

Anthocyane und Evolution der europäischen Orchideen

Summary: Petals of European orchids contain mainly cyanidin 3-monoglucoside and -diglucosides. Characteristic anthocyanins of the *Orchidoideae* are two complex pigments "Orchicyanin I" and "Orchicyanin II", consisting of cyanin and a second organic compound. Biochemical Evolution of the anthocyanins in the European orchids is discussed and represented in an evolution scheme.

Einleitung

Blütenfarbstoffe sind für die Erhaltung und Entwicklung einer Orchideenart von großer Bedeutung. Die Biosynthese und der Typus der Pigmente werden durch Enzyme gesteuert und sind genetisch fixiert. Es handelt sich also um wichtige und charakteristische Eigenschaften der Pflanzen. In vielen Pflanzenfamilien sind die Farbstoffe bereits gründlich untersucht (HARBORNE 1967, HARBORNE 1975). Auch bei den tropischen Orchideen sind zahlreiche Bestimmungen durchgeführt (u.a. ARDITTI 1969). Über die Farbstoffe in den europäischen Orchideen ist dagegen erst relativ wenig bekannt (ARDITTI 1977). Aus diesem Grund haben wir vor einigen Jahren damit begonnen, die Anthocyane in den Blüten und auch anderen Pflanzenteilen der europäischen Orchideen systematisch zu untersuchen.

Chemischer Bau der Anthocyane

Die Anthocyane gehören zur Klasse der Flavonoide und bilden die breite Farbstoffpalette unserer Blütenpflanzen von rosa über rot, violett bis blau. Sie bestehen vor allem aus zwei Bausteinen: aus der eigentlichen Farbstoffkomponente, dem Anthocyanidin (Aglykon) und aus den daran gebundenen Zuckermolekülen. Die Anthocyanidine (Abb. 1a) unterscheiden sich durch die Zahl von OH-Gruppen oder auch OCH₃-Gruppen im Seitenring B. So enthält Pelargonidin nur eine OH-Gruppe in 4'-Stellung, Cyanidin zwei OH-Gruppen, je eine in 3'- und 4'-Stellung, Delphinidin drei OH-Gruppen (3', 4'- und 5'-Stellung). Bei den methylierten Anthocyanen Päonidin, Malvidin und Petunidin sind diese OH-Gruppen ganz oder teilweise durch OCH₃-Gruppen ersetzt.

Anthocyanidine kommen in der Natur nicht frei vor, sondern bilden zusammen mit Zuckermolekülen die Anthocyane. Der Zucker befindet sich fast immer in 3- bzw. 5-Stellung. Demgemäß werden die Anthocyane, die Cyanidin und Glucose enthalten, als Cyanidin-3-glucosid, -3,5-diglucosid usw. bezeichnet (Abb. 1b-d).

An diesen Anthocyanen können zusätzlich organische Säuren zu acylierten Anthocyanen gebunden sein. Als vierte Komponente sind die in ihrer chemischen Struktur den Anthocyanidinen ähnlichen Flavonole von Bedeutung. Sie bilden mit den Anthocyanen größere komplexe Verbindungen, womit häufig eine deutliche Farbverschiebung verbunden ist (Abb. 1e).

Experimentelles

Bei den Untersuchungen wurden aus Gründen des Naturschutzes ausschließlich solche Verfahren angewendet, bei denen nur ein sehr geringer Bedarf an Pflanzenmaterial erforderlich war. Nach entsprechenden Vorversuchen war es möglich, bereits mit einer oder wenigen Einzelblüten eindeutige Bestimmungen durchzuführen. Dadurch war eine Schädigung der Pflanzen ausgeschlossen.

Die Blüten wurden, soweit möglich, kurz vor der Untersuchung am Standort entnommen und in frischem Zustand weiterverarbeitet. Ein vorangehendes Trocknen mußte wegen der Zersetzungsgefahr der Anthocyane vermieden werden.

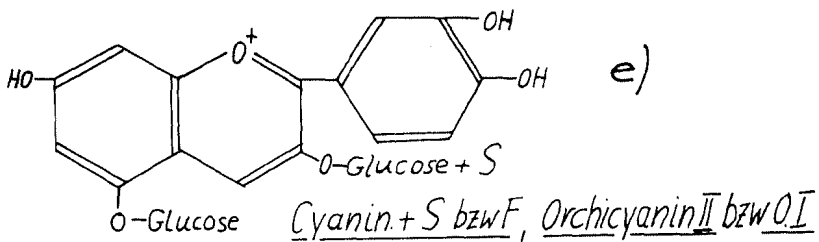
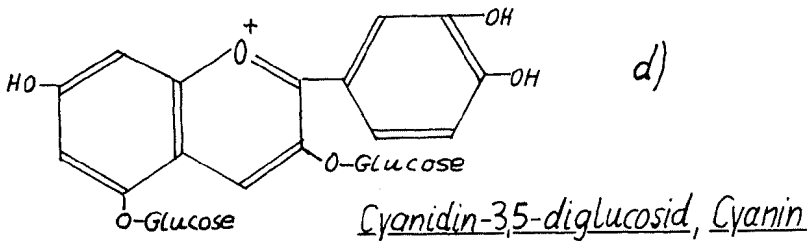
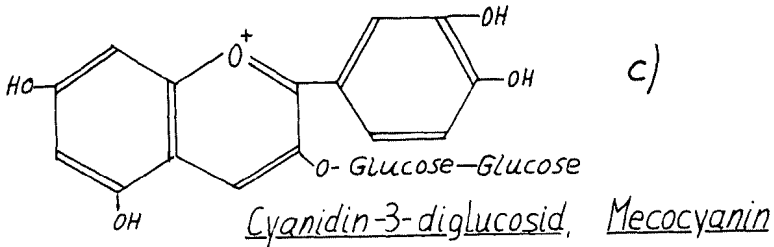
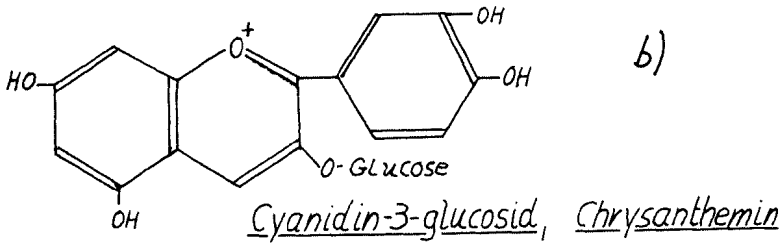
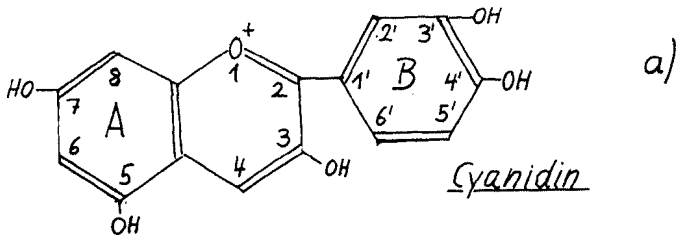


