

X.

Zur Kenntniss vom Bau des Zellenkerns

von

PROF. GUSTAF RETZIUS

in Stockholm.

Mit Tafel XIV.

Die Entdeckung FLEMMING's,¹ dass bei dem sich theilenden Kern ein Theil dessen Substanz, das *Chromatin*, in gewissen Farbestofflösungen sich färbt, während der übrige Theil, das *Achromatin*, ungefärbt bleibt, hat sich gewiss als ein sehr wichtiger Beitrag zur Kenntniss vom Bau des Zellenkerns im Ganzen erwiesen, um so viel mehr, als gerade jener tingirbare Theil, nach den Untersuchungen desselben geehrten Forschers, mit dem durch gewisse Säuren (Chromsäure, Pikrinsäure, Essigsäure) hervortretenden Fadengerüste zusammenfällt.²

Nun war es aber von Anfang an FLEMMING's Ansicht, dass sich bei dem »ruhenden« — d. h. nicht in Theilung begriffenen — Kern das Chromatin nicht nur in dem vorhandenen Netze oder Gerüste und dessen dickeren Knoten (inclusive Nueleolen), sondern in der ganzen Substanz (also auch in der Zwischensubstanz) des Kerns befindet. Deswegen färbe sich der ganze Kern in den Farbelösungen. Erst beim Beginn des Theilungsactes trete nach ihm eine wirkliche Abtrennung des Chromatins vom Achromatin ein, indem jenes vollständig in das Gerüst übergehe. Die in die Netzbalken des »ruhenden« Kerns eingelagerten Nueleolen werden, samt der sogenannten Kernmembran, in das Gerüst des sich theilenden Kerns mit einbezogen.

¹ W. FLEMMING, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. 16, 1878.

² Ich kann hier leider nicht auf die übrige Geschichte der Frage von Fadenstructuren im Kern eingehen, welche durch die Arbeiten von KLEINENBERG, HEITZMANN, FROMMANN, FLEMMING, KLEIN u. A. erweckt und behandelt wurde.

Nach beendigtem Theilungsact trete bei den Tochterkernen das Chromatin wieder in die ganze Kernsubstanz aus, welche deswegen von nun an sämmtlich tingirbar wird; die Netzbalken färben sich jedoch fortwährend stärker und nehmen in ihren Knoten Nucleolen auf; eine Kernmembran erscheint ebenfalls von Neuem.

In seiner letzten Arbeit¹ hat FLEMMING, nach Anwendung der homogenen Immersionssysteme, seine frühere Ansicht von dem Verhalten des Chromatins bei ruhendem Kern modificirt, oder er hat wenigstens die volle Richtigkeit derselben in Frage gesetzt. Er sah nämlich in der vorher scheinbar homogenen Zwischensubstanz noch ein viel feineres Gerüstwerk von tingirbaren Bälkchen in Fortsetzung der gröberen, mit schwächeren Linssystemen sehbaren; die anscheinende feine Körnung ist nach ihm der Ausdruck von optischen Schnitten dieser feineren Bälkchen. Das, was man »Zwischensubstanz des Kerns« nennen kann, sagt er, wird hierdurch auf einen geringeren Theil reducirt. »Dies bezieht sich auch auf dasjenige, was ich früher a. a. O. über die Tingirbarkeit dieser ‚Zwischensubstanz‘ angab. Es ist möglich, dass die homogene Farbe, die sie mit schwächeren Linsen zeigt, nichts anderes ist als Ausdruck der Färbung der feineren Bälkchen, dass also die Substanz, die noch zwischen diesen übrig bleibt, wirklich achromatisch sein mag. Hierüber ganz sicher zu entscheiden, ist auch mit den neuen Linsen schwer.« Bei recht flachen Kernen erschienen ihm die Maschen zwischen den Bälkchen im reinen Farbenbild manchmal ebenso farblos, wie das den Kern umgebende Zellplasma; meistens haben auch jene Maschen noch einen deutlichen Farbenschimmer, was jedoch bei dickeren Kernen auf dem farbigen Licht darüber oder darunter liegender Bälkchen beruhen könne. In Betreff der *Kernwand* sagt er nunmehr, dass sie, soweit sie *tingirbar* ist, aus kleinen peripheren Ausbreitungen der Netzbälkchen am Umfange des Kerns besteht, die aus der gleichen Substanz constituirt erscheinen, wie die Bälkchen selbst. Ob ausserdem eine nicht tingirbare, schliessende Membran den Kern umgiebt, bleibt zu entscheiden.

