

Phyton (Horn, Austria)	Vol. 36	Fasc. 1	53–62	12. 8. 1996
------------------------	---------	---------	-------	-------------

Die Blütenfärbung in der Gattung *Nigritella* (*Orchidaceae-Orchideae*) und ihre taxonomische Relevanz, inkl. einer Neukombination

Von

Erich KLEIN *)

Eingelangt am 6. September 1995

Key words: *Nigritella*, *Orchidaceae*. – Flower colours, anabol / katabol enzymes interaction, taxonomic relevance. – Nomenclature.

Summary

KLEIN E. 1996. Flower colouration in the genus *Nigritella* (*Orchidaceae-Orchideae*) and its taxonomic relevance, incl. a new combination. – *Phyton* (Horn, Austria) 36 (1): 53–62, German with English summary.

The influence of the interaction of anabolic and catabolic enzymes for the colouring flavonoid composition and its taxonomic importance in the flowers of the genus *Nigritella* is critically checked for each of its species. Prevailing anabolic processes lead to intensive dark, the early full-scale onset of catabolic processes to pale and light colours in the open flowers. In the course of this, the taxonomic classification of the recently established taxa *N. nigra* subsp. *gallica* E. & R. BREINER and *N. corneliana* subsp. *bourneriasii* E. & R. BREINER was subjected to a revision. A reduction of the latter subspecies to the variety rank [*N. corneliana* (BEAUV.) GÖLZ & REINH. var. *bourneriasii* (E. & R. BREINER) E. KLEIN, comb. nova] was carried out. *N. nigra* subsp. *gallica* was referred to the synonymy of *N. nigra* subsp. *austriaca* TEPPNER & KLEIN.

Zusammenfassung

KLEIN E. 1996. Die Blütenfärbung in der Gattung *Nigritella* (*Orchidaceae-Orchideae*) und ihre taxonomische Relevanz, inkl. einer Neukombination. – *Phyton* (Horn, Austria) 36 (1): 53–62, Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

Der Einfluß der Wechselwirkung anaboler und kataboler Enzyme auf die farbgestaltende Flavonoidkomposition und deren taxonomische Wertigkeit in Blüten der Gattung *Nigritella* wird für jede ihrer Arten kritisch geprüft. Überwiegen anaboler Prozesse führt zu dunklen, frühzeitiges Einsetzen kataboler Prozesse zu

*) Dr. Erich KLEIN, Purgstall 167, A-8063 Eggersdorf, Österreich (Austria, Europe)

hellen Farben der geöffneten Blüten. Dabei wurde die taxonomische Einstufung der kürzlich beschriebenen Taxa *N. nigra* subsp. *gallica* E. & R. BREINER und *N. corneliana* subsp. *bourneriasii* E. & R. BREINER einer Revision unterzogen. Eine Einstufung letzterer Subspezies in die Rangstufe einer Varietät [*N. corneliana* (BEAUV.) GÖLZ & REINH. var. *bourneriasii* (E. & R. BREINER) E. KLEIN comb. nova] wurde vorgenommen. *N. nigra* subsp. *gallica* wurde in die Synonymie von *N. nigra* subsp. *austriaca* TEPPNER & KLEIN verwiesen.

