

# Basalflecke und Fleckenlosigkeit in Mohnblüten: Eine chemogenetische Charakterisierung

Basal Blotches and Blotchlessness of Poppy Flowers:  
A Chemogenetic Characterization

H. Böhm

Akademie der Wissenschaften der DDR, Forschungsbereich Biowissenschaften und Medizin,  
DDR-4010 Halle (Saale), Weinberg 3

Z. Naturforsch. **41c**, 158–163 (1986); received July 23, 1985

Dedicated to Professor Hans Grisebach on the occasion of his 60th birthday

Basal Blotches, Blotchlessness, Cyanidin, Pelargonidin, *Papaver* species

While *Papaver bracteatum* and *P. pseudo-orientale* exhibit large basal blotches in red flowers, these marks are absent in the flowers of their close relative *P. orientale*. Crossing of the latter species with the former ones surprisingly resulted in hybrids showing blotchlessness. In contrast, the hybrid derived from the interspecific cross *P. somniferum* × *P. orientale* forms relatively small but distinct basal blotches. The first parent has marked, white flowers and another basic number of the genome ( $x = 11$ ) than *P. orientale* and its relatives have ( $x = 7$ ).

Chromatographic analysis confirmed that pelargonidin and cyanidin are the anthocyanidins of poppy flowers. Basal blotches differ from the other parts of petals since they exclusively contain cyanidin glycosides. If they are absent, pelargonidin glycosides homogeneously colour the petals.

It is concluded that in blotchless flowers of *P. orientale* and its hybrids the gene responsible for the 3'-hydroxylation of C15 molecules is repressed. This situation is obviously restricted to the basal areas of petals.

## Einleitung

Die Differenzierung eines farblich abgesetzten Fleckes in einem Blütenblatt stellt einen Grundvorgang der Musterbildung dar. Ein solcher Fleck kann an verschiedenen Stellen des Blütenblattes, etwa am Grunde oder am oberen Rand, entstehen und von unterschiedlicher Form sein. Er gehört zu den sogenannten Blütenmalen, die außerdem vor allem als strichförmige oder getüpfelte Zeichnungen auftreten [1]. Blütenmale sind bekannte, wenn auch nicht häufige Erscheinungen bei höheren Pflanzen. Ihr Vorkommen ist im allgemeinen für bestimmte Verwandtschaftskreise charakteristisch.

In der Gattung *Papaver* besitzen Arten von vier Sektionen Blütenmale, die aufgrund ihrer Lokalisation als Basalflecke zu betrachten sind. Diese Zeichnungen haben teilweise eine erhebliche Größe. Sie erhöhen dann die optische Wirkung der Kronblätter und unterstreichen die radiäre Symmetrie der Blüte (Abb. 1).

Von den drei Arten der Sektion Oxytona weisen nur *Papaver bracteatum* und *Papaver pseudo-orientale* Basalflecke auf; für *Papaver orientale* ist Flecken-

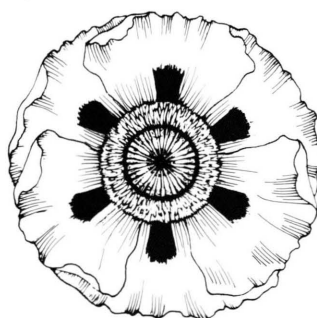


Abb. 1. Blüte von *Papaver bracteatum* (Sektion Oxytona) mit relativ großen Basalflecken (ca.  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.).

losigkeit der Blütenblätter typisch [2]. Als zur Auffälligkeit dieser Abweichung auch deren unerwartetes Erbverhalten in einer Artkreuzung unserer Alkaloidarbeiten kam [3], gingen wir der Ursache für das Fehlen von Basalflecken in *P. orientale*-Blüten nach. Dabei ergab sich eine nähere Beschäftigung mit dem Basalfleck selbst, über den in chemisch-biochemischer Hinsicht wenig bekannt zu sein scheint. Beispielsweise blieben in umfangreichen Analysen der Blütenfarbstoffe von *Papaver*-Arten Basalflecke weitgehend unbeachtet [4, 5].