In dieser zuletzt angegebenen Richtung äussert sich noch bestimmter PFITZNER.² Er hat sich, sagt er, der Ueberzeugung nicht verschliessen können, dass auch beim ruhenden Kern das Chromatin nur im Kerngerüst und in den Nucleolen enthalten ist. Nach der Behandlung mit Goldchlorid

¹ W. FLEMMING, Beiträge zur Kenntniss der Zelle etc. III. Theil. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 20. 1881.

² W. PFITZNER, Ueber den feineren Bau der bei der Zelltheilung auftretenden fadenförmigen Differenzirungen des Zellkerns. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 7. 1881.

fand PFITZNER die Zwischenräume des Gerüstwerks ungefärbt. In Betreff der Nucleolen sagt er ferner, dass sie im »ruhenden« Kern ausserhalb des Gerüsts, in seinen Maschenräumen, liegen. Welche Rolle sie spielen, ob sie abgeschnürte Partien des Chromatingerüsts darstellen, blieb ihm unklar. Während des weiteren Verlaufes der Kerntheilung, der Karyokinese, verschwinden sie, werden anscheinend allmähig aufgezehrt, ohne direkt mit dem Gerüst in Verbindung getreten zu sein. Die Zahl der Nucleolen ist nach ihm irrelevant, da er bisweilen drei und mehr in einem Kern fand. Von der Existenz einer Kernmembran konnte er sich nicht überzeugen. Das, was man als Kernmembran beschreibt, beruht auf zwei Erscheinungen: 1) der optische Ausdruck einer scharfen Sondirung zwischen Kern und Zellprotoplasma giebt die äussere Kontur ab; 2) durch die vorige schärfer hervorgehoben, erscheint beim ruhenden Kern der wandständige Theil des dichtmaschigen Kerngerüsts auf dem optischen Durchschnitt als Membran. Noch beweisender für ihre Nichtexistenz ist das Schicksal, das die Kernmembran bei der Karyokinese erleidet; je weitmaschiger das Gerüstwerk wird, desto mehr tritt der netzartige Charakter des peripherischen Theils des Zellgerüsts hervor — und alsbald ist die »Membran« verschwunden. Die scharfe Grenze dagegen erhält sich noch viel länger, bis zuletzt auch sie sich allmähig verwischt.

Während meiner Studien über die Zelltheilung habe ich mich vielfach mit dem Bau des Zellkerns beschäftigt. Zwar waren mir, wie den übrigen Histologen, die durch Chromsäure, Essigsäure u. s. w. hervortretenden Gerüste im Inneren des Kerns schon seit langer Zeit bekannt; ich hielt sie aber früher immer für »Kunstproducte«, durch die Einwirkung der Präparationsflüssigkeit entstanden, um so mehr, als sie beim lebenden Kern gar nicht zu sehen waren und durch die Ueberosmiumsäure gar nicht hervortraten. Durch die Arbeiten mehrerer Forscher und vor Allem durch die Untersuchungen FLEMMING's über die Zelltheilung steht es wohl nunmehr fest, dass solche Fadengerüste in der That vorhanden sind, obwohl wir sie bis jetzt im Leben nur bei der sich theilenden Zelle wahrnehmen können. Durch ein eingehendes Studium der in erwähnter Weise fixirten Präparate wird man jedoch von ihrer natürlichen Existenz auch bei ruhendem Kern überzeugt. Ich habe sie nach Behandlung mit Chromsäure, Pikrinsäure, Essigsäure, Weinsäure, Citronensäure, Ameisensäure, Salpetersäure und Goldchlorid untersucht und immer übereinstimmende Verhältnisse gefunden. Besonders eignet sich für dieses Studium die FLEMMING'sche Behandlungsweise: Chromsäure, Saffraninfärbung, Damarharz. Es ist aber hierfür nothwendig,