1. Einleitung

Die Bildung der Farben in den Blütenphyllomen aller Phanerogamen ist in den Genen in der DNA dieser Pflanzen festgelegt. Die Synthese dieser Blütenfarben wird durch die, an den Ribosomen gebildeten Enzyme katalysiert, wobei aus niedermolekularen Progenitoren die komplexeren, höhermolekularen Flavonoidmoleküle, insbesondere die hier interessierenden roten und blauen Anthocyane, aufgebaut werden. Viele Blütenpflanzen besitzen neben den Genen für anabole, also den Aufbau der Farbstoffe bewirkende Enzyme auch Gene für katabole, den Abbau der vorher synthetisierten Farbstoffe katalysierende Enzyme. Letztere können ein teilweises oder völliges Verschwinden der visuell wahrnehmbaren flavonoidabhängigen Blütenfärbung verursachen (BARZ & KÖSTER 1981, ZENK 1967). Wie nachgewiesen wurde, folgt die quantitative Entwicklung der Flavonoide in den meisten Fällen einer sigmoiden Akkumulationskurve (BARZ 1975), die meist in einem schwach geneigten Plateau endet, d.h. hohe Aktivität der anabolen Enzyme am Beginn der Anthese. Gleichzeitig setzt eine zuerst schwache, später stärkere Aktivität der katabolen Enzyme ein, die dann bei Erreichen des Plateaus (Gleichgewicht zwischen Anabolismus und Katabolismus) allen darüber hinaus anabol gebildeten Farbstoff katabolisieren (BARZ & HÖSEL 1971). Dieses Plateau hat bei den einfacheren Anthocyanen in vielen Fällen nur kurzen Bestand, da, ohne katabolen Abbau, durch verstärkt einsetzende Glucosidierungs- und Acylierungsreaktionen der zuerst entstandene Anthocyanfarbstoff zu einem oder mehreren mit abgeleiteter Struktur umgebaut wird (STRACK & MANSELL 1977). Bei den Anthocyanidinen, insbesondere bei Cyanidin, konnte der katabole Umsatz durch Fütterungsexperimente in vivo eindeutig nachgewiesen werden (BARZ & GRIESEBACH 1971). Der Abbau der Flavonoide ist, wie Untersuchungen mit ¹⁴C-markierten Verbindungen ergaben, sehr radikal und baut zwei Drittel des Flavonoidmoleküls zu CO₂ ab. Das letzte Drittel findet sich als entsprechend substituierte, farblose Benzoessäuren wieder (BARZ & HÖSEL 1975). Eine Plateaubildung der sigmoiden Akkumulationskurve bei Pflanzen, die keine Gene für katabole Enzyme besitzen, weist auf die Einstellung der Biosynthese der Farbstoffe bei Erreichung der Plateaukonzentration hin (JONSSON 1984). Im Falle der morphologisch, karyologisch und embryologisch relativ gut untersuchten Orchideengattung *Nigritella* (TEPPNER & KLEIN 1985a, 1985b, 1989, 1990,

1993, TEPPNER & al. 1994, ROSSI & al. 1987) sind beide Möglichkeiten, nur Anabolismus bzw. Anabolismus/Katabolismus, ausgeschöpft und geben Anlaß zu den vielfältigen Blütenfärbungen der Arten dieser Gattung. Immer wieder verführt diese Vielfalt dazu, mehr oder weniger auffällige Farbvarianten, Resultat der anabol-katabolen Wechselwirkung, als neue Varietäten oder gar als neue Subspezies zu beschreiben, ohne zugleich die biometrischen, morphologischen, embryologischen und karyologischen Eigenschaften sorgfältig zu prüfen und in die Beurteilung der „neuen Taxa“ miteinzubeziehen. Ein Ziel dieser Arbeit soll sein, die chemischen und enzymatischen Vorgänge, die zur Blütenfärbung beitragen, so klar darzustellen, daß weitere unnötige nomenklatorische Belastungen der Gattung *Nigritella* vermieden werden können.

2. Die chemischen Grundlagen der Blütenfarben bei *Nigritella*

An der Farbgebung bei *Nigritella* sind mehrere Anthocyane beteiligt; die sieben wichtigsten (Tabelle 1) konnten in ihrer chemischen Struktur aufgeklärt werden (STRACK & al. 1986, 1989)

Tabelle 1

Anthocyane aus *Nigritella*-Blüten (nach STRACK & al. 1986, 1989)

Trivialname	Farbe	chemische Bezeichnung
Chrysanthemin	rot	Cyanidin -3- monoglucosid
Cyanin	rot	Cyanidin -3,5- diglucosid
Seranin	rot	Cyanidin -3,7- diglucosid
Ophrysanin	rot	Cyanidin -3- oxalylglycosid
Orchicyanin II	rot	Cyanidin oxalyl -3,5- diglucosid
Serapianin	rot	Cyanidin oxalyl -3,7- diglucosid
Orchicyanin I	violett	Cyanidin oxalyl -3,5- diglucosid-Kaempferol -7- glucosid

