

(Aus dem Institut für Botanik, technische Mikroskopie und organische Rohstofflehre der Technischen Hochschule in Wien)

Über die Eiweißkristalle von *Solanum tuberosum* (Vorkommen, Entwicklung und Verteilung im Gewebe der Knolle)*

Von

Josef Hölzl und Engelbert Bancher

Mit 16 Textabbildungen und 3 Tabellen

(Eingegangen am 12. Mai 1958)

Einleitung

Die Kenntnis der pflanzlichen Proteinkristalle reicht weit zurück. Die Entdeckung kristallisierter Proteinstoffe in den Aleuronkörnern pflanzlicher Samen durch HARTIG (1856) hatte eine Reihe von Arbeiten auf diesem Gebiete zur Folge. Zu diesen zählt COHNS Aufsatz über die Proteinkristalle in den Kartoffeln (1859), worin er zum erstenmal wohl ausgebildete, frei im Plasma liegende Eiweißkristalle (von WAKKER 1884 bestätigt) nachwies. COHNS kristallographische und mikrochemische Untersuchungen an diesen Objekten waren so gründlich, daß unsere heutigen Kenntnisse im wesentlichen noch nicht weit darüber hinausgekommen sind. Würfelförmige Kristalle in den peripheren Schichten der Kartoffel wurden zwar schon von BAILY (1845; vgl. A. MEYER, 1920, S. 83) gesehen und beschrieben, von ihm jedoch für Ca-Phosphat-Kristalle angesehen.

Die kristallographischen Verhältnisse einiger Eiweißkristalle (darunter auch die der Kartoffel) wurden von SCHIMPER in seiner Dissertation (1878) und in einer erweiterten Neubearbeitung (1881) sorgfältig studiert; er und die meisten anderen Autoren sahen nur Würfel oder Quader, während COHN ein einziges Mal ein reguläres Oktaeder und SACHS (1868) auch Tetraeder gesehen haben will. Die Angabe von JANISCH (1942), wonach es sich neben Würfeln hauptsächlich um quadratische und sechseckige

* Herrn o. ö. Prof. Dr. JOSEF WEESE in Verehrung zum 70. Geburtstag gewidmet.

Plättchen bzw. um flache tetragonale Bipyramiden handeln soll, ist nirgends bestätigt worden. Auch wir konnten im Verlaufe unserer Arbeit nur Würfel oder Parallelepipede zu Gesicht bekommen. Die Kristalle gehören dem tesseralen System bei fraglicher Kristallklasse an und lassen deshalb auf kugelige oder doch isodiametrische Makromoleküle (Eiweißglobuli) schließen (FREY-WYSSLING, 1956).

Wir sprechen mit Absicht von Kristallen und nicht von Kristalloiden (NÄGELI, 1862), da wir heute auf Grund der Röntgenanalyse an natürlichen und künstlichen Eiweißkristallen tierischer und pflanzlicher Herkunft (vgl. FREY-WYSSLING, 1953) und durch elektronenmikroskopische Strukturstudien (WYCKOFF und LABAW, 1955; WYCKOFF, 1957) wissen, daß die Kristallgitter der Eiweißkristalle prinzipiell gleich gebaut sind wie die Mikromolekülgitter „echter“ Kristalle. Aus der makromolekularen Lockerstruktur (FREY-WYSSLING, 1956) erklärt sich jene so charakteristische Quell- und Färbbarkeit der Proteinkristalle (vgl. HÖLZL und BANCHER, 1958 a), welche zusammen mit den daraus ableitbaren Eigenschaften (Schichtung, zentrifugale Auflösung usw.) in der älteren Literatur zu Hypothesen über deren „organisierte“ Natur im Sinne NÄGELIS oder sogar der SCHWANNschen Vorstellungen führten.

Da wir also mit Recht annehmen dürfen, daß sich die Eiweißwürfel der Kartoffel aus isodiametrischen Teilchen zusammensetzen, ist es auch wenig wahrscheinlich, daß sie aus Viruseiweiß aufgebaut sein könnten; die in der Kartoffel vorkommenden Virusarten sind nämlich in der Mehrzahl stäbchenförmig (WETTER und BRANDES, 1953; BODE und PAUL, 1955, 1956) und die aus ihnen gebildeten Kristalle nadel- oder (hexagonal) plättchenförmig. Nur die Kartoffel-Bukett- und Kartoffel-Pseudoaocuba-Viren bzw. Virenstämme dürften aus sphärischen Teilchen bestehen (BODE und PAUL, 1956 V). Neuerdings ist es sogar gelungen, Kristalle mit parallel ausgerichteten faserigen Bausteinen an Dünnschnitten elektronenmikroskopisch abzubilden. Entsprechende Studien an den Eiweißwürfeln der Kartoffel oder elektronenmikroskopische Abbildungen nach dem Abdruckverfahren liegen unseres Wissens noch nicht vor¹.

Die zuerst von JANISCH (1942) aufgeworfene Frage nach der Virusnatur der Eiweißkristalle oder nach einer Wechselbeziehung zwischen Virus- und Kristalleiweiß ist durch KÖHLER (1942), EICKE und KÖHLER (1943) und FEDOTINA (1957) einer experimentellen Prüfung mit einem negativen Ergebnis unterzogen worden. Wir sehen uns daher veranlaßt, an alte, auf SORAUER (1868) zurückgehende Feststellungen

¹ Laut brieflicher Mitteilung von Prof. WYCKOFF wurden bis jetzt von seiner Schule weder an Kartoffel- noch an anderen pflanzlichen Reserve-Eiweißkristallen elektronenoptische Untersuchungen angestellt und sind ihm auch keine von anderen Forschern bekanntgeworden.

anzuknüpfen und diese Kristalle analog zu den Aleuronkörnern und den Kristallen vieler Samen als normales, keiner gesunden Knolle fehlendes Reserveeweiß aufzufassen.

In bezug auf die Kartoffelpflanze ist hier eine Beobachtung von HEINRICHER (1891) von Interesse, der bei Wurzelfäule und dadurch bedingter Stauung der Reservestoffe im oberirdischen Sproß, und zwar im Rindenparenchym und Siebteil der basalen Stengeltriebe, eine überaus starke Anreicherung von würfelförmigen Eiweißkristallen fand. HUBERT (1912) versuchte mit mehr oder weniger Erfolg ähnliche Bedingungen experimentell zu verwirklichen.

Es kann als sicher gelten, „daß ganz allgemein Eiweißkristalle der Protoplasten ergastische Gebilde sind, die bei Überfluß an Nährstoffen abgelagert, bei eintretendem Nährstoffmangel wieder gelöst und für Wachstum und Arbeit der Zelle verbraucht werden“ (MEYER, 1920). Eine jüngst von REITER (1956) an der Wildkartoffel *Solanum demissum* gemachte Beobachtung möge hier noch Erwähnung finden: Wird die Pflanze aus Samen gezogen, so treten Eiweißwürfel schon in den ersten Blättern, am zahlreichsten in den vielzelligen Köpfchen der Drüsenhaare (vgl. auch BANCHER und HÖLZL, 1958), aber auch in den Knollen, Blättern und Blüten auf.

Über die chemische Zusammensetzung der würfelförmigen Eiweißkristalle der Kartoffel ist derzeit nicht viel mehr bekannt, als daß es sich um Eiweißkörper mit reichlichem, oftmals rhythmisch wechselndem Quellungswasser (Schichtung!) handelt, da es nicht möglich war, sie in der für quantitative Untersuchungen nötigen Menge durch Lösung und Rekristallisation anzureichern (wie z. B. bei der Excelsin-Darstellung aus der Para-Nuß!).

Wir werden aber kaum fehlgehen, wenn wir in den Eiweißwürfeln in der Hauptsache kristallisiertes Tuberin, ein hochmolekulares Globulin, erblicken, das schon ZÖLLNER (1880) nachgewiesen und OSBORNE und CAMPBELL (1896) genauer untersucht haben. Nach SJOLLEMA und RINKES (1912) besteht es aus 12 (mit Triptophan aus 13) Aminosäuren, das mehr oder weniger ähnliche Excelsin nach OSBORNE und CLAPP (1910; zit. nach MEYER, 1920, S. 61) aus 14 Aminosäuren. Im übrigen bleiben auch die mikrochemisch erfaßbaren Unterschiede pflanzlicher Eiweißkristalle (hauptsächlich die Löslichkeitsverhältnisse betreffend) gering (vgl. BOGEN, 1956).

Die Eiweißkristalle der Kartoffel verdienen sicherlich in vieler Hinsicht Interesse. Als Schulbeispiel für ein kubisch kristallisierendes pflanzliches (Reserve-)Eiweiß von derzeit noch nicht näher bekanntem Gitterbau wäre es sicherlich einer elektronenmikroskopischen Untersuchung wert. Vorkommen, Entwicklung und Verteilung der Eiweißkristalle in der Kartoffelpflanze bzw. -knolle ist noch wenig bearbeitet.