gute und starke Immersionssysteme anzuwenden; v. A. ist die homogene Immersion vorzuziehen. Ich benutzte hierzu ein gutes System $\frac{1}{18}$ von Zeiss. Im Anschluss an die hier mitgetheilte Abhandlung über die Zellentheilung habe ich vorwiegend die Zellkerne bei der Tritonlarve näher untersucht. Ich wählte zum Object v. A. die Kerne der Epithelzellen der äusseren Haut und die der quergestreiften Muskelfasern, theils weil diese sich auf die eben erwähnte Abhandlung besonders beziehen, theils und hauptsächlich deswegen, weil sie im Allgemeinen platt und dünn sind und ihre feinere Structur am genauesten überblicken lassen. Es sind diese Zellkerne der jungen Thiere deswegen von besonderem Interesse, weil sie die verschiedenen, zwischen den Theilungsacten eintretenden Stadien des Chromatinnetzes resp. der Nucleolen zeigen und mithin die Entstehung der letzteren aufweisen können.

Wenn man eine grössere Menge von Epithelzellen (Epidermiszellen) der äusseren Haut bei einer jungen Larve von *Triton punctatus*, am besten nach Behandlung mit Chromsäure, Saffranin und Damarharz, durchmustert, findet man mit dem homogenen Immersionssystem, ausser den hier und da vorkommenden Zellen mit Kerntheilungsfiguren, Kerne von ziemlich verschiedenem Aussehen. Nicht nur, dass die äussere Gestalt und Grösse derselben wechselt, indem einige rundlich, andere oval, andere nierenförmig oder unregelmässig viereckig u. s. w., sowie ein Theil viel grösser als die anderen sind; auch der feinere Bau derselben erscheint bei genauerer Betrachtung verschieden.

Zu der einfachsten Form gehören die, welche zuerst nur eine undeutliche Körnung bei eingehenderem Beobachten jedoch (Taf. XIII Fig. 8) ein äusserst feinmaschiges Gerüstwerk dünner, durch Saffranin sich färbender, mit vielen Verbindungsknoten zusammenhängender Fasern zeigen; in den Knoten finden sich hier und da, obwohl im Ganzen nur sparsam, grössere, rothgefärbte Körner, von welchen die feinen Fasern nach mehreren Seiten zu entspringen scheinen; diese Körner entsprechen offenbar kleinen Nucleolen; in der mitgetheilten Figur sind zehn solche vorhanden. Die Zwischensubstanz des Gerüstwerkes erscheint bei platten Kernen unstructurirt, homogen, klar und ungefärbt, bei dickeren Kernen aber, offenbar zufolge des Durchsimmerns des nicht in den Focus eingestellten Gerüstwerkes, mit schwachem Farbeton versehen. Eine wirkliche Kernmembran lässt sich nicht wahrnehmen, sondern nur eine scharfe Grenze gegen das Zellenprotoplasma; an der Grenzcontour sieht man einzelne distincte Körnchen, welche optische Durchschnitte der feinen Fasern des Gerüstwerkes sind; zwischen

ihnen sieht man an der Grenzcontour keine doppelte, sondern nur eine einfache Linie. Die Fasern enden bei der äusseren Grenze des Kerns und gehen keineswegs in das Zellenprotoplasma und dessen Gerüst über. Bei genauer Einstellung auf die Oberfläche des Kerns sieht man nur ein feines Maschennetz oder Gerüstwerk, welches dem in seinem Inneren befindlichen ähnlich ist. Der Kern wird also durch und durch von einem die Zwischensubstanz durchziehenden Gerüst feiner tingirbarer Fasern mit sparsamen Nucleolenverdickungen in den Knoten gebildet.

