VI. Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle.

Von W. Waldeyer.

(Fortsetzung aus No. 44.)

IV.

Als den zweiten unerlässlichen und wesentlichen Bestandtheil jeder Zelle haben wir vorhin den Zellkern (Nucleus) bezeichnet.

Der Zellkern, schlichthin „Kern“, war schon geraume Zeit vor der Aufstellung des jetzigen Begriffes „Zelle“ bekannt. So bildet ihn, wie eingangs bemerkt, z. B. bereits Fontana (l. c.) ab; als bewusster Entdecker muss aber Robert Brown¹⁾ genannt werden, der ihn als constantes Gebilde bei Pflanzenzellen erkannte und ihm auch den Namen gab; er nannte ihn „Nucleus of the cell“ oder auch „Areola“. Schleiden²⁾ bezeichnete ihn mit Rücksicht auf die ihm zugeschriebene Bedeutung für die Zellenbildung als „Cytoblastus“. Noch ist hervorzuheben, dass mit dem Keimbläschen des Eies schon 1825 Purkyně³⁾ den thierischen Zellkern gefunden hatte. — Seither war über den feineren Bau des Kerns bekannt, dass er bestehe aus einer Membran, der sogenannten „Kernmembran“ und einem Inhalte. Letzterer wieder sollte sich zusammensetzen aus einem festeren Fadenwerke in Netzform, dem Kerngerüste, in dessen Maschenräumen eine helle, mehr flüssige Masse, der „Kernsaft“ (O. Hertwig) enthalten wäre. Dass die Kerne eine relativ grössere Menge Flüssigkeit enthalten als das Protoplasma und dass sie eine deutliche Membran haben, wird allseitig angenommen und daraus die Bläschenform der Kerne erklärt. Die Membran erscheint zuweilen als eine doppelte, immer aber gitterförmig durchbrochen; mit den festen Theilen ihres Gitterwerks hängen die Netzfäden des Kerninhalts zusammen.

Bemerkenswerth sind die in der neueren Zeit insbesondere im Fettgewebe beschriebenen Ring- oder Lochkerne (J. Arnold, Flemming, Bellonci, Meves, Göppert und Unna⁴⁾). Sie entstehen entweder bei der Mitose, indem das Loch an Stelle der Spindelfäden bleibt, oder durch eine Vacuolisirung mit Durchbruch

¹⁾ R. Brown, On the organs and mode of fecundation in orchideae and asclepiadeae. Transact. Linn. Soc. London 1833, Vol. XVI, S. 685 (Read 1. Nvbr. und 15. Nvbr. 1831). v. a. Ray Society 1866: The miscellaneous works of R. Brown, vol. I.

²⁾ M. J. Schleiden, Beiträge zur Phytogenesis. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1838, S. 137.

³⁾ Purkyně, Symbolae ad ovi avium historiam ante incubationem Lipsiae, 1825.

⁴⁾ P. G. Unna, Zur Kenntniss der Kerne. Monatshefte für pract. Dermatologie XX. Bd., 1895, S. 597. Ich füge der bei Unna citirten Litteratur noch Poljakoff zu, der offenbar dasselbe gesehen hat, es aber, wie es scheint, anders deutet. Arch. f. mikr. Anat. 32. Bd., S. 138.

des Kerns. — Ueberhaupt kann die Form des Kerns bei verschiedenen Zellen und bei verschiedenen Thieren eine sehr mannichfaltige sein: rundlich, länglich, hufeisenförmig, fadenförmig mit vielen Windungen des Fadens (Balbiani, Zellen der Speicheldrüsen von Chironomuslarven, Zool. Anzeiger 1881), gelappt (R. Hertwig bei Podophrya gemmipara, Morphol. Jahrb. I. Bd.) u. s. f.

Selten fehlen dem Kern im Innern auffallendere rundliche Körper, die „Kernkörper“, Nucleoli, die wohl von knotenförmigen Verdickungen des Kerngerüsts, den „Netzknoten“ (Flemming) unterschieden werden müssen.

Diese und einige alsbald zu besprechende feinere Structurverhältnisse des Kerns haben uns neuerdings die Untersuchungen von Flemming¹⁾, O. u. R. Hertwig²⁾, L. Auerbach³⁾, Carnoy⁴⁾ und M. Heidenhain⁵⁾, wenn ich von den Beiträgen der Botaniker absehe, kennen gelehrt.

