

**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:** 4.: Die zweite Generation roter Blutzellen  
**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:** 09.07.2025

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

#### 4. DIE ZWEITE GENERATION ROTER BLUTZELLEN (Normoblastische, hepatische Blutbildungsperiode)

(Abb. 13–35, 40)

Diese Generation ist durch eine Reihe von Eigenschaften gekennzeichnet, die sie deutlich von der ersten unterscheiden lassen.

1. Von Anfang an sind hier weniger kernhaltige als kernlose Zellen im Blute.

2. Die kernhaltigen Zellen sind nach Form, Größe, Aufbau von Kern und Cytoplasma von der ersten Generation verschieden.

3. Die kernlosen roten Zellen gehören derselben Größenstufe an wie die kernhaltigen.

4. Die Zellen dieser Generation entstehen zusammen mit weißen Blutzellen an anderen Orten der Embryonalanlage, aber aus demselben Muttergewebe, dem Mesenchym, bzw. den sich im Laufe der Entwicklung daraus ergebenden Differenzierungen, soweit sie zur Blutzellbildung noch befähigt sind.

Zu 2. Die kernhaltigen Zellen, die *Normoblasten* der Haematologen, sind sowohl in dem blutbildenden Gewebe als auch im Blute selbst in der ersten Zeit noch meist polychromatisch, d. h. nicht ausgereift. Mitosen und Amitosen sind an beiden Orten häufig. Die kernhaltigen Zellen bleiben in der Hauptsache im blutbildenden Gewebe liegen, während die kernlosen zur Ausschwemmung gelangen. Dadurch wird das Übergewicht dieser Zellen im Blute erreicht. In Einzelfällen gehen auch ganz unreife, sogar basophile Vorstufen, die Makroblasten NAEGELIS, in Zirkulation. Das kommt aber nur ausnahmsweise vor.

Die kernhaltigen und kernlosen Zellen dieser Generation sind fast immer rund, ihre Kerne ebenfalls. Die Größenordnung liegt weit unter derjenigen der ersten Generation. Die größten, jüngsten, kernhaltigen Stadien (Makroblasten NAEGELIS) sind noch nicht so groß wie die kleinsten vollreifen Megaloblasten, von denen sie durch die ganze Struktur der Zelle so verschieden sind, daß eine Verwechslung ausgeschlossen erscheint (Abb. 15–18 und Diagramm III). Die jungen Normoblasten haben einen großen, feinmaschigen Kern, in dem mitunter noch einige kleine Nukleolen zu sehen sind. Der Kern ist im Verhältnis zur Zelle sehr groß, so daß oftmals nur noch ein

schmaler Saum blauen oder leicht polychromatischen Cytoplasmas darum zu sehen ist. Auch zeigen alle Normoblasten mit Ausnahme der vollreifen der späteren Stadien eine unregelmäßige Begrenzung der Zelle, mitunter deutliche Ausfransung. Sie sind offenbar sehr leicht zerreißlich, und es fehlt ihnen im unreifen Stadium die Grenzschicht der roten Zellen erster Generation.

Im Laufe der Ausreifung wird der Kern kleiner, zeigt verklumptes Basichromatin und wird am Ende ebenfalls pyknotisch. In den Zwischenstadien haben die Zellen den in der klinischen Haematologie geläufigen «Radspeichenkern», das heißt, in dem mit basischen Farbstoffen stark färbbaren Kern sind helle radiärgestellte Bahnen zu sehen, die meist einen starken gelblichen Ton (Haemoglobinton) annehmen. Das Cytoplasma ist dann zunächst noch in einer Mischfarbe von Blau und Gelb gefärbt (polychromatisch), je nach dem Anteil von Haemoglobin im Zelleib. So kommen die verschiedensten Farbtönungen zustande. Auch basophile Granulation sowie ein basophil färbbares «Zellnetz» sind mitunter zu beobachten, so daß wir solche Zellen analog der Auffassung der «Retikulozyten» als junge Zellen ansehen können. Mitunter haben fast alle kernhaltigen Zellen eines Blutes diese Struktur und sind dann auch viel polychromatische kernlose Zellen und Retikulozyten zu sehen. Wir dürfen ein solches Blut als im ganzen noch nicht ausgereift ansehen.

Die Abb. 31–34 geben solche Verhältnisse wieder.

