

# HANDBUCH DER MIKROSKOPISCHEN ANATOMIE DES MENSCHEN

BEARBEITET VON

A. BENNINGHOFF · M. BIELSCHOWSKY · S. T. BOK · J. BRODERSEN · H. v. EGGELING  
R. GREVING · G. HÄGGQVIST · A. HARTMANN · R. HEISS · T. HELLMAN  
G. HERTWIG · H. HOEPKE · A. JAKOB · W. KOLMER · J. LEHNER · A. MAXIMOW †  
G. MINGAZZINI · W. v. MÖLLENDORFF · V. PATZELT · H. PETERSEN · W. PFUHL  
B. ROMEIS · J. SCHAFFER · G. SCHALTENBRAND · R. SCHRÖDER · S. SCHUMACHER  
E. SEIFERT · H. SPATZ · H. STIEVE · PH. STÖHR JR. · F. K. STUDNÍČKA · E. TSCHOPP  
C. VOGT · O. VOGT · F. WASSERMANN · F. WEIDENREICH · K. W. ZIMMERMANN

HERAUSGEGEBEN VON

**WILHELM v. MÖLLENDORFF**  
FREIBURG i. B.

ERSTER BAND  
**DIE LEBENDIGE MASSE**

ZWEITER TEIL  
WACHSTUM UND VERMEHRUNG DER  
LEBENDIGEN MASSE

**Springer-Verlag Berlin Heidelberg GmbH**

1929

# DIE LEBENDIGE MASSE

ZWEITER TEIL

## WACHSTUM UND VERMEHRUNG DER LEBENDIGEN MASSE

BEARBEITET VON

**DR. F. WASSERMANN**

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN

MIT 464 ZUM TEIL FARBIGEN  
ABBILDUNGEN



Springer-Verlag Berlin Heidelberg GmbH

1929

ISBN 978-3-540-01094-4      ISBN 978-3-662-30529-4 (eBook)  
DOI 10.1007/978-3-662-30529-4

**ALLE RECHTE, INSBESONDERE DAS DER ÜBERSETZUNG  
IN FREMDE SPRACHEN, VORBEHALTEN.**

**COPYRIGHT 1929 BY Springer-Verlag Berlin Heidelberg**  
Ursprünglich erschienen bei Julius Springer in Berlin 1929.

# Inhaltsverzeichnis.

## Das Wachstum der lebendigen Masse.

	Seite
I. Der Gegenstand der Betrachtung . . . . .	2
II. Phänomenologie des Wachstums der lebendigen Masse. . . . .	4
1. Wachstumseinheiten verschiedener Ordnung . . . . .	4
2. Regeln des Wachstums der lebendigen Masse, soweit sie aus den Erscheinungen abzuleiten sind . . . . .	7
a) Die Begrenztheit des Wachstums . . . . .	7
b) Die Regel der konstanten Proportion (M. HEIDENHAIN). . . . .	14
c) Wachstum und Vermehrung durch Teilung. . . . .	22
d) Wachstum und Bildung von Differenzierungsprodukten des Plasmas . . . . .	27
III. Theorie des Wachstums der lebendigen Masse . . . . .	28