Um mich bezüglich der zu erwähnenden feineren Structurverhältnisse der Kerne verständlich ausdrücken zu können, muss ich einer chemischen Benennung gedenken. Bekannt ist, seit Einführung der Färberei in die mikroskopisch-anatomische Technik, dass sich die Kerne im ganzen leichter und stärker färben als das Protoplasma. Nun färbt sich aber bei einem Kern nicht Alles in gleicher Weise. Stücke des Gerüsts färben sich stark, ebenso die Nucleolen; der Kernsaft färbt sich schwach, ebenso wie andere Theile des Gerüsts. Auch verhalten sich die verschiedenen vorhin aufgezählten Theile des Kerns verschieden gegen gewisse Reagentien (Säuren, Laugen und Salze). Dies hat zur Aufstellung gewisser chemischer Benennungen geführt, die von Miescher⁶⁾, Flemming⁷⁾ und Frank Schwarz⁸⁾ gegeben sind. Miescher wies zuerst das von ihm sogenannte „Nuclein“ nach, welches die Hauptmasse des festen Theils der Kerne ausmacht und neuerdings insbesondere von Kossel⁹⁾ (l. l. c.) weiter untersucht worden ist. Flemming bezeichnete den besonders stark färbbaren Theil des Kerngerüsts als „Chromatin“. Den sich nur schwach oder gar nicht färbenden Theil des Kerngerüsts, welcher die Chromatiummasse zusammenhält, belegt Frank Schwarz als Stoff mit dem Namen „Linin“ (λίον = Faden), den ebenfalls nicht färbbaren (nach älterer Annahme) flüssigen, in den Maschen des Kerngerüsts gelegenen Theil, i. e. Hertwig's Kernsaft, mit „Paralin“ (Achromatin Flemming's, auch Grundsubstanz oder Zwischensubstanz), den Stoff der echten Nucleoli mit dem Namen „Pyrenin“ (πυρήν = Kern); auch glaubt er noch die Substanz der Kernmembran als eine besondere mit dem Namen „Amphipyrenin“ bezeichnen zu sollen. Ob hier eine besondere Stoffbezeichnung nöthig ist, scheint mir indessen noch zweifelhaft. Ueberhaupt sind sichere Unterscheidungen für die einzelnen Stoffe zur Zeit noch nicht zu geben. Kossel¹⁰⁾ hält das Flemming'sche Chromatin für freie Nucleinsäure oder meistentheils für eine Verbindung von Eiweiss mit Nucleinsäure. Sicher ist, dass bei verschiedenen Zellen, z. B. Eizellen mancher Thiere und bei Spirogyra, einer bekannten Algenart, der Nucleolus fast alles Chromatin enthält¹¹⁾; die Aufstellung des Pyrenins oder Paranucleins, wie einige die Nucleolussubstanz genannt haben, ist also noch nicht voll gerechtfertigt.

Das Miescher'sche Nuclein ist wohl der wichtigste Kernbestandtheil und ist vorzugsweise in dem Chromatin enthalten. Es hat sich nun zunächst gezeigt, dass die groben, leicht erkennbaren Kerngerüstsäulen aus Linin bestehen, dem das Nuclein oder Chromatin in kleineren oder grösseren Stücken eingelagert ist. Auerbach, Flemming, Carnoy und insbesondere M. Heidenhain (l. l. c.) haben aber nachgewiesen, dass ausser diesem gröberen, das Chromatin enthaltenden Gerüst, noch ein viel feineres vor-

¹⁾ Flemming l. c. und Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. II. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 37, S. 685. 1891.

²⁾ O. Hertwig und R. Hertwig, Morphol. Jahrb. Bd. I. II u. IV, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies (O. H.) und Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen, Bd. II (R. H.).

³⁾ L. Auerbach, Organologische Studien. Breslau, 1874.

⁴⁾ Carnoy, La cytodierèse des Arthropodes. „La Cellule“ I. 1884.

⁵⁾ M. Heidenhain l. c.

