Zeitschrift: Bericht über die Tätigkeit der St. Gallischen Naturwissenschaftlichen

Gesellschaft

Herausgeber: St. Gallische Naturwissenschaftliche Gesellschaft

Band: 73 (1948-1949)

Artikel: Die embryonale Blutbildung beim Menschen

Autor: Knoll, W.

Kapitel: 2.: Stammgeschichtliches

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-832821

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 14.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Zum Verständnis der Artentwicklung beim Menschen seien einige stammesgeschichtliche Beobachtungen vorausgeschickt, bei denen ich mich vor allem auf die Arbeiten Maximows und seiner Schule, von Storti, Undritz und auf die zusammenfassende Darstellung Herzogs stütze, zusammen mit eigenen Befunden.

Nach allgemeiner Ansicht sind die weißen Blutzellen die stammesgeschichtlich ältesten Blutzellen. Sie kommen bei allen Tierklassen von Anfang an vor. Es sind rundkernige Zellen mit meist basophilem Zelleib und zunächst noch ohne Einschlüsse (Granula). Nach Herzog sollen sie die Stammzellen aller anderen, also auch der roten Zellen sein. Da andererseits durch zahlreiche Arbeiten seit Saxer von den Wirbeltieren bezeugt ist, daß die Stammzellen aller Blutzellen in noch polyvalenten Mesenchymzellen oder deren noch nicht wesentlich weiter differenzierten Abkömmlingen zu suchen sind, dürfte diese Auffassung wenig für sich haben, um so weniger, als sie mit unseren Vorstellungen der Entwicklung von Zellarten nicht zusammengeht, da wir uns einen Leukozyten doch als eine schon in bestimmter Richtung weiterentwickelte Zelle zu denken haben. Es ist möglich, daß hier eine Nachuntersuchung mit haematologischen Methoden die Entscheidung bringen kann.

Ich möchte darum heute weiße und rote Zellen eher als Geschwister betrachten, als Nachkommen verschiedener Differenzierung vorher noch wenig entwickelter Stammzellen, denen man ihre weitere Zukunft mit unseren heutigen Untersuchungsmethoden nicht ansehen kann. Es wird sich dabei stets um Wahrscheinlichkeiten und um die bekannten Schlüsse auf einen Entwicklungsvorgang aus Einzelzuständen, die unserer Beobachtung zugänglich sind, handeln müssen.

Auf alle Fälle ist weder beim menschlichen Embryo noch bei den Walen, die wir ebenfalls untersuchen konnten, irgendeine Zellform festzustellen, die man als Übergangsform einer weißen zu einer roten Zelle oder umgekehrt ansehen könnte. Junge Leukozyten (Kollmann) haben im allgemeinen und abgesehen von der Granulation ein stärker basisch färbbares Cytoplasma als ältere. Der Kern junger Leukozyten höherer Tiere ist rund bis leicht eingekerbt, während er bei älteren oftmals zerteilt erscheint. Die Granulationen, die für die Tierart spezifisch sein können (amphophile, neutro-

phile) oder auch allgemein vorhanden sind (eosinophile, basophile), treten in der Regel erst in einem späteren Reifungszustand auf.

Schon bei den Spongien finden sich «Leukozyten» mit rundem Kern und ohne Granulationen. Es sind aus dem Zellverband gelöste, sehr bewegliche Zellen, die sich mit Hilfe von Pseudopodien fortbewegen. Ihr Ursprung ist noch nicht das Mesenchym, sondern vielleicht die Dermalschicht (Ektoderm). Diese Frage hängt eng mit derjenigen der Spezifität der Keimblätter zusammen. Die Zellen zeigen schon sehr früh in der Tierreihe die charakteristischen Fähigkeiten der Wanderzellen, außer der Beweglichkeit verdauende Eigenschaften, Makrophagie, wobei meist rote Zellen aufgenommen und bis auf Reste verdaut werden, und Farbstoffspeicherung. Bei niederen Tieren erscheint zunächst noch eine größere Zahl verschiedener freier Zellformen, diese gehören wie die Chlorogenzellen des Regenwurms nicht zu den eigentlichen Blutzellen; sie haben aber ebenfalls die Fähigkeit, sich aus dem Gewebsverband zu lösen und zu freien Zellen zu werden. Später schränkt sich diese Fähigkeit zugunsten einiger weniger Zellformen, eben der Blutzellen, ein, die bei höher organisierten Tieren neben den Geschlechtszellen die einzigen mobilen Zellen sind. Es besteht also eine große Mannigfaltigkeit unter den mobilen Zellen, bis es mit der Zeit zu einer gewissen «Ordnung» kommt. Da die niederen Tiere bisher nicht mit modernen Untersuchungsmethoden bearbeitet sind, insbesondere Vergleiche mit den in der klinischen Haematologie ausgebildeten Färbemethoden fehlen, muß hier nochmals das ganze Gebiet bearbeitet werden. Diese Arbeit ist vor kurzem von Undritz begonnen worden, einige Einzelergebnisse liegen bereits vor; es ist aber noch kein abschließendes Urteil möglich.

