AUS DEM ANATOMISCHEN INSTITUT ZU MARBURG.

UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DIE

UMBILDUNG DER KLOAKE

UND DIE

ENTSTEHUNG DES KLOAKENHÖCKERS BEI TALPA EUROPAEA.

VON

J. DISSE,

MARBURG.

Mit 7 Figuren im Texte und 9 Figuren auf den Tafeln 32/34.

Für die Kenntniss der Vorgänge, die sich in früher Embryonalzeit am kaudalen Abschnitte des Darmkanals der Säuger abspielen, besonders für die Entwicklung von Blase, Rektum und Damm, sowie für die Entstehung der Urogenitalöffnung und des Afters sind lange Zeit hindurch die Beobachtungen massgebend geblieben, die H. Rathke (1) im Jahre 1832 veröffentlicht hat. Schon damals war bekannt, dass der Endabschnitt des Darmkanals dadurch, dass er die Ausführungsgänge der Urnieren aufnimmt, zu einem für Darminhalt und Harn gemeinsamen Behälter, also zur Kloake wird; man wusste aber nicht, auf welche Weise die Harnwege ihre eigene Öffnung bekommen, und wie die Kloake zum Verschwinden gebracht wird.

Die Kloake hielt man nicht für geschlossen; es wurde vielmehr angenommen, dass sie durch eine spaltförmige Öffnung nach aussen ihren Inhalt entleeren könne. Diese Verhältnisse schildert Rathke folgendermassen: „In der frühen Entwicklungszeit, ja selbst dann noch, wenn die Kiemenspalten schon verwachsen wollen, giebt es für den Darm und die Harn- und Geschlechtswerkzeuge nur eine einzige und ganz einfache Mündung. Sie erscheint als eine kurze und weite Spalte, deren längster Durchmesser nach der Länge des Embryo liegt und deren Ränder eher scharf als abgerundet zu nennen sind“ (S. 63). Nun wird die Kloake dadurch zum Verschwinden gebracht, dass sich die Harnwege vom Darmkanal trennen und mit selbständiger Öff-

nung ausmünden; es wird die Trennung „dadurch bewerkstelligt, dass gleichzeitig 1. die einen etwas spitzen Winkel bildende Falte, welche von der unteren Wand des Darmes und der oberen Wand des von der Allantois kommenden Ganges zusammengesetzt wird, nach hinten hin sich verlängert und in die Kloake gleichsam einschneidet; 2. dass sich die linke und die rechte Wand der Kloake einander gegen die Achse dieser Höhle nähern und hierbei zwei Seitenfalten zuwege bringen, die nach vorne in die eben angegebene Falte übergehen, so dass auch endlich alle drei Falten nur eine einzige darstellen, die in die kegelförmige Höhle der Kloake von drei Seiten her immer tiefer einschneidet, bis zuletzt die Höhle von ihr völlig durchschnitten worden ist. . . . So wird denn ein kurzer Kanal vom Darmkanal abgespalten, in welchen der Ausführungsgang der Allantoides, oder die künftige Harnblase, der gestalt übergeht, dass er nur eine Fortsetzung von ihr zu sein scheint“ (S. 57).

Wenn die Kloake durchgeteilt ist, wird auch ihre äussere Öffnung in zwei Stücke zerlegt. Die Seitenwände, welche die Öffnung begrenzen, nähern sich einander, genau in der Verlängerung der Falten, welche die Kloake trennen, verwachsen und teilen den Schlitz in eine vordere und eine hintere Öffnung.

Lange Zeit hindurch ist die angeführte Lehre von Rathke allgemein angenommen worden; namentlich auch seine Angabe, dass das kaudale Ende des Darmes sich durch einen Schlitz nach aussen öffne, dass also eine Afteröffnung von frühester Zeit an bestehe. Erst als erkannt worden war, dass das Kaudalende des Darmes sich als ein Blindsack anlegt, der durch Umschlag des hinteren Endes der Embryonalanlage entsteht, konnte man der Frage näher treten, wie sich denn die Afteröffnung anlegt; man begann dasjenige Stück der Embryonalanlage genauer zu untersuchen, welches bei dem Umschlag ventralwärts verlagert wird, den Darm nach hinten schliesst und die erste Anlage der ventralen Darmwand darstellt. Es ist das der Primitiv-

streifen. Gasser (2) stellte fest, dass der Primitivstreifen Beziehungen aufweist zu der als Auswuchs des Darmes erscheinenden Allantois einerseits und zur Lage der späteren Afteröffnung andererseits. Die Allantois legt sich vor dem Umschlag am kaudalen Ende des Primitivstreifens an, so dass sie nach dem Umschlag am Kopfende des Primitivstreifens aus dem Darm herauswächst; die Afteröffnung entsteht beim Vogel im Bereich des Primitivstreifens, liegt ursprünglich kopfwärts von der Anlage der Allantois und ist durch eine Stelle bezeichnet, die durch besonderen Bau auffällt. Es treffen nämlich hier Ektoderm und Entoderm in der Medianebene eine Strecke weit zusammen, ohne dass sich Mesoderm dazwischen drängt. Die Bildung einer in den Darm führenden Öffnung erfolgt hier aber ziemlich spät; sie fällt erst in das letzte Drittel der Embryonalzeit.

Beim Vogel bleibt also die Kloake lange Zeit hindurch geschlossen; der After bildet sich durch eine Art von Durchbrechung der Darmwand, an einer bestimmt gebauten Stelle aus.

Auch bei Säugern legt sich die Afteröffnung im Bereich des Primitivstreifens an; die Stelle, an welcher der After entsteht, liegt median und besteht nur aus Ektoderm und Entoderm. Strahl (3) fand beim Kaninchenembryo auf dem Primitivstreifen eine nur aus Ektoderm und Entoderm bestehende dünne Stelle, die genau in der Medianebene liegt; vor dem Umschlag des Primitivstreifens bildet sie einen Teil der dorsalen Wand des Darms und nimmt das hintere Ende der Amnionhöhle ein. Durch die Verlagerung des Primitivstreifens kommt die geschilderte Region in die ventrale Darmwand zu liegen und sie befindet sich dann schwanzwärts von der Allantois; Strahl nannte sie, mit einem von v. Mihalcovics zuerst angewandten Ausdruck, die „Aftermembran“. Er gab an, dass sie die Stelle bezeichnet, an welcher die Afteröffnung entsteht, sprach sich aber über den Zeitpunkt, an dem der Darm eröffnet wird, nicht näher aus.

