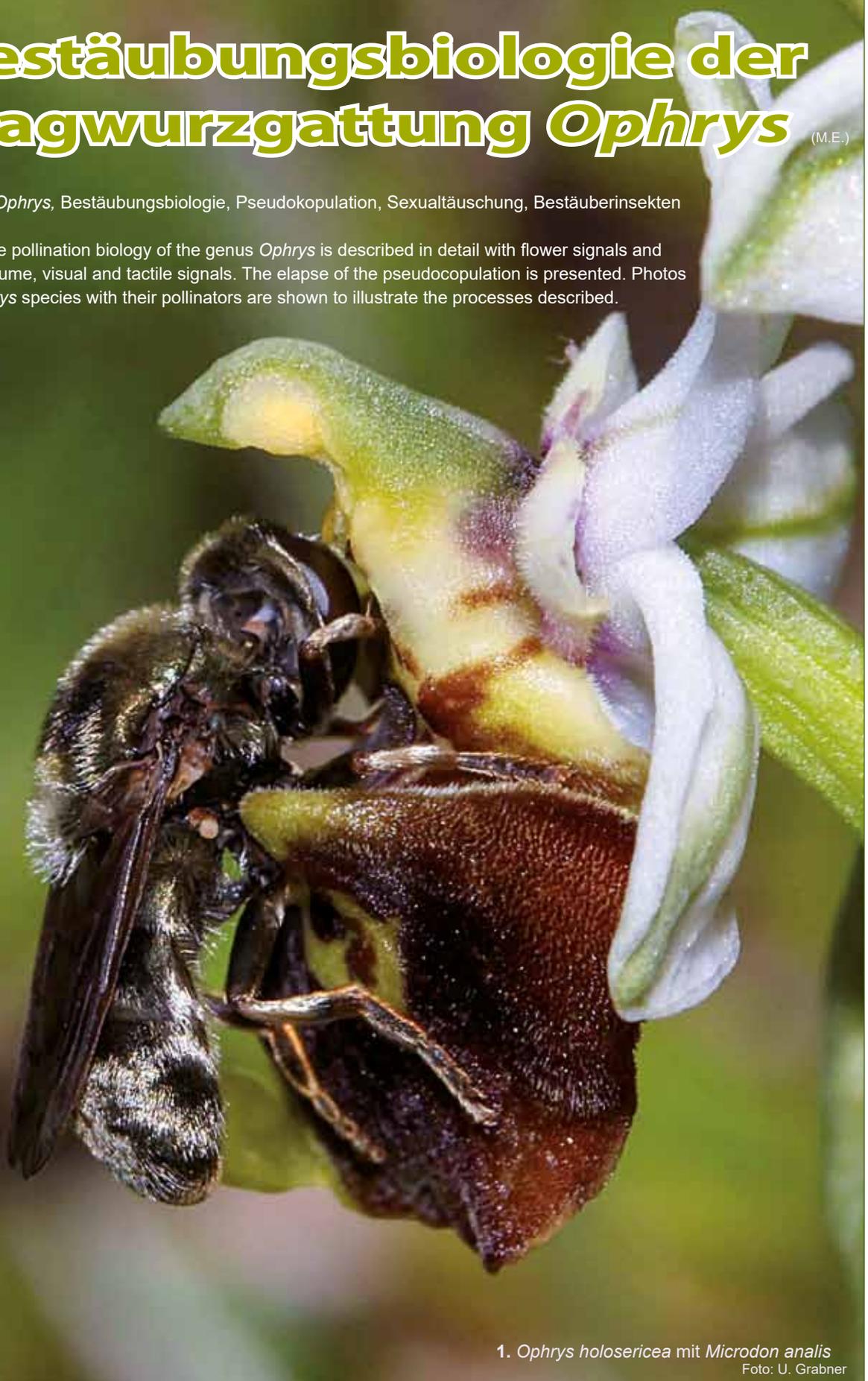




Bestäubungsbiologie der Ragwurzgattung *Ophrys* (M.E.)

Key words: *Ophrys*, Bestäubungsbiologie, Pseudokopulation, Sexualtäuschung, Bestäuberinsekten

Abstract: The pollination biology of the genus *Ophrys* is described in detail with flower signals and imitation: perfume, visual and tactile signals. The elapse of the pseudocopulation is presented. Photos of some *Ophrys* species with their pollinators are shown to illustrate the processes described.