Die weitere Differenzierung geht dahin, daß immer mehr für bestimmte Aufgaben spezialisierte Zellen hinzukommen. Alle überhaupt möglichen Blutzellarten sind erst bei den Wirbeltieren vorhanden. Bei den Plathelminten, Nemanthelminten und Nemertinen herrschen noch ungranulierte Zellen vor. Bei den Coelenteraten und Anneliden gibt es bereits granulierte Zellen, und zwar eosinophile. Monozyten und Plasmazellen scheinen stammesgeschichtlich die ältesten Blutzellen zu sein. Sie wurden bei keiner bisher untersuchten Tierart vermißt (Undritz).

Neben den genannten Zellen kommen bei den Wirbeltieren schon früh auch endotheliale Makrophagen sowie Riesenzellen vor.

Ob der Blutmonozyt der Wirbeltiere eine Zelle sui generis ist, wie die Haematologie annimmt, oder ob sich unter diesem Sammelbegriff mehrere verschiedene Zellarten befinden, ist noch nicht sicher entschieden; die Oxydasereaktion, die bei granulierten Zellen schon sehr früh positiv ist, wenn auch diese Eigenschaft in der Tierreihe ebenfalls eine gewisse Reifung durchmacht, ist bei den Monozyten nicht stets auslösbar, was für eine verschiedene Genese sprechen würde. Immerhin besteht auch die Möglichkeit, daß die Oxydasereaktion gebende Substanz nicht ein ständiger Bestandteil dieser Zellen ist, sondern ein Rückstand phagozytierter, zellfremder Bestandteile, die noch die OR geben. Hier sind noch neue stammesgeschichtliche Untersuchungen zur Klärung nötig.

Wir sehen also auch in der stammesgeschichtlichen Entwicklung ein Fortschreiten von einigen mehr allgemeinen Aufgaben dienenden Zellen zu Formen, die für Sonderaufgaben bestimmt sind.

Ein großer Teil dieser Zellen wird an die Blutflüssigkeit abgegeben und spielt dort erst seine physiologische oder unter Umständen auch pathologische Rolle, oder er wird auf dem Wege des Blutstromes an den Ort seines Einsatzes gebracht. So erscheinen im Laufe der Entwicklung des Stammes und des Einzelindividuums alle weißen Blutzellen zu bestimmten Zeiten auch im strömenden Blute. Dies gilt für die nichtgranulierten Zellen wie für die granulierten, für die Monozyten wie für die Mutterzellen der Blutplättchen, die Megakaryozyten, denen bei niederen Wirbeltieren und Vögeln funktionell die Thrombozyten entsprechen.

Je höher wir in der Tierreihe hinaufgehen, desto mehr festigt sich auch zahlenmäßig ein bestimmtes Verhältnis zwischen den verschiedenen Leukozytenarten, was zur Aufstellung «normaler» Leukozytenformeln für zahlreiche Tiere zum klinischen Gebrauch geführt hat. Auch diese Verhältnisse dürfen aber niemals starr betrachtet werden, sondern sie sind nur dann fruchtbar, wenn sie lebendig, also elastisch, dynamisch bleiben. Sie sind tatsächlich nicht der Ausdruck eines bleibenden Zustandes, sondern stets der Ausdruck einer in kurzen Abständen wechselnden Funktion. So verstehen wir die ganze Blutzellfrage überhaupt.