Bei anderen Kernen findet man im Uebrigen denselben Bau, die rundlichen Nucleolen sind aber grösser; ja die letzteren erhalten zuweilen eine bedeutende, obwohl verschiedene Grösse (Fig. 7), sind glänzend, stark gefärbt, im Ganzen sphärisch; sie sind von wechselnder Zahl und in verschiedener Weise in der Substanz vertheilt; sie scheinen aber, so weit man sehen kann, fortwährend in den Verbindungsknoten des Gerüstwerkes, nicht ausserhalb desselben, zu liegen, was ich gegen PFITZNER hervorheben zu können glaube. Gerüstwerk, Zwischensubstanz und Kerngrenze verhalten sich wie in den zuerst beschriebenen Kernen.

Bei anderen Kernen (Fig. 6) findet man ferner die Nucleolen nicht so sphärisch und scharf begrenzt, sondern vielmehr eckig, indem ihre Substanz nach verschiedenen Seiten spitz ausläuft und mit ihren Fortsätzen in das feine Gerüstwerk übergeht. Hier sieht man ganz deutlich, dass die Nucleolen in den Knoten des Gerüstes liegen oder sogar die Knoten desselben bilden. Gerüst, Zwischensubstanz und Kerngrenze verhalten sich, wie oben beschrieben wurde. Bei den letzterwähnten Kernen sind die Nucleolen in sehr wechselnder Zahl vorhanden, von einigen wenigen bis auf 20—30 (Fig. 5). Die meisten haben wohl eine rundlich-eckige Form; viele sind aber oval, spindelförmig (haben ungefähr die Gestalt vielstrahliger Nervenzellen) u. s. w. und liegen in sehr wechselnder Weise in der übrigen Kernsubstanz zerstreut. Im Ganzen sieht das Gewebe der Nucleolen glänzend und homogen aus; zuweilen erkennt man jedoch in ihnen eine körnige Zusammensetzung (Fig. 5, rechts-oben).

Die nun beschriebenen Kerne gehören zu den im Hautepithel der Tritonlarve gewöhnlichst vorkommenden. Hier und da bemerkt man dann, dass einzelne Gruppen von Nucleolen mit grösseren Brücken unter einander zusammenhängen (Fig. 4), indem die von ihnen ausgehenden, sonst feinen Fortsätze sich stark verdickt haben. Dadurch erhält man eine interessante Uebergangsform zu den Kernen, bei welchen die Nucleolen eine mehr oder weniger ausgezogene, verzweigte und unregelmässige Gestalt zeigen (Fig. 3).

Kerne mit solchen Nucleolen sind ebenfalls häufig vorkommend; bei ihnen ist der directe Zusammenhang der Nucleolensubstanz mit der Substanz des Gerüstwerkes besonders deutlich. Einzelne Nucleolen haben noch die rundlich-eckige Gestalt. Gerüst, Zwischensubstanz und Kerngrenze sind übrigens ganz wie oben für die anderen Kerne geschildert wurde.

Nun findet man aber auch Kerne (Fig. 2), wo die ganze Substanz von einem reichlichen Gerüstwerk etwas stärkerer Bälkchen mit äusserst zahlreichen, kleineren Nucleolenverdickungen in den Knoten durchzogen ist, wo also statt des gewöhnlichen sehr feinen ein gröberes Gerüstwerk vorhanden ist; einzelne Nucleolen sind etwas grösser. Die Zwischensubstanz ist auch hier achromatisch; die Kerngrenze ist scharf, ohne Membran, indem nur einzelne Bälkchen des Gerüsts hier anliegen und zwischen ihnen die Contour einfach ist.