## Die Vermehrung der Zellen durch Teilung.

Erstes Kapitel. Die indirekte Kern- und Zellteilung (Mitose, Karyokinese) . . . . .	34
I. Die Beschreibung des Ablaufs der Mitose (Phänomenologischer Teil) . . . . .	34
A. Die Zustandsbilder der Mitose im fixierten Präparat . . . . .	35
1. Die Prophase . . . . .	35
a) Der Zellenleib während der frühen Prophase . . . . .	35
b) Der Kern während der Prophase . . . . .	39
a) Die Vergrößerung des Kerns in der Prophase . . . . .	39
β) Die Veränderungen des Kerninhalts während der Prophase . . . . .	40
I. Die frühesten Veränderungen des Kerngerüstes . . . . .	40
Die Vorfragen über die Struktur des Gerüstkerns 40. — Die Zusammenziehung (Konzentration) des Kerngerüstes auf die Bahnen der Chromatinfäden 52. — Die Frage nach der Beteiligung der Nucleolen an der Chromosomenbildung 55. —	
II. Der feinfädige oder dichte Chromatinknäuel . . . . .	57
III. Der lockere oder dickfädige Knäuel . . . . .	60
γ) Die Auflösung der Kernmembran . . . . .	63
δ) Der feinere Bau der Chromosomen und die Frage nach dem frühen Längsspalt . . . . .	66
I. Die Zusammensetzung des Chromosoms aus einem achromatischen Bestandteil und dem Chromatin . . . . .	66
II. Die Frage nach der Zusammensetzung des Chromosoms aus Teilstücken (Chromomeren) . . . . .	70
III. Zusammenfassung über den Bau des Chromosoms und die Frage nach dem frühen Längsspalt . . . . .	75
2. Die Umordnung der Chromosomen . . . . .	77
3. Die Metaphase . . . . .	85
a) Die allgemeinen Merkmale der Metaphase . . . . .	85
b) Der achromatische Apparat, Spindel und Zentren. . . . .	88
a) Die Metaphasenspindel oder die Kernspindel. Typus I der Mitose . . . . .	89
β) Die Zentren und die Zentralspindel. Typus II der Mitose . . . . .	92
I. Centriol . . . . .	93
II. Centrosom und Astrosphäre . . . . .	96
III. Zentralspindel . . . . .	100
γ) Zentren und Metaphasenspindel. Typus III der Mitose . . . . .	109
δ) Die Längsteilung der Chromosomen . . . . .	118
4. Die Anaphase . . . . .	123
5. Die Telophase . . . . .	133
B. Die Lebendbeobachtung der Mitose und ihre Ablaufszeit . . . . .	146
1. Die Beschreibung des Ablaufs der Zellteilung nach Lebendbeobachtungen . . . . .	147
2. Die Dauer der Mitose und ihrer Phasen . . . . .	164
a) Direkte Zeitbestimmung durch Lebendbeobachtung und der Einfluß der Temperatur auf die Dauer der Mitose . . . . .	165
b) Indirekte Bestimmung der Mitosenzeit . . . . .	176

