Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. 38 (1): 78–99; 2021

Von „*alba*“ bis „*viridiflora*“ - zur Taxonomie und Biologie hypochromer Orchideen

Peter Zschunke

Keywords:
Orchidaceae, taxonomy, albiflora, albinism, hypochromy, color, pigments, anthocyanins, mutations, photosynthesis, pollinators, color morphs, deceptive orchids, evolution, *Anacamptis*, *Cephalanthera*, *Cypripedium*, *Dactylorhiza*, *Epipactis*, *Neottia*, *Nigritella*, *Ophrys*, *Orchis*.

Zusammenfassung/Summary:
Zschunke, P. (2021): Von alba bis viridiflora - zur Taxonomie und Biologie hypochromer Orchideen. – Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. 38 (1): 78–99.

Die Blütenfarbe dient vielfach als wesentliches Merkmal der Beschreibung von Orchideen-Taxa. Auch hypochrome Formen von Orchideenarten erhielten eigenständige Namen, meist als varietas, forma oder lusus. Es ist zu überlegen, inwieweit dies sinnvoll ist, wenn die Ursache farblicher Abweichungen von der Nominatform lediglich ein genetischer Defekt ist. Nach der Betrachtung taxonomischer Entwicklungen anhand von Beispielen aus unterschiedlichen Gattungen wird ein pragmatisches Vorgehen vorgeschlagen, wie hypochrome Formen künftig angesprochen werden könnten. Die taxonomische Perspektive mündet schließlich in Überlegungen zur Photosynthese von *Ophrys*-Pflanzen, zur Bestäubung von Nektar vortäuschenden Orchideen und zur Weiterentwicklung dieser Arten.

In many cases, the color of flowers is used as an essential characteristic for the description of orchid taxa. On the level of varietas, forma or lusus, hypochrome forms of orchid species have also been described. The author raises the question whether such infraspecific taxa are justified if deviations of color in comparison to the nominate form are caused by a genetic defect. After reviewing taxonomic developments based on examples of different genera, the autor proposes a pragmatic procedure for addressing hypochrome forms. In addition to these considerations, questions arise with regard to the photosynthesis of *Ophrys* plants, the pollination of deceptive orchids and the development of those species.

Einleitung

Oh ein Albino! Auf einer Wiese mit Hunderten von purpurfarben oder violett blühenden Knabenkräutern fällt eine Pflanze mit weißen Blüten schon von weitem auf. Meist handelt es sich um eine genetische Störung, um die Folge einer zufälligen Mutation, die bei vielen Orchideenarten durchschnittlich ein- bis dreimal je tausend Pflanzen auftritt.

Die Blütenfarbe von Orchideen wird vor allem von Pigmenten aus der Gruppe der Anthocyane bestimmt - der griechische Begriff ἀνθός (anthos) steht für die Blüte, κυανός (kyanos) bedeutet bläulich. Die wasserlöslichen Pigmente aus der Gruppe der Anthocyane werden in den Vakuolen der Zelle gebildet und decken Farben von hellrot bis blau ab. Für die hellroten Farben der Balkon-Geranien, botanisch besser als Pelargonien bezeichnet, sorgt das Pigment Pelargonidin. Das tiefe Enzian-Blau ermöglicht das Pigment Delphinidin. Und die Blütenfarbe von Knabenkräutern der Gattung *Dactylorhiza* wird vor allem vom Pigment Cyanin bestimmt. Zwei Pigmente aus der Gruppe der Anthocyane sind sogar nach Orchideengattungen benannt, das Ophrysanin und das Serapianin. Die Bildung von Anthocyanen, der Anthocyan Biosynthesis Pathway (ABP), ist ein komplexer Vorgang, an dem sieben Gene und mehrere Enzyme beteiligt sind. Zusätzlich beeinflusst wird die Biosynthese von drei spezifischen Transkriptionsfaktoren, die diese Gene aktivieren oder unterdrücken. Entsprechend vielfältig sind die Möglichkeiten von genetischen Mutationen, die den ABP an irgendeiner Stelle stören oder auch vollständig blockieren (Zhang et al. 2020).

Albinismus bei *Epipactis*, *Cephalanthera* und *Neottia*

Der Ausfall der Blütenfärbung wird meist als Albinismus bezeichnet, mit einem aus der Medizin und der Zoologie entlehnten Begriff. Ebenfalls aus der Medizin kommt der Begriff hypochrom, als Bezeichnung für einen reduzierten Hämoglobingehalt im Blut. Übertragen auf die Botanik wird er im ursprünglichen Wortsinne einer „Unterfärbung“ verwendet, benennt also nicht nur das völlige Fehlen eines Blütenfarbstoffs, sondern auch eine geringere Ausprägung im Vergleich zur Nominatform. Das Gegenteil einer besonders intensiven Färbung wird als hyperchrom bezeichnet. Gelegentlich wird auch der Begriff apochrom (frei von Farbe) für Pflanzen mit einem Ausfall der Pigmentbildung verwendet.

Abb. 1: *Epipactis helleborine*, Orlinoje (Krim), 22.05.2011 [P. Zschunke].

Kommt es zu einer Störung bei der Bildung von Blütenpigmenten, können andere Pflanzenteile völlig unbeeinträchtigt sein. Insbesondere die Bildung des Blattgrüns ist in den meisten Fällen weiter gewährleistet. Das Chlorophyll ist im Unterschied zu den Anthocyanen nicht wasser-, sondern fettlöslich und kommt in der Zelle in den Chloroplasten vor. Im strengen Wortsinn sollten nur Pflanzen als albinotisch bezeichnet werden, die in allen Pflanzenteilen einen Pigmentausfall zeigen. Gelegentlich zu beobachten ist dies bei Arten der Gattungen *Epipactis*, *Cephalanthera* und *Neottia*.

