Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la

Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 53A (1943)

Artikel: Beitrag zur Morphologie von Carica papaya L.

Autor: Sprecher, Andreas

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-676361

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 28.11.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Beitrag zur Morphologie von Carica Papaya L.

Von Andreas Sprecher.

Eingegangen am 1. September 1942.

«Del árbol que en esta Isla Española llaman papaya, y en la Tierra-Firme los llaman los Españoles los higo del mastuerço, y en la provinçia de Nicaragua llaman á tal árbol olocoton.»

G. F. de Oviedo y Valdes — Historia general de las Indias.

Lib. VIII, Cap. XXXIII, 323. Toledo 1526.

«Daar is ook een fruit gekomen uit spaansch-Indie, gebracht over de Filippijnen of naar Malaka en van daar naar Indie, is genaamd papajos, heeft bijna het fatsoen van een meloen, van de grotte van een vuist, en wie niet wassen dan twee boomen bij elkander, te weten mannetje en wijfje, het mannetje van de boomen geeft geen vrucht maar alleen het wijfje: en als zij van elkander gescheiden zijn, zoo heeft men daar geen vruchten met al van. Is een boom van een mans lengte hoog met groote bladeren. Dit fruit werd in t'eerst geestimeerd omde vremdigheid, maar zij maken er thans al geen werk van.»

Jan Huygens van Linschoten — Itinerarium of te schipvaert naar Oost — of te Portugaels — Indien, p. 76. 1623.

1596 in französischer Sprache mit holländischem Titel erschienen.

I.

Carica Papaya gehört unstreitig zu den interessantesten Pflanzen, nicht etwa darum, weil sie eine geschätzte Nutzpflanze der Tropen und «lieblich anzuschauen» ist, oder weil sie dank ihren peptischen, ereptischen und Trypsin-Fermenten den Einfluß schlechter Köche mildert und den Dyspeptikern zu besserer Verdauung hilft, sondern weil sie der menschlichen Systematisierungsmanie spottet.

Die älteste Nachricht von der Pflanze stammt m. W. von dem Spanier Oviedo y Valdes (siehe oben), der von 1513—1524 auf den Antillen gelebt und um 1520 auf Santo Domingo das Amt eines Alcaden bekleidet hat. Der Name Papaya war nach diesem Autor auf Haïti gebräuchlich und soll der Karaïbensprache oder, wie Martius (22) sich ausdrückt, der Landessprache Haïtis entnommen sein.

Eine andere alte Beschreibung findet sich bei Huygens van Linschoten (siehe oben), der männliche und weibliche Bäume unterschieden, jedoch die Tatsache erwähnenswert erachtet hat, daß die männliche Pflanze keine Früchte trage, und daß man weder von den weiblichen noch von den männlichen Bäumen, wenn sie voneinander getrennt wüchsen, Früchte ernten könne.

Nach Rob. Brown (4) und Alph. de Candolle (5 u. 7) ist Mittelamerika (Antillen, Mexiko) die Heimat von Carica Papaya. Zur Stütze dieser Ansicht führt A. de Candolle an, daß sie keinen Sanskritnamen besitze. Wie Rumphius (1628—1702) erwähnt, betrachteten die Eingebornen im Sundaarchipel den Baum, wie schon 100 Jahre früher zu Linschotens Zeit, fremden Ursprungs.

Alles berechtigt zu der Annahme, daß Carica Papaya nach der Entdeckung Amerikas durch die Spanier und Portugiesen verbreitet worden ist. Wahrscheinlich sind es erstere gewesen, die Carica-Samen nach dem Sundaarchipel gebracht haben, nachdem sie in der Neuen Welt gesehen hatten, was für eine Bedeutung

diese Pflanze dort für die Eingebornen erlangt hatte.

In den Tropen der Alten Welt verbreitete sich Carica Papaya außerordentlich rasch und trägt heute dort eine Menge Namen (8 und 17); aber die ursprüngliche Bezeichnung soll Papajos gewesen sein. Im botanischen Schrifttum begegnet man den Synonymen Papaya vulgaris DC., Papaya sativa Tussac, Papaya Carica Gärtn., Papaya Mamaya Vell. In modernen europäischen Sprachen heißt die Pflanze Melonenbaum, arbre à melon oder papayer, papaytree, higo de mastuerçoa (mastuerçoa = Kapuzinerkresse [Tropaeolum]), wenigstens hieß sie so im Altspanischen bei Oviedo wegen des Kressengeschmackes der Samen, und weil die Frucht mit einer Feige (higo) verglichen wurde. Nach dem «higo » des Oviedo bildete L i n n é den Gattungsnamen Carica. ¹

Im Portugiesischen heißt der Melonenbaum mamãoeiro (nicht zu verwechseln mit mamoeiro = Rizinuspflanze) und die Frucht mamão, was sich im lat. Namen Carica Mamaya des Vellozo (Flora fluminensis 1827) und desgl. im Mammiapfel auf Samoa (26) wiederfindet. Im Neuspanischen heißt der Melonenbaum

mamonero oder auch papajo und die Frucht mamon.

Da vermutlich die Spanier die Pflanze nach dem Osten gebracht und sie daselbst unter dem Namen papajos verbreitet haben, so müssen die Bezeichnungen mamão und mamãoeiro später aufgekommen sein. Möglich ist, daß es den Portugiesen Brasiliens widerstrebte, den fruchttragenden Baum papajos zu nennen, und daß sie ihn deshalb in mamãoeiro umtauften.

Es könnte am Ende aber auch sein, daß die Artbezeichnung die mehr poetische Erklärung zuläßt, wonach der Baum mit seiner dichten, den Vegetationsscheitel, die Blüten und reifenden Früchte beschützenden Blätterkrone an eine Gluckhenne erinnert, die mit ihrem Leibe und den breit ausladenden Flügeln ihre Küchlein schützt. Siehe Tafel 22, Abbild. a und b; Tafel 23, Abbild. a und b.

Carica gehört zu der sehr kleinen, nur zwei Gattungen umfassenden Familie der Papayaceae (de Candolle) oder Caricaceae (Dumort.), deren größte Anzahl Arten in den feuchten Tälern des Ost- und Nordabhanges der Anden zu suchen ist. Die andere Gattung ist die ebenfalls in Südamerika heimische Jacaratia, die sehr giftigen Milchsaft führt.

Die Unterbringung der Familie in der Klasse der Dikotyledonen bereitete Schwierigkeiten. Wer sich darüber orientieren will, lese die diesbezügliche Schrift V an Tieghems (38). Die einen reihen sie den Cucurbitaceen an, insbesondere des Fruchtbaues wegen (Jussieu); andere (1, 21) bringen sie in die Nähe der Bixaceen, noch andere (36, 37) finden verwandtschaftliche Beziehungen der Papayaceen zu den Euphorbiaceen, einmal wegen des Vorkommens von Milchröhren und von Stärke in denselben, dann um der Trimerie der Carica-Zwitterblüten und anderer Eigenschaften willen. Die meisten Autoren gliedern sie endlich den Passifloraceen an, besonders auch des Fruchtknotenbaues wegen, und zählen sie somit zu der Ordnung der Passiflorinae.

¹ Caria hieß im Altertum eine Provinz an der Westküste Kleinasiens, woher zur Römerzeit die besten Feigen kamen; heute noch heißt das Tal des Böjük Menderez und die Landschaft südlich davon Carien.

Solms-Laubach (31) unterscheidet 21 dem tropischen und subtropischen Amerika angehörende Arten und fügt bei, daß die Zahl zweifellos eine größere sei. Und in der Tat beschrieb Harms (16) 14 zum Teil unbekannte, zum andern Teil unvollständig bekannte Ar-

ten, die vorwiegend aus Peru stammen sollen.

Der Melonenbaum zeigt zum Leidwesen der Botaniker, daß Unterscheidungsmerkmale mitunter gegenstandslos werden können, wie folgende zwei Beispiele dartun: Die $\mathcal P$ Blüten wurden früher oft als freikronblätterig betrachtet, so von A. de Candolle (6), Eichler (11), Van Tieghem (38) und andern, und sie sind es auch in seltenen Fällen, insofern dafür das separate Abfallen der Kronblätter als beweiskräftig erachtet wird (Abbildung 1 a und b). Demgemäß müßten, streng genommen, die $\mathcal O$ und $\mathcal P$ Pflanzen von C. Papaya in verschiedenen Unterklassen der zweikeimblätterigen Angiospermen untergebracht werden.

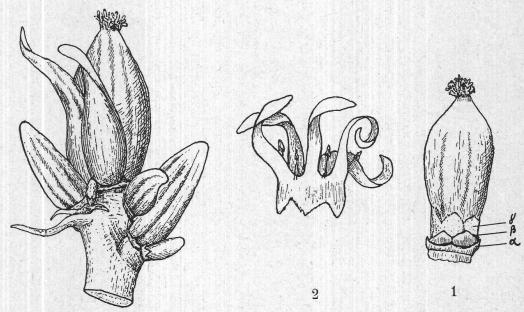


Abbildung 1 a. Abbildung 1 b.

a: Zweig eines Q Baumes. An den Seitentrieben sitzen je 3 und am Haupttrieb 2 Blüten, wovon die dargestellte freikronblättrig ist. Nat. Größe.

b: β Blüte: 1. Fruchtansatz; α Kelch,

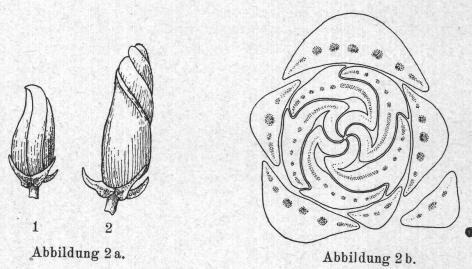
β Abtrennungsstelle der Krone,

γ Zone, wo die Kronröhre fest auflag.

2. Die vereintkronblätterige Blütenhülle ist mit den auf ihr angehefteten 5 Staubgefäßen abgefallen (Forma Forbesii nach Solms-Laubach). Nat. Größe.

Für A. de Candolle war die Drehung der Knospe eine wichtige systematische Eigenschaft. Nun zeigt aber die Knospe sowohl der dals auch der P Blüten rechts- und linksdrehende Knospenlage (Abbildung 2 a). Ja, wenn nach Eichler rechts gedreht dadurch gekennzeichnet ist, daß die rechtsliegenden Blattränder decken, und linksgedreht,

wenn die linken Blätter außen liegen, so wäre bei der durch Abbildung 2 b dargestellten & Blütenknospe sogar beides verwirklicht, nämlich durch den freien, linken Rand jedes Kronblattes eine Linksdrehung (zoologisch, mineralogisch und mathematisch eine Rechtsdrehung) und durch den zurückgeschlagenen rechten Rand des Kronblattes eine Rechtsdrehung, weil der rechte Rand deckt (11). Botanisch ist es jedoch in beiden Fällen eine Linksdrehung, weil die Drehung links um die Achse geschieht. Der Zusammenhalt der Knospe wird noch dadurch verstärkt, daß der freie Rand jedes Kronblattes unter einen kleinen, median gelegenen Rückenfalz des nächsten eingreift.



