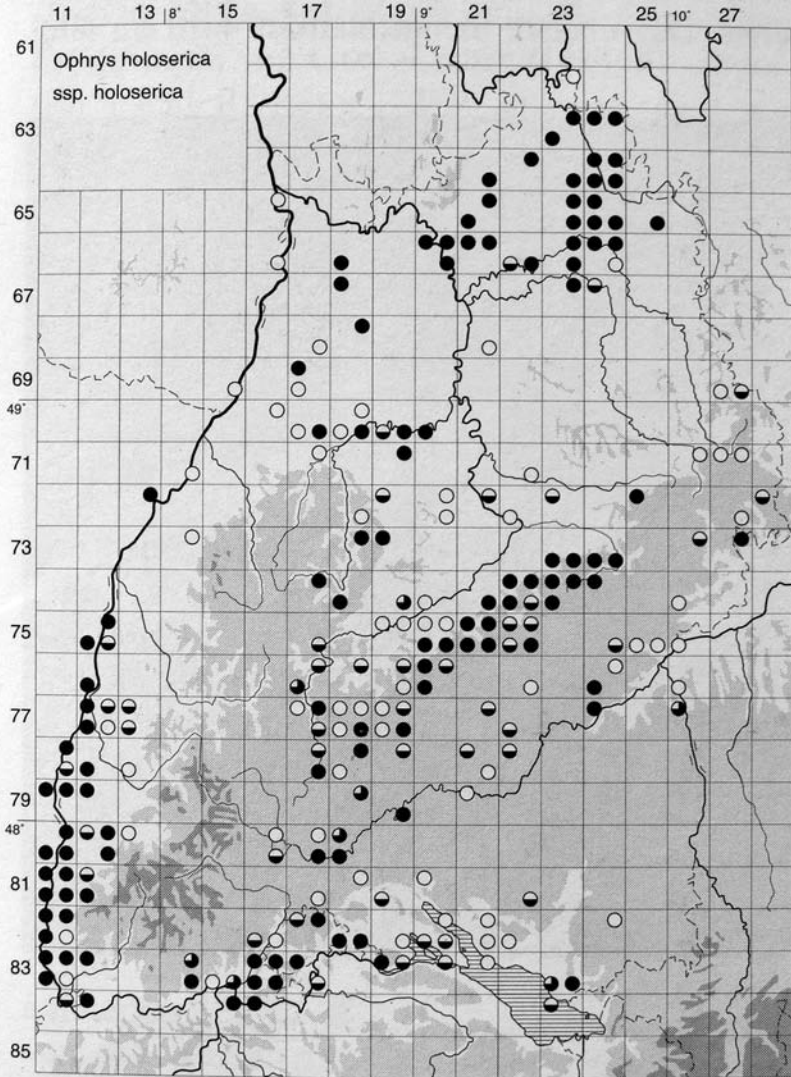
Abb. 11: *Ophrys bombyliflora* mit *Eucera nigrescens*, Peloponnes, Areopolis, 05.04.2006.



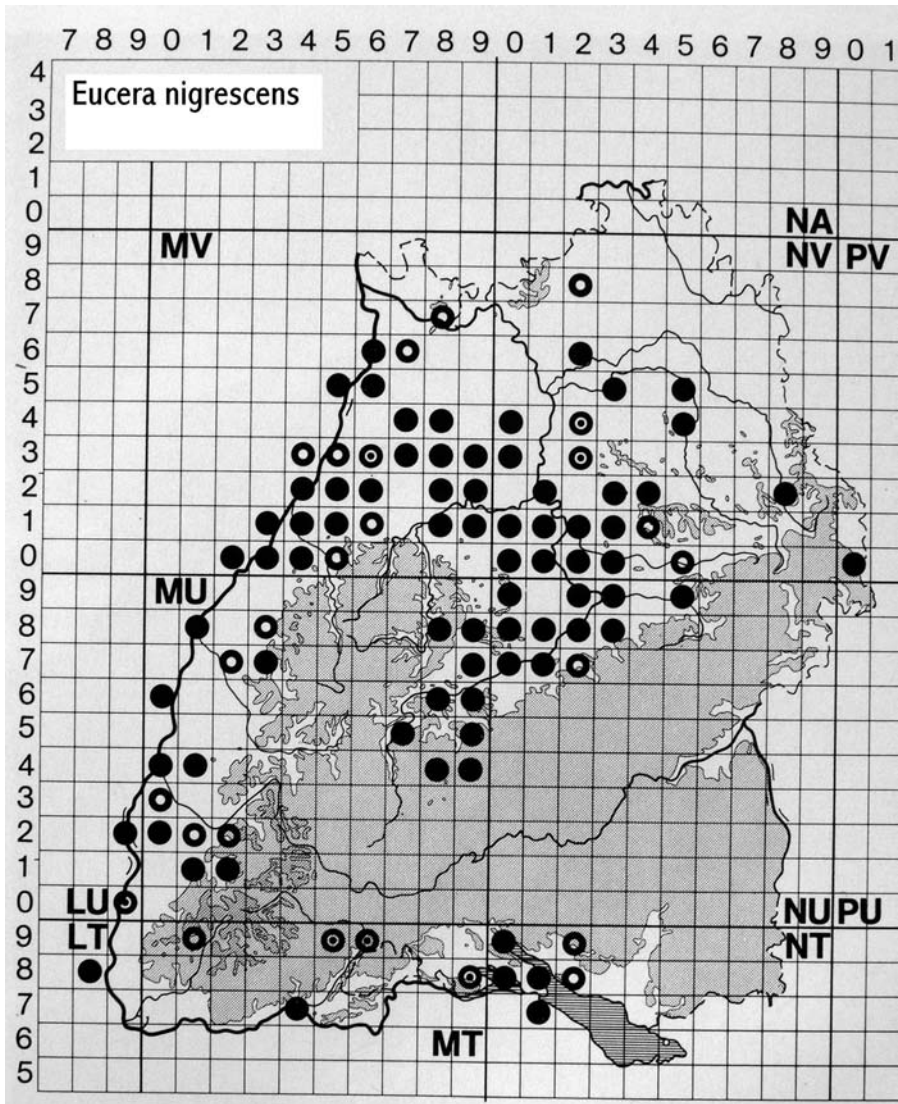
Abb. 12: *Ophrys holoserica* subsp. *untchjii* (Herkunft Kroatien) mit *Eucera nigrescens*, Böblingen, 07.06.2006.



