

DIE TOMATE

HERWIG TEPPNER

Die Tomate — österreichisch der Paradeis oder der Paradeiser (KRANZMAYER 1976: 311; GRIMM & GRIMM 1935: 677) — ist heute eine Weltwirtschaftspflanze von großer Bedeutung. Der Grund für die allgemeine Beliebtheit liegt wohl in der vielseitigen Verwendbarkeit: Natur oder gesüßt als Obst genossen, sauer und/oder mit Salz als Gemüse genutzt, püriert in Form von Tomatenmark, oder konzentriert und entsprechend gewürzt als Ketchup sind Tomaten aus kaum einem Haushalt wegzudenken. Weiters macht der Gehalt an verschiedenen Vitaminen, Mineralstoffen und Spurenelementen (vgl. z. B. LIST & HÖRHAMMER (1976: 598-601), DUKE (1985: 285-286), UNTERHOLZNER (1976: 42-48) oder die Inhaltsstofftabellen in SCHERZ & SENSER (1989: 664-666) und ELMADFA et al. (1989a: 24-25; 1989b)) die Tomate zu einer gesunden Frucht.

Lediglich im Falle von Nierenleiden (Calcium-Oxalatsteinen) gilt die Tomate nach einer zumindest bei uns fast allgemein verbreiteten Meinung wegen eines angeblichen Oxalsäuregehaltes als verboten; in diesem Sinne wird z. B. in WELSCH (1965: 184) von der Tomate abgeraten. In den 60er-Jahren aber setzte offenbar ein Meinungsumschwung ein (WENGER 1964: 140 "Tomate in eingeschränktem Maße gestattet"). Nach neuer Literatur, z. B. SCHERZ & SENSER (1989: 665), ELMADFA et al. (1989b: 67) und LINDER (1985: 136), ist in der Tomatenfrucht Oxalsäure nicht oder nur in Spuren enthalten. In neuen Diätetik-Lehrbüchern (z. B. GÖTZ & RABAST 1987, KASPER 1987, HEEPE 1990) gilt daher die Tomate in diesem Zusammenhang als unbedenklich. Nach KASPER (1987: 372) geht die frühere, irri-

VERWANDTSCHAFT, GESCHICHTE, BLÜTENÖKOLOGIE

Meinung auf die Publikation einer falschen Konzentrationsangabe zurück (vgl. auch GESSNER/ORZECZOWSKI 1974: 80). Man könnte höchstens noch den Gehalt an Vitamin C erwähnen, weil dieses zu Oxalsäure metabolisiert wird (KASPER 1987: 372; POGGLITSCH 1992: 213). Verbleibt also als Einschränkung offenbar nur der Kaliumgehalt der Früchte, der im Falle von Kaliumreduktionskost, die bei manchen Nierenleiden notwendig ist, berücksichtigt werden muß (GÖTZ & RABAST 1987: 73-78).

Zucker (Glukose, Fruktose u. a.), Fruchtsäuren (Äpfel-, Zitronensäure u. a.), Bitterstoffe und flüchtige Bestandteile

bestimmen den Geschmack (HEINE et al. 1987; DUDEN & WOLFF 1987; DUDEN 1989; UNTERHOLZNER 1976: 46-47; HERRMANN 1992). Das Öl der Samen kann als Speiseöl, zur Margarine- oder zur Seifenherstellung genutzt werden.

Die schöne Farbe roter Tomaten wird durch das Carotinoid Lycopin bedingt, das im Zuge der Reifung vor allem in den äußeren Schichten der Frucht akkumuliert wird. In geringer Menge ist β -Carotin vorhanden. Lycopin und β -Carotin werden in verschiedenen Chromoplastentypen (GOODWIN 1980: 171-173) gebildet. Durch Mutation entstanden im Laufe der Evolution der Tomate verschiedene andere Farbtypen; auch durch Einkreuzung von Genen von Wildtomaten (z. B. *L. cheesmanii*, mit hohem Gehalt an β -Carotin) kann das Carotinoidmuster der Früchte beeinflußt werden. [Zu Carotinoiden in der Tomate vgl. z. B. LEHMANN (1955: 27), UNTERHOLZNER (1976: 43-45), RICK (1978: 74-75), GOODWIN (1980), BRIT-

SUMMARY

The tomato — affinities, history, flower ecology

Some characters which were important in the evolution of *Lycopersicon*, especially carotenoids in the fruit, selfincompatibility/selfcompatibility, stigma exertion/inclusion and number of carpels are discussed. For *L. glandulosum* natural habitat, flowers, one of the pollinators and fruits are shown in figures. In *L. pimpinellifolium* s. l. (sensu RICK) with the advanced characteristics of red fruits and selfcompatibility these features are combined in the northern populations with the more primitive ones of showy corollas and exerted styles. The assumption that the first cultivars of *L. esculentum* in Europe had exerted styles is confirmed by a woodcut in DODONAEUS 1574. The pollinators mentioned for *Lycopersicon* in W South America are listed. In Central Europe, besides *Bombus terrestris* and *B. pascuorum*, females of *Prosopis gibba* (Colletidae, Hylaeinae) were observed as buzz pollinators of *Lycopersicon* (figures !).

TON (1988), LAVAL-MARTIN et al. (1975), THOMAS & JEN (1975), CLOUGH & PATTENDEN (1983), FRECKNALL & PATTENDEN (1984) und TOMES & QUACKENBUSH (1958).]

Von den vielen sonstigen Inhaltsstoffen mit interessanter biologischer Wirkung sei nur auf die Steroidalkaloide Tomatidin und zum Teil auch Demissidin (SCHREIBER 1979) etwas näher eingegangen, die in der Pflanze in Form wasserlöslicher Glykoside vorliegen (RODDICK 1979): Tomatin und Demissin wirken für Kartoffelkäfer (und andere Insekten) abschreckend und giftig (RODDICK 1974: 20; HARBORNE 1988: 169-170), Tomatin wirkt überdies antimykotisch (RODDICK 1974: 9, 18-19; SCHLÖSSER 1983). Tomatin ist in Tomatenblättern zu ca. 0,1-2% (gelegentlich werden noch höhere Werte angegeben) vorhanden (RODDICK 1974: 15; 1979: 226); der Gehalt variiert sehr, hängt von genetischen Faktoren ab (Sortenunterschiede!) und schwankt außerdem nach dem Entwicklungsstadium der Pflanzen, nach Jahreszeit und Umweltbedingungen. Nach neueren Arbeiten soll oral aufgenommenes Tomatin nicht giftig sein — ausgenommen in sehr hohen Dosen, wobei die Angaben allerdings divergieren: LD₅₀ = 500 mg/kg Körpergewicht bei der Maus (RODDICK 1974: 20); 900-1000 mg/kg Tod bei der Ratte innerhalb 24 h (WILSON et al. 1961: 40); NISHIE et al. (1975: 661) geben die LD₅₀ nur nach intraperitonealer Applizierung an (LD₅₀ = 33,5 mg/kg bei der Maus); 30-100 mg/kg i. p. sind beim Kaninchen nicht letal. Dennoch ist mit der Giftigkeit von Tomatenkraut für Mensch und Haustiere zu rechnen (RODDICK 1974: 20-21; KINGSBURY 1964: 284), wenn auch die Giftwirkung anscheinend nicht dramatisch ist, denn in Standardwerken über Giftpflanzen wie FROHNE & PFÄNDER (1982: 214) und TEUSCHNER & LINDEQUIST (1987: 452) sind keine warnenden Hinweise enthalten. Möglicherweise sind auch andere Verbindungen als das Tomatin für die Giftwirkung verantwortlich. Diese Frage hat insofern praktische Bedeutung, als die Beseitigung der großen Mengen Tomatenkraut, die bei der Industrietomaten-Produktion anfallen, zum Problem wird, eine Verfütterung aber nicht möglich ist. Der Tomatingehalt der Fruchtknoten bald nach der Anthese kann durch das Dominieren der Synthese über den Abbau (ELTAYEB & ROD-

DICK 1985) um das fünf- bis zehnfache höher liegen als in der übrigen Pflanze (RODDICK 1974: 15; 5 % der Trockensubstanz: SANDER 1956: 390). Mit dem Heranwachsen der Früchte geht die Alkaloidkonzentration durch Abbau des Aglykons rasch zurück (unter 0,1 %) um schließlich bei der Reife ganz oder fast ganz (0,05 % und darunter) zu schwinden (RODDICK 1974: 15-18; ELTAYEB & RODDICK 1985; SANDER 1956, 1958; CHROBOCZEK 1976: 207; WALL & DAVIS 1972). Verschiedene Meinungen darüber, ob reife Tomaten tomatinfrei sind, oder dieses noch in Spuren enthalten ist, könnten durch Untersuchung von Früchten in verschiedenen Reifestadien bedingt sein (RODDICK 1974: 16).

Die bei einem Teil der *Lycopersicon*-Arten durch Drüsenhaare reichlich abgeschiedenen schleimig-klebrigen Sekrete (BURKE et al. 1987; KING et al. 1990) schützen ebenfalls vor manchen Schadinsekten. Das ätherische Öl der Drüsenhaare der Tomatenpflanze, das bei empfindlichen Personen hautreizend wirken kann (LIST & HÖRHAMMER 1976: 600) enthält als Hauptbestandteile β -Phellandren, β -Caryophyllen und Sabinen (URBASCH 1986).

Außerdem ist die Tomatenpflanze ein wichtiges Forschungsobjekt für Pflanzenphysiologie, Genetik und genetische Manipulation [vgl. z. B. die aus der Verschmelzung einer Kartoffel- und Tomatenzelle entstandene "Tomoffel", z. B. MELCHERS et al. (1978), die allerdings meines Wissens bisher keine direkte praktische Bedeutung im Sinne neuer Kultursorten erlangt hat]. Die Tomate zählt mit über 1000 erfaßten Erbanlagen, von denen für ca. 230 der Platz in den Chromosomen in genetischen Chromosomenkarten festgelegt werden konnte (RICK 1974; RICK & YODER 1988; BONIERBALE et al. 1988), zu den in genetischer Hinsicht am besten erforschten Pflanzen (RICK 1991).

Der gewaltige Aufstieg der Tomate als Kulturpflanze ist allerdings relativ jungen Datums und setzte erst nach Beginn unseres Jahrhunderts ein. Bis zum Jahre 1905 scheinen Tomaten in der Warenstatistik Deutschlands nicht auf. 1906 kommt die erste ertragreiche deutsche Sorte auf den Markt [cv. Lukullus, BRÜCHER (1977: 382)]. 1937 wurden in Deutschland bereits auf über 2000 ha Tomaten gebaut [für

die USA vgl. RICK (1978: 67, 76)] und heute beträgt die Weltproduktion für den Handel etwa 60 Millionen Tonnen pro Jahr. Die moderne Züchtung ist durch Zusammenarbeit bzw. Abstimmung der Bedürfnisse von Pflanzenzüchtern, Genetikern, Maschinenbauern, Pflanzenbauern und Konservenindustrie bestimmt. WHITAKER (1979) feierte die Züchtung der ersten für maschinelle Ernte geeigneten Tomatensorte in den U.S.A. (cv. VF 36, gezüchtet unter Benutzung von cv. San Marzano, durch G. C. Hanna, 1962) als eine der Sternstunden der Pflanzenzüchtung. MOONEY (1983: 102) kritisiert die platzfeste Tomate als eine Fehlentwicklung industrieller Pflanzenzüchtung. Bei der Entwicklung von Sorten, die für die Kultur im Gewächshaus geeignet sind (zur Zeit nimmt die erdlose Kultur, vor allem in Holland, rasant zu), wurde lange nur auf Ertrag gezüchtet und der Geschmack vernachlässigt (vgl. dazu DUDEN 1989). Kürzlich gelang es, genetisch manipulierte Pflanzen herzustellen, in denen durch Einbau von Antisense-DNA in das Genom ein für die Ethylen-Synthese nötiges Enzym blockiert und daher der Reifevorgang der Früchte gestoppt ist; bei Bedarf kann dann durch 7 Tage künstliche Ethylen-Behandlung die Reife erreicht werden (OELLER et al. 1991).