Endlich findet man Kerne (Fig. 1), deren Substanz von einem noch gröberem tingirbaren Gerüstwerk durchspannen ist, bei dem man nunmehr nicht von Nucleolen sprechen kann, indem zwar Verdickungen der Verbindungsknoten, aber nur als directe Partien des Gerüsts selbst, vorhanden sind. Hier, wie bei allen den übrigen oben beschriebenen Kernen, ist die Zwischensubstanz achromatisch, und an der Kerngrenze sieht man zwischen den hier anliegenden Gerüstbalken nur eine einfache achromatische Contour, die äussere Grenze der Zwischensubstanz.

Wenn man nun einen Rückblick auf die hier beschriebenen verschiedenen Kernformen wirft, so lässt sich leicht und ohne Zwang ein Faden zur Erklärung derselben finden. Gerade die Structur des zuletzt beschriebenen Kerns giebt eine gute Hinweisung. Der Kern, welcher in Fig. 1 abgebildet ist, erwies sich im Präparate durch seine Lage neben einem ganz ähnlich gebauten, als der aus einer neulich stattgefundenen Theilung hervorgegangene Tochterkern. Sein Balkengerüst besteht indessen nicht aus einzelnen, nicht verbundenen Fasern, sondern diese anastomosiren schon mit zahlreichen Verbindungsknoten und durchziehen die Kernsubstanz in allen Richtungen. In Fig. 2 finden wir, mit Fig. 1 als Ausgangspunct, ein Stadium, wo die Gerüstbalken etwas feiner geworden und mit nucleolartig erscheinenden Knoten versehen sind; auch dieser Kern zeigte sich offenbar durch die Lage neben einem ganz ähnlich gebauten als ein neulich durch Theilung entstandener Tochterkern. Bei dem in Fig. 3 abgebildeten Kern findet man dann eine weitere Ausbildung — oder richtiger Rückbildung — des Balkengerüsts, welches schon viel feiner geworden und nur mit einzelnen dickeren, unregelmässigen Partien (Nucleolen) versehen ist. In Fig. 4, 5, 6

sieht man dann Kerne, deren Gerüst feinmaschig ist, deren Nucleolen die eckigen Verbindungsknoten desselben bilden. In Fig. 7 und 8 liegen die Nucleolen, bei dem einen Kern sehr gross, bei dem anderen sehr klein, nur als spärliche Partien in das sehr feine Balkengerüst eingeschaltet.

Ich glaube also annehmen zu können, dass die Substanz des chromatischen Fadengerüsts des aus einer Theilung hervorgegangenen Tochterkerns sich allmählig verfeinert und durch zahlreiche Verbindungen zu einem reichlich anastomosirenden Balkengerüst wird. Durch die fortschreitende Verfeinerung und Verengung der Maschen desselben, wobei sich die grössere Menge seiner Substanz in den Verbindungsknoten ansammelt und sich allmählig zu rundlichen Nucleolen verschiedener Zahl zusammenzieht, entsteht die Structur des sog. ruhenden Kerns. Offenbar schlägt der Kern, wenn er sich wieder zu einer Theilung vorbereitet, im Ganzen den entgegengesetzten Weg ein.