1. *Ophrys holosericea* mit *Microdon analis*
Foto: U. Grabner

Dr. Wolfgang Rysy, Noetherstraße 5a, 91058 Erlangen



Der Autor hat Bücher und zahlreiche Artikel über Orchideen verfasst. Er ist Mitarbeiter der Bestimmungszentrale der D.O.G. und Mitglied der Redaktion dieser Zeitschrift. Sein Interesse gilt besonders heimischen bzw. terrestrisch wachsenden Arten sowie der Gattung *Bulbophyllum* und deren Verwandten. Auf seinen zahlreichen Reisen konnte er eine große Anzahl von Orchideen fotografieren und seine Artikel mit diesen Bildern brillant illustrieren.

Zusammenfassung

Die Bestäubungsbiologie der Gattung *Ophrys* wird detailliert beschrieben, mit Blütensignalen und -imitation: mit Duftsignalen, optischen Signalen und taktilen Signalen. Der zeitliche Ablauf der Pseudokopulation wird vorgestellt. Fotos von einigen *Ophrys*-Arten mit ihren Bestäubern auf der Blüte werden zur Verdeutlichung der beschriebenen Vorgänge wiedergegeben.

Vorbemerkung

Die hier abgedruckte stark komprimierte Fassung basiert auf zwei sehr ausführlichen Artikeln in PAULUS, H. F. (2005) und PAULUS, H. F. (2007) und wurde für diese Veröffentlichung von H. F. Paulus genehmigt. Von ihm stammen auch die meisten Fotos.

Einleitung

Die Arten der Orchideengattung *Ophrys* sind schon lange als besonders fremdartig aussehend bekannt. Ihre Blüten zeigen eine gewisse Insektenähnlich-

keit, die ihnen Bezeichnungen wie Bienen-, Hummel- oder Fliegenragwurz eingebracht haben, um nur die in Mitteleuropa bekanntesten Arten zu nennen. Welche biologische Bedeutung hinter diesen Blütenformen steckt, war lange Zeit gänzlich unbekannt. Selbst der versierte Kenner der Bestäubungsbiologie der Orchideen, der Evolutionsbiologe Charles DARWIN (1877), widmete in seinem Buch "On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects and ..." kaum mehr als wenige Zeilen der Gattung *Ophrys*. Er zitiert einige eher merkwürdig klingende Beobachtungen eines Mr. Price, nach denen Bienen die Blüten "angegriffen" und sie wie einen "Teufel" behandelt hätten, den man "bekämpfen" müsse. Darwin schrieb zurück, dass er sich außerstande sehe, in diesem Verhalten irgendeinen Sinn zu sehen.

Dass in den vermeintlichen Angriffen ein Stückchen Wahrheit steckt, konnte

Darwin noch nicht ahnen, daher lautet sein damaliger Kommentar, dass "er sich darauf keinen Reim machen könne". Tatsächlich hat erst der Franzose Maurice-Alexandre POUYANNE in Algerien als Erster erkannt, welches Geheimnis hinter den Blüten der Gattung *Ophrys* steckt. Im Jahre 1916 erschien in der Zeitschrift der französischen Gesellschaft für Gartenkunde sein Artikel in französischer Sprache mit dem Titel "Un curieux cas de mimétisme chez les Ophrydées (*Ophrys*)". Er beobachtete, dass als einzige Besucher der Blüten der Spiegelragwurz *Ophrys speculum* die sehr bienenähnlichen Dolchwespen *Dasyscolia ciliata* (Syn. *Camsoscolia*) (Hymenoptera, Scoliidæ) auftraten (Abb. 2 und 3). Besonders in Abb. 3 ist die Ähnlichkeit von Blüte und Insekt auch für den Menschen sichtbar. Da es sich bei den Besuchern ausschließlich um Männchen handelte, die auf der Blüte ganz offensichtlich Paarungsversuche ausführten und nicht etwa nach Nahrung suchten, schloss POUYANNE daraus folgerichtig, dass diese Männchen die *Ophrys*-Blüte für ihr Weibchen halten. Auch wenn ihm dies natürlich zunächst niemand glaubte, so hatte der Franzose ein neues Bestäubungsprinzip entdeckt, das ihm zu Ehren gelegentlich Pouyanne'sche Mimikry genannt wird, häufiger aber als Pseudokopulation bezeichnet wird. Der schwedische Naturforscher Bertil KULLENBERG hat schließlich in umfangreichen Studien



2. *Ophrys speculum* mit *Dasyscolia ciliata* auf Blüte

Foto: H. F. Paulus



3. *Ophrys speculum* – Vergleich Blüte und Insekt

Foto: H. F. Paulus



4. *Ophrys apifera* – Selbstbestäubung

Foto: W. Rysy



5. *Ophrys helenae* – Schlafplatzmimikry mit *Eucera vulpes*

Foto: W. Rysy

das Phänomen im Prinzip geklärt und bekannt gemacht, siehe z. B. KULLENBERG (1961).