Verlag der Zeitschrift für Naturforschung, D-7400 Tübingen  
0341-0382/86/0100-0158 \$ 01.30/0



Dieses Werk wurde im Jahr 2013 vom Verlag Zeitschrift für Naturforschung in Zusammenarbeit mit der Max-Planck-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften e.V. digitalisiert und unter folgender Lizenz veröffentlicht: Creative Commons Namensnennung-Keine Bearbeitung 3.0 Deutschland Lizenz.

Zum 01.01.2015 ist eine Anpassung der Lizenzbedingungen (Entfall der Creative Commons Lizenzbedingung „Keine Bearbeitung“) beabsichtigt, um eine Nachnutzung auch im Rahmen zukünftiger wissenschaftlicher Nutzungsformen zu ermöglichen.

This work has been digitalized and published in 2013 by Verlag Zeitschrift für Naturforschung in cooperation with the Max Planck Society for the Advancement of Science under a Creative Commons Attribution-NoDerivs 3.0 Germany License.

On 01.01.2015 it is planned to change the License Conditions (the removal of the Creative Commons License condition “no derivative works”). This is to allow reuse in the area of future scientific usage.

## Material und Methoden

### *Papaver*-Arten

Sektion *Oxytona* Bernh.: *Papaver bracteatum* Lindl.,  $2n = 14$ ; Pflanzen unserer thebainreichen Sorte „Pilot“. *Papaver pseudo-orientale* Medw.:  $2n = 42$ ; Pflanzen aus einer Samensammlung im Kaukasus. *Papaver orientale* L.,  $2n = 28$ ; Population, abgeleitet von wenigen Pflanzen aus dem Botanischen Garten Jerewan. Sektion *Mecones* Bernh.: *Papaver somniferum* L.,  $2n = 22$ , Pflanzen der Sorte „Neuga“.

### Blütenfärbung und -zeichnung

*P. bracteatum*: dunkelrote Blütenblätter mit jeweils einem schwarz-violetten Fleck, der länger als breit, auf der Innen- und Außenseite sichtbar und häufig deutlich von der Basis abgesetzt ist. Die Staubblätter sind bis auf einen untersten, weißen Teil dunkelviolettfärbt.

*P. pseudo-orientale*: zinnoberrote, leicht orange gefärbte Blütenblätter mit jeweils einem schwarz-violetten Fleck, der im allgemeinen breiter als lang und ohne Bezug zur Basis in der unteren Hälfte lokalisiert ist. Auf der Außenseite der Blütenblätter fehlt häufig eine Zeichnung. Die Staubblätter sind dunkelviolettfärbt, am Grunde aber weiß.

*P. orientale*: Die zinnoberroten Blütenblätter lassen keinen Basalfleck erkennen. An einzelnen Pflanzen tritt auf ihrer unteren Innenseite eine schwache violette Tönung auf. Sie sind außen stets ohne Zeichnung. Auch diese Art besitzt dunkelviolette, am unteren Ende der Filamente jedoch weiße Staubblätter.

*P. somniferum*: weiße Blütenblätter mit jeweils einem violetten, meistens basisnahen Fleck, der auf Innen- und Außenseite sichtbar ist. Die Staubblätter sind weißlich-gelb.

### Artkreuzungen und Arthybriden

Wie die Kreuzung zwischen den teilweise einjährigen, teilweise vom zweiten Vegetationsjahr an blühenden *Papaver*-Arten prinzipiell erfolgt, wurde bereits beschrieben [3]. Für die hier mitgeteilten Untersuchungen diente *P. orientale* stets als Pollenspende. Die erhaltenen Arthybriden sind steril. Ihre Anzucht erfolgte unter üblichen gärtnerischen Bedingungen. Der Hybridcharakter wurde nach einem früher angegebenen Schema [3] vor allem durch mor-

phologische Merkmale und die Chromosomenzahl belegt.