Der Ausfall der Chlorophyll-Bildung hat massive Auswirkungen auf die Nährstoffversorgung der betroffenen Pflanzen. Diese können dann den für Wachstum, Blüten- und Fruchtentwicklung nötigen Kohlenstoff nur über den Umweg von Pilzen beziehen, die Kohlenstoff wiederum von Laubbäumen erhalten. Eine Untersuchung zu Albino-Pflanzen von *Cephalanthera damasonium* ergab, dass sie ihren Kohlenstoff zu 100 Prozent von Pilzen beziehen – eine wichtige Rolle spielen dabei Bodenpilze der Gattung *Tulasnella*. Diese entnehmen Kohlenstoff wiederum zum größten Teil aus den Wur-

zeln von Bäumen. Eine *Cephalanthera damasonium* mit grünen Blättern bezieht einen größeren Teil ihrer Kohlenstoffversorgung aus eigener Photosynthese, aber immerhin auch knapp die Hälfte von Pilzen. Reine Albino-Pflanzen finden zwar ihre Wege für die Versorgung mit Nährstoffen, stellen aber wegen der damit verbundenen Einschränkungen möglicherweise „Sackgassen der Evolution“ dar (Julou et al. 2005). Studien an *Epipactis helleborine* zeigten, dass Albino-Pflanzen den Ausfall der Photosynthese kompensierten, indem sie Gene aktivieren konnten, welche die Symbiose mit Pilzen besonders unterstützen - im Sinne einer “*freundschaftlichen Pflanze-Pilz-Beziehung*“ (Suetsugu et al. 2017).

Bereits im 19. Jahrhundert wunderten sich Botaniker über eine völlig weiß im Wald stehende Vogel-Nestwurz: „*Auf der letzten Frühjahrs-Versammlung des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg fand Herr Kgl. Gartenintspektor H. Lindemuth am 31. Mai d. J. bei Freienwalde a/O. eine Neottia nidus avis, die durch ihre schneeweisse Färbung sehr auffiel im Gegensatze zu der bräunlichen Färbung der normalen Exemplare*“, berichtete Paul Wilhelm Magnus (1844–1914) in der Deutschen Botanischen Monatsschrift 1890 und beschrieb diese vier Jahre später als *Neottia nidus-avis* var. *nivea*. Damals war aber bereits seit 1857 eine var. *pallida* bekannt, die Philipp Wilhelm Wirtgen (1806–1870) am Laacher See in der Eifel als Pflanze „*von hellgelblicher Farbe*“ benannt hatte. Als Vogel-Nestwurz mit einer schwefelgelben Färbung wurde schließlich noch eine forma *sulphurea* beschrieben. Leslie Lewis plädiert dafür, alle diese Farbvarianten einheitlich auf der Ebene der Form zu behandeln (Lewis 2018).

Beschreibungen weiß blühender *Anacamptis* und *Orchis*

Die Beeinträchtigung der Pigmentbildung bei Pflanzenindividuen ändert nichts an ihrer Zugehörigkeit zu einer bestimmten Art. Es ist daher nicht zwingend, bei punktuellen genetischen Störungen wie im Fall einer spontanen Mutation ein besonderes Taxon dafür zu beschreiben. Gleichwohl sind immer wieder hypochrome Pflanzen als eigenständige Taxa eingeführt worden. Die dabei beschrittenen Wege waren nicht immer geradlinig, wie an den beiden Beispielen *Anacamptis pyramidalis* und *Orchis quadripunctata* zu sehen ist.

Im 19. Jahrhundert fielen dem französischen Geologen und Botaniker Victor Raulin (1815–1905) auf Kreta weiß blühende Orchideen ins Auge. Der aufmerksame Naturbeobachter führte

1861 in einem Beitrag für die Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux sowohl eine *Anacamptis pyramidalis* var. *albiflora* als auch eine *Orchis brancifortii* var. *albiflora* auf - wobei er die von Süditalien bis Griechenland verbreitete *Orchis quadripunctata* unter der nur auf Sizilien und Sardinien vorkommenden *Orchis brancifortii* subsummierte (Raulin 1861). In beiden Fällen verzichtete Raulin auf die Angabe eines Typusbelegs, verwies als Literaturangabe nur auf den Direktor des Botanischen Gartens Athen, Theodor von Heldreich (1822-1902).

Charles Immanuel Forsythmajor (1843-1923) und William Barbey (1824-1914) ließen Raulins Erwähnung von *Anacamptis pyramidalis* var. *albiflora* nach Studien auf Samos 1892 eine gültige Beschreibung von *Anacamptis pyramidalis* f. *albiflora* folgen. Noch eine taxonomische Stufe darunter beschrieb Károly Rezsö Soó (1903-1980) die weiß blühende Pyramiden-Hundswurz 1928 als lusus, also als Spielart oder individuelle Abweichung: *Anacamptis pyramidalis* lus. *albiflora*.

Brancifortii Biv. — Heldr., Herb. *O. Nicodemi* Ten., Sieb., Herb. *O. quadripunctata* Ten., Rchb., Icon. XIV, 45, pl. 508. — ♃ mars-mai C. Zones des collines et montueuse inférieure; lieux pierreux. Cap Meleka, Malaxa, au-dessus d'Askyphos, Strombolo. (Sieb., Raul., Heldr.)

Var. β *quadripuncta ta* Ten. — Avril. Zone subalpine nue, à 1,500 mètres; sommet de l'Aphendi-Kavousi. (Heldr.)

Var. γ *albiflora*. — Avril RR. Zone montueuse boisée supérieure, à 1,300 mètres. Au-dessus d'Askyphos. (Heldr.)

Anacamptis Rich.

pyramidalis L. (*Orchis*) Rich. — *Aceras pyramidalis* Rchb., Icon. XIV, pl. 361. — ♃ mars-juin C. Zones basse et des collines, dans les cistes bien exposés au soleil. Pelekano, Spelæa, Akroteri, cap Meleka. (Sieb., Frivaldszky, Raul., Heldr.)

Var. β *albiflora*. — Avril. Khersonisos. (Heldr.)

Abb. 2: Auszug aus Victor Raulin 1861 24: 557f.

In einer Betrachtung dieser Taxa erklärte Pierre Delforge: „E*s gibt noch weitere, weniger häufig genannte Namen, um die gelegentlich weiß blühenden Individuen von Anacamptis pyramidalis zu bezeichnen*.“ (Delforge 2014).