Fast alle *Ophrys*-Arten werden über diesen Mechanismus der Sexualtäuschung bestäubt. Das Verhalten der Männchen ist als Pseudokopulation bekannt. Nur

zwei Arten haben sich sozusagen etwas anderes einfallen lassen: Die einheimische Bienenragwurz *Ophrys apifera* macht obligatorische Selbstbestäubung (Abb. 4) und die griechische *Ophrys helenae* betreibt eine besonders ausgefallene Art der Bestäuberanlockung, nämlich Schlafplatzmimikry für Männchen

der Langhornbienen-Gattung *Tetralonia* und *Eucera* (PAULUS & GACK 1993) (Abb. 5).

Es ist interessant zu erwähnen, dass Sexualtäuschung auch bei anderen Orchideen in Australien, Südafrika und Südamerika verbreitet ist. In Australien betreiben etwa zehn verschiedene Gattungen Sexualtäuschung. Es stellt sich nun die Frage, wie *Ophrys*-Blüten diese Sexualtäuschung erreichen, wie sich die einzelnen Arten darin unterscheiden und welchen Einfluss dies alles auf die Evolution und Artenbildung innerhalb der Gattung hat.

Die Pseudokopulation

Als reguläre Bestäuber der Gattung *Ophrys* sind bislang Männchen der aculeaten Hymenopteren (Stechimmen) und in einem Fall ein Käfer der Scarabaeidae (*Blitopertha lineolata*) beobachtet worden (Abb. 6). Als weitere Ausnahmen treten aber auch der Gartenlaubkäfer *Phyllopertha horticola* bei *Ophrys holosericea* (Abb. 7) und die Schwebfliege *Microdon* bei *Ophrys holosericea* (in Mitteleuropa) (Abb. 1)



6. *Ophrys blitopertha* mit Käfer *Blitopertha lineolata*

Foto: H. Presser



7. *Ophrys holosericea* mit *Phyllopertha horticola* (Gartenlaubkäfer) Foto: U. Grabner



8. *Ophrys holosericea* mit *Eucera longicornis*

Foto: H. F. Paulus

als zusätzliche Bestäuber auf. Ansonsten sind aber in erster Linie Arten verschiedener Bienenfamilien (Apoidea) Pollinienüberträger. Lediglich *Ophrys speculum* wird von der Dolchwespe *Dasyscolia* (Syn. *Campsoscolia* auct.) *ciliata* (Scoliidae) (Abb. 2 und 3), *Ophrys insectifera* von der Grabwespe *Argogorytes mystaceus* (Abb. 9 – 11), seltener auch *A. fergei* besucht. Unter den Bienen sind es vor allem die

Andrenidae mit vielen Arten der Gattung *Andrena* (z. B. *Ophrys sphegodes* agg., Abb. 19), die Seidenbienen *Colletes cunicularius* und *C. formosanus* (Colletidae), Pelzbienen der Gattung *Anthophora*, Kuckucksbienen der Gattungen *Melecta* und *Eupavlovskia*, Langhornbienen der Gattungen *Eucera* und *Tetralonia* (*Ophrys holosericea* s. l. agg.) (Abb. 8) sowie Vertreter anderer Biengattungen.

Der Blütenbesuch selbst läuft fast immer nach einem bestimmten Schema ab. Gelangt ein auf Weibchensuche befindliches Bestäubermännchen in die Nähe einer passenden *Ophrys*-Blüte (ab ca. 10 m), so beginnt ein mehr oder weniger zickzackförmiger Suchflug in Richtung Blüte. In einer Entfernung von ein bis zwei Meter schließlich bewegt sich das Männchen blitzschnell auf die Blüte zu, landet, nimmt nach



9. *Ophrys insectifera* mit *Argogorytes mystaceus* Foto: N. De Angelli



10. *Ophrys insectifera* mit *Argogorytes mystaceus* Foto: H. F. Paulus



11. *Ophrys insectifera* mit *Argogorytes mystaceus* Foto: H. Presser



12. *Ophrys aveyronensis* mit *Andrena hattorfiana* aus Südfrankreich und Nordspanien

Foto: H. F. Paulus



13. *Ophrys splendida* mit *Andrena villipes* aus Südostfrankreich

Foto: U. Grabner

dem taktilen Kontakt mit den Härchen der Lippe die für die betreffende Art richtige Position ein (Kopf- oder Abdomenposition, siehe später). Nun beginnt das Männchen mit heftigen Kopulationsbewegungen. Dazu wurde der Begattungsapparat meist schon vor der Landung weit ausgestülpt. Das getäuschte Männchen versucht immer und immer wieder mit stechenden Hinterleibsbewegungen, die Geschlechtsöffnung des Pseudoweibchens zu finden. Dazwischen sitzt das Tier oft ganz ruhig, um mit heftigem Flügelschwirren eine erneute Stimulation zu versuchen. Bei diesen heftigen Bewegungen kommt das Männchen sehr schnell mit den Klebscheiben der Pollinarien in Berührung, die schließlich aus den Fächern herausgezogen werden.