Auch bei anderen Säugern wurde im Bereich des Primitivstreifens die Aftermembran aufgefunden; Bonnet (4) beschrieb sie beim Schafembryo, Keibel (5) beim Meerschweinchen. Beim Meerschweinchen besteht die Aftermembran, wie beim Kaninchen, nur aus Ektoderm und Entoderm; sie liegt im kaudalen Ende des Primitivstreifens, so dass zwischen ihr und der Allantois noch ein Teil des Primitivstreifens sich befindet.

Man durfte, nach allen diesen Angaben, wohl als festgestellt erachten, dass bei Vögeln und Säugern eine Afteröffnung zwar nicht von Anfang an vorhanden ist, dass aber die Stelle, an der sie sich bildet, ausserordentlich früh kenntlich wird. Sie gehört demjenigen Abschnitt des Amniotenembryo an, der dem Urmund gleichgesetzt werden muss; der Urmund bezeichnet also bei allen Wirbeltieren die Stelle des künftigen Afters.

Gleichzeitig wurden durch die Untersuchungen der Entwicklungsvorgänge am Schwanzende der Säugerembryonen neue Thatsachen über die Bildungsweise der Harnblase gefunden, welche zu einer Änderung der Rathkeschen Lehre führten. Nicht die Allantois ist es, die zur Harnblase wird, sondern der ventrale Abschnitt der Kloake; zu diesem kommt dann die Allantois hinzu.

Die ersten Beobachtungen über die Entstehung der Harnblase vom Schwanzende des Darmkanals aus sind von Lieberkühn (6) veröffentlicht worden. Da beim Meerschweinchen die Allantois nicht hohl, sondern solide ist, kann sie sich nicht zur Blase direkt umbilden; die Blase geht aus einer Ausbuchtung des Hinterdarms hervor. Diese tritt bei Embryonen von 17 Tagen auf, ist von niedrigerem Epithel ausgekleidet als der Darm, wächst in der Bauchwand nach der Nabelgegend vor und wird von den beiden Nabelarterien begleitet. Das obere Ende der Ausstülpung wird zum Ligamentum vesicale medium.

Keibel (5) hat, ebenfalls beim Meerschweinchen, die Bildung der Harnblase verfolgt und ist zu dem wichtigen Resultat

gekommen, dass die Anlage der Harnblase nicht als ein Auswuchs des Darms entsteht, sondern dass sie aus der Kloake hervorgeht. Die Kloake zerfällt in zwei, durch ihr Epithel unterscheidbare Nischen, eine ventrale und eine dorsale. Die ventrale Nische hat niedriges, die dorsale hohes Epithel. Beide Nischen trennen sich voneinander; vom Kopfbende anfangend, schnürt sich die ventrale Nische von der dorsalen ab und wird zur Harnblase, während die dorsale Nische in Verbindung mit dem Darm bleibt und zum Rektum wird.

Es ist klar, dass infolge der Durchtheilung des Kloakenraumes ähnliche Bilder entstehen müssen als bei der Bildung eines ventral gerichteten Auswuchses aus dem Darmkanal; die Deutung, welche Lieberkühn den Querschnittsbildern gegeben hatte, wird verständlich.

Rathke hatte die Theilung der Kloake in zwei Räume völlig zutreffend geschildert und nur darin geirrt, dass er den ventralen Kloakenabschnitt lediglich als Sinus urogenitalis auffasste; es entsteht nicht nur der Sinus urogenitalis aus der Kloake, sondern auch die Anlage der Harnblase selbst. Die Beteiligung der Allantois an der Blasenbildung wurde fraglich.

Die Untersuchungen der nächstfolgenden Jahre haben sich weniger mit der ersten Entstehung der Kloake, als mit ihren Schicksalen in späterer Zeit befasst; sie wurden hauptsächlich an Embryonen von Ungulaten (Schaf, Rind, Schwein) angestellt, von denen die frühesten Stadien schwer zu beschaffen sind. Tourneux (7) schildert für das Schaf die Verhältnisse folgendermassen:

Das Hinterende des Darmkanals erweitert sich zur Kloake; das kraniale Ende derselben wird durch die Einmündung der Allantois bezeichnet.

Dorsal von der Allantois mündet in gleicher Horizontalebene der Darm in die Kloake ein. Unmittelbar oberhalb der Kloake treten die Wolffschen Gänge in die Allantois.

Aus dem kaudalen Ende der Kloake geht, ungefähr in der Verlängerung des Darms, der Schwanzdarm hervor.

Hauptsächlich sind die Seitenwände der Kloake entwickelt. Die obere Wand wird durch eine Falte eingenommen, vermittelt deren die Allantois in die Darmwand sich fortsetzt; die ventrale Wand besteht aus einer epithelialen, sagittal gestellten Platte, welche die entodermale Wand der Kloake mit dem Ekto-derm verbindet. Das ist die Kloakenmembran, die von der Allantois an bis zum Boden der Kloake sich erstreckt.

Die Kloake erscheint von den Seiten her zusammengedrückt, so dass der transversale Durchmesser klein ist; hauptsächlich sind der vertikale und der sagittale Durchmesser entwickelt. Das Epithel, welches die Wand bildet, besteht aus einer mehrfachen Lage prismatischer Zellen.

Der Hohlraum der Kloake erhält sich nicht; er wird, im Gegensatz zu den Angaben von Rathke und Kēibel, mehr und mehr verengert und schliesslich ganz zum Verschwinden gebracht. Die obere Wand der Kloake nämlich, die Falte, die von der Allantois zum Darm herübergeht, verlängert sich und wächst nach abwärts, in den Kloakenraum hinein. Sie erreicht die dorsale Fläche der Kloakenmembran und verschmilzt mit ihr. Dann ist die Kloake ausgefüllt, das Rektum ist von der Allantois getrennt und beide Räume, die je eine Röhre darstellen, sind durch eine dicke Zellenmasse nach unten hin geschlossen. Diese Zellenmasse ist aus der Verschmelzung der Falte mit der Kloakenmembran hervorgegangen; Tourneux nennt sie „bouchon cloacal“, Kloakenpfropf.

Der Kloakenpfropf wird von einem Höcker eingeschlossen, der sich entsprechend der ventralen Wand der Kloake gebildet hat. Er tritt zuerst am Kopfe der Kloakenmembran auf, wächst kaudalwärts weiter und umschliesst den Kloakenpfropf. Der Höcker wird als „tubercule génital“, Geschlechtshöcker, bezeichnet. Wenn der Kloakenpfropf sich im Geschlechtshöcker

befindet, wird er als Urogenitalplatte benannt. In dieser Platte bilden sich die Kanäle aus, welche für Allantois und Darm die natürlichen Öffnungen darstellen, also Sinus urogenitalis und Rektum.