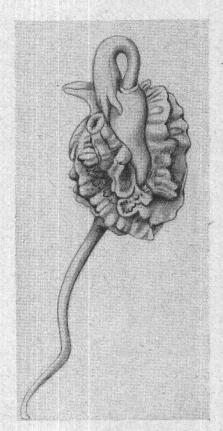
- a: Links- (1) und rechtsdrehende (2) Blütenknospen von Carica Papaya. Die an der Basis mit Höckern versehenen Kelchblätter sind größer als gewöhnlich und abstehend. Vergr. 2.
- b: Querschnitt durch eine Blütenknospe. Vergr. 27,5.

C. Papaya ist weder ein Kraut noch ein Baum, was schon Oviedo aufgefallen ist; « trunco saepius simplici subspongioso » schreibt A. de Candolle (6). Der sukkulente Stamm entspringt dicken, fleischigen Wurzeln, die nach Kresse riechen; er erreicht eine Höhe von 6—12 m und eine Dicke von 50 cm. Das Dickenwachstum ist somit für eine halbkrautige Pflanze nicht gering; trotzdem ist die Ausbildung von Festigungselementen unbedeutend. Der größte Teil der sekundären Wurzel- und Stammzellen besteht wie bei den fleischigen Wurzeln im allgemeinen aus Parenchym, in dessen Masse strahlig vom Stamm-Mittelpunkt aus Stränge verholzter Gefäßelemente eingelagert sind. In dem auf den ersten Blick an die Lindenstruktur erinnernden, keilförmigen Carica-Phloem wechseln radial Faserschichten mit Siebröhren und Geleitzellen ab. Es ist begreiflich, daß derart mit weichen Zellen durchsetzte Stämme und Wurzeln nicht sehr widerstandsfähig sind und schnell verwesen.

Im Rahmen dieser Abhandlung muß ich mir versagen, näher auf die bemerkenswerte Stamm- und Wurzelanatomie einzugehen ¹. Sie ist übrigens von Rüger (28), Usteri (36) u.a. untersucht worden, allerdings zu einer Zeit, als die neuen anatomischen Untersuchungsmethoden noch nicht bekannt waren. Gerade vom Gesichtspunkt der dynamischen Betrachtungsweise aus (G. Chauveaud, Paris) ist die Anatomie von Carica Papaya ganz besonders interessant, da die Hypokotyle sich schnell entwickelt, den gekrümmten Teil der aus falsch ausgelegtem Samen entsprossenen Keimpflanze bildet, über dem Wurzelhals leicht anschwillt, nachher sich streckt und einen beträchtlichen Teil des Stämmchens der jungen Pflanze ausmacht (siehe Abbildung 3).

Abbildung 3.

Keimung von Carica Papaya. Vergr. 5,5. Die hinfällige äußere Samenschale, die aus verhältnismäßig großen Zellen besteht, ist entfernt, so daß die Lappen der mittleren Hautschicht deutlich werden; durch die Keimung ist diese gesprengt worden, wodurch der innerste Teil der Samenhaut zum Vorschein kommt, der nach außen durch eine Kristallschicht abgegrenzt und von der Keimpflanze durchbrochen worden ist.



Der Stamm ist im natürlichen und unbeschädigten Zustand unverzweigt. Verzweigung tritt nach Köpfen ein, oder wenn bei Bäumen an der Grenze der Wachstumszone das Stammende erfriert. (Siehe Tafel 23, Abbildung b.)

An Stelle der Äste bildet Carica Papaya eine hübsche Blätterkrone. Die ausgewachsenen Blätter sind groß (60—80 cm lang und oft ebenso breit oder sogar breiter als lang), langgestielt, handförmig neunlappig und ohne Nebenblätter (Abbildung 4).

Vorliegende Untersuchung ist z. T. ein Abriß einer größeren, unveröffentlichten Monographie über C. Papaya.

Die älteren Blätter decken die nächstjüngeren, so daß man von oben und von der Seite nur das dunklere Grün der älteren und ältesten Blätter zu sehen bekommt. Die jüngsten Blätter und der Vegetationsscheitel sind tief unter dem Blätterdache geborgen, wie es Abbildung a auf Tafel 24 zeigt.

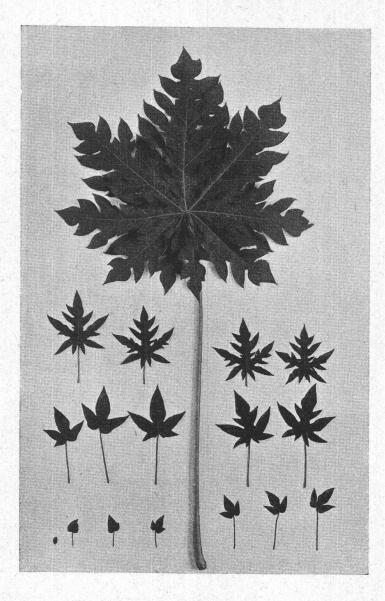


Abbildung 4.

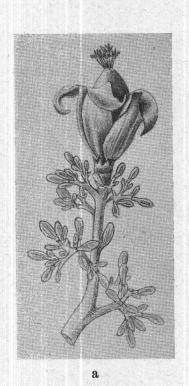
Entwicklung des Blattes von Carica Papaya vom Keimblatt (Länge 1—1,5 cm) bis zum normalen ausgewachsenen Blatte (Länge und Breite des photographierten Blattes 40—60 cm).

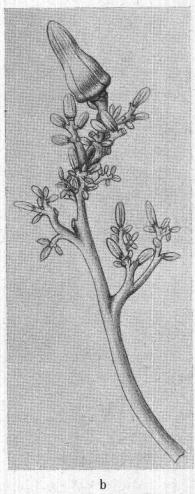
Die Narben der abgefallenen Blätter sind lange auf der hellgrauen primären Stammrinde sichtbar.

Sind die Endziele der Schirmbaum-Entwicklung unverzweigte Bäume mit einer großen Blätterkrone (Baumfarne unter den Pteridophyten, Palmen bei den Monokotyledonen, junges Schizolobium excelsum Vog. z.B. unter den Dikotyledonen), so gehört auch Carica Papaya einer solchen Endentwicklung an.

Die *Blütenstände* sind immer blattwinkelständig; sie erscheinen also nie am unbeblätterten Stamme, wie es zuweilen in populären Auf-

sätzen heißt. Der dichte Haufen reifer und unreifer Früchte am Stamme unterhalb der Blätterkrone (Tafel 22, Abbildung a) läßt an Stammbürtigkeit denken, allein die die Blüten und Früchte stützenden Blätter waren früher vorhanden und sind im Laufe des Wachstums abgestoßen worden.





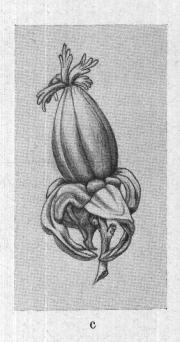


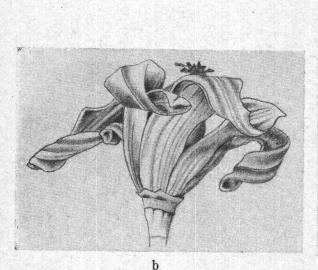
Abbildung 5.

- a: Zweigende eines großen & Blütenstandes mit einer rein Q Gipfelblüte. Natürliche Größe. Da die & Blütenrispen hängend sind, ist die natürliche Lage dieser Q Blüten auch hängend.
- b: Beispiel eines & Baumes, der sein Geschlecht geändert hat. Sowohl die große Endknospe als die kleinen Seitenknospen dieses an eine & Infloreszenz erinnernden Blütenstandes sind rein weiblich. Nat. Größe.
- c: Fruchtansatz der Endblüte von 5 b. Die Kronblätter sind zurückgeschlagen.

Carica Papaya ist ein- oder zweihäusig oder hermaphroditisch. Ist sie zweihäusig, dann bestehen die \mathcal{Q} Blütenstände vielfach nur aus drei kurzgestielten Blüten. Ausnahmen von dieser Regel sind indessen nicht selten (siehe Abbildung 1a); die \mathcal{O} Blütenstände dagegen sind reich verzweigte, herabhängende Rispen, bei denen nicht selten am Ende der

Dichasien auf einmal \mathcal{D} oder \mathcal{D} Blüten erscheinen, die sich zu Früchten ausbilden können (siehe Tafel 23, Abbildungen a und b, und Textfigur 5 a).

Nun gibt es bei Carica Papaya auch ursprünglich männliche Bäume, bei denen sämtliche Blüten an den typischen langen Blütenständen weiblich werden (siehe Abbildung 5 b). Die kleinen Knospen dieser weiblichen Blüten unterscheiden sich äußerlich nur durch Abwesenheit einer Kronröhre. Die Endblüte der Infloreszenz ist groß und zeichnet sich gegenüber der durch Abbildung 5 a dargestellten Endblüte bloß dadurch aus, daß der Kelch reduziert ist, die Kronblätter am Grunde einen Sack bilden und sich im Laufe des Blühens zurückschlagen; sie sind kaum miteinander verbunden, fallen aber schließlich doch nicht getrennt ab (Abbildung 5 c).



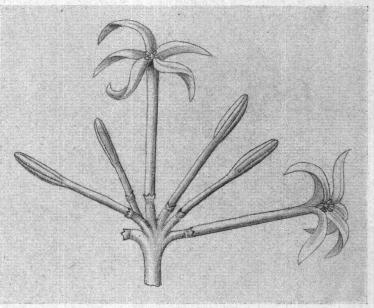
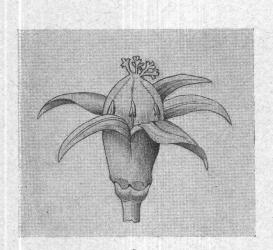


Abbildung 6.

a: ♂ Blüten und -knospen. Nat. Größe.
b: Blüte eines rein ♀ Baumes. Nat. Größe.

Wie aus den Abbildungen 6 und 7 ersichtlich ist, sind die männlichen Blüten (Abbildung 6 a) kleiner als die hermaphroditischen (Abbildung 7 a und b), und diese stehen an Größe den rein weiblichen (Abbildung 6 b) nach. Die Üppigkeit der \$\pi\$ Blüte wird bei der \$\sigma\$ durch eine viel größere Zahl ersetzt. Die Tatsache, daß die weiblichen Blüten bedeutend größer sind als die männlichen, hätte Ch. C. Sprengel « für ein dem menschlichen Verstande unauflösliches Rätsel » gehalten (24). Es kommt aber bei Carica Papaya für die die Kreuzbestäubung vermittelnden Insekten weniger auf die Größe der Blüten denn auf die Augenfälligkeit der Blütenstände an, und diese ist bei den aus der Blätterkrone herunterhängenden, mit zahlreichen Blüten besetzten männlichen



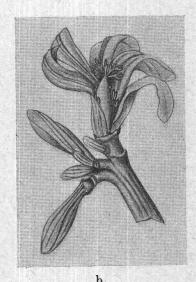


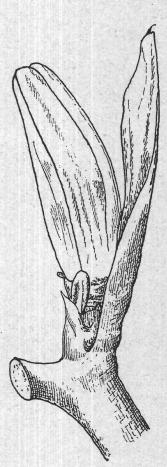
Abbildung 7.

a: § Blüte mit 5 Staubgefäßen und beträchtlicher Kronröhre (Forma Forbesii? nach Solms-Laubach). Nat. Größe.

b: § Blüte mit 10 Staubgefässen und Kronblättern, die wie bei den Ç Blüten bis auf den Grund getrennt sind (Forma Ernstii? nach Solms-Laubach). Die Seitenknospen besitzen nur Fruchtknoten-Rudimente. Nat. Größe.