Meist fliegt das Tier nach 10 bis 30 Sekunden ab, um dann auf derselben, meist aber auf einer benachbarten Blüte zu landen. Dann wiederholt sich das Spiel, wird aber in der Regel schneller abgebrochen. Um hierbei Selbstbestäubungen zu vermeiden, kommt, wie bei den meisten Orchidoideae, ein einfacher Trick zum Tragen: Die Pollinien

haben eigene Stiele mit Klebscheiben. Die entnommenen Pollinarien stehen zunächst noch ca. ein bis zwei Minuten senkrecht in die Höhe, bevor sie sich nach einem Trocknungsprozess der Stielchen nach vorne senken. Erst dann sind sie für eine Pollination einsatzbereit. In dieser Zeit kann sich also ein Männchen ohne Gefahr der Selbstbestäubung auf derselben Blüte oder Pflanze zu schaffen machen oder zu ihr zurückkehren.

Schon DARWIN (1862) hat die Pollinienabsenkung bei verschiedenen Orchideen genau untersucht und erkannt, dass die Zeit, die bis zur völligen Absenkung benötigt wird, genau der durchschnittlichen Zeit entspricht, die z. B. eine Hummel bis zum Besuch eines nächsten Blütenstandes von *Orchis mascula* braucht. Die Pollinarien kleben im Übrigen so fest am Kopf oder Hinterleib, dass sie trotz heftiger Putzbewegungen nicht mehr zu entfernen sind. Männchen, die Pollinarien tragen, sind dann viele Tage oder auch einige Wochen sozusagen »markiert«. Vor dem letzten Abflug streifen viele Männchen mit ihrem Vorderbeinputzkamm

über die Fühler. Danach stehen besonders die Langhornbienen oft noch sekundenlang im Schwirflug vor der Blüte. Regelrecht ungläubig scheinen sie sich die Blüte noch einmal anzuschauen und zu riechen, um sie sich einzuprägen. Sie kehren dann fast nie wieder zu derselben Blüte zurück, da sie diese offenbar individuell wiedererkennen können, sondern besuchen neue Blüten.

Tatsächlich konnte man in quantitativen Tests für einige *Eucera*-, *Tetralonia*- und *Andrena*-Arten sowie für *Dasyscolia ciliata* zeigen, dass die getäuschten Bestäuber Männchen nach kurzer Zeit sogar den Blütenschwindel durchschauen und auf die Attrappe nicht mehr hereinfliegen. Zunächst vermeiden sie individuell diejenigen Pflanzen, die sie schon einmal besucht haben, um später überhaupt keine *Ophrys*-Blüten mehr zu besuchen. Neue Anflüge erhalten *Ophrys*-Blüten daher meist nur von noch blütenunerfahrenen anderen Männchen. Dies erklärt auch, warum man das Phänomen der Pseudokopulation bisher so selten beobachtet hat. Die Wahrscheinlichkeit, bei der Pseu-

dokopulation gerade dabei zu sein, ist sehr gering, da sie während der Blütezeit einer Pflanze mit viel Glück gerade ein einziges Mal passiert. Ein bestimmtes Pflanzenindividuum blüht ca. 3 bis 4 Wochen lang. Die Bestäubungsrate in einer *Ophrys*-Population ist kaum höher als 5 – 10%! Dennoch reicht diese Rate bei Weitem aus, um den Fortbestand der Population zu sichern. Wenn Bestäubungen auch selten sind, so sind sie doch sehr effektiv. Jede bestäubte Blüte kann nämlich bis zu 12 000 – 14 000 Samen liefern!

Signale und ihre Imitation durch die Blüte

Die Arten der Orchideengattung *Ophrys* müssen, um angefliegen und bestäubt zu werden, mit ihren Blüten die wichtigen paarungsauslösenden Signale imitieren. Diese Signale sind primär von Bestäuberinsekten in ihrer eigenen Evolution entwickelt worden. Sie dienen ihnen als gut funktionierende Mechanismen zur Arterkennung und zur Verhinderung von Hybridisierungen. Darüber hinaus spielen sie auch eine wichtige Rolle im Rahmen der sexuellen Selektion, indem die Geschlechtspartner u. a. an ihnen die Fitness, also letztlich die genetische Eignung für den Fortpflanzungserfolg erkennen können. Drei Grundtypen von Signalen oder Reizen sind hierbei ausschlaggebend: 1. olfaktorische oder Duftreize, 2. optische oder Sehreize, 3. taktile oder Berührungsreize.