Die roten Blutzellen sind stammesgeschichtlich jünger, das heißt, sie treten erst nach den weißen auf. Der Grund dafür liegt darin, daß der respiratorische Farbstoff, der bei einzelnen niederen Tieren bereits Haemoglobin, bei anderen ein gelblicher, Haeme-

Verteilung des respirat. Farbstoffs im Blute in der Tierreihe Nach den Angaben des Schrifttums 1948

	freie Zellen	gelöst	an Zellen gebunden
1. Einzeller (Protozoa)	+	_	-
2. Schwämme (Spongiae)	+		
3. Hohltiere (Coelenterata)	+	•	-
4. Würmer (Vermes)			
a) Anneliden, Ologichaeta	+	+	_
b) Polychaeta (mit Haemoglobin)	+	土	± .
5. Molluscoidea (Bryozoa)	+	5	5
6. Stachelhäuter (Echinodermata), kein Blutgefäß-			
system (Caudina rote Zellen)	+	\pm	\pm
7. Seeigel (Echinoidea)	+	5	5
8. Weichtiere (Mollusca) auch Hgb nebst anderen			
bezüglichen Farbstoffen	+	· ±	\pm
9. Gliedertiere (Arthropoda)			
a) Krebse (Crustacea), Hgb und Haemocyanin	+	± .	\pm
b) Vielfüßler (Myriapoda)	+	\pm	- '
c) Insekten (Hexapoda)	+	±	
10. Chordatiere (Chordata)			
a) Tunicaten	+	+	
b) Amphioxus	+	+	<u> </u>
11. Wirbeltiere (Vertebrata)			
niedere bis Vögel (Aves) Megaloblastentyp	+		+
höhere, Säugetiere (Mammalia)	+	_	+
12. Mensch			
a) Embryo: Megaloblasten, Normoblasten und			
Normozyten	+	_	+
b) Erwachsene: Normozyten	+	_	+

rythrin, ein blauer, Haemozyanin oder ein grüner dem Chlorophyll nahestehender Farbstoff (Chlorocruorin) ist, zunächst nicht an besondere Zellen gebunden, sondern im Plasma gelöst erscheint. Dies gilt bis zu den Nemertinen. Von da ab sind beide Möglichkeiten, die Lösung und die Bindung an besondere Zellen, die dann vielleicht als Erythrozyten zu werten sind, vorhanden, die bei derselben Art nebeneinander bestehen können. Die Anneliden haben diesbezüglich besonders komplizierte Verhältnisse (Herzog) als Ausdruck dafür, daß hier noch zwei verschiedene Formen des O₂-Transports miteinander in Wettbewerb stehen. Die Arthropoden fallen insofern aus dem Rahmen, als dort rote Blutzellen nicht vorkommen und auch mitunter gar kein Farbstoff gelöst vorhanden ist. Man kann

die Erklärung dafür in den ausgedehnten Tracheensystemen dieser Tiere sehen, deren feinste Verästelungen den O₂ direkt an die Zellen heranbringen. Bei den Mollusken sind ebenfalls beide Möglichkeiten vorhanden. Die letzte Entscheidung zugunsten der Bindung an Zellen scheint erst bei den Wirbeltieren zu erfolgen, die außer dem Amphioxus alle rote Zellen führen. Die Sonderstellung des Amphioxus, der heute zu den Chordaten gerechnet wird, kommt auch darin zum Ausdruck. In der menschlichen Entwicklung ist die erste Art, die Lösung des respiratorischen Farbstoffes im Plasma überhaupt nicht beobachtet. Sobald Blutbildung auftritt, stoßen wir auch auf die Bindung des Blutfarbstoffes an bestimmte Zellen. Der Blutfarbstoff (Haemoglobin) ist mitunter schon an diese Zellen gebunden, bevor sie aus dem Gewebsverband gelöst sind.

Der Sauerstoff diffundiert nach physikalischen Gesetzen aus der Luft durch die Gefäßwände ins Plasma und gelangt von dort erst an die roten Zellen. Ebenso muß er von den roten Zellen ans Plasma abgegeben werden, um an den Ort des Verbrauches zu gelangen. Die Einschaltung von besonderen Zellen, den Sauerstoffträgern, wird diese Funktion besser regeln können, als dies durch bloße physikalische Maßnahmen möglich wäre, wobei die Tätigkeit lebendiger Zellen die Hauptrolle spielt.