Es handelt sich um Cyanidinabkömmlinge mit unterschiedlichen Glucosidierungs- und Acylierungsmuster. Sechs davon zeigen eine Skala von Rottönen, eines besitzt einen violetten Farbton. Diese sieben, wesentlichen Anthocyane der *Nigritella*-Arten entstehen im Zuge der Anthese nicht gleichzeitig und nicht mit gleicher Geschwindigkeit, ihre Konzentrationen in den Blüten während der Anthese zeigen daher erhebliche quantitative Unterschiede (UPHOFF 1980). Im Prinzip entstehen zuerst die einfacheren, rotgefärbten Cyanidine, die dann teilweise umgebaut bzw. mit zeitlicher Verzögerung, durch die anderen, komplexer aufgebauten roten und violetten Cyanidine ergänzt werden. Letztlich spielt für die Gesamtfärbung die Konzentration der einzelnen Anthocyane in den Zellen der Perigonblätter eine entscheidende Rolle.

Den Beweis für diese Abfolge der Entstehung der Blütenfärbung in der Subtribus *Dactylorhizinae* VERML. der Tribus *Orchideae* (DRESSL. & DODS.) VERML., zu dem das Genus *Nigritella* gehört, erbrachte UPHOFF 1982 am Beispiel von *Dactylorhiza fuchsii*, *D. majalis* und *Gymnadenia conopsea*. Diese Arten gehören zwar verschiedenen Gattungen an, besitzen aber wie die Arten der Gattung *Nigritella* die selben Cyanidinfarbstoffe in den Blüten. Anhand von sukzessiven UV-spektroskopischen Untersuchungen der Anthocyangesamtisolate während der Anthese, konnte UPHOFF zeigen, daß sich das UV-Maximum der Isolate laufend nach höheren Wellenlängen verschob, sodaß zu Beginn der Anthese visuell die Blüte rot erscheint und erst später, durch Bildung des violetten Orchicyanin I, die \pm intensive, rotviolette Blütenfärbung dieser Arten entsteht. Natürlich hat auch hier die Gesamtkonzentration an Cyanidinen in den Zellen der Blüten hinsichtlich der Ausfärbung einen entscheidenden Einfluß.

3. Spezifische Farbgestaltung der einzelnen Arten

3.1. Die anobole Gruppe und das Problem *Nigritella nigra* subsp. *gallica* E. & R. BREINER

Der Einfluß der Farbstoffkonzentration zeigt sich besonders deutlich bei den dunkelblütigen *N. rhellicani*, *N. gabasiana*, *N. nigra* subsp. *nigra*, *N. nigra* subsp. *austriaca* und *N. nigra* subsp. *iberica*. Während die Knospen dieser Taxa sehr dunkel gefärbt sind, zeigen ihre Blüten nur während der frühesten Anthese kräftige Rottöne, die alsbald über Bordeauxrot, Granatrot in ein dunkles Braunrot, das wiederum gegen die Hochblüte zu, in einen schwarzpurpurnen Farbton übergeht. Die Farbvertiefung bei diesen Arten ist auf die hohe Aktivität anaboler Enzyme zurückzuführen, denen keine oder nur sehr geringe Aktivität kataboler Enzyme gegenübersteht, weshalb hohe Konzentrationen an Cyanidinfarbstoffen aufgebaut werden können. Nach UPHOFF 1979 enthält die frische Blüte von *N. rhellicani* (als „*nigra*“) 2%, nach STRACK & al. 1989 die getrocknete Blüte 6,5% Cyanidinfarbstoffe. Ist die Aktivität der anabolen Enzyme herabgesetzt, reduziert sich auch die Farbstoffkonzentration in den Blüten und dies führt dann unter kontinuierlicher Intensitätsabnahme bzw. Farbaufhellung, zu einer Reihe von Farbvarianten bis hin zum für die dunkelblütigen Nigritellen farblich extremen Taxon *N. rhellicani* var. *rosea* (TEPPNER & KLEIN 1991:13). Die verminderte anobole Aktivität kann sich in nur einem oder in mehreren Individuen einer Population bemerkbar machen oder eine gesamte Population kennzeichnen.

Allerdings gibt es auch seltene Ausnahmen, wo einzelne Populationen von *N. rhellicani* in den Südalpen Gene für hochaktive katabole Enzyme aufweisen, was dann dort zu einer chaotischen Fülle von Farbvarianten geführt hat (KLEIN 1978).