Sie haben jeweils als mehr oder weniger komplexe Muster den Charakter von Schlüsselreizen und werden in angeborener Weise von einem sogenannten AAM (angeborener Auslösemechanismus im Gehirn dieser Tiere) instinktiv erkannt.

Aus der Fortpflanzungsbiologie vieler Insekten weiß man, dass zur Anlockung des Geschlechtspartners chemische Lockstoffe (Sexualpheromone) eingesetzt werden, die von den Männchen in artspezifischer Weise mithilfe ihrer Geruchsrezeptoren auf den Fühlern erkannt und mit Suchflügen nach ihren Weibchen beantwortet werden. Die Männchen besitzen einen in ihrer

Evolution erworbenen artspezifischen AAM, der ihnen ermöglicht, unter Tausenden von Duftstoffreizen genau diejenige Duftstoffmischung zu erkennen, die von ihren Weibchen als Arterkennungsabzeichen eingesetzt wird.

In der Nähe der Weibchen angekommen, können dann vom Männchen optische Signale ihrer Weibchen wahrgenommen und wiederum in artspezifischer Weise erkannt werden. Sobald ein Männchen auf dem Weibchen gelandet ist, tritt eine dritte Sorte von Reizen in Aktion, nämlich taktile, mit deren Hilfe die Männchen Informationen darüber erhalten, wo bei dem Weibchenkörper hinten und vorne ist. Dazu wird sehr schnell der »Strich« der Körperbehaarung registriert. Dies ist wichtig, weil auch andere Männchen identische Absichten verfolgen und es darauf ankommt, wer der Schnellste ist (sexuelle Selektion).

Ophrys-Blüten imitieren alle diese Signale, um erfolgreich spezifische Bestäubermännchen anzulocken, sie zu täuschen und für ihre Pollinienübertragung zu benutzen.

1. Duftsignale und Duftbouquet

Eine *Ophrys*-Blüte produziert über das Labellum verteilt in vielen Drüsenzellen Hunderte verschiedener Duftkomponenten, deren jeweilige Mischungsverhältnisse und Konzentrationen ein für die *Ophrys*-Arten spezifisches Duftbouquet (Parfüm) ergibt. Die Stoffe selbst sind vor allem Terpenoide, langkettige aliphatische Kohlenwasserstoffe, Aldehyde, Ketone und 1-, 2-Alkohole sowie cyclische (aromatische) Verbindungen, also Stoffe, die auch sonst im Tier- und Pflanzenreich häufig als Duftstoffe eingesetzt werden. Vor allem A. K. BORG-KARLSON hatte mit Duftstoffanalysen bei Blüten und Bienen begonnen, um die olfaktorische chemische Anlockung zu dokumentieren. Doch mit den erstaunlich zahlreich vorkommenden Duftmolekülen (weit über 100 Molekültypen) aus den *Ophrys*-Blüten konnte man lange Zeit nichts anfangen, zumal sie zumindest im qualitativen Bereich einzeln getestet nicht mit den Duftstoffen der parallel analysierten Bestäuber

übereinstimmen. Verhaltenstests mit synthetischen Kopien von verschiedenen *Ophrys*-Blüten produzierten Gemischen hatten gezeigt, dass nur einzelne Komponenten in der Lage waren, Paarungsverhalten auszulösen. BORG-KARLSON schloss daraus, dass *Ophrys*-Blüten lediglich ein "set of second class attractivity compounds" produzieren, welche nur einen kleinen Ausschnitt aus der Population der Bestäuberbienen ansprechen und zwar diejenigen Männchen, die besonders hochmotiviert auf Weibchensuche sind und daher auf jeden beliebigen weibchenähnlichen Stimulus reagieren, solange die richtigen Weibchen noch nicht da sind. Daraus resultierte lange die Annahme einer Duftstoffmimikry, in der aber die Blüten chemisch anders operieren als die Bienen.

Da nach bisherigen Duftstoffuntersuchungen gänzlich unklar war, welche der Substanzen die reizwirksamen sind, musste ein neues Verfahren eingesetzt werden, um aus dem Gesamtbouquet von weit über 100 Molekülen diejenigen herauszufinden, die für die Männchen das Signalbouquet für ihr noch unbegattetes Weibchen darstellen. Dazu musste allerdings vorher das Sexuallockstoffbouquet des Bestäuberweibchens geklärt werden, da sonst nicht klar ist, wonach gesucht werden soll. Erschwerend kam hinzu, dass bis vor Kurzem von keiner einzigen Wildbiene die Sexualpheromone bekannt waren. Die Extraktion der Weibchen erbrachte nämlich ebenfalls nur eine ungewöhnliche große Ansammlung von vor allem langkettigen Kohlenwasserstoffen, von denen ihrerseits nicht bekannt war, welche Moleküle davon in welcher Mischung als Sexuallockstoff fungieren.