Die „Aftermembran“ erwähnt Tourneux nicht; an ihrer Stelle beschreibt er eine dicke, sagittal gestellte epitheliale Platte, die er als „Kloakenmembran“ aufführt. Ob diese Kloakenmembran zu der früheren dünnen Aftermembran Beziehungen hat oder ob sie von ihr unabhängig ist, bleibt demnach noch zu untersuchen.

Wichtig ist die Beschreibung eines ventralen Anhangsgebildes des Schwanzendes, nämlich des Genitalhöckers, in den hinein die Kloakenmembran zu liegen kommt; ferner die Angabe, dass innerhalb dieser Kloakenmembran die Ausführungsgänge für Blase und Rektum sich ausbilden. Wenn die Beobachtungen von Tourneux sich bestätigen, so muss die Harnblase lediglich auf die Allantois zurückgeführt werden, sie kann nicht aus der Kloake entstehen.

Kurz nach Tourneux hat Retterer (8, 9) die Kloake der Säuger untersucht und Embryonen von Kaninchen, Meeresschweinchen, Schaf und Schwein benutzt. Er beschreibt die ausgebildete Kloake als einen Hohlraum, in den von der Kopfseite her Darm und Allantois einmünden, während in das Schwanzende ebenfalls zwei Gänge führen, dorsal der Schwanzdarm, ventral der „Kloakengang“ (conduit cloacal), der eine nur virtuelle Lichtung besitzt und sich als ein epithelialer Strang darstellt, der in der Medianebene von der Kloakenwand zum Ektoderm der Bauchwand sich erstreckt. Dieser „conduit cloacal“ ist identisch mit der Kloakenmembran (membrane cloacal) von Tourneux. Die Kloake, am Schwanzende des Stammes gelegen, ist von einer Mesodermklage umschlossen und bewirkt einen Vorsprung der Bauchwand. Von der Chorda dorsalis ist, wie aus den Abbildungen hervorgeht, die Kloake

durch Gefäße und Mesoderm getrennt. Auch der „Kloakengang“ wird von der die Kloake umschliessenden Mesoderm-lage umfasst und liegt in dem erwähnten Vorsprunge der Bauchwand; diesen Vorsprung nennt Retterer „*éminence cloacal*“, Kloakenhöcker; er entspricht dem „Genitalhöcker“ von Tourneux.

Wie entsteht nun „Kloakengang“ und „Kloakenhöcker“? Die Antwort, die Retterer auf diese Frage giebt, beruht mehr auf Annahmen als auf direkten Beobachtungen. Da der Kloakenhöcker durch eine epitheliale Platte, den „Kloakengang“, geteilt ist, ist er als eine bilateral-symmetrische Anlage zu betrachten; diese könnte derart entstanden sein, dass rechts und links von der Medianebene, ventral von der Kloake je eine Falte sich erhebt, nach der Mitte zu vorwächst und sich mit der entgegenkommenden Falte vereinigt. Die Ektodermüberzüge der medialen Flächen würden sich aneinander lagern, verschmelzen und zu einer sagittal stehenden epithelialen Platte vereinigen — das wäre der „Kloakengang“. Derselbe wäre also ektodermaler Herkunft (8, S. 192).

Die Embryonen, welche Retterer vorlagen, zeigten sämtlich schon einen unpaaren Kloakenhöcker; es hat also Retterer die Bildungsweise desselben nicht beobachten können.

Auf die Durchteilung der Kloake und das Schicksal des Kloakenraumes ist Retterer genau eingegangen. Im Gegensatz zu Tourneux stellt er fest, dass die Kloake nicht verschwindet, sondern dass sie sich erhält und zum Teil zum Darm, zum Teil zur Blase hinzutritt. Die Kloake teilt sich dadurch in eine ventrale und eine dorsale Abteilung, dass zwei der Länge nach über die Seitenwand der Kloake verlaufende Falten, die in das Lumen vorspringen, sich einander nähern und vom Kopfe anfangend miteinander verschmelzen. Die Ursache der Faltenbildung ist in zwei mesodermalen Längsleisten gegeben, die näher der dorsalen Wand gelegen sind, entlang der Kloaken-

wand verlaufen, sich verdicken und das Epithel vor sich her treiben (9).

Durch die Aufteilung entstehen aus dem Lumen der Kloake zwei röhrenförmige Räume; der ventrale, „conduit vésico-urétral“, tritt zur Blase hinzu, der dorsale wird zum Rektum und schliesst sich an den Darm an. Sowohl der Sinus urogenitalis (conduit vésico-urétral) als das Rektum sind anfänglich durch das epitheliale Septum des Kloakenhöckers verschlossen; sie eröffnen sich dadurch nach aussen, dass in diesem Septum (lame cloacale, bouchon cloacal von Tourneux, lame uro-génitale, conduit cloacal von Retterer) Kanäle auftreten, die an Sinus urogenitalis und Rektum sich anschliessen und nach aussen hin durchbrechen. Diese Fortsetzungen liegen im Kloakenhöcker, der ja das epitheliale Septum einschliesst; die Ausmündungsstelle der Blase und des Rektums müssen sich also auf der Oberfläche des Kloakenhöckers befinden, sie werden in ihrer Lage durch dieses Organ bestimmt. Daraus aber leitet sich für uns die Folgerung her, dass der Kloakenhöcker und das in ihm liegende Septum, die Urogenitalplatte, irgendwelche Beziehungen zu der ursprünglich vorhandenen „Aftermembran“ besitzen müssen.

Auf solche Erwägungen sind freilich weder Tourneux noch Retterer eingegangen; sie haben an ganz frühe Zustände nicht angeknüpft, wohl deshalb, weil ihnen kein Untersuchungsmaterial aus der ersten Embryonalzeit zu Gebote stand. Sie konnten keine vollständige Geschichte der Kloake geben und ihre Untersuchungen bedurften in dieser Hinsicht der Ergänzung.

Keibel (10) verdanken wir eine nach Möglichkeit vollständige Geschichte der Kloake beim menschlichen Embryo; gerade für die früheste Zeit ist sein Material ziemlich vollständig, und durch die genaue Untersuchung ist eine feste Grundlage geschaffen, auf der alle späteren Arbeiten fussen müssen.

Für die Aufgabe, die ersten Umwandlungen der Kloake und der „Aftermembran“ klar zu stellen, kommen fünf Embryonen in Betracht, deren Länge 3 mm, 4,2 mm, 6,5 mm, 9,1 mm, 11,5 mm beträgt.