Abb. 1: Chemische Struktur der Anthocyane.

Die Pflanzenprobe wurde mit 1 %iger methanolischer Salzsäure behandelt, wobei eine meist rote Lösung der Anthocyane entstand. Der farblose Rückstand konnte durch Zentrifugieren vollständig abgetrennt werden. Mit dem klaren, rotgefärbten Extrakt wurden Vorversuche zur orientierenden Bestimmung der Anthocyane mittels Papier- und Dünnschichtchromatographie durchgeführt. Dabei kamen mindestens 4 verschiedene Fließmittel, und zwar zwei lipophile (Butanol-Essigsäure-Wasser und Butanol-Salzsäure-Wasser) und zwei hydrophile (Salzsäure-Wasser und Essigsäure-Salzsäure-Wasser) zur Anwendung.

Diese Vorversuche erwiesen sich als notwendig, weil sich bestimmte, komplex aufgebaute Anthocyane leicht zersetzen und bei deren Anwesenheit besonders schonende Untersuchungsverfahren anzuwenden waren, z. B. schnelle Weiterverarbeitung der Proben, Vermeidung stark saurer Lösungen.

Für die Reindarstellung der Anthocyane erwies sich die Papierchromatographie und anschließendes Eluieren mit möglichst verdünnter Essigsäure als gut geeignet.

Zur Strukturaufklärung der isolierten Anthocyane wurden diese einem stufenweisen hydrolytischen Abbau sowohl in saurer als auch in basischer Lösung unterworfen. Die Ausgangs-, Zwischen- und Endprodukte dieser Reaktionen wurden durch Extraktion oder chromatographisch abgetrennt und mit chemischen und physikalisch-chemischen Verfahren (z. B. Absorptionsspektren) bestimmt.

Anthocyane in den Blüten der europäischen Orchideen

Die systematischen Bestimmungen der Pigmente in den europäischen Orchideen ergaben, daß die Blüten vor allem folgende fünf Anthocyane enthalten:

Chrysanthemin (Cyanidin-3-monoglucosid)

Mecocyanin (Cyanidin-3-diglucosid)

Cyanin (Cyanin-3,5-diglucosid)

„Orchicyanin II“ (Cyanin + Komponente S)

„Orchicyanin I“ (Cyanin + Komponente F)

In Abb. 2 sind die typischen Chromatogramme verschiedener Orchideenarten dargestellt.

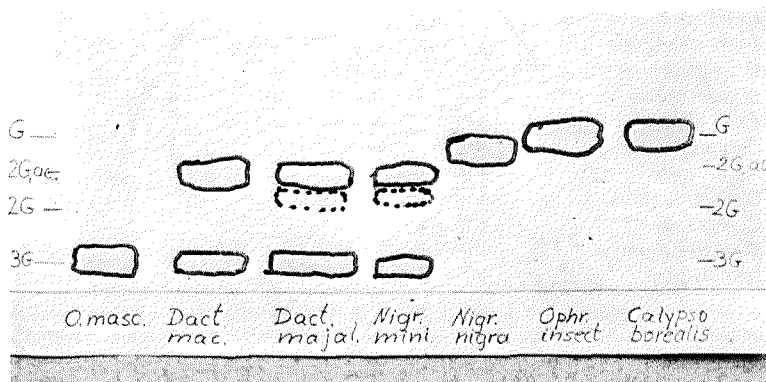


Abb. 2: Photographische Aufnahme der Papierchromatogramme von Anthocyanen in den Blüten europäischer Orchideen. Fließmittel n-Butanol-Essigsäure-Wasser (4:1:5). Abkürzungen: 3 G „Orchicyanin I“, 2 G Cyanin, 2 G ac „Orchicyanin II“, G Chrysanthemin.

Bei den drei erstgenannten Anthocyanen Chrysanthemmin, Mecocyanin und Cyanin handelt es sich um gewöhnliche, auch in anderen Pflanzenfamilien weitverbreitete Farbstoffe.

Anders verhält es sich bei den komplexer aufgebauten zwei zuletzt genannten Anthocyanen. Diese konnten bislang nur in der Unterfamilie *Orchidoideae* festgestellt werden und gehen relativ leicht – vor allem Orchicyanin II – in Cyanin über. Aus diesem Grund wurde ihnen die Arbeitsbezeichnung „Orchicyanin II“ bzw. „Orchicyanin I“ gegeben. Der leichte Übergang zu Cyanin ist wohl auch der Grund dafür, daß in der Literatur für *Orchis mascula* das Cyanin (HARBORNE 1967, 1975) und auch für *Gymnadenia*

Tab. 1: Farbstoff in den Blütenblättern der europäischen und mit ihnen verwandten Orchideen.