Der rasche Züchtungsfortschritt bringt einen starken Sortenwechsel mit sich und eine moderne Sorte bleibt heute kaum 10 Jahre marktbeherrschend. Durch die neue Sortengesetzgebung und durch Handelsnormen sind viele alte Sorten vom Aussterben bedroht oder schon verschwunden.

Verwandtschaft

Botanisch gehört die Tomate in die Verwandtschaft der Gattung *Solanum*, Nachtschatten (*Solanaceae*, Nachtschattengewächse), die mit ca. 1.000 Arten zu den ganz großen Pflanzengattungen zählt, auf allen Kontinenten vorkommt, aber in Südamerika besonders reich entwickelt ist. LINNE (1753: 185) stellte die Tomate als *Solanum lycopersicum* L. in diese Großgattung. Auf MILLER (1754) geht die separate Gattung mit dem botanischen Gattungsnamen *Lycopersicon* [=Wolfspfirsich, ein antiker, 1561 auf die Tomate übertragener Name, vgl. MARZELL/PAUL (1978: 359); JENKINS (1948: 381)]

und auf die 8. Auflage seines berühmten Gardeners Dictionary (MILLER 1768) der heute gültige Artname *Lycopersicon esculentum* MILLER (nom. cons., Code 1988: 288) zurück.

Heute ist meist die eigene Gattung *Lycopersicon* üblich. Der wichtigste Unterschied liegt in den Antheren. Bei *Solanum* öffnen sich die meist mehr oder weniger kegelförmig zusammenneigenden Staubgefäße durch Poren an der Spitze. Bei *Lycopersicon* sind die mit langen sterilen Spitzenabschnitten versehenen Antheren seitlich der ganzen Länge nach fest miteinander verbunden; das Öffnen erfolgt durch einen Längsspalt je Theka in das Innere des an der Spitze offenen Hohlkegels. Die Verhältnisse erwiesen sich inzwischen doch als komplizierter. *Solanum* [subg. *Potatoe* sect. *Neolycopersicon* (CORRELL 1962: 39)] *pennellii* ist wegen seiner Kreuzbarkeit mit *Lycopersicon*-Arten (RICK 1979: 672; RICK & TANSKLEY 1981) und Übereinstimmungen in der Chloroplasten-DNA (PALMER & ZAMIR 1982) trotz seiner *Solanum*-Antheren als *Lycopersicon* zugehörig akzeptiert worden [*L. pennellii* (CORRELL) D'ARCY 1982; WARNOCK (1988)]. HAWKES (1990: 50, 72) würde offenbar am liebsten die ganze, Arten mit sattgelben Blüten umfassende ser. *Juglandifolia* (*Solanum* subg. *Potatoe* sect. *Petota*) zu *Lycopersicon* stellen. Da andererseits nach SIDDIQUI & KAHN (1988) und nach eigenen Beobachtungen in der Gattung *Solanum* Antheren vorkommen, die neben den Poren an der Spitze auch Längsspalten besitzen, ist in der Frage von Abtrennung und Umgrenzung von *Lycopersicon* wohl noch nicht das letzte Wort gesprochen. Jedenfalls vereinigt z. B. CHILD (1990) *Lycopersicon* wieder mit *Solanum*.

Die Heimat der Gattung *Lycopersicon* sind die Trockengebiete im westlichen Südamerika (Columbien, Ecuador, Peru, Chile, Galapagos Inseln) vom Küstenstreifen bis in die Anden, etwa vom Äquator bis 30° südlicher Breite. Eine Übersicht über die Arten versucht Tabelle 1 [nach LUCKWILL (1943); WARNOCK (1988) u. a.]; *L. glandulosum* wäre nach RICK & LAMM (1955) und RICK (1963) in *L. peruvianum* einzuschließen; unser Material beider Sippen ist jedoch so sehr verschieden (Abb. 3), daß ich mich — trotz deren Kreuzbarkeit — zur Zeit nicht entschließen kann, dem zu folgen.

Selbst die abendliche Schließbewegung der Krone erfolgt auf verschiedene Weise. Bei *L. peruvianum* bleiben die sich schließenden Zipfel an der Basis lange ganz flach und im Zuge der spät beginnenden, von den Buchten ausgehenden Faltung des Tubus legen sich die Falten tangential innen dem Tubus an. Bei *L. glandulosum* beginnt die Schließbewegung mit der Einfaltung des Tubus an den Buchten, wobei die Basis der Zipfel auch früh von der Faltung erfaßt wird; die radial nach innen ragenden Falten stehen schon früh, wenn die Zipfel noch weit spreizen, am Antherenkegel an. Die Chromosomenzahl von *L. glandulosum* (2 n = 24, wie bei den anderen Arten), Chromosomenmorphologie und Meiose wurden auch an unserem Material untersucht (TROP- PER 1984: 16-18; Abb. 7-8j).

Tabelle 1:

Arten der Gattung *Lycopersicon* Miller 1754

<i>L. chilense</i> DUNAL 1852	S-Peru, N-Chile
<i>L. peruvianum</i> (L.) MILLER 1768	Peru, N-Chile
<i>L. glandulosum</i> MULLER 1940	Peru, hauptsächlich um Lima
<i>L. hirsutum</i> HUMB. & BONPL. 1816	Ecuador, Peru (bis ca 12° S Breite)
<i>L. chmielewskii</i> RICK et al. 1976	innerandine Täler in Peru
<i>L. parviflorum</i> RICK et al. 1976	innerandine Täler in Peru
<i>L. cheesmanii</i> RILEY 1925	Galapagos-Inseln
<i>L. pimpinellifolium</i> (L.) MILLER 1768 (Johannisbeertomate, Ribiseltomate)	Piura-Lambayeque-Typ Ecuador, N-Peru sensu stricto Peru
<i>L. esculentum</i> MILLER 1768	
var. <i>cerasiforme</i> (DUNAL 1813) ALEFELD 1866 (Kirschtomate)	westliches S-Amerika, als Unkraut und in Kultur weit verbreitet
var. <i>esculentum</i> (Kulturtomate)	in Kultur und verwildert
<i>L. pennellii</i> (CORRELL 1958) D'ARCY 1982	peruanisches Küstengebiet von Arequipa

Tabelle 2:

Material

Pflanzen folgender Herkünfte sind im Botanischen Garten der Universität Graz (Freiland und Gewächshäuser) und/oder in meinem Garten, ebenfalls in Graz (Freiland), kultiviert worden.

Lycopersicon peruvianum

Bot. Garten Glasgow 1985 Nr. 412; erhalten 1986

Lycopersicon glandulosum

Peru, Dep. Lima, Tal des Río Rimac zwischen San Bartolomé und Matucana, ca. 5 km östlich Surco, an der Straße knapp ober Pte. San Juan, ca. 2250 m; Straßenrand mit *Schinus molle*-Gebüsch zwischen Kulturland und Kakteensteppe; 8.8.1981; leg. H. Teppner 81/11 & K. Keplinger.

Lycopersicon hirsutum

Peru; Zentralinstitut für Genetik und Kulturpflanzenforschung Gatersleben, T 46/81; erhalten 1989

Lycopersicon pimpinellifolium

Piura-Lambayeque-Typ

Peru, Lambayeque, Cuculi; Tomato Genetics Stock Center LA 1585 84L7048 mass sib; erhalten 1991

sensu stricto

Bot. Garten Montreal 1986-1987 Nr. 550; erhalten 1987

Lycopersicon esculentum

var. *cerasiforme*

Peru, Lima, Nana; Tomato Genetics Stock Center, LA 1673 83L4805x; erhalten 1991

Peru; Zentralinstitut für Genetik und Kulturpflanzenforschung Gatersleben, T 361/82; erhalten 1989

Mexico, Oaxaca, 30 km von Puerto Escondido in Richtung Sola de Vega, ca. 500 m; feuchter Laubwald mit *Euphorbia pulcherrima*; 22. 2. 1990; leg. J. Lautner L 90-57. - Bot. Garten Göttingen 1990 Nr. 1275; erhalten 1991

Kroatien, Agram, kult.; erhalten 1990

var. *esculentum*

cv. Bonner Beste; Georg Schramayr 02786/2406, Unterwölbling, A-3124 Wölbling, Niederösterreich; erhalten 1990

cv. San Marzano-Typ; Manni, Gärtnerei Ehrenhöfer, Friedberg, Steiermark; erhalten 1984

cv. Vendor T m-2a; Tomato Genetics Stock Center LA 2968 29L2502x; erhalten 1991

cv. VF 36; Tomato Genetics Stock Center LA 490 90L3451x; erhalten 1991

cv. Mirabell; Fa. Wagner, D-6900 Heidelberg; erhalten 1988 über die Landesversuchsanlage für Spezialkulturen in Wies

f. *pyrifforme*

mit kleinen gelben Birnen; kult. Bot. Garten Graz, Herkunft unbekannt

Einige Merkmale, Evolution und Domestikation

Unter den aus der Sicht der Nutzung von Tomaten interessanten Merkmalen sind wohl die folgenden als innerhalb von *Lycopersicon* ursprünglich und zum Teil als typische Wildpflanzenmerkmale anzusehen: kleine Früchte (etwa 1-2 cm Durchmesser) mit deutlichen, abstehenden Haaren und bei der Reife mehr oder weniger grüner Farbe, ein der Frucht anliegender Kelch, große, dunkelgelbe Kronen, deutlich exserte (d. h. aus der Antherenröhre herausragende) Griffel und schließlich Selbststerilität. Diese Merkmale treffen auf *L. chilense*, *L. peruvianum* (Abb. 3 unten), *L. glandulosum* (Abb. 1-9) und im wesentlichen auch auf *L. hirsutum* (Abb. 15 links) zu.

Ein wesentlicher Schritt im Zuge der Evolution in Richtung Kulturtomaten war die Akkumulation von Carotinoiden in der Frucht, was zu orangen bis roten Farben der reifen Früchte führte. Aufgrund der Chloroplasten-DNA meinen PALMER & ZAMIR (1982), daß dieser Schritt nur einmal erfolgt sei und die drei Arten mit gefärbten Früchten, *L. cheesmanii* (gelb bis orange), *L. pimpinellifolium* und *L. esculentum* (beide rot) auf gemeinsame Vorfahren zurückgehen. Auch RICK & FOBES (1975: 376) sehen die drei als monophyletische Gruppe an. Nur auf Grund der Mitochondrien-DNA erscheint *L. hirsutum* als dem *L. esculentum* am nächsten stehend (MC CLEAN & HANSON 1986).