Wir dürfen aus diesen Tatsachen schließen, daß es sich hier um einen Versuch der Natur gehandelt hat, der sich im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung aus uns unbekannten Gründen nicht mehr halten ließ und zugunsten einer anderen Art der Transportfunktion verlassen wurde. Die Bindung selbst ist stets eine sehr lose adsorptive und jederzeit reversibel.

Eine weitere Entwicklung innerhalb der Wirbeltierreihe ist insofern festzustellen, als zunächst die Zahl der roten Zellen verhältnismäßig gering, ihr Volumen dagegen sehr groß ist (die
größten bei einigen Amphibien). Später werden sie zusehends
kleiner, enthalten aber auch in der Regel noch einen Kern. Erst
bei den Säugetieren setzt sich die Bildung kernloser roter Zellen
durch, die immerhin schon bei niederen Wirbeltieren als «Versuch»
in Erscheinung tritt.

Zu stammesgeschichtlichen Einzelfragen wird am gegebenen Orte noch Stellung genommen.

Die Tatsache, daß bei den Wirbeltieren, mit Ausnahme einiger Anurenarten, wo dies jahreszeitlich bedingt ist, die roten Zellen vor den weißen erscheinen, ist so zu erklären, daß hier die Entscheidung zugunsten der Bindung des respiratorischen Farbstoffes an bestimmte Zellen längst gefallen ist und andererseits die O₂-Versorgung des höher organisierten Tieres mit seinem lebhaften Stoffwechsel den roten Zellen eine vordringliche Aufgabe zuweist. Dies drückt sich auch im Zahlenverhältnis der roten und weißen Blutzellen aus, das überall um 500 bis 1000: 1 schwankt.

Der Frage der histiogenen Wanderzellen, die nicht ins Blut gelangen, ist damit nicht vorgegriffen. Sie kommen auch in der ontogenetischen Entwicklung schon verhältnismäßig früh vor und sind wohl ein Rest der ursprünglich viel weiter verbreiteten Fähigkeit des Freiwerdens, wie wir auch andere Eigenschaften, die den primären Wanderzellen schon zukamen, später bei weiter differenzierten Zellformen wiederfinden. Dies gilt für die Makrophagie junger Granulozyten beim menschlichen Embryo wie für die Speicherung von Farbstoffen durch embryonale Mesenchymzellen (BACK, beim Salamander), später im retikuloendothelialen System (RES) erhalten wie auch für die makrophage Tätigkeit der Megakaryozyten im Blute und im Knochenmark von menschlichen Embryonen zu einer Zeit, wo sie bereits Blutplättchen bilden. Vor kurzem war es uns möglich, diese Eigenschaften auch für menschliche Embryonen nachzuweisen. Die Abbildungen 57 bis 61 geben dies wieder. So ist also für alle bisher untersuchten Arten eine gleichartige Entwicklung junger Mesenchymzellen erwiesen, womit in Zukunft gerechnet werden kann. Dies gilt vor allem für die Frage der Stellung des späteren RES zu diesem älteren embryonalen Gewebe, von dem es eine spätere Differenzierung darstellt. Denn es zeigt alle diesem eigentümlichen Erscheinungen. Es ist also nicht so, daß beispielsweise das RES zusätzlich die Eigenschaft der Farbstoffspeicherung nachträglich bekommt, sondern es hat sich hier eine dem ursprünglichen Mesenchym zukommende und bei ihm auch im Embryonalzustand vorhandene Eigenschaft bei einem Teil der Nachkommen erhalten, während sie andern Differenzierungen, so u.a. den Plasmazellen verlorengegangen ist. Das Stammgewebe der roten und weißen Blutzellen hat nach Maximow eine große Vielseitigkeit in der Weiterentwicklung. Es entstehen aus ihm nicht nur die genannten Blutzellformen, sondern auch fixe Mesenchymzellen, die Endothelien der Blutgefäße, wie wir sie bei der Auflösung der Blutinseln beim Embryo auch sehen, die eben erwähnten extravaskulären Wanderzellen vom Typus der Makrophagen und endlich auch Riesenzellen, Osteoblasten und Osteoklasten.