Bei der kürzlich beschriebenen *N. nigra* subsp. *gallica* E. & R. BREINER 1993 aus den Westalpen, wurde besonders eine, im Vergleich zu *N. rhellicani* bzw. *N. nigra* subsp. *austriaca*, auffallende \pm dunkle, rotviolette Blütenfärbung hervorgehoben, die unserer Meinung nach, auf eine abgeschwächte Aktivität der anabolen Enzyme zurückzuführen ist. Hingewiesen wurde auch auf die sehr frühe Blütezeit. So steht dieses Taxon bereits in Vollblüte, wenn sich *N. rhellicani* noch \pm im Knospenstadium befindet. Ein dünn-schichtchromatographischer Vergleich der Cyanidin-farbstoffe von *N. nigra* subsp. *gallica* und *N. nigra* subsp. *austriaca* durch BREINER zeigte, daß *N. nigra* subsp. *gallica* eine qualitativ und quantitativ etwas abweichende Farbstoffzusammensetzung aufwies.

Ein Dünnschichtchromatogramm der Blütenfarbstoffe einer einmaligen Aufsammlung weniger Blüten – im gegebenen Falle, bei *N. nigra* subsp. *gallica*, nur drei Blüten pro Pflanze (BREINER 1993: 483) – zeigt die Momentaufnahme der qualitativen und quantitativen Zusammensetzung zu diesem Zeitpunkt der Anthese dieser selektierten Blüten eines Blütenstandes. Wie oben dargelegt, ändert sich während der Anthese durch Auf-, Um- und Abbau laufend die Zusammensetzung des Farbstoffgemisches. Es ist daher zu erwarten, daß Dünnschichtchromatogramme, zu verschiedenen Anthesezeitpunkten angefertigt, unterschiedliche qualitative und quantitative Ergebnisse liefern werden und daher für vergleichende Untersuchungen nur von begrenztem Wert sind. Sorgfältige Analysen bei *Pisum* und *Lathyrus* haben ergeben, daß sich die Zusammensetzung des Farbstoffspektrums innerhalb 48 Stunden fortlaufend gravierend veränderte (STRATHAM & CROWDEN 1974).

Eigene Untersuchungen an Material vom locus classicus der *N. n.* subsp. *gallica* auf der l'Alpe d'Huez und vom Col du Glandon zeigten sowohl bei der Blütenfarbe als auch in den biometrischen Meßwerten, den morphologischen Merkmalen sowie bei den Chromosomenzahlen ($2n=80$) weitestgehende Übereinstimmung mit *N. nigra* subsp. *austriaca*. Auch die in der Beschreibung besonders hervorgehobene frühe Blütezeit ist artspezifisch für *N. nigra* subsp. *austriaca* und liegt als einzige der dunkelblütigen Nigritellen gleichauf mit den frühblühenden, hellblütigen *N. widderi* und *N. miniata*.

BREINER hebt in seiner Beschreibung hervor, daß bei *N. nigra* subsp. *gallica* die Ränder der unteren Brakteen stets, wie auch bei *N. corneliana*, einen „Stiftchensaum“ (Reihe stiftchenförmiger Papillen) besitzen. Untersuchungen des Holotypus zeigten jedoch, daß an den glatten bis leicht gewellten Brakteenrändern nur gelegentlich einzelne dreieckige und/oder stiftchenförmige Papillen und keinesfalls „Stiftchensäume“ vorhanden sind. „Stiftchensäume“ sind nach unseren bisherigen Erfahrungen charakteristisch für die dunkelblütigen diploiden Arten *N. rhellicani* und *N. gabasiana*, während alle dunkelblütigen triploiden und tetraploiden

N. nigra-Subspezies glatte bis leicht wellige, höchstens mit einzelnen breiteren, dreieckigen oder vereinzelt stiftchenförmigen Papillen versehene Brakteenränder aufweisen.