Bei dem jüngsten Embryo (3 mm) ist die Kloake geräumig und nimmt den dem Schwanz nächsten Abschnitt des Stammes ein. Sie reicht in dorso-ventraler Richtung von der Chorda bis zum Ektoderm der Bauchwand, ist im transversalen Durchmesser aber abgeplattet, so dass sie die Seitenwände des Stammes nicht berührt. Die ventrale Wand der Kloake besteht median in den beiden unteren Dritteln der Gesamtlänge nur aus Ektoderm und Entoderm; diese Stelle entspricht der „Aftermembran“ der deutschen Autoren; Keibel führt für sie den Namen „Kloakenmembran“ ein. Die Kloakenmembran liegt, von aussen gesehen, in einer seichten Furche, über deren Boden sie sich leistenförmig erhebt. Ein Kloakenhöcker existiert noch nicht.

Das Epithel, welches die Kloake auskleidet, ist entodermaler Abkunft; es sind die Zellen im ventralen Kloakenabschnitt hoch, besonders im Gebiet der Kloakenmembran, „wo man fast den Eindruck hat, als wäre dieses Dickerwerden des Entoderms dadurch gesteigert, dass sich die beiden lateralen Entodermplatten eine Strecke weit aneinander gelegt haben und miteinander verschmolzen sind. Jedenfalls liegen dieselben eine ganze Strecke weit dicht aneinander.“ (10, S. 168.)

Schon beim Embryo von 4,2 mm Länge rückt die Kloake von der Chorda ab und verlagert sich ventralwärts; sie bleibt geräumig, die Kloakenmembran ist lang und ihr oberes Ende liegt „nur ein wenig kaudal vom oberen Ende der Kloake“ (S. 71). Der Wolffsche Gang hat die Kloake erreicht und mündet unterhalb der Mitte, also näher dem Schwanzende, ein; die Einmündungsstelle liegt stark ventral, nahe der Kloakenmembran.

Von diesem Stadium ab wird die Kloake kleiner; sie bleibt

aber auch fernerhin in ihrer ventralen Lage und liegt der Bauchwand an. Die Mündung des Wolffschen Ganges rückt kranialwärts vor; beim Embryo von 6,5 mm mündet er bereits am kranialen Ende der Kloake ein, dicht unter dem Stiel der Allantois. Die Kloakenmembran ist absolut kürzer geworden; sie liegt nicht mehr in einer Furche, sondern „im Niveau der Körperoberfläche“.

Bei älteren Embryonen finden wir keine Kloakenmembran mehr vor; an ihrer Stelle liegt eine sagittal gestellte Epithelplatte, die von der Wand der Kloake bis zum Ektoderm der Bauchwand reicht und in einen höckerartigen Vorsprung der Bauchwand eingelagert ist — den Kloakenhöcker. Dieser ist beim Embryo von 11,5 mm Länge gut ausgebildet; die sagittale Epithelplatte reicht vom Scheitelpunkt des Kloakenhöckers bis zur Schwanzwurzel, nimmt also den kaudalen Abhang des Höckers ein.

Statt der Kloakenmembran also „finden wir jetzt eine in sagittaler Richtung hohe, aber transversal dünne Zellplatte, der man mit Recht den Namen Kloakenplatte beilegen kann. . . . Ektoderm und Entoderm sind in dieser Kloakenplatte nicht mehr abgegrenzt. . . . Kranial endet sie, dicht unter der Spitze des Geschlechtshöckers, mit einem kleinen Epithelhöcker“ (S. 78).

Wenn nun auch festgestellt ist, dass die Kloakenplatte (*bouchon cloacal* von Tourneux, *conduit cloacal* von Retterer) an Stelle der früher vorhandenen Kloakenmembran liegt, so ist über die Art ihrer Bildung nichts bekannt geworden; besonders weiss man nicht, ob diese Platte aus der Kloakenmembran hervorgeht oder ob sie unabhängig von ihr entsteht. Auch der Kloakenhöcker ist unvermittelt aufgetreten; woher er kommt und auf welche Weise er Beziehungen zu der Kloakenplatte erhält, kann nicht gesagt werden. Keibel (10) ist der Ansicht, dass, im Gegensatz zu Retterer, von einer paarigen Anlage des Kloakenhöckers nicht die Rede sein könne. „Freilich ist

anzunehmen, dass das Gebiet, in welchem der Geschlechtshöcker zur Entwicklung kommt, ursprünglich von der Kloakenmembran durchsetzt, die Anlage also zunächst geteilt war“ (S. 140).

Wir haben schon der Annahme von Retterer gedacht, dass die Kloakenplatte gleichzeitig mit dem Kloakenhöcker entstehe, in diesen zu liegen komme und vom Ektoderm abstamme; ihr hat sich Born (11) angeschlossen, aber betont, dass es sich um eine Annahme handle (11, S. 497).

Keibel (10) gesteht zu, dass das thatsächliche Material nicht ausreicht, um diesen Punkt aufzuklären. „Die Frage, wieviel Ektoderm und wieviel Entoderm sich an dem Aufbau der Kloakenplatte beteiligt, muss unentschieden bleiben“ (S. 129).

Es kommt vor allem darauf an, die Entstehung des Kloakenhöckers zu beobachten, weil davon die Gestaltung der Kloakenplatte abhängig ist. Hierüber liegt nur eine kurze Angabe von Reichel (12) vor. Der Kloakenhöcker entsteht als eine einheitliche, unpaare Bildung durch Wucherung der neben der Kloakenmembran gelegenen Weichteile. Während dieser Wucherung verdickt sich auch die Kloakenmembran; ihre Zellen vermehren sich und ordnen sich zu einer sagittal gestellten, schmalen Platte, die in den sich bildenden Höcker zu liegen kommt und ihn in eine rechte und linke Hälfte teilt. Danach wäre die Kloakenplatte nichts anderes als die verdickte Kloakenmembran. Genauere Belege für diese Lehre hat Reichel nicht beigebracht; wir dürfen aussprechen, dass trotz genauer und gründlicher Untersuchungen noch vieles in der Entwicklung der Kloake und ihrer Umgebung unklar geblieben ist.

Wir wollen vor allem drei Fragen aufwerfen, auf die zur Zeit eine befriedigende Antwort nicht gegeben werden kann:

1. Wie entsteht der Kloakenhöcker?
2. Wie entsteht die Kloakenplatte, die den Höcker halbiert?

3. Wie verhält sich die Kloakenplatte zur Kloakenmembran?

Diese Fragen können nur gemeinsam in Angriff genommen werden, da die Bildungen, um die es sich handelt, zusammengehören und miteinander entstehen. Zu ihrer Lösung ist notwendig, die Umwandlungen der Kloake, besonders ihrer ventralen Wand, Schritt für Schritt zu verfolgen; dabei muss die Ausbildung des Kloakenhöckers zur Beobachtung kommen. Auch das Verhalten der Wolffschen Gänge, die Aufteilung der Kloake, die Entstehung von Sinus urogenitalis und Harnblase sollen soweit berücksichtigt werden, als das untersuchte Material zulässt; nur wird auf die darüber gewonnenen Resultate nicht der Hauptwert gelegt.