Karte 1: Gesamtverbreitung des *Eucera nigrescens*-Komplexes. Bearbeitung von S. Risch (Leverkusen).



Karte 2: Verbreitung von *Ophrys holoserica* subsp. *holoserica* in Baden-Württemberg aus KÜNKELE in SEBALD & al. (1998 (Bd. 8): 415).



Karte 3: Verbreitung von *Eucera nigrescens* in Baden-Württemberg aus WESTRICH (1989: 634).

Literatur

- BAUMANN, B. & H. BAUMANN (2001): Zur Kenntnis der Orchideenflora der Cyrenaika (Lybien). - Jour. Eur. Orch. 33 (2): 691-725.
- BAUMANN, B. & H. BAUMANN (2007): *Ophrys holoserica* subsp. *cerigona* B. Baumann & H. Baumann, eine neue endemische Unterart der südgriechischen Insel Kithira.- Jour. Eur. Orch. 39 (1): im Druck.
- BAUMANN, H. (1998): *Orchidaceae*: 286-462. In: SEBALD & al.: Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Band 8. Stuttgart (E. Ulmer).
- BAUMANN, H. (2005): Die Orchideentaxa: 230-682. In: Die Orchideen Deutschlands. Uhlstädt-Kirchhasel (Arbeitskreis Heimische Orchideen Deutschlands).
- BAUMANN, H. & S. KÜNKELE (1982): Die wildwachsenden Orchideen Europas. Kosmos Naturführer. Stuttgart (Franckh'sche Verlagshandlung).
- BAUMANN, H. & S. KÜNKELE (1986): Die Gattung *Ophrys* L.- eine taxonomische Übersicht.- Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 18 (3): 305-688.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & R. LORENZ (2004): *Ophrys speculum* Link, ein illegitimer Name. - Jour. Eur. Orch. 36 (2): 561-583.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. & R. LORENZ (2006): Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten.- Stuttgart (Eugen Ulmer).
- BAUMANN, P. & K. BAUMANN (1988): Das Geheimnis der Orchideen.- Hamburg (Hoffmann & Campe).
- BENKER, D., FUKAREK, F. KORSCH, H. & al. (1996): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Ostdeutschlands. 615 S., 1998 Verbreitungskarten. Gustav Fischer, Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm.
- BROWN, R. (1833): On the organs and mode of fecundation in *Orchidaceae* and *Asclepiadaceae*. - Trans. Linn. Soc. London 16: 685-745.
- BRUNFELS, O. (1530): Herbarum vivae eicones ad nature imitationem summa cum diligentia et artificio effigiate, una cum effectibus earundem, in gratiam veteris illius, & iamiam renascentis Herbariae Medicinae,... recens editae. Argentorati (Ioannem Schottum).
- CINGEL, N.A. van der (1995): An atlas of Orchid pollination. European Orchids. Rotterdam/Brookfield (Balkema).
- CORREVON, H. & M. POUYANNE (1916): Un curieux cas de minétisme chez les Ophrydées. - Jour. Soc. Nat. d'Hort. France 17: 29-31, 41-47. Suite et fin (1).
- DARWIN, C. (1862): On the various contrivances by which British and foreign Orchids are fertilized by insects, and on the good effects of intercrossing. London (Murray).
- DELFORGE, P. (1994): Les Orchidées des îles d'Andros et de Tinos (Cyclades, Grèce). Observations, cartographie et description d'*Ophrys andria*, une espèce nouvelle du groupe d'*Ophrys bornmuelleri*.- Les Naturalistes belges 75 (4): 109-170.
- DELFORGE, P. (1997): Les Orchidées de l'île d'Amorgos (Cyclades, Grèce). - Les Naturalistes belges 78 (3): 103-152.
- DELFORGE, P. (2005): Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient. Ed. 3. Paris (Delachaux et Niestlé).
- ENGEL, R. (1985): La pollinisation d' *Ophrys fuciflora* (F.W. Schmidt) Moench par un diptère. - Bull. Assoc. Philom. Alsace Lorraine 21: 269-283.