Der Wandel von Selbststerilität (Selbstinkompatibilität) zu Selbstfertilität (Selbstkompatibilität) ist offenbar mehrfach unabhängig erfolgt. *L. hirsutum* ist teilweise selbstfertil (MARTIN 1961; RICK et al. 1979), Populationen am südlichen Arealrand von *L. pennellii* sind ebenfalls selbstfertil (RICK & TANKSLEY 1981). *L. chmielewskii* und das wahrscheinlich daraus entstandene *L. parviflorum* sind selbstfertil, letzteres außerdem weitgehend autogam (RICK et al. 1976). Die gefärbtfrüchtigen Wildarten sind, ebenso wie *L. esculentum*, selbstfertil, *L. cheesmanii* auch weitgehend autogam (RICK & FOBES 1975: 381).

Ein schönes Modell für diesen Stand des Evolutionsgeschehens stellen die von RICK et al. (1977) zu *L. pimpinellifolium* gestellten Populationen, hauptsächlich aus den Departamen-

tos Piura und Lambayeque dar, die rote Früchte und Selbstfertilität mit den ursprünglichen Merkmalen der großen, dunkelgelben Kronen und der lang exserten Griffel verbinden (Abb. 9-13).

Die weitere Evolution nun selbstfertiler Sippen ist offenbar durch Kleiner- und Unauffälligerwerden der Blüten, durch heller gelbe Kronen, kürzere Staubbeutel, insbesondere mit kürzeren sterilen Spitzen, und durch Verkürzung der Griffel ausgezeichnet, ein Weg, der, wie oben angedeutet, bei zwei Wildarten zu weitgehender Autogamie (Selbstbestäubung) geführt hat (vgl. dazu auch RICK 1982). Dieser Wandel läßt sich innerhalb *L. pimpinellifolium* schön zeigen, weil das, was man zunächst unter diesem Namen verstanden hatte [*L. pimpinellifolium* s.str; aus LUCKWILL (1943) zu schließen, im einzelnen ist die Typusfrage wohl erst zu klären] und in Peru südlich an die Lambayeque-Populationen anschließt, kleinere Blüten, heller gelbe Kronen und kurze Griffel besitzt (Abb. 14, 15 Mitte; LUCKWILL 1943, RICK et al. 1977).

Während beim Lambayeque Material die Griffel 1,5-2 mm aus der Antherenröhre ragen (Abb. 11), liegen die Narben bei dem aus dem Bot. Garten Montreal stammenden Material gerade auf der Höhe der Öffnung der Antherenröhre oder ganz knapp unter (bis 0,3 mm) oder über dem Röhrenrand (Abb. 15 Mitte). Die Verkürzung der Griffel ist ein klarer Fall von Neotenie, denn auch im Falle exserter Griffel liegen die Narben vor dem Öffnen der Blüten in der Antherenröhre und die Griffel strecken sich erst im Zuge der Anthese so weit aus der Röhre heraus (Abb. 11). Auch die kleinere und hellere Krone könnte als Neotenie aufzufassen sein.

Die beiden von uns kultivierten *L. pimpinellifolium* Herkünfte unterscheiden sich übrigens auch im Geschmack der Früchte. Lambayeque: unangenehmer Nachgeschmack, dieser etwas an *Solanum scabrum* erinnernd, aber wesentlich weniger stark; außerdem Früchte stark glänzend, wie lackiert. Botanischer Garten Montreal: süß-säuerlich-erfrischend, sehr gut, besser als manche Kulturtomate; Früchte schwach glänzend (Abb. 9, 14).

L. pimpinellifolium wird gelegentlich als direkter Ahne von *L. esculentum* var. *cerasiforme* in Betracht gezogen [vgl. die

Diskussion in LEHMANN (1955: 28) und RICK & HOLLE (1990)]. Meist wurde jedoch davon ausgegangen, daß sich die Vorfahren von *L. esculentum* als dritte Sippe parallel neben den beiden anderen gefärbtfrüchtigen Wildtomaten entwickelt haben (LUCKWILL 1943; LEHMANN 1955: 29; RICK & FOBES 1975; RICK 1976: 269; PALMER & ZAMIR 1982; MC CLEAN & HANSON 1986). Wenn auch das rezente *L. pimpinellifolium* nicht als Ausgangspunkt für die Entstehung von *L. esculentum* in Frage kommt, ist es doch ein instruktives Modell für die Evolution im Blüten- und Fruchtbereich.

Es kann zwar keinem Zweifel unterliegen, daß *L. esculentum* ebenfalls im westlichen Südamerika entstanden ist (Raum Ecuador-Peru), aber das ursprüngliche Areal ist schwer abzugrenzen, da es aus verschiedenen Gründen meist sehr schwierig bis unmöglich ist, Wildformen von kleinfrüchtigen Kulturformen und Unkrauttypen zu unterscheiden. Alle sind daher als *L. esculentum* var. *cerasiforme* (DUNAL) ALEF. zusammengefaßt. *L. e.* var. *cerasiforme* (Abb. 16-24) hat im wesentlichen fünfzählige Blüten (wie die übrigen Arten), weist den kleineren, heller gelben Kronentyp (wie die Kulturtomaten) auf, ist selbstfertil, in der Griffellänge sehr variabel und hat ca. 1,5 — 2,5 cm große Früchte, die zum Teil sogar bitter (RICK & HOLLE 1990) schmecken.

Die Variabilität in der Griffellänge reicht von deutlich exsert [RICK (1976: 271); in meinem Material als durchgehendes Merkmal einer Population leider nicht vorhanden] bis zu in der Antherenröhre eingeschlossenen Narben (ein überaus wesentlicher Punkt, der das Fortpflanzungssystem entscheidend beeinflusst; siehe unten). Bei unserer Herkunft aus Mexiko waren die Griffellängen jeweils innerhalb eines Individuums variabel. Neben vielen Blüten mit gerade eingeschlossenen (bis 0,4 mm unter dem Rand) oder auf der Höhe der Antherenspitzen stehenden Narben traten durch die ganze Vegetationsperiode mit wechselnder Häufigkeit Blüten mit exserten Griffeln auf (Abb. 20). Bei der cv. aus Agram hatten ein Individuum leicht exserte, 2 eingeschlossene Narben. Das Gatersleben-Material aus Peru hatte Narben, deren Wölbung auf der Höhe der Spitze der Antherenröhre lag, diese gerade überragte oder zeigte bis ca. 0,2 mm weit

exserte Griffel (Abb. 21). Die Pflanzen von Nana, Peru, hatten eingeschlossene Narben (Abb. 18, 19), die aber vielfach dadurch etwas freigelegt waren, daß einzelne Antherenspitzen kürzer geblieben sind. Von *L. esculentum* var. *esculentum* ist bekannt, daß die Griffellänge bzw. Position der Narbe zum Teil erblich ist, zum Teil aber auch stark modifikativ beeinflusst werden kann (RICK 1950; LEHMANN 1955: 14-15; RICK & DEMPSEY 1969).

Die Früchte aller vier *L. e.* var. *cerasiforme*-Herkünfte schmeckten normal. Die kultivierte Sorte aus Agram lag (wie diejenigen des Handels) in der Fruchtgröße an der oberen Grenze, die anderen Herkünfte waren variabler: Nana 1,4-2 cm (Abb. 17), Mexico und Gatersleben je ein Individuum ca. 1,5 cm, die übrigen 2-2,5 cm. Bei der kleinerfrüchtigen Gatersleben-Pflanze war die fleischige Fruchtwand nur ca. 1 mm dick (Abb. 22; wie bei *L. pimpinellifolium* mit 1-1,5 cm großen Früchten), im übrigen immerhin ca. 2 mm.

Die Domestikation der Tomate ist jedoch nicht in S-Amerika erfolgt. Nach einer von JENKINS (1948) entwickelten, meist nach wie vor vertretenen Theorie muß *L. e.* var. *cerasiforme* in präkolumbianischer Zeit als Unkraut ins südliche Mexico gelangt sein. Hier erfolgte die Domestikation [angeregt oder erleichtert dadurch, daß es hier schon lange vorher eine ähnliche Kulturpflanze gab, nämlich *Physalis ixocarpa*, (JENKINS 1948: 389-391)]. Dadurch entstand hier im Raume Veracruz-Puebla [nach LEHMANN & SCHWANITZ (1965: 583) bis El Salvador und Honduras reichend] ein Mannigfaltigkeitszentrum der Kulturtomaten.

BRÜCHER (1969; 1977: 392; 1989: 277-279) sieht dagegen nicht in *L. e.* var. *cerasiforme*, sondern in von ihm in den feuchten Tropen N-Venezuelas und Panamas aufgefundenen, relativ großfrüchtigen (4-6 cm Durchmesser) Tomaten, die er für das *L. humboldtii* (WILLD.) DUNAL hält, den Ausgangspunkt für die Evolution der Kulturtomaten. BRÜCHERS Pflanzen sind sicher interessant, nur die Identität mit *L. humboldtii* erscheint mir mehr als fraglich, weil WILLDENOW (1804: 27) die Fruchtgröße mit "magnitudine vix Cerasi" beschreibt; das ergibt wohl um 1 cm Fruchtdurchmesser für

L. humboldtii! Damit ist letzteres dem *L. e. var. cerasiforme* zumindest sehr ähnlich (vgl. LUCKWILL 1943: 24).

Im Gefolge der Domestikation spielte unter den vielen, für die Nutzung durch den Menschen interessanten Merkmalen die Vergrößerung der Früchte sicherlich eine ganz wesentliche Rolle. Auf ein Phänomen in diesem Zusammenhang sei hingewiesen: schon am *L. e. var. cerasiforme* treten vereinzelt mehr als 5-zählige Blüten auf. Diese 6- und mehrzähligen, oft Königsblüten genannten Blüten (Abb. 23) sind größer und bringen gegenüber den normal 5-zähligen (mit 2 Fruchtfächern) wesentlich vergrößerte Früchte hervor (Abb. 24); außerdem ist die Zahl der "Kammern" größer und die zusätzlichen Scheidewände und Plazenten tragen den Großteil am Fruchtfleisch-Zuwachs bei. Diese Eigenschaft konnte offenbar im Zuge der Domestikation stabilisiert werden, sodaß die eigentlichen, großfrüchtigen Kulturtomaten (*L. e. var. esculentum*; Abb. 25-34) im allgemeinen 6- und mehrzählige Blüten und meist mehrkammerige Früchte (Abb. 33, 34) aufweisen. Mit einer Vermehrung der "Kammern" ist vielfach eine Riefung ("Rippung") der Früchte verbunden (vgl. LUCKWILL 1943: 21-22; LEHMANN 1955).

STUBBE machte groß angelegte Mutationsversuche (RICK 1991: 2), u. a. um die Entstehung der Kulturtomate von der genetischen Seite her aufzuklären. Mit *L. pimpinellifolium* als Versuchspflanze gelang es ihm, diesen Weg von 5-zähligen Blüten und kleinen Früchten mit 2 Fächern zu mehrzähligen Blüten und größeren, mehrkammerigen Früchten experimentell nachzuvollziehen (z. B. STUBBE 1971).