Mithilfe der Methode, die Gaschromatographie mit der Elektrophysiologie zu koppeln, konnte man diejenigen Substanzen im Gesamtduftbouquet identifizieren, auf die die Männchen zur Weibchenidentifizierung reagieren. Bislang konnten bei *Ophrys sphegodes* und ihrem Bestäuber *Andrena nigroaenea* sowie bei *Ophrys speculum* und ihrer Bestäuberwespe (*Dasyscolia (Camposcolia) ciliata*) diese Substanzen identifiziert werden.



14. *Ophrys cretica* subsp. *beloniae* mit *Melecta tuberculata* aus Rhodos und Naxos

Foto: U. Grabner



15. *Ophrys tenthredinifera* mit *Eucera nigri-labris* aus dem südlichen Teil der Iberischen Halbinsel bis Südfrankreich

Foto: H. F. Paulus

Durch aufwendige Untersuchungen der Duftstoffbouquets der entsprechenden *Ophrys*-Art und ihres Bestäubers konn-

te nicht nur nachgewiesen werden, mit welchen Komponenten gelockt wird, sondern vor allem, dass diese bei der

Blüte und bei dem unbegatteten Bestäuberweibchen völlig identisch sind. Die bisher angenommene Mimikry in



16. *Ophrys ficelhoana* mit *Eucera* spec. aus Andalusien

Foto: H. Rysy



17. *Ophrys cretica* mit *Andrena* spec. als Abdomenbestäuber aus Kreta

Foto: H. Presser

Form von Duftäquivalenz stimmt also nicht. Das artspezifisch reizwirksame Duftbouquet wird exakt imitiert. Es kann nun aus den vorliegenden Gaschromatogrammen mit ihren artspezifischen Molekül-Verteilungsmustern angenommen werden, dass viele der nah verwandten *Ophrys*-Arten mit artspezifischen Mischungen derselben Kohlenwasserstoffe als eine Art Duftmustererkennung arbeiten.

Zur Bestäuberoptimierung haben *Ophrys*-Blüten übrigens einen weiteren »Trick« übernommen. Begattete Weibchen werden von ihren Männchen als solche sofort erkannt und nicht weiter beachtet. Die Weibchen produzieren nämlich nach der Begattung keine Sexuallockstoffe mehr. Darüber hinaus scheinen einige Arten so etwas wie einen Abschreckstoff zu produzieren. Offenbar imitieren auch unsere *Ophrys*-Arten dieses Signal.

2. Optische Signale

Nachdem Insekten- oder hier Bienenmännchen, der Duftfahne folgend, ihren Weibchen so nahegekommen sind, dass sie diese auch sehen können, folgen in der Kette der Paarungsauslöser optische Signale, die dem Männchen nicht nur genauer zeigen, wo sich das Weibchen befindet, sondern ihm durch besondere optische Merkmale auch signalisieren, ob es sich tatsächlich um ein arteigenes Weibchen handelt. Insekten haben zwar häufig große Facettenaugen, doch weiß man, dass sie ihre Welt anders sehen und verarbeiten, als wir Menschen dies mit unseren Augen und unserem Gehirn tun. Etwas vereinfacht gesagt nehmen wir unsere Welt als komplexe Bilder wahr, während Insekten offenbar ihre optische Welt wesentlich »abstrakter« sehen. Objekte setzen sich aus einer Summe von Signalen zusammen, die danach bewertet werden, ob sie interessant oder uninteressant sind, ob sie Auslösecharakter haben oder eben nicht. Dies mag für unsere Vorstellungswelt etwas schwierig nachzuvollziehen sein, ist aber für die Interpretation des Aussehens und der Färbungen der *Ophrys*-Blüten mit ihren Zeichnungsmustern von wesentlicher Bedeutung.



18. *Ophrys kotschyi* mit *Melecta tuberculata* aus Zypern

Foto: H. F. Paulus

Wenn man Bestäuberweibchen mit den sie imitierenden *Ophrys*-Blüten vergleicht, so kann man drei Blütentypen unterscheiden, die vermutlich widerspiegeln, welche Rolle optische Signale für die Weibchenerkennung im normalen Leben der Bestäubermännchen spielen. Grundlage dieser Hypothese ist, dass Bestäubermännchen zumindest diejenigen optischen Signale bei ihren Blüten selektieren, die sie aufgrund ihrer Weibchenerwartung (also der optischen AAM für ihre Weibchen) als Minimum für die Weibchenerkennung benötigen. Wenn die Weibchenimitation detailliert ist, nehmen wir an, dass dies auch im normalen Leben dieser Bestäubermännchen von großer Bedeutung ist. Evolution arbeitet opportunistisch bzw. ökonomisch und das bedeutet, dass sie nur so viel durch Selektion hervorbringt, wie unbedingt notwendig ist.