- FUCHS, L. (1542): De Historia Stirpium commentarii insignes, maximis impensis et vigiliis elaborati, adiectis earundem vivis plusquam quingentis imaginibus, nunquam antea ad naturae imitationem artificiosius effectis & expressis. Basileae (Officina Isingriniana).
- GODFERY, M.J. (1929): Recent observations on the pollination of *Ophrys*.
- Journal of Botany 67: 298-302.
- GODFERY, M.J. (1933): Monograph & iconograph of native British *Orchidaceae*. Cambridge (University Press).
- GRUND, T. (1997): Die Orchideen des Hohenlohekreises.- Jour. Eur. Orch. 29 (1): 1-182.
- GULLI, V., TOSI, G., FILIPPI, L. & C. DEL PRETE (2003): On the pollination of some Orchids of the genus *Ophrys* at Mount Argentario (Grosseto, Central-Western Italy).-II. *O. bertolonii* Moretti, *O. fuciflora* (F.W. Schmidt) Moench subsp. *fuciflora* and *O. bombyliflora* Link.- Caesiana 20: 35-43.
- HAEUPLER, H. & P. SCHÖNFELDER (1988): Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. 768 S., 2490 Verbreitungskarten. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- HEINRICH, W. (1997): Orchideen in Thüringen. *Ophrys holoserica* (Burm. F.) Greuter: 154. AHO Thüringen.
- KRETZSCHMAR, G. & H. KRETZSCHMAR (1996): Orchideen der Insel Naxos.- Ber. Arbeitskr. Heim. Orchid. 13 (1): 4-30.
- KREUTZ, C.A.J. (2004): Kompendium der Europäischen Orchideen. C.A.J. Kreutz, Landgraaf, NL.
- KÜNKELE, S. (1998): *Orchidaceae*: 286-462. In: SEBALD & al.: Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Band 8. Stuttgart (E. Ulmer).
- KULLENBERG, B. (1961): Studies in *Ophrys* pollination. Reprinted from Zoologiska Bidrag fran Uppsala. Band 34: 1-340, 51 Tafeln.
- KULLENBERG, B. (1973): New observations on the pollination of *Ophrys* L. (*Orchidaceae*)
- Zoon a Journal of Zoology. Institute of Zoology, University of Uppsala. Suppl. 1: 9-13.
- KULLENBERG, B. & G. BERGSTRÖM (1976): The pollination of *Ophrys* Orchids.- Bot. Notiser 129: 11-19.
- KULLENBERG, B., BÜEL, H. & B. TKALCU (1984): Übersicht von Beobachtungen über Besuche von *Eucera*- und *Tetralonia*-Männchen auf *Ophrys*-Blüten (*Orchidaceae*).- Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsaliensis. Ser. V: C. Vol. 3: 27-40.
- NELSON, E. (1962): Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orchidaceen Europas und der Mittelmeerländer. Text- und Tafelband. Chermex-Montreux.
- PAULUS, H.F. (1988): Beobachtungen und Experimente zur Pseudokopulation auf *Ophrys*-Arten (*Orchidaceae*) Kretas (II)- mit einer Beschreibung von *Ophrys sitiaca* H.F. Paulus & C. & A. Alibertis nov. spec. aus dem *Ophrys-fusca-omegafifera*-Formenkreis.- Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 20 (4): 817-882.
- PAULUS, H.F. (1996): Zur Bestäubungsbiologie und Artberechtigung von *Ophrys tetraloniae* Teschner 1987 und *Ophrys elatior* Gumprecht ex H.F. Paulus spec. nov. (*Orchidaceae*).
- Ber. Arbeitskr. Heim. Orch. 13 (2): 4-13.
- PAULUS, H.F. (1999): Bestäubungsbiologische Untersuchungen an *Ophrys bombyliflora*, *Orchis canariensis* und *Habenaria tridactylites* (*Orchidaceae*) in Gran Canaria (Spanien).
- Ber. Arbeitskr. Heim. Orch. 16 (1): 4-22.
- PAULUS, H. F. (2000): Zur Bestäubungsbiologie einiger *Ophrys*-Arten Istriens (Kroatien) mit einer Beschreibung von *Ophrys serotina* Rolli ex Paulus spec. nov. aus der *Ophrys holoserica*-Artengruppe (*Orchidaceae* und *Insectae*, Apoidea).- Ber. Arbeitskr. Heim. Orch. 17 (2): 4-33.