Da mir ein grösseres Material von Embryonen von *Talpa europaea* zur Verfügung stand, in dem besonders die jüngeren Stadien reichlich vertreten waren, so habe ich es unternommen, an diesem Vertreter der Insektivoren, die bisher noch nicht auf die Kloake hin untersucht sind, die Umwandlungen der Kloake zu studieren, mit besonderer Berücksichtigung der oben gestellten Fragen. Es hatte zuerst auf meinen Vorschlag Herr Dr. Oyama (aus Japan) die Untersuchung im Herbst 1903 begonnen; im Laufe des Winters wurden eine Anzahl von Schnittserien hergestellt, die jüngere und ältere Stadien umfassten. Es ging daraus zunächst hervor, dass die Umbildung der Kloake bei *Talpa* nicht anders erfolge, als bei den Vertretern anderer Säuger-Ordnungen; dass besonders auch hier der Kloakenhöcker und die Kloakenplatte mit einem Schlage auftreten, so dass ihre Entstehung einstweilen dunkel blieb. Es wurde notwendig, eine grössere Anzahl anscheinend gleich weit entwickelter Embryonen zu bearbeiten, in der Hoffnung, so die fehlenden ersten Ausbildungsstadien anzutreffen. Herrn

Oyama war es nicht möglich, diese Forderung zu erfüllen, da er im Mai 1904 genötigt war, heimzureisen; so habe ich es unternommen, die Arbeit hier aufzunehmen und zum Abschluss zu bringen.

Das Untersuchungsmaterial war zum Teil in Pikrin-Schwefelsäure, zum Teil in Formol-Alkohol, zum Teil in Zenkerscher Lösung konserviert. Die Embryonen wurden in Hämalan, einige in Cochenille-Alaun durchgefärbt, in Paraffin eingebettet und in Serien von 0,01 mm Dicke zerlegt. Sämtliche Schnitte einer Serie, die die Kloake getroffen hatten, wurden bei 100-facher Vergrößerung mit dem Abbéschen Apparat gezeichnet und die Pausen der Zeichnungen für jede Serie auf einen besonderen Bogen vereinigt; auf Grund dieser Skizzen wurden Konstruktionen des Medianschnittes und nach Bedürfnis Plattenmodelle angefertigt.

Eine Ordnung der Embryonen nach der Länge ist für die frühen Stadien durch die starke Krümmung derselben ausserordentlich erschwert; eine genaue Messung ist nicht möglich und eine ungenaue hat wenig Wert. Erst wenn die hinteren Extremitäten als Stummel erscheinen, strecken sich die Embryonen etwas; aber auch dann bleibt das Schwanzende stark zusammengekrümmt. Deshalb schon kann man am intakten Embryo die Reliefverhältnisse der Bauchfläche nicht untersuchen; ausserdem wird diese Gegend bei den jungen Stadien durch die stark entwickelte, kugelige Allantois verdeckt, welche in der Konkavität der Schwanzkrümmung liegt. Darum wurde auch von der Herstellung von Zeichnungen vor dem Zerlegen der Embryonen abgesehen; jedes Manipulieren zerstört leicht die Organe, auf welche es bei der Untersuchung ankommt.

Es blieb nur übrig, die Embryonen ungefähr nach der Grösse zu ordnen und die Schnittrichtung so zu wählen, dass

die Kloake möglichst quer getroffen wurde; die Serien wurden für die Darstellung nach der Ausbildung der Kloake geordnet.

Im ganzen sind 18 verschiedene Entwicklungsstufen für die nachfolgende Darstellung verwertet worden, die aus einer grossen Anzahl von Serien ausgewählt wurden. Zwei der betreffenden Serien sind von Herrn Dr. Oyama angefertigt (bezeichnet als Oy. 2 und Oy. 3), die übrigen Serien sind von mir geschnitten und mit Buchstaben bezeichnet, die bei der Beschreibung erwähnt werden sollen. Die Entwicklungsstufen bilden eine fortschreitende Reihe von dem ersten Auftreten der Kloake bis zur vollständigen Aufteilung derselben.

Das jüngste Entwicklungsstadium der Kloake zeigt Embryo Oy. 3 (Taf. 34, Fig. 1; Textfigur 1). Der Embryo war so klein, dass er in Zusammenhang mit der Uteruswand geschnitten werden musste; jedenfalls betrug seine grösste Länge weniger als 1 mm. Die Extremitäten waren noch nicht angelegt; das Schwanzende war um die Längsachse gedreht und ventralwärts umgeschlagen. Die kugelige Allantois bedeckte die Bauchgegend vollständig, so dass deren Relief nicht sichtbar war.

Durch den unterhalb des Abgangs der Allantois gelegenen kaudalen Abschnitt des Darmes sind 10 Querschnitte à 0,01 mm gefallen; fünf davon haben die Kloake, fünf den Schwanzdarm getroffen. Die Kloake beginnt also unmittelbar unterhalb der Verbindung zwischen Allantois und Darm; wir wollen den verbindenden Gang der Kürze halber als „Allantoisstiel“ bezeichnen. Die Kloake ist sehr geräumig, von rundlichem Querschnitt (Textfigur 1); sie nimmt die Mitte des Stammes ein, reicht in sagittaler Richtung vom Ektoderm der Bauchwand bis zur Chorda dorsalis, während ihre Seitenwände durch Mesoderm von dem Ektoderm getrennt werden. Die Durchmesser der Kloake sind grösser als die des Nervenrohres; der sagittale wie der transversale betragen 0,15 mm, nehmen aber nach dem

Schwanzdarm hin ab, so dass der Ausguss der Kloake Kegelform haben würde.

Wie die Textfigur 1 zeigt, ist der Embryo schräg getroffen; deshalb ist auf einer Seite das Cölom angeschnitten, was erst oberhalb der Kloake gelegen ist. Auf diesem frühen Stadium reicht das Cölom noch nicht bis zur Kloake hin; derjenige Abschnitt des Stammes, der die Kloake einschliesst, ist wie der

Textfigur 1.

Talpa. Serie Oy. 3, mittlerer Querschnitt durch die Kloake. Vergr. 100fach
Abbescher Zeichenapparat.

Schwanz ganz kompakt und der Raum innerhalb der ektodermalen Leibeswand ist von Mesoderm eingenommen, welches Nervenrohr, Chorda und Kloake einschliesst (Textfig. 1).