Nach diesen Befunden und der Kontrolle durch Sauropsidenblut (JACOBI) ist es nicht mehr möglich, die ursprüngliche Auffassung aufrechtzuerhalten, daß diese kernhaltigen Zellen zweiter Generation den bleibenden roten Blutzellen der Sauropsiden, also der Reptilien und Vögel, entsprechen, was nach MINOT der Fall sein sollte. Siehe dazu auch die genauen Untersuchungen von SANDREUTER am Blute von Nestflüchtern und Nesthockern. Ich hatte mich in einer früheren Arbeit zu dieser Arbeitsvoraussetzung bekannt, weil MINOT selbst die «sauroiden Zellen» mit den Normoblasten identifiziert hatte. Dies kann aber, *nachdem ich mich selbst von der Struktur der roten Zellen erwachsener Sauropsiden überzeugen konnte, nicht der Fall sein.* Diese sind wohl meist etwas kleiner als die roten Zellen der Fische, weit kleiner als die der Amphibien, haben aber nach dem ganzen Aufbau dieselbe Struktur wie die ichthyoiden Zellen, also auch wie die Zellen erster Generation beim Menschen. Wenn nicht ganz neue Befunde, die vielleicht mit dem jahreszeit-

lichen Wechsel der Erscheinungen zusammenfallen könnten, bei Amphibien oder Reptilien dazukommen, müssen wir die normoblastische Reihe als eine spätere Anpassung ansehen. Sie ist ihrerseits *für alle Säugetiere charakteristisch*, und kernhaltige Zellen dieser Reihe finden sich, wie oben bereits bemerkt, sogar noch bei erwachsenen Tieren verschiedener Gattungen und Arten. Dies haben uns eigene Untersuchungen besonders eindringlich gezeigt.

In diesem Zusammenhang muß auch auf die noch keineswegs gelöste Frage des Kernverlustes roter Zellen eingegangen werden.

Bei der ersten Generation erübrigt sich die ganze Fragestellung, weil sie kernhaltig verschwindet. Die zweite Generation dagegen weist so viele kernlose Zellen (mammaloide rote Zellen, Plastiden MINOTS) auf, daß die Frage der «Entkernung» in der klinischen Haematologie von jeher eine Rolle spielte. Von der Kernauflösung (NEUMANN, RINDFLEISCH, auch KNOLL) über die Kernzertrümmerung (Karyorhexis) bis auf die Ausstoßung des pyknotischen Kerns aus der Zelle und das Weiterleben der Zelle als kernloses rotes Blutkörperchen sind alle Möglichkeiten besprochen worden. *Gesehen hat noch niemand einen solchen Vorgang*. Er wird aus Einzelbildern geschlossen und mitunter sogar rein theoretisch vorausgesetzt. Solange keine Verfahren bestehen, die ein solches Vorkommnis zu verfolgen erlauben, muß ein «non liquet» ausgesprochen werden, um so mehr, als eine Sprossung roter kernloser Zellen aus kernhaltigen bei einem Schleichsalamander (*Batrachoseps attenuatus*) vor langem schon beobachtet ist (EISEN, GIGLIO-TOS, s. o.). Neuerdings sind Abschnürungen kernloser Teile von Erythrozyten bei Tieren von BOSTRÖM bestätigt und auch deren Durchtreten durch die Kapillarwandung gesehen worden (1944). Diese Möglichkeit muß also auch mit herangezogen werden. Auch an eine technische Entstehung von «Entkernungen» ist zu denken, denn bei schlechten Ausstrichen oder schlecht fixierten Schnittpräparaten ist das Herausreißen von Zellkernen immerhin möglich. Ich habe darum diese freien Kerne stets als Kunstprodukte angesehen. Besonders war dies der Fall, nachdem ich mich an den embryonalen Makrophagen immer wieder davon überzeugen konnte, daß diese keine «freien Kerne» oder Kerntrümmer, sondern ganze Zellen aufnehmen und diese von außen her bis auf das offenbar zunächst schwer verdauliche Basichromatin verarbeiten. Ich komme darauf später nochmals zurück. (Abb. 41–45)

Vielleicht gelingt es, durch ein geeignetes Gewebszüchtungsverfahren hinter das Geheimnis zu kommen, wenn auch diesen Verfahren ebenfalls verschiedene Fehlerquellen eigen sind, die mit unseren plumpen Eingriffen in lebendiges Geschehen zusammenhängen.