### Blütenteile zur Farbstoffisolierung

Ganze Staubblätter und zerlegte Blütenblätter einer bestimmten Anzahl von Blüten der einzelnen Arten und Arthybriden kamen jeweils in definierte Mengen 0,1prozentiger methanolischer HCl, um einen ungefähren Vergleich der natürlichen Farbstoffkonzentrationen zu ermöglichen. Extraktion und Aufbewahrung der Farbstoffe erfolgten bei 4 bis 6 °C in der Dunkelheit. Zuvor wurde jedes Blütenblatt in einen über dem Basalfleck-Bereich befindlichen oberen Teil und den verbleibenden unteren Teil zerlegt. War ein Basalfleck erkennbar, wurde er möglichst ohne Randzone herausgetrennt und der Rest des unteren Blütenblatteiles verworfen. Sonst kam der gesamte untere Teil des Blütenblattes zur Extraktion, allerdings nach Entfernung des Ansatzes an der Blütenachse, weil dieser oft mischfarbig ist.

### Farbstoffhydrolyse (nach [6])

Aus Blütenteilen gewonnene Farbstoffextrakte werden am Rotationsverdampfer vollständig eingedampft. Den jeweiligen Rückstand nimmt man in 2 M HCl auf, hält das wäßrige Reaktionsgemisch 90 min in siedendem Wasser und schüttelt nach Erkalten zweimal mit Ethylacetat aus. Wenn durch Erhitzen der wäßrigen Phase für 5 min auf etwa 90 °C Lösungsmittelreste vertrieben sind, wird das Reaktionsprodukt mit wenig Amylalkohol extrahiert. Nach schonendem Abdampfen des Lösungsmittels nimmt man es in 0,1prozentiger methanolischer HCl zur weiteren Bearbeitung auf.

### Chromatografie der Farbstoffe

Sie wurde vor allem auf Papier, Schleicher und Schüll 2043b, durchgeführt. Zur Auftrennung der Glykoside diente *n*-Butanol:Eisessig:Wasser = 4:1:5 (obere Schicht, System I); Aglyka wurden mit dem Gemisch Eisessig: konz. HCl:Wasser = 30:3:10 (Forestal, System II) getrennt [6]. Um störende Substanzen beim Chromatografieren von Glykosiden aus Staubblättern zu beseitigen, entwickelten wir nach dem Auftragen der Extrakte auf das Papier zunächst mit Ether. — Als Vergleichssubstanzen standen Cyanidin (Roth, Karlsruhe) und Pelargonidin, das aus *Pelargonium zonale*-Blüten gewonnen wurde, zur Verfügung. Eine Charakterisierung

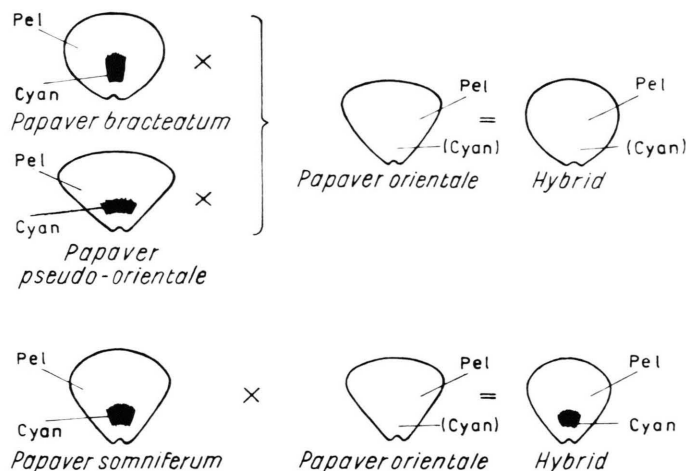


Abb. 2. Halbschematische Darstellung der Artkreuzungen und ihrer Ergebnisse bezüglich des Auftretens oder Fehlens von Basalflecken. Pel = Pelargonidin und Cyan = Cyanidin weisen auf die Verteilung der Glykoside beider Anthocyanidine in den Blütenblättern hin. Klammern zeigen sehr geringe Substanzmengen an.

von Glykosiden erfolgte im wesentlichen aufgrund des Farbtypus mit Hilfe der in der Literatur [5] angegebenen  $R_F$ -Werte. Einzelne Glykoside wurden, ebenso wie die Aglyka aller Blütenteile, zur Aufnahme von Absorptionsspektren („Ultrascan“ der Firma Hilger and Watts) mit 0,1prozentiger methanolischer HCl aus den Papierchromatogrammen isoliert.