Als eigentliche Wand der Kloake kann nur das Entoderm bezeichnet werden, und dieses zeigt Unterschiede in der Dicke (Taf. 34, Fig. 1). Im dorsalen Abschnitt der Kloake ist das Entoderm niedrig, im ventralen Abschnitt nimmt es beträchtlich

an Höhe zu und erreicht die grösste Dicke im Bereich der Kloakenmembran. Am niedrigsten ist das Entoderm, soweit es mit der Chorda dorsalis in Berührung steht; es wird durch die Chorda etwas in das Lumen der Kloake vorgedrängt (Fig. 1 der Taf. 34). Die entodermale Kloakenwand besteht hier aus einer einfachen Zellenlage und ist etwa 0,01 mm dick. In der dorsalen Hälfte der Kloake etwa wird dieser Durchmesser des Entoderms nicht wesentlich geändert; dann aber nimmt er um so rascher zu, je näher man der Kloakenmembran kommt.

Die Kloakenmembran (Fig. 1 der Taf. 34) bildet einen 0,07 bis 0,08 mm breiten Streifen, der die mittlere Partie der ventralen Kloakenwand einnimmt. Die Kloakenmembran beginnt am Allantoisstiel und erstreckt sich in Länge von 0,06 mm schwanzwärts über die ganze Länge der Kloake hin. Bei der geringen Entwicklung des Kloakenraumes im kraniokaudalen Durchmesser ist also die Kloakenmembran kurz, aber breit; da die Schnitte schräg gefallen sind, erscheint die Membran noch breiter, als sie wirklich ist.

Die Kloakenmembran liegt im Grunde der Amnionhöhle (Fig. 1); sie besteht überall nur aus Ektoderm und Entoderm. Beide Keimblätter grenzen sich auf jedem Schnitt deutlich voneinander ab; man kann sich daher leicht überzeugen, dass das Ektoderm in ihrem Bereich viel dünner ist als das Entoderm. Bei einer Gesamtdicke der Kloakenmembran von 0,04 mm kommen 0,01 mm auf das Ektoderm, der Rest auf das Entoderm; nach dem Schwanzende hin nimmt die Dicke der Membran etwas zu.

Der aus höheren Zellen bestehende ventrale Abschnitt der Kloakenwand zeigt viele Mitosen; im Bereich der Kloakenmembran selbst ist das Entoderm geschichtet, reich an Kernteilungsfiguren. In das Protoplasma der Entodermzellen sind, soweit sie der Kloakenmembran angehören, zahlreiche Körnchen eingelagert, die sich in Hämalaun stark färben; sie kommen in

anderen Regionen nicht vor und sind für die Kloakenmembran charakteristisch.

Das Mesoderm, das der Kloakenwand anliegt, ist von Gefäßen durchzogen, die zur Allantois ziehen; sie laufen eine Strecke weit der Kloakenwand entlang.

Der Schwanzdarm setzt sich durch eine starke Verengung des Lumens gegen die Kloake ab; er liegt der Chorda an, geht also an der dorsalen Wand aus der Kloake hervor und hat durchaus keine Verbindung mit dem Ektoderm. Zwischen Schwanzdarm und Ektoderm schiebt sich eine starke Mesoderm-lage ein.

Die Wolffschen Gänge haben die Gegend der Kloake noch nicht erreicht; auch hierin spricht sich der frühe Entwicklungszustand dieses Stadiums aus. Berücksichtigen wir die Geräumigkeit, die rundliche Form des Lumens der Kloake, den sehr geringen kraniokaudalen Durchmesser, so ergibt sich, dass dieses Stadium von Talpa einen früheren Zustand der Kloake darstellt als das jüngste menschliche Stadium, das Keibel (10) beschrieben und abgebildet hat (Taf. VI, Figg. 40—37). Auch bei dieser menschlichen Kloake ist das Entoderm dorsal niedrig, ventral höher; der Verlauf der Chorda bewirkt eine Vortreibung der dorsalen Kloakenwand in das Lumen hinein; der Unterschied gegenüber dem beschriebenen Stadium von Talpa liegt darin, dass die Kloakenmembran kürzer ist als die Kloake und dass der ventrale Abschnitt der Kloake merklich enger ist als der dorsale, indem sich beim Menschen bereits die Seitenwände der Kloake einander zu nähern begonnen haben. Da diese Annäherung, die zu einer bedeutenden Verkleinerung der Lichtung der Kloake führt, auch bei weiter entwickelten Embryonen von Talpa eintritt, so glaube ich berechtigt zu sein, das Stadium Oy. 3 als dasjenige zu betrachten, das unter den bis jetzt beschriebenen Entwicklungsstadien der Kloake das jüngste ist. Die Kloakenmembran betreffend findet sich Übereinstimmung

bei Mensch und *Talpa* in den Punkten, dass die Membran auch beim Menschen verhältnismässig breit ist, dass das Ektoderm dünn, das Entoderm sehr dick erscheint (10, S. 62—64).

Es ist also bei *Talpa* die Kloake in der ersten Zeit der Ausbildung sehr geräumig, aber von geringer Höhe; ihre ventrale Wand ist in ganzer Länge in die Bauchwand durch Vermittelung der breiten Kloakenmembran eingelassen, während die dorsale Wand von der Chorda unmittelbar berührt wird. Der Schwanzdarm ist kurz und geht unter wesentlicher Abnahme des sagittalen und transversalen Durchmessers aus der Kloake hervor. Die Wolffschen Gänge haben die Gegend der Kloake noch nicht erreicht.

Ein etwas weiter entwickeltes Stadium wird durch Serie a repräsentiert. Der Embryo ist länger als Embryo Oy. 3, besitzt einen gut ausgebildeten Schwanz; die Anlage der hinteren Extremität ist als ganz leicht angedeuteter Wulst kenntlich. Das Schwanzende war stark gekrümmt; indessen haben die Schnitte gerade die Kloake quer getroffen. Durch die Kloake sind neun Schnitte (à 0,01 mm) gefallen; kranialwärts schiesst sich unmittelbar der Allantoisstiel an, der von drei Schnitten getroffen ist. Vom Schwanzdarm ist nur der erste Schnitt erhalten, so dass eine Längenbestimmung unmöglich ist. Die Kloake (Taf. 32/33, Fig. 2) nimmt den mittleren Bezirk des Stammes ein, in dem auch Chorda und Nervenrohr liegen. Sie reicht in sagittaler Richtung von dem Ektoderm der Bauchwand bis zur Chorda, ihr grösster transversaler Durchmesser kommt dem des Nervenrohres gleich. Die dorsale Wand bildet einen leicht gegen die Chorda konvexen Bogen; die ventrale wird durch die Kloakenmembran (Fig. 2, Cl. mb) dargestellt. Beide Seitenwände verlaufen einander parallel von der Kloakenmembran zur dorsalen Wand; sie liegen einander ziemlich nahe, so dass die Lichtung der Kloake einem sagittal gerichteten Spalt gleicht, der nur nahe der Chorda etwas verbreitert erscheint (Fig. 2,

Cl. d). Der kraniokaudale Durchmesser der Kloake beträgt am gehärteten und in Paraffin eingebetteten Objekt 0,09 mm; der grösste Durchmesser der Lichtung, der sagittale, ist 0,2 mm lang. Der transversale Durchmesser des dorsalen Abschnittes beträgt 0,06 mm, der des engeren ventralen Abschnittes (Fig. 2, Cl. v) ist 0,02 mm. Ebenso dick ist das Entoderm, aus dem die Seitenwand des ventralen Abschnittes besteht; die dorsale Wand der Kloake ist am dünnsten und misst 0,012 mm. Ausser an die Chorda grenzt diese Wand auch noch an die beiden Aorten.