Selbst so ausführliche Monographien der Kartoffel wie die von KRÖNER und VÖLXSEN (1942) oder BURTON (1948) erwähnen die Eiweißkristalle mit keinem Wort. Gerade bei der Kartoffel handelt es sich aber um eine der wichtigsten Kulturpflanzen der Menschheit, so daß wohl auch eine Bearbeitung dieser Frage berechtigt erscheint.

Lage und Ausbildung der Eiweißkristalle

1. Die Eiweißkristalle in den peripheren Schichten

Die Feststellung der würfelförmigen Eiweißkristalle in den peripheren Schichten der Kartoffelknolle geht auf COHN (1859) zurück und ist in der Folge immer wieder bestätigt worden. Seine Untersuchungen stellte



Abb. 1. Lebende Zelle aus dem subepidermalen Bereich der Kartoffelknolle; der würfelförmige Eiweißkristall ist an Plasmasträngen aufgehängt, die zum wandständigen Plasma und zur zentralen Plasmaanhäufung (mit Zellkern und Stärkekörnern) führen

er an völlig reifen, schon seit Monaten aufbewahrten Knollen an. Er fand in ihnen Würfel von 7—13 μ Kantenlänge und (wohl infolge mangelhafter Abbildung) unvollkommen ausgebildete kleinere. In den äußersten, stärkearmen oder stärkefreien Zellen ließen sich die Kristalle am leichtesten erkennen und fanden sich meist in der Ein-, seltener in der Zweizahl

pro Zelle, wo sie dann gewöhnlich mit einer Seite zusammenstießen oder auch zwillingsartige Durchwachsungen zeigten.

Häufig liegt der Eiweißkristall neben dem Zellkern und den farblosen Leukoplasten in einer Plasmaanhäufung eingeschlossen, die durch (Zirkulationsströmung zeigende) Plasmastränge mit dem plasmatischen Wandbelag verbunden ist (Abb. 1 und 15). EICKE und KÖHLER (1943) geben für diese kleinsten in der Nähe des Kernes liegenden Kristalle die

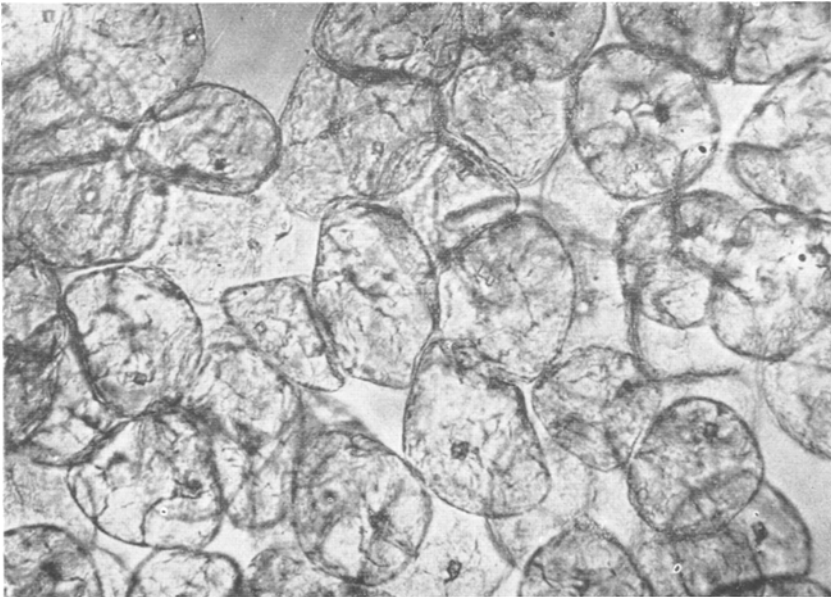


Abb. 2. Übersichtsbild von mazerierten Zellen aus dem subperidermalen Bereich einer gekochten Kartoffelknolle; in jeder Zelle war ein Eiweißkristall zu sehen

halbe Nukleolusgröße (mittlere Kantenlänge $2,35 \mu$) und für die größten Kristalle eine Kantenlänge von 25μ an.

Die Kristalle lassen sich leicht erkennen, wenn man sie — wie schon COHN empfahl — an gekochten Kartoffeln untersucht: „Es ist dies überhaupt die beste Methode, um die Kristalle in großer Menge im Gesichtsfeld zu haben; es isolieren sich in der Regel die einzelnen Zellen vollständig, und man erkennt in ihnen nicht nur die ungeänderte, wohl etwas aufgequollene Zellmembran, sondern inmitten der zu Kleister aufgeschwollenen, aber höchst durchsichtig gewordenen Amylonkörner den anscheinend unveränderten Kristall, der aber jetzt bei weitem deutlicher hervortritt als in der ungekochten, der Stärke wegen minder

durchsichtigen Zelle“ (COHN, 1859). Zur Illustration dieser Worte sei auf Abb. 2 verwiesen, welche in eindrucksvoller Weise zeigt, daß im gekochten Zustand tatsächlich in jeder Zelle mindestens ein Eiweißkristall sichtbar wird.

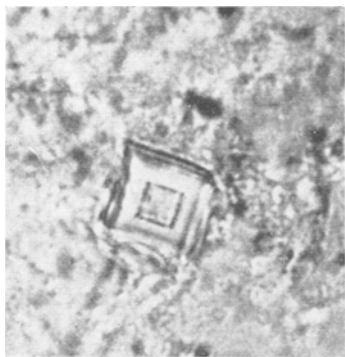


Abb. 3. Eiweißwürfel mit seitenparalleler Schichtung in gekochter Zelle

Daß es sich bei der auch an kleinsten gekochten Kristallen auftretenden Schichtung (Abb. 3) nicht etwa um Ätzfiguren handelt, wird ohneweiters klar bei der Betrachtung auf der Kante liegender Würfel (EICKE und KÖHLER) oder bei isolierten Kristallen, die sich im strömenden Medium drehen und wälzen.

Abb. 4 und 5 zeigt je einen kleinen Eiweißkristall in Kernnähe. In den ebenfalls um den Kern dieser subphellogenen Zellen versammelten Leukoplasten erkennt man schon die sich bildenden, mit Jod angefärbten Stärkekörner und in der Kernmitte (Abb. 4) den Nukleolus.

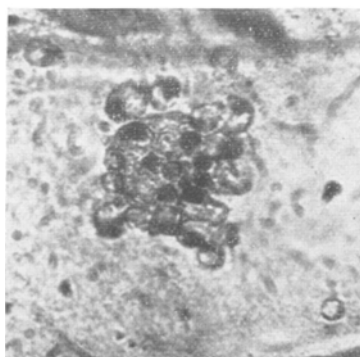


Abb. 4. Zellkern mit (dunklem) Nukleolus in der Mitte aus gekochtem Material; zahlreiche Leukoplastenreste mit jodgefärbten, in Bildung begriffenen Stärkekörnern; am unteren Kernrand ein kleiner Eiweißwürfel

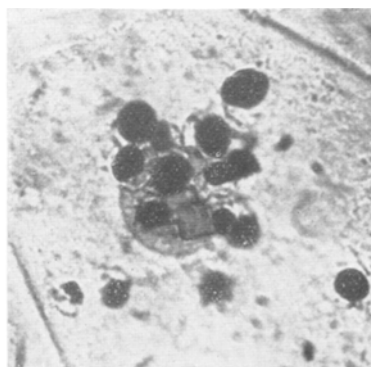


Abb. 5. Wie in Abb. 4. Stärkekörner größer und in der Entwicklung weiter fortgeschritten; Eiweißkristalle als Durchwachsungszwilling an der unteren Kernhälfte

In Abb. 5 ist die Entwicklung der Stärkekörner schon etwas weiter fortgeschritten und der Eiweißkristall ein Durchwachsungszwilling.

Betrachtet man eine derartige Zelle im gekochten Zustand, so sind die Würfel in Phasenkontrast besonders deutlich zu sehen. Abb. 6

läßt in einer solchen Zelle ein noch ganz kleines, aber schon ungleiches Kristallpaar erkennen. Die Kristalle liegen mit ihrer Seitenfläche parallel zueinander, scheinen sich aber noch nicht zu berühren, geschweige denn zu durchwachsen. Von einer Schichtung war hier, wie auch sonst öfter

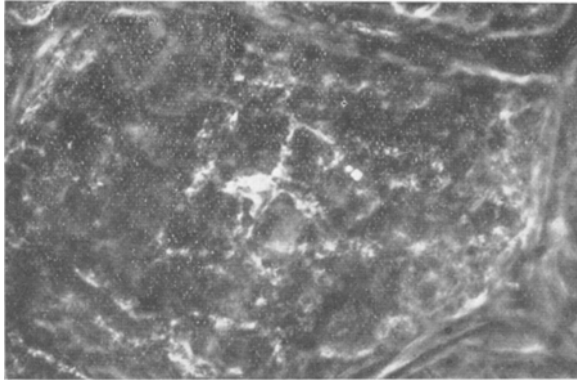


Abb. 6. Gekochte subphellogene Zelle mit zwei ungleichen, noch sehr kleinen Eiweißwürfeln (in der Abb. weiß!); in Phasenkontrast

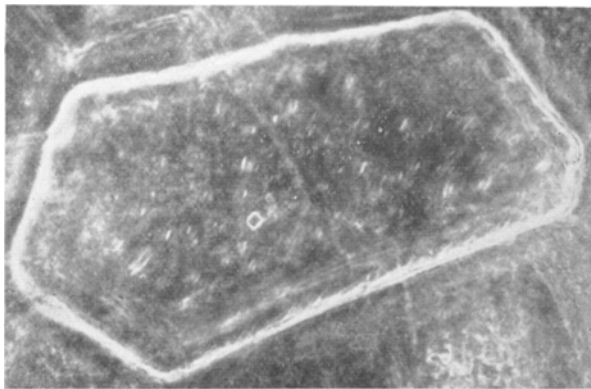


Abb. 7. Gekochte, längliche, sklerenchymatische Zelle mit verholzter Zellwand und schräg bzw. schraubenförmig verlaufenden Tüpfeln; in der Mitte ein Eiweißwürfel; in Phasenkontrast

bei Proben aus gar gekochten Kartoffeln, nichts zu sehen. Die kleinsten, an gekochtem Material noch als solche auszumachenden Eiweißkristalle hatten eine Kantenlänge von zirka $1,5 \mu$. An anderen, besonders größeren Kristallen war aber oft eine mehrfache Schichtung meist sehr deutlich zu erkennen (vgl. Abb. 3 und EICKE und KÖHLER, 1943).

In den peripheren Schichten finden sich bei gewissen Kartoffelsorten sklerenchymatische Zellen mit verdickter, deutlich geschichteter Zell-

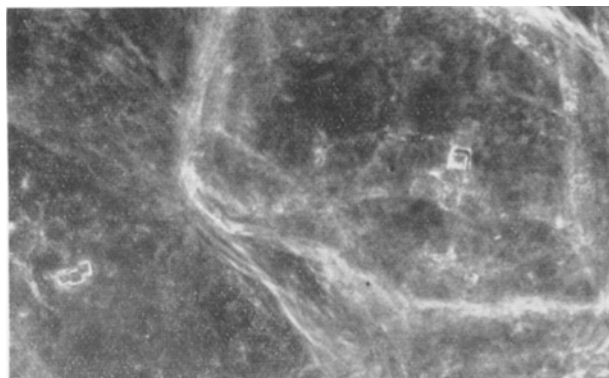


Abb. 8. Rechts gekochte sklerenchymatische Zelle mit Kristallzwilling, links unten ein „Drilling“ aus drei verwachsenen Eiweißwürfeln; in Phasenkontrast

wand, deren Tüpfel oft spaltenförmig und schräg bzw. schraubenförmig gestellt (Abb. 7), bei isodiametrischen Zellen (Abb. 8) aber auch rundlich und ohne bevorzugte Richtung über die Zellwand verstreut sind. Der

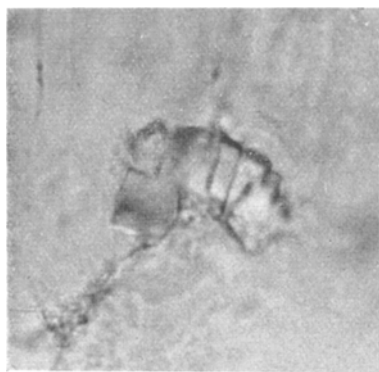


Abb. 9. Drusenartiges Aggregat aus mehreren Eiweißkristallen in gekochter Zelle

Tüpfelkanal erweitert sich zentrifugal. Sie sind schon von COHN beschrieben und für Bastzellen gehalten, später aber von DE VRIES richtiger als Steinzellen agnostiziert worden. Die Sklerenchymzellen unterscheiden sich lediglich durch ihre verdickte und verholzte Zellwand, nicht aber durch ihren Inhalt von den umliegenden parenchymatischen Speicherzellen. Jene beinhalten nämlich ebenso einen Eiweißkristall wie diese (Abb. 7 und 8). In Abb. 8 bemerkt man in der Nachbarzelle ein Gebilde aus 3 Kristallen, die parallel ausgerichtet sind; zwei stoßen mit einer Seite zusammen, der dritte ist mit dem

mittleren zu einem Zwilling verwachsen. „Drillinge“ kommen naturgemäß nur in solchen Knollen vor, die besonders reich an (größeren) Kristallen sind. Ein einziges Mal kam uns ein Aggregat aus 5—6 \pm verwachsenen Kristallen zu Gesicht (Abb. 9).

Außer den manchmal in den peripheren Schichten sehr zahlreichen Kristallsandzellen (Ca-Oxalat) fanden wir in manchen Zellen zahlreiche ovale plättchenförmige Gebilde (Abb. 10), die wir gleichfalls für Ca-Oxalat-Ausfällungen halten. In gekochten Knollen findet man neben Kristallen, die ihren monoklinen Charakter deutlich verraten, auch „rhombische“ Plättchen, spindel-, hantel- und keulenförmige, bis $23\ \mu$ lange Gebilde, ferner drusenartige Aggregate und knollenartige Bildungen. Namentlich an Schnitten, die man zu lange gekocht hat, treten diese Bildungen in solcher Menge auf, daß sie die Beobachtung der Eiweißwürfel stark behindern, ja fast unmöglich machen. Richtige Drusen fanden sich nur im kleinzelligen Begleitparenchym der Phloembündel (Ca-Barriere des Phloems, vgl. ZIEGLER, 1956). Alle diese Gebilde sind in Essigsäure beständig, in Salzsäure löslich.

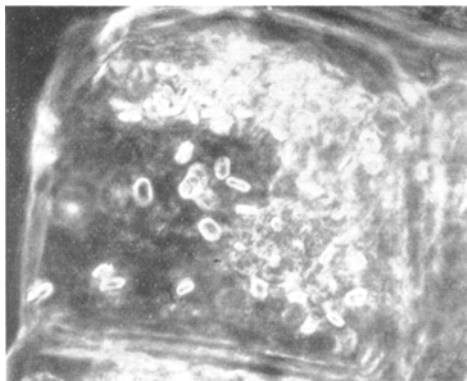


Abb. 10. Gekochte Zelle mit zahlreichen ovalen, plättchenförmigen Kalziumoxalat-Ausfällungen

2. Verteilung der Eiweißkristalle in den peripheren Schichten

Bei reifen Knollen findet man die Eiweißwürfel regelmäßig an jeder Stelle der Knollenoberfläche. In den Augen reichen sie bis knapp an die Xylembündel heran, welche in die Knospen ausbiegen. Ja sogar zwischen den ruhenden, meist zu dritt (mögliche Anzahl der Knospen = $1 + 2n$) auftretenden Knospen kann man sie reichlich antreffen (vgl. auch S. 396/397).

Entnimmt man einer gekochten Knolle nach vorsichtigem Abziehen der Haut eine dünne Probe von der äußersten Schicht, so sieht man im Mikroskop die \pm polygonalen, mit den gequollenen Zellwänden lückenlos aneinanderhaftenden subphellogenen stärkefreien bzw. -armen Zellen. Die meisten von ihnen führen bereits je einen kleinen Eiweißwürfel. Ferner bemerkt man das zu einem körnigen Maschenwerk geronnene Plasma und häufig den rundlichen körnigen Zellkern samt Nukleolus. Dieser ist als stark lichtbrechende Kugel ebenso wie die Eiweißkristalle der äußeren Form nach unverändert geblieben. Zwei bis drei Zellagen tiefer zeigen sich bereits größere Kristalle in den noch immer nicht mazerierten Zellen. In den folgenden Zellschichten erfolgt der Übergang

zu den reichlich stärkeführenden und daher kugelig aufgequollenen und mazerierten Zellen des Speicherparenchyms. Jede Zelle besitzt aber immer noch einen Eiweißkristall. In dieser Zone finden sich auch die größten Eiweißkristalle, bei der Sorte „Sieglinde“ bis zu einer Kantenlänge von $20\ \mu$ und darüber. Das protoplasmatische Eiweiß gerinnt in solchen Zellen zwischen den verquollenen Stärkekörnern zu einem grobfaserigen Gerüst. Vom Kern und Nukleolus ist in typischen Speicherzellen nichts mehr zu sehen (vgl. HÖLZL und BANCHER, 1958 b; Abb. 2—4).

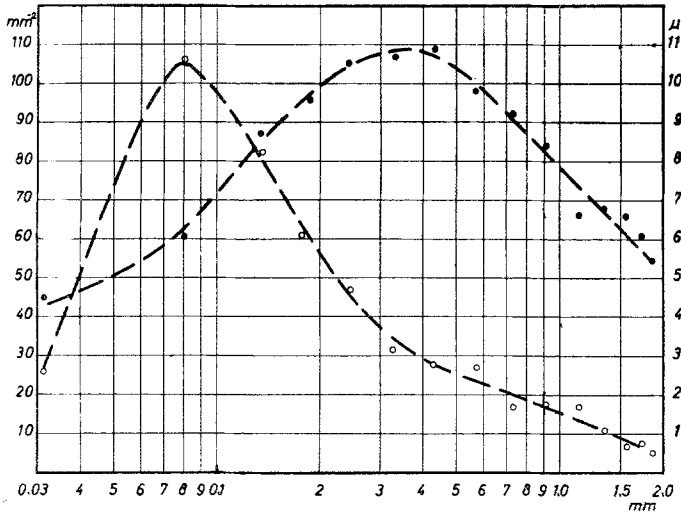


Abb. 11. Häufigkeit und durchschnittliche Kantenlänge von 987 Eiweißkristallen in einem Querschnitt aus dem mittleren Bereich einer Kartoffelknolle, Sorte „Sieglinde“, Größe $7 \times 5 \times 4$ cm. \circ - - \circ Anzahl der Eiweißkristalle/mm² Schnittfläche (linke Ordinate!); \bullet - - \bullet durchschnittliche Kantenlänge der Eiweißkristalle in μ (rechte Ordinate!); Abszisse: Tiefe unter dem Phellogen in Millimetern (logarithmisch!)

Um diese Verhältnisse auch quantitativ festzuhalten, haben wir an nachträglich gekochten Querschnitten aus einer „Sieglinde“-Knolle die vorhandenen Eiweißkristalle gezählt und ihre Kantenlänge gemessen. Der Schnitt wurde nur 2—3 Minuten gekocht, um störende Ansammlung von Ca-Oxalat zu vermeiden. Die Schnittdicke betrug $200\ \mu$, damit auch von den tieferen Zellagen noch eine angemessene Zahl von Zellen unverletzt blieb. Gezählt und gemessen wurden nur die sicher als autochthon erkannten und nicht etwa durch das Schneiden verschleppten Eiweißkristalle.

Abb. 11 gibt in Abhängigkeit von der Tiefe die Häufigkeit (Anzahl/mm²) sowie die durchschnittliche Kantenlänge von 987 Eiweißwürfeln. Die Größenzunahme der Kristalle ist deutlich, obwohl der erste

Durchschnittswert mit $4,5 \mu$ Kantenlänge relativ zu hoch liegt, da die kleinsten Kristalle wirklich nur in der äußersten subphellogenen Zellschicht vorkommen, die darauffolgende Zelllage aber schon viel größere Kristalle enthält.

Bezieht man die Anzahl der Eiweißkristalle auf die Zahl der Zellen, so erhält man einen anderen Verlauf der Häufigkeit: Der Anstieg auf das Maximum von 100% (d. h. jede Zelle enthält mindestens einen Eiweißkristall) vollzieht sich ebenso rasch, das Maximum bleibt im vorliegenden Fall aber bis etwa 1,3 mm erhalten und nimmt dann \pm rasch ab.

3. Eiweißkristalle im Mark

Von dem beschriebenen Verhalten überzeugt man sich leicht, wenn man Proben, die verschiedenen Tiefen einer gekochten Knolle entnommen wurden, auf ihren Kristallgehalt untersucht. Da eine exakte Auszählung der kristallführenden Zellen bei einem größeren Untersuchungsmaterial nur an mikrophotographischen Aufnahmen möglich ist, haben unsere Zahlenangaben mehr den Charakter von Schätzungen. Tabelle I

Tabelle I. Abhängigkeit des Auftretens der Eiweißkristalle von den Gewebearten der Kartoffelknolle

(Die Proben stammen aus verschiedenen Tiefen des Mittelbereiches zwischen Kronen- und Nabelende einer gekochten „Sieglinde“-Knolle; es handelt sich um Zählungen und Schätzungen)

mm	Gewebe	%
0	Subphellogen	100
1	Rinde	100
2		15
3	Äußeres Speicherparenchym	15
4		10
5		5
6	Gefäßbündelzone	0
7,5	Inneres Speicherparenchym	10
9		90
10		90
11,5		100
13		100
14,5		100
16	Mark	100
17,5		100
19		100

mm Tiefe in mm unter dem Periderm.

% Häufigkeit der Eiweißkristalle führenden Zellen in Prozenten.

gibt das Ergebnis an der gekochten „Sieglinde“-Knolle von Abb. 11 wieder. Die Tiefe, aus der die Probe stammt, ist in Millimeter angegeben.

Wir waren überrascht, als wir auf diese Weise die Kristalle nicht nur bis zum Gefäßbündelring, sondern auch noch innerhalb desselben in wachsender Anzahl und Größe feststellen konnten. Es sei betont, daß wir in „Sieglinde“ eine Sorte vor uns haben (HÖLZL und BANCHER, 1958 b), die eine solche Verteilung der Eiweißkristalle besonders deutlich aufweist. Die Speicherzellen innerhalb des Gefäßbündelringes sind im Durchschnitt größer als die der peripheren Schichten und zeigen das charakteristisch faserige Eiweißgerüst des geronnenen Protoplasmas zwischen den ver-

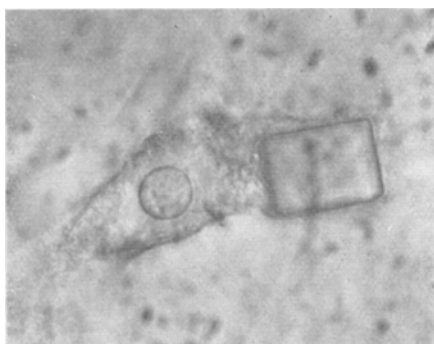


Abb. 12. Geronnener Kern mit rundem Nukleolus in einer gekochten Markzelle; daneben quaderförmiger Eiweißkristall mit Resten der plasmatischen Hülle

quollenen Stärkekörnern nicht weniger deutlich als die relativ kleinen Eiweißkristalle.

Im übrigen pflegen die im Inneren der Kartoffelknolle vorkommenden Eiweißkristalle sich auf die eigentliche Markzone zu beschränken. Die Markzellen einer gekochten Knolle unterscheiden sich sehr deutlich von dem umgebenden Stärkeparenchym. Da sie weniger Stärkekörner enthalten, sind sie nicht so prall aufgequollen, das Protoplasma ist wieder zu einem körnigen, die Zelle durchziehenden netzartigen Maschenwerk

geronnen. Der Zellkern ist mit seinem runden, stark brechenden Nukleolus ebenfalls wieder deutlich zu sehen (Abb. 12) und auch in ihrer gelbbraunen Farbe erinnern die Markzellen stark an die oben beschriebenen Zellen der peripheren Schichten.

Die Kristalle der Markzellen können beträchtliche, den peripheren Kristallen fast ebenbürtige Größe erreichen. In Abb. 12 sieht man in stärkerer Vergrößerung einen quaderförmigen Eiweißkristall einer Markzelle in Kernnähe, seine geronnene plasmatische Hülle sowie den kreisrunden großen, für die gekochten Markzellen so charakteristischen Nukleolus.

Wir haben die Kristalle meist in der üblichen Einzahl pro Zelle in allen Teilen des Markes, also auch in seiner Verzweigung (vgl. S. 399) bis nahe an die Knospenanlagen heran gefunden. Von den Kristallen in den peripheren Schichten bleiben sie aber durch die Gefäßbündelzone getrennt.

4. Längsgradient der Eiweißkristalle

Bei genauerem Zusehen findet man an reifen Knollen eine deutliche Abhängigkeit der Größe und Häufigkeit der Eiweißwürfel bzw. der Mächtigkeit der kristallführenden Schichten von der Lage zwischen basalem Nabel- und apikalem Kronenende.

Tabelle 2. Häufigkeit und Größe der Eiweißkristalle in der Längsachse einer gekochten „Sieglinde“-Knolle

mm	Kronenende	%	μ
0	Subphellogen	100	16
1	primäre Rinde	100	14
2		90	10
5	Gefäßbündelzone	—	—
15	Zentraler Markstrang	90	9
20		60	11
30		100	11
50		80	11
60		50	11
70		50	9
75	Gefäßbündelzone	—	—
78	primäre Rinde	5	9
79		20	10
80	Subphellogen	100	12
	Nabelende		

mm Entfernung vom Periderm am Kronenende in mm.

% Häufigkeit der Eiweißkristalle führenden Zellen in Prozenten.

μ Kantenlänge der größeren Eiweißwürfel in μ .

In Tabelle 2 geben wir ein Beispiel für den Längsgradienten im Markstrang. Es kommt noch hinzu, daß sich im allgemeinen der Markstrang gegen das Kronenende zu verbreitert und seine Verzweigung zu den Terminalknospen mächtiger ist als die Markzweige zu den Seitenknospen. Diese Tatsache wurde schon von FRANZ (1873) mit der bevorzugten Keim- und Wachstumsfähigkeit der Terminalknospen in Zusammenhang gebracht.

An reifen Knollen hat schon PRUNET (1892) für eine Reihe von Stoffen, darunter auch für den Gesamt- und Albumin-N, einen analogen Gradienten festgestellt, der sich bei der Keimung noch verstärkt.

Der gleiche Gradient zeigt sich auch in den peripheren Schichten, so daß man die meisten und größten Kristalle in der Kronenhälfte in

der Nähe der um das Kronenende sich zusammendrängenden Augen findet. In der Kronenhälfte sind nicht nur die Eiweißkristalle größer und die kristallführenden Schichten mächtiger, sondern sie halten sich bei der Lagerung und Keimung auch länger.

5. Rekapitulation der Knollenanatomie

Zur Deutung unserer Beobachtungen ist eine kurze Erörterung der Anatomie der Kartoffelknolle von Nutzen.

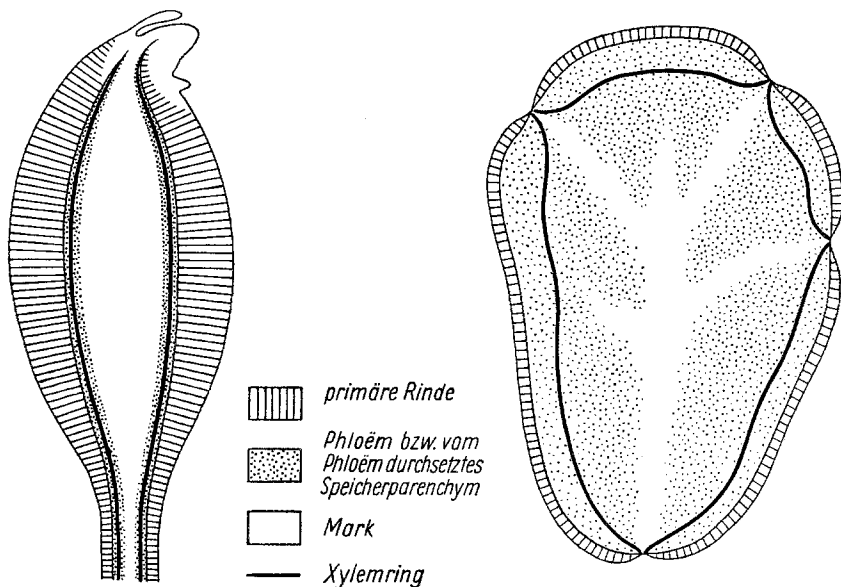


Abb. 13. Schematischer Längsschnitt nach ARTSCHWAGER (1924) durch ein Knollenprimordium (links): primäre Rinde und Mark überwiegen; durch eine reife Knolle (rechts): primäre Rinde und Mark treten zurück, das phloemhaltige Speicherparenchym bildet den Hauptteil

Bekanntlich ist die Kartoffelknolle ein metamorphosierter Sproß oder genauer (DE VRIES, 1878) ein \pm reich verzweigtes Sproßsystem mit wenig entwickelter Haupt- und gar nicht entwickelten Seitenachsen. Wie man sich leicht überzeugt, befindet sich einige Millimeter unter der Schale ein bikollateraler Gefäßbündelzylinder, der sich nur zur Versorgung der Augen nach außen vorwölbt öffnet. Schon 2—3 mm unterhalb der Schale stößt man aber auf Phloembündel aus Sieb- und Geleitzellen, die von einem kleinzelligen Parenchym umhüllt werden, dessen Zellreihen man auch an gekochten Knollen neben den gelbbraunen Phloemresten deutlich erkennt. Diese Phloemstränge durchziehen netzartig das gesamte Speicherparenchym zu beiden Seiten des eigentlichen, nur spärlich entwickelten Xylemringes. Nur dem schon mit freiem Auge als hellere Zone (besonders gut an Scheiben von keimenden Knollen) erkennbaren Mark fehlen die Phloemelemente wieder gänzlich.

Das Mark zieht als sich verbreiternder und in die Terminalknospen aufspaltender Strang vom Nabel- zum Kronenende. Zu jedem (auf einer oder zwei Spiralen stehendem) Seitenauge führt ein rinnen- oder hohlzylinderförmiger Seitenzweig des zentralen Markstranges. Diese Markverzweigung spiegelt gewissermaßen die Sproßverzweigung wider!

Die Knolle entwickelt sich aus einer Anschwellung des terminalen Internodiums eines Tragfadens (Stolon). In der ganz jungen Knolle finden wir noch ähnliche Verhältnisse wie im Stolon (Abb. 13). Das von einer Epidermis umhüllte Knollen-Primordium besteht hauptsächlich aus dem Rinden- und Markgewebe, welche sich vom Grundmeristem herleiten. An dem dazwischen eingebetteten bikollateralen Gefäßbündelring fällt (wie im Stolon) das besonders stark entwickelte Phloem (Assimilatleitung!) beiderseits der Xylemprimanen auf. Diese Schicht geht auf eine prosenchymatische „prokambiale“ Zone des Vegetationspunktes zurück. Außen vom Nabelende her setzt die Peridermbildung ein, an der sowohl Epidermis als auch subepidermale Schichten beteiligt sind. Bei fortschreitender Tuberisierung, geringem Länge- und ausgeprägtem Dickenwachstum werden die Verhältnisse durch hypertrophe Parenchymentwicklung bald recht unübersichtlich. Dies ist auch der Grund, warum verschiedene Ansichten über den weiteren Entwicklungsablauf geäußert wurden.

DE VRIES (1878), an einschlägige Arbeiten NÄGELIS anknüpfend, führte das Dickenwachstum der Knolle auf die Tätigkeit eines Kambialringes zurück, der nach beiden Seiten, hauptsächlich aber nach innen, anstatt wie üblich Xylemelemente fast nur undifferenziertes Speicherparenchym entwickelt. Die Kartoffelknolle wäre also der Hauptsache nach ein zu Parenchym metamorphosierter „Sieb- und Holzteil“, jedenfalls aber (pro)kambialen Ursprungs.

REED (1910) und unabhängig davon ESMARCH (1919) glaubten hingegen, das Dickenwachstum der Knolle auf die meristematische Tätigkeit des Markes und des inneren Phloemparenchyms zurückführen zu müssen, wobei der nachträglichen Vergrößerung der Parenchymzellen auf das Vierfache des ursprünglichen Durchmessers (also 64fache des Volumens) eine entscheidende Bedeutung zugemessen wird.

ARTSCHWAGER (1924) kam wieder auf die Ansicht von DE VRIES zurück, leitete aber das extrakambiale Speicherparenchym vom Perizykel, das besonders mächtig entwickelte innere Speicherparenchym hauptsächlich von der meristematischen Tätigkeit der Markkronen ab. Mit DE VRIES stimmt er darin überein, daß das Speichergewebe der reifen Knolle hauptsächlich prokambialen, die äußere phloemfreie Rinde (outer cortex) und das gleichfalls phloemfreie Mark (inner medulla) aber grundmeristematischen Ursprungs sind.

LEHMANN (1926), der, wie es scheint, die Anatomie der Kartoffelknolle zu einem gewissen Abschluß brachte, kam im wesentlichen zu denselben Ergebnissen. Aus dem prokambialen prosenchymatischen Zylinder des Knollenprimordiums gehen nur vereinzelt echte Kambialzellen hervor, während die Mehrzahl direkt zu parenchymatischen Speicherzellen wird, die ihre Teilungsfähigkeit bei ständiger Volumsvergrößerung längere Zeit beibehalten. Auch LEHMANN stellt also dem primären Mark- und Rindengewebe die Hauptmasse des Speicherparenchyms, das prokambialen Ursprungs ist, gegenüber.

6. Beziehung zwischen Anatomie und physiologischer Ausbildung der Knollengewebe

Wie ein Vergleich in Abb. 13 zeigt, ist in der reifen Knolle die äußerste phloemfreie Schicht mit der primären Rinde, der zentrale Markstrang

mit dem Mark des Primordiums identisch. Die an der reifen Knolle nur 2—3 mm dicke Außenschicht hat also im Verlauf des Knollenwachstums nur eine geringe Zellvermehrung erfahren und ist als primäre Rinde aufzufassen. Diese Schicht ist es aber auch, welche die Proteinkristalle in bevorzugtem Maße enthält.

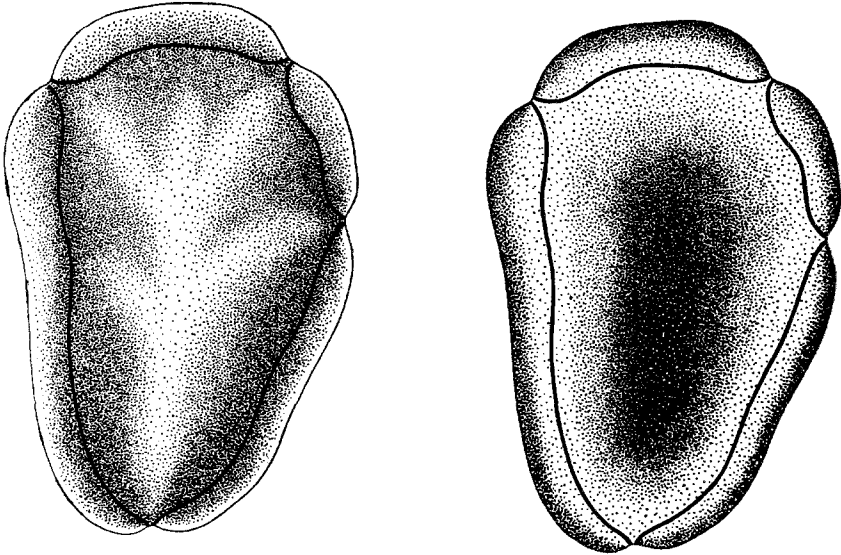


Abb. 14. Schematische Darstellung der Konzentrationsverhältnisse von Stärke und Gesamtstickstoff an einem Längsschnitt durch die Kartoffelknolle nach KRÖNER und VÖLKSEN (1942). Links: Der Stärkegehalt nimmt von allen Seiten bis zum Xylemring zu, der Nabelteil ist reicher an Stärke als der Kronenteil. Rechts: Die Stickstoffverteilung zeigt ein entgegengesetztes Verhalten, nach PRUNET (1892) ist überdies der Kronenteil reicher an Stickstoff als der Nabelteil

Nunmehr finden wir es ganz natürlich, daß die gleichen Kristalle in derselben Weise und Anzahl auch in den ähnlich gestalteten Markzellen (vgl. S. 396) auftreten. Die Zellen sind nämlich nach DE VRIES, ARTSCHWAGER und LEHMANN mit jenen homolog und deshalb auch morphologisch und physiologisch einander ähnlich. Auch Kristallsandzellen und vereinzelt auch gerbstoffhaltige Zellen, wie sie in der primären Rinde auftreten, finden wir im Mark wieder.

In diesem Zusammenhang sei nochmals darauf hingewiesen, daß die Eiweißkristalle führenden Zellen namentlich im Mark einen großen runden Nukleolus besitzen, was besonders am gekochten Material auffällt, wo Nukleolus und Eiweißkristall oft die einzigen der Form nach erhalten gebliebenen Gebilde sind (vgl. Abb. 12). Berücksichtigt man das zumindest in manchen Fällen sehr ähnliche Färbeverhalten von

Nukleolus und Eiweißkristallen (HÖLZL und BANCHER, 1958 a) und die Angaben von GOLDIN, BRODSKIJ und FEDOTINA (1956), wonach die Eiweißkristalle der Kartoffel Nukleoproteide enthalten, so ist es nicht unwahrscheinlich, daß auch in diesem Falle zwischen Nukleolen und Eiweißkristallen irgendwelche Beziehungen bestehen (CASPERSSON, 1947; KÜSTER, 1956).

Es ist eine bekannte Tatsache, daß die Stärke in der Kartoffelknolle sich hauptsächlich auf die Gewebe beiderseits des Gefäßbündelringes verteilt. Dieser sowie die Sieb- und Geleitzellen sind vollkommen stärkefrei; stärkearm sind aber auch die Zellen der primären Rinde und des Markes. Abb. 14 gibt schematisch die Stärkeverteilung einer reifen Knolle nach KRÖNER und VÖLKSEN (1942). Entwirft man ein ähnliches schematisches Bild der Gesamtstickstoffverteilung in der Kartoffelknolle, wie es auf Grund zahlreicher älterer und neuerer quantitativ-chemischer Bestimmungen möglich ist, so erhält man das genaue Spiegelbild zur Stärkeverteilung (Abb. 14). Ohne hier schon einen quantitativen Zusammenhang zwischen Eiweißkristall- und Stickstoff- bzw. Eiweißgehalt bestimmter Gewebe postulieren zu wollen, glauben wir doch, feststellen zu dürfen, daß neben den plasmareichen Meristemzellen des Kambiums und Phellogens sowie der Sieb- und Geleitzellen vor allem die eigentlichen Rinden- und Markgewebe die bevorzugten Orte der Eiweißspeicherung darstellen. Da diese Zellen bzw. Gewebe, wo nicht frei, so doch arm an Stärke sind, möchten wir in der Kartoffelknolle zwischen der Fähigkeit zur Stärkebildung (System der Amylasen) einerseits und der Fähigkeit zur (Reserve-)Eiweißbildung (System der Proteasen) andererseits einen antagonistischen Zusammenhang erblicken. Wenn sich diese Eigenschaften auch nicht völlig ausschließen, so scheinen sie sich doch gegenseitig konkurrierend zu beeinflussen, indem je nach den genetischen oder funktionellen Gegebenheiten hier das eine, dort das andere Enzymsystem hervortritt.

Weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob die vermutete positive Korrelation zwischen dem Reichtum an Eiweißkristallen (Häufigkeit und Größe der Kristalle, Mächtigkeit der kristallführenden Zellschichten) und dem Gehalt an Stickstoff in den kristallführenden Schichten bzw. in der gesamten Knolle besteht. Es ließe sich dann ein einfacher mikroskopischer Test auf den Eiweißreichtum der Knolle ableiten, der auch für praktische (z. B. züchterische, diagnostische usw.) Zwecke brauchbar wäre (vgl. HÖLZL und BANCHER, 1958 b).

Entstehen und Vergehen der Eiweißkristalle

1. Erstes Auftreten der Kristalle bei der Knollenbildung

Die Literaturangaben und unsere bisherigen Ausführungen beziehen sich auf reife Kartoffelknollen von normaler Größe.

Es zeigt sich nun, daß zumindest bei der Kartoffelsorte „Sieglinde“ bereits kleine und kleinste Knollen, ja selbst die ersten terminalen Anschwellungen des Tragfadens, besonders in der basalen, schon weiter und stärker entwickelten Hälfte, Eiweißkristalle enthalten können. So wies z. B. ein Primordium von 6×4 mm schon subperidermale Zellen mit je einem Kristall (bis 5μ Kantenlänge) auf. Noch kleinere, eben erst erkennbare Anschwellungen führen allerdings, ebenso wie der unverdickte Tragfaden selbst, keine Eiweißwürfel.

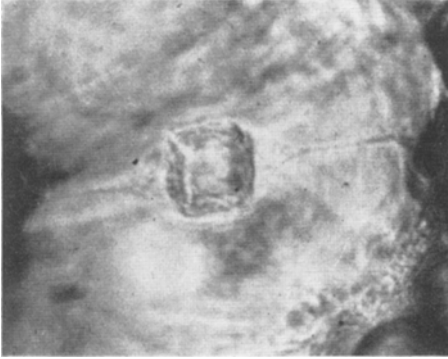


Abb. 15. Äußerlich korrodierter (zahlreiche Grübchen!) Eiweißwürfel in lebender, spindelförmiger, beiderseits zu Strängen ausgezogener plasmatischer Hülle, Lagerzeit der Knolle: 5 Monate

Sobald aber in den Primordien Eiweißkristalle auftreten, lassen sich regelmäßig auch in dem unmittelbar angrenzenden Stolonteil einige Millimeter weit Eiweißwürfel auffinden.

Erst wenn die Knollen einen Durchmesser von zirka 1 cm erreicht und überschritten haben, stellen sich auch im Mark die Eiweißkristalle in zunehmender Häufigkeit und Größe ein. Sie bleiben aber immer kleiner als in den peripheren Schichten. Das Vorauseilen der Nabelhälfte vor der Kronenhälfte macht sich auch dann noch bemerkbar: Der Längsgradient ist an jugendlichen Knollen umgekehrt ausgebildet wie an reifen (vgl. S. 397).

In diesem Entwicklungsstadium pflegen die Eiweißkristalle auch in den Tragfaden (Rindengewebe) bis etwa 20 mm weit hineinzureichen. Es dürfte sich um einen Stau-effekt handeln, denn in Stolonen mit größeren Knollen treten die Eiweißkristalle zurück und verschwinden vor dem Ablösen der Knolle ganz.

In diesem Entwicklungsstadium pflegen die Eiweißkristalle auch in den Tragfaden (Rindengewebe) bis etwa 20 mm weit hineinzureichen. Es dürfte sich um einen Stau-effekt handeln, denn in Stolonen mit größeren Knollen treten die Eiweißkristalle zurück und verschwinden vor dem Ablösen der Knolle ganz.

Die Fähigkeit, Reserveeiweiß zu erzeugen und auszukristallisieren, tritt also im Rinden- und Markgewebe sehr früh in Erscheinung. Daß diese Fähigkeit auch noch in anderen (oberirdischen) Geweben latent vorhanden ist, beweist die Beobachtung von HEINRICHER (vgl. S. 387). Sobald die allgemeine Stoffzufuhr zu den sich bildenden Knollen in hinreichendem Maße einsetzt, werden auch die mitgeführten Eiweiße bzw. deren Baustoffe in der beschriebenen Weise abgelagert.

2. Verhalten der Eiweißkristalle bei der Lagerung

Sechs frisch geerntete Knollen der Sorte „Sieglinde“ wurden am 10. X. 1957 in der oben (S. 395) beschriebenen Weise auf ihren Kristall-

gehalt untersucht, indem ein bis zum Mark reichendes Stück von der Kronenhälfte herausgeschnitten und gekocht wurde. Bis zur nächsten

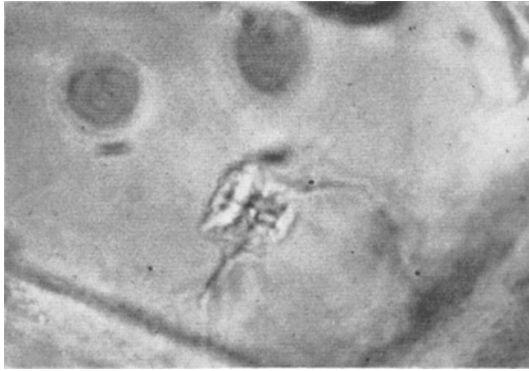


Abb. 16. Aus derselben Knolle ein Eiweißkristall mit zentrifugaler Auflösungserscheinung in lebendem Plasma

Untersuchung lagerten die Knollen im Keller. Die weiteren Untersuchungstermine waren der 21. I., 25. III. und 6. V. 1958. Tabelle 3 gibt als charakteristisches Beispiel das Verhalten der Knolle Nr. 2.

Tabelle 3. Verarmung einer „Sieglinde“-Knolle an Eiweißkristallen während siebenmonatiger Lagerung

(Knollengröße am Beginn der Lagerung $8 \times 4,5 \times 3$ cm)

mm	Am 10. X. 1957		Nach 103 Tagen		Nach 166 Tagen		Nach 210 Tagen	
	%	μ	%	μ	%	μ	%	μ
0,0	100	18	100	18	100	16	100	11
1,5	20	11	20	11	10	10	0	—
2,5	0	—	0	—	0	—	0	—
5,0	0	—	0	—	0	—	0	—
20,0	100	16	90	11	0	—	0	—

mm Tiefe in mm unter dem Periderm.

% Häufigkeit der Eiweißwürfel führenden Zellen in Prozenten.

μ Kantenlänge der größeren Eiweißwürfel in μ .

An dieser wie an den anderen untersuchten Knollen verschwanden bezeichnenderweise zuerst die Eiweißkristalle aus dem Mark. Ende März waren in keiner Knolle mehr Eiweißwürfel im Mark auffindbar. Die Mächtigkeit der subperidermalen kristallführenden Schicht nimmt zusehends ab und ebenso die durchschnittliche Größe der Eiweißwürfel.

Am ungekochten Material fanden sich bei der Untersuchung im März (nach 166 Tagen Lagerung) an fast allen Eiweißkristallen der subperidermalen Zellschichten eigentümliche punkt- oder grübenförmige Korrosionsstellen über den ganzen Kristall gleichmäßig verteilt (Abb. 15). Ecken und Kanten erscheinen manchmal leicht abgerundet. Zentrale Aushöhlungen und davon ausstrahlende Risse und Spalten deuten auf ein fortgeschrittenes zentrifugales Auflösungsstadium (Abb. 16).

Es zeigt sich also, daß während der üblichen Lagerzeit bei der kristallreichen Kartoffelsorte „Sieglinde“ die Eiweißwürfel im Mark gänzlich, in den subperidermalen Schichten aber nur teilweise aufgelöst werden.

3. Verhalten der Eiweißkristalle bei der Keimung

Es handelt sich nicht um dasselbe Material, das zur Beobachtung der Lagerungsveränderungen diente, sondern um ausgesprochene Saatkartoffeln der Sorte „Sieglinde“. Die Knollen waren relativ klein, geschrumpft mit furchiger Oberfläche und besonders am Kronenende mit kurzen, dicken und dunklen Keimen besetzt.

Da sich die Eiweißkristalle am Kronenende am längsten halten, wurde von der Kronenhälfte ein Stück herausgeschnitten, gekocht und in der üblichen Weise untersucht. Bei allen elf untersuchten Knollen waren im Mark keine Kristalle mehr vorhanden, bei zwei Knollen fehlten sie anscheinend auch in den subperidermalen Schichten. Die übrigen Knollen zeigten aber zumindest stellenweise in den peripheren Schichten in jeder Zelle einen Kristall (Häufigkeit = 100%) mit einer oberen Grenze der Kantenlänge von 7–12 μ .

Die Knollen wurden am 6. V. 1957 eingelegt. Zwei Pflanzen, die 3 Wochen später (am 29. V. 1957) ausgegraben wurden, besaßen 12 bis 17 cm lange beblätterte Kronentriebe, etwa ebenso lange Wurzeln und eine prall aufgeblähte Mutterknolle. In den subperidermalen Schichten waren Eiweißkristalle zwar verkleinert, aber noch in 10–100% der Zellen vorhanden.

Nach weiteren 2 Wochen hatte das Kraut schon eine Höhe von 32–37 cm, die Wurzeln eine Länge von 17–20 cm erreicht. Die Mutterknolle war hart, schwer, im Querschnitt vollständig glasig und so mit Wasser vollgesogen, daß die Haut stellenweise aufplatzte. In Übereinstimmung mit der weit fortgeschrittenen Stärkeentleerung fehlten auch in den peripheren Schichten der vier untersuchten Knollen die Kristalle praktisch vollständig. Die Zellen der Mutterknolle sind noch durchaus am Leben, wie die Plasmazirkulation unbeschädigter Zellen beweist. Die Gewebe sind überschwemmt mit Ca-Oxalat-Kristallen verschiedener Tracht.

Später ausgenommene Knollen zeigten dasselbe, soweit sie nicht angefault waren. Im Zuge der Stoffentleerung der Mutterknolle bei

der Keimung und Bildung einer neuen Pflanze werden also offenbar auch die Eiweißkristalle aufgelöst und abtransportiert, ein Hinweis mehr auf ihre Natur als Reservestoffe.

Zusammenfassung

Die bekannten würfel-, seltener quaderförmigen Eiweißkristalle der Kartoffelknolle liegen im Cytoplasma und namentlich im Jugendstadium regelmäßig in Kernnähe. In der Lage der Eiweißkristalle scheint sich eine Beziehung zum Kern, insbesondere zum Nukleolus auszudrücken.

Untersucht man Proben aus gekochten Knollen, so findet man im subperidermalen Bereich mehrere Zellschichten tief in jeder Zelle einen, selten zwei (meist Durchwachsungszwillinge) und nur ausnahmsweise drei oder mehrere Eiweißkristalle. Bei der hier hauptsächlich untersuchten Kartoffelsorte „Sieglinde“ ist die subperidermale kristallführende Schicht besonders mächtig entwickelt. Die kleinsten Kristalle bis zu zirka $1,5 \mu$ Kantenlänge herab finden sich in den unmittelbar subphellogenen Zellen; schon die nächste Zellage führt bedeutend größere Eiweißkristalle. Nach Überschreiten eines Maximums (über 20μ) nimmt die Kantenlänge der Eiweißkristalle in tieferen Schichten wieder ab. Der Gefäßbündelring ist frei von Eiweißkristallen. Im Mark der Knolle enthält wiederum jede Zelle einen Eiweißkristall, ja an reifen, frischen Knollen führt auch das Speicherparenchym innerhalb des Gefäßbündelringes Eiweißkristalle. Die Eiweißwürfel im Mark erreichen meist nicht mehr dieselbe Größe wie in den äußeren Schichten.

Während die Eiweißkristalle der subperidermalen Schichten schon im Knollenprimordium von wenigen Millimetern Durchmesser erscheinen, treten Kristalle im Mark erst bei Knöllchen mit einem Durchmesser ≥ 1 cm auf. Bei der Lagerung von reifen Knollen verschwinden die Kristalle zuerst im Mark. Die subperidermalen Eiweißkristalle werden in der Regel erst bei der Keimung im Zuge der allgemeinen Stoffentleerung der Knolle unter charakteristischen Lösungserscheinungen aufgelöst.

In der jugendlichen Knolle besteht ein Entwicklungsgradient: Die basale (Nabel-)Hälfte eilt in der Entwicklung voraus, weshalb hier zuerst und später auch mehr bzw. größere Kristalle auftreten als in der terminalen (Kronen-)Hälfte. Später kehrt sich der Gradient um und an der reifen Knolle besitzt die Kronenhälfte mehr und größere Kristalle.

Die Verteilung der Eiweißkristalle stimmt im großen und ganzen mit der Verteilung des Gesamt- bzw. Eiweißstickstoffes in der Knolle zusammen. Ob ein quantitativ faßbarer Zusammenhang zwischen Kristallgehalt und Eiweißreichtum der Kartoffelknolle besteht, bleibt zu prüfen.

Die Fähigkeit, Eiweißkristalle zu bilden, scheint unter normalen Bedingungen nur der primären Rinde und dem (primären) Mark, also relativ stärkearmen Geweben grundmeristematischen Ursprungs eigen zu sein.

Unsere Beobachtungen sprechen ebenfalls dafür, in den Eiweißwürfeln der Kartoffel vom Cytoplasma — vielleicht unter Mithilfe des Kerns — auskristallisiertes normales Reserveeweiß zu erblicken, das nichts mit Viruseiweiß zu tun hat.

Literaturverzeichnis

- ARTSCHWAGER, E., 1924: Studies on the potato tuber. *J. agric. Res.* **27**, 809.
- CASPERSSON, T., 1947: The relation between nucleic acid and protein synthesis. *Sympos. Soc. exper. Biol.* **1**, 127.
- COHN, F., 1859: Über Proteinkristalle in der Kartoffel. *Jahresber. Schles. Ges. vaterl. Kultur* **37**, 72.
- BANCHER, E. und J. HÖLZL, 1958: Über die Drüsenhaare von *Solanum tuberosum*. *Protoplasma* (im Druck).
- BODE, O. und H. L. PAUL, 1955—1956: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über Kartoffelviren I—V. *Biochim. Biophys. Acta* **16**, 343; *Phytopath. Z.* **24**, 341; **27**, 107, 211, 456.
- BOGEN, H. J., 1956: Zellphysiologie und Protoplasmatik. *Fortschr. d. Bot.* **18**, 194.
- BURTON, W. G., 1948: The potato. London, Chapman & Hall.
- FEDOTINA, W. L., 1957: Über die Natur kubischer Eiweißeinschlüsse in der Kartoffelknolle. *Iswest. Akad. Nauk (USSR)* 1957, 114.
- FRANZ, H., 1873: Studien an der Kartoffelknolle. *J. Landw.* **21**, 306.
- FREY-WYSSLING, A., 1953: Submicroscopic morphology of protoplasm. Amsterdam, Elsevier Press.
- 1956: Die submikroskopische Struktur des Cytoplasmas. *Protoplasmatologia II A 2*, Springer-Verlag. Wien.
- EICKE, RUTH und E. KÖHLER, 1943: Beobachtungen an den Eiweißkristallen der Kartoffelsorte „Juli“. *Protopl.* **18**, 64.
- ESMARCH, F., 1911: Beiträge zur Anatomie der gesunden und kranken Kartoffelpflanze. *Landw. Jb.* **54**, 161.
- GOLDIN, M., V. BRODSKIJ und W. L. FEDOTINA, 1956: Mikrospektrophotometrie der Eiweißeinschlüsse in der Pflanzenzelle. *J. allg. Biol. (USSR)* **17**, 393.
- HARTIG, TH., 1856: Weitere Mitteilungen, das Klebermehl betreffend. *Bot. Z.* **14**, 313.
- HEINRICHER, E., 1891: Über massenhaftes Auftreten von Kristalloiden in Laubtrieben der Kartoffelpflanze. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **9**, 287.
- HÖLZL, J. und E. BANCHER, 1958 a: Fluoreszenzmikroskopische Studien an der Kartoffelknolle II. Färbungen und Fluorochromierungen der Eiweißkristalle. *Protopl.* (im Druck).
- — 1958 b: Über Vorkommen und Sortenabhängigkeit der Eiweißkristalle in der Kartoffelknolle. *Bodenkultur* (im Druck).
- HUBERT, HELENA, 1914: Über das massenhafte Auftreten von Eiweißkristallen in Kartoffelblättern. *Österr. Bot. Z.* **64**, 273.
- JANISCH, R., 1942: Eiweißkristalle im Gewebe der Kartoffelknolle. *Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutzdienst* **22**, 55.

- KÖHLER, E., 1942: Über das Vorkommen von Eiweißkristallen in virusinfizierten Kartoffelknollen. Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutzdienst **22**, 59.
- KRÖNER, W. und W. VÖLXSEN, 1942: Die Kartoffel. Beihefte zur „Ernährung“ H. 9, Verlag A. Barth, Leipzig.
- KÜSTER, E., 1956: Die Pflanzenzelle. 3. Aufl. G. Fischer, Jena.
- LEHMANN, R., 1926: Untersuchungen über die Anatomie der Kartoffelknolle unter besonderer Berücksichtigung des Dickenwachstums und der Zellgröße. *Planta* **2**, 87.
- NÄGELI C., 1862: Über die krystallähnlichen Proteinkörper und ihre Verschiedenheit von wahren Krystallen. Sitzber. k. Bayr. Akad. Wiss. München II, 120.
- OSBORNE, T. B. und G. F. CAMPBELL, 1896: The proteids of the potato. *J. Amer. chem. Soc.* **18**, 575.
- MEYER, A., 1920: Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. Jena.
- PRUNET, A., 1892: Sur la constitution physiologique des tubercules de pomme de terre dans ses rapport des beurgeons. *C. R. Acad. Sci. Paris* **114**, 1079.
- REED, T., 1910: On the anatomy of some tubers. *Ann. Bot.* **24**, 537.
- REITER, LISELOTTE, 1956: Eiweißwürfel in *Solanum demissum*. *Protoplasma* **45**, 633.
- SACHS, J., 1868: Lehrbuch der Botanik. Leipzig.
- SCHIMPER, A. F. W., 1878: Untersuchungen über Proteinkristalle der Pflanzen. Diss. Straßburg.
- 1881: Über die Kristallisation der eiweißartigen Substanzen. *Z. Kristallogr. Mineralog.* **5**, 131.
- SJOLLEMA, B. und J. J. RINKES, 1912: Die Hydrolyse des Kartoffeleiweißes. *Z. physiol. Chem.* **76**, 369.
- SORAUER, P., 1868: Beiträge zur Keimungsgeschichte der Kartoffelknolle. Berlin. Wiegand & Hempel.
- DE VRIES, H., 1878: Beiträge zur speziellen Physiologie landwirtschaftlicher Kulturpflanzen IV. und V. *Landw. Jb.* **7**, 217, 591.
- WAKKER, H., 1888: Studien über Inhaltskörper der Pflanzenzelle. *Jb. wiss. Bot.* **19**, 470.
- WETTER, C. und J. BRANDES, 1955: Untersuchungen über den Kartoffel-S-Virus. *Phytopath. Z.* **26**, 81.
- WYCKOFF, R. W. G. und L. W. LABAW, 1955: On the structure of macromolecular crystals. *Exp. Cell. Res. Suppl.* **3**, 395.
- WYCKOFF, R. W. G., 1957: La structure des cristaux macro-moléculaires au microscope électronique. *Bull. micr. app. 2e sér.* **7**, 1.
- ZIEGLER, H., 1956: Untersuchungen über die Leitung und Sekretion der Assimilate. *Planta* **47**, 447.
- ZÖLLNER, PH., 1880: Globulinsubstanzen in der Kartoffelknolle. *Ber. Deutsch. Chem. Ges.* **13**, 1064.