	Chrysan- themmin	Meco- cyanin	Epi- pactin	Cyanin	Orchi- cyanin II	Orchi- cyanin I
Orch. mascula				+	+	+++
O. morio				+	+	+++
O. longicornu				+	++	+++
Dact. maculata				+	++	+++
D. majalis				+	++	+++
D. sambucina				+	++	+++
Gymn. conopsea				+	++	++
G. odoratissima				+	++	++
Nigr. miniata ¹⁾				+	+++	++
Orch. simia				+	+++	++
O. militaris		+		+++	++	++
O. purpurea	+	P	+	++	+++	++
Serap. lingua*)						
Barlia robert.	+			++	++	+
Ophr. apifera	++	L			++	P
O. speculum	+++				+	+
O. insectifera	+++	L				
Epip. palustris	+	++	+++			
E. helleborine	+	+++	+	+		
E. atrorubens	++	++	+	+		
Orch. ustulata	+ ²⁾	+++				
Calypso borealis	+++	+		+		
Nigr. nigra	+++					
Cypr. calceolus	+++	P				
C. reginae	+++	L				
C. cordigerum ³⁾	++	L				
List. ovata	+	P				

+ wenig, ++ mittel, +++ viel, L Lippe, P Perigonblätter. Die Angaben der Gehalte gelten für mindestens seit 2 Tagen geöffnete Blüten, wenn sich die bei Anthesebeginn häufig stark ändernden Farbstoffgehalte stabilisiert haben.

¹⁾ Vorläufige Untersuchung (s. Text), ²⁾ nur in Knospen und zu Beginn der Anthese, ³⁾ rotbraune Flecken auf dem weißen Labellum.

*) Anm. während der Korrektur: Nach unseren neueren Untersuchungen enthalten *Serapias*-Arten neben Cyanidin-3-glucosid und Cyanindiglucosiden ein weiteres, für *Serapias* charakteristisches Anthocyan.

conopsea, allerdings japanischer Herkunft, Cyanidindihexosid (zu dem auch Cyanin strukturgemäß gehört) (UENO 1969) angegeben sind.

Eigenschaften und chemisches Verhalten deuten darauf hin, daß es sich bei den an Cyanin zum „Orchicyanin“ gebundenen Komponenten um Flavonoide, z. B. Flavonole bzw. kleinere Moleküle, z. B. organische Säuren handelt. Bei Orchicyanin I ist der komplexe Aufbau des großen Moleküls an den gegenüber Cyanin verringerten Wanderungsgeschwindigkeiten, also kleinen Rf-Werten in den Chromatogrammen bei allen verwendeten Fließmitteln zu erkennen, z. B. in Butanol-Essigsäure-Wasser: $R_f(\text{Cyanin}) = 0,26$; $R_f(\text{Orchicyanin I}) = 0,06$. Es ist möglich, daß die verschiedenen Orchideengattungen oder -arten im Orchicyanin unterschiedliche Komponenten enthalten, wodurch weitere chemotaxonomische Unterscheidungsmerkmale gegeben wären. Hier sind also weitere Untersuchungen wünschenswert. Orchicyanin I und II unterscheiden sich ausgeprägt in zwei Eigenschaften: Orchicyanin I bildet sich in der Blüte stets später als Orchicyanin II und hat eine mehr blaue Farbe gegenüber dem rötlichen Orchicyanin II. Ähnliche Farbverschiebungen nach blau durch Anthocyan-Säure- bzw. -Flavonol-Komplexe sind auch in der Literatur bereits beschrieben (YOSHIMATA 1974, GEORGE 1973). Die gefleckten Blätter von *Dactylorhiza majalis*, *D. maculata* und *Orchis mascula* enthalten ebenfalls in den dunklen Flecken als Hauptfarbstoffe Orchicyanin I und II (UPHOFF 1979).

Bei *Epipactis*-Blüten tritt neben Mono- und Diglucosiden ein Anthocyanidinglycosid auf, welches anscheinend für diese Gattung typisch ist und daher „Epipactin“ genannt wurde. Es besitzt eine charakteristische, nach rotorange tendierende Farbe.

Tab. 1 enthält eine Übersicht über die Verteilung der 5 Hauptanthocyane in den bisher untersuchten europäischen, bzw. mit ihnen verwandten Orchideen. Die Arten sind von unten nach oben zunehmend komplizierterem Aufbau ihrer Pigmente geordnet. Zum Teil ist eine deutlichere Gruppierung der Arten innerhalb einer Gattung zu erkennen. So enthalten z.B. alle untersuchten Cypripeden trotz sehr unterschiedlicher Herkunft (Europa – Asien – Nordamerika) dasselbe Anthocyan Chrysanthemin. Innerhalb anderer Gattungen ist andererseits von Art zu Art eine stufenweise Entwicklung zu beobachten, vor allem bei *Orchis* vom Monoglucosid bis zum Orchicyanin I.

Taxonomisch von besonderem Interesse ist der Befund, daß *Nigritella nigra* und *Gymnadenia* ganz verschiedene Anthocyane enthalten (Chrysanthemin bzw. Orchicyanin). Überraschenderweise stimmt *Nigritella miniata* in dieser Hinsicht mit *Gymnadenia* überein. Von dieser Art konnten allerdings bisher erst zwei Exemplare aus den Dolomiten untersucht werden. An demselben Standort befinden sich ebenfalls *N. nigra* und *Gymnadenia conopsea*. Letztere enthalten Orchicyanin, welches – wie durch andere Untersuchungen festgestellt wurde – in Mischformen stark dominiert (z. B. x *Gymnigritella suaveolens*). Um eindeutige Ergebnisse zu erhalten, sind weitere Untersuchungen an *Nigritella miniata* geplant.¹⁾

Erwähnenswert ist weiterhin, daß bei *Ophrys* außer den in der Tabelle aufgeführten Anthocyanen geringe Mengen eines Pigmentes mit hohen Rf-Werten bei Chromatogrammen mit wäßrigen Fließmitteln (Essigsäure-Salzsäure-Wasser) auftreten, was evtl. auf eine höhere Glykosidierungsstufe schließen läßt. Wegen der geringen Gehalte an diesem Farbstoff war eine Bestimmung bisher nicht möglich.