⁶⁾ F. Miescher, Med. chem. Untersuchungen, herausgegeben von Hoppe-Seyler, Heft IV, 1871. — Derselbe, Die Spermatozoen einiger Wirbelthiere. Verhandlungen der naturf. Gesellschaft in Basel, Bd. VI, 1. Heft, Basel 1874.

⁷⁾ W. Flemming l. c.

⁸⁾ Schwarz l. c.

⁹⁾ A. Kossel in: Schiefferdecker und A. Kossel, Gewebelehre. Braunschweig, Bruhn, 1890, 1891. — Ferner in zahlreichen Einzelabhandlungen (seit 1881) in der Zeitschrift für physiologische Chemie, herausgegeben von Hoppe-Seyler.

¹⁰⁾ A. Kossel, Ueber die Nucleinsäure. Verhandl. der Berliner physiol. Gesellsch., s. Arch. f. Anat. u. Physiol. von His und Du Bois-Reymond, Physiol. Abth., 1892.

¹¹⁾ J. W. Moll, Observations on karyokinesis in Spirogyra. Verh. der Koninkl. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam, 1893.

handen ist, welches den sogenannten „Kernsaft“ durchsetzt und einen Hauptbestandtheil desselben ausmacht. Seine Fäden legen sich an das gröbere Netzwerk an, wie sie auch mit der Membran und den Nucleolen in Verbindung stehen. M. Heidenhain (l. c.) weist nach, dass auch dieses ungemein feine und dichte Gerüst aus einem nicht färbbaren Theile, den er als Linin bezeichnet, und kleinen in diese Lininfäden eingelagerten Körperchen — Mikrosomen — besteht, die sich in gewissen Farbstoffen, namentlich in Rubin, färben. Eine mikrosomale Structur der Chromatinfäden ist bekanntlich schon früher durch Balbiani¹⁾ und Pfitzner²⁾ festgestellt worden. Die Mikrosomen des feineren Kerngerüsts sind aber, wie M. Heidenhain nachweist, chemisch verschieden von denen des Chromatins; er bezeichnet ihre Substanz, um ihrer Verschiedenheit von den Chromatinmikrosomen Ausdruck zu geben, mit einem eigenen Namen: „Lanthanin“ (*λανθάνειν* = verborgen sein) oder neuerdings (Archiv für mikrosk. Anatomie 43. Bd., 1894) wegen ihrer Verwandtschaft zu dem sauren Anilinfarbstoffe Rubin als „Oxychromatin“, während er das basophile Flemming'sche Chromatin „Basichromatin“ zu nennen vorschlägt.

Dass Altmann in der Kernsubstanz im wesentlichen die gleichen Structurverhältnisse wiederfindet (d. h. Granula mit Intergranularsubstanz, welche letztere aber wieder noch kleinere Granula enthält) wie im Protoplasma, wurde vorhin gelegentlich der Besprechung von Altmann's Granulalehre bereits kurz erwähnt. Früher hatte schon Lukjanow (Grundzüge einer allgemeinen Pathologie der Zelle, Leipzig 1891, S. 7) für gewisse Zellen ähnliches behauptet. — Eine Bestätigung der Angaben M. Heidenhain's glaubte im ganzen Reinke³⁾ nach seinen Untersuchungen der Kerne mit Lysol geben zu können. Die Lanthaninkörnchen nannte er „Oedematinkörner“ wegen ihres bedeutenden Quellungsvermögens in Lysol.

Gestützt auf neuere Untersuchungen, deren Ergebnisse Reinke so freundlich war, mir brieflich mitzuthellen, hat er seine in der citirten Arbeit wiedergegebenen Ansichten in einigen Punkten modificirt. Ich werde bei der Schlusszusammenstellung in Abschnitt VIII gelegentlich der Erklärung der beigegebenen Figur auf Reinke's Darstellung besonders eingehen.