	Seite
C. Die Chromosomenfragen . . . . .	178
1. Die Zahl der Chromosomen . . . . .	178
a) Das Zahlengesetz der Chromosomen . . . . .	178
b) Die Chromosomenzahlen der Wirbeltiere nebst Bemerkungen über die Chromosomenzahl als Artmerkmal . . . . .	190
c) Die Chromosomenzahl des Menschen . . . . .	202
2. Die Kontinuität der Chromosomen . . . . .	206
3. Die Ungleichwertigkeit der Chromosomen . . . . .	216
4. Die Reifungsteilungen der Geschlechtszellen . . . . .	232
a) Die besondere Stellung der Reifungsteilungen . . . . .	232
b) Die Konjugation der Chromosomen . . . . .	237
c) Die Reduktion der Chromosomen . . . . .	243
d) Die Prophase der Reifungsteilungen . . . . .	244
a) Frühzeitige Konjugation . . . . .	249
I. Typus mit von Anfang an selbständigen Chromatinfäden . . . . .	249
II. Typus mit einem kontinuierlichen Chromatinknäuel . . . . .	253
β) Die späte Konjugation . . . . .	254
e) Tetradenbau und Reifungsteilungen . . . . .	256
II. Die kausale Untersuchung der Mitose . . . . .	257
A. Die kausale Analyse der mitotischen Zellteilung . . . . .	258
1. Methodologische Vorbemerkungen . . . . .	258
2. Die Analyse der Prophase . . . . .	261
a) Das Cytoplasma . . . . .	261
a) Der Nachweis prophasischer Cytoplasmaveränderungen . . . . .	261
β) Die Natur der prophasischen Cytoplasmaveränderung . . . . .	270
b) Der Kern . . . . .	274
a) Die Vergrößerung des Kerns im Beginn der Mitose . . . . .	274
β) Die Veränderung des Kerninhaltes . . . . .	280
I. Struktur . . . . .	280
II. Die Frage der Umwandlung der Öxychromiolen (des Oxychromatins) in Basichromiolen (im Basichromatin) während der Prophase . . . . .	282
c) Das Cytozentrum . . . . .	286
a) Die Aktivierung des Cytozentrums . . . . .	286
I. Begriff der Aktivierung im allgemeinen . . . . .	286
II. Die Bildung der Astrosphäre . . . . .	289
Die Mechanik 289. — Kausale Betrachtung der Astrosphärenbildung 295. —	
β) Das Auseinanderweichen der mitotischen Zentren und ihre polare Einstellung im allgemeinen 302. —	
γ) Die polare Einstellung der Zentren und die Bestimmung der Teilungsachse in besonderen Fällen . . . . .	308
I. Die Wanderung und polare Einstellung der Zentren in Eizellen . . . . .	309
II. Die polare Einstellung der Zentren in somatischen Zellen der Metazoen . . . . .	315
III. Die Polarität der Mitose bei den höheren Pflanzen . . . . .	321
3. Der Übergang von der Prophase zur Metaphase . . . . .	324
a) Die Auflösung der Kernmembran . . . . .	324
b) Die Bildung der Metaphasenspindel (Kernspindel) und die Umordnung der Chromosomen. Mechanik der Mitose, I. Teil . . . . .	334
a) Die typische bipolare Mitose . . . . .	334
β) Die multipolare Mitose und ihre Bedeutung für die Analyse der Spindelbildung . . . . .	345
γ) Die Hypothesen zur Mechanik der Mitose in bezug auf die Entstehung der Metaphasenspindel und die gleichzeitige Umordnung der Chromosomen betrachtet . . . . .	357
δ) Die Mechanik der Umordnung der Chromosomen . . . . .	365
c) Die Zentralspindel. Entstehung, Wachstum und axiale Einstellung derselben, sowie die Bildung der äquatorialen Chromosomenplatte beim Typus der Mitose mit Zentralspindel. Mechanik der Mitose, II. Teil . . . . .	368
4. Zentren, Spindelbildung und Chromosomenumordnung bei Protisten . . . . .	380
5. Die Analyse der Metaphase . . . . .	391
6. Die Analyse der Anaphase. Die Diakinese der Chromosomen. Mechanik der Mitose, III. Teil . . . . .	397