Historisches

Von Mexico aus erfolgte die Einfuhr der Tomate nach Europa (auf jeden Fall vor 1544, dem Jahr, aus dem die ersten gedruckten Nachrichten stammen) und später von hier aus nach N-Amerika (z.B. MC CUE 1952: 335 ff.; LEHMANN 1955: 32). Domestizierte Sorten gelangten in postkolumbianischer Zeit von Mexico zurück nach S-Amerika, wo dann eine bedeutende Sortenvielfalt entstand (JENKINS 1948; RICK 1958). Die ersten Tomaten die nach Europa gelangten, waren nicht die primitiven *cerasiforme*-Typen, sondern schon höher ent-

wickelte *esculentum*-Typen (vgl. LUCKWILL 1943: 6-7, 21-23, 25-26). Das geht aus den ersten exakten Abbildungen in den Tafelwerken des 16. und 17. Jahrhunderts eindeutig hervor. Bei OELINGER (1953), der Tomaten schon selbst in seinem Garten in Nürnberg kultiviert hat, sind solche mit mehrzähligen Blüten und plattrunden (abgeflachten), geriefen Früchten dargestellt [eine rote Sorte mit großen Früchten, zwei gelbe Sorten; MC CUE (1952: 298-299), BRÜCHER (1977: 381-382), JENKINS (1948: 380)]; die Antherenspitzen und Griffel sind zumindest an den mir vorliegenden Reproduktionen für eine Interpretation nicht genügend genau erkennbar. Eine der Tafeln in GESNER [ca. 1560 (fol. 37 verso)] zeigt flach- bis plattrunde Früchte und die zwei teilweise erkennbaren Kelche sind zumindest 6-zählig. Bei der blühenden Pflanze auf fol. 42 recto haben fast alle Blüten 6 Kelchblätter bzw. Kronblätter; die Früchte sind rund und ungerieft. Als Detailbilder sind u.a. vier mehrzählige Blüten separat dargestellt, eine mit exsertem Griffel, was aber nicht viel weiterhilft, da man nicht weiß, ob mehrzählige Blüten einer anderen Sorte oder Königsblüten der abgebildeten Sorte dargestellt worden sind; Königsblüten können auch an Pflanzen mit sonst eingeschlossenen Griffeln exserte Griffel haben. An den übrigen Blüten sind Antherenspitzen und Griffel nicht zu deuten. Die Tafel wäre die erste Darstellung von runden Früchten, aber insgesamt ist die dargestellte Pflanze schwer interpretierbar. Die einzige Frucht, die in einem 5-blättrigen Kelch sitzt, wobei die Kelchblätter länger sind, als die Frucht, ist rot dargestellt, also reif, und könnte daher nur ein kleinfrüchtiger *cerasiforme*-Typ sein; dem widerspricht die relativ große unreife Frucht am untersten Ast rechts (und natürlich die sonst 6-zähligen Kelche). Und der untere Ast links paßt anscheinend auch nicht zur übrigen Pflanze, weil nur hier die Kelchblätter kürzer als die Frucht sind und aufrecht stehen. Dieses Blatt trägt übrigens eine durchgestrichene Notiz, die die Jahreszahl 1553 enthält. ZOLLER (1975: 61-62; Abb. 3) diskutiert auch diese Tafel im Zusammenhang mit der Frage, was vom Lohnmaler und was von Gesners Hand gemalt worden sei.

DODONAEUS (1574: 364-366; 1583: 454-455; 1608: 816-817

Abb. 1-8. Lycopersicon glandulosum.

Abb. 1:

Rimac-Tal bei Lima, ca 2250 m; Flußoase am Talgrunde sowie bewässertes Kulturland, Kakteen-Steppen und Wüsten an den Berghängen; links vorne am Straßenrand L. glandulosum (grün).

Abb. 2:

L. glandulosum als Spreizklimmer in Schinus molle-Gebüsch.

Abb. 3:

Blütenknospen und Blüten von L.glandulosum (oben) und L. peruvianum (unten), beide kult. Meßstrich 1 cm

Abb. 4:

Blühender Sproß, an der Blüte ganz links ein Augochlora-Weibchen beim Vibrationssammeln.

Abb. 5:

Augochlora unmittelbar nach dem Vibrationsstoß, Bißmarke an der Grenze zwischen steriler Spitze und fertilem Teil der Anthere.

Abb. 6:

Augochlora nach dem Vibrationssammeln, kurz vor dem Abflug; auf halber Höhe des Antherenkegels Bißmarken einer anderen, größeren Biene; Länge der Staubbeutel ca. 9 mm.

Abb. 7 und 8:

Früchte, kultiviertes Material, der Meßstrich entspricht 1cm.

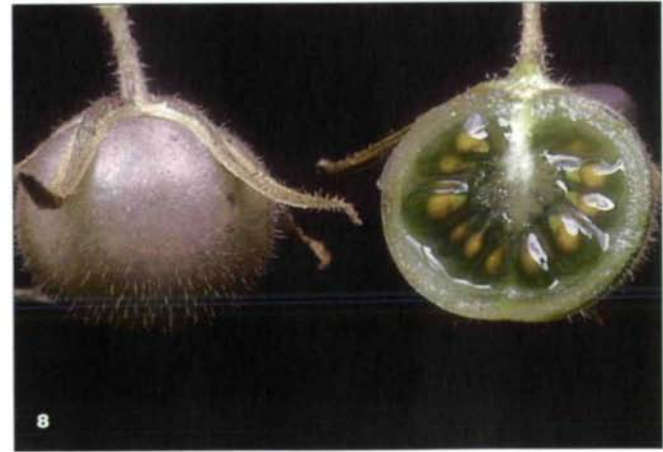
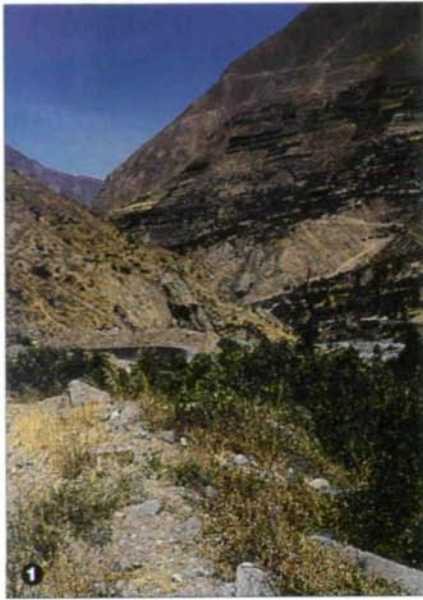


Abb. 9-15:
Lycopersicon pimpinellifolium.

Abb. 9-13:
Piura-Lambayeque-Typ, kultiviert in einem Garten in Graz.

Abb. 9:
Blühender Sproß und Fruchtstände. Meßstrich 5 cm.

Abb. 10:
Blütenstand.

Abb. 11:
Blühstadien vom Öffnen der Knospe (links) bis zum Höhepunkt der Anthese (rechts). Die Griffellänge nimmt im Zuge der Anthese zu. Staubbeutel in der rechten Blüte ca. 9mm lang.

Abb. 12:
Ein Weibchen der Maskenbiene *Prosopis gibba* bei der Vibration. Staubbeutel ca. 9mm lang.

Abb. 13:
Zwischen den Phasen des Vibrationssammelns an einer Blüte umrundet *P. gibba* den Antherenkegel.

Abb. 14—15:
****L. pimpinellifolium* s.str. kultiviert im Botanischen Garten Graz.***

Abb. 14:
Blühender Sproß und Fruchtstände. Meßstrich 5 cm.

Abb. 15:
In der Mitte Blüte von *L. pimpinellifolium*, links *L. hirsutum* in zwei verschiedenen Blühstadien und rechts eine Kulturtomate. Meßstrich 1 cm.



Abb. 16-24:

Lycopersicon esculentum var. *cerasiforme*, kultiviert in einem Garten in Graz und im Botanischen Garten Graz.

Abb. 16-19:

Herkunft Nana, Peru.

Abb. 16:

Blühender Sproß, Blatt und Fruchstände. Meßstrich 5 cm.

Abb. 17:

Fruchstand und Früchte im Längs- und Querschnitt. Meßstrich 3 cm.

Abb. 18:

Blüte, 3 Kelchblätter, 2 Kronblätter und 2 Staubblätter entfernt. Länge der Staubbeutel 6 mm.

Abb. 19: Blütenstand mit Blüten und jungen Früchten.

Abb. 20:

Herkunft Mexico. Blütenstand, 3 Blüten mit exserten Griffeln, eine mit eingeschlossenem Griffel.

Abb. 21-24:

Herkunft Peru, von Gatersleben.

Abb. 21:

Blüte, 1 Kelchblatt, 2 Kronblätter und 2 Staubblätter entfernt. Länge der Staubbeutel 6,5 mm, Narbe 0,2 mm über dem Rand der Röhre.

Abb. 22:

Fruchstand und Früchte im Längs- und Querschnitt (Pflanze mit den kleinsten Früchten). Meßstrich 1 cm.

Abb. 23:

Normale 5zählige Blüten und eine 8zählige Königsblüte (links) im Öffnen.

Abb. 24:

Fruchstand eines größerfrüchtigen Individuums mit einer aus einer Königsblüte hervorgegangenen Frucht mit 10 Kelchblättern, alle übrigen Früchte mit 5 Kelchblättern. Meßstrich 5cm.

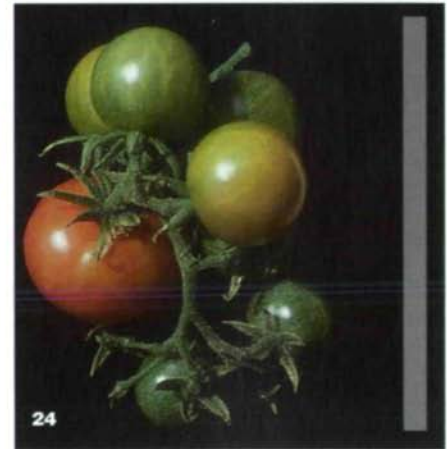


Abb. 25-34:

Lycopersicon esculentum var. *esculentum*, kultiviert in einem Garten in Graz.

Abb. 25:

cv. *Bonner Beste*, Blüte, Griffel exsert, Staubbeutelänge ca. 7 mm.

Abb. 26:

cv. *Vendor*, Blüte, 3 Kelchblätter, 2 Kronblätter und 2 Staubgefäße entfernt, Narbe eingeschlossen. Staubbeutel ca. 8 mm lang.

Abb. 27:

cv. *VF 36*, Blüte, 3 Kelchblätter, 2 Kronblätter und 2 der 9 Staubblätter (in anderen Blüten meist A 7) entfernt, Narbe tief eingeschlossen. Staubbeutel ca. 9,5 mm lang.

Abb. 28 und 29:

Arbeiterinnen der Erdhummel *Bombus terrestris* beim Vibrationssammeln an Blüten von cv. *Mirabell*; in den Höschen nur Tomatenpollen.

Abb. 30-32:

Die Maskenbiene *Prosopis gibba* beim Vibrationssammeln.

Abb. 30:

Ein Weibchen, mit den Mandibeln die Staubbeutel fassend, während des Vibrationsstoßes

Abb. 31:

Danach beim Säubern des Körpers (Strecke vom Scheitel bis zur Abdomenspitze 6 mm), beides an cv. *Mirabell*

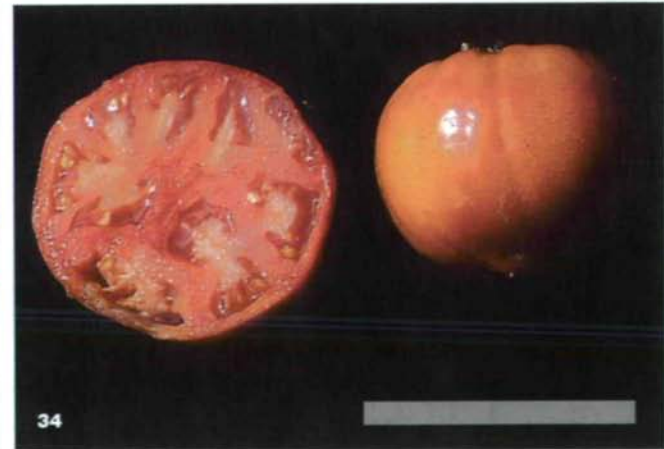
Abb. 32: Während des Vibrierens an cv. *VF 36*.