Die Zahl der roten Zellen zweiter Generation nimmt im Laufe der Entwicklung stets zu. Das Volumen verkleinert sich bis zur Geburt und offenbar auch noch für eine bestimmte Zeit der nachgeburtlichen Periode, so daß die für den  $O_2$ -Transport zur Verfügung stehende äußere Oberfläche ständig zunimmt (Diagr. III). Ich möchte auch hier den steigenden  $O_2$ -Bedarf des wachsenden Embryos dafür als Ursache ansprechen. Eine Analogie sehe ich in der Tatsache, daß Wirbeltiere mit hohem Stoffwechsel auch höhere Zahlen und kleinere Formen ihrer roten Zellen aufweisen als solche mit trägem Stoffwechsel (kleine Nager und Vögel, gegenüber Edentaten, Amphibien [PETERS, KNOLL]).

Zu 3. Die kernlosen Zellen haben nahezu dieselbe Größe und denselben Variationskoeffizienten wie die zugehörigen Normoblasten, mit Ausnahme der oben beschriebenen größeren Jugendformen (Makroblasten). Im Laufe der weiteren Entwicklung nimmt ihre Größe langsam ab, von etwa 9,2 beim Stadium 22 mm bis auf 8,1 bis 7,9  $\mu$  im fünften Monat, um einige Zeit nach der Geburt zur normalen Größe von etwa 7,5  $\mu$  abzusinken. Wir finden denn auch übereinstimmend durch Zählung und Rechnung einen allmählichen Anstieg der Gesamtzahl der kernlosen roten Zellen (Diagramm II gibt diese Verhältnisse wieder).

Zu 4. Wenn auch *das Muttergewebe der zweiten Blutzellgeneration dasselbe ist wie das der ersten*, so ist doch ein Unterschied insofern festzustellen, als sich die ursprünglich überall im Mesenchym verbreitete Fähigkeit, rote Blutzellen zu bilden, im Laufe des zweiten bis dritten Monats auf bestimmte Organe zurückzieht. Beim Menschen ist es vor allem die Leber, die um diese Zeit und noch weit in den fünften Embryonalmonat hinein die Hauptarbeit zu tun hat. Die roten Zellen entstehen dort in den Zwischenräumen zwischen den Leberzellbalken, die mit Retikulum ausgekleidet sind. Mitunter ist es nicht möglich, dieses Retikulum, das sehr dünn ist und oft nur eine Schicht umfaßt, deutlich zu sehen, was offenbar zu der unrichtigen Auffassung führte, die roten Zellen entstünden aus den Leberzellen selbst (s. o.). Nach den grundlegenden Untersuchungen MOLLIER'S, denen wir uns für den Menschen und die Wale an-

schließen können, kann von einer Entstehung roter Zellen aus Leberparenchym keine Rede sein. Die roten Zellen zweiter Generation entstehen also in den den Leberzellbalken dicht benachbarten kapillaren Räumen im Retikulum und stehen zunächst mit dem Blutgefäßsystem der Leber, das sich um diese Zeit ebenfalls bildet, nicht in Zusammenhang. Der Zusammenhang wird vielmehr erst später hergestellt.

Die Blutbildung in der Leber geht mindestens bis zum achten Embryonalmonat weiter und kann auch noch erheblich länger, sogar bis nach der Geburt fortbestehen. Es sind hier sicherlich sehr starke individuelle Unterschiede vorhanden, die man bei der Beurteilung einbeziehen muß. Daß das Bedürfnis nach Sauerstoffträgern zu dieser Zeit sehr hoch ist, geht daraus hervor, daß neben der Leber, die dieser Periode den Namen gegeben hat, auch noch andere Organe, vor allem die Milz, wiederum in individuell verschiedener und auch zeitlich stark wechselnder Weise an der Bildung roter Zellen teilnimmt. Näheres gibt die Tabelle nach den Befunden von KNOLL und E. PINGEL wieder (Diagramm V).

Beim Menschen ist die Blutbildung in der Milz niemals so stark ausgeprägt wie bei anderen Arten (s. o.). Andere Organe, in deren mesenchymalen Zwischengeweben rote Blutkörperchen entstehen, sind beim Menschen normalerweise nicht bekannt. Dagegen wohl bei anderen Wirbeltieren. Der Entwicklungsplan ist also im großen gesehen doch elastisch und paßt sich den gegebenen Verhältnissen an. Eine grundsätzliche Verschiedenheit sehe ich dagegen darin nicht, und der Zusammenhang ist damit auch gesichert.