Abbildung 8.

8 Blütenknospe mit sehr großem Deckblatt.
(Forma Correae? nach Solms-Laubach.)
Vergr. 1,4—1,5.



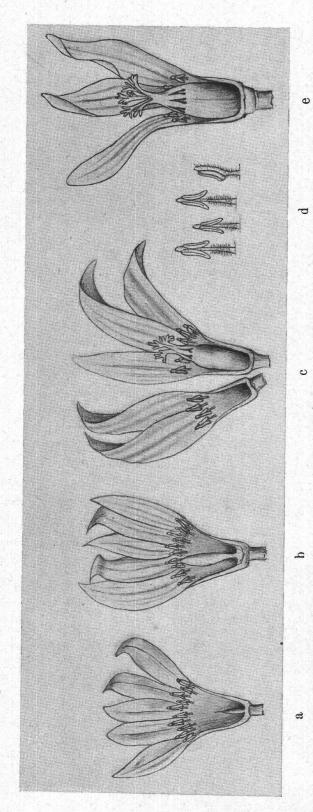


Abbildung 9.

Übergänge von 3 zu g Blüten auf demselben Baume, Nat. Größe.

a: Große & Blüte mit 10 Staubblättern in 2 Kreisen und einem Fruchtknoten-Rudiment. Die Kronröhre ist kürzer als bei den normalen 3 Blüten.

b: Wie vorige, der Fruchtknoten ist jedoch besser entwickelt als bei a, er besitzt keine Narbe, aber Samenanlagen im Innern.

c: Unvollkommene & Blüte. Staubblätter wie bei a und b. Der Fruchtknoten besteht bloß aus 3 Fruchtblättern und die Stempelnarbe nur aus 3 Lappen. Der innere Kreis A hinterläßt infolge der von der Kronröhre vor der Anthese auf die Staubgefaße ausgeübten Pression Abdrücke der Pollensäcke auf dem oberen Drittel des Fruchtknotens.

d: Doppelt vergrößerte Staubblätter des inneren und äußeren Kreises (Vorder- und Seitenansicht). Die inneren A sind kürzer als die äußeren. Die Staubfäden besitzen ein feines Haarkleid.

e: Vollständige & Blüte; der Fruchtknoten ist normal und besitzt 5 Fruchtblätter mit regelrechten Narben-lappen (Forma Ernstii? nach Solms-Laubach). Die Größe der Blüten nimmt von a—e regelmäßig zu.

Infloreszenzen größer als bei den blütenärmeren, in der Blätterkrone zwischen den dicken Blattstielen verborgenen weiblichen Blütenständen.

Die Deckblätter der Blüten sind von verschiedener Größe. Große (siehe Abbildung 8) wurden bei Zwitterblüten der Correa-Form beobachtet (siehe S. 529).

Der Kelch ist bei allen Blüten gewöhnlich radförmig und fünfzähnig; bei seltenen Ausnahmen sind die Kelchzipfel verlängert und

abstehend (siehe Abbildung 2).

Die männlichen Blüten haben die längste Kronröhre (bis 3 cm lang), die der hermaphroditischen Blüten ist kürzer, und die weiblichen Blüten scheinen freikronblätterig zu sein; die Kronblätter hangen jedoch am Grunde zusammen und fallen meistens miteinander ab. Eine Ausnahme von dieser Regel zeigt Abbildung 1 a, wovon bereits die Rede war.

Die Staubblätter sind in der männlichen Blüte im Kronenschlunde eingefügt. Die Staubfäden des äußeren episepalen Kreises sind etwas länger als die der inneren epipetalen Staubgefäße, deren nach dem Schlund sich öffnenden (introrsen) Antheren bisweilen sitzend erscheinen. Es ist hier einfache Diplostemonie verwirklicht. In der Zwitterblüte ist die Anheftung der Staubblätter verschieden, je nach dem Typus: bei der durch Abbildung 7 b dargestellten Blüte ist sie wie die von Kelch und Krone hypogyn; bei anderen wechselt die Länge der Kronröhre und infolgedessen auch die Höhe der Staubblatt-Einfügung im Schlunde der Krone, wie es die Abbildungen 7 a und 9 zeigen. Durch die enge Blütenröhre wird vor der Anthese auf die Antheren ein Druck ausgeübt, demgemäß sie auf dem sich entwickelnden Fruchtknoten Eindrücke hinterlassen. Je nach der Höhe ihrer Stellung in der Kronröhre und der Stärke des Druckes wechselt die Lage und Deutlichkeit dieser Negative auf den jungen Fruchtknoten (siehe Abbildungen 9 und 10).

Solms-Laubach hat bei den männlichen Papayas, die weibliche und hermaphrodite Blüten besitzen, zwei Zwitterformen unterschieden, nämlich die Niederländisch-Indiens, die er nach Forbes (13) Forma Forbesii nennt und die Brasiliens, der er nach Correa do Mello (9) den Namen Correae gegeben hat. Estere besitzt 5 Staubgefäße und eine beinahe polypetale Blumenkrone, letztere hat 10 Staubblätter und eine aus-

gesprochen sympetale, weitröhrige Krone.

Es gibt aber auch auf den weiblichen Melonenbäumen Zwitter, die Solms-Laubach, obwohl sie den Zwittern der Correa-Form sehr nahe stehen, mit Forma Ernstii (12) bezeichnet hat. Auf weiblichen Bäumen gibt es, Solms-Laubach zufolge, nie normale männliche Blüten. Das stimmt nicht, insofern man unter normalen männlichen Blüten solche versteht, die 10 Staubblätter, einen rudimentären Fruchtknoten und eine \pm lange Kronröhre besitzen. Die Blütenhülle der von Boorsma auf Java (3) und mir in Brasilien gefundenen männlichen Blüten (Abbil-

dung 9 a) weicht von der Norm männlicher Blüten etwas ab: sie ist größer und besitzt eine kürzere und weitere Kronröhre. Die Zwitterblüten des gleichen Baumes (Abbildung 9 c und e) würde ich auf Grund ihres Vorkommens auf ursprünglich weiblichen Bäumen zur Forma Ernstii nach Solms-Laubach zählen, obwohl sie ein großes Deck-

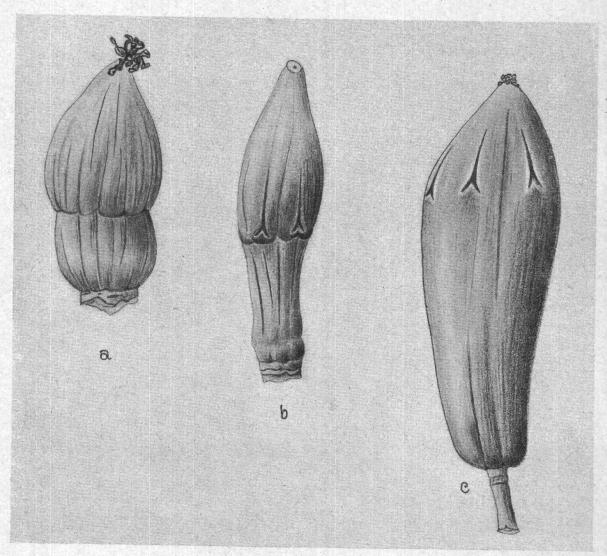


Abbildung 10.

Junge Früchte verschiedener Form aus & Blüten. Nat. Größe.

- a: Steht einer Frucht aus rein ♀ Blüten am nächsten; der untere Teil der Frucht bis zur Einschnürung gibt die Länge der Kronröhre an.
- b: Die 2. Frucht ist typisch für \(\beta \) Blüten. Die Eindrücke der Pollensäcke befinden sich hier in der Mitte des Fruchtknotens.
- c: Typus einer Frucht aus & Blüten, die ihrer langen Kronröhre wegen der & Blüte am nächsten stehen. Die Eindrücke der Pollensäcke sind hier auf dem obersten Viertel der Frucht.

Die Deutlichkeit der Einschnürung des Fruchtknotens und der Antheren-Negative auf demselben wechselt und steht mit der Enge oder Weite der Kronröhre in Zusammenhang.

blatt besitzen, das nach Solms-Laubach für die Correa-Form charak-

teristisch sein soll (siehe S. 525, Abbildung 8).

Das, was ich unter Vorbehalt zur Forbesiform gezählt habe, stimmt übrigens auch nicht vollständig mit dem, was Solms-Laubach darunter verstanden haben will, denn die durch Abbildung 7 a dargestellte hermaphroditische Blüte mit 5 Staubblättern hat keineswegs eine « beinahe polypetale Blütenkrone ». Damit würde besser Abbildung 7 b stimmen, wenn diese Blüte anstatt 10 nur 5 Staubblätter besäße. Dieser Zwitterblüte ist jedoch im Hinblick auf ihr Vorkommen auf ursprünglich weiblichen Bäumen ihr Platz eher bei Forma Ernstii anzuweisen, insofern man die von Solms-Laubach aufgestellten Formen gelten lassen will. Aber wie aus dem Vorhergehenden erhellt, lassen sich bei Carica Papaya nicht alle Blüten-Anomalien in die genannten Formen hineinzwängen; wenn Übergänge zwischen ihnen einigermaßen leicht zu deuten sind, so ist es mit anderen Abweichungen nicht der Fall. Wo sollen die durch Abbildung 5 b und c dargestellten weiblichen Blüten untergebracht werden, wo die interessanten, von Boorsma zuerst beschriebenen männlichen Blüten, die äußerlich weiblichen Blüten gleichen und bis zu einem halben Dutzend an einem 1 cm langen Stiel sitzen?

Welche Kategorie müßte für die abnormalen Staub- und Fruchtblätter aufgestellt werden, welche für die monstruösen Frucht- und Samenanlagen? Das letzte Wort ist hier noch nicht gesprochen, wenn überhaupt bei der menschlichen Betrachtung der Dinge letzte Worte angängig sind. Es herrscht bei Carica Papaya sowohl in seiner Urheimat als auch in seinem Verbreitungsgebiet in der Alten Welt hinsichtlich seiner Blüten-, Frucht- und Samen-Morphologie eine außerordentliche Variabilität. Der Melonenbaum scheint in voller Evolution zu sein. Der große Züchter Vilmorin hätte sein Betragen mit « affolé » bezeichnet. Boorsma bemerkt, daß Carica Papaya auf dem Wege zum Hermaphroditismus « de kluts kwijt geraakt is », das will sagen, daß sie das

Gleichgewicht, den Verstand verloren habe.