Abb. 33:

Blühendes Sproßstück, Blatt und Früchte von cv. *Bonner Beste*. Meßstrich 5 cm

Abb. 34:

Vielkammerige Früchte von cv. *VF 36* im Querschnitt und in Seitenansicht. Meßstrich 5 cm.



[die ersten beiden Werke, bis auf eine Kleinigkeit, mit identem Text, alle drei mit demselben, ausgezeichneten Holzschnitt]) bildete ebenfalls eine Tomate mit plattrunden Früchten ab; sie hat im wesentlichen 7-8-zählige Blüten, wobei zwei Blüten ganz klar exserte Griffel zeigen (Abb. 35). Die Abbildung in DE L'OBEL (1576: 140) ist mit derjenigen bei DODONAEUS ident. DURANTE (1684: 356 [die erste Ausgabe 1585: 372 ist mir nicht zugänglich]) bringt im Text nichts Neues und die beigefügte Figur ist eine vereinfachte und etwas schematisierte Version nach DODONAEUS; die Abbildung in TABERNAEMONTANUS (1591: 464) ist ebenfalls nach dem Vorbild in DODONAEUS hergestellt worden. Der erste, von DODONAEUS (1553: 428) verwendete Holzschnitt hatte vergleichsweise geringe Aussagekraft, die Darstellung der Pflanze ist fehlerhaft und schematisiert, läßt aber auch eindeutig mehrzählige Blüten und geriefte Früchte erkennen.

Tafelwerke des 17. und 18. Jahrhunderts, z. B. BESLER (1613: 319, 320); WEINMANN (1745: t. 935 [reproduziert bei CURRENCE 1962: 367]) und BLACKWELL (1754: 133) zeigen Tomaten aus derselben Sortengruppe mit flachrunden bis plattrunden, mehr oder weniger geriefen Früchten; die Blüten sind in diesen Fällen ungenau dargestellt. Auf der Tafel bei WEINMANN finden sich daneben auch zwei Fruchtstände (rot und gelb), die, wenn das richtige Größenverhältnis zum Hauptbild gewahrt ist, var. *cerasiforme* zuzuordnen sind. Nach AYMONIN (1988: 320 [siehe unter BESLER; leider ohne nähere Quellenangabe]) soll die Kirschtomate um 1625 in Europa aufgetaucht sein.

Die älteste Textstelle über Tomaten in Europa, MATTHIOLUS (1544: 326 [in McCUE 1952: 291-292]), ist mir nur in Form einer späteren Ausgabe (1554: 479), zugänglich; der Name "Pomi d'oro", abgeflachte, geriefte Früchte, rote und gelbe Sorten sowie die Nutzung in Italien (wie Melanzane mit Salz und Pfeffer in Öl gebacken) werden erwähnt. Die von den Brüdern GRIMM (1935: 677) zitierte Passage aus MATTHIOLUS (1563: 467a) bezieht sich allerdings auf die Melanzane (*Solanum melongena*) und nicht auf die Tomate.

Über den Zeitpunkt der ersten Einfuhr der Tomate in Europa gibt es verschiedene Meinungen, die meisten Tomatenfor-

scher lassen diese Frage offen. JENKINS (1948: 382, 383) meint aus plausiblen Gründen, daß die Tomate nach der Eroberung Mexicos, also etwa ab 1523 von dort nach Europa gelangt sein dürfte. Der Name Tomate leitet sich schließlich auch von einem mexikanischen Namen (tomatl in der nahua-Sprache) ab. FÖLSTER (1986: 339) erklärt dezidiert (leider ohne Quellenangabe), daß Columbus die Tomate von seiner zweiten Amerikareise im Jahre 1498 mitgebracht habe. Dies ließ sich bisher jedoch nicht verifizieren; im übrigen endete die zweite Reise 1496. Erwartungsgemäß hat KINGSBURY (1991) unter den botanischen Notizen im Logbuch der ersten Reise offensichtlich keinen Hinweis auf die Tomate entdeckt. Offenbar ist das Schicksal der Tomate in der Zeit zwischen der Entdeckung Amerikas und der ersten Erwähnung durch MATTHIOLUS (1544) noch nicht näher, über die Angaben bei JENKINS hinausgehend, erforscht worden.

Die Tomaten wurden zunächst weithin nur als Zier- und Heilpflanzen (auch für potenzfördernd gehalten, daher "Liebesäpfel", ein Name, der allerdings schon vorher für *Solanum melongena* verwendet worden ist (z. B. FUCHS 1543: Cap. 102; MATTHIOLUS 1563: 467a) kultiviert und vielfach als giftig angesehen. Erst allmählich setzte sich von Südeuropa aus der Glaube an die Eßbarkeit der Früchte durch. Auch wenn letzteres Anfang des 19. Jahrhunderts wohl schon allgemein bekannt war und planmäßige Züchtung einsetzte (LEHMANN 1955: 32), hatte die Tomate in diesem Jahrhundert dennoch keine große Bedeutung. KACHLER (1829: 294) gibt eine kurze Kulturanleitung, ALEFELD (1866: 134-135) führt in seiner "Landwirtschaftlichen Flora" zwar schon sieben Varietäten auf, aber z. B. in der praktischen Botanik von MÜLLER (1884) ist die Tomate noch mit keinem Wort erwähnt (vgl. auch DÜRKOP 1907 und GRIMM & GRIMM 1935: 677).

Blütenökologie

Schließlich verdient es ein Punkt, noch speziell behandelt zu werden, nämlich die Bestäubungsverhältnisse von *Lycopersicon*. Die Blüten sind reine Pollenblumen ohne Nektar und gehören in der Terminologie von VOGEL (1978: 90) zum *Solanum*-Typ der Pollenblumen. Die selbststerilen Arten sind

Abb. 35:

Aurea mala oder Goltopffel (= *Lycopersicon esculentum* var. *esculentum*) in Dodonaeus 1583, stirpium historiae p. 455 (UB Graz). Man beachte links oben die exserten Griffel sowie weiters die Mehrzähligkeit der Blüten und die plattrunden, längsgerieften Früchte als Merkmale der ersten in Europa kultivierten Tomatensorten.

selbstverständlich auf Fremdbestäubung durch Insekten als Pollenüberträger angewiesen, weil nur der Pollen anderer Individuen auf der Narbe keimen und in weiterer Folge zur Befruchtung führen kann. Aber auch die Selbstfertilen mit exserten Griffeln bedürfen der Insekten, weil aus dem Inneren der Antherenkegel auch bei Erschütterung, zum Beispiel durch Wind, nicht genügend Pollen herauskommt und/oder leicht an der Narbe vorbeirieselt; auch hier sichern die Insekten den vollen Fruchtansatz und es wird zu einer Mischung aus Selbst- und Fremdbefruchtung kommen, weil sowohl der im allgemeinen im Überschuß vorhandene eigene Pollen als auch der Fremdpollen keimen kann und die Pollenschläuche beider den Griffel durchwachsen können; Untersuchungen darüber, ob beide bei den selbstfertilen *Lycopersicon* gleiche Befruchtungschancen haben oder ob die Pollenschläuche der Fremdpollen schneller wachsen, sind mir bisher nicht bekannt geworden. Außerdem sind die Blüten meist leicht protogyn, was die Möglichkeit von Fremdbestäubung beziehungsweise Fremdbefruchtung erhöht. Über den Anteil der Fremdbefruchtung in der Heimat der Gattung (RICK 1950, 1958: 348; RICK et al. 1977; RICK et al. 1978) und in der Kultur außerhalb Südamerikas (LESLEY 1924; RICHARDSON & ALVAREZ 1957; FREE 1970: 352-354) gibt es aber eingehende Untersuchungen. Die genetischen Konsequenzen aus dem Nebeneinander von Selbst- und Fremdbefruchtung haben nicht nur für die weitere Evolution, sondern vor allem auch für Domestikation und "vorwissenschaftliche" Pflanzenzucht größte Bedeutung: Der Anteil an Fremdbefruchtung führt zur Kombination von verschiedenem Erbgut und zum Entstehen neuer Typen, aus denen der Mensch für ihn Interessantes auslesen kann; das Überwiegen der Selbstbefruchtung ermöglicht andererseits das Erhalten und das Vermehren einer Sorte auf einfache Weise.

Die Entwicklung kann aber noch weiter gehen. Schon bei *L. e. var. cerasiforme* wurde angedeutet, daß die Griffel so kurz bleiben können, daß die Narben in der Antherenröhre eingeschlossen werden. In diesem Falle rieselt der Pollen, zumindest wenn die Blüten erschüttert werden, zwangsläufig an den Narbenkopf — es kommt zur Selbstbestäubung; die



Möglichkeit einer Fremdbestäubung wird dagegen, je tiefer die Narbe geborgen ist, immer geringer, um schließlich praktisch ganz zu schwinden (Abb. 26, 27; RICK 1950; RICK & DEMPSEY 1969). Wegen allfälliger Modifizierbarkeit ist jeweils eine sorgfältige Prüfung des Verhältnisses Griffellänge/Antherenlänge notwendig. Zum Beispiel hatte eine cv. mit kleinen gelben Birnen 1990 bei der Kultur in meinem Garten infolge zurückgekrümmter Antherenspitzen freiliegende Narben, 1991, bei Kultur im Botanischen Garten gerade Antherenspitzen und daher eingeschlossene Narben.

Verhältnisse, wie oben für unser *L. e. var. cerasiforme*-Material aus Mexico oder Peru/Gatersleben geschildert, die etwas Fremdbefruchtung (neben dominierender Selbstbefruchtung) zulassen, müßten daher für eine Domestikation unter den seinerzeitigen Bedingungen ideal gewesen sein.

Die meisten lateinamerikanischen Cultivare von *L. e. var. esculentum* haben nach RICK (1976: 271) deutlich exserte Griffel. Solche Typen waren es offensichtlich, die zunächst nach Europa gelangten, was durch die Abbildung bei DODONAEUS (1574, 1583) belegt wird (Abb. 35). Wo geeignete Bestäuber fehlten, wo sie wegen Schlechtwetterperioden ausfielen, erst recht bei Kultur in Gewächshäusern, muß der Fruchtansatz minder gewesen sein, sodaß hier zunächst unabsichtlich, dann wohl beabsichtigt, eine starke Auslese auf kurzgriffelige Typen mit der Möglichkeit der Selbstbestäubung in der Antherenröhre erfolgt sein muß (RICK 1976: 271, 1978: 69-70). Leider werden Kulturpflanzen von Botanikern sehr wenig gesammelt, sodaß das vorhandene Material nicht repräsentativ ist; aber von 10 Bogen aus Österreich im Herbar des Institutes für Botanik in Graz aus der Zeit zwischen 1872 und 1946 zeigen neun eingeschlossene Narben und nur einer (Hainburg an der Donau, 1902, leg. O. Krebs) deutlich (ca. 1 mm) exserte Griffel; im Herbar des Botanischen Institutes der Universität Wien liegen aus dem vorigen Jahrhundert drei Belege mit schwach exserten Griffeln (Raum Wien 1863 und 1888, Constantinopel 1896) und zwei Belege mit eingeschlossenen Narben (Fiume = Rijeka 1864 und Gloggnitzer Schloßgarten, Niederösterreich 1869). Seit den fünfziger Jahren haben fast alle Kultursorten eingeschlossene

Narben und man hat heute Mühe, noch eine exsertgriffelige Sorte in die Hand zu bekommen; cv. Bonner Beste wäre eine solche (Abb. 25). Im Falle eingeschlossener Narben (Abb. 26,27) reicht Erschütterung der Pflanze, im Freiland z. B. durch den Wind, zur Bestäubung aus. Bei der stark forcierten Kultur im Folientunnel und Gewächshaus hilft man sich mit händischem Rütteln oder durch Vibration mittels geeigneter Gräte (FREE 1970: 350-352). Das brachte nicht immer den gewünschten Erfolg, weil z. B. bei hoher Luftfeuchtigkeit im Haus der Pollen nicht so gut rieselt. Außerdem ist das Rütteln ein zu bezahlender Arbeitsaufwand. Auf der anderen Seite hat man im letzten Jahrzehnt die Zucht der Erdhummel soweit in den Griff bekommen, daß dies kommerziell möglich ist und so greift man heute zunehmend auf die Hummelbestäubung der Tomate — durch den Einsatz käuflicher Erdhummelvölker — zurück (GLADIS 1989: 98-91; BANNIZA & WONNEBERGER 1991; BÜSING 1991; KRESS 1992), was Geld und Arbeitszeit spart.