	Seite
a) Rückblick auf die Hypothesen über die Mechanik der Mitose in ihrer Beziehung zur Anaphase . . . . .	397
b) Die vorläufige Analyse der Anaphase abseits von den bisherigen mechanischen Hypothesen . . . . .	402
7. Die Teilprozesse der Telophase. Die Veränderungen an den Chromosomen und die Tochterkernbildung, sowie die Telophasenveränderungen des Cytozentrams und des Cytoplasmas . . . . .	410
8. Die Teilung des Zellenleibes (Cytodiärese — VAN BENEDEN, RHUMBLER), Mechanik der Mitose, IV. Teil . . . . .	415
a) Die kausale Analyse der Zelltrennung im allgemeinen . . . . .	415
b) Zellteilung und Kernteilung . . . . .	429
c) Die Richtung der Zellteilung . . . . .	436
B. Die Ursachen für den Eintritt der Zellteilung (kausale Zellteilungsforschung im engeren Sinn, Ätiologie der Zellteilung) . . . . .	441
1. Allgemeiner methodologischer Teil. Die grundlegenden Begriffe der kausalen Zellteilungsforschung . . . . .	442
a) Vermehrungsfähigkeit, Geschwindigkeit und Rhythmus der Zellvermehrung . . . . .	442
b) Die Bestimmung der Zellteilungsgeschwindigkeit . . . . .	448
c) Vermehrungsfähigkeit und Teilungsbereitschaft. Allgemeines über die Teilungsbereitschaft, hemmende und fördernde Faktoren . . . . .	450
d) Die Notwendigkeit zwei Arten von Zellteilungsfaktoren, Möglichkeitsfaktoren und Verwirklichungsfaktoren anzunehmen . . . . .	456
2. Die Ergebnisse der kausalen Zellteilungsforschung . . . . .	466
a) Die Möglichkeitsfaktoren . . . . .	466
a) Positive Möglichkeitsfaktoren . . . . .	466
I. In jedem Falle der mitotischen Zellteilung notwendige (obligatorische) Möglichkeitsfaktoren. . . . .	466
II. Faktoren des Ortes . . . . .	475
III. Faktoren von der Art der Hormone . . . . .	477
IV. Möglichkeitsfaktoren verschiedener Art . . . . .	482
Verschiedene Stoffe, auch Gifte in kleinen Mengen 482. — Mechanische Wirkungen im engeren Sinn 485. — Zellteilungserregende Wirkungen von strahlender Energie 486. — Die Beeinflussung der Zellteilung durch galvanischen Strom 488. —	
β) Negative Möglichkeitsfaktoren (Hemmungsfaktoren) . . . . .	489
I. Atmung, Ernährung, Temperatur . . . . .	489
II. Teilungshemmung im Gefolge der natürlichen Veränderung der Zelle durch Altern und Differenzierung . . . . .	491
Das Altern der Zelle 491. — Hemmung der Zellteilung durch Differenzierung und Zellarbeit 495. —	
III. Hemmungsfaktoren verschiedener Art . . . . .	507
Chemische Faktoren 507. — Die hemmende Wirkung strahlender Energie (Licht-, Röntgen- und Radiumstrahlen) 509. —	
IV. Zellteilungshemmende Einflüsse von seiten des Gesamtorganismus 513	
b) Die auslösenden oder die eigentlichen Faktoren der Mitose (Verwirklichungsfaktoren) . . . . .	515
a) R. HERTWIGS Theorie der Kernplasmarelation in ihrer Beziehung zur Zellteilung . . . . .	517
β) Zellteilungshormone (G. HABERLANDT) . . . . .	221
γ) Die mitogenetischen Strahlen (GURWITSCH-Strahlung). . . . .	529
Zweites Kapitel. Die Amitose. (Direkte Kern- und Zellteilung). . . . .	549
I. Bisherige Anschauungen über Wesen, Verbreitung und Bedeutung der Amitose . . . . .	549
A. Begriff der Amitose . . . . .	549
B. Die im älteren Schrifttum begründeten Anschauungen über die Amitose . . . . .	550
C. Die Möglichkeiten des Irrtums bei der Beurteilung amitotischer Kernzustände . . . . .	556
D. Die neueren Arbeiten und der gegenwärtige Stand der Amitosenfrage . . . . .	558
II. Die neue Fragestellung. . . . .	562

	Seite
III. Die Erscheinungen der Amitose im einzelnen . . . . .	556
A. Der Ablauf der Kernteilung . . . . .	566
B. Der Nucleolus bei der Amitose . . . . .	569
C. Das Cytozentrum bei der Amitose . . . . .	572
D. Die Frage nach dem Vorkommen amitotischer Zellteilung . . . . .	575
E. Mitose nach amitotischer Kernteilung . . . . .	575
IV. Kritik der Beobachtungstatsachen vom Standpunkt der neuen Fragestellung aus . . . . .	576
V. Bemerkungen zur kausalen Betrachtung der Amitose . . . . .	581