Es ist wohl kein Zufall, daß auch während des ganzen postembryonalen Lebens das Zwischengewebe, als das wir später das RES ansehen müssen, die Fähigkeit besitzt, in weit höherem Maße als alle anderen Gewebsarten verschiedene Differenzierungen aus sich hervorgehen zu lassen. Das gesamte Stützgewebe, die Muskulatur aller Art, das Gefäßsystem sowohl für den Blut- wie für den Lymphkreislauf, um nur einiges zu nennen, sind Abkömmlinge dieses alten bis zum Ende des Lebens pluripotenten Gewebes. Aus seinen morphologischen Eigenschaften stammen auch seine Funktionen, die damit untrennbar verbunden sind.

Wir sehen in allen diesen Vorkommnissen stets das mannigfaltige Geschehen, das aus ursprünglich sehr weitreichenden Möglichkeiten im Laufe der stammesgeschichtlichen wie der ontogenetischen Entwicklung den Kreis enger zieht und dafür höhere Differenzierungsmöglichkeiten erhält. Wir kommen auch darauf später in anderem Zusammenhang noch zurück.

Die embryonale Blutbildung ist in der Tierreihe nur sehr lückenhaft behandelt. Angaben über die Wirbellosen fehlen. Bei den Wirbeltieren sind wohl Ansätze zu systematischer Bearbeitung vorhanden, aber es sind nur wenige Arten genau beschrieben.

Bei den Fischen wird nach allgemeinem Urteil (Zusammenstellung bei Minot) nur eine Generation roter Zellen gebildet. Bei den Dipneusten kommt dafür vor allem das splanchnische Mesenchym, später auch die Milz in Frage. Die Ganoiden fehlen noch, die Teleostier bilden Blutinseln. Ein Knochenmark ist später nicht nachweisbar. Die Urodelen sollen nach Maximow zwei rote Generationen bilden, wovon wir uns aber nicht überzeugen konnten (Jacobi). Die Bildung roter Zellen erfolgt vor allem in der Milz, später auch im Herzen, also ähnlich wie beim Menschen. Bei den Anuren erscheinen die weißen Zellen vor den roten.

Reptilien, Vögel, ebenso auch die Selachier, haben sehr ähnliche Verhältnisse. Auch hier spielen Milz und Knochenmark die Hauptrolle, während die Leber nur wenig beteiligt ist. Dieses Organ ist dagegen bei den Säugern vor allem an der Bildung der zweiten Generation roter und der weißen Zellen beteiligt, solange es nicht durch das Knochenmark abgelöst wird, III. bis vII. Monat. An roten Zellen überwiegen zunächst große Formen, die bis auf wenige