Da der Pollen nicht von selbst aus dem von den Antheren gebildeten Streukegel kommt, sind von Seiten der Blütenbesucher besondere Leistungen notwendig, was den Bestäuberkreis sehr einschränkt. Nennenswerte Pollenmengen können nur von Bienen gesammelt werden, die des Vibrations sammelns [= buzzing; MICHENER (1962), BUCHMANN (1983)] fähig sind. Die Tiere hängen je nach Körpergröße an der Blütenhülle und/oder dem Antherenkegel, an dem sie sich noch mit den Mandibeln festbeißen (Abb. 28-30); die Flugmuskulatur wird nun bei "ausgeklinkten", angelegten Flügeln in Vibration versetzt. Nach ROUBIK (1989: 48) werden Frequenzen in der Größenordnung von 4-5 kHz erreicht; das dabei entstehende, summende Geräusch ist weit hörbar. Die Vibrationsstöße übertragen sich auf die Antheren, wodurch der Pollen rasch in großer Menge aus der Öffnung an der Spitze des Antherenkegels austritt. Vielfach badet die Narbe dabei geradezu in der Pollenmasse, die auf der Unterseite der Biene hängen bleibt. Da die Bienen auf dem Flug zwischen den Blüten (oder auf andere Weise) den Körper abbürsten und den Pollen in die Transportspeicher verlagern, ergibt sich bei der Bestäubung wohl meist ein mengenmäßi-

ger Überschuß des eigenen Pollens. In der Heimat der Tomaten, im westlichen Südamerika, wurden folgende Bienen-Arten als Bestäuber von *Lycopersicon*-Arten beobachtet:

Colletidae

Paracolletini

Lonchopria sp. (RICK 1950: 118)

Colletini

cf. *Caupolicana vestita* (RICK et al. 1978: 39)

Halictidae

Halictini

Dialictus sp. (RICK et al. 1978: 39-40)

Augochlorini

Augochlora sp. (TEPPNER h.l., Abb. 5, 6)

Augochlora matucanensis (RICK 1950: 117, 118)

Augochlora nigromaculata (RICK 1950: 117, 118; RICK et al. 1977: 116)

Pseudaugochloropsis graminea (RICK et al. 1978: 39-40)

Anthophoridae

Anthophorini

Anthophora arequipensis (RICK 1950: 118)

Anthophora tricineta (RICK 1950: 118; RICK et al. 1977: 166)

Centridini

Centris surinamensis (RICK 1950: 118)

Eucerini

Thygater albiceps (RICK 1950: 118)

Exomalopsini

Exomalopsis sp. (RICK et al. 1978: 39-40)

Exomalopsis bruesi (RICK 1950: 117, 118)

Xylocopini

Xylocopa sp. (RICK 1950: 118, RICK et al. 1978: 39)

Xylocopa brasilianorum (RICK 1950: 118)

Apidae

Bombini

Bombus sp. (RICK et al. 1978: 39)

Bombus funebris (RICK 1950: 118)

Außerhalb Südamerikas sind die Tomaten auf fakultative Bestäuber angewiesen. In Mexiko ist *Augochloropsis ignita* (Halictidae, Augochlorini) wichtig (RICHARDSON & ALVAREZ 1957: 370), für Californien wird *Anthophora urbana* genannt (RICK 1950: 119). In den gemäßigten Klimaten sind Hummeln die bekanntesten und wichtigsten Bestäuber, bei uns in Mitteleuropa in erster Linie die Erdhummel *Bombus terrestris* (Abb. 28, 29), viel seltener die Ackerhummel *Bombus pascuorum*, die beide auch in unseren Kulturen sammelten. Die Honigbiene betreibt das Vibrations sammeln nicht und ist daher kein nennenswerter Besucher von Tomaten-Blüten.

Im Zuge der Selbstfertilitätstests und morphologischen Studien an den Kulturen in meinem eigenen Garten in Graz überraschten mich Ende August und Anfang September 1991 Vertreter der solitären Bienen-Gattung *Prosopis* (Maskenbienen; Colletidae, Hylaeinae) durch regelmäßiges Vibrations sammeln an den Tomaten-Blüten. Ein gefangenes Tier war *Prosopis gibba*. Nachträglich, im Zuge der Determination, stellte sich heraus, daß gleichzeitig noch zwei andere Arten in diesem Garten flogen, nämlich *P. communis* (1 Weibchen an *Rosa* cv. Gloria Dei, durch Vibrations sammeln die Staubbeutel entleerend) und *P. brevicornis* (1 Männchen morgens in einem hohlen Stengel). Ob an den Tomaten nur *P. gibba* sammelt, oder auch die anderen Arten, muß daher in der nächsten Saison noch näher untersucht werden. *Prosopis gibba*-Weibchen mit 6,5-7 mm Körperlänge zählen zu den kleinsten Bienen, die Vibrations sammeln betreiben. Die Kräfte, die diese Tiere aufbringen, wenn sie z. B. die großen, derben Antherenröhren von cv. VF 36 anscheinend problemlos bewältigen (Abb. 32), sind erstaunlich.

Die Beobachtungen an *Prosopis gibba* fielen in eine Jahreszeit, in der nur mehr wenige Erdhummeln flogen, die daher nur sporadisch einige *Lycopersicon*-Blüten besuchten. Bei schönem Wetter flogen ständig einige *Prosopis*-Weibchen von etwa 9 Uhr (MEZ) morgens bis in den Nachmittag, wobei vor allem *L. e.* var. *esculentum* cv. Mirabell und cv. VF 36 sowie *L. pimpinellifolium* Lambayeque besammelt wurden, die Sippen, die zu dieser Zeit am reichlichsten blühten. Die *Prosopis*-Weibchen (Abb. 12, 30, 32) drücken

die Körperunterseite gegen die Öffnung der Antherenröhre oder stecken den Kopf mit den Mandibeln in diese (beides macht ein Weibchen oft an ein und derselben Blüte); dabei wird ein Vibrationsstoß ausgelöst und anschließend — weiter in der Position an der Spitze des Antherenkegels (Abb. 31) - der Pollen vom Körper gebürstet und geschluckt. Dann wird wieder vibriert, usw., mehrfach, zum Teil viele Male hintereinander. Die Effektivität dieser Vibration läßt sich am besten dann beobachten, wenn die Biene dabei gelegentlich einmal "ungeschickt" auf dem Antherenkegel sitzt, sodaß dessen Öffnung nicht ganz vom Körper verdeckt wird: dann schießt eine ganze Pollenwolke am Bienenkörper vorbei. Diese Sammeltätigkeit an einer Blüte kann ein- oder mehrmals dadurch unterbrochen werden, daß die Biene auf dem Antherenkegel zum Grunde der Blüte läuft und dabei, oder in einem zusätzlichen Lauf, den Antherenkegel in einer Schraubenlinie mehr oder weniger umrundet (Abb. 13). Zwischen den Besuchen verschiedener Blüten wird von Zeit zu Zeit — auf einem Blatt oder einer anderen geeigneten Stelle — ein ausführlicheres Putzen des ganzen Körpers inkl. Flügel (die dazu zwischen Abdomen und Hinterbein eingezogen werden, alternierend rechts und links) eingeschaltet. Einige wenige dieser Tiere reichen leicht aus, um in einem Gartenbestand von etwa 30 Pflanzen alle pro Tag vorhandenen Blüten sicher durchzubestäuben, allerdings zum Unterschied gegenüber Hummeln nur bei schönem Wetter. Um die praktische Bedeutung von *Prosopis* für den Tomatenanbau abschätzen zu können, muß noch festgestellt werden, ob die Blüten auch im Juni und Juli, einer Zeit, die für den Ertrag wichtiger ist, für *Prosopis* genauso attraktiv sind. Ob *Prosopis* für gezielte Bestäubungseinsätze genügend manipulierbar ist und ob die Zucht ausreichend in den Griff zu bekommen wäre, müßte auch erst untersucht werden.

Dank

Mein besonderer Dank gilt dem Tomato Genetics Stock Center an der University of California, Davis, insbesondere den Herren Prof. Dr. Charles M. Rick und Dr. Roger Chetelat, für die Überlassung einiger Samenproben, für einige Sonderdrucke und briefliche Mitteilungen. Für Hilfe bei der Literaturbeschaffung danke ich vor allem unserer Mitarbeiterin Frau Dr. Andrea Nogrsek und Herrn Dr. Hans Zotter von der Universitätsbibliothek Graz. Herr Dr. Ekkehard Müller (Gartenbauabteilung der Landwirtschaftskammer, Graz) ließ mich in Gesprächen immer wieder an den Erfahrungen der Praxis teilhaben und trug auch Samenproben und Literatur bei. Herr Dr. Erich Klein (Purgstall bei Graz) ermittelte und besorgte eine Anzahl chemischer Arbeiten.

Mit einzelnen Proben, Literaturangaben oder sonstigen Hinweisen haben mich dankenswerterweise noch folgende Damen und Herren unterstützt: Prof. Dr. Uwe Baur (Institut für Germanistik, Graz), Prof. Dr. Johannes Dörflinger (Institut für Geschichte, Wien), Dipl.D.Ass. A. Eisenberger (Landeskrankenhaus, Graz), Prof. Dr. Dietrich Frohne (Institut für Pharmazeutische Biologie, Kiel), Mag. Fritz Gusenleitner (Oberösterreichisches Landesmuseum, Linz), Mag. Dr. W. Jasek (Österreichische Apothekerkammer, Wien), Elisabeth Laffer (Institut für Botanik, Graz), J. Lautner (Botanischer Garten Göttingen), Mag. Dr. Bernd Mader (Graz), Herr Manni (Gärtnerei Ehrenhöfer, Friedberg, Steiermark), Prof. Dr. Walter Mlekusch (Medizinisch-Chemisches Institut, Graz), Dipl. D. Ass. Andrea Perner (Medizinisch-Chemisches Institut, Graz), Frau Dr. Eva Schönbeck-Temesy (Institut für Botanik, Wien), Georg Schramayr (Untervölbling, Wölbling, Niederösterreich), Dr. Robert Stangl (Institut für Botanik, Wien), Doz. Dr. Erwin Streitfeld (Institut für Germanistik, Graz) und Mag. Dr. Horst Udermann (Gerichtlich-Medizinisches Institut, Graz).