Bei Typ 1 scheinen optische Signale im Sexualleben der Bestäubermännchen eine große Rolle zu spielen, sodass die

Ophrys-Blüten daraufhin selektiert wurden, sehr weibchenähnlich zu sein. In diesen Fällen ist die Weibchenähnlichkeit auch für unser Auge nachvollziehbar. Dazu gehört das Paradebeispiel *Ophrys speculum* als diejenige Art, an der POUYANNE (1917), sicherlich bezeichnenderweise, das Phänomen als Erster entdeckt und richtig erkannt hatte. Wenn man das Artenpaar *Ophrys speculum* und das Bestäuberweibchen *Dasyscolia ciliata* vergleichend betrachtet, kann man leicht erkennen, dass der blaue Spiegel der Blütenlippe eine Imitation des blauen Flügelglanzes und die fuchsrote Labellumbehaarung eine solche der Körperbehaarung des Weibchens darstellt (Abb. 2 und 3). Die Seitenlappen sind vermutlich die Mittel- und Hinterbeine des Weibchens. Welche weiteren Details hier ebenfalls wichtig sind, ist nicht untersucht. Auffällig sind bei vielen *Ophrys*-Arten die rundlichen, meist glänzenden Basalschwien (Staminodialpunkte). Sie wurden von DARWIN (1862) fälschlich



19. *Ophrys sphegodes* mit *Andrena nigroaenea* Foto: H. F. Paulus 20. *Ophrys lutea* mit Springspinne und *Andrena cinerea* Foto: W. Rysy

als die Spengelschen Scheinnectarien oder später von vielen Autoren häufig als Augen interpretiert. Tatsächlich handelt es sich wahrscheinlich um die Imitation der Schüppchen über der Flügel-einlenkung des Bestäuberweibchens, um die sogenannten Tegulae.

Typ 2 repräsentiert solche *Ophrys*-Arten, die für unser Auge bereits deutlich weniger Insektenähnlichkeit aufweisen. Sie zeigen aber Farb- und Zeichnungsmuster, die, mit den Bestäuberweibchen verglichen, doch noch Ähnlichkeit erkennen lassen.

Typ 3 der *Ophrys*-Blüten imitiert nur die allgemeine Grundfärbung der Bestäuberweibchen. So entsprechen die Lippen von *Ophrys sphegodes* (s. str.) dem rotbraunen oder graubraunen Kolorit des Bestäuberweibchens *Andrena nigroaenea* (Abb. 19).

3. Taktile Signale

Wenn Bienen- oder Wespenmännchen ein Weibchen gefunden haben und nach der Landung zu kopulieren versuchen, findet als weiteres wichtiges Auslöser-signal taktile Orientierung statt. Bei der Berührung mit den Tarsen und dem Körper werden die Körperbehaarung des Weibchens und seine Haarrichtung, Körperform etc. genau registriert. Ähnlich wie bei ihren richtigen Weibchen findet durch den Kontakt mit der Behaarung und ihrem »Strich« eine sehr schnelle Entscheidung statt, wo sich hinten und vorne befindet. Vermutlich spielen in dieser Phase der Paarungsversuche auch chemische Signale eine Rolle, die erst bei direktem Kontakt wahrgenommen werden. Über den Haarstrich kann das Männchen sofort entscheiden, wo beim Weibchen hinten und vorne ist. Das kann sehr wichtig sein, wenn viele Männchen



21. *Ophrys lutea* mit *Andrena cinerea* aus Südfrankreich Foto: H. F. Paulus



22. *Ophrys omegaifera* mit *Anthophora atroalba*

Foto: H. F. Paulus

sich auf ein Weibchen gestürzt haben. Auch hier kommt es darauf an, wer der Schnellste ist und seinen Kopulationsapparat einführen konnte. Der Apparat scheint ebenfalls eine Reihe wichtiger, auf Berührungsreize reagierende Sinnesorgane zu besitzen, mit denen weitere spezifische Eindrücke registriert werden können. Bisher gibt es hierüber keine genaueren Untersuchungen.