Delforge hat dazu selbst beigetragen. So beschrieb er anhand von Pflanzen im westgriechischen Regionalbezirk Ätolien-Akarnanien im Jahr 2000 eine *Anacamptis pyramidalis* var. *nivea* mit „*fleurs blanc pur*“, also mit reinweißen Blüten. Diese Varietät bilde in Ätolien-Akarnanien stabile Populationen, es gebe aber auch Übergangsformen zur Stammform in Italien oder Dalmatien. Und 2010 beschrieb Delforge anhand von Pflanzen auf der griechischen Insel Kythira eine weitere weiß blühende Pyramiden-Hundswurz als *Anacamptis pyramidalis* var. *cerigensis*. Blütenstand und Lippenform dieser etwas später blühenden Population unterscheiden sich von der var. *nivea*, die Blüten sind kleiner. Beide Taxa werden in der internationalen Plant List allerdings lediglich als Synonyme der 1817 gültig beschriebenen *Anacamptis pyramidalis* geführt – ebenso wie die 1884 beschriebene *Anacamptis pyramidalis* var. *brachystachys* mit blasseren Blüten. Tatsächlich gehört *Anacamptis pyramidalis* zu den Arten, die regelmäßig Pflanzen mit heller gefärbten oder weißen Blüten ausbilden, im östlichen Mittelmeerraum gibt es Populationen mit einer größeren Anzahl dieser Formen. Abhängig von ökologischen Standortbedingungen zeigt die Art auch sonst eine gewisse Variabilität, insbesondere hinsichtlich der Länge des Stängels, der Form des Blütenstands und der Blütezeit.

Abb. 3: *Anacamptis pyramidalis*, Afantou (Rhodos), 02.04.2019 [P. Zschunke].

Die weiß blühenden Formen von *Orchis quadripunctata* sind seltener als die von *Anacamptis pyramidalis*. Raulins Benennung von 1861 wurde aber auch für diese Pflanzen verwendet, etwa auf einem Herbarbeleg im Naturalis Biodiversity Center in Leiden, von einer Pflanze, die 1967 von Jan Herman Smittenberg und S. Robbert Gradstein auf Kreta gesammelt und mit *Orchis quadripunctata* Cyr. var. *albiflora* Raul. beschriftet wurde. Das Kürzel Cyr. bezieht sich auf den Autor der Artbeschreibung, Domenico Maria Leone Cirillo (1739-1799), der mitunter auch in der Schreibweise Cyrillo auftaucht und der

Abb. 4: Herbarbeleg einer weiß blühenden *Orchis quadripunctata* im Naturalis Biodiversity Center in Leiden (*https://data.biodiversitydata.nl/naturalis/specimen/U.1462524*).

mit seiner Beschreibung des Vierpunkt-Knabenkrauts von Michele Tenore in seiner Flora Napolitana (1812) zitiert wurde.

Raulins Benennung von *Orchis brancifortii* var. *albiflora* folgten Soó mit *Orchis quadripunctata* lusus *albiflora* (1928) sowie Joseph Edgard de Langhe (1907-1998) und Renée D'Hose (1925-2000) mit *Orchis quadripunctata* f. *albiflora* (de Langhe & D'Hose 1980). Wieder eine Stufe höher auf der taxonomischen Leiter stiegen Chryssoula und Antoine Alibertis mit *Orchis quadripunctata* var. *albiflora*, ebenfalls anhand von Pflanzen auf Kreta und mit dem direkten Bezug zu Raulin: „comb. et stat. nov. (Raulin)" (Alibertis 1989). In ihrer Beschreibung betonten sie, dass die ansonsten weiße Blüte „*4 points a la base de labelle*" hat. Dies entspricht der Beobachtung auch bei anderen Arten, dass der Verlust der Fähigkeit zur Bildung von Anthocyan-Pigmenten oft nicht vollständig ist. Die Restfähigkeit kommt dann in der Färbung bestimmter Merkmale wie Lippenmuster oder Pollinien zum Ausdruck. Wenn eine *Orchis quadripunctata* vollständig weiße Blüten hat, also ohne ihre charakteristischen Punkte auf der Lippenbasis, entspricht sie streng genommen nicht Alibertis' Beschreibung der var. *albiflora*. Abwegig aber wäre die Vorstellung, alle graduellen Abstufungen des Pigmentverlustes einer Art als eigene formae oder lusi zu beschrieben.

Abb. 5: *Orchis quadripunctata*, Mattinata (Apulien), 23.04.2007 [P. Zschunke].

Cypripedium ohne Chrysanthemin

Bei etlichen Orchideengattungen führt ein Ausfall der Pigment-Bildung zu weißen Blüten. Enthält die Blüte aber zusätzlich Pigmente, die nicht zur Gruppe der Anthocyane gehören, werden bei einer Störung der Anthocyan-Synthese diese sonst visuell überdeckten Pigmente dominant. So kann es beim Frauenschuh

in sehr seltenen Fällen vorkommen, dass die Perigonblätter grün, die Lippe gelblich erscheint. Die braunrote Farbe der Nominatform von *Cypripedium calceolus* ermöglicht das Pigment Chrysanthemin, das ebenfalls zur Gruppe der Anthocyanine gehört. Fällt dieses aus, bleiben Carotinoide und Chlorophyll als farbgebende Pigmente erhalten. Das Ergebnis sind gelb bis grünlich blühende Pflanzen.

Die älteste Beschreibung dieser Form stammt von Alphonse Rion (1809-1856), der in seinem 1872 erschienenen Guide du Botaniste en Valais auf ein ergänzendes Taxon *flava* hinweist. In Deutschland nennt Max Schulze (1841-1915) 1897 ein C*ypripedium calceolus* forma *viridiflorum*, mit grünlichem Perigon. Pflanzen mit gelben Petalen und Sepalen in Thüringen beschrieb der Lehrer und Botaniker Bernhard Hergt (1858-1920) 1899 als var. *citrina*.

Abb. 6: *Cypripedium calceolus*, Schweinfurt (Franken), 30.05.2019 [P. Zschunke].