Was die von Schleiden bei Pflanzen (l. c. Müller's Archiv 1838), früher beim thierischen Ei schon von R. Wagner (Prodromus hist. generat. 1836) als Keimflecken entdeckten Nucleoli anlangt, so nehmen einige Forscher, z. B. Auerbach⁴⁾, zwei verschiedene Arten derselben an. Bei Doppelfärbungen mit blauen und rothen Farbstoffen erscheinen die einen, meist kleineren und meist dicht an der Kernmembran gelegenen Körperchen blau, sind „kyanophil“ (Auerbach); sie kommen namentlich in den grossen Kernen der Hautdrüsen bei Urodelen vor und bilden, wenn mehrere Kernkörperchen vorhanden sind, die grössere Zahl. Die anderen sind grösser, liegen mehr central, sind in der Minderzahl und bevorzugen die rothen Farbstoffe; sie werden von Auerbach als „erythrophile“ Körperchen bezeichnet. Dem gegenüber betont M. Heidenhain, dass die Nucleolen überall, auch da, wo sie in der Mehrzahl vorhanden sind, stets sich gleich verhalten, dass er also, ausser den beiden Gerüsten i. e. dem grösseren Chromatingerüst und dem feineren Lanthaningerüst mit ihrem Linin und ihren Mikrosomen, ferner dem Kernsaft und der Kernmembran keinen besonderen weiteren Kernbestandtheil und auch nicht mehrere Arten von Nucleolen anerkennen könne. Ich füge hinzu, dass M. Heidenhain um jeden Nucleolus herum eine dünne Schale einer besonderen Substanz, die sich färberisch dem Chromatin ähnlich verhält, nachgewiesen hat. Nur mit dieser Schale hängen die verschiedenen Gerüstfäden zusammen, während der echte von ihr eingeschlossene Nucleolus gänzlich isolirt und fortsatzlos ist. Die Form der Nucleolen ist gewöhnlich eine kugelige, doch kommen abweichende Gestaltungen vor, wie denn u. a. Lukjanow⁵⁾ bei *Salamandra maculata* in den Kernen des Magendrüsenepithels kolbenförmige Kernkörper fand. — Früher (Archiv für mikrosk. Anatomie 1888, Bd. 32, S. 11) habe ich mich mit E. Klein für die Ansicht ausgesprochen, dass die echten Nucleolen mit den Netzknoten identisch seien, nur stärker ausgebildete Netzknoten darstellten. Den neueren Forschungsergebnissen, insbesondere denen M. Heidenhain's gegenüber, muss

ich davon zurückkommen und schliesse mich nunmehr der Ansicht Flemming's an, dass die Nucleoli Bildungen sui generis seien. Immer aber wissen wir auch bis heute noch nichts Bestimmtes über ihre Bedeutung. Allerlei Befunde sind ja in den letzten Jahren noch an ihnen gemacht worden, von denen ich einige noch kurz aufführen will. So fällt die Aehnlichkeit ihrer Substanz mit der der Kernmembran in gewisser Beziehung auf. Frank Schwarz hatte dem durch die Bezeichnung Pyrenin und Amphipyrenin Ausdruck gegeben, Reinke fand gegen die Lysolwirkung gleiches Verhalten.

Sicher ist bei vielen Zellen — s. das vorhin Bemerkte — ein erheblicher Theil des Chromatins in dem Nucleolus aufgespeichert und tritt bei der Einleitung der Zelltheilung in die Chromosomen ein. Flemming, O. Hertwig, Leydig, F. Hermann und neuerdings Lönnberg¹⁾ haben bei manchen Thieren im Hauptnucleolus zwei verschieden lichtbrechende Substanzen aufgedeckt. Als Hauptnucleolus bezeichnete bekanntlich Flemming²⁾ den bei dem Vorhandensein von mehreren Nucleolen sich als den grösseren ausweisenden, die anderen als Nebennucleolen. Haecker³⁾ hat diese Dinge näher studirt und ist zu der Ansicht gelangt, dass die Nebennucleolen Abspaltungsproducte des Chromatins seien und dass der Hauptnucleolus sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung aus einem Nebennucleolus zu einem membranumhüllten, formbeständigen und stetig durch Diosmose wachsenden Organulum des Kerns herangebildet habe, dem ausser der Secretaufspeicherung noch andere Functionen, z. B. auch excretorische zukämen. So fand er im Hauptnucleolus von Echinideiern ein periodisches Zusammenfliessen kleinerer Vacuolen zu einer grösseren. Dasselbe hatte schon O. Hertwig⁴⁾ (ohne der Periodicität Erwähnung zu thun) gesehen.