Frau Mag. Ursula Brosch danke ich für die händische Fremdbestäubung der selbststerilen Sippen im Gewächshaus und für die Hilfe beim Erfassen der Anthese-Phasen. Mein Dank gilt auch den Gärtnern, die die Kulturen im Laufe der Jahre

gepflegt haben. Für die Bestimmung der Bienen danke ich Herrn P. Andreas W. Ebmer, Puchenau bei Linz (*Augochlora*) und Herrn Maximilian Schwarz, Ansfelden bei Linz (*Prosopis*), sehr herzlich.

Mein besonderer Dank gilt auch der Fernleihstelle der Universitätsbibliothek Graz, ohne deren Einsatz die viele uns fehlende Literatur nicht hätte beschafft werden können.

Herrn Doz. Dr. Franz Speta (Oberösterreichisches Landesmuseum, Linz) danke ich für die Möglichkeit, diesen Beitrag in so schöner Ausstattung publizieren zu können.

Literatur

- ALEFELD F. (1866): Landwirthschaftliche Flora ... - Berlin.
- BANNIZA S. & WONNEBERGER C. (1991): Hummleinsatz bei Gewächshaus-Tomaten. - Deutscher Gartenbau 45 (2): 92-94.
- BESLER (1613): Der Garten von Eichstätt. Hortus Eystettensis. Das große Herbarium des Basilius Besler von 1613. Mit einem Vorwort von D. Vogellehner und botanischen Erläuterungen von G. G. Aymonin. - München 1988.
- BLACKWELL E. (1754): Herbarium Blackwellianum ... Centuria II. - Norimbergae.
- BONIERBALE M.W., PLAISTED R. L. & S. D. TANKSLEY (1988): RFLP maps based on a common set of clones reveal modes of chromosomal evolution in potato and tomato. - Genetics 120: 1095-1103.
- BRITTON G. (1988): Biosynthesis of carotenoids. - In: GOODWIN T. W. (Ed.), Plant pigments. - London ...
- BRÜCHER H. (1969): Über *Lycopersicon humboldtii* WILLD. - Ber. deutsch.bot. Ges. 82 (10-11): 621-626.
- (1977): Tropische Nutzpflanzen. Ursprung, Evolution und Domestikation. - Berlin, Heidelberg, New York.
- (1989): Useful plants of Neotropical origin and their wild relatives. - Berlin ...
- BUCHMANN S. L. (1983): Buzz pollination in angiosperms. - In: JONES C. E. & R. J. LITTLE (Eds.), Handbook of experimental pollination biology, p. 73-114. - New York.
- BÜSING U. (1991): "Hier machen wir die Arbeit". Hummeln als fleißige Bestäuber bei Tomaten. - Deutscher Gartenbau 45(22): 1382-1383.
- BURKE B. A., GOLDSBY G. & J. B. MUD (1987): Polar epicuticular lipids of *Lycopersicon pennellii*. - Phytochemistry 26(9): 2567-2571.
- CHILD A. (1990): A synopsis of *Solanum* subgenus *Potatoe* (G. DON) (D'ARCY) (*Tuberarium* (DUN.) BITTER (s. l.)). - Feddes Repert. 101 (5-6): 209-235.
- CHROBOCZEK E. (1976): Some remarks on the role of vegetable plants of nutritional value in food production. - Qualitas Plantarum 26 (1-3): 199-210.
- CLOUGH J. M. & G. PATTENDEN (1983): Stereochemical assignment of prolycopenone and other poly-Z-isomeric carotenoids in fruits of the tangerine tomato *Lycopersicon esculentum* var. 'Tangella'. - J. chem. Soc. Perkin Trans. 1: 3011-3018.
- Code = GREUTER & al (1988).
- CORRELL D. S. (1962): The potato and its wild relatives. - Texas Res. Foundation. - Renner, Texas.
- CURRENCE T. M. (1962): Tomato breeding. - In: KAPPERT H. & W. RUDORF, Züchtung von Gemüse, Obst, Reben und Forstpflanzen. - Handb. Pflanzenzüchtung, 6. - Berlin, Hamburg.
- D'ARCY W.G. (1982): Combinations in *Lycopersicon* (*Solanaceae*). - Phytologia 51 (4): 240.
- DODONAEUS R. (1553): Trivm priorvm de stirpium historia commentariorum imagines ad viuum expressae ... - Antverpia.
- (1574): pvrgantivm aliarvmqve eo facientivm ... herbarum historiae, libri IIII ... - Antverpia.
- (1583): Stirpium historiae pemptades sex. sive libri XXX. - Antverpia.
- (1608): Cruydt-Boeck ... Leyden.
- DUDEN R. (1989): Der schöne Schein und der Geschmack. Zur Qualität von Markttomaten. - Ber. d. Bundesforschungsanstalt f. Ernährung, Karlsruhe. BFE-R-89-01: 21-25.
- & W. WOLF (1987): Inhaltsstoffe und Geschmack von Tomaten. - Lebensm.-Wiss. u. -Technol. 20: 235-328.
- DUKE J. A. (1985): CRC handbook of medicinal herbs. - Boca Raton, Florida.
- DURANTE C. (1684): Herbario novo ... - Venetia.
- ELMADFA I., AIGN W. & D. FRITZSCHE (1989a): GU Kompaß Nährwerte 1990/91, 2. Aufl. - München.
- , -, MUSKAT E., FRITZSCHE D. & H.-D. CREMER (1989): Die große GU Nährwert-Tabelle. Kalorien/Joule- und Nährstoffgehalte unserer Lebensmittel. Neuausgabe 1990/91. - München.
- ELTAYEB E. A. & J. G. RODDICK (1985): Biosynthesis and degradation of α -tomatine in developing tomato fruits. - Phytochemistry 24(2): 253-257.
- FÖLSTER E. (1986): 7.8 *Solanaceae* (Nachtschattengewächse). 7.8.1. Tomate (*Lycopersicon lycopersicum*). In: KRUG H. (Ed.), Gemüseproduktion. Ein Lehr- und Nachschlagewerk für Studium und Praxis, p.338-354. - Berlin, Hamburg.
- FRECKNALL E. A. & G. PATTENDEN (1984): Carotenoid differences in isogenic lines of tomato fruit colour mutants. - Phytochemistry 23 (8): 1707-1710.
- FREE J. B. (1970): Insect pollination of crops. - London, New York.
- FROHNE D. & PFÄNDER H. J. (1982): Giftpflanzen. Ein Handbuch für Apotheker, Ärzte, Toxikologen und Biologen. - Stuttgart.
- FUCHS L. (1543): New Kreuterbuch ... - Basell.
- GESNER (ca. 1560) = Conradi Gesneri historia plantarum, Gesamtausgabe 1, enthaltend acht faksimilierte und 320 mehrfarbige, verkleinerte Aquarelle aus dem botanischen Nachlaß von Conrad Gessner (1516-1565) in der Universitätsbibliothek Erlangen. Herausgeg. von H. ZOLLER und M. STEINMANN. - Dietikon - Zürich 1987.
- Faksimileausgabe. Dritte Folge, enthaltend vierundzwanzig Aquarelle aus... Herausgeg. von H. ZOLLER, M. STEINMANN & K. SCHMID - Dietikon-Zürich 1974.
- GESSNER O./G. ORZECZOWSKI (1974): Gift- und Arzneipflanzen von Mitteleuropa, 3. Aufl. - Heidelberg.
- GLADIS T. (1989). Die Nutzung einheimischer Insekten (Hymenopteren und Dipteren) zur Bestäubung von Kulturpflanzen in der Genbank Gatersleben. - Kulturpflanze 37: 79-126.
- GÖTZ M. L. & U. RABAST (Eds.) (1987): Diättherapie. Lehrbuch mit Anwen-