CAM-Photosynthese bei *Ophrys*

Als „sehr selten“ stuft Karel Kreutz grünlich-gelb blühende Exemplare von *Ophrys* ein, die er als apochrom bezeichnet (Kreutz 1997). In einer eigenen Abhandlung dazu stellt er fünf apochrome *Ophrys*-Taxa in Mitteleuropa auf der Rangstufe der Varietät vor. Darunter ist *Ophrys apifera* var. *flavescens* – ein Taxon, das Heinrich Rosbach (1814-1879) in seiner 1880 erschienenen Flora von Trier einführte. Zuvor hatte bereits Johannes Jacob Hegetschweiler (1789-1839) in seiner Flora der Schweiz (1840) eine *Ophrys chlorantha* als „Grünblühenden Insektenständel“ beschrieben, bei der es sich um die apochrome *Ophrys apifera* handelt. Die Lippe sei „*nach unten dunkelgrün, nach oben hellgrün*

gefärbt". Die autogame Vermehrung von *Ophrys apifera* ermöglicht auch die Ausbildung von Populationen mit einer großen Zahl von hypochromen Pflanzen. Dazu gehört etwa die als *Ophrys apifera* var. *basiliensis* beschriebene Population bei Basel, die aufgrund der vergrößerten Petalen auch als hypochrome Form von *Ophrys apifera* f. *friburgensis* betrachtet wird.

Noch seltener sind hypochrome Formen von allogamen *Ophrys*-Arten. Ebenfalls auf den Trierer Botaniker Rosbach geht die Benennung einer *Ophrys holoserica* var. *flavescens* zurück. Mit dem infraspezifischen Taxon *flavescens* wurde auch eine hypochrome Form von *Ophrys sphegodes* versehen, 1894 von Max Schulze. Hingegen wurde die hypochrome Form der Fliegenragwurz – mit grünem Perigon und gelblichgrüner Lippe als *Ophrys insectifera* var. *ochroleuca* beschrieben, ursprünglich 1908 von Edmond Gustave Camus (1852-1915) unter dem Namen *Ophrys muscifera* f. *ochroleuca*. Dessen Tochter Aimée Antoinette Camus (1879-1965) ergänzte 1929 noch das Taxon *Ophrys muscifera* f. *viridiflora*, und der Apotheker Josef Ruppert (1864-1935) steuerte 1928 eine forma *virescens* bei. Von Soó wurden diese Formen 1971 auf den lusus-Rang herabgestuft.

Abb. 7: *Ophrys apifera*, Basel, 29.05.2014 [P. Zschunke].

Warum aber zeigen die *Ophrys*-Pflanzen bei der Störung der Anthocyan-Bildung einen anderen Phänotyp, eine völlig andere Erscheinungsform als die albiflora-Formen von *Anacamptis, Dactylorhiza* oder *Orchis*? Letztere sind weiß, während hypochrome *Ophrys*-Blüten gelblichgrün sind. Zugespitzt lässt sich sagen, dass die Blütenlippen der meisten *Ophrys*-Arten grün sind – wir dies aber im Allgemeinen nicht sehen können, weil das Blattgrün in den *Ophrys*-Lippen von Anthocyan-Pigmenten überdeckt wird. Erst wenn die Anthocyan-Bildung gestört ist, wird in der *Ophrys*-Lippe das Chlorophyll sichtbar, zusammen mit ebenfalls meist enthaltenen gelben Farbstoffen.

Abb. 8: *Ophrys bertolonii*, bei Smokovljani, 06.05.2016 (Kroatien) [P. Zschunke].

Den umgekehrten Effekt kennen wir aus der Herbstfärbung der Blätter von Laubbäumen. Bevor die Blätter altern und abgeworfen werden, soll das verbliebene Chlorophyll für die Photosynthese geschützt werden, wenn die Pflanze wegen sinkender Temperaturen unter Stress gesetzt wird. Dem dient die verstärkte Bildung von Anthocyanen bei niedrigeren Temperaturen (Hoch et al. 2001). Im rot gefärbten Herbstlaub ist das Blattgrün noch weiter vorhanden, es ist nur nicht mehr sichtbar, weil es von den intensiven Anthocyan-Pigmenten überdeckt wird.

Auch in den meisten *Ophrys*-Blüten ist Chlorophyll eingelagert. Es wird aber nur dann sichtbar, wenn die Anthocyane wegen eines genetischen Defekts nicht gebildet werden, einfach ausfallen. Im Allgemeinen haben die Petalen höherer Blütenpflanzen kein Chlorophyll. Das Gewebe von Blüten und Früchten enthält in der Regel keine Chloroplasten – also Zellpartikel mit Chlorophyll, die deswegen grün gefärbt sind – sondern photosynthetisch inaktive Chromoplasten. Diese enthalten kein Chlorophyll, sondern zum Beispiel Carotenoide – gelbe, orangene oder rote Farbpigmente. Die wasserlöslichen Anthocyan-Pigmente, wie sie vor allem die Farben der Orchide-

enblüten bestimmen, befinden sich in den Vakuolen der Pflanzenzelle, die Wasser und Nährstoffe enthalten.

Wenn die Blattrosette von *Ophrys*-Pflanzen im Mittelmeerraum schon mit Beginn der Blüte welkt und die für die Photosynthese wichtigen Blätter vertrocknen, ist die Pflanzen auf eine alternative Versorgung angewiesen. Hier spielen Pilze weiter eine wesentliche Rolle. Zusätzlich aber übernehmen auch die Blüten von *Ophrys*-Orchideen die Photosynthese über die in ihrem Zellgewebe eingelagerten Chloroplasten - sei es in der Lippe oder auch in den Sepalen und Petalen. Einige *Ophrys*-Arten wie *Ophrys bombyliflora* haben denn auch ein intensiv grün gefärbtes Perigon - hier sind anders als in der Lippe keine Anthocyane enthalten, die das Chlorophyll überdecken würden.

Dabei nutzen *Ophrys*-Blüten vermutlich den Crassulaceen-Säurestoffwechsel (Crassulacean Acid Metabolism), abgekürzt CAM. Das ist ein nach der Familie der Dickblattgewächse, der Crassulaceae, benannter Mechanismus der Photosynthese, der besonders an heiße und trockene Standorte angepasst ist. Der Vorteil dieser CAM-Photosynthese gegenüber der evolutionsbiologisch älteren (nach drei Kohlenstoffatomen benannten) C3-Photosynthese: Die Spaltöffnungen im Pflanzengewebe sind nachts für die Aufnahme von Kohlendioxid geöffnet. In der Tageshitze aber können sie dann geschlossen bleiben, so dass die Pflanze vor Austrocknung geschützt ist. Das nachts aufgenommene CO2 wird in den Vakuolen der Zelle in Form von Äpfelsäure gespeichert und tagsüber mit Lichtenergie in Kohlenhydrate und Sauerstoff umgewandelt. Die CAM-Photosynthese begnügt sich im Vergleich zur C3-Photosynthese mit weniger als einem Fünftel der benötigten Wassermenge. Somit kann die Pflanze in Trockenzeiten gut überleben und bleibt vor Stress wegen Wassermangels geschützt (Kerbauy et al. 2012).