Dieser etwas anthropomorphische Ausspruch wollte die Pflanzenwelt gewiß nicht aus dem damals als unerbittlich betrachteten Zusammenhange von Ursache und Wirkung herausheben und behaupten, die
geschlechtsbestimmenden Faktoren könnten anders wirken als auf
Grund ihrer Eigengesetzlichkeit, sondern er bezweckte bloß die Hinlenkung der Aufmerksamkeit der Biologen auf das Absonderliche der
Carica-Anomalien, die jedoch mit Hilfe des fünfkreisigen Diagramms
der hermaphroditischen Blüte bis zu einem gewissen Grade verständlich
gemacht werden können: Infolge ungenügender oder einseitiger Ernährung kommt es schon in der Blütenknospe zu ungleicher Ausbildung
der Gefäßbündel in den Staub- und Fruchtblätter-Primordia. Wachstumshemmungen auf der einen, -förderungen auf der anderen Seite
geben Anlaß zu Druck der stärkeren auf die schwächeren Teile, wodurch

Verschiebungen und Unterdrückungen ausgelöst werden können. Wenn in diesem Falle zwei Kreise mit ungleichen Geschlechtsfaktoren (A und G) sich im Verlaufe des Blütenwachstums nicht vollständig trennen, so kann das Leitbündel des benachteiligten Geschlechtes gegenüber dem des bevorzugten so schwach werden, daß es schließlich teilweise oder ganz unterdrückt wird und mit ihm die in ihm wirkenden Geschlechtsfaktoren.

Auf dem Wege zu Hermaphroditismus soll sich Carica Papaya befinden, meint Boorsma. Nun, darüber läßt sich diskutieren. Solms-Laubach hält die Ansätze der Pflanze zu Zwitterigkeit im Gegenteil für Rückschlagsformen. Scott (31) rechnet auch mit dieser Möglichkeit. Die Frage läßt sich stellen: Ist die Entwicklung bei Carica Papaya

Der erste Weg führt zweifellos zu einer individuellen Verarmung, erlaubt indessen mehr Variationen; auf dem zweiten ist es umgekehrt. Das Problem präsentiert sich somit einfach, aber nur mangelnde Urteilskraft kann über die Schwierigkeit einer Lösung hinwegtäuschen.

Nach Solms-Laubach hätten wir folgende Entwicklung:

- 1. hypothetisch monoecische Form,
- 2. heutige männliche und weibliche Form,
- 3. Zwitterblüten auf männl. Bäumen: Forma Correae mit 10 Staubbl.,
- 4. Zwitterblüten auf weibl. Bäumen: Forma Ernstii mit 10 Staubbl.,
- 5. Zwitterblüten auf männl. Bäumen: Forma Forbesii mit 5 Staubbl.,
- 1. hypothetisch monoecische Form;

oder nach Scott folgendermaßen:

- 1. hypothetisch hermaphrodite Form,
- 2. heutige männliche und weibliche Form,
- 3. Forma Forbesii,
- 4. Forma Correae,
- 5. Forma Ernstii,
- 1. hypothetisch hermaphrodite Form, was übrigens auch Solms-Laubach anzunehmen scheint, wo er schreibt, daß die dioecischen und monoecischen Papayaceen von einer hermaphroditischen Urform herstammen und durch Vererbung in ihren jetzigen Zustand gelangt seien, und daß die Anomalien Rückschläge zur Urform darstellen.

Aus Versuchen Higgins (18) auf Hawai scheint hervorzugehen, daß die monoecischen Typen den dioecischen entsprungen sind. Mit dieser Bestätigung der Solmsschen Annahme ist aber nicht ausgesprochen, daß der weitere Schritt zu Hermaphroditismus ein Rückschlag sei; er kann auch etwas Neues sein.

Nach Usteri (36 und 37) wäre die Entwicklung in der Tat als ein Schritt zu etwas Neuem zu verstehen, und das Neue wären die eingeschlechtigen Formen. Usteri nimmt folgende Entwicklung an:

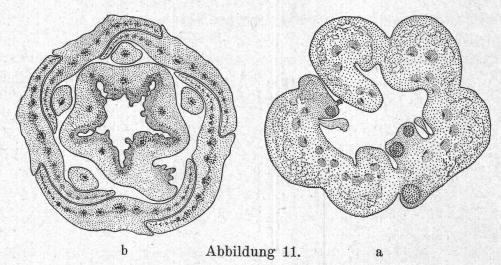
- 1. normale hermaphrodite Form (hypothetisch),
- 2. Forma Correae,
- 3. Forma Ernstii,
- 4. Forma Forbesii,
- 5. heutige männliche und weibliche Form.

Es ist mir hier nicht möglich, die verschiedenen Geschlechtsvariationen des Melonenbaumes ausführlich zu behandeln und in einen einleuchtenden Zusammenhang zu bringen; ich kann auch auf die von den oben genannten Autoren entwickelten Hypothesen nicht näher eingehen, zumal mir zu einer ersprießlichen Erörterung nicht genügend Ergebnisse eigener Züchtungsversuche mit verschiedenen Formen zur Verfügung stehen. Einzelne der von mir beobachteten Varianten und die Übergänge zwischen ihnen bestärken allerdings meine Zustimmung zu der Ansicht Boorsmas, daß der Melonenbaum sich auf dem Wege zu Hermaphroditismus befindet. Ob das ein «Weg zurück » zu etwas Ursprünglichem oder ein «Vorwärts » zu neuen Formen bedeutet, ist meines Erachtens vorderhand sehr schwierig zu entscheiden.

Zum Schlusse dieses 1. Teiles meiner Abhandlung möchte ich bloß noch auf einige Anomalien dieser seltsamen tropischen Pflanze aufmerksam machen und versuchen, die eine und andere — dem Beispiel Masters folgend — im fünfkreisigen Blütendiagramm Eichlers einzureihen.

Abbildung 11 a zeigt Pollensäcke in der Fruchtknotenhöhle. Die fünf Fruchtblätter des 4. Blütenkreises sind teilweise mit den Staubblättern des 3. Kreises verwachsen. Schließen sich die ein- und doppelgeschlechtigen Karpide \pm zum Fruchtknoten zusammen, so kommen bisweilen Pollensäcke ins Innere desselben zu liegen. Da, wo der Fruchtknoten nicht vollständig geschlossen ist, sind meistens Kolleteren anzutreffen.

Bei Abbildung 11 b ist von den Fruchtblättern nur eines mit einem Staubblatt des 3. Kreises verwachsen, das oben Pollensäcke aufweist. Die Samenanlagen dieses Fruchtblattes sitzen nach Schließen des Fruchtknotens an dessen Außenwand; von einer ferneren Entwicklung dieser mit der Außenwelt unmittelbar in Verbindung stehenden Eichen kann keine Rede sein.



a: Querschnitt durch den oberen Teil eines Fruchtknotens einer Blüte. (Siehe Erklärung im Text.)

b: Querschnitt durch den oberhalb der Kronröhre und unterhalb der Pollensäcke liegenden Teil einer gegenüber a jüngeren \ Blüte. (Siehe Erklärung im Text.) Vergr. 17,5

Durch Abbildung 12 sind Staubblätter dargestellt, die teilweise eine Doppelnatur haben. Bei 12 a kommt diese bei vier Staubgefässen des inneren Kreises (4. Blütenkreis) zum Vorschein: beim ersten Staubgefäß ist die Fruchtblattnatur deutlich, bei den anderen verrät sich

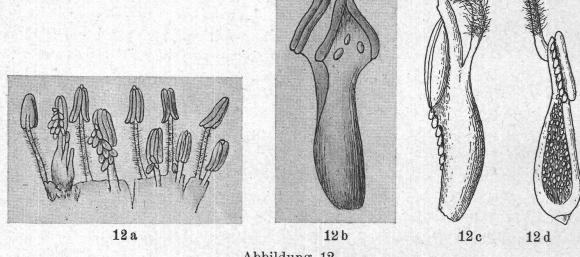


Abbildung 12.

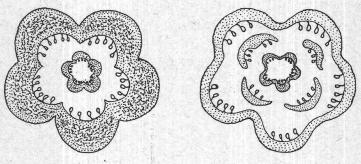
Staubblätter, die zum Teil auch Fruchtblätter sind. (Siehe Erklärung im Text.)

a: 10 Staubgefäße in 2 Kreisen (3. und 4. Blütenkreis). Vergrößerung 1,5-2.

b: Ein Staubgefäß, das halb A, halb G ist. Vergr. 6-7.

c: id. d: id. diese nur durch die Anwesenheit von Eichen auf den Staubfäden bis auf das Mittelband hinauf. Die Staubfäden des äußeren, 3. Blütenkreises sind dicht und fein behaart. Das durch Abbildung 12 b repräsentierte Staubblatt ist äußerlich ein Fruchtblatt. Die Staubblatt-Eigenschaften kommen bloß durch die auseinander getriebenen Pollensäcke zum Ausdruck, zwischen denen die Samenanlagen sitzen. Noch mehr Karpidcharakter hat das durch 12 c dargestellte Staubblatt: Auf der Innenseite trägt es unten Eichen, oben Pollensäcke und auf der Außenseite oben eine gut ausgebildete Stempelnarbe. Bei dem 12 c ähnlichen 12 d ist der männliche Anteil noch mehr reduziert. Die eine Hälfte der Anthere ist durch Samenanlagen ersetzt, die größer sind als die auf der Innenseite des Fruchtblatt-Staubfadens.

In seltenen Fällen ist «Frucht in Frucht» ja sogar «Frucht in Frucht in Frucht » verwirklicht, wie Abbildung 13 a und b schematisch zeigen.



a Abbildung 13. (Nach Prain [25].)

a: Schema einer «Frucht in Frucht».

b: Schema einer «Frucht in Frucht ».

Es darf füglich behauptet werden, daß derartige Blüten- und Fruchtanomalien sonst wohl nirgends im Pflanzenreiche so zahlreich vorkommen wie bei Carica Papaya (23). Und doch läßt sich männlichen, weiblichen, hermaphroditischen und allen übrigen auf den ersten Blick abstrusen Geschlechtsvarianten ohne Schwierigkeit ihr Platz im fünfkreisigen Blütendiagramm Eichlers anweisen.

Die Blüten beider Geschlechter haben fünf Kreise: S (Kelch), P (Krone), A+A (Staubblätter), G (Fruchtblätter).

	I. 3	Blüte				
1.	S	S	S	S	S	
2.	P	P	P	P	P	
3.	A	A	A	A	A	
4.	A	A	A	Α	\mathbf{A}	
5.	Œ	4	Œ	Œ	Œ	

Verwirklicht in den Blüten und Knospen, wie sie durch Abbildung 6 a bzw. Abbildung 15, 2, 5, 8, 9 und 11 dargestellt sind. Da Geschlechtertrennung eine Verarmung bedeutet, so kommt das Gynoeceum (G) in der & Blüte nur noch als Rudiment zur Ausbildung.