Gleiche Arten an verschiedenen Standorten enthalten nach bisherigen Untersuchungen, die vor allem bei *Orchis*, *Dactylorhiza* und *Gymnadenia* durchgeführt wurden, dieselben Anthocyane.

¹⁾ Anmerkung während der Korrektur: Unsere neueren Untersuchungen ergaben, daß die reinen *N. miniata* neben Chrysanthemin auch Cyanidindiglucoside, jedoch kein Orchicyanin I enthalten.

Die absoluten Gehalte der Pigmente (% Anthocyanin bezogen auf das Frischgewicht der Blütenblätter) können am gleichen Standort stark schwankende Werte aufweisen, dagegen sind die relativen Gehalte zweier Anthocyane zueinander wesentlich artspezifischer, am gleichen Standort nahezu konstant und auch bei unterschiedlichen Standorten nur geringen – wenn auch etwas stärkeren – Schwankungen unterworfen. Da sich die relativen Gehalte der Anthocyane während der Entwicklung der Einzelblüten stark ändern, müssen solche vergleichenden Messungen stets an Blüten mit äquivalenten Entwicklungszuständen durchgeführt werden.

Entwicklungsgeschichte der Anthocyane

In der Entwicklungsgeschichte der Pflanzen treten erste Anthocyane bei den Moosen vor allem als Monoglucoside, z. T. auch als Diglucoside des Deoxycyanidins, bei dem die OH-Gruppe in 3-Stellung fehlt, auf (BENDZ 1962). Auch bei den Farnen kommt diese Verbindung, z. B. in den Wedeln, noch recht häufig vor (HARBORNE 1966).

Die Gymnospermen bilden – u. a. in jungen Zapfen – bereits in größerem Umfang die eigentlichen Anthocyane, und zwar nahezu ausschließlich die einfach gebauten 3-Monoglucoside. Die umfangreiche tabellarische Zusammenstellung der Anthocyane in den Gymnospermen von HARBORNE (1975) enthält nur wenige Diglucoside, sonst fast ausschließlich 3-Monoglucoside.

Hier liegen also bereits deutliche Hinweise vor, daß die 3-Monoglucoside, von diesen besonders Cyanidin-3-glucosid, in der Entwicklungsgeschichte der Pflanzen sehr früh auftreten.

Bei den Angiospermen, in denen der weitaus größte Anteil der Anthocyane verbreitet ist, untersuchte LAWRENCE (1939) die Verteilung der Anthocyane in Blüten, Früchten und Blättern von Blütenpflanzen mit dem Ergebnis, daß Cyanidin häufiger in weniger hoch entwickelten Pflanzen auftritt, und daß die 3-Monoglucoside in einer früheren Entwicklungsstufe als die 3,5-Diglucoside entstanden sind. LAWRENCE vermutet die selektiven Vorteile der 3,5-Diglucoside in ihrer höheren Stabilität gegenüber oxidierenden Einflüssen.

HARBORNE (1967) und andere Forscher haben diese Ergebnisse in neuerer Zeit bestätigt: Cyanidin-3-glucosid wurde in vielen primitiveren Arten gefunden, während Diglucoside, vor allem auch methylierte 3,5-Diglucoside (Päonidin-, Malvidin-, Petunidin-3,5-diglucoside) in höher entwickelten Pflanzen auftreten.

Durch eigene Untersuchungen konnten die bisherigen Ergebnisse durch folgende Befunde ergänzt werden: Cyanidin-3-monoglucosid tritt in besonderem Maße in Orchideenblüten auf, die außerdem Chlorophyll enthalten. Chlorophyll in den Blüten weist auf eine relativ frühe Entwicklungsstufe hin (KLEIN 1978), da die Blütenblätter sich aus den Übergangsformen von chlorophyllhaltigen Laubblättern zu Sporophyllen gebildet haben (ZIMMERMANN 1976).

In einer weiteren Versuchsreihe wurde untersucht, ob die phylogenetisch früh einzu-stufenden Vermehrungsorgane andere Pigmente enthalten als die Blütenblätter. Zu diesem Zweck wurden die Anthocyane in den Antheren der Orchideenblüten bestimmt.

In der Tat ergaben die Versuche, daß die Antheren der Orchideen in allen untersuchten Fällen das Anthocyan mit der einfachsten Glykosidierungsstufe, das Cyanidin-3-monoglucosid (Chrysanthemin), enthalten. Außerdem treten höchstens noch die Diglucoside auf, doch nur dann, wenn die Blütenblätter ebenfalls mindestens diese Stufe erreicht haben. Die Anthocyane der Blütenblätter besitzen also niemals eine einfachere, meistens eine kompliziertere chemische Struktur als die Antherenpigmente.