Bei den Muskelkernen habe ich ganz übereinstimmende Verhältnisse gefunden. Ich habe auf der Tafel einige solche Kerne abgebildet, von denen Fig. 12 die am meisten vorkommende Form darstellt; sie entspricht ganz den in Fig. 4 und 5 aus dem Hautepithel abgebildeten Kernen. Fig. 13 stellt denselben Muskelkern von der Seite gesehen dar; die Nucleolen erscheinen bei dieser Ansicht sehr oft in einer Ebene angeordnet zu liegen. Fig. 11 zeigt, wie die Fig. 3, einen Kern mit verzweigter, unregelmässiger Nucleolensubstanz. In Fig. 11—13 sieht man ferner das feine chromatische Balkengerüst, welches, mit den Nucleolen zusammenhängend und von ihnen ausgehend, die Kernsubstanz in allen Richtungen durchspinnt und an der sonst einfach contourirten Kerngrenze als kornförmige optische Querschnitte erscheint. Die Zwischensubstanz ist achromatisch. In Fig. 15 habe ich das abgerissene Stück eines Kerns abgebildet, wo grosse unregelmässig geformte Nucleolenpartien aus dem Risse hervorragen. In Fig. 14 sieht man einen Kern, wo das Balkengerüst ausserordentlich fein und dicht ist, so dass hierdurch am Präparate die ganze Kernsubstanz schwach gefärbt erschien. Endlich ist in Fig. 10 ein Muskelkern in der ersten Theilungsphase abgebildet, um bei derselben Vergrösserung (homog. Immersionssystem. $\frac{1}{18}$) zu zeigen, dass unter Anschwellung der ganzen Kernsubstanz das feine Balkengerüst mit den Nucleolen zu einem gleich dicken, viel gewundenen, so weit man nunmehr sehen kann, nicht anastomosirenden Faden geworden ist; von einer Kernmembran sieht man ebenso wenig wie vorher, nur eine scharfe, einfache Contour, welcher die optischen Fadenschnitte hier und da anliegen. Schwer bleibt bei dem Theilungsvorgang zu verstehen, wie die

oft sparsam erscheinende chromatische Substanz des »ruhenden« Kerns zu dem starken Fadengerüst des sich theilenden Kerns hinreichen kann; es scheint dabei gewissermassen eine Vermehrung derselben einzutreten.

Aus dieser Darstellung scheint also hervorzugehen :

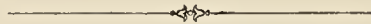
1. dass bei den Hautepithelzellen- und Muskelkernen der Tritonlarve nicht nur während des Theilungsactes, sondern auch im sog. ruhenden Zustande die Kernsubstanz aus einer homogenen achromatischen Zwischensubstanz und einem chromatischen Balkengerüst besteht.

2. Das chromatische Balkengerüst geht durch Anastomosirung und Verfeinerung direct aus dem Fadengerüst des getheilten Kerns hervor, indem seine Substanz sich allmählig grösstentheils in den Verbindungsknoten sammelt und zu den Anfangs unregelmässig gestalteten, später rundlicheckig und zuletzt rundlichen Nucleolen wird, während nur ein verhältnissmässig geringerer Theil als das äusserst feine chromatische Balkengerüst des Kerns zurückbleibt.

3. Die Nucleolen hängen also stets durch Fortsätze direct mit dem Balkengerüste zusammen und sind eigentlich nur als Ansammlungen der Substanz desselben zu betrachten. Sie sind sehr verschiedener Grösse und Zahl, je nach der Menge der Gerüstsubstanz; zuweilen findet man nur einige wenige sehr kleine Nucleolen, zuweilen und öfter eine mehr oder weniger bedeutende Menge grösserer Nucleolen in der Kernsubstanz zerstreut.

4. Eine besondere Kernmembran existirt nicht; die äussere Kerngrenze gegen das Zellenprotoplasma ist zwar scharf, aber einfach, achromatisch; nur hier und da sieht man an dieser Grenze die gefärbten, verschieden dicken, optischen Schnitte der anliegenden Bälkchen des Gerüstwerkes.

5. Eine deutliche molekulare Zusammensetzung des Balkengerüstes konnte nicht dargelegt werden; wenn man die Feinheit desselben beim ruhenden Kern berücksichtigt, lässt sich wenigstens nicht annehmen, dass bei ihm solche grosse Chromatinkugeln vorhanden sein können, wie PFITZNER für den sich theilenden Kern angiebt.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologische Untersuchungen](#)

Jahr/Year: 1881

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Retzius Gustaf Magnus

Artikel/Article: [Zur Kenntniss vom Bau des Zellkerns 135-142](#)