### Die Differenzierung der lebendigen Masse.

Einleitung . . . . .	586
Beschreibender Teil . . . . .	590
I. Zellgranula als Differenzierungsprodukte . . . . .	590
A. Die Granula der farblosen Blutzellen . . . . .	590
B. Die Granula der Pigmentzellen . . . . .	590
C. Die Granula der Drüsenzellen . . . . .	593
II. Tonofibrillen oder Widerstands fibrillen . . . . .	594
A. Die Plasmafibrillen der Epithelzellen . . . . .	594
B. Die Tonofibrillen des Mesenchyms . . . . .	596
1. Vorbemerkungen zum Mesenchymbegriff . . . . .	596
2. Die Neuroglia . . . . .	597
3. Die Schmelzpulpa . . . . .	603
4. Das Bindegewebe, sowie zur allgemeinen Betrachtung gehörige Bemerkungen über die Differenzierung der von ihm abzuleitenden Stützgewebe . . . . .	606
a) Rückblick auf die älteren Theorien über die Bindegewebsentwicklung . . . . .	606
b) Das Mesenchym als das Muttergewebe . . . . .	607
c) Die Bildung der Grundsubstanz und der Mesenchymfibrillen . . . . .	612
α) Das Exoplasma als Vorstufe der Grundsubstanz . . . . .	612
β) Die Mesenchymfibrillen (primäre Fibrillen, Urfibrillen, Silberfibrillen, argyrophile Fasern, Gitterfasern, Reticulinfasern . . . . .	615
d) Auf einer frühen Differenzierungsstufe verharrendes Bindegewebe . . . . .	623
a) Über Mesenchymreserven des erwachsenen Körpers . . . . .	623
β) Das sog. retikuläre Bindegewebe . . . . .	624
I. Geschichte und Kritik des Begriffs des retikulären Binde- gewebes . . . . .	624
II. Das Zellen- und Fasernetz der reticulo-endothelialen Organe . . . . .	626
e) Das fibrilläre Bindegewebe . . . . .	628
α) Kollagene Fasern und Mesenchymfibrille . . . . .	628
β) Kollagene Fasern und Grundsubstanz . . . . .	632
γ) Bindegewebsneubildung unter pathologischen und experimentellen Bedingungen . . . . .	637
δ) Die elastischen Fasern und die elastischen Membranen . . . . .	643
ε) Der Zustand des ausgebildeten fibrillären Bindegewebes vom Stand- punkt der Histogenese aus betrachtet . . . . .	647
III. Die Fibrillen der contractilen Gewebe (Myofibrillen) . . . . .	651
A. Gewebe der Muskelzellen oder der glatten Muskeln . . . . .	651
B. Die quergestreiften Muskelfasern . . . . .	666
1. Die Einheit des Muskelgewebes . . . . .	666
2. Die Herkunft der Myoblasten . . . . .	667
3. Die Entstehung von Myoblasten und von Muskelfasern aus dem muskel- bildenden Mesenchym . . . . .	673
a) Die ersten cellulären Differenzierungen . . . . .	673
b) Einzellige oder vielzellige Entstehung der Muskelfasern . . . . .	674
4. Die Bildung der Myofibrillen . . . . .	677
5. Die mit der Fibrillenbildung einhergehende räumliche Sonderung der Bestandteile einer Muskelfaser . . . . .	681
6. Wachstum und Vermehrung der Fibrillen und der Muskelfasern unter Berücksichtigung der Regeneration der quergestreiften Muskulatur . . . . .	683

	Seite
7. Die Beziehungen zwischen dem quergestreiften Muskelgewebe und dem Bindegewebe (Zusammenhang von Muskel und Sehne, Sarkolemmfrage)	688
8. Glatte und quergestreifte Muskulatur . . . . .	698
IV. Die Differenzierung der lebendigen Masse zum Nervengewebe. Die Neurofibrillen . . . . .	703
A. Die Bestimmung und Begrenzung des Gegenstandes . . . . .	703
B. Die Bildung der Neurofibrillen und die Gestaltung der Ganglienzellen . .	708
C. Wachstumsrichtung der neurofibrillären Zellsubstanz . . . . .	715
<b>Allgemeiner Teil</b> . . . . .	<b>717</b>
I. Allgemeine, die verschiedenen Arten der Differenzierung umfassende Anschauungen . . . . .	717
A. Die Plastosomenlehre . . . . .	717
B. Die Chromidienlehre. . . . .	721
C. Beziehungen der Protomerenhypothese und der Micellarlehre zu den Differenzierungsvorgängen . . . . .	722
D. Physikalisch-chemische Betrachtungsweise . . . . .	722
E. Die Umbildungstheorie . . . . .	723
II. Kausale Betrachtung der Differenzierungsvorgänge . . . . .	725
A. Fragestellung . . . . .	725
B. Die Histogenese als abhängige Differenzierung . . . . .	727
Literaturverzeichnis . . . . .	736
Namenverzeichnis . . . . .	785
Sachverzeichnis . . . . .	799