- dungskonzepten. - Stuttgart, New York.
- GOODWIN T. W. (1980): The biochemistry of the carotenoids, volume I plants, second ed. - London, New York.
- GREUTER W. et al. (1988): International code of botanical nomenclature ... - Regnum vegetabile 118. - D-6240 Königstein.
- GRIMM J. & W. GRIMM (1935). Deutsches Wörterbuch, 21, T - Treftig. - Leipzig. - Nachdruck, München 1984.
- HARBORNE J. B. (1988): Introduction to ecological biochemistry, 3. ed. - London.
- HAWKES J. C. (1990): The potato. Evolution, biodiversity and genetic resources. - London.
- HEEPE F. (1990): Diätetische Indikationen. Basisdaten für die interdisziplinäre Ernährungstherapie. - Berlin ...
- HEINE H., HABBen J., OHMS J.P. & R. DUDEN (1987): Geschmack von Tomatensorten. - Gemüse 1987 (8): 368-369.
- HERMANN K. (1992): Vorkommen, Gehalte und Bedeutung von Inhaltsstoffen des Obstes und Gemüses. V. Aromastoffe von Tomaten, Gurkengewächsen, Sellerie und Möhren. - Die industrielle Obst- und Gemüseverwertung 77 (2): 42-47.
- JENKINS J. A. (1948): The origin of the cultivated tomato. - Economic Botany 2: 379-392.
- KACHLER J. (1829). Encyclopädisches Pflanzen-Wörterbuch ..., 1, A-L. - Wien.
- KASPER H. (1987): Ernährungsmedizin und Diätetik, 6. Aufl. - München, Wien, Baltimore.
- KING R. R., CALHOUN L. A., SINGH R. P. & A. BOUCHER (1990): Sucrose esters associated with glandular trichomes of wild *Lycopersicon* species. - Phytochemistry 29 (7): 2115-2118.
- KINGSBURY J. M. (1964): Poisonous plants of the United States and Canada. - Englewood Cliffs, New Jersey.
- KINGSBURY J. M. (1991): Christopher Columbus as a botanist. - Cornell Plantations (Ithaca, New York) 45 (4): 7-31.
- KRANZMAYER E. (1976): Wörterbuch der Bairischen Mundarten in Österreich, 2, B (P) - Bezirk. - Wien.
- KRESS O. (1992): Befruchtung von Tomaten durch Hummeln. - Deutscher Gartenbau 46 (3): 146-147.
- LAVAL-MARTIN D., QUENNET J. & R. MONÉGER (1975): Pigment evolution in *Lycopersicon esculentum* fruits during growth and ripening. - Phytochemistry 14: 2357-2362.
- LEHMANN C. O. (1955): Das morphologische System der Kulturtomaten (*Lycopersicon esculentum* MILLER). - Der Züchter, 3. Sonderheft, 64 Seiten.
- & F. SCHWANTZ (1965): Ein Beitrag zur Kenntnis der Formenmannigfaltigkeit der Kulturtomaten (*L. esculentum* MILL.) Mittelamerikas. - Kulturpflanze 13: 545-585.
- LESLEY J. W. (1924): Cross pollination of tomatoes. - J. Heredity 15: 233-235. (Zitiert nach LEHMANN 1955 und FREE 1970).
- LINDER M. C. (1985): Nutritional biochemistry and metabolism. With clinical applications. - New York, Amsterdam, Oxford.
- LINNE C. (1753): Species plantarum, ..., 1. - Holmiae.
- LIST P.H. & L. HÖRHAMMER (Eds.) (1976): HAGERS Handbuch der Pharmazeutischen Praxis ..., 4. Aufl., 5, Chemikalien und Drogen (H-M). - Berlin, Heidelberg, New York.
- L'OBEL M. de (1576): Plantarvm sev stirpivm historia, ... Antverpiae.
- LUCKWILL L. C. (1943): The genus *Lycopersicon*. An historical, biological, and taxonomic survey of the wild and cultivated tomatoes. - Aberdeen University Studies 120: 1-44.
- MARTIN F. W. (1961): Complex unilateral hybridization in *Lycopersicon hirsutum*. - Proc. nation. Acad. Sci. 47: 855-857.
- MARZELL H./H. PAUL (1978): Wörterbuch der deutschen Pflanzennamen 4 (Lief. 3). - Stuttgart, Wiesbaden.
- MATTHIOLUS P. A. (1554): Commentarii, in libros sex Pedacii Dioscoridis Anazarbei, de medica materia ... Venetijs.
- 1563. New Kräuterbuch ... - Prag.
- MCCLEAN P. E. & M. R. HANSON (1986): Mitochondrial DNA sequence divergence among *Lycopersicon* and related *Solanum* species - Genetics 112: 649-667.
- MCCUE G. A. (1952): The history of the use of the tomato: an annotated bibliography. - Ann. Miss. bot. Garden 39: 289-348.
- MELCHERS G., SACRISTAN M.D. & A. A. HOLDER (1978): Somatic hybrid plants of potato and tomato regenerated from fused protoplasts. - Carlsberg Res. Comm. 43: 203-218.
- MICHENER Ch. (1962): An interesting method of pollen collecting by bees from flowers with tubular anthers. - Rev. Biol. Trop. 10 (2): 167-175.
- MILLER P. (1754): The gardeners dictionary ... Abridged ..., ed. 4 - London.
- (1768): The gardeners dictionary: ..., ed. 8. - London.
- MOONEY P. R. (1983): Saat-Multis und Welthunger ... - rororo aktuell 4731. - Reinbeck bei Hamburg.
- MÜLLER K. (1884): Praktische Pflanzenkunde ... - Stuttgart.
- NISHIE K., NORRED W. P. & A. P. SWAIN (1975): Pharmacology and toxicology of chaconine and tomatine. - Res. Comm. chem. Pathol. Pharmacol. 12 (4): 657-668.
- OELLINGER (1553) = Herbarivm des Georg Oellinger anno 1553 zu Nürnberg. 51 Originalaufnahmen von H. RETZLAFF, Einführung von E. LUTZE. - Salzburg 1949.
- OELLER P. W., MIN-WONG L., TAYLOR L. P., PIKE D. A. & A. THEOLOGIS (1991): Reversible inhibition of tomato fruit senescence by antisense RNA. - Science 254: 437-439.
- PALMER J. D. & D. ZAMIR (1982): Chloroplast DNA evolution and phylogenetic relationships in *Lycopersicon*. - Proc. nation. Acad. Sci. USA 79: 5006-5010.
- POGLITSCH H. (1992): Diät bei Nierenerkrankungen. - Österr. Apotheker-Zeitung 46 (11): 209-213.
- RICHARDSON R. W. jr. & E. ALVAREZ (1957): Pollination relationships among vegetable crops in Mexico. I. Natural cross-pollination in cultivated tomatoes. - Proc. amer. Soc. horticult. Sci. 69: 366-371.
- RICK C. M. (1950): Pollination relations of *Lycopersicon esculentum* in native and foreign regions. - Evolution 4: 110-122.
- (1958): The role of natural hybridization in the derivation of cultivated tomatoes of Western South America. - Econ. Bot. 12: 346-367.
- (1963): Barriers to interbreeding in *Lycopersicon peruvianum*. - Evolution 17: 216-232.
- (1974): The tomato. - In: KING R. C., Handbook of genetics, 2: 247-280. -

New York & London.

- (1976): Tomato. *Lycopersicon esculentum* (Solanaceae). - In: SIMMONDS N. W. (Ed.), Evolution of crop plants, p. 78-79. - London, New York.
- (1978): The tomato. - Scientific American **239**: 66-76.
- (1979): Biosystematic studies in *Lycopersicon* and closely related species of *Solanum*. - In: HAWKES J. G., LESTER R. N. & A. D. SKELDING (Eds.), The biology and taxonomy of the Solanaceae. - Linn. Soc. Symp. Series 7: 667-678. - London.
- (1982): Genetic relationships between self-incompatibility and floral traits in the tomato species. - Biol. Zentralbl. **101**: 185-198.
- (1991): Tomato paste: A concentrated review of genetic highlights from the beginnings to the advent of molecular genetics. - Genetics **128**: 1-5.
- & W. H. DEMPSEY (1969): Position of the stigma in relation to fruit setting of the tomato. - Bot. Gaz. **130** (3): 180-186.
- & J. F. FOBES (1975): Allozyme variation in the cultivated tomato and closely related species. - Bull. Torr. bot. Club **102** (6): 376-384.
- , - & M. HOLLE (1977): Genetic variation in *Lycopersicon pimpinellifolium*: Evidence of evolutionary change in mating systems. - Plant Syst. Evol. **127**: 139-170.
- , - & D. TANKSLEY (1979): Evolution of mating systems in *Lycopersicon hirsutum* as deduced from genetic variation in electrophoretic and morphological characters. - Plant Syst. Evol. **132**: 279-298.
- & M. HOLLE (1990): Andean *Lycopersicon esculentum* var. *cerasiforme*: Genetic variation and its evolutionary significance. - Econ. Bot **44** (3, Supplement): 69-78.
- , - & R. W. THORP (1978): Rates of cross-pollination in *Lycopersicon pimpinellifolium*: Impact of genetic variation in floral characters. - Plant Syst. Evol. **129**: 31-44.
- , KESICKI E., FOBES J. F. & M. HOLLE (1976): Genetic and biosystematic studies on two new sibling species of *Lycopersicon* from interandean Peru. - Theor. appl. Genetics **47**: 55-68.
- & R. LAMM (1955): Biosystematic studies on the status of *Lycopersicon chilense*. - Amer. J. Bot **42**: 663-675.
- & TANKSLEY S. D. (1981): Genetic variation in *Solanum pennellii*: Comparisons with two other sympatric tomato species. - Plant Syst. Evol. **139**: 11-45.
- & J. I. YODER (1988): Classical and molecular genetics of tomato: Highlights and perspectives. - Ann. Rev. Genet. **22**: 281-300.
- RODDICK J. G. (1974): The steroidal glycoalkaloid α -tomatine. - Phytochemistry **13**: 9-25.
- (1979): Distribution of steroidal glycoalkaloids in cells of *Solanum* and *Lycopersicon*. - In: HAWKES J. G., LESTER R. N. & SKELDING A.D. (Eds.), The biology and taxonomy of the Solanaceae. - Linn. Soc. Symp. Series 7: 223-229. - London.
- ROUBIK D. W. (1989): Ecology and natural history of tropical bees. - Cambridge ...
- SANDER H. (1956): Studien über Bildung und Abbau von Tomatin in der Tomatenpflanze. - Planta **47**(4): 374-400.
- (1958): Tomatin ein möglicher Ausgangsstoff für die Lycopinbildung. - Naturwissenschaften **45**(3): 59.
- SCHERZ H. & F. SENSER (1989): Die Zusammensetzung der Lebensmittel. Nährwert-Tabellen 1989/90. - Stuttgart.
- SCHLÖSSER E. (1983). Präformierte chemische Abwehrstoffe in Pflanzen. - Ber. deutsch. bot. Ges. **96**: 351-356.

- SCHREIBER K. (1979): The steroid alkaloids of *Solanum*. - In: HAWKES J. G., LESTER R. N. & A. D. SKELDING (Eds.), The biology and taxonomy of the Solanaceae. - Linn. Soc. Symp. Series 7: 193-202. - London.
- SIDDIQUI S. A. & F. A. KHAN (1988). Ontogeny and desiccence of anther in *Solanaceae*. - Bull. Soc. bot. Fr. **135**, Lettres bot., **1988** (2): 101-109.
- STUBBE H. (1971): Weitere evolutionsgenetische Untersuchungen in der Gattung *Lycopersicon*. - Biol. Zentralbl. **90**: 545-559.
- TABERNAEMONTANUS J. T. (1591): New Kreuterbuch .. Das ander Theyl. - Frankfurt a. M.
- TEUSCHER E. & U. LINDEQUIST (1987): Biogene Gifte. - Biologie - Chemie - Pharmakologie. - Stuttgart, New York.
- THOMAS R. L. & J. J. JEN (1975): Phytochrome-mediated carotenoids biosynthesis in ripening tomatoes. - Plant Physiol. **56**: 452-453.
- TOMES M. L. & F. W. QUAKENBUSH (1958): Caro-red, a new provitamin A rich tomato. - Economic Botany **12**: 256-260.
- TROPPEL S. P. (1984): Karyologische Studien an einigen peruanischen Angiospermen. - Unveröff. Diplomarbeit, Naturwiss. Fakultät Univ. Graz.
- UNTERHOLZNER O. (1976): Inhaltsstoffe wichtiger Gemüsearten. - Geisenheim/Gießen.
- URBASCH I. (1986): Vergleichende Analyse der ätherischen Öle in Blattdrüsenhaaren verschiedener Kultur- und Wildtomatenpflanzen (*Lycopersicon* spp.). - Planta medica **52**: 58-60.
- VOGEL St. (1978): Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. - In: RICHARDS A. J. (Ed.), The pollination of flowers by insects. - Linn. Soc. Symposium Series **6**: 89-96.
- WALL M. E. & K. H. DAVIS jr. (1972): - In: DE VRIES A. & KOCHVA E. (Eds.), Toxins of animal and plant origin, **2**: 597-624. - London (Zitiert nach ROBINSON T. [1981]: The biochemistry of alkaloids, 2nd ed. p. 160. - Berlin ...).
- WARNOCK S. J. (1988): A review of taxonomy and phylogeny of the genus *Lycopersicon*. - HortScience **23** (4): 669-673.
- WEINMANN J. W. (1745): Phytanthoza-Iconographia ..., **4**. - Ratisbonae.
- WELSCH A. (1965): Krankenernährung. Ein Taschenbuch für Ärzte und Diätassistentinnen. - Stuttgart.
- WENGER R. (1964): Diätetik. Ein Leitfaden für Ärzte und Diätassistentinnen, **2**. Aufl. - Wien.
- WHITAKER T. W. (1979): The breeding of vegetable crops. Highlights of the past seventy-five years. - HortScience **14** (3): 360-363.
- WILLDENOW C. L. (1804): Hortus Berolinensis, sive icones et descriptiones, ... pl. 25-36. - Berolini.
- WILSON R. H., POLEY G. W. & F. DEEDS (1961): Some pharmacologic and toxicologic properties of tomatine and its derivatives. - Toxicol. appl. Pharmacol. **3**: 39-48.
- ZOLLER H. (1975): Konrad Gessners Historia Plantarum - Eine Synthese von Wissenschaft und Kunst. - Verh. schweiz. naturf. Ges. **1975**: 57-70.

Anschrift des Verfassers:

Univ. Prof. Dr. Herwig Teppner, Institut für Botanik, Holteigasse 6, A-8010 Graz, Austria

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Kataloge des OÖ. Landesmuseums N.F.](#)

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: [0061](#)

Autor(en)/Author(s): Teppner Herwig

Artikel/Article: [Kulturpflanzen aus Amerika erobern Europa: Die Tomate- Verwandtschaft, Geschichte, Blütenekologie 189-211](#)