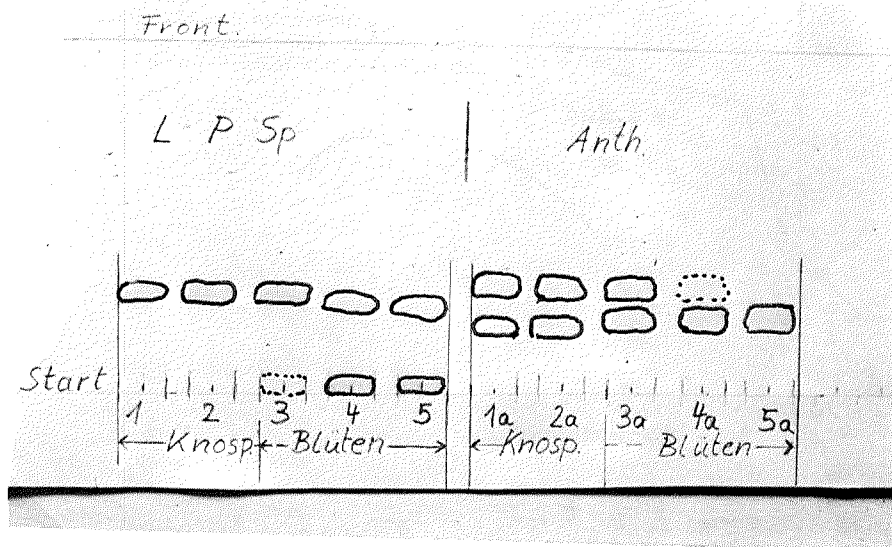
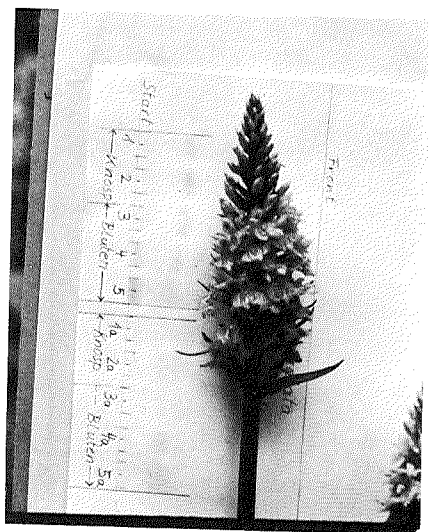


Abb. 3: Photographische Aufnahme der Papierchromatogramme von Anthocyanen in den Blütenblättern + Sporn (Nr. 1–5) und in den Antheren (Nr. 1a–5a) von *Dactylorhiza maculata*. Blütenblätter + Sporn und Antheren entstammen jeweils derselben Blüte. Nr. 1–5: Oberes Band Orchicyanin II, unteres Band Orchicyanin I. Nr. 1a–5a: Oben Cyanidin-3-monoglucosid, unten Cyanindiglucoosid. Fließmittel: Butanol-Essigsäure-Wasser (4:1:5).



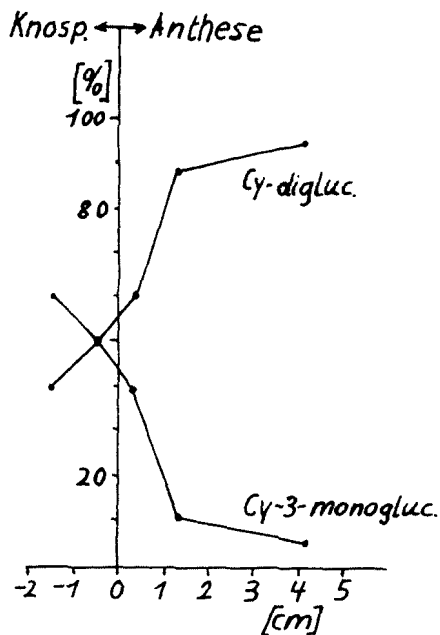


Abb. 4: Prozentuale Anteile von Cyanidin-3-monoglucosid und -diglucosid am Gesamtgehalt der Anthocyane in den Antheren von *Dactylorhiza maculata* in Abhängigkeit vom Entwicklungszustand der Blüte. Abszisse: Entnahmehöhe der Antheren aus den Knospen (-) bzw. Blüten (+) in cm.

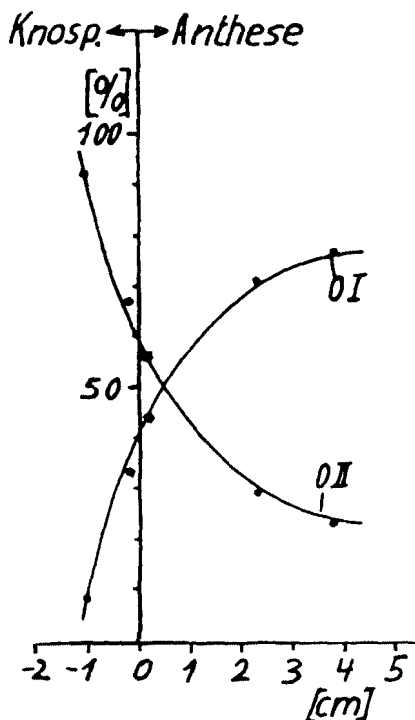


Abb. 5: Prozentuale Anteile von Orchicyanin I und II am Gesamtgehalt der Anthocyane in den Blütenblättern von *Dactylorhiza maculata* in Abhängigkeit vom Entwicklungszustand der Blüte. Abszisse: Entnahmehöhe der Knospen (-) bzw. Blüten (+) in cm.

In einer weiteren Untersuchungsreihe wurden die Anthocyane der Antheren aus verschiedenen Höhen der Infloreszenz, d. h. aus Blüten von unterschiedlichem Entwicklungszustand, quantitativ bestimmt. In Abb. 3 sind die erhaltenen Chromatogramme (Nr. 1a–5a), wiedergegeben. Abb. 4 enthält die graphische Auswertung der Ergebnisse. Danach nimmt der Gehalt des Monoglucosids bei zunehmender Entwicklung der Blüte ab, während dagegen die Diglucosid-Anteile steigen. Dieses Verhalten bestätigt bei Anwendung des biogenetischen Gesetzes – die Ontogenese ist die schnelle Rekapitulation der Phylogenese – ebenfalls, daß entwicklungsgeschichtlich das Monoglucosid vor den Diglucosiden entstanden ist.

Aus den bisherigen Ergebnissen geht hervor, daß Orchicyanin sich phylogenetisch nach Cyanidin-3-monoglucosid und den Diglucosiden entwickelt haben muß. Um festzustellen, welches von den beiden Orchicyaninen entwicklungsgeschichtlich weiter fortgeschritten ist, wurden deren Eigenschaften und ontogenetische Entstehung näher untersucht.