Typische Pflanzenfamilien mit CAM-Photosynthese sind etwa Kakteen, Bromelien und Wolfsmilchgewächse, aber auch einige Gräser (z.B. Mais). Die meisten Orchideen praktizieren die C3-Photosynthese – dazu gehören etwa die Arten der Gattungen *Anacamptis, Dactylorhiza* und *Orchis*. Solche mit dickeren Blättern wie die tropischen Orchideen der Gattungen *Phalaenopsis, Cymbidium* oder *Dendrobium* praktizieren die CAM-Photosynthese, also den Crassulaceen-Säurestoffwechsel. Bei Orchideen nutzen mindestens 50 Prozent aller Arten die CAM-Photosynthese, vor allem die epiphytischen, aber auch terrestrische Arten. Es gibt auch Pflanzen mit fakultativer CAM-Photosynthese - hier wird der Wassersparmodus nur bei som-

merlicher Trockenheit eingeschaltet. Im Frühling setzen die knospenden Pflanzen dann noch die C3-Photosynthese ein. Denn CAM hat neben dem Vorteil des geringeren Wasserverbrauchs einen großen Nachteil: Die Produktion von Biomasse fällt deutlich geringer aus. CAM-Pflanzen wachsen sehr viel langsamer als C3-Pflanzen.

Da die CAM-Pflanzen das nachts aufgenommene CO2 für die tagsüber ablaufende Photosynthese speichern müssen, haben sie oft stark vergrößerte Vakuolen. Dicke Blätter können mehr organische Säure speichern, die das CO2 über Nacht konserviert. Es könnte sein, dass dies auch bei der Blütenblatt-Photosynthese von *Ophrys* der Fall ist. Ein Indiz dafür ist die verdickte, fleischige *Ophrys*-Lippe – und diese Form kommt wiederum der Einladung an die Bestäuber zur Pseudokopulation entgegen. Auch die oft geringe Wuchshöhe ist ein Indiz dafür, dass *Ophrys*-Arten zumindest fakultative CAM-Pflanzen sind - es wird weniger Biomasse aufgebaut. Hierzu wären detaillierte Forschungen wünschenswert.

Eine biochemische Untersuchung der Lippe von *Ophrys speculum* hat gezeigt, dass in den braunen Randbereichen der Lippe, aber auch unter dem bläulichen Mal Chlorophyll enthalten ist (Vignolini et al. 2012). Ein Vorteil der floralen Photosynthese ist die ideale Position der Blüten zum Sonnenlicht hin. Die bessere Aufnahme von Lichtenergie ermöglicht eine höhere Kapazität zum Speichern von CO2. Mit dem zumindest fakultativen CAM-Stoffwechsel über ihre Blüten verfügen *Ophrys*-Arten über die Fähigkeit, auch in trockenem Klima, auf Felsgrund und mit früh welkenden Laubblättern zu bestehen. Die Entwicklung der *Ophrys*-Lippe folgt damit gleich zwei funktionalen Zielen, der Anpassung an einen Bestäuber und der Befähigung zu floraler Photosynthese.

Farbenspiele bei *Nigritella*

Wieder andere Fragen stellen sich bei der Betrachtung der Blütenfarbe in der Gattung *Nigritella*. Farbliche Unterschiede wurden hier immer wieder zur Abgrenzung von Arten herangezogen. Arten wie die 2010 beschriebene *Nigritella bicolor* oder *Nigritella miniata* (*rubra*) stellen bereits in ihrem Namen farbliche Bezüge her. Und *Nigritella rhellicani* neigt in manchen Regionen so sehr zu Farbabweichungen, dass danach nicht weniger als zehn Taxa auf der Rangstufe lusus bestimmt wurden: *sulphurea, flava, rosea, flavo-rosea, subcarnea, fulva, alba, pallida, ustulata* und *variegata*. Zahlreiche Übergangsformen

aber lassen alle diejenigen ratlos zurück, die versuchen, mit dieser taxonomischen Farbpalette Pflanzen in den Dolomiten oder im Wallis zu bestimmen, wo solche Formen häufiger vorkommen. Klein macht „*Gene für hochaktive katabole Enzyme*“, also für biochemische Abbauprozesse, für die „*chaotische Fülle von Farbvarianten*“ verantwortlich, spricht bei Pflanzen mit einheitlich gelben oder weißen Blüten aber auch von einem die Biosynthese der Farbpigmente verhindernden „*Gen-Block*“ (Klein 1995). In einer Untersuchung zu den „bunten Brunellen vom Puflatsch in Südtirol“ wird das Vorkommen dieser Spielarten als “*das Ergebnis einer funktionsbeeinträchtigenden Mutation in einem Anthocyanin-biosynthetischen Gen*“ dargestellt (Lorenz et al. 2020).

Abb. 9: *Nigritella rhellicani*, Seiser Alm (Dolomiten), 08.07.2009 [P. Zschunke].

„*albiflora*“ als nomen nudum

Die botanische Datenbank Tropicos des Botanischen Gartens Missouri verzeichnet 25 europäische Orchideen-Taxa mit der infraspezifischen Bezeichung *albiflora* oder *albiflorum*: 7 Varietäten, 14 Formen und 4 lusi. Hinzu kommen ebenfalls unterhalb der Artebene 17 Beschreibungen europäischer Orchideen

mit der Bezeichnung immaculata, jeweils 10 mit *viridiflora* und *flavescens*, 7 mit *alba*, 5 mit *pallida*, 4 mit *candida* und 3 mit *nivea*.