Die Kloakenmembran (Fig. 2, Cl. mb) ist 0,02 mm dick; etwa $\frac{3}{4}$ der Dicke kommen auf das Entoderm. Ektoderm und Entoderm sind in der ganzen Länge der Kloakenmembran zu unterscheiden; die Länge derselben ist gleich der Länge der Kloake und es reicht die Kloakenmembran kopfwärts bis zum Allantoisstiel. Die Kloakenmembran ist im Verhältnis zu ihrer Länge schmaler geworden, wie der Vergleich der Figg. 1 und 2 der Tafel, sowie der Textfiguren 1 und 2 ergibt. Das Cölom reicht nicht bis zur Kloake.

Die Wolffschen Gänge haben die Kloake erreicht; beide sind in Berührung mit den Seitenwänden der Kloake, haben sich aber noch nicht mit dem Lumen in Verbindung gesetzt. Die Wolffschen Gänge treten unmittelbar unterhalb des Allantoisstieles an die Kloake heran; sie sind in den kranialsten Schnitt gefallen, der die Kloake getroffen hat (Textfigur 2).

Die Stelle, an der die Wolffschen Gänge die Seitenwand der Kloake treffen, liegt in der Nähe der Kloakenmembran, also ziemlich weit ventral; das letzte Stück eines jeden Ganges verläuft in horizontaler Ebene nach vorn hin und nimmt die Richtung auf die Kloakenmembran.

Dass die Wolffschen Gänge ursprünglich sehr weit ventral in die Kloake einmünden, hat Keibel (10) beobachtet; er fand, dass beim Embryo von 4,2 mm Länge die Kloake von den

Wolffschen Gängen erreicht wird. Bei diesem menschlichen Embryo lag die Einmündungsstelle des Wolffschen Ganges in die Kloake nicht an deren Kopfende, sondern „ziemlich weit kaudal vom kranialen Ende der Kloake“ (10, S. 71). Bei dem beschriebenen Embryo von *Talpa*, Serie a, münden die Wolffschen Gänge in das kraniale Ende der Kloake selbst ein; die

Textfigur 2.

Serie a. Oberster Querschnitt der Kloake; Wolffsche Gänge in Berührung mit der Kloakenwand. Vergr. 100 fach.

gleiche Lage zeigt die Einmündungsstelle bei einem fast gleich entwickelten Embryo von *Talpa*, dem die Serie g angehört. Ausserdem liegt bei diesem Embryo die Stelle, an der die Wolffschen Gänge sich mit der Seitenwand der Kloake verbinden, dicht an der Kloakenmembran, also noch weiter ventral wie bei Embryo a.

Es scheint also nach diesen Befunden, dass ursprünglich bei Talpa die Wolffschen Gänge dicht unterhalb der Allantois in das Kopfende der Kloake eintreten und dass die Einmündungsstelle sehr weit ventral, in unmittelbarer Nähe der Kloakenmembran, gelegen ist. Wir werden aber sehen, dass die Lage der Einmündungsstelle der Wolffschen Gänge sich alsbald ändert.

Sollte für andere Säuger und für den Menschen ein Gleiches zutreffen — worüber noch keine Beobachtungen vorliegen —, so wäre bei dem Embryo von Keibel bereits eine Verlagerung der Wolffschen Gänge eingetreten.

Von dem beschriebenen Stadium (Serie a) an ist die Scheidung des Kloakenraumes in einen weiteren dorsalen, einen engeren ventralen Abschnitt beständig ausgeprägt (vgl. Taf. 32/33, Fig 2, Cl. d und Cl. v). Ebenso finden sich die beiden Abschnitte bei anderen Säugern vor; beim Menschen sind sie sehr deutlich, wie die Abbildungen von Keibel (10) Taf. VI, Figg. 31—34 lehren. Das Epithel des dorsalen Abschnittes ist niedriger als das des ventralen.

Es muss noch hervorgehoben werden, dass die gesamte Kloake in eine dichte Lage von Mesoderm eingelagert ist, welches bis zu derjenigen Frontalebene reicht, die beide Aorten verbindet (Taf. 32/33, Fig. 2). Durch die Kloake wird diese Mesodermanhäufung in eine rechte und eine linke Hälfte geteilt. Es erscheint der die Kloake enthaltende Abschnitt des Stammes unterhalb des Allantoisstieles wie ein solider, rundlicher Wulst.

Im Vergleich zum Stadium Oy. 3 ist die Kloake im kranio-kaudalen Durchmesser gewachsen, die Kloakenmembran mit ihr; diese erstreckt sich über die ganze Länge der ventralen Kloakenwand. Ihr transversaler Durchmesser hat indessen abgenommen, ebenso die Dicke des Entoderms im Bereich der Kloakenmembran; die Membran erscheint mehr wie ein schmaler medianer Streifen. Der transversale Durchmesser der Kloake ist bedeutend

verkleinert; darauf ist einmal die Verdickung der epithelialen Seitenwände im ventralen Abschnitt von Einfluss, noch mehr aber die Mesodermwucherung beiderseits der Kloake, durch welche die Seitenwände des Raumes einander entgegen gedrängt werden müssen.

Das nächste Stadium (Oy. 2) bringt als wichtige Neuerung die Entfernung der dorsalen Kloakenwand von der Chorda, die Verlagerung der Kloake nach der Bauchseite hin.

Die Kloake ist zwischen Schwanzdarm und Allantoisstiel, im kraniokaudalen Durchmesser, 0,12 mm lang; der sagittale Durchmesser der Lichtung beträgt etwa 0,1 mm, der transversale im ventralen Abschnitte 0,016 mm, im dorsalen 0,024 mm. Die Kloakenmembran ist noch so lang wie die Kloake selbst und hat am Wachstum der Kloake teilgenommen. Sie beginnt am Stiel der Allantois; ihre Breite beträgt 0,06 mm, der sagittale Durchmesser ist 0,02 mm, wovon $\frac{4}{5}$ auf das Entoderm kommen. Am kranialen Ende der Kloakenmembran finden sich im Protoplasma der Entodermzellen die schon früher erwähnten stark färbbaren Körnchen vor. Die entodermale Wand der Kloake ist im ventralen Abschnitt 0,016, im dorsalen 0,012 mm dick.