Die *Ophrys*-Blüten scheinen wesentliche Signale im taktilen Bereich zu imitieren. Eindrucksvoll und auch leicht festzustellen ist der Einfluss des Haarstriches auf der Blütenlippe. Wie bereits KULLENBERG (1961) untersucht hat, zeigen alle *Ophrys*-Arten der *Ophrys fusca-lutea*-Sektion einen im Vergleich zu den anderen *Ophrys*-Arten umgekehrten Haarstrich auf dem Labellum. Hier verlaufen die kurzen Drüsenhärchen besonders im basalen Randbereich der Lippe in Richtung Narbe. Bei allen anderen *Ophrys*-Arten sind diese Härchen von der Narbe zur Labellumspitze gerichtet. Bei beiden Typen ist das Mal glatt oder nur sehr schwach behaart. Der Effekt dieser Form der Behaarung ist sehr beeindruckend. Die Bestäuber-männchen registrieren den Haarstrich nach der Landung sofort. Sie drehen sich bei den *Ophrys*-Arten der *fusca-lutea*-Sektion sofort um und kopulieren sozusagen verkehrt herum. Dies führt zu einer Pollinienentnahme mit der Hinterleibspitze (Abdomenpollination), z. B.

bei *Ophrys lutea* (Abb. 20 und 21) oder *Ophrys omegaifera* (Abb. 22). Alle anderen *Ophrys*-Arten haben den normalen Haarstrich, sodass die Männchen einfach so sitzen bleiben, wie sie gelandet sind, und die Pollinien mit dem Kopf entnehmen (Kopfpollination).

Eine experimentelle Analyse der Haarstrich-Verhältnisse und ihrer taktilen Bedeutung liegt an *Ophrys fusca* und *Ophrys sphegodes* vor. Beide Orchideenarten haben dieselbe Bestäuberbiene *Andrena nigroaenea* als Pollinienüberträger, Erstere durch Abdomenpollination und *Ophrys sphegodes* durch Kopfpollination (Abb. 19). Solche Bienenmännchen können in diesem Fall sogar vorne und hinten gleichzeitig Pollinien tragen.

Literatur:

- KULLENBERG, B. (1961): Studies in *Ophrys* pollination; Zoologiska bidrag från Uppsala **34**: 1 – 340
- PAULUS, H. F. (2005): Die Bestäubungsbiologie der Gattung *Ophrys* – Weibchenimitation als Anlockungsprinzip; Arbeitskreise Heimische Orchideen (Hrsg.): Die Orchideen Deutschlands, Uhlstädt-Kirchhasel, Seiten 127 – 140
- PAULUS, H. F. (2007): Wie Insekten-Männchen von Orchideenblüten getäuscht werden – Bestäubungstricks und Evolution in der mediterranen Ragwurzgattung *Ophrys*; *Denisia* **20**, Neue Serie **66**: 255 – 294, Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at
- PAULUS, H. F. & GACK, C. (1980): Beobachtungen und Untersuchungen zur Bestäubungsbiologie südspanischer *Ophrys*-Arten; *Die Orchidee*, Sonderheft November 1980: 55 – 68
- PAULUS, H. F. & GACK, C. (1993): Schlafplatzmimikry bei der mediterranen Orchidee *Ophrys helenae*; *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft Salzburg* **86**: 267

Wesentlich im Zusammenhang mit taktilen Reizen ist außerdem die Größe des Labellums. Dieses muss gut mit der Körpergröße des Bestäubers zusammenpassen. Männchen, die zu groß oder zu klein sind, sind selten in der Lage, Pollinien zu entnehmen und als erfolgreiche Bestäuber zu fungieren. So kann man im Freiland gelegentlich Anflüge durch fremde Bienen oder andere Insekten beobachten, die aber nicht in der Lage sind, eine geeignete Position auf der Lippe einzunehmen. Sie tänzeln dann meist auf der Blüte herum und fliegen wieder ab, ohne mit den Klebscheiben der Pollinien in Berührung gekommen zu sein. Daraus resultiert ein Selektionsdruck auf eine gute Größenanpassung zwischen Labellum der betreffenden *Ophrys*-Art und ihrem Bestäuber-männchen.

Weitere Bestäubungsbeispiele

Zur Abrundung der hier dargelegten Bestäubungsbiologie bei *Ophrys*-Arten werden mit den Abbildungen 12 – 18 weitere *Ophrys*-Arten aus dem Mittelmeerraum mit ihren Bestäubern gezeigt.

Danksagung

Ich danke ganz herzlich Prof. Dr. Hannes F. Paulus für die konstruktive Zusammenarbeit sowie für einige Bestäubungsfotos. Darüber hinaus stellten freundlicherweise auch Uwe Grabner und Helmut Presser vom Arbeitskreis Heimische Orchideen Bayern e. V. sowie Nora De Angelli und mein Sohn Harald einige Fotos zur Verfügung.