Ergänzend chromatografierten wir Glykoside an Kieselgel G (Merck)-Schichten mit dem Laufmittelmisch Ethylacetat: Ameisensäure: Wasser = 70:15:15 [7].

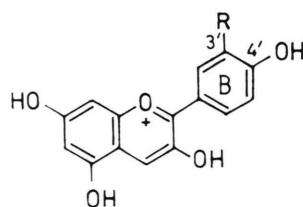
## Ergebnisse

### Arthybriden innerhalb der Sektion Oxytona

Das einleitend erwähnte, unerwartete Erbverhalten der Fleckenlosigkeit von *P. orientale*-Blütenblättern drückt sich darin aus, daß die Blüten des *P. bracteatum*-*P. orientale*-Hybrids keine Basalflecke besitzen [3], obwohl der *P. bracteatum*-Elter diese Blütenmale sehr ausgeprägt zeigt (Abb. 1, 2). Zu einem entsprechenden Befund führte die Kreuzung zwischen *P. orientale* und *P. pseudo-orientale* (Abb. 2). Demnach kann *P. orientale* die Ausbildung von Basalflecken in Blüten unterdrücken. Diese Eigenschaft setzt sich in beiden Artkreuzungen gegen die genetisch bedingte Fähigkeit der Partner zur Basalfleck-Bildung durch.

Da eine weitere Klärung der Situation ohne farbstoffanalytische Daten nicht möglich ist, seien zunächst einige für die Blüten der Eltern-Arten genannt: Durch Papierchromatografie (System II) und

Aufnahme von Absorptionsspektren der Aglyka kann bestätigt werden [4], daß als Anthocyanidine nur Pelargonidin (Abb. 3) und Cyanidin (Abb. 3) vorkommen. Die Glykoside beider sind innerhalb der Blüte ungleichmäßig verteilt. In den Kronblättern von *P. bracteatum* und *P. pseudo-orientale* herrschen außerhalb der Basalflecke Pelargonidin-Derivate vor und sind in den oberen Teilen fast ausschließlich vorhanden. Die Blütenmale entstehen durch eine sehr hohe Konzentration von Cyanidin-Glykosiden. Der zentrale Bereich des *P. bracteatum*-Basalfleckes enthält nur diese Farbstoffe. Die *P. orientale*-Blütenblätter sind gleichmäßig durch Pelargonidin-Glykoside gefärbt. Es gibt in ihnen keinen farbschwachen oder weißen Bereich statt eines Basalfleckes. Daß bei der Hydrolyse des Extraktes ihrer unteren Teile auch Spuren von Cyanidin entste-



Pelargonidin R=H

Cyanidin R=OH

Abb. 3. Die Strukturformeln der beiden in Mohnblüten vorkommenden Anthocyanidine machen die unterschiedliche Substitution des B-Ringes deutlich.

hen, ist im Einklang mit der Beschreibung ihres Phänotyps (s. Material).

Die violetten Staubblätter aller drei Arten der Sektion *Oxytona* sind praktisch frei von Pelargonidin-Glykosiden. Das vorherrschende, bei *P. orientale* offenbar einzige Cyanidin-Glykosid hat einen  $R_f$ -Wert um 0,25 (System I) und sollte damit zwei Zuckerreste besitzen. Wichtig erscheint, daß es in den Basalflecken von *P. bracteatum* nur als Spur und in denen von *P. pseudo-orientale* gar nicht nachweisbar ist. Dort tritt jeweils eine Hauptkomponente mit dem  $R_f$ -Wert 0,33 bzw. 0,29 (System I) auf. In diesem  $R_f$ -Wert-Bereich erscheint auch die sehr geringe Cyanidin-Glykosid-Menge aus unteren Teilen von *P. orientale*-Blütenblättern. Zu den in Basalflecken der beiden *Oxytona*-Arten dominierenden Cyanidin-Glykosiden gehört also wohl Cyanidin-3-sophorosid ( $R_f$  0,33). Das für diese Blütenmale bisher genannte Cyanidin-3-glucosid [5, 8] konnte kaum festgestellt werden ( $R_f$  0,38; System I).