Zu diesem Zweck wurden der Infloreszenz in verschiedenen Höhen Knospen bzw. offene Blüten entnommen und die Anthocyangehalte der Blütenblätter bestimmt. In Abb. 3 (Chromatogramme Nr. 1–5) und Abb. 5 sind die Ergebnisse für *Dactylorhiza maculata* dargestellt. Es bildet sich in den Knospen zunächst fast nur das rötliche Orchicyanin II. Erst zu einem späteren Zeitpunkt, vor allem mit Beginn der Anthese, setzt die Entstehung des blauvioletten Orchicyanin I ein. Dieser Vorgang ist bei näherer Betrachtung eines

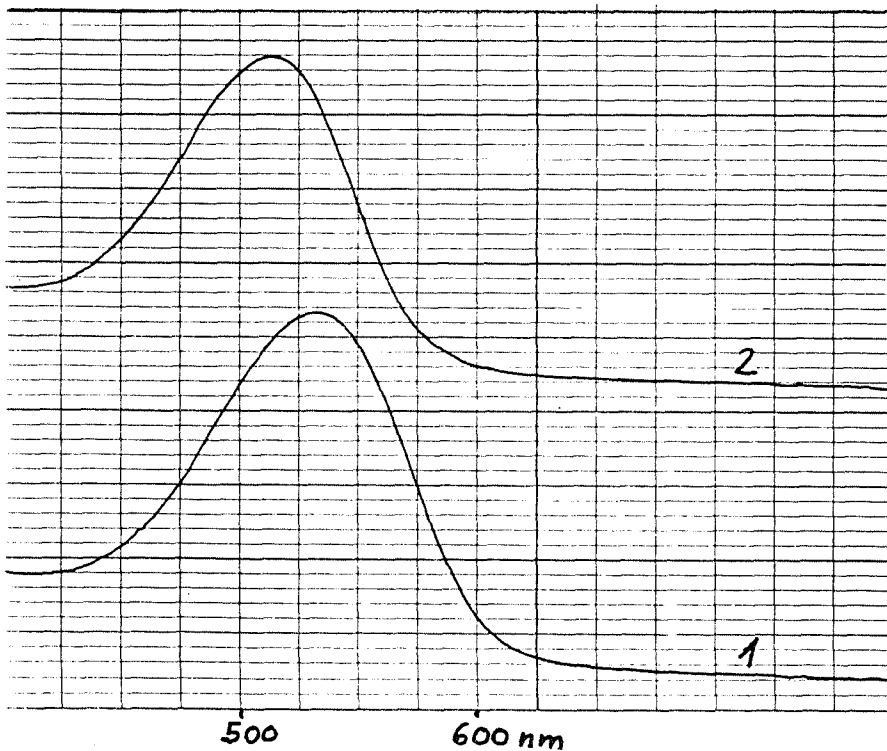


Abb. 6: Absorptionsspektren von Orchicyanin I und II.

Blütenstandes von *Dactylorhiza maculata* gut zu erkennen: die Knospen und sich gerade öffnende Blüten sind noch rot, während die schon längere Zeit geöffneten Blüten im unteren Teil der Infloreszenz eine zunehmend violette Farbe zeigen. Bei Anwendung des biogenetischen Gesetzes muß also Orchicyanin I phylogenetisch weiter entwickelt sein. Es wurden daher die Eigenschaften dieses Anthocyans hinsichtlich seiner Vorzüge bei der Selektion untersucht.

Orchicyanin I besitzt sowohl im Blütenextrakt als auch im reinen Zustand eine höhere chemische Stabilität. Vor allem auf Dünnschichtplatten verblaßte Orchicyanin II wesentlich schneller als Orchicyanin I.

Neben dieser höheren Beständigkeit dürften die optischen Eigenschaften eine besondere Rolle spielen. Erwähnt wurde bereits die blauviolette Farbe des Orchicyanin I gegenüber dem mehr roten Orchicyanin II. Diese Farbverschiebung ist gut an den Absorptionsspektren zu erkennen (Abb. 6). Orchicyanin I zeigt deutlich bathochrome Eigenschaften, d. h. eine Verschiebung des Absorptionsmaximums im sichtbaren Bereich nach längeren Wellenlängen, nämlich von 513 nm (grün) bei Orchicyanin II nach 537 nm (gelbgrün) bei Orchicyanin I. Da die sichtbare Farbe die Komplementärfarbe des absorbierten Bereichs ist, tritt infolgedessen eine Farbverschiebung von rot nach blauviolett ein. Der Vorteil dieses Farbwechsels besteht wahrscheinlich darin, daß die Blüten für bestäubende Insekten nach der Bildung von Orchicyanin I, also kurz nach Beginn der Anthese, wenn sich die Blüte voll entfaltet und damit bestäubungsbereit gemacht hat, besser sichtbar werden.

Stammbaum zur Evolution der europäischen Orchideen nach den Anthocyan-Vorkommen

Nach den beschriebenen Untersuchungsergebnissen ergibt sich für die Entwicklung der Anthocyane in den europäischen Orchideen folgende Reihenfolge:

Cyanidin-3-monoglucosid (Chrysanthemin) → Cyanidindiglucoside (Mecocyanin, Cyanin) → Cyanidin-3,5-diglucosid + S (Orchicyanin II) → Cyanidin-3,5-diglucosid + F (Orchicyanin I).

Bei Anwendung dieser Reihenfolge erhält man, eingebettet in das natürliche Pflanzensystem, das in Abb. 7 dargestellte Schema zur Evolution der Anthocyane in den europäischen Orchideen.

Die Anfänge der Entwicklung unserer Orchideen sind – so dürfen wir wohl annehmen – von den Liliengewächsen über einen gemeinsamen Vorfahren der „Urchidee“ ausgegangen. Diese Urform hat sich zunächst in einem bestimmten Areal ausgebreitet.