II. ♀ Blüte: 1. S S S S 2. P P P P Die Abbildungen 5 a (Endblüte) 3. u. 6b stellen solche Q Blüten vor. A A A A 4. A A A A G G G

In der \mathcal{P} Blüte fehlen sogar zwei Kreise. Ein Kreis ist zwar noch als supplementärer Gefäßbündelring vorhanden.

In der ξ Blüte kann der innere Kreis der Staubblätter \pm mit dem Fruchtknoten verwachsen sein und zeigt dann A, die auch G darstellen und G, die auch Staubgefässe sind. Der Grad der Vereinigung

A ist durch zahlreiche Übergänge vertreten. Das Schema läßt sich infolgedessen auf fünf verschiedene Weisen veranschaulichen:

Verwirklicht in der durch Abbildung 7a dargestellten Blüte und durch die Knospen 1 und 10 des in Figur 15 abgebildeten Zweiges.

Die Bildung des Fruchtknotens greift auf den inneren Kreis A zurück; der fünfte Kreis ist unterdrückt oder kommt sowohl hier als bei D und E an der Basis der Fruchtknotenhöhle in der Form monstruöser Fruchtblätter vor (Abbildung 14 a und b).

III. B: 1. S S S S 2. P P P P P 3. A A A A A A A 5. G G G G

Verwirklicht in den Blüten, die durch die Abbildungen 7b und 9e und außerdem in den Knospen 4 und 7, die durch Abbildung 15 wiedergegeben sind.

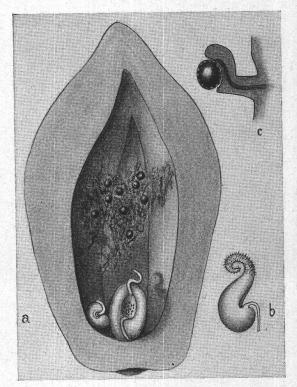
Das Eichlersche Blütendiagramm einer typischen pentazyklischen Blüte ist hier verwirklicht.

Abbildung 14.

a: Längsschnitt durch eine reife Frucht mit unförmlichen Fruchtblättern eines inneren G-Kreises an der Basis der Fruchthöhle. Die vollkommensten dieser abnormalen Carpelle tragen auf der Innenseite Samenanlagen. Die reifen Samen sind in der Fruchthöhle in ein rötliches Fruchtmus eingebettet, das von der inneren Fruchtwand (Placenta) und den aufgequollenen Nabelsträngen herrührt. Größe 1: 3.

b: Abnormales Fruchtblatt aus einer jungen Frucht, dessen oberes Ende in eine Art Stempelnarbe ausmündet.
Nat. Größe.

c: Reifer Samen, der noch mit dem Leitbündel des aufgeblasenen, durchsichtigen Nabelstranges (Funiculus) verbunden ist (Parietale Placentation).



	III. C	•			
1.	S	S	S	S	S
2.	P	P	P	P	P
3.	À	A	A		\mathbf{A}
4. 5.	$^{ m A}_{ m G}$	$\mathbf{G}^{\mathbf{A}}$	$^{ m A}$	$G^{\mathbf{A}}$	G A

Der Anfang dieser Abweichung war in der 6. Blütenknospe von Abbildung 15 zu beobachten, wo nur ein A des 4. Kreises mit einem Fruchtblatt des 5. Kreises verbunden blieb; vollständiger ist diese Anomalie bei Abbildung 12 a, wo 4 A des inneren Kreises Samenanlagen tragen, somit auch den 5. Kreis (G) in sich vereinigen.

Der innere Kreis A ist von G nicht vollständig frei geworden.

Diese Anomalie war in Knospe 3 von Abbildung 15 vertreten.

Der 4. Kreis dieser 8 Blüte ist in Fruchtblätter umgewandelt und außerdem \pm mit dem 3. Blütenkreis oder äußeren Staubblattkreis verbunden; es gibt verschiedene Übergangsstufen. Dann und wann kommt hier schon Frucht in Frucht vor, nämlich dann, wenn die Fruchtblätter des 4. Kreises bereits einen geschlossenen Fruchtknoten bilden und die zum normalen Fruchtknoten vereinigten G des 5. Kreises vollständig einschließen.

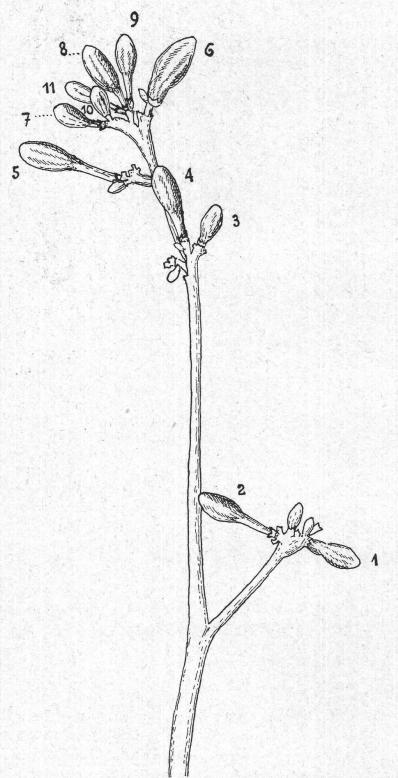


Abbildung 15.

Zweig eines sogen. männlichen Blütenstandes mit männlichen und hermaphroditischen Blütenknospen. Erklärung im Text

III.	E:				
1. S	S	S	S	S	
2. 1	P,]	P I)]	? :	P
3. G	G	G	G	G	
4. G	G	G	G		
5. G	G	G	G	G	

Abbildung 13 a und b.

A

G

G

Nicht nur der 4. und 5. Blütenkreis können somit als Fruchtblätter gestaltet sein, sondern auch der 3., und wenn alsdann jeder Kreis einen \pm geschlossenen Ring darstellt, so führt das schließlich zu einer Frucht in Frucht in Frucht. Diesen sonderbarsten Fall hat Prain (25) in Indien beobachtet.

Vier dieser hermaphroditischen Variationen (A, B, C, D) kommen ab und zu neben rein männlichen Blüten auf dem gleichen Baum vor, während die Variante 5 (E) bis heute sehr selten beobachtet worden ist.

Auf einem Blütenstandzweig eines als männlich betrachteten Baumes fand ich auf Java unter 11 Knospen 5 allem Anschein nach rein männliche Knospen, nämlich 2, 5, 8, 9 und 11 von Abbildung 15, somit vom Typus I

Somito vom 1 jp												
	3. Kreis:	A		A		A		A		A		
	4. Kreis:		A		A		A		A		A	
14 医多数	5. Kreis:	Ø		Ø		Œ		G		G		Rudiment
unter den herma	aphroditisch	en.	Kn	osp	en							
1 und 10 vom 7	Cypus III A											
	3. Kreis:	A		A		A		A		A		
	4. Kreis:		G		G		G		G		G	noch offen
	5. Kreis:	Œ		Œ		Œ		Œ		Œ		Rudiment
4 und 7 vom Typus III B												
	3. Kreis:	A		A		A		A	,	A		
	4. Kreis:		A		A		A		A		A	
	5. Kreis:	G		G	1	G		G		G		
6 vom Typus II	IC											
	3. Kreis:								STREET, STREET	A		
	4. Kreis: 5. Kreis:	\mathbf{G}	A	G	A	G	A	G	A	G	A	
3 vom Typus I	II D											

- G

G

3. Kreis:

4. Kreis:

5. Kreis:

Stimmt die einigermaßen gerechtfertigte Annahme, daß Carica Papaya durch Kreuzung verschiedener zentral- und südamerikanischer Arten zustande gekommen ist, so lassen sich schließlich alle bekannten Geschlechtsformen des Melonenbaumes und die noch möglichen Übergänge zwischen ihnen als Spaltungserzeugnisse auffassen. Die Art und Weise, wie dann diese Produkte in Erscheinung treten, hängt von der Gefäßbündelstärke der A- und G-Anlagen im jungen Sproß und damit zuletzt von der Ernährung ab.

Züchtungs- und Ernährungsversuche und nicht zuletzt eine dynamische Betrachtungsweise der Gefäßbündelstruktur werden eine Vertiefung unserer morphologischen Kenntnis von Carica Papaya gewährleisten.

II.

Carica Papaya gehört eher zu den kahlen als zu den behaarten Gewächsen. Neben den einzelligen, kurzen und dicken Haaren der Stempelnarben und den Staubfadenhaaren weist die ausgewachsene Pflanze wenig Trichome auf. Bei den Knospenteilen, jungen Blättern und Stengeln ist es anders; da besitzt der Melonenbaum eine gewisse Leichtigkeit zu Epidermisbildungen, die bei anderen Gewächsen mit Kolleteren und Intumescenzen bezeichnet worden und bis jetzt meines Wissens bei C. Papaya nicht beschrieben worden sind. Erstere sollen die Pflanzen zum Schutze ihrer zarten Organe ausbilden, heißt es (15 und 27). Entstehung und Funktion dieser für zahlreiche Gewächse zweifellos nützlichen Schutzmittel können indessen nur auf Grund einer genügenden Kenntnis des Stoffwechsels während der Entwicklung der Pflanze richtig verstanden werden.

Es ist bekannt, daß die Pflanzen der feucht-heißen Tropenzone nicht des gleichen Knospenschutzes bedürfen wie die Gewächse der sogenannten gemäßigten und kalten Klimate. Von dieser im Gefolge Schimpers (29) beinahe zum Gesetz erhobenen Regel gibt es zahlreiche Ausnahmen. Es leuchtet gewiß jedem ein, daß tropische Bäume gegen die Unbill eines harten Winters nicht geschützt zu sein brauchen. Von dieser Feststellung bis zur Behauptung, die tropischen Pflanzen könnten überhaupt des Knospenschutzes entbehren, ist ein Schritt, den vorsichtige Beobachter nie gemacht haben.

Nach Treub (35) ist Knospenschutz auch in den feucht-heißen Tropen notwendig; in den meisten Fällen könne er jedoch viel einfacher verwirklicht sein als in kühleren Gegenden, schreibt dieser Forscher. Es ist nicht ohne weiteres verständlich, daß die Hervorbringung von Drüsenzotten, deren Ausscheidung die Blatt- und Blütenanlagen der offenen Knospen und selbst die sich entwickelnden Blätter und Blütenstände schützt, wie Volkens (39), Raciborski (27) und andere beobachtet haben, einfacher sein soll als die Ausbildung von Knospen-

schuppen. Nach Raciborski stellen gerade die Kolleteren hochorganisierte pflanzliche Schleimdrüsen dar. Mit Kolleteren ($Ko\lambda\lambda\eta\eta\eta\varrho=$ Beleimer, Bekleber) hat Hanstein (15) die das Sekret bildenden und ausscheidenden Drüsenzotten bezeichnet.