Stücke alle kernhaltig sind. Es sind die Zellen, die Minot als «ichthyoide Zellen» bezeichnete, weil sie nach seiner Ansicht den bleibenden roten Zellen der Fische entsprechen. Dies ist richtig, doch sind auch die roten Zellen des sauroiden Kreises, vor allem auch diejenigen der Reptilien und Vögel, nach demselben Grundsatz gebaut. Es bestehen hier nur Größenunterschiede, die selbst nach Minots Ansicht für sich allein kein Unterscheidungsmerkmal sind. Die sogenannten «sauroiden Zellen» Minots, die er selbst zu Unrecht den «Normoblasten» des Menschen gleichsetzt, sind keine besondere Zellart, sondern eben nur kleinere Formen ichthvoider Zellen. Immerhin fand Sandreuter bei Vogelembryonen (Huhn und Star) zwei verschiedene Zellformen: eine primäre, stark haemoglobinhaltige, und eine diese ablösende kleinere zweite. Die ersten Zellen sind größtenteils rund, die zweiten längsoval. Auch im Kern bestehen Verschiedenheiten. Zu ähnlichen Vorstellungen gelangt auch Dawson. Die Normoblasten der Säugetiere, die wir mit den kleinen kernlosen Zellen als zweite Generation zusammenfassen, scheinen vielmehr eine Anpassung aus verhältnismäßig neuer Zeit der Stammesentwicklung zu sein, denn sie wurden bisher mit Sicherheit nur bei Säugetieren, dort allerdings regelmäßig, und zwar bei alten Formen (Marsupialier, Edentaten, Tylopoden, Cetaceen) auch bei den erwachsenen Tieren im Blute kreisend gefunden (Simonetta, Knoll), was wir als Ausdruck einer noch nicht völlig zum Säugetiertypus ausgereiften Blutzellentwicklung ansehen möchten. Wir kommen bei der Beschreibung dieser Zellen später noch darauf zurück. Bei den Zahnwalen herrscht die erste «ichthyoide» Generation beim Embryo bis zur Geburt weit vor und ist sogar beim erwachsenen Tier noch in einzelnen Stücken im Blute zu finden (KNOLL) (Tab.2). Die erste Generation roter Zellen, die Megaloblasten und Megalozyten, entsteht bei den Säugern überall im Mesenchym, geht dann im Laufe der Entwicklung zugrunde und wird durch eine zweite, die Normoblasten und Normozyten, abgelöst, die von vorneherein im Zwischengewebe bestimmter Organe (vor allem Leber, Milz und Knochenmark) auftritt. Mitunter kommen auch noch andere Organe, Thymus, Niere, Herz, dafür in Frage. Diese Verhältnisse wechseln sowohl von Art zu Art, wie auch in größeren Verbänden. Bei niederen Wirbeltieren wird auch die erste Generation zum Teil in bestimmten Organen gebildet. Dasselbe kommt auch bei den Zahnwalen vor (Knoll).

Tabelle 2

- A. Säugetierfamilien mit konstantem Vorkommen kernhaltiger roter Zellen auch beim erwachsenen Tier im Blute
 - I. Cetacea (Wale)
 - a) Zahnwale (Pottwal, Delphin, Inia): Megaloblasten und Normoblasten im Blut.
 - b) Bartenwale (Finnwal, Blauwal): Normoblasten.
 - 2. Marsupialia (Beuteltiere) Känguruh, Wombat, Beutelratten: Normoblasten.
 - 3. Xenarthra (zahnarme)
 Ameisenbären, Faultiere, Schuppentier, Erdferkel: Normoblasten.
 - 4. Tylopoda (Kamele)

altweltliche: Dromedar, Trampeltier

neuweltliche: Lama, Alpaca, Guanaco, Vicugna: runde Normoblasten, bei normal ovalen R.

Alles nach eigenen Untersuchungen (siehe Schrifttumsverzeichnis).

- B. Säugetierfamilien mit gelegentlichem Vorkommen kernhaltiger R im Blute der erwachsenen Tiere Nager, Raubtiere, Schweine; siehe auch Klieneberger und Karl.
- C. Kernhaltige R fehlen bei Halbaffen, Affen und Primaten sowie beim Schnabeligel (Schnabeltier bisher noch nicht untersucht).

 Eigene Beobachtungen und Ponder, Jäger, Charipper, siehe Schrifttum.
- D. Bisher noch nicht untersucht die Ordnung der Sirenia.

Es ist also auch hier die Neigung vorhanden, eine ursprünglich weitverbreitete Möglichkeit später auf einzelne Orte im Körper zu beschränken.

Kernlose Zellen sind in steigendem Maße im Laufe der embryonalen Entwicklung zu finden und stellen bei der Mehrzahl der erwachsenen Säugetiere unter normalen Bedingungen die einzigen
roten Zellen (Plastiden Minots) dar. Sie haben in beiden Generationen etwa die Ausmaße der zugehörigen kernhaltigen Zellen,
keinesfalls sind sie größer. Im Laufe der Entwicklung nehmen die
roten Zellen beider Generationen an Größe ab und an Zahl zu,
was wir als Ausdruck der Funktion ansehen können, weil dadurch
die Gesamtoberfläche für die Sauerstoffaufnahme vergrößert wird
(siehe Tabelle iv).

Die weißen Blutzellen der Säugetiere entstehen vom Beginn der Entwicklung der zweiten Erythrozytengeneration an mit wenigen Ausnahmen in denselben Organen wie die roten Zellen, außerhalb der Gefäße. Außer den auch beim Menschen vorkommenden Formen von Leukozyten sind bisher bei Säugetieren und bei niederen

Wirbeltieren keine Zellformen gefunden worden, die man als Sonderformen ansehen könnte.