Unter den Pelargonidin-Derivaten in *P. bracteatum*- und *P. orientale*-Blüten tritt Pelargonidin-3-sophorosid ( $R_f$  0,36; System I) durch seine Menge hervor. Es fehlt dagegen in *P. pseudo-orientale*-Blüten, wo Pelargonidin-Glykoside mit niedrigen  $R_f$ -Werten (0,05 und 0,12; System I) vorhanden sind und dominieren [9]. Sie liefern identische Absorptionsspektren ( $\lambda_{\max}$  280, 502, Schulter 335, 430), welche dem für Pelargonidin-3-sophorosid-7-glucosid mitgeteilten Spektrum [5] entsprechen. Dieses orangefarbene Pelargonidin-Derivat ließ sich, außer in *P. bracteatum*-Blüten, nachweisen ( $R_f$  0,18; System I), stellt aber eine Nebekomponente dar.

Die Nachkommen aus Kreuzungen von *P. orientale* mit *P. bracteatum* und *P. pseudo-orientale* zeigen meistens völlige Fleckenlosigkeit in ihren Blüten. Nur ausnahmsweise treten, offensichtlich in Beziehung zu bestimmten *P. orientale*-Genotypen, kleine, dunkelviolettfarbte Stellen im Basalfleck-Bereich auf. Durch die Sterilität der  $F_1$ -Hybriden konnten diese Merkmalsausprägungen nicht in einer  $F_2$ -Generation verfolgt werden. Die Staubblätter beider Arthybriden sind, wie die der Eltern, außer einem weißen untersten Teil dunkelviolettfärbt.

Aufgrund des Fehlens von Basalflecken gelten die wesentlichen farbstoffanalytischen Angaben über die *P. orientale*-Blüten für die Blüten der Arthybriden. Pelargonidin-Glykoside bestimmen auch hier die Petalen-Färbung, die keinen Intensitätsunterschied erkennen läßt. Sie sind nicht sicher nachweisbar in

Staubblättern, die durch Cyanidin-Glykoside gefärbt werden. Basisnahe Bereiche der Blütenblätter von Arthybriden zeigen in der Regel keine größere Cyanidin-Konzentration als die gleichen Teile der *P. orientale*-Blüten. In den Glykosidspektren der untersuchten Blütenteile drückt sich ein teilweise interessanter Hybridcharakter aus, auf den aber nicht näher eingegangen werden soll.

#### *Hybrid aus der Kreuzung Papaver somniferum × Papaver orientale*

In der Absicht, Hinweise darauf zu gewinnen, wie die Ausbildung von Basalflecken in Blüten des bisher untersuchten Verwandtschaftskreises verhindert wird, kreuzten wir *P. orientale* mit *P. somniferum*. Diese Art gehört nicht nur einer anderen Sektion der Gattung *Papaver* an, sie unterscheidet sich auch durch die Grundzahl des Chromosomensatzes,  $x = 11$ , von ihrem Kreuzungspartner ( $x = 7$ ). Der violette Fleck am Grunde der weißen Blütenblätter des verwendeten *P. somniferum*-Typs entsteht allein durch Cyanidin bzw. dessen Glykoside. Davon findet man drei mit einer Hauptkomponente um den  $R_f$ -Wert 0,25 (System I). Die *P. somniferum*-Staubblätter enthalten kein Anthocyanidin.

In den Blüten der *P. somniferum*-*P. orientale*-Hybriden treten mit großer Regelmäßigkeit Basalflecke auf (Abb. 2). Sie sind dunkelviolettfärbt, deutlich von dem mischfarbigen Grund der Blütenblätter abgesetzt, aber wesentlich kleiner als die Basalflecke des *P. somniferum*-Elters. Die Rotfärbung der übrigen Petalenbereiche in Hybridblüten ist durch violette Töne mehr oder minder dunkel. Dadurch fallen Nachkommenschaften auf, in deren Blütenblättern ein relativ kleiner, violetter Fleck von einem rein roten Saum umgeben ist. Die Fläche, die beide Zeichnungen einnehmen, entspricht etwa der eines Basalfleckes von *P. somniferum*. — Die farbstoffanalytische Untersuchung der Blüten dieses Arthybrids steht noch aus.