Die sogenannten nackten oder offenen Knospen gehören, wie Raciborski richtig bemerkt, «keineswegs zu den weniger geschützten Organen», nur wird bei ihnen, da sie nicht durch tiefe Wärmegrade, sondern vor allem durch Austrocknen und Tierfraß gefährdet sind, «der Schutz nicht durch die Blütenhülle im engeren Sinne, sondern durch andere Organe bewirkt», und zwar durch Anhäufungen von Drüsenhaaren, Drüsen- oder Schleimzotten (Kolleteren) und Anwesenheit von Gerbstoff, Kalkoxalat, Kieselsäure, Stacheln usw.

Bei Garcinia Mangostana L. (Clusiaceae) habe ich vor 22 Jahren auf einen interessanten Knospenschutz hingewiesen (34). Die Beschirmung des ersten normalen Blattpaares durch schuppenförmige Blätter ist zweifelsohne höchst einfach, aber bei den folgenden Blättern ist dieser Schutz nichts weniger als einfach: Blattanlage und Vegetationsscheitel des Stengels sind am Grunde durch einen Kranz mehrzelliger Haare eingehüllt und liegen außerdem in einer Höhle, die durch die

Basis der Stiele des ersten normalen Blattpaares gebildet ist.

In der gleichen Veröffentlichung habe ich darauf hingewiesen, daß die Vegetationsscheitel und die Blatt- und Blütenanlagen auch bei C. Papaya auf wirksame Art durch Kolleteren gegen Austrocknung und gewisse kleine Schädlinge geschützt sein können, daß möglicherweise die frühzeitig zwischen den Blattanlagen am Grunde der Blattstiele und an der Basis der Blattspreite sich schnell entwickelnden Kolleteren die andern Organanlagen des Vegetationsscheitels auseinander zu treiben vermögen. Ihre Entwicklung schien mir in der Tat für den Knospenzustand eines Sprosses und dessen Blatt- und Blütenanlagen von großer

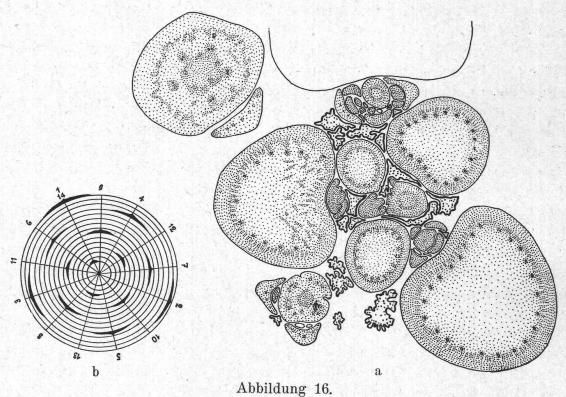
Bedeutung zu sein.

Tafel 25, Abbildung a, zeigt ganz junge Blattanlagen, bei denen die Unterseite der Blattspreiten beinahe vollständig von Kolleteren eingehült ist und wo zwischen den kurzen Blattstielchen größere und gelappte Drüsenzotten sitzen; hier wie dort werden die zartesten Teile durch die Sekrete der Kolleteren feucht erhalten, so daß ihre Entwicklung durch Wasserverlust keineswegs gehemmt oder gar gefährdet werden kann. Das Kolleteren-Sekret ist dünnflüssig-milchig und erinnert an den Milchsaft der Carica-Milchröhren; es hat wahrscheinlich auch dessen eiweißabbauende Eigenschaften. In den Tropen sah ich oft in der Kolleteren-Ausscheidung zwischen den Primordien des Vegetationsscheitels kleine, tote Insekten, wie man sie auf Pinguicula-Blättern antrifft. Damit soll aber nicht ausgesprochen sein, C. Papaya sei bei den insektenfressenden Pflanzen unterzubringen. Säure, die in Verbindung mit proteolytischen Fermenten bei den insektivoren Pflanzen den

Eiweißabbau erlaubt, scheint von dem Kolleteren-Epithel auf Grund einer Färbung mit Kongorot nicht ausgeschieden zu werden.

Nicht bloß die Unterseite der jungen Blattspreiten ist durch Kolleteren gegen unerwünschten Insektenbesuch und Austrocknung geschützt, sondern auch die Oberseite eines schon in der Anlage neunlappigen Blattes besitzt zahlreiche Kolleteren (siehe Tafel 25, Abbildung b).

Ein Querschnitt durch den Vegetationsscheitel zeigt, wie die Kolleteren die Räume zwischen den einzelnen Primordien ausfüllen.

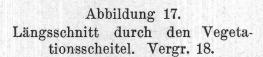


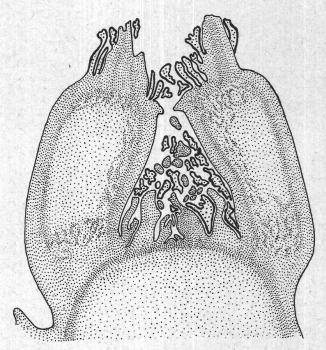
a: Querschnitt durch den Vegetationsscheitel. Die Kolleteren sind stärker umrandet und punktiert als die Primordia. Vergr. ca. 15.

b: Schema der 5/13-Blattstellung in der Knospe.

Beiläufig möchte ich hier bemerken, daß bei einem solchen Schnitt die Blattstellung sich viel leichter bestimmen läßt als am jungen Stämmchen, dessen Streckung eine Verschiebung der Blattanlagen zur Folge haben kann. Sie ist, wie aus der Abbildung 16 b ersichtlich ist, ⁵/₁₃. Der Winkel oder die Divergenz zwischen dem ersten und dem nächstfolgenden Blatte macht ⁵/₁₃ des Stengelumfanges aus und beträgt somit 138° 27′40″. Ob die von Rüger (28) für C. Papaya angegebene ²/₅-Stellung in gewissen Fällen auch in der Knospe verwirklicht ist, konnte ich nicht beobachten.

Ein Längsschnitt durch den Vegetationsscheitel (Abbildung 17) zeigt besonders schön, wie die beiden größeren Blattanlagen (Blattstiele) eine Höhle bilden, wo die zartesten Elemente des Sproßendes durch Kolleteren bedeckt sind, und die enge Öffnung der Höhle ist ferner noch durch die sich an der Basis der Blattoberseite entwickelnden





Drüsenzotten geschlossen. Die Kolleteren von Ober- und Unterseite an der Basis eines jungen Blattes sind vermittelst folgender Abbildung eines Querschnittes durch diese Stelle noch deutlicher dargestellt.



Über Entstehung, Funktion, Altern und Tod der Carica-Kolleteren ist kurz folgendes zu sagen: Sie entstehen aus der Epidermis und entwickeln sich rasch.

Sie stellen die Pflanzenorgane dar, die zuerst zur vollen Ausbildung gelangen (15). Sie haben einen intensiven Stoffwechsel, wofür auch die Anlage von Spaltöffnungen auf ihnen spricht. Ihre Zellen sind reicher an Inhalt als die übrigen Epidermiszellen; sie enthalten feine Stärke-

körner und einen im Verhältnis zur Zellgröße mächtigen Kern, desgleichen ist die Nukleole im Vergleich zum Nukleus sehr groß. Mit dem schnellen Wachstum der Drüsenzotten geht Hand in Hand ihr plötzliches Altern und ihre frühzeitige Verkalkung.

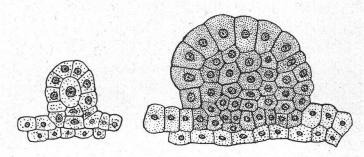


Abbildung 19. b

a: Ganz junges Stadium einer Kolletere. Vergr. 300.

b: Älteres Stadium. Vergr. 375.

Jede Kolleterenzelle ist ein chemisches Laboratorium. Zwischen den Epidermis- und den Innenzellen kommt es zu einer Arbeitsteilung. Erstere werden zu einem typischen Drüsenepithelium; sie erzeugen den Schleim und scheiden ihn aus. Die Innenzellen sind insofern an dieser Arbeit beteiligt, als sie die bei der Schleimbildung als Abbauerzeugnis entstandene Oxalsäure durch Bindung an Kalzium unschädlich machen, so daß schließlich beinahe in jeder Innenzelle ein Kalziumoxalat-Monohydrat sich vorfindet. Daß bei diesen chemischen Umsetzungen Protoplasma und Zellkerne stark in Mitleidenschaft gezogen werden, ist begreiflich. Von Protoplasma und Zellkern bleibt nur eine dünne Schicht und ein durch die Kristalldruse in die Ecke gedrängter, stark verminderter Kern mit unregelmäßigen Konturen zurück. Vielfach scheidet sich das Kalziumoxalat so lange ab, bis Kern und Protoplasma verschwunden sind.

In den Epithelzellen ist während ihrer größten Tätigkeit von Protoplasma und Kern nichts zu sehen; sie sind prall gefüllt mit Schleim, der alle anderen Zellbestandteile bedeckt. Ist das Sekret nach außen befördert, so scheinen Protoplasma und Kern normal zu sein, obwohl ihre Färbbarkeit stark abgenommen hat. (Siehe Tafel 24, Abbildungen b1 und b2.)

Die Frage Hansteins (15), wie die sonderbare Genossenschaft von Gummischleim und oxalsaurem Kalk phytochemisch zustande komme, können wir heute nicht viel besser beantworten, als die Botaniker es vor 75 Jahren getan haben. Über die Herkunft der Oxalat-Ionen gibt es heute verschiedene Ansichten. Kommen sie bei der CO₂-Assimilation oder bei der Oxydation von Kohlenhydraten oder beim Aufbau von Reserveeiweiß oder bei dessen Abbau (Desaminierung) usw. zustande? (14)

Hinsichtlich der zweiten Frage Hansteins, ob die Oxalatkristalle Ziel oder ein unvermeidliches Nebenprodukt einer sonst zu unbekanntem Zweck nützlichen Reaktion seien, glauben wir dahin beantworten zu können, daß die Oxalatkristalle gewiß nicht Ziel sind, sondern sie kommen zwangsläufig bei der Ausfällung der giftigen Oxalsäure zustande, die bei den für die jungen Blatt- und Blütenanlagen zweifellos nützlichen Reaktionen als Abfallstoff entsteht.

Über die Art und Weise der Schleimausscheidung kann ich nichts mitteilen. Eine Ansammlung des Sekretes zwischen Zellhaut und Kuticula und ein Zerreißen der letzteren, wie es Hanstein angibt und wie es andere Untersucher von ihm übernommen haben, konnte ich nicht feststellen. Ganz erschöpfte, alte Kolleteren zeigen keine Zellulosereaktion mehr; sie färben sich vielmehr mit Chrysoidin gelb. Die Zellen des Epitheliums sind leer, und die Innenzellen beherbergen nahezu ausnahmslos Kalziumoxalat-Monohydrat in Drusenform.