- PAULUS, H.F. (2001): Daten zur Bestäubungsbiologie und Systematik der Gattung *Ophrys* in Rhodos (Griechenland) mit Beschreibung von *Ophrys parvula*, *Ophrys persephona*, *Ophrys lindia*, *Ophrys eptapiigiensis* spec. nov. aus der *Ophrys fusca* s. str. Gruppe und *Ophrys cornutula* spec. nov. aus der *Ophrys oestriifera*-Gruppe (*Orchidaceae* und *Insecta, Apoidea*).- Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. 18 (1): 38-86.
- PAULUS, H.F. (2005) Zur Bestäubungsbiologie der Orchideen: 98-140. In: Die Orchideen Deutschlands. Uhlstädt-Kirchhasel (Arbeitskreis Heimische Orchideen Deutschlands).
- PAULUS, H.F. & C. GACK (1986): Neue Befunde zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Orchideengattung *Ophrys* – Untersuchungen in Kreta, Süditalien und Israel.- Jahresber. Naturw. Ver. Wuppertal 39: 48-86.
- PAULUS, H.F. & C. GACK (1990): Zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität der Gattung *Ophrys* in Sizilien und Süditalien.- Jahresber. Naturw. Ver. Wuppertal 43: 119-141.
- PAULUS, H.F. & C. GACK (1990): Untersuchungen zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Gattung *Ophrys* im östlichen Mittelmeergebiet (*Orchidaceae*, *Hymenoptera*, *Apoidea*).
- Jahresber. Naturw. Ver. Wuppertal 43: 80-118.
- PAULUS, H. F. & C. GACK (1995): Zur Pseudokopulation und Bestäubung in der Gattung *Ophrys* (*Orchidaceae*) Sardinien und Korsikas. - Jber. naturw. Ver. Wuppertal 48: 188-227.
- PRIESNER, E. (1973): Reaktionen von Riechrezeptoren männlicher Solitärbiene (Hymenoptera, Apoidea) auf Inhaltsstoffe von *Ophrys*-Blüten.- Zoon a Journal of Zoology. Institute of Zoology, University of Uppsala. Suppl. 1: 43-54.
- REINHARD, H., GÖLZ, P., PETER, R. & H. WILDERMUTH (1991): Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete: 84-85. Egg (Fotorotar).
- SCHORLER, B. (1907): VII. Über Herbarien aus dem 16. Jahrhundert.- Sitzungsber. Abhandl. naturw. Ges. Isis (Dresden): 73-91.
- SCHREMMER, F. (1959): Blütenbiologische Beobachtungen in Istrien (Jugoslawien).
- Österr. Bot. Zeitschr. 106 (3/4): 177-202.
- SEBALD, O. & al. (1998): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Band 8. Stuttgart (Ulmer).
- STAFLEU, F.A. & R.S. COWAN (1976-1988): Taxonomic literature. A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types. Second edition. 7 volumes. Utrecht (Bohn, Scheltema & Holkema).
- STRASBURGER, E. (1983): Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 32. Auflage Stuttgart, New York (Gustav Fischer).
- TESCHNER, W. (1987): *Ophrys tetraloniae* spec. nov.- eine spätblühende Verwandte der Hummel-Ragwurz in Istrien.- Die Orchidee 38 (5): 220-224.
- VÖTH, W. (1987): Neue bestäubungsbiologische Beobachtungen an griechischen *Ophrys*-Arten.
- Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 19 (1): 112-118.
- VÖTH, W. (1999): Lebensgeschichte und Bestäuber der Orchideen am Beispiel von Niederösterreich.- Stapfia 65: 37, 160-162, 236.
- WESTRICH, P. (1989): Die Wildbienen Baden-Württembergs. 2 Bände Stuttgart (E. Ulmer).
- WOLFF, T. (1950): Pollination and fertilization of fly *Ophrys*, *Ophrys insectifera* L. in Allindelille Fredskov, Denmark.- Oikos 2 (1): 20-59.

Anschrift der Verfasser:

Brigitte und Dr. Helmut Baumann
Beethovenstraße 45 · D-71032 Böblingen

Bildnachweis:

Alle Fotos H. Baumann

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): Baumann Brigitte, Baumann Helmut Adolf

Artikel/Article: [Zur Bestäubung von *Ophrys holoserica* s.l. 153-175](#)