Dieser Untersuchungsbefund des Holotypus zeigt, daß es sich bei *N. nigra* subsp. *gallica* mit großer Wahrscheinlichkeit um die bereits früher beschriebene *N. nigra* subsp. *austriaca* handelt. Auch der Vergleich mit *N. nigra* subsp. *austriaca* von der Gunzenbergalm auf der Grebenzen (St. Lambrecht, Steiermark) ergab hinsichtlich Habitus, Blütenfarbe, Morphologie, biometrischer Daten, Chromosomenzahl und Blütezeitraum völlige Übereinstimmung.

Auf Grund all dieser Untersuchungsergebnisse muß *N. nigra* subsp. *gallica* E. & R. BREINER in die Synonymie von *N. nigra* subsp. *austriaca* TEPPNER & KLEIN verwiesen werden.

Das Verbreitungsgebiet der *N. nigra* subsp. *austriaca* erfährt durch diesen Befund eine erhebliche Erweiterung nach Westen.

3.2. Die anabol/katabole Gruppe und das Problem *Nigritella corneliana* subsp. *bourneriasii* E. & R. BREINER

Im Gegensatz zu den dunkelfarbenen *Nigritella*-Arten sind bei den hellblütigen Arten *N. archiducis-joannis*, *N. carpatica*, *N. corneliana*, *N. lithopolitanica*, *N. miniata*, *N. stiriaca* und *N. widderi* die katabolen Enzyme ein wesentlicher Faktor für die Blütenfarbgestaltung. Obwohl bei diesen Arten die Knospen zumindest an den Außenseiten noch intensiv rot gefärbt sind, setzt schon während der frühesten Anthese der beschleunigte Abbau der Anthocyane ein. Sehr schnell verlieren die zuerst geöffneten Blüten ihre Farbe und gehen über die Farbabstufungen hellrosa – weiß mit rosa Tönung in meist völlig weiße Blüten über, ohne Verwelkungserscheinungen zu zeigen, während die oberen Blüten des Blütenstandes die charakteristische Färbung beibehalten. Es finden sich daher bei diesen Arten fast immer Pflanzen die, in fortgeschrittener Anthese, nur noch weiße Blüten besitzen. Die charakteristische Blütenfärbung der Arten schwankt zwischen hellerem und dunklerem Rot (Rosa bis Rubinrot) in Abhängigkeit von der Konzentration der roten Cyanidinfarbstoffe und einem Hellrot mit violetter bzw. lila Farbstich, was die vermehrte Anwesenheit des violettfarbenen Orchicyanin I anzeigt. Diese Verhältnisse sind besonders schön bei den diploiden Arten ($2n=40$) *N. corneliana* und *N. lithopolitanica* sowie bei der tetraploiden *N. widderi* ($2n=80$) ausgeprägt.

Die Farbstoffkombination bei *N. corneliana* besteht zu 89% aus roten Cyanidinderivaten und enthält nur geringe Mengen des violetten Orchicyanin I. Die *N. corneliana*-Blüten werden visuell als rot empfunden. *N. lithopolitanica* enthält vergleichsweise rund 18,5% weniger rote Cyanidinderivate, aber um 33% mehr violettes Orchicyanin I und die

rote Blütenfärbung zeigt daher einen visuell deutlich wahrnehmbaren violetten Farbstich.

Bei *N. corneliana* sind anscheinend relativ oft die katabolen Enzyme gehemmt oder inaktiviert. Man findet in reinen Populationen dieser Art völlig rotblühende Pflanzen, die sich hinsichtlich der morphologischen Merkmale, der Blütezeit und Chromosomenzahl ($2n=40$) nicht von *N. corneliana* mit normalen Farbgradienten in den Blüten unterscheiden. Derartige Pflanzen haben wir bei Sestriere (Italien), am Colle delle Finestre (Italien) sowie am Col de l'Alpette (Massif de la Chartreuse, Frankreich) beobachtet. Es kann sich hier um eine konstante Farbvariante handeln, doch ist nur durch mehrjährige Beobachtung ein und derselben Pflanze eine derartige Einstufung abzusichern. Es besteht aber durchaus die Möglichkeit, daß die Gene für die katabolen Enzyme im Zuge der nächsten Anthesen wieder aktiviert werden und aus der vermeintlichen konstanten Farbvarietät eine normalfarbene *N. corneliana* wird. In jedem Falle handelt es sich hier bestenfalls um eine Farbvarietät und nicht um eine Subspezies. Als solche wurde diese Varietät allerdings kürzlich unter dem Namen *N. corneliana* subsp. *bourneriasii* E. & R. BREINER 1993 beschrieben. Eine Umkombination ist auf Grund der vorliegenden Fakten leider notwendig:

Nigritella corneliana (BEAUVERD) GÖLZ & REINHARD var. *bourneriasii* (E. & R. BREINER) KLEIN, comb. nova.