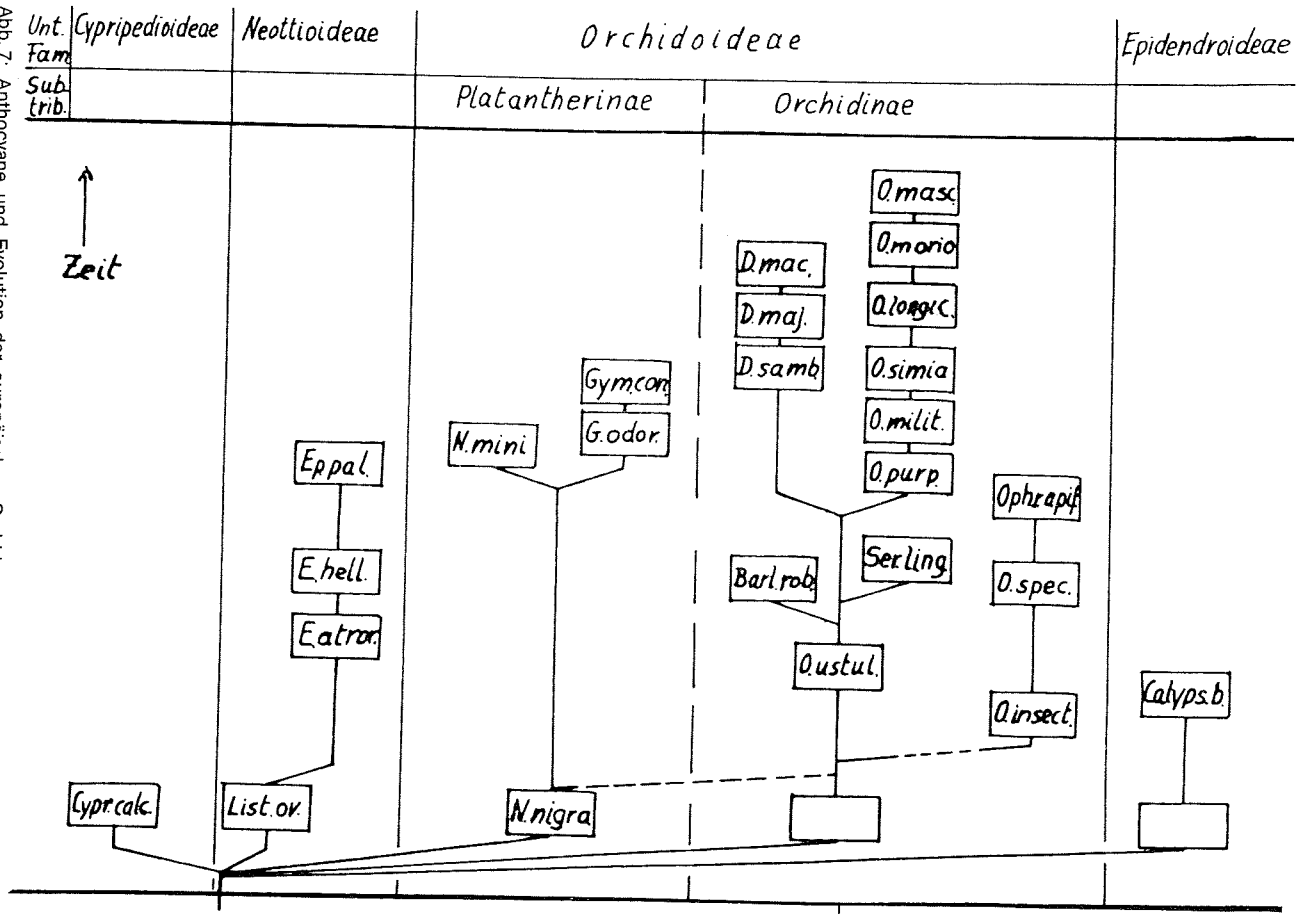
Durch Klimaänderungen in diesem Areal oder Eindringen in Gebiete mit anderen ökologischen Bedingungen haben sich diese Urformen den neuen Bedingungen durch Mutation und Selektion angepaßt. Damit waren die Voraussetzungen für eine Auffächerung, z. B. in Form von Urvertretern der Unterfamilien gegeben.

Diese frühen Formen der Orchideen haben in ihren Blüten relativ primitive Farbstoffe enthalten. Neben dem entwicklungsgeschichtlich alten Chlorophyll mag das Cyanidin-3-monoglucosid aufgetreten sein. Vertreter mit diesen älteren Pigmentstrukturen sind erhalten in *Listera* und *Cypripedium*.

Im Lauf der weiteren Entwicklung der Orchideenblüte, deren Aufgabe es war, Insekten für die Bestäubung heranzulocken, gab es vor allem zwei grundsätzliche Möglichkeiten: Weiterentwicklung der

Blütenform oder Blütenfarbstoffe.

Abb. 7: Anthocyane und Evolution der europäischen Orchideen.



Dabei machte das eine Verfahren, z. B. Blütenform, eine Weiterentwicklung der anderen Methode häufig überflüssig. Die zwei Alternativen sind bei vielen Gattungen deutlich zu erkennen. So besitzen *Cypripedium*, *Ophrys* und auch *Calypso* besonders differenzierte Blütenformen, während sich *Orchis*, *Dactylorhiza* und *Gymnadenia* hinsichtlich der Blütenfarbstoffe in einem fortgeschrittenen Stadium befinden.

Aus Tab. 1 und Abb. 7 ist ersichtlich, daß die Gattungen und Arten, die ihre Blütenform in besonderem Maß differenziert haben, durchweg das primitivste Anthocyan, Cyanidin-3-monoglucosid, außerdem oft Chlorophyll enthalten. Vor allem ist dieses deutlich bei *Cypripedium* und *Ophrys* zu erkennen. Mit Hilfe der Kesselfalle bei *Cypripedium*, bzw. durch die vielfach verblüffende Ähnlichkeit der *Ophrys*-Blüten mit Insekten, kombiniert mit Duftstoffen, veranlaßt die Orchidee das Insekt „mit List und Tücke“ zur Bestäubung ihrer Blüte.