Namen und Bezeichnungen haben die Funktion, das man sie möglichst klar verstehen soll. Die Namen der Taxa sollen Pflanzen eindeutig und unmissverständlich bezeichnen. Die Beschreibungen von hypochromen Orchideen, also zumeist von Pflanzen mit einer individuellen morphologischen Besonderheit ohne Relevanz für die Zuordnung zu einer Art hat aber vermutlich mehr Verwirrung gestiftet als einen Beitrag zur wissenschaftlichen Verständigung geleistet. Daher wird hier vorgeschlagen, alle Individuen von Orchideen-Arten mit einer ausgeprägten genetischen Störung der Pigment-Bildung auch ohne eine förmliche Beschreibung als albiflora-Formen zu bezeichnen, mit dem meistverwendeten Begriff bei bisherigen Beschreibungen und mit einem Formbegriff in einem allgemeinen Verständnis, der als „nomen nudum" keinen Typusbeleg verlangt. Dieser hat als Exsikkat ohnehin meist nur einen geringen Informationswert hinsichtlich der Blütenfarbe. Seltene Einzelpflanzen sollten nicht für vermeintlich wissenschaftliche Zwecke der Natur entnommen werden. Eine formelle Beschreibung ist bei einem solchen pragmatischen Vorgehen nicht erforderlich, weil diese besonderen Pflanzen bei einer Vielzahl europäischer Orchideenarten auftreten und weil eine individuelle genetische Beeinträchtigung, wie sie der Ausfall einer Pigmentbildung darstellt, keine Beschreibung eines Taxons erfordert. Ebensowenig erscheint es im Anschluss an die historisch-taxonomische Betrachtung sinnvoll zu sein, jede mögliche Farbnuance von Orchideenblüten mit passenden Bezeichnungen wiederzugeben zu wollen. Der Bezug auf die Farbe Weiß in der Bezeichnung albiflora ist dabei nicht wörtlich zu verstehen, wenn bei den Blüten in Gattungen wie *Ophrys* oder *Cypripedium* besondere Pigmente wie Chlorophyll nicht vom Ausfall der Anthocyan-Synthese betroffen sind, so dass die Blütenfarbe dann grün oder gelb erscheint.

Evolutionsbiologischer Ausblick

Bemerkenswert ist allerdings, dass die Abweichung in der Blütenfarbe auch Teil von Prozessen der Artenentwicklung sein kann, die schließlich auch taxonomisch relevant werden können. Die Bedeutung von unterschiedlich gefärbten Blüten für Evolutionsprozesse beschäftigte 1876 schon Charles Darwin bei Beobachtungen der Fruchtbarkeit von Pflanzen einer Art, die sich allein in der Blütenfarbe

unterschieden. Die Frage nach einer auch evolutionsbiologischen Bedeutsamkeit hypochromer Formen stellt sich dann, wenn es an manchen Standorten zu einer ungewöhnlichen Häufung von Albiflora-Formen kommt, die weit über der genetisch zu erwartenden Wahrscheinlichkeit von etwa einem bis drei Promille liegt.

Bei der oben erwähnten *Anacamptis pyramidalis* var. *cerigensis* hält Karel Kreutz den Artrang für berechtigt, zumal sich diese Pflanzen nicht nur mit der weißen Blütenfarbe, sondern auch in anderen morphologischen Merkmalen von der Nominatform unterscheiden (Kreutz in prep. 2022). Ein anderes Beispiel ist das in Nordjütland wachsende Thy-Knabenkraut, 2004 von Henrik Ærenlund Pedersen als *Dactylorhiza majalis* subsp. *calcifugiens* beschrieben. Sebastian Sczepanski (jetzt Hennigs) und Karel Kreutz haben diese Pflanze 2007 aus morphologischen, ökologischen und arealgeographischen Gründen zu *Dactylorhiza sphagnicola* subsp. *calcifugiens* umkombiniert. Inzwischen sieht Kreutz die Pflanze als eigenständiges Taxon und bereitet eine weitere Umkombination zu *Dactylorhiza calcifugiens* vor (Kreutz in prep. 2022).

Abb. 10: *Dactylorhiza majalis* subsp. *calcifugiens*, Glæde (Dänemark), 14.06.2012 [P. Zschunke].

Eine Häufung von weiß blühenden Pflanzen im einstelligen Prozentbereich beobachtet etwa Franz Rotter bei *Anacamptis palustris* in einem Niedermoor im Landkreis Rosenheim. Dort zählte er 2020 90 albiflora-Formen unter insgesamt 9020 *Anacamptis palustris* – gut zehn Mal so viel wie zehn Jahre zuvor und doppelt so viele wie 2017. Die Anteile von albiflora-Formen schwanken von Jahr zu Jahr, 2021 waren es weniger als 2020 (in litt. 2021).

Auch im Formenkreis von *Anacamptis morio* (Syn.: *Orchis morio*, *Herorchis morio*) kommt es regional zu ungewöhnlichen Häufungen von albiflora-Formen. Auf Sardinien, in einem Wald nahe der Kleinstadt Láconi, hat etwa jedes dritte Langspornige Knabenkraut (*Anacamptis morio* subsp. *longicornu*) weiße Blüten. Jeweils ein weiteres Drittel blüht hell- und dunkelviolett.

Abb. 11: *Anacamptis morio* subsp. *longicornu*, Láconi (Sardinien), 21.04.2017 [P. Zschunke].

Bei *Dactylorhiza fuchsii* ist dies unter anderem in Westirland zu beobachten (Zschunke 2012). Von dort beschrieb George Claridge Druce (1850-1932) als *Orchis maculata* var. *okellyi* eine weiß blühende Pflanze, die er selbst 1915 zur *Orchis okellyi* umkombinierte und die inzwischen meist als *Dactylorhiza fuchsii* var. *okellyi* geführt wird. Sie unterscheidet sich in Wuchs und Blütenstand nur geringfügig von den albiflora-Formen von *Dactylorhiza fuchsii*.

Ähnlich könnte es sich mit der *Dactylorhiza maculata* subsp. *transsilvanica* in den Ost- und Südkarpaten verhalten. Aufnahmen aus Rumänien zeigen nur geringe Unterschiede zur albiflora-Form der morphologisch recht variablen *Dactylorhiza maculata*. (De Angelli & Anghelescu 2020). Karel Kreutz führt das 1814 eingeführte Taxon *Orchis candidissima* als Synonym für diese Population auf (Kreutz in prep. 2022). Diese Beschreibung stammt von Anton Johann Krocker, der die Pflanze in seiner Flora Silesiaca als „Schneeweißes Knabenkraut“ bezeichnete.