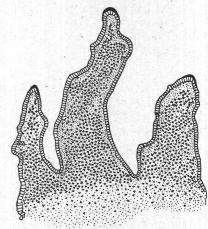


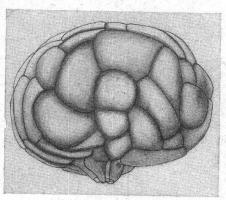
Abbildung 20.

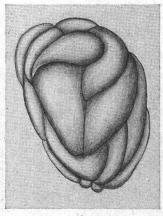
Alte Kolleteren von jungen Blättern. An der Spitze der Kolleteren vertrockneter Schleim. Innerhalb der Epitheliumsschicht sind beinahe alle Zellen mit Kalziumoxalat-Drusen angefüllt. Vergr. 47.

Betrachtet man diese mit Kutin überzogenen Kristallhäufchen unter dem Mikroskop, so ist man zu der Annahme geneigt, daß sie auf Insekten abschreckend wirken könnten. Sie sind jedoch in Wirklichkeit so klein, daß sie auf einem üppig wachsenden Organ von kleinen Insekten leicht umgangen und wahrscheinlich kaum beachtet werden. Vollends an ausgewachsenen Organen erkennt sie das unbewaffnete Auge nur noch als graue, vertrocknete, winzige Schüppchen, die als «Kehrichtablagerung» eines Jugendstadiums auf der Pflanze zurückgeblieben sind. Von irgendeinem Nutzen für das sie tragende Gewächs kann keine Rede mehr sein.

Ausgesprochen ephemere und deshalb unwichtige aber nichtsdestoweniger interessante Epidermisbildungen sind die *Intumescenzen* bei C. Papaya. Den Namen Perldrüse (von Meyen, 1837) lehne ich ab, denn unter Drüsen werden allgemein Zellen oder Zellgruppen verstanden, die irgend etwas ausscheiden. Die Bezeichnung Intumescentia ist von Sorauer (33) eingeführt worden, und er versteht darunter eine knötchenförmige oder pustelartige Gewebeauftreibung (von «in tumescere» = aufschwellen, aufblähen). Will man unbedingt ein deutsches Wort für diese Gebilde, so entspricht der Ausdruck Perlbläschen (de Bary 1877) der Wirklichkeit besser.

Die Zahl der Veröffentlichungen über die Intumescenzen ist beträchtlich, und Miss Dale (10) teilt diese in mehrere Klassen ein, je nach Form und Ursprung. Bei C. Papaya sind sie von wechselnder Form und Größe.





a

Abbildung 21.

b

- a: Freiliegende Intumescenz eines zweijährigen Stämmchens. Vergr. 45. Natürl. Größe: Länge 0,77 mm, Breite 0,92 mm.
- b: Freiliegende Intumescenz eines Blattstieles. Vergr. 55. Natürl. Größe: Länge 0,65 mm, Breite 0,43 mm.

Die größte Intumescenz, die ich bis jetzt bei C. Papaya beobachtet habe, hatte einen Durchmesser von 1,5 mm. Die Perlbläschen erscheinen an den ein- bis zweijährigen Stammgliedern, an Blattstielen und an der Unterseite der Blätter über Nerven jeden Ranges. Damit tritt eine enge Beziehung der Intumescenzen zu den wasserleitenden Elementen des Blattes zutage.

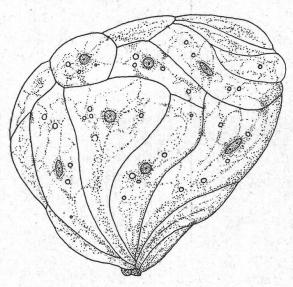


Abbildung 22. Wie Abbildung 21 b, aber nach Objekt unter Deckglas gezeichnet. Vergr. 73.

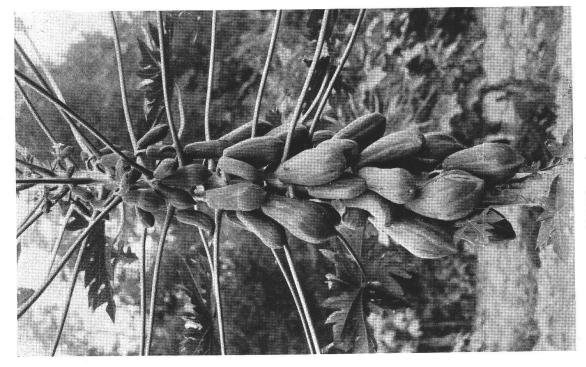
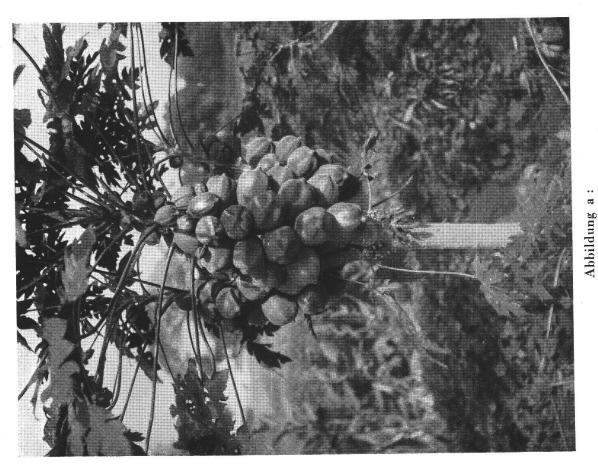


Abbildung b: Hermaphroditische Carica Papaya, 1½ Jahre alt. Photographie P. J., Manila, Philippinen.



Weiblicher Melonenbaum. Aufnahme des Depart. für Landwirtschaft des Staates São Paulo, Brasilien.

Tafel 23



Abbildung b:

Verzweigter monoecischer Melonenbaum beim Ossuario in Corumbá am Rio Paraguay, 19. Gr. s. Br., Brasilien. An den Enden der langen männlichen Blütenstände unregelmäßig entwickelte Früchte.

nachher entwickelte er männliche Blüten an langen, herunterhängenden Rispen. Der zweite Baum ist verzweigt, und vermutlich sind beide früher geköpft worden.

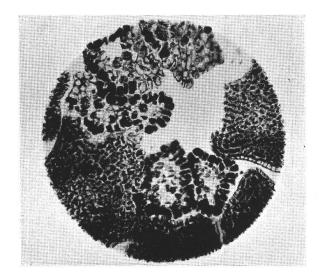
lichen, kurzgestielten Früchte wie beim Baume rechts daneben);

Baum links war wahrscheinlich früher weiblich (siehe die rund-





Abbildung a: Vegetationsscheitel mit Blattanlagen. Ungefähr nat. Gr. Auf dem Blattstiel rechts sind Intumescenzen zu erkennen; die dunkeln Körperchen am Grunde der Blattstiele sind Kolleteren.



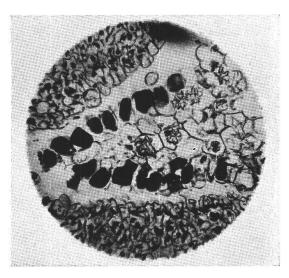


Abbildung b1 und b2: Photographie eines Querschnittes durch Knospenteile. Die Epitheliumzellen der die Räume zwischen den Blattanlagen ausfüllenden Kolleteren sind zum großen Teil mit Sekret gefüllt. b1: Vergr. 460; b2: Vergr. 720.

Tafel 25

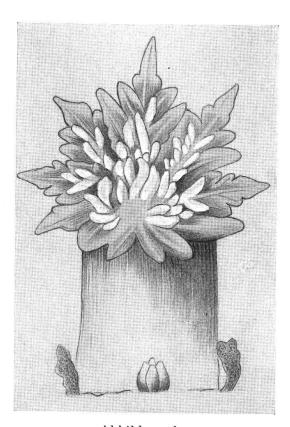


Abbildung b:
Oberseite einer ganz jungen Blattspreite mit Kolleteren. Vergr. 47.
Zu beiden Seiten der Blattstielbasis Kolleteren und in der Mitte eine winzige Knospe.

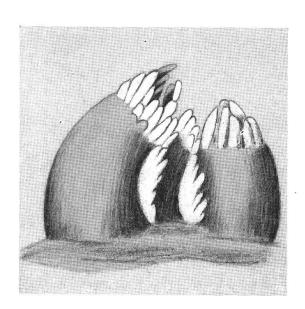


Abbildung a:

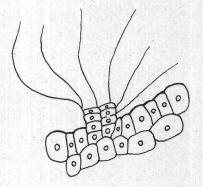
Vegetationsscheitel mit Blattanlagen. Die Blattspreiten sind vollständig durch die am Grunde ihrer Unterseite gebildeten Kolleteren eingehüllt. Vergr. 47.

Auf schmaler Basis erheben sich nicht sehr zahlreiche Zellen, die einen etwas abgeplatteten Kern mit Kernkörperchen enthalten. Protoplasma ist wenig vorhanden, und grüner Farbstoff ist kaum zu erkennen, denn durch die Teilung weniger Epidermiszellen sind die in diesen anwesenden Chlorophyllkörner auf eine größere Anzahl Zellen verteilt worden, und durch rasche und starke Vergrößerung dieser Zellen hat der grüne Farbstoff eine weitere Verdünnung erlitten. Im Protoplasma sind Stärkekörner sehr selten, Fetttröpfchen dagegen häufiger.

Wie entstehen die Intumescenzen bei C. Papaya? Da sie große Ähnlichkeit mit den Ampelopsis-Perlbläschen haben, könnte man annehmen, daß beide auf die gleiche Weise entstehen, nämlich durch Streckung von Mesophyllzellen in die unterhalb der Spaltöffnung liegende Atemhöhle hinein und schließlich durch Emporhebung der Epidermis samt den Stomaten.

Nach meinen Untersuchungen teilen sich aber bei C. Papaya nur die Epidermiszellen, und die nach außen geschobenen kleinen Zellen erfahren in kurzer Zeit weit eher eine übermäßige Vergrößerung denn eine Vermehrung.

Abbildung 23.
Entstehung einer Intumescenz aus der Epidermis
Vergr. 266.



Die kürzeste Zeit, die bei C. Papaya zur Bildung einer Intumescenz von der Größe eines kleinen Stecknadelkopfes nötig ist, beträgt etwa zwei Stunden, im allgemeinen braucht es aber dazu bis zu 12 und mehr Stunden. Die Intumescenzen fallen infolge ihrer schwachen Verbindung mit den Fußzellen leicht ab. Geschieht dies in ruhiger Luft und ohne Berührung durch Insekten nicht, so welken sie nach ungefähr 12 Stunden, schrumpfen ein und bleiben auf dem grünen Organ als dunkle Punkte sichtbar. Es ist wahrscheinlich, daß die Fußzellen der Perlbläschen weiter wuchern und zur Bildung von Lentizellen Anlass geben, die auf älteren Stämmchen eine hellgraue Sprenkelung verursachen.

Wie kommen nun Spaltöffnungen an die Spitze dieser glänzenden Bläschen? Sie sind von Dale und anderen bei den Intumescenzen von Vitis und Ampelopsis festgestellt worden, und ich habe sie ausnahmsweise auch bei C. Papaya beobachtet.