Die Bildung der granulierten Zellen ist meist an den Ort gebunden, wo auch die roten Zellen entstehen. Immerhin kommt bei den Anuren eine Bildung granulierter weißer Zellen im Mesenchym ganz allgemein vor, während rote und weiße Zellen zusammen an zahlreichen Orten (Thymus, Pharynx, Darmwand, Ur- und Vorniere und in den Scheiden der Gefäße) gebildet werden. Bei den Urodelen entstehen die weißen Zellen meist in der Leber, während die roten in der Milz gebildet werden. Auch die Monozyten scheinen aus dem Zwischengewebe dieser Organe hervorzugehen.

Die Lymphozyten sind eine Zellart für sich. Sie sind morphologisch und durch ihre stets negative Oxydasereaktion scharf von den Granulozyten zu trennen, entstehen auch an anderen Orten und treten in der Regel später auf als die granulierten Formen. Sie sind während der vorgeburtlichen Zeit in der Milz, in den Lymphdrüsen und besonders in der Rindenschicht der Thymus beobachtet (Hammar), wo wir sie auch beim Menschen und beim Wal bestätigen konnten.

Die Megakaryozyten als Mutterzellen der Blutplättchen (WRIGHT) finden sich schon früh in der Leber, zusammen mit den ersten Anfängen der zweiten Generation und begleiten diese bis ins Knochenmark mit. Blutplättchenbildung ist ebenfalls schon während der vorgeburtlichen Entwicklung beobachtet. Mitunter werden diese Riesenzellen auch ins Blut ausgeschwemmt. Sie enthalten dann zahlreiche ausgebildete Blutplättchen. Wo Thrombozyten vorkommen (Vögel, Amphibien und Fische), treten sie meist an den Orten auf, wo auch rote Zellen gebildet werden. Es besteht also in dieser Beziehung eine enge stammesgeschichtliche Beziehung zwischen Thrombozyten und Megakaryozyten einerseits und den roten und granulierten weißen Zellen andererseits. Daß es auch zu einer Agglutination von Plättchen an Megakaryozytenreste kommen kann, hat Undritz kürzlich gesehen. Ebenso konnte eine Agglutination menschlicher Plättchen an die Thrombozyten von Vögeln und Amphibien beobachtet werden, wodurch der enge funktionelle Zusammenhang dieser Zellen mit den Megakaryozyten der Säuger besonders betont wird.

Die Entwicklung des Blutes folgt also zum mindesten in der Wirbeltierreihe einem «allgemeinen Plan» (von Uexkull), der mit der gerichteten Entwicklung, der «Orthogenese» Eimers gleichzusetzen ist. Ein Teil der Tiere bleibt auf dem Wege stehen, erfüllt den Plan also nicht ganz. Außerdem ist dieser Plan keineswegs starr, sondern eben lebendig, woraus sich Abweichungen nach der einen oder anderen Richtung aus erbgebundenen Gründen, vielleicht auch durch andere Umstände bedingt (Mutation) ohne weiteres erklären. Dabei ist vor allem damit zu rechnen, daß nicht alle Anpassungen bereits so gefestigt sind, daß sie durchschlagen. Es ergeben sich daraus Verschiedenheiten im einzelnen, die jeweils richtig eingeordnet werden müssen.

Immerhin zeigen gerade die Blutbefunde in der embryonalen Entwicklung zahlreiche Beispiele dafür, daß ursprünglich nicht vorhandene Anpassungen sich durchgesetzt haben, so die Bindung des Blutfarbstoffes an besondere Zellen, Bildung kernloser, offenbar hochwertiger Sauerstoffträger, runde Form der Erythrozyten bei den Säugetieren, Blutzellbildung im Zwischengewebe bestimmter Organe, Ausdifferenzierungen einzelner, für besondere Aufgaben bestimmte Formen weißer Blutzellen mit bestimmter einseitiger Reaktionsweise. Ein Teil dieser Anpassungen ist jedenfalls schon früh in der Tierreihe erfolgt, andere scheinen neueren Datums zu sein (Normoblasten).