Basionym: *Nigritella corneliana* (BEAUVERD) GÖLZ & REINHARD subsp. *bourneriasii* E. & R. BREINER, Mitteilungsbl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 25: 480 (1993).

Zwei weitere Varianten der katabol bewirkten Blütenfarbgestaltung finden sich bei *N. miniata* und *N. stiriaca* (beide $2n=80$). Die Blüten von *N. miniata* zeigen im Normalfall während der gesamten Anthese ein leuchtendes Rubinrot. Relativ selten setzt aber auch hier in den unteren, zuerst geöffneten Blütenkränzen ein katabol bedingter Farbstoffabbau ein und führt dazu, daß rund 1/5 des Blütenstandes weiße bis hellrosafarbene Blüten entwickelt. Dieser Fall von übersteigter kataboler Enzymaktivität bei *N. miniata* ist nicht häufig und konnte von uns nur an sehr wenigen Fundpunkten beobachtet werden (z. B. Fensterbachsturz an der Großglocknerstraße, Kärnten und auf der Tauplitzalm, Steiermark).

Bei *N. stiriaca* mit rosa Blütenfarbe, die einen deutlichen, Orchicyanin I anzeigenden lila Farbstich aufweist, findet sich eine weitere Variante katabol bedingter Farbgestaltung. Hier bauen die katabolen Enzyme bereits während der frühesten Anthese die Cyanidinfarbstoffe nur in den spitzwärts gelegenen Zellen der Perigonblätter ab, sodaß bereits die ersten geöffneten Blüten einen Farbgradienten besitzen. Dieser Gradient der Farbintensität geht von den weißen Spitzen der Perigonblätter zur intensiv gefärbten Basis, wodurch ein buntscheckiger, variegater Gesamt-

eindruck des Blütenstandes entsteht. Erst bei weit fortgeschrittener Anthese werden gelegentlich auch in den basalen Teilen der Blüte die Farbstoffe katabolisiert und fast reinweiße Blüten entstehen.

Im Falle der *N. archiducis-joannis* sind bislang noch keine teilweise oder ganz weißblütige Pflanzen bekannt geworden. Allerdings scheinen bei dieser Art die anabolen Enzyme entweder wechselnde Aktivitäten zu entfalten oder es existieren unterschiedliche Gleichgewichtszustände zwischen anabolen und katabolen Aktivitäten. Die Färbung der Blüten dieser Art schwankt zwischen hellfleischfarben und dunkelfleischfarben. Diese Schwankungsbreite ist lediglich konzentrationsabhängig und kann sowohl auf die Anwesenheit von nur anabolen Enzymen, als auch auf die gegensätzliche Wirkungsweise anaboler/kataboler Enzyme zurückzuführen sein.

4. Diskussion

Die Farbe der Blüten in der Gattung *Nigritella* stellt nach wie vor ein wichtiges taxonomisches Merkmal dar. Die dunkelblütigen Arten *N. rhellicani*, *N. gabasiana* und alle *N. nigra* – Subspezies sind charakterisiert durch den anabolen Aufbau hoher Konzentrationen von Cyanidinfarbstoffen in den Blüten. Dadurch erscheinen, bei entsprechenden Lichtverhältnissen, die Blütenstände dieser Arten schwarz gefärbt. Dies ist aber genausowenig auf die Bildung eines schwarzen Farbstoffes zurückzuführen, wie bei den schwarzen Tulpen. Die extrem hohe Konzentration an Cyanidinfarbstoffen bei diesen *Nigritella*-Arten bzw. die hohe Konzentration an Delphinidinfarbstoffen bei *Tulipa* bewirken, daß visuell die Farbqualität Schwarz wahrgenommen wird.