Anscheinend gibt es unter geeigneten Bedingungen aber auch Übergänge zwischen den beiden Möglichkeiten Form und Farbe. Auch hier erweisen sich die *Ophrys*-Arten als Meister der Anpassung, indem sie nicht nur die Formen und Düfte anbieten, sondern auch in ganz differenzierter Weise das insektenwirksame Orchicyanin I in bestimmten Teilen der Blüte synthetisieren. So enthält *O. speculum* nur im behaarten Rand des Labellums und in den Perigonblättern bemerkenswerte Mengen Orchicyanin, während das blauglänzende Mal der Lippe nur das primitive Cyanidin-3-monoglucosid enthält. Es ist möglich, daß durch diese Farbstoffverteilung die Form der Blüte eine für das Insektenauge deutlichere Kontrastierung erfährt und eine optimale Ausrichtung des Insekts auf der Blüte während der Pseudokopulation bewirkt.

Im Gegensatz zu den zuvor besprochenen Gattungen ist beim Kreis um *Orchis* einschließlich *Dactylorhiza* eine ausgesprochen farbstoffbetonte Entwicklung zu beobachten. Bezeichnenderweise ist bis jetzt noch keine *Orchis* gefunden, welche nur das primitive Cyanidin-3-monoglucosid (Chrysanthemin) enthält. Vielleicht ist eine solche Art bereits ausgestorben. *Orchis ustulata*, welche im aufgeblühten Zustand ausschließlich Diglucosid enthält, hat sich dagegen bis heute erhalten können. Von den bisher untersuchten *Orchis*-Arten ist sie daher – vom Gesichtspunkt der Anthocyane – als älteste zu betrachten.

Die weitere Entwicklung von *Orchis* ist gekennzeichnet durch eine zunehmende Fähigkeit zur Bildung von Orchicyanin II und I, wobei das Monoglucosid, das bis *O. purpurea* in geringen Gehalten, vor allem in den Perigonblättern, noch auftritt, aus dem Anthocyanmuster verschwindet. Während dieses Zeitraumes spalten sich die Gattungen *Barlia* und *Serapias* ab.

Danach werden auch die Diglucoside, die in *O. militaris* noch in relativ großen Anteilen auftreten, von Orchicyanin verdrängt. Im Verlauf der weiteren Entwicklung von *Orchis* nimmt hierbei die Fähigkeit zur Bildung von Orchicyanin I immer mehr zu, bis bei *Orchis mascula* dieses nahezu das einzige Anthocyan in den Blütenblättern ist.

Vor noch nicht allzu langer Zeit muß die Aufspaltung in *Orchis* und *Dactylorhiza* stattgefunden haben. Der wesentliche morphologische Unterschied dieser Gattungen besteht ja darin, daß *Dactylorhiza*, im Gegensatz zu *Orchis*, gespaltene Knollen besitzt. In dieser Hinsicht besteht Ähnlichkeit zwischen *Dactylorhiza* und *Gymnadenia*. *Gymnadenia* enthält ebenfalls Orchicyanin. Auch die Chromosomenzahlen von *Dactylorhiza* und *Gymnadenia* zeigen gleiche Werte bzw. Verdoppelung (40 bzw. 80). Hier liegt die Vermutung nahe, daß Wechselwirkungen zwischen diesen Arbeiten bei ihrer Entstehung eine Rolle gespielt haben.

Sicherlich ist der entwickelte Stammbaum nicht als endgültig zu betrachten. Er soll vielmehr dazu beitragen, gemeinsam mit anderen Eigenschaften Licht in die noch reichlich dunkle Vergangenheit unserer Orchideen zu werfen.

Diese Arbeit wurde von Instituten, Botanischen Gärten, Pflanzenzüchtern und Privatpersonen unterstützt. Der Verfasser dankt allen Beteiligten für die wertvolle Hilfe.

Literatur:

- ARDITTI, J.: Amer. J Bot **56**, 59, 1969
ARDITTI, J. & FISCH, M. H. in ARDITTI, J.: Orchid Biology, Ithaca u. London, 1977
BENDZ, G., MARTENSSON, O., TERENIUS, L.: Acta chem scand. **16**, 1183, 1962
GEORGE, A., GONZALES, C., STRAUSS, M. S., ARDITTI, J.: Biochem. System. **1**, 45, 1973
HARBORNE, J. B.: Phytochemistry **5**, 589, 1966
HARBORNE, J. B.: Comparative Biochemistry of the Flavonoids, London and New York; 1967
HARBORNE, J. B., MABRY, T. J., MABRY, H. (Hrsg.): The Flavonoids; London 1975
KLEIN, E.: Die Orchidee **29**, 21, 1978
LAWRENCE, W. et al.: Philos. Trans. R. Soc **230**, 149, 1939
SUNDERMANN, H.: Europäische und mediterrane Orchideen; Hildesheim 1975
UENO, N., TAKEMURA, E., HAYASHI, K.: Bot. Mag. Tokyo **82**, 155, 1969
UPHOFF, W.: Die Orchidee **30**, 184, 1979
YOSHIMATA, K., HAYASHI, K.: Bot. Mag. Tokyo **87**, 33, 1974
ZIMMERMANN, W.: Geschichte der Pflanzen; Stuttgart 1976

Prof. Dr. W. Uphoff, Fachhochschule Kiel, Legienstraße 35, D-2300 Kiel

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal](#)

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: [33](#)

Autor(en)/Author(s): Uphoff Wilhelm

Artikel/Article: [Anthocyane und Evolution der europäischen Orchideen 123-135](#)