Classificationen der Nucleolen nach ihrem Verhalten zu Farbstoffen versuchten Carnoy (La biologie cellulaire, 1884), Gaule und dessen Schüler Ogata (Die Veränderungen der Pancreaszellen bei der Secretion, Archiv für Anatomie und Physiologie, Physiol. Abth. 1883), denen auch Lukjanow⁵⁾ zustimmt. Letztere unterscheiden 1) safranophile Kernkörper als Plasmosomen; diese färben sich insbesondere leicht in Safranin oder Eosin, 2) hämatoxylophile als Karyosomen, 3) als gemischte Nucleolen solche, die sich gleichzeitig mit Hämatoxylin und Safranin färben, endlich 4) als Hyalosomen ungefärbt bleibende nucleolenähnliche Körper. In vielerlei Kernen, so z. B. in den Epithelzellen der Magenschleimhaut vom Salamander, fand Lukjanow je ein Karyosoma und ein Plasmosoma.

In die Gruppe der nucleolenähnlichen Körper gehören auch die sogenannten „Nebenkerne“ (Paranuclei), die v. la Valette St. George in den Mutterzellen der Samenfäden entdeckte (1867, Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. III). Er benannte sie damals noch nicht (es ist irrig, wenn Nussbaum, Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. XXIII, S. 200/201, sagt, dass damals v. la Valette St. George den Nebenkern auch benannt habe. Erst 1874, Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. X, giebt ihnen v. la Valette St. George den Namen „Nebenkörper“ und erklärt sie für Verdichtungen des Protoplasmas, was richtig war, denn sie sind jetzt wohl als das „Archiplasma“ der betreffenden Zellen anerkannt). Nussbaum entdeckte den „Nebenkern“ in Drüsenzellen und gab ihm den Namen (s. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. 21, S. 313, und ebenda Bd. 23, S. 199). Fast gleichzeitig mit Nussbaum hat auch Gaule (Centralblatt für die med. Wissenschaften 1891, No. 31) diesen Namen, aber für etwas anderes als Nussbaum gebraucht. Jüngst (Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. 45, 1895) beschreibt L. Bremer in St. Louis Mo. unter dem Namen „Paranuclearkörperchen“ ein eigenthümliches Gebilde in den rothen Blutkörperchen, dessen Deutung noch in suspenso bleiben muss.

Vor der Hand muss ich mich mit der einfachen Registrirung dieser Dinge begnügen; was sie sind und was sie bedeuten, ist keineswegs klar. Die färberischen Classificationen sind mit grosser Vorsicht aufzunehmen. Auch muss, worauf insbesondere M. Heidenhain hingewiesen hat (Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. 35, 1890, Beiträge zur Kenntniss der Topographie und Histologie der Kloake) Zerfallsproducten der Kerne und Kernen von Leukocyten, welche in die betreffenden Zellen eingewandert waren, Rechnung getragen werden; die von Lukjanow beschriebenen Nebenkerne z. B. deutet M. Heidenhain als Zerfallsproducte. (Fortsetzung folgt.)

¹⁾ E. G. Balbiani, Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de *Chironomus*. Zoolog. Anzeiger 1881, No. 99 seqq.

²⁾ W. Pfitzner, Ueber den feineren Bau der bei der Zelltheilung auftretenden fadenförmigen Differenzirung des Zellkerns. Morphol. Jahrb. 1881, Bd. VII, S. 289.

³⁾ F. Reinke, Zellstudien. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. 43, 1894, S. 377.

⁴⁾ L. Auerbach, Zur Kenntniss der thierischen Zellen. Sitzungsbericht der Königl. Preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin vom 26. Juni 1890, S. 499.

⁵⁾ S. M. Lukjanow, Ueber eine eigenthümliche Kolbenform des Kernkörperchens. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. 32, 1888, S. 474.

¹⁾ E. Lönnberg, Kernstudien. Biologiska Föreningens Förhandlingar Bd. IV, 1892.

²⁾ Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung, l. c. S. 146.

³⁾ Haecker, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen u. s. f. Archiv für mikrosk. Anatomie 41. Bd., S. 452, 1893, und Bd. 42, S. 279.

⁴⁾ O. Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. III. morphol. Jahrb. Bd. 4, 1878.

⁵⁾ S. M. Lukjanow, Grundzüge einer allgemeinen Pathologie der Zelle. Leipzig, 1891.