Aktivitäten kataboler Enzyme spielen in den dunkelblütigen Taxa anscheinend nur äußerst selten eine Rolle. Da bei diesen Arten die Blütenfarbgestaltung ungefähr gleich ist und daher eine farbliche Differenzierung innerhalb der dunkelblütigen Artengruppe nicht möglich ist, müssen zur taxonomischen Differenzierung alle morphologischen, karyologischen, embryologischen und biometrischen Merkmale herangezogen werden. Geringfügige Schwankungen in der Farbtiefe sind auf entsprechende Aktivitätsschwankungen der anabolen Enzyme zurückzuführen und können nicht Anlaß zur Beschreibung neuer Subspezies sein. Sehr sporadisch finden sich bei *N. rhellicani* Pflanzen mit rein gelben oder weißen Blüten. Diese sind nicht das Ergebnis kataboler Enzyme; hier erfolgte ein Gen-Block, wodurch die Biosynthese im Falle gelber Blüten auf der Chalkonstufe, im Falle der weißen Blüten etwas später, auf der Flavonol / Flavon bzw. Leukoanthocyanidin-Stufe steckengeblieben ist.

Im Gegensatz zu den dunkelblütigen *Nigritella*-Arten, kommen bei den hellblütigen Arten, vielleicht in abgeschwächter Form bei *N. miniata* und *N. archiducis-joannis*, neben den anabolen, die katabolen Enzyme voll

zur Wirkung und haben hier auf die farbliche Gestaltung der Blüten wesentlichen Einfluß. In keinem Fall werden so extreme hohe Farbstoffkonzentrationen in den Blüten aufgebaut, wie bei den dunkelblütigen Arten. Da die Farbgestaltung der Blüten der hellblütigen *Nigritella*-Arten sehr charakteristisch ist, kann die Blütenfärbung hier, natürlich neben den morphologischen Merkmalen, als relativ gutes Differenzierungsmerkmal innerhalb der hellblütigen Artengruppe und gegenüber den dunkelblütigen *Nigritellen* Anwendung finden. Gelegentlich können die katabolen Enzyme blockiert sein, was z.B. bei *N. corneliana* zu einer auffälligen Farbvariante, doch keineswegs zu einer Subspezies führen kann.

Von Interesse wäre der Einfluß der katabolen Enzyme auf die Farbgestaltung der Blüten von intragenerischen Hybriden der Gattung *Nigritella*. Bislang sind jedoch Hybriden zwischen den sexuellen, hellblütigen und den sexuellen, dunkelblütigen *Nigritellen* nicht bekannt geworden.

5. Dank

Wir danken Herrn Doz. Dr. Michael ACHELIG, Naturmuseum Augsburg, BRD, der uns durch die Entlehnung des Typusbogens der *Nigritella nigra* subsp. *gallica* unterstützte, sehr herzlich. Für die Führung zu einem Fundort der *N. corneliana* var. *bourneriasii* am Col de l'Alpette bei la Plagne im Massif de la Chartreuse sind wir Herrn Dr. Olivier GERBAUD (Alleverd, Frankreich) sehr dankbar. Wertvolle Diskussionsbeiträge und unveröffentlichte Meßdaten von Blüten verdanken wir Herrn Univ. Prof. Dr. Herwig TEPPNER (Graz).

6. Schrifttum

- BARZ W. 1975. Abbau von Flavonoiden und Isoflavonoiden – Ein Überblick. – Ber. deutsch. bot. Ges. 88: 71–81.
- & GRIESEBACH H. 1971. Enzymology of flavonoids, biosynthesis and metabolism. – Newsletter phytochem. Sec. bot. Soc. Amer. 3: 4–28.
- & HÖSEL W. 1971. Über den Umsatz von Flavonolen und Isoflavonolen in *Cicer arietum*. – Phytochemistry 10: 335–341.
- & — 1975. Flavonoid Metabolism. – In: MARBRY T. J., HARBORNE J. B. & MARBRY H. (Eds.), The Flavonoids. – Chapman & Hall, London.
- & Köster J. 1981. Turnover and degradation of secondary (natural) products. – In: CONN E. E. (Ed.), The biochemistry of plants. Vol. 7: Secondary plant products. pp. 35–84. – Academic Press, New York.
- BREINER E. & BREINER R. 1993. Beiträge zur Gattung *Nigritella* in den Westalpen. – Mitteilungsbl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 25: 467–487.
- JONSSON L. M. V., DONKER-KOOPMAN W. E. & SCHRAM A. W. 1984. Turnover of anthocyanins and tissue compartmentation of anthocyanin biosynthesis in flowers of *Petunia hybrida*. – J. Plant Physiol. – 115: 29–37.
- KLEIN E. 1978. Die Farbvarietäten von *Nigritella* und den Arten der Subsektion *Moriones* der Gattung *Orchis* als Beispiele apochromer Serien. – Orchidee 29 (2): 71–78.

- ROSSI W., CAPINERI R., TEPPNER H. & KLEIN E. 1987. *Nigritella widderi* (Orchidaceae – Orchideae) in the Apennines. – *Phyton* (Horn, Austria) 27 (1): 129–138.
- STRACK D. & MANSELL R. L. 1977. The differentiation of pigmentation in flower parts. IX. Changes in pelargonidin derivatives in developing petals of the red-flowered genotype (llHHP^P) of *Impatiens balsamina*. – *Z. Pflanzenphysiol.* 85: 243–252.
- , BUSCH E., WRAY V., GROTJAHN L. & KLEIN E. 1986. Cyanidin 3-oxalylglucoside in orchids. – *Z. Naturforsch.* 41c: 707.
- , — & KLEIN E. 1989. Anthocyanin patterns in European orchids and their taxonomic and phylogenetic relevance. – *Phytochemistry* 28: 2127–2139.
- STRATHAM C. M. & CROWDEN R. K. 1974. Anthocyanin biosynthesis in *Pisum*: sequence studies in pigment production. – *Phytochemistry* 13: 1835–1840
- TEPPNER H. & KLEIN E. 1985a. Karyologie und Fortpflanzungsmodus von *Nigritella* (Orchidaceae – Orchideae), inkl. *N. archiducis* – *joannis* spec. nov. und zwei Neukombinationen. – *Phyton* (Horn, Austria) 25 (1): 147–176.
- & — 1985b. *Nigritella widderi* spec. nov. (Orchidaceae – Orchideae). *Phyton* (Horn, Austria) 25 (2): 317–326.
- & — 1989. *Gymnigritella runei* spec. nova (Orchidaceae – Orchideae) aus Schweden. – *Phyton* (Horn, Austria) 29 (2): 161–173.
- & — 1990. *Nigritella rhellicani* spec. nova und *N. nigra* (L.) Rchb. f. s. str. (Orchidaceae – Orchideae). – *Phyton* (Horn, Austria) 31 (1): 5–26.
- & — 1993. *Nigritella gabasiana* spec. nova, *N. nigra* subsp. *iberica* subsp. nova (Orchidaceae – Orchideae) und deren Embryologie. – *Phyton* (Horn, Austria) 33 (2): 179–209.
- , KLEIN E., DRESCHER A. & ZAGULSKIJ M. 1994. *Nigritella carpatica* (Orchidaceae Orchideae) – ein Reliktendemit der Ost – Karpaten. Taxonomie, Verbreitung, Karyologie und Embryologie. – *Phyton* (Horn, Austria) 34 (2): 169–187.
- UPHOFF W. 1979. Anthocyanins in the flower of European orchids. – *Experientia* 35: 1013–1014.
- 1980. Anthocyane und Evolution der europäischen Orchideen. – *Jahresber. naturwiss. Ver. Wuppertal* 33:123–135.
- 1982. Identification of European orchids by determination of the anthocyanin concentration during development of the blossoms. – *Experientia* 38: 778–780.
- ZENK M. H. 1967. Biochemie und Physiologie sekundärer Pflanzenstoffe. – *Ber. deutsch. bot. Ges.* 80: 573–591.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [36_1](#)

Autor(en)/Author(s): Klein Erich

Artikel/Article: [Die Blütenfärbung in der Gattung Nigritella \(Orchidaceae-Orchideae\) und ihre taxonomische Relevanz, inkl. einer Neukombination. 53-62](#)