Wie in zwei Stunden ein gewiß nicht einfacher und verschiedenen Funktionen dienender Apparat mit Stärkekörnern, Membranverdickungen usw. in den Schließzellen auf der Intumescenz entstehen kann, ist mir ein Rätsel und läßt am Ende doch an die Möglichkeit denken, daß die Stomaten in einzelnen Fällen auch durch Teilung und Streckung der epidermalen Geleitzellen emporgehoben werden können. Der Satz Küsters (19), «daß die Beziehung zu den Spaltöffnungen unmöglich allen Intumescenzen zukomme», hat, wie ich vermute, selbst auf die Intumescenzen einer einzelnen Art (hier C. Papaya) bezogen, Geltung.

Welches sind die Ursachen der Intumescenz-Bildung, die, obwohl sie nur bei jungen und lebhaft assimilierenden Organen vorkommt, doch einen leicht morbiden Zustand verrät, da sie für die Pflanze einen allerdings kleinen Verlust bedeutet?

Miss Dale unterscheidet zwischen äußeren und inneren Kräften, die dabei eine Rolle spielen, und kommt bei ihren Untersuchungen hinsichtlich der ersteren zum Schluß, daß feuchte Luft, Wärme, Sauerstoff und in gewissen Fällen auch das Licht die Entstehung von Intumescenzen begünstigen. Sorauer und Küster lassen den Einfluß von Wärme und Feuchtigkeit gelten, sind jedoch in bezug auf die Wirkung des Lichtes anderer Meinung. Lichtarmut, schreibt Sorauer, kennzeichne gerade die Zeit, in der am meisten Intumescenzen entstünden.

Meine während des Winters unternommenen Laboratoriumsversuche mit C. Papaya, die hohen Wärmegraden, großer Boden- und Luftfeuchtigkeit, hohem Luftdruck, Unterdruck, schwachem Tageslicht, elektrischem Licht von wechselnder Stärke und unter Glasglocken gelbem, rotem, blauem Licht und Dunkelheit ausgesetzt worden war, bewirkten im Laufe mehrerer Monate nicht eine nennenswerte Bildung von Intumescenzen. Als aber die warmen Sommertage kamen, hatte sich die bei den früheren Versuchen verwendete Pflanze wieder erholt, und ich stellte in der mit ihr beschickten Glasglocke, die an einem Südfenster stand, des Nachmittags Wärmegrade von 35-38° C fest. Bei diesen Temperaturen und grellem Sonnenlicht, dessen Strahlen allerdings hinter Fensterscheibe und Glasglocke nicht voll zur Wirkung kommen konnten, erschienen die Intumescenzen massenhaft. Jeden Tag konnte ich vom obersten Stengelglied und von den Blattstielen Dutzende der glänzenden Kügelchen weglesen. Durch sachte Berührung mit einem befeuchteten Stift ließen sie sich von ihrer Unterlage, womit sie nur durch wenige und kleine Zellen schwach verbunden sind, wegnehmen. Sobald aber bei Regenwetter die Temperatur sank, und die Belichtung schwächer wurde, nahm ihre Zahl ab, und bei Wärmegraden von 10-15 hörte ihre Bildung vollständig auf. Es ist noch zu erwähnen, daß die Pflanze in einen Topf mit guter Gartenerde gepflanzt war, der während der ganzen Versuchsdauer in einer Schale mit Wasser stand.

Ich werde mich hüten, das Ergebnis dieses mit einer einzigen Pflanze unternommenen Versuches zu verallgemeinern. Zu schnelle Verallgemeinerungen führen bekanntlich zu Irrtümern und Mißhelligkeiten. Aber auf Grund der Untersuchungen von Sorauer, Küster, Dale u. a. gestatte ich mir, aus meinem Versuch den Schluß zu ziehen, daß beim Zustandekommen der Intumescenzen bei C. Papaya Wärme und Feuchtigkeit eine große Rolle spielen; aber auch die Belichtung ist wichtig. Daß C. Papaya dem Lichte gegenüber recht empfindlich ist, hat mir ein anderer Versuch gezeigt: Die Pflanze verliert die Blätter, wenn sie tagsüber dem gewöhnlichen Tageslicht ausgesetzt war und dann des Nachts elektrisch beleuchtet wurde, desgleichen, wenn man sie zuerst unterbrochen und nachher fortdauernd elektrisch beleuchtete. Die sich bei veränderter Belichtung neu entwickelnden Blätter bleiben einfacher, und zwar vor allem dann, wenn sie in ganz jungem Zustande beleuchtet wurden.

Nach Schrenk (30) ist die äußere Ursache der Intumescenzbildung bei Kohlpflanzen die Bespritzung mit Kupfersalzen. Der dadurch auf das Blattgewebe ausgeübte Reiz soll in gewissen Zellen zur Entstehung oxydierender Enzyme führen, die, wie Schrenk annimmt, ihrerseits eine übertriebene Vergrößerung der Zellen auslösen.

Miss Dale bezeichnet als innere Ursache, die zur Bildung von Intumescenzen führen soll, die Oxalsäure; diese sei die osmotisch wirkende Kraft, welche die große Turgescenz in den Zellen der Intumescenzen herbeiführe. Damit wären wir wieder wie bei den Kolleteren bei der fatalen Oxalsäure angelangt. Die Hypothese Miss Dales hat vieles für sich. Es ist auffallend, daß Kolleteren und Intumescenzen in ihren Anfangsstadien sich morphologisch gleichen. Und sind sie einander morphologisch ähnlich, so sind sie es wahrscheinlich zuerst auch physiologisch. Warum wird aber bei den Intumescenzen die Oxalsäure nicht an Kalzium gebunden, das doch gewiß im Zellsaft auch vorhanden ist wie bei den Kolleteren? Warum werden anderseits die Kolleterenzellen nicht wie die der Intumescenzen vergrößert? Aus welchen Gründen wird bei größerer Trockenheit, geringerer Wärme und schwächerer Belichtung weniger Oxalsäure gebildet? Diese und andere physiologische Fragen drängen sich bei der Untersuchung der höchst merkwürdigen Carica Papaya auf und bleiben vorderhand unbeantwortet.

Schriftenverzeichnis.

- 1. Baillon, M.-N. Un nouveau mode de monoecie du Papayer. Bull. mens. de la Soc. Linn. de Paris 1887.
- 2. Bernard, Ch. Sur une anomalie des fruits de Carica Papaya. Annales du Jard. Bot. de Buitenzorg, 2° série 8, 56-68. 1908.
- 3. Boorsma, W. G. Afwijkingen in den bloei bij Papaya. Buitenzorg 1915.

4. Brown, R. Botany of Congo. 1818.

5. Candolle, A. de. Géographie botanique raisonnée. 1855.

6. — Prodromus systematis naturalis, regni vegetabilis, ordo 174 Papayaceae, p. 413. 1864.

7. — Origine des plantes cultivées, p. 233. 1883.

- 8. Clercq, F.S.A.de. Nieuw Plantkundig Woordenboek voor Nederlandsch-Indië. 1909.
- 9. Correa do Mello and R. Spruce. Notes on Papayaceae. Journ. and Proceed. Linn. Soc. 10, 1. 1869.
- 10. Dale, Miss E. Further experiments and histological investigations on intumescenses, with some observations on nuclear division in pathological tissues. Philosoph. Transactions of the Royal Soc. of London. Ser. B, 198, 221. 1905.

11. Eichler, A.W. Blütendiagramme. S. 445. Leipzig 1875.

- 12. Ernst, A. On Papaya vulgaris DC. Seemanns Journ. of Botany 3, 1865 und 4, 81. 1886.
- 13. Forbes, H. O. Carica Papaya at Bantam, Java. Ibid. New ser. 8, 313. 1879.
- 14. Frey-Wyßling, A. Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. 1935.
- 15. Hanstein, Joh. Über die Organe der Harze und Schleimabsonderung in den Laubknospen. Bot. Ztg. 26. 1868.
- 16. Harms, J. E. Über einige Carica-Arten aus Südamerika usw. Notizbl. d. Bot. Gartens Berlin-Dahlem 8, 91. 1922.
- 17. Heyne, K. De nuttige Planten van Nederlandsch-Indië. Batavia 1927.
- 18. Higgins, J. E. Growing melons on trees. Journ. of Heredity 7, 208. 1916.
- 19. Küster, G. Über experimentell erzeugte Intumescenzen. Ber. d. d. bot. Ges. 21, 452. 1903.
- 20. Pathologische Pflanzenanatomie. 1916.
- 21. Lanessan, J.-L. de. Les plantes utiles des colonies françaises. Paris. 1886.
- 22. Martius, C. F. Ph. Über die Pflanzennamen in der Tupisprache. München 1851.
- 23. Masters, M.T. Pflanzen-Teratologie. Übersetzung von Udo Dammler, S. 227 und 230. 1885.
- 24. Müller, F. und Müller, H. Die Blumen des Melonenbaumes. Kosmos 1883, S. 62. 1883.
- 25. Prain, D. A case of Pleiotaxy of the Gynoeceum. Proceedings of the asiatic society of Bengal. April 1896.
- 26. Preuß, P. Über Kakaobau und andere Plantagenkulturen. Tropenpflanzer 8, 1—79. 1907.
- 27. Raciborski, M. Die Schutzvorrichtungen der Blütenknospen. Flora 81, 151. 1895.
- 28. Rüger, G. Beiträge zur Kenntnis der Gattung Carica. Diss. Erlangen 1887.
- 29. Schimper, A.F.W. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. 1898.
- 30. Schrenk, H. von. Intumescences formed as a result of chemical stimulation. 16. ann. report of the Missouri Bot. Gard. 1905.
- 31. Solms-Laubach, Graf zu. Die Heimat und der Ursprung des kultivierten Melonenbaumes Carica Papaya. Bot. Ztg. 47. 1889.

- 32. Sorauer, P. Über Intumescenzen. Ber. d. d. bot. Ges. 17, 456. 1899.
- 33. Handbuch der Pflanzenkrankheiten I, 435-449. 1909.
- 34. Sprecher, A. Etude sur la semence et la germination du Garcinia Mangostana. Rev. gén. de Bot. 31, 513. 1919.
- 35. Treub, M. Iets over knopbedekking in de Tropen. Handelingen van het eerste Nederlandsch Natuur- en Geneeskundig Congres, gehouden te Amsterdam 1887.
- 36. Usteri, A. Estudos sobre Carica Papaya L. Extrahido do Annuario da Escola Polytechnica de S. Paulo 1907.
- 37. Studien über Carica Papaya L. Ber. d. d. bot. Ges. 25, 485. 1907.
- 38. Van Tieghem, Ph. Structure de l'ovule des Caricacées et place de cette famille dans la classification. Bull. du Muséum d'hist. nat. 8, 436. Paris 1902.
- 39. Volkens, G. Über Pflanzen mit lackierten Blättern. Ber. d. d. bot. Ges. 8. 1890.