#### Diskussion

Die Basalflecke der Blüten von *P. bracteatum* und *P. pseudo-orientale* sind chemisch durch Cyanidin charakterisiert, das sich von dem sie umgebenden Pelargonidin durch eine Hydroxylgruppe in 3'-Posi-



tion unterscheidet (Abb. 2, 3). Man darf davon ausgehen, daß dieses Aglykon und seine Derivate auch am Ort der Basalflecke gebildet werden und kein Transport von Glykosiden nach dort erfolgt. Besonders die aus ökologischer Sicht erörterte Wechselwirkung zwischen Staubblättern und Blütenmalen trifft in diesem Zusammenhang sicherlich nicht zu. Bereits allgemeine Beobachtung lehrt, daß Basalflecke und Staubblätter einer Blüte verschieden gefärbt sein können, und bei dem vorliegenden Untersuchungsmaterial sprechen die unterschiedlichen Hauptkomponenten der Cyanidin-Glykosid-Spektren beider Blütenteile für die Eigenständigkeit der basisnahen Petalenfärbung. Die innerhalb der Basalflecke differenzierten Zellen synthetisieren offenbar nicht nur selbständig, sondern auch ausschließlich Cyanidin. Darauf darf aus der Abwesenheit von Pelargonidin in den *P. bracteatum*-Blütenmalen geschlossen werden.

Das Fehlen von Basalflecken bei *P. orientale* ist angesichts sehr geringer Cyanidin-Mengen in den Blütenblättern dieser Art zumindest entscheidend durch einen Mangel an Farbstoff bedingt. Wie die Kreuzungen mit *P. bracteatum* und *P. pseudo-orientale* zeigen, besitzt *P. orientale* die Eigenschaft, die Synthese oder doch eine Akkumulation von Cyanidin in Blütenblättern zu verhindern. Daraus ergibt sich zunächst die Frage, ob ein Enzym vorhanden ist, welches das entstandene Produkt umgehend abbaut. Seine Existenz ist aus einem entsprechenden Grund unwahrscheinlich, wie er im Zusammenhang mit der Epistasie des Weißfaktors von *Nemesia strumosa* angeführt wurde [10]. Ein abbauendes Enzym kann in seiner Wirkung kaum auf Cyanidin-Glykoside beschränkt bleiben und sollte auch die vorhandenen Pelargonidin-Glykoside angreifen.

Eine Möglichkeit, die Cyanidin-Biosynthese zu behindern, stellt die Hemmung eines dafür spezifischen Enzyms dar. Mit solchem Mechanismus ist aber die Realisierung von Basalflecken in den Blüten des *P. somniferum*-*P. orientale*-Hybrids schwer vereinbar. Dort müßte das fragliche Enzym grundsätzlich dieselben Eigenschaften haben und ebenso hemmbar sein wie in den Hybriden aus der Kreuzung von *Oxytona*-Arten. Die als Gegenargument angeführte Ausbildung von Basalflecken regt aber eine widerspruchsfreie Erklärung der Befunde an: Fleckenlosigkeit in den Blüten von *P. orientale* und Art-hybriden könnte durch eine Blockierung zuständiger genetischer Substanz verursacht werden. Da das Ge-

nom von *P. somniferum* mit seiner abweichenden Grundzahl anders organisiert sein sollte als das von *P. orientale*, ist sehr wahrscheinlich, daß diese Blockierung in Hybridpflanzen aus der Kreuzung beider Arten nicht oder nicht konsequent erfolgt. Die deutliche Einschränkung der Basalfleck-Größe in Blüten des *P. somniferum*-*P. orientale*-Hybrids weist auf die zweite Variante hin. — Mit der Annahme einer Blockierung genetischer Substanz als Ursache des Fehlens von Basalflecken wird vernünftigerweise vorausgesetzt, daß in *P. orientale* genetische Information für die Bildung von Basalflecken vorhanden ist. Die experimentellen Ergebnisse belegen diese Situation bisher nicht.