Zwischen die dorsale Wand der Kloake und die Chorda dorsalis hat sich die nun einfache Aorta, umgeben von lockerem Mesoderm, eingelagert. Der Abstand der Kloakenwand von der Chorda beträgt am kaudalen Ende der Kloake 0,05 mm und vergrößert sich kranialwärts vorschreitend bis auf 0,07 mm am Kopfende der Kloake. Oberhalb des Abgangs der Allantois ist der Darm von der Chorda 0,1 mm entfernt.

Die Verbindung der Kloake mit der Bauchwand, die durch die Kloakenmembran dargestellt wird, ist die Ursache, dass die Kloake beim Wachstum der Bauchwand folgt und dass sie ihr dicht anliegt, solange die Kloakenmembran den ursprünglichen Grad ihrer Entwicklung beibehält. Nur die Organe, die sich

kopfwärts von der Kloake bilden, zwischen ihr und der Allantois, sind mit der Bauchwand nicht so fest mehr verbunden.

Beide Wolffschen Gänge stehen mit der Kloake in offener Verbindung; sie treten am kranialen Ende, unmittelbar unterhalb des Allantoisstieles, an die Kloake heran und liegen dabei nahe der Kloakenmembran wie in den früheren Stadien. Die Verbindung der Gänge mit der Kloake ist ziemlich weit, so dass sie durch 2—3 Schnitte der Serie zu verfolgen ist.

Mit dem geschilderten Stadium hat die Kloake, als einheitlicher Raum aufgefasst, ihre höchste Entwicklungsstufe erreicht; von jetzt ab beginnen Prozesse, deren Resultat eine beträchtliche Umgestaltung und schliesslich Aufteilung des Kloakenraumes ist. Es kommt während dieser Vorgänge die Kloake in einen Vorsprung der Bauchgegend, den Kloakenhöcker, zu liegen und macht in dieser neuen Lage ihre Umformung durch.

Durch Auftreten einer frontalen Scheidewand zerfällt die Kloake in einen ventralen Raum, den Sinus urogenitalis, und einen dorsalen, das Rektum; die Kloakenmembran gehört zum Sinus urogenitalis ebenso wie die Wolffschen Gänge. Kopfwärts vom Sinus urogenitalis, zwischen ihm und dem Stiel der Allantois, tritt die Anlage der Harnblase auf; sie bildet sich erst durch Wachstumsvorgänge, die auf die Teilung der Kloake folgen.

Der Sinus urogenitalis verkleinert sein Lumen dadurch, dass die Seitenwände nahe der Kloakenmembran miteinander verkleben und eine mediane, epitheliale Platte bilden, welche zwischen der Kloakenmembran und der ventralen Wand des Sinus urogenitalis liegt — die Kloakenplatte. Die Einmündungsstelle der Wolffschen Gänge in die Kloake erfährt während dieser Vorgänge eine beträchtliche Verlagerung.

Wenn auch die im vorstehenden erwähnten Vorgänge gleichzeitig sich vollziehen, so wird es der Übersichtlichkeit

halber notwendig sein, sie geordnet zu besprechen; auch be dürfen die besser bekannten Prozesse, z. B. die Aufteilung des Kloakenraumes, keiner so genauen Schilderung, wie andere Punkte, von denen wir nur die Verlagerung der Kloake und die Bildung des Kloakenhöckers, die Entstehung der Kloakenplatte, die Wanderung der Einmündungsstelle der Wolffschen Gänge aufführen wollen.

Wir beginnen mit der Besprechung des Verhaltens der Kloake im ganzen, ihrer Räumlichkeit und ihrer Lage.

Textfigur 3.

Modell des Embryo E, nach der Querschnittserie angefertigt und median durchgeschnitten. Lage der Kloake. Der punktierte Kreis zeigt die Lage des Wolffschen Ganges an. Vergr. 33 fach. (Das Modell ist im Massstabe von 100 vergr. angefertigt, die Zeichnung bei der Reproduktion verkleinert.)

Die Untersuchung der Kloake auf Schnittreihen wird für die jetzt massgebenden Entwicklungsstufen durch die sehr starke Zusammenkrümmung der Embryonen erschwert. Die Bauchseite ist stark eingezogen, die Rückenseite entsprechend gewölbt; die der Bauchwand angehörigen Teile, z. B. die Kloakenmembran, werden durch die Krümmung zusammengeschoben, von den Schnitten schräg getroffen; die ganze Kloake, die die Krümmung mitmacht, ändert ihre Lage und ihre Form. Wie Textfigur 3 zeigt, wird die Kloake von dem Nervenrohr gleich-

sam umfasst; sie kommt in die Konkavität der Krümmung zu liegen, vermittelt deren das Nervenrohr in den Schwanz eintritt.

Die Achse des Raumes ist kopfwärts konkav; sie zieht von der Eintrittsstelle des Darmes zu der Stelle hin, an welcher der Schwanzdarm aus der Kloake heraustritt. Die ursprünglich ventrale Kloakenwand sieht kopfwärts, die dorsale Wand schwanzwärts. Nur ein kurzer Abschnitt der ventralen Kloakenwand hängt mit dem Integument der Bauchwand zusammen und liegt in der Tiefe der Bucht, die zwischen Schwanz und Bauchfläche bleibt, der Schwanzbucht; es ist dies die Kloakenmembran.

In die kraniale Wand der Kloake münden Darm und Allantois ein; unterhalb der Kloakenmembran geht der Schwanzdarm, stark verjüngt, aus der Kloake hervor.

Der Schwanzdarm nähert sich im Schwanz selbst der Chorda dorsalis und zieht, dieser entlang laufend, bis zur Schwanzspitze hin.

Die Einmündungsstelle der Wolffschen Gänge ist bedeutend von der Kloakenmembran abgerückt und dorsalwärts verlagert; sie findet sich auf der Seitenwand der Kloake, unterhalb des Verbindungsstückes zwischen Darm und Allantois (Fig. 3). An den Wolffschen Gängen sitzt die kurze, 0,08 mm lange kolbige Nierenknospe an, von einer dicken „Blastemschicht“ umgeben; es fällt wohl das Stadium E von *Talpa* zwischen die beiden von Keibel beschriebenen Entwicklungsstufen menschlicher Embryonen von 4,2 und 6,5 mm Länge, nähert sich aber mehr dem älteren Stadium. Die Differenz in der äusseren Form dürfte auf Rechnung der stärkeren Krümmung von *Talpa* zu setzen sein. (Vgl. