

Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck	Band 56 Festschr. Steinböck	S. 443—462	Innsbruck, Dez. 1968
-------------------------------	--------------------------------	------------	----------------------

## Elektronenmikroskopische Darstellung der Säugetierleber nach der Gefrierätz-Methode

von

Helmut PLATTNER

(Aus dem Institut für Elektronenmikroskopie der Universität Innsbruck; Kuratoren: Univ.-Prof. Dr. W. HEISSEL und Univ.-Prof. Dr. A. SCHINZEL)

### **Ultrastructural organization of the mammalian liver as revealed by freeze-etching.**

*Synopsis:* For the first time an investigation of the intravital ultrastructure of mammalian liver (mouse; parenchymal cells, sinusoidal endothelium, perisinusoidal fat storing cells) was carried out by means of the freeze-etching-method. The results affirm most part of the observations obtained by common methods on ultrathin sections of chemically fixed material.

Some points of controversy dealing with artifacts, could be cleared: Interlocking-structures on the lateral cell membranes of hepatocytes are intravital structures.

The width of the perisinusoidal space (= "Disse space") may be developed in a very different way, even in adjacent regions:

- a) as a distinct space between microvilli-carrying hepatocytes and a discontinuous lining of endothelial cell-processes;
- b) but the "perisinusoidal space" may be found also as a narrow intercellular space of common width only; this is the case esp. underneath the parts of sinusoidal endothelial cells containing the nucleus.

A new aspect is the evidence, that freeze-etching reveals partly the surface of membranes and partly inner membrane structures.

Trotz der sehr umfangreichen Literatur zum feinstrukturellen Bau der Säugetierleber<sup>1</sup> bestehen immer noch einige Kontroversen; diese gehen zum Teil darauf zurück, daß bei Verwendung der herkömmlichen chemischen Fixierungen mit anschließender Kunststoffeinfbettung die Möglichkeit von Artefaktbildungen relativ groß ist. Weiters sind zelluläre Strukturelemente prinzipiell nicht immer mit chemischen Fixierungs-

<sup>1</sup>Übersichtsliteratur über den Feinbau der Leber: DROUIN 1954, FAWCETT 1955, ROUILLER 1957, JEZEQUEL 1959, LANZAVECCHIA u. M. 1959, IZARD 1960, NOVAKOFF u. ESSNER 1960, DADONNE 1962, DADOUN 1962, ROUILLER u. SIMON 1962, ROUILLER u. JEZEQUEL 1963, KURTZ 1964; weiters besonders die großen Monographien von COSSEL 1964 und DAVID 1964.

methoden darstellbar, auch wenn sie in der Zelle vorhanden sind (PLATTNER und SCHATZ, i. Dr.). Die von MOOR u. M. (1961) entwickelte Methode der Gefrierätzung von Geweben erlaubt eine Beobachtung der Vitalstruktur ohne chemische Fixierung. Allerdings wird hierfür eine Vorbehandlung mit Glycerin in Kauf genommen, da eine direkte Vitrifikation von dickeren Gewebeschichten derzeit noch nicht möglich ist. Untersuchungen über die Leberfeinstruktur nach der Gefrierätzmethode fehlen bisher.

### Material und Methode

Als Versuchstiere wurden NMRI-Mäuse (männl., ca. 35 g) verwendet; ALTROMIN-Standard-Diät und Wasser ad lib. Sie wurden mit 1,5 ml 5% Urethan in physiol. NaCl (intraperitoneal) anästhesiert. Vorsichtige Perfusion der Leber mit Inkubationslösung (Tyrode +0,2% Glukose, +25% Glycerin) über die V. portae. Bei Frequenzverminderung des Herzens, sofort Pneumothorax mit Durchtrennung der V. cava; weitere Perfusion wieder etwa in Geschwindigkeit des Blutstromes über die zwei- bis dreifache Zeit, die zur Erblassung der Leber erforderlich ist. Proben von 1 mm<sup>3</sup> wurden für eine Stunde in die Inkubationslösung gebracht. Einfrieren in N<sub>2</sub>-gekühltem Freon 12. Schneiden in der Gefrierätzanlage nach MOOR u. M. 1961. (Type 360-M, Fa BALZERS AG). Nach Sublimation: 20–40 Å Pt-Kohle-Schrägschattung; anschließend zur Verstärkung senkrechte Kohle-Bedampfung (ca. 200 Å). Nach der üblichen Weiterbehandlung wurden die Präparate im SIEMENS-Elmiskop I (80 kV) untersucht.

### Befunde

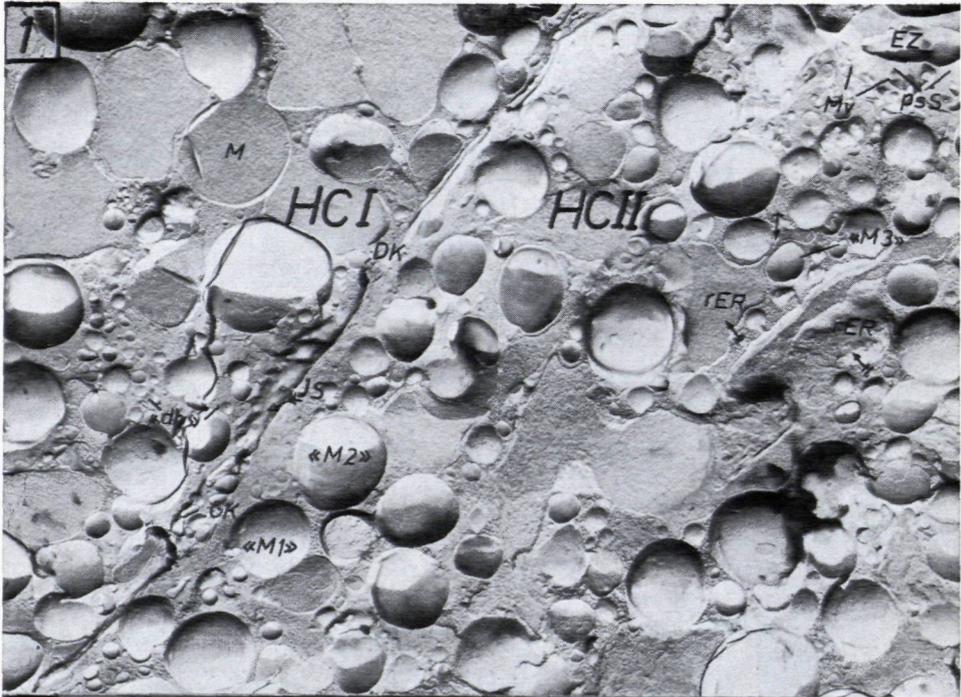
Die lateralen Zellmembranen der Hepatocyten zeigen örtlich eine stark wechselnde Verlaufsrichtung (Abb. 1, 5, 7) und sind an manchen Stellen mit mikrovillartigen Ausstülpungen in der Art von „interlocking“-Strukturen besetzt (Abb. 1, 7 links unten). Weiters sind „Druckknöpfe“ ausgebildet, indem eine keulenartige Vorstülpung eines Hepatocyten in eine entsprechende Eindellung der Nachbarzelle hineingreift (Abb. 1, 7, 12). Gallekapillaren besitzen ein sehr unterschiedlich breites Lumen (Abb. 1, 5, 6, 12, 15).

An ihrer sinusseitigen Fläche sind die Hepatocyten von Sinus-Endothelzellen überlagert (Abb. 1 rechts oben, 3, 7, 8, 13). Ihr eigentlicher Zellkörper enthält

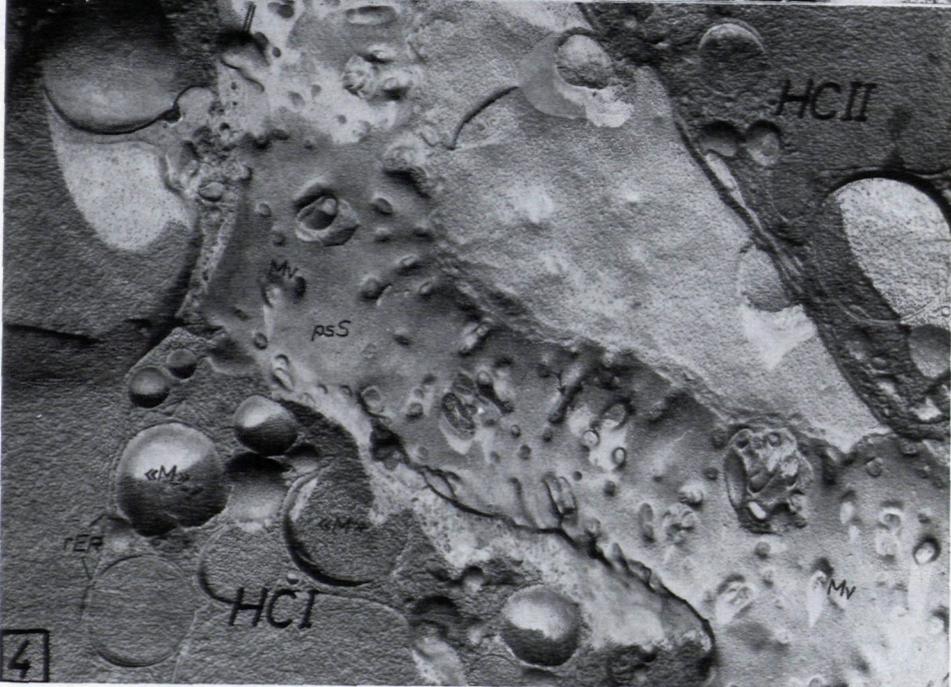
---

Abb. 1: Zwei aneinandergrenzende Hepatocyten (HC I, II), dazwischen Interzellularspalt (IS), welcher bei  $\rightarrow$  seine Verlaufsrichtung ändert und in eine Gallekapillare (GK) übergeht; in der Zone «db» „pericanaliculäre“ Vesikel (wahrscheinlich „dense bodies“ u. a. mit dem Golgiapparat zusammenhängende Vesikel). Die Zisternen des rauhwandigen endoplasmatischen Reticulum (rER) wechseln ihre Verlaufsrichtung sehr stark; bei  $\rightarrow$  senkrechter, bei  $\rightarrow$  flacher Anschnitt. Das rER umschmiegt kappenartig die Mitochondrien (bei «M3» im Schnitt). Die mit «M» bezeichneten Erhebungen und Vertiefungen sind Mitochondrien zuzuordnen, wobei die Bruchflächen jedoch teilweise am rER verlaufen dürften. Bei M ein Mitochondrium im Querschnitt. Rechts oben: Sinusoid mit Endothelzell-Fortsätzen (EZ), darunter perisinusoidaler Spalt (psS) mit Microvillibesatz (Mv) des Hepatocyten. Detail in Abb. 3; Vgr.: 8.080  $\times$ .

Abb. 2: Hepatocyt (HC I) mit konkaver Bruchfläche an der Innenseite der äußeren Kernmembran; die Kernporen (KP) erscheinen als Erhebungen. «M1» ein Mitochondrium mit anliegenden Membranen des endoplasmatischen Reticulum (rER). Vgr.: 7.900  $\times$ .



- Abb. 3: Perisinusoidaler Spalt (psS = „Disse'scher Raum" auct.) zwischen einem Hepatocyten (HC; mit Microvilli, Mv) und Ausläufern einer Sinusendothelzelle (EZ); darüber bei SL das Sinuslumen. Endothelporen (EP) vermitteln einen direkten Zugang vom Kapillarlumen zur Hepatocytenoberfläche. Alle Bruchflächen an Membranen haben einen feingranulären Besatz. Vgr.: 32.500 × .
- Abb. 4: Sinusoid. Bei psS ist der Disse'sche Raum direkt oberhalb der Membran des Hepatocyten HC I (mit Vertiefungen, >→, und Microvilli, Mv) freigelegt. Vgr.: 15.800 × .



- Abb. 5: Drei aneinandergrenzende Hepatocyten; bei Mv Mikrovilli von Gallekapillare mit benachbarten (pericanaliculären) Vesikeln. M = Mitochondrien im Querschnitt; «M»  $\hat{=}$  Mitochondrien mit überlagernden Bruchflächen des endoplasmatischen Reticulum (rER). Vergr.: 7.970  $\times$ .
- Abb. 6: Detail von Abb. 5; Interzellularspalt (IS) mit Mikrovilli-besetzter Gallekapillare (GK); bei  $\rightarrow$  ein Körper mit lamellärer Bruchfläche (Gallepigmentkörper ?) Vergr.: 14.700  $\times$ .
- Abb. 7: Drei benachbarte Hepatocyten (HC I, II, III); mit „Druckknopf“ (DK); mit Mikrovillibesatz (Mv) am perisinusoidalen Spalt (psS); darüber Sinusendothelzelle (EZ) mit Zellkern (ZK<sub>EZ</sub>) und kleinen Mitochondrien (M<sub>EZ</sub>). Vergr.: 16.530  $\times$ .



- Abb. 8: Sinusoid; Sinusendothelzelle (EZ) mit Ausläufern, dazwischen Endothelporen (EP). Der Mikrovillibesatz der Hepatocyten (HC I, II) ist an den Kontaktstellen mit dem Endothelzell-Körper mäßig ausgebildet (oben); der perisinusoidale Spalt (psS) ist hier relativ eng. Vergr.: 15.930 ×.
- Abb. 9: Rechtes Mitochondrium: Die Außenmembran ist im linken Abschnitt in Oberflächenansicht zu sehen; im rechten Abschnitt verläuft die Bruchfläche im Inneren der Membran, wodurch ein feingranulärer Besatz von Strukturelementen freigelegt wurde. Bei »→ grenzt eine Membran mit größerem Partikelbesatz an, welche vielleicht einer Aufsicht auf eine rER-Zisterne entspricht. Vgr.: 29.400 ×.
- Abb. 10: Ausschnitt aus einem Hepatocyten: Membranstapel des rauhwandigen endoplasmatischen Reticulum (rER), bei »→ im Flachschnitt; starker Wechsel der Verlaufsrichtung. M = Mitochondrienanschnitt mit Cristae (C). Kleine vesikuläre bis tubuläre Gebilde (→) könnten glattem endoplasmatischem Reticulum entsprechen. Vergr.: 16.170 ×.



Abb. 11: Innenseite der äußeren Kernmembran, welche feingranulär erscheint.  
Vergr.: 34.000 ×.

Abb. 12: Gallekapillare im Längsschnitt, mit benachbarten Golgi-Apparaten; bei DK Verzahnung der Interzellularfuge (IS) mit einem „Druckknopf“. Globuläre Körper im Lumen der Gallekapillare dürften Gallepigment darstellen. Vergr.: 15.830 ×.

Abb. 13: Sinusendothelzelle mit Zellkern, kleinen Mitochondrien und Ausläuferbildungen. Schmalere perisinusoidaler Spalt. Vergr.: 7.920 ×.

Abb. 14: Sinusendothelzelle; ZK — Zellkern mit Doppelmembran; M = Mitochondrium mit quer durchgreifenden Cristae (C). Bei >->u. a. Ausläuferbildungen. Vergr.: 15.830 ×.

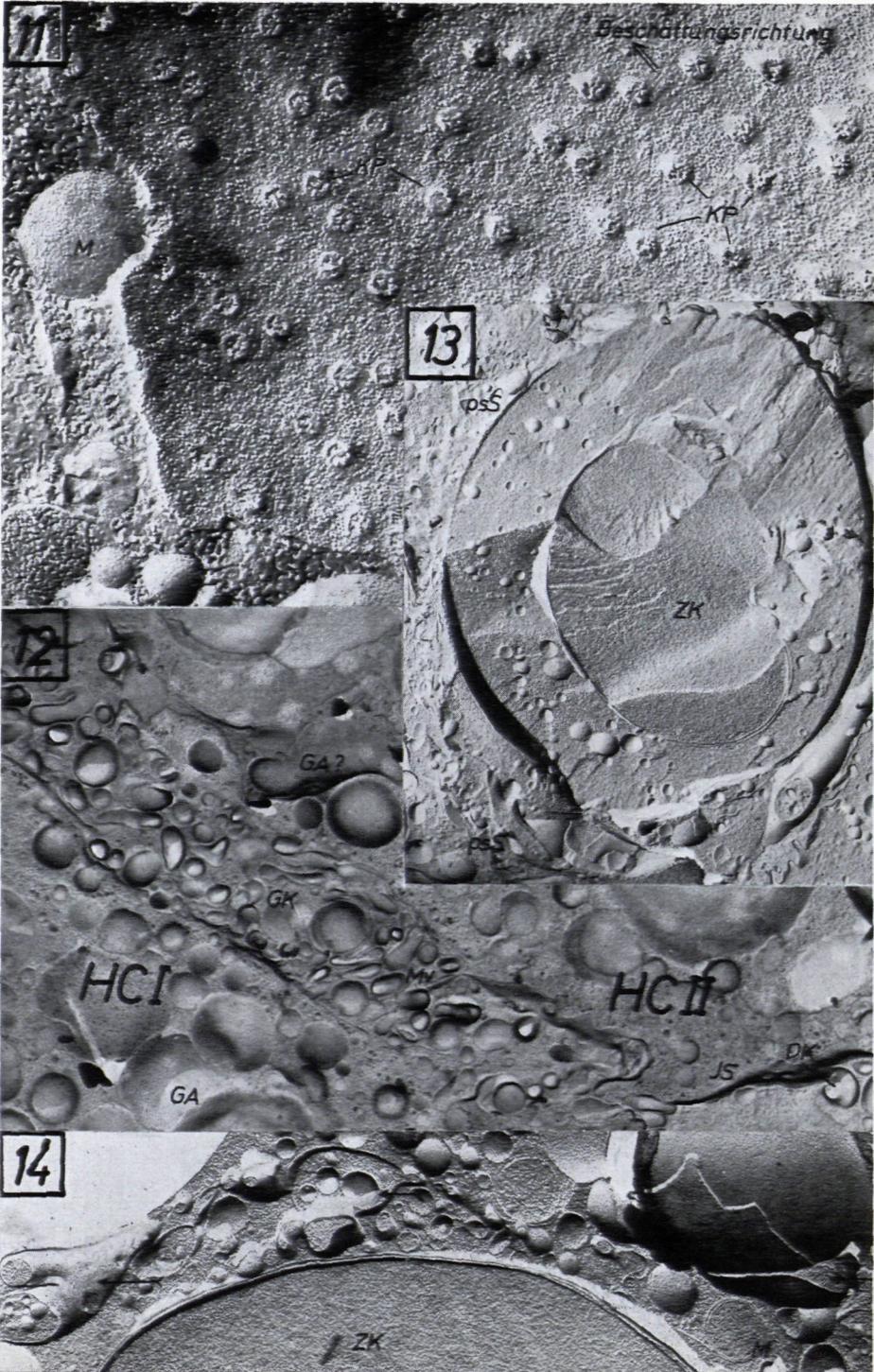


Abb. 15: Gallekapillare im Querschnitt. Vergr.: 28.000 ×.

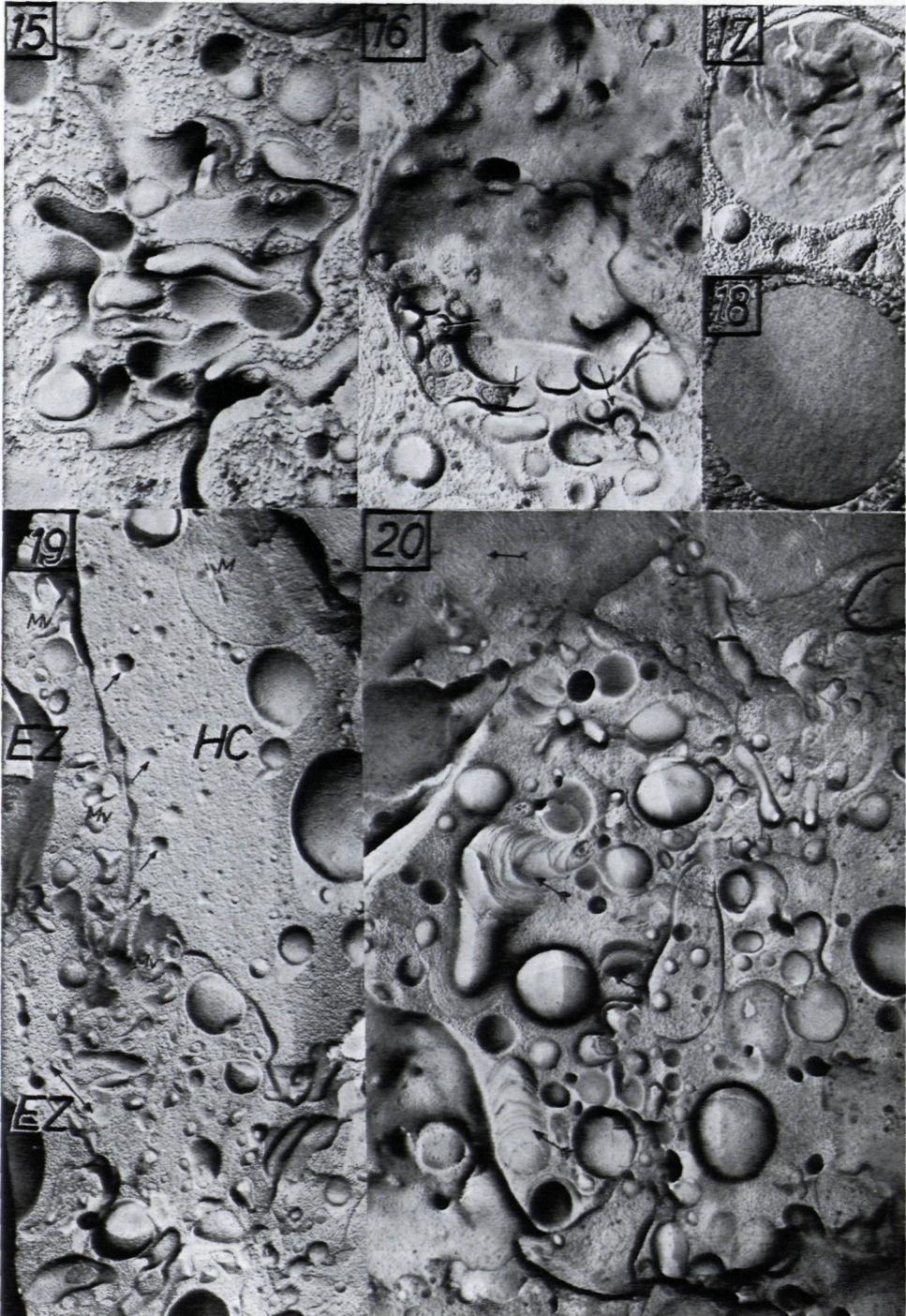
Abb. 16: Golgi-Apparat im Flachschnitt. Von den Lamellenstapeln werden randlich Golgi-Vesikel abgeschnürt. Das abgebildete Dictyosom liegt über einer Interzellularfuge. Vergr.: 28.000 ×.

Abb. 17: Pericanaliculäres Vesikel mit lamellärer Bruchfläche (Gallepigmentkörper?). Vergr.: 28.000 ×.

Abb. 18: „Cytosom“, frei von Innenstrukturen. Vergr.: 28.000 ×.

Abb. 19: Entlang  $\leftrightarrow$  Ausläufer von Sinusendothelzellen (EZ). Apikales Cytoplasma des Hepatocyten strukturarm; Pfeile markieren Vesikel, welche entweder Pinocytosebläschen oder glattem ER entsprechen; unregelmäßiger Mikrovillibesatz. Vergr.: 14.000 ×.

Abb. 20: Perisinusoidale Fettspeicherzelle. Lamellär-konzentrische Körper, bei  $\rightarrow$  extra-, bei  $\rightarrow$  intrazellulär, stellen Lipoidtropfen dar. Vergr.: 15.050 ×.



den Zellkern und rundherum einen wechselnd breiten Cytoplasmasaum mit kleinen Mitochondrien und spärlichen Zisternen des endoplasmatischen Reticulum; davon ausgehend umlagern unregelmäßig geformte Ausläufer der Sinusendothelzellen („Sternzellen“ auct.) das Sinuslumen. Der Endothelbelag ist häufig fensterartig durchbrochen („Endothelporen“) und kann örtlich fehlen (nicht abgebildet).

Der perisinusoidale Spalt (Abb. 3, 4, 7, 8, 13, 14, 19) wurde in sehr verschiedener Ausbildung vorgefunden:

a) Besonders unter dem kernhaltigen Abschnitt der Sinusendothelzellen liegen diese den Hepatocyten sehr eng an und letztere sind hier meist mit wenigen Mikrovilli bestückt (Abb. 7, 8, 13);

b) Unter den Epithelzell-Ausläufern ist der perisinusoidale Spalt, welcher hier z. T. von den zahlreichen Mikrovilli der Hepatocytenoberfläche eingenommen wird, meist breit ausgebildet (Abb. 1 rechts oben, 3, 19).

Eine Basalmembran konnte unter dem Sinusendothel nie beobachtet werden.

Die Kern-Membran läßt innenseitig einen Belag feiner Granula (ca. 100 Å) erkennen (Abb. 11); sie ist durchbrochen von zahlreichen ca. 1.000 Å breiten Kernporen.

Das sinusnahe Cytoplasma der Hepatocyten ist arm an Organellen; häufig sind hier jedoch kleine Vesikel zu beobachten (Abb. 19), welche als Pinozytosebläschen bzw. als Vesikel des glatten endoplasmatischen Reticulum anzusprechen sind.

Das rauhwandige endoplasmatische Reticulum präsentiert sich im Flachschnitt als ausgedehntes Lamellensystem (Abb. 1, 2) mit manchmal konzentrischer Schalenlagerung (Abb. 10); es wechselt örtlich stark seine Verlaufsrichtung. Querschnitte ergeben das gewohnte Bild des Doppellamellensystems (Abb. 10). Diese Zisternen umgreifen schalenartig die Mitochondrien (Abb. 1, 5).

Die kugelförmigen Erhebungen und Vertiefungen mit einem Durchmesser von ca. 0,5–1,5  $\mu$  entsprechen Mitochondrien. An der äußeren Mitochondrienmembran ist z. T. deren Oberfläche freigelegt, z. T. verläuft jedoch die Bruchfläche im Inneren der äußeren Mitochondrienmembran, wodurch ein feingranulärer Besatz von Makromolekülen aus der Lipoidschicht mit ca. 50 Å Durchmesser freigelegt wird. Soweit der Granulabesatz dieser Membranen in den Größenbereich von Ribosomen kommt, kann nicht mit Sicherheit entschieden werden, inwieweit die Bruchflächen an den rER-Kappen um die Mitochondrien (vgl. Abb. 5, rechts unten, im Querschnitt) verlaufen.

Vesikuläre Elemente sind schwerer anzusprechen als im Ultradünnschnitt.

## Diskussion

Besonderes Augenmerk war u. a. den interzellulären Räumen zu widmen, deren Ausbildungszustand von großer Bedeutung im Hinblick auf den Funktionszustand, jedoch sehr anfällig für Fixierungs- bzw. Einbettungsartefakte ist (HAMP-

TON 1960). Die Verzahnungen der lateralen Zellmembranen in „interlocking“-Strukturen sowie „Druckknöpfen“ (FAWCETT 1955) sind als reelle Strukturen und nicht — wie HAMPTON (1960 p. 608) annahm— als Schrumpfungartefakte anzusehen. Die Frage der intravitalem Existenz eines „Disse'schen Raumes“ (= perisinusoidaler Spalt) hat lange Kontroversen in der Literatur ausgelöst. ELIAS beschreibt nach großen lichtoptischen Erfahrungen (zusammenfassend in ELIAS und PAULY 1966, p. 202) ein flaches Anliegen der Sinusendothelzellen an den Hepatocyten, woraus eine sehr geringe Breite des Disse'schen Raumes unter physiologischen Bedingungen resultiert. RÜTTNER und VOGEL 1958, COSSEL 1959, a, b, SCHMIDT 1960 betonen die funktionsgeprägte Ausbildungsbreite des Disse'schen Raumes; BRAUNSTEINER u. M. 1953, 1957 und FELLINGER u. M. 1953 verneinen die Existenz des Disse'schen Raumes im elektronenmikroskopischen Bild auch unter physiologischen Bedingungen. Er konnte von uns im intravitalem Bild nach der Gefrierätzmethode einerseits in relativ breiter Ausbildung vorgefunden werden (Abb. 3, 4, 19); seine Breite scheint jedoch nicht streng an die Länge der Mikrovilli an den unterlagernden Hepatocyten gebunden zu sein, wie dies von FAWCETT 1955 (und seitdem von weiteren Autoren) behauptet wurde; andererseits kann er sogar in eng benachbarten Bezirken fehlen, das heißt nur als Interzellularfuge üblicher Breite ausgebildet sein (Abb. 7, links).

Es konnte kein Anhaltspunkt für die (zur übrigen Literatur im Widerspruch stehenden) Behauptung von SJÖSTRAND u. BAKER 1958 und FINCK 1958 gefunden werden, daß der Ribosomenbesatz des rauhwandigen endoplasmatischen Reticulum an Gefrierpräparaten fehlen und erst durch die chemische Fixierung an den Lamellenstapeln auftreten sollte; er kann u. a. auch an Leberpräparaten nach der Gefrier-substitutionsmethode erkannt werden (VAN HARREVELD u. CROWELL 1964, Abb. 2, p. 384).

Im Gegensatz zum Ultradünnschnitt erscheinen die Bruchflächen der Zellmembranen von Endothel- und Parenchymzellen mit feinen Granula besetzt (Abb. 3). Ähnliches zeigte sich bereits bei den Gefrierätzpräparaten von MOOR 1964 (u. a.).

In letzter Zeit haben sich Kontroversen darüber ergeben, ob die Bruchfläche bei der Gefrierätztechnik immer Membran-Oberflächen darstellt (MOOR u. MÜHLETHALER 1963, MÜHLETHALER u. M. 1965) oder entlang der zentralen Lipoidschicht der unit-membrane verläuft (BRANTON 1966, 1967, BRANTON u. PARK 1967); MOOR 1966, 1967 besteht ausdrücklich auf seiner früheren Ansicht. Die Frage ist in funktioneller Hinsicht vor allem deshalb sehr wesentlich, da die freigelegten Granula im einen Fall Membranbestandteile, im anderen Fall freiliegende Makromoleküle an der Membranoberfläche darstellen würden. Abb. 9 zeigt an einer Mitochondrien-Außenmembran den Wechsel der Bruchfläche von der Außenseite (links) auf ein tieferes Niveau mit feinen Granula von ca. 50 Å Durchmesser, welche in der Lipoidschicht liegen müssen. An der Oberflächenansicht sind diese Granula z. T. aus der Membran herausgerissen. Globuläre Elemente konnten früher in Membranen von Mitochondrien und anderen Organellen nach Permanganat —

(SJÖSTRAND 1963 a, b) und  $OsO_4$ -Fixation (SJÖSTRAND 1963 b) an frischem Gewebe und an gefriergetrockneten Proben bei nachfolgender Osmierung (SJÖSTRAND u. ELFVIN 1964) beobachtet werden. — Bei den vorliegenden Untersuchungen an Leberzellen besteht die Schwierigkeit, daß die Mitochondrien meist von ribosomenbesetzten Ergastoplasmazisternen umschlossen sind und ein Bruchverlauf entlang des rER nicht immer ausgeschlossen werden kann (vgl. Bezeichnung „M“). An besser geeigneten Objekten konnte die Frage kürzlich endgültig entschieden werden (PLATTNER u. M., in Vorber.).

Ein feingranulärer Besatz von Ribosomengröße liegt an der Innenseite(!) der Kernmembran (Abb. 11); dies konnte inzwischen von KOEHLER 1968 auch an kernhaltigen Erythrozyten gefunden werden.

Ein Ab- oder Zufließen von Vesikeln<sup>1</sup> an Ergastoplasma kann zwar an manchen Stellen (Abb. 2, 10) vermutet, jedoch nicht sichergestellt werden; die „Vesikulation“ des Golgiapparates ist an den flachen Bruchstellen wesentlich günstiger als im Dünnschnitt darzustellen (Abb. 16).

Die einzelnen vesikulären Elemente der Leberzelle sind nach der Gefrierätztechnik wesentlich schwerer zu identifizieren als in der Ultradünnschnitttechnik, welcher die Möglichkeit cytochemischer Reaktionen offensteht; bei pericanaliculärer Lagerung dürfte es sich um „dense bodies“ (NOVIKOFF u. M. 1956, DE DUVE 1959, ESSNER u. NOVIKOFF 1960, HOLT u. HICKS 1962) u. a. mit dem Golgiapparat zusammenhängende (lysosomenartige) Elemente handeln; einige davon mit lamellär-geschichtetem Aufbau dürften (Galle- oder Lipofuscin-) Pigmentkörpern entsprechen (Abb. 17). Solche mit völlig strukturlosem Inneren und ca. 1  $\mu$  Durchmesser (Abb. 18) dürften in der Säugetierleber Lysosomen oder microbodies entsprechen.

ITO u. NEMOTO 1952 und YAMAGISHI 1959 beschrieben einen eigenen perisinusoidalen Zelltyp mit Fettspeicherfunktion<sup>2</sup>. Abb. 20 läßt in einer perisinusoidalen Fettspeicherzelle und im Kapillarlumen Körper mit myelinartiger Schichtung erkennen; eine ähnliche konzentrische Schichtung wurde von MOOR u. MÜHLE-THALER 1963 in Lipoidtropfen von gefriergetätzten Hefezellen beschrieben.

### Dank

Der Verfasser dankt dem wissenschaftlichen Leiter des hiesigen Instituts f. Elektronenmikroskopie, Herrn Univ.-Doz. Dr. J. KLIMA für kritische Durchsicht des Manuskriptes; der Fa. BALZERS AG, Liechtenstein, namentlich Herrn S. BÖHLER, für die Organisation eines Studienaufenthaltes im Werk; Fr. K. SCHIESSL von der Fa. BALZERS AG für die Bereitstellung ihrer großen präparativen Erfahrung; Herrn cand. med. W. PFALLER für die Assistenz bei den Präparationen.

<sup>1</sup> Ausgezeichnete Übersichtsdarstellung für „Vesikulations“-Prozesse nach Ergebnissen an Leberzellen von NOVIKOFF u. M. 1964.

<sup>2</sup> Er konnte vom Verf. (unveröff.) sehr häufig an der Taubenleber beobachtet werden, welche nach GOODRIDGE u. BALL 1966 im Gegensatz zur Säugetierleber den überwiegenden Teil des Fettes in der Leber synthetisiert.

## Literaturverzeichnis

- BRANTON, D. (1966): Fracture faces of frozen membranes. Proc. Nat. Acad. Sci., 55, 1048 bis 1056.
- BRANTON, D. (1967): Fracture faces of frozen myelin. Exptl. Cell Res., 45, 703—707.
- BRANTON, D. u. R. B. PARK (1967): Subunits in chloroplast lamellae. J. Ultrastruct. Res., 19, 283—303.
- BRAUNSTEINER, H., K. FELLINGER und F. PAKESCH (1953): Ergebnisse und Probleme histologischer Untersuchungen im Elektronenmikroskop. Klin. Wschr., 31: 357—365.
- COSSSEL, L. (1959a): Elektronenmikroskopische Befunde an Lebersinusoiden und -epithelien bei verschiedenen Funktionszuständen der Leber. Verh. Dtsch. Ges. Path. (43. Tagg.): 204—208.
- COSSSEL, L. (1959b): Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Frage des Disse'schen Raumes in der Leber. Klin. Wschr. 37: 743—753.
- COSSSEL, L. (1964): Die menschliche Leber im Elektronenmikroskop. Untersuchungen an Leberpunktaten. Gustav-Fischer-Verlag Jena.
- DADONNE, J. C. (1962): Quelques données ultrastructurales sur l'organisation embryonnaire et post-natale de la cellule hépatique. Coll. Ann. Soc. Fr. M. E., Toulouse.
- DADOUN, J. P. (1962): Contribution à l'étude au microscope électronique de la différenciation de la cellule hépatique chez le rat. Thèse méd. (Paris), Nr. 888: (112 S.)
- DAVID, H. (1964): Submikroskopische Ortho- und Pathomorphologie der Leber. Akademie-Verlag Berlin.
- DeDUVE, C. (1959): Lysosomes: A new group of cytoplasmic particles. In: Subcellular particles. Ed. Hayashi. Ronald Press Comp. (N. Y.).
- DROUIN, M. (1954): Contribution à l'étude histophysiologique normal et expérimentale de la cellule hépatique chez la souris. Thèse (Lyon).
- ELIAS, H. und J. E. PAULY (1966): Human Microanatomy. 3. ed., F. A. Davis Comp. (Philadelphia).
- ESSNER, E. und A. B. NOVIKOFF (1960): Human hepatocellular pigments and lysosomes. J. Ultrastruct. Res., 3: 374—391.
- FAWCETT, D. W. (1955): Observations on the cytology and electron microscopy of hepatic cells. J. nat. Cancer Inst., 15: 1475—1489.
- FELLINGER, K., H. BRAUNSTEINER u. F. PAKESCH (1953): Elektronenmikroskopische Beobachtungen zur Frage des Disse'schen Raumes. Wien. Klin. Wschr., 65, 738—740.
- FINCK, H. (1958): An electron microscope study of basophile substances of frozen-dried rat liver. J. biophys. biochem. Cytol., 4, 291—300.
- GOODRIDGE, A. G. und E. G. BALL (1966): Lipogenesis in the pigeon: in vitro studies. Amer. J. Physiol., 211: 803—808.
- HAMPTON, J. C. (1960): A re-evaluation of the submicroscopic structure of liver. Texas Repts. on Biol. and Med., 18: 602—611.
- VAN HARREVELD, A. und CROWELL J. (1964): Electron microscopy after rapid freezing on a metal surface and substitution fixation. Anat. Rec., 149: 381—386.
- HOLT, S. J. und R. M. HICKS (1962): The localization of acid phosphatase in rat liver cells as revealed by combined cytochemical staining and electron microscopy. J. Biophys. biochem. Cytol., 11: 47—66.
- HÜBNER, G. (1968): Die pathischen Reaktionen des Lebergewebes. Eine elektronenmikroskopische Studie. Gustav Fischer Verl. Stuttgart.
- ITO, T. u. M. NEMOTO (1952): Über die Kupfferschen Sternzellen und die „Fettspeicherzellen“ (fat storing cells) in der Blutcapillarenwand in der menschlichen Leber. Okajim. Fol. Anat. Japan., 24, 243—258.
- IZARD, J. (1960): Etude en microscopie électronique de l'hépatocyte humain normal et pathologique. Thèse (Toulouse); S. 138.
- JEZEQUEL, A. M. (1959): Microscopie électronique du foie normal. Path. Biol., Sem. Hôp., 10: 501—527.
- KOEHLER, J. K. (1968): Freeze-etching observations on nucleated erythrocytes with special reference to the nuclear and plasma membranes. Zschr. Zellforsch., 85, 1—17.

- KURTZ, S. M. (1964): *Electron Microscopic Anatomy*. Academic Press (N. Y.).
- LANZAVECCHIA, G., POPPI E., G. JEAN, A. LeCOULTRE und E. PISANI (1959):  
Struttura della cellula epatica umana, osservata al microscopio elettronico. *Arch. ital. Anat. Embriol.* 64: 430—443.
- MOOR, H. (1964): Die Gefrier-Fixation lebender Zellen und ihre Anwendung in der Elektronenmikroskopie. *Zschr. Zellforsch.*, 62: 546—580.
- MOOR, H. (1966): The performance of freeze-etching and the interpretation of results concerning the surface structure of membranes and the fine structure of microtubules and spindle fibers. *Balzers High Vac. Rept.*, 9, 1—12.
- MOOR, H. (1967): Die Gefrierätz-Technik. *Autorenref. 13. Tgg. Dtsch. Ges. Elektronenmikr.* (17.—21. 9. 1967, Marburg/Lahn).
- MOOR, H. und K. MÜHLETHALER (1963): Fine structure in frozen-etched yeast cells. *J. Cell Biol.*, 17, (3): 609—628.
- MOOR, H., K. MÜHLETHALER, H. WALDNER und A. FREY-WYSSLING (1961): A new freezing-ultramicrotome. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 10, (1): 1—13.
- MÜHLETHALER, K., H. MOOR u. J. W. SZARKOWSKI (1965): The ultrastructure of the chloroplast lamellae. *Planta*, 67, 305—323.
- NOVIKOFF, A. B., H. BEAUFAY und C. DeDUVE (1956): Electron microscopy of lysosome-rich fractions from rat liver. *J. biophys. biochem. Cytol.* 2 (Suppl.): 179—184.
- NOVIKOFF, A. B. und E. ESSNER (1960): The liver cell; some new approaches to its study. *Amer. J. Med.*, 29: 102—131.
- NOVIKOFF, A. B., E. ESSNER und N. QUINTANA (1964): Golgi apparatus and lysosomes. *Fed. Proc.*, 23: 1010—1022.
- PLATTNER, H. u. G. SCHATZ, Promitochondria of anaerobically grown yeast. III. Morphology. *J. Biochemistry* (in Druck).
- PLATTNER, H., H. WINKLER, W. PFALLER und H. HÖRTNAGL: The adrenal medulla and its subcellular organelles as revealed by the freeze-etching-method. (in Vorber.).
- ROUILLER, C. (1957): Contribution de la microscopie électronique à l'étude du foie normal et pathologique. *Ann. anat. path.*, 2: 548—562.
- ROUILLER, C. und A. M. JEZEQUEL (1963): Electron microscopy of the liver. In: *The liver. Morphol., Biochem., Physiol.* Ed.: C. ROUILLER; Acad. Pr. (N. Y., London).
- ROUILLER, C. und G. SIMON (1962): Contribution de la microscopie électronique au progrès de nos connaissances en cytologie et en histopathologie hépatique. *Rev. int. Hépatol.*, 12: 167—206.
- RÜTTNER, J. R. und A. VOGEL (1958): Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Lebersinusoidwand. *Verh. Dtsch. Ges. Pathol.* (41. Tagg.): 314—320.
- SCHMIDT, F. C. (1960): Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Sinuswandzellen (Kupffersche Sternzellen) der weißen Maus. *Anat. Anz.*, 108: 376—387.
- SJÖSTRAND, F. S. (1963, a): A new ultrastructural element of the membranes in mitochondria and of some cytoplasmic membranes. *J. Ultrastruct. Res.*, 9, 340—361.
- SJÖSTRAND, F. S. (1963, b): A comparison of plasma membrane, cytomembranes, and mitochondrial membrane elements with respect to ultrastructural features. *J. Ultrastruct. Res.*, 9, 561—580.
- SJÖSTRAND, F. S. u. R. F. BAKER (1958): Fixation by freezing-drying for electron microscopy of tissue cells. *J. Ultrastruct. Res.*, 1, 239—246.
- SJÖSTRAND, F. S. u. L.-G. ELFVIN (1964): The granular structure of mitochondrial membranes and of cytomembranes as demonstrated in frozen-dried tissue. *J. Ultrastruct. Res.*, 10, 263—292.
- YAMAGISHI, M. (1959): Electron microscope studies on the fine structure of the sinusoidal wall and fat storing cells of rabbit livers. *Arch. Histol. Jap.*, 18, 223—261.

### Abkürzungen

C = Cristae mitochondriales — «db» = pericanaliculäre „dense bodies“ — DK = Druckknopf — EP = Endothelpore — EZ = (Sinus-) Endothelzelle — GA = Golgi-Apparat — GK = Gallekapillare — HC = Hepatocyt — IS = Interzellularspalt — KP = Kernporen — M = Mitochondrium — «M» = Bereich eines Mitochondriums, z. T. evtl. mit Anlagerungen von Ergastoplasmalamellen — Mv = Mikrovilli — psS = perisinusoidaler Spalt (= „Disse'scher Raum“ auct.) — rER = rauhwandiges endoplasmatisches Reticulum — SL = Sinuslumen.

Anschrift des Verfassers: Dr. Helmut PLATTNER, Institut für Elektronenmikroskopie der Universität Innsbruck, Schöpfstraße 41, A-6020 Innsbruck; derzeit: Department of Applied Physics, Cornell University, Ithaca, New York.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck](#)

Jahr/Year: 1968

Band/Volume: [56](#)

Autor(en)/Author(s): Plattner Helmut

Artikel/Article: [Elektronenmikroskopische Darstellung der Säugetierleber nach der Gefrierätz-Methode. 443-462](#)