Obwohl die Spezifität der Cyanidin- gegenüber der Pelargonidin-Biosynthese klar ist, läßt sich nur schwierig entscheiden, in welcher Reaktion sie besteht und damit, welcher Biosyntheseschritt von dem angenommenen Mechanismus der Hemmung betroffen wird. Viele Literaturangaben sprechen für die Einführung der 3'-Hydroxylgruppe an einem C15-Körper [11, 12]. Das verantwortliche Enzym, die Flavonoid-3'-hydroxylase, wurde wiederholt charakterisiert [13, 14]. Andererseits ist nicht zu übersehen, daß außer *p*-Cumarsäure auch Kaffee- und Ferulasäure, jeweils in aktivierter Form, durch Chalconsynthase(n) aus ganzen Pflanzen als Substrat genutzt werden [15–17]. So könnte also die Substitution des B-Ringes von Cyanidin bereits bei der Entstehung des C15-Körpers festgelegt werden. Für die eigenen Untersuchungen erscheinen zwei Befunde wesentlich: 1. Statt der Cyanidin-Glykoside sind im Basalfleck-Bereich Pelargonidin-Glykoside vorhanden, die man bei Ausfall der 3'-Hydroxylierung am C15-Körper zu erwarten hat [10]. 2. Basalflecke liefern praktisch nur Cyanidin als Aglykon. Es ist aber offenbar keine Chalconsynthase bekannt, die bevorzugt oder gar ausschließlich Kaffeesäure als Substrat verwendet.

Insgesamt ergibt sich aus Experimenten und Diskussion, daß ein durch *P. orientale* vererbter Repressor das Gen für die Flavonoid-3'-hydroxylase blockieren kann. Im Falle einer Repression unterbleibt die intensive Cyanidin-Biosynthese im Bereich der Basalflecke und damit die Ausbildung der Blütenmale. Wahrscheinlich ist das Fehlen von Basalflecken bei *P. orientale* selbst auf diese Weise begründet. — Die bisherige Charakterisierung muß in einigen Teilen abgesichert werden, vor allem mit biochemischen Methoden.

*Danksagung:*

Ich danke Frau H. Nixdorf für ausgezeichnete technische Mitarbeit, der Grafikerin Irene Hein besonders für die Blütenzeichnung und Herrn Dr. K.-

F. Günther, Herbarium Hausknecht Jena, für Gespräche über die taxonomische und ökologische Bedeutung von Blütenmalen.

- [1] H. Kugler, Blütenökologie, p. 75, Gustav Fischer Verlag, Jena 1970.
- [2] P. Goldblatt, Ann. Missouri Bot. Garden **61**, 265 (1974).
- [3] H. Böhm und H. Nixdorf, Planta med. **48**, 193 (1983).
- [4] R. M. Acheson, C. L. Jenkins, J. L. Harper und I. H. McNaughton, New Phytolog. **61**, 256 (1962).
- [5] J. B. Harborne, Comparative Biochemistry of Flavonoids, p. 13 und 149, Academic Press, London 1967.
- [6] J. B. Harborne, Phytochemical Methods, p. 60, Chapman and Hall, London 1973.
- [7] D. Heß und C. Meyer, Z. Naturforsch. **17b**, 853 (1962).
- [8] R. W. Yaklich und W. A. Gentner, Physiol. Plant. **31**, 326 (1974).
- [9] K.-F. Günther und H. Böhm, Österr. Bot. Z. **115**, 1 (1968).
- [10] D. Heß, Z. Pflanzenphysiol. **61**, 140 (1969).
- [11] A. J. H. Tabak, H. Meyer und G. J. H. Bennink, Planta **139**, 67 (1978).
- [12] W. Seyffert, Biol. Zbl. **101**, 465 (1982).
- [13] G. Forkmann, W. Heller und H. Grisebach, Z. Naturforsch. **35c**, 691 (1980).
- [14] M. L. Hagmann, W. Heller und H. Grisebach, Europ. J. Biochem. **134**, 547 (1983).
- [15] W. Hinderer, W. Noé und H. U. Seitz, Phytochemistry **22**, 2417 (1983).
- [16] G. Stotz, R. Spribille und G. Forkmann, J. Plant Physiol. **116**, 173 (1984).
- [17] L. Beerhues und R. Wiermann, Z. Naturforsch. **40c**, 160 (1985).