Es ist denkbar, dass regionale Häufungen weiß blühender Orchideen Ausdruck evolutionsbiologischer Prozesse sind, bei denen spezifische ökologische Standortbedingungen die Ausbildung morphologischer Abweichungen begünstigen. Bei allen genannten Arten mit einer Häufung von albiflora-Formen handelt es sich um Nektartäuschblumen, die mit ihrem Sporn einen Nahrungsreiz kommunizieren, ohne tatsächlich Nektar zu produzieren. Diese Pflanzen sind auf naive Bestäuber angewiesen - sobald Insekten ihre Lernerfahrungen mit der Täuschung gemacht haben, werden sie Blüten mit ähnlichen Form- und Farbsignalen nicht mehr aufsuchen. „*Der Besuch einer leeren Blüte erhöht die Wahrscheinlichkeit eines Wechsels zu einem anderen Farbmorph*“ (Gigord et al. 2001).

Die von der Nominatform abweichenden Phänotypen können bestäubenden Insekten neue Signale vermitteln, wenn sie sich von bereits gemachten Lernerfahrungen absetzen. Solche Lernerfahrungen müssen nicht unbedingt bei Pflanzen derselben Art gesammelt werden – sie können auch von ähnlichen Orchideen stammen, die am jeweiligen Standort bereits früher blühen und ebenfalls Nektar vortäuschen. In der westirischen Region Burren trifft dies auf *Orchis mascula* zu, auf einer Wiese im hessischen Spessart auf *Dactylorhiza*

Abb. 12: Honigbiene auf *Dactylorhiza fuchsii* × *D. majalis*, Biebergemünd (Hessen), 07.06.2017 [P. Zschunke].

majalis, die beide früher als *Dactylorhiza fuchsii* blühen. Im Fall der häufig weiß blühenden *Anacamptis morio* subsp. *longicornu* könnte dafür das Sardische Knabenkraut in Frage kommen, *Orchis mascula* subsp. *ichnusae*. Weiß blühende Pflanzen von Orchideenarten mit einer späteren Blütezeit hätten dann einen evolutionsbiologischen Vorteil, wenn sie sich deutlicher von den zuerst aufblühenden Orchideenarten unterscheiden.

In einer aktuellen Studie wurde das Lernverhalten von Bienen der Gattung *Scaptotrigona* gegenüber unterschiedlichen Blütenfarben der tropischen

Orchidee *Ionopsis utricularioides* in einer experimentellen Laborsituation untersucht. Dabei zeigte sich, dass Bienen nach einer Täuschungserfahrung weitere Blüten der gleichen Farbe nicht mehr aufsuchten, sondern stattdessen Blüten mit einer Farbe am anderen Ende des Farbspektrums aufsuchten. Im ökologischen Kontext, so die Schlussfolgerung dieser Studie, wird die Anwesenheit von zwei unterschiedlichen Farbmorphen für eine Nektar vortäuschende Orchidee von Vorteil sein – die negative Erfahrung mit der einen Blütenfarbe wird zu Besuchen bei Blüten der anderen Farbe führen. Auf diese Weise werden die Lernerfahrungen von Bestäubern konterkariert (Valente Aguiar et al. 2020).

Zur oben genannten Puflatsch-Population von *Nigritella rhellicani* nehmen Lorenz et al. an, dass die Häufung von Farbvarianten "*durch unterschiedliche Bestäuber-Präferenzen ausgelöst werden kann*". So werden "*hellbunte Farbmorphen ... mehrheitlich von Fliegen besucht, während sich für die dunkle Normalform eher Bienen interessieren*" (Lorenz et al. 2020).

Größere Populationen von abweichenden Phänotypen sind somit nicht per se schon als Hinweis auf die Entstehung einer neuen Art zu verstehen. Vielmehr kann es sich einfach um die Weiterentwicklung der Art hin zur Ausprägung stabiler Farbmorphen handeln, wie sie bei den Nektartäuschblumen auch *Dactylorhiza sambucina* und *Dactylorhiza romana* zeigen. In einer aufwendigen Studie mit 600 Pflanzen von *Dactylorhiza sambucina* in den französischen Causses zeigte sich, dass Pollenentnahme, Pollenablage und Fruchtbildung von gelb blühenden Pflanzen umso höher waren, je geringer ihr Anteil unter den rotviolett blühenden Individuen war. Die Vorteile der Abweichung in der Blütenfarbe – diese unterscheiden sich auch deutlich in den für Insekten wahrnehmbaren Lichtwellenlängen – können so zu einem stabilen Polymorphismus führen, das heißt zu einem konstanten Auftreten von Pflanzen mit verschiedenen Blütenfarben (Gigord et al. 2001). Auch außerhalb Europas, in der chinesischen Provinz Sichuan, zeigt eine Untersuchung zu einer Orchideenpopulation von rosa, violett und weiß blühenden *Pleione limprichtii*, ebenfalls eine Nektartäuschblume, dass Farb-Polymorphismus eine Folge unterschiedlicher Anziehungskraft auf Bestäuberinsekten sein kann und dass „*das Verhalten von Bestäubern einen hohen Selektionsdruck auf Farbvarietäten ausübt*" (Zhang et al. 2020).

Taxonomische Festlegungen haben ihren eigenen wissenschaftsgeschichtlichen Reiz. Sie dokumentieren den Blick von Botanikern vergangener Jahrzehnte und Jahrhunderte ebenso wie den

mitunter mühsamen Prozess der Konsensbildung in der wissenschaftlichen Community. In der aktuellen Perspektive aber sollten Beschreibungen von Taxa nicht Selbstzweck sein, sondern der Aufgabe einer möglichst breiten wissenschaftlichen Verständigung dienen, im Sinne einer Basiskompetenz für weiter gehende Forschungen. Ein neues Taxon allein aufgrund von morphologischen Abweichungen zu deklarieren, die Ergebnis einer spontanen genetischen Veränderung sind und keine Relevanz für evolutionsbiologische Prozesse haben, ist wenig zielführend. Pflanzen sind nicht die Solitäre, als die sie auf einem Herbarbogen erscheinen. Erst wenn auch ihre ökologischen Ansprüche und Beziehungen beachtet werden, weitet sich der Blick zu einem tiefer reichenden Verständnis der vielfältigen Erscheinungsformen der Orchideenflora.

Literatur

Alibertis, C. & A. Alibertis (1989): La Crète n'a pas fini de livrer ses secrets aux orchidophiles (2ème partie). – L'Orchidophile 87: 108–112.

De Angelli, N. & D. Anghelescu (2020): Orchids of Romania. – Snagov.

De Langhe, J.-E. & R. D'Hose (1980): Les orchidées du Péloponnèse (Grèce) Prospections faites en 1978 et 1979. – Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique / Bulletin van de Koninklijke Belgische Botanische Vereniging 113 (1): 105–118.

Delforge, P. (2014): Les noms d'un morphe égéen hypochrome d'*Anacamptis pyramidalis* et leur traitement dans la ‚World Checklist of Selected Plant families'. – Natural. belges 95: 115–124. Online im Internet: https://www.orchidelforge.eu/bibliographie%20P/PDF%20P/27%20P/27%20WCSP.pdf (abgerufen am 25.07.2021).

Gigord, L., Macnair, M. & A. Smithson (2001): Negative frequency-dependent selection maintains a dramatic flower color polymorphism in the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soo. – Proceedings of the National Academy of Sciences 98,11: 6253–6255.

Hoch, W.A., Zeldin, E.L. & B. H. McCown (2001): Physiological significance of anthocyanins during autumnal leaf senescence. – Tree Physiology 21:1–8.

Julou, T., Burghardt, B., Gebauer, G., Berveiller, D., Damesin, C. & M.-A. Selosse (2005): Mixotrophy in Orchids: insights from a comparative study of green individuals and nonphotosynthetic individuals of *Cephalanthera damasonium*. – New Phytologist 2005: 1-15. Online im Internet: http://www.environnement.ens.fr/IMG/file/DavidPDF/E2/ArtJulouetal.pdf (abgerufen am 25.07.2021).

Kerbauy, G. B., Takahashi, C.A., Lopez, A.M., Matsumura, A.T., Hamachi, L., Félix, L.M., Pereira, P.N., Freschi, L. & H. Mercier (2012): Crassulacean Acid Metabolism in Epiphytic Orchids: Current Knowledge, Future Perspectives. – Applied Photosynthesis, ed. by Najafpour, M.M.: 181–104.

Klein, E. (1996): Die Blütenfärbung in der Gattung *Nigritella* (Orchidaceae-Orchideae) und ihre taxonomische Relevanz, inkl. einer Neukombination. – Phyton 36: 53–62. Online im Internet: https://www.zobodat.at/pdf/PHY_36_1_0053-0062.pdf (abgerufen am 25.07.2021).

Kreutz, C.A.J. (1997): Apochrome *Ophrys*-Varianten van Midden-Europa. – Meijs Publishers, Limbricht.

Kreutz, C.A.J. (in prep. 2022): Die Orchideen Europas, Nordafrikas und Vorderasiens. (Morphologie, Biologie, Phänologie, Ökologie, Ikonographie, Verbreitung, Taxonomie, Nomenklatur, Gefährdung und Schutz). – Kreutz Publishers, Landgraaf.

Lewis, L. (2018): Named yellow and white variants of *Neottia nidus-avis*. – J. Eur. Orch. 50 (2-4): 221–226.

Lorenz, R., Hedrén, M., Kellenberger, R. T., Madl, J. & P. M. Schlüter, P.M. (2020): Die bunten Brunellen vom Puflatsch in Südtirol - ein bedrohtes Naturwunder. – J. Eur. Orch. 52 (2-4): 249–278.

Magnus, P. (1890): Eine weiße *Neottia nidus avis*. – Deutsche Botanische Monatsschrift VII: 97-98. Online im Internet: https://www.biodiversitylibrary.org/item/148461#page/102/mode/1up (abgerufen am 25.07.2021).

Raulin, V. (1861): Description de L'Ile de Crète (fin). – Actes de la SocieLinneenne de Bordeaux 24: 353–770. Online im Internet: https://www.biodiversitylibrary.org/item/106381#page/7/mode/1up (abgerufen am 25.07.2021).

Suetsugu, K., Yamato, M., Miura, C., Yamaguchi, K., Takahashi K., Ida, Y., Shigenobu, S. & K. Hironori (2017): Comparison of green and albino individuals of the partially mycoheterotrophic orchid *Epipactis helleborine* on molecular identities of mycorrhizal fungi, nutritional modes and gene expression in mycorrhizal roots. – Molecular Ecology (2017): 1–18.

Tanaka, Y., Sasaki, N. & A. Ohmiya (2008): Biosynthesis of plant pigments: anthocyanins, betalains and carotenoids. – The Plant Journal 54: 733–749. Online im Internet: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1365-313X.2008.03447.x (abgerufen am 25.07.2021).

Valente Aguiar, J., Giurfa, M. & M. Sazima (2020): A cognitive analysis of deceptive pollination: associative mechanisms underlying pollinators' choices in non-rewarding colour polymorphic scenarios. – Scientific Reports 10: 1–11. Online im Internet: https://doi.org/10.1038/s41598-020-66356-4 (abgerufen am 25.7.2021).

Vignolini, S., Davey, M.P., Bateman, R.M., Rudall, P.J., Moyroud, E., Tratt, J., Malmgren, S., Steiner, U. & B. J. Glover (2012): The mirror crack'd: both pigment and structure contribute to the glossy blue appearance of the mirror orchid, *Ophrys speculum*. – New Phytologist 196: 1038–1047.

Zhang, Y., Zhou, T., Dai, Z., Dai, X., Li, W., Cao, M., Li, C., Tsai, W-C., Wu, X., Zhai, J., Liu, Z. & S. Wu (2020): Comparative Transcriptomics Provides Insight into Floral Color Polymorphism in a *Pleione limprichtii* Orchid Population. – International Journal of Molecular Sciences 21(1): 1–18. Online im Internet: https://www.mdpi.com/1422-0067/21/1/247/htm (abgerufen am 25.07.2021).

Zschunke, P. (2012): Albiflora-Formen der Orchidaceae - mehr als eine Laune der Natur. – Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. 29 (1): 141–170. Online im Internet: https://www.albiflora.eu/albiflora_baho_1_2012.pdf (abgerufen am 25.07.2021).

Anschrift des Verfassers:

Dr. Peter Zschunke, Hans-Zöller-Straße 103A, D-55130 Mainz
E-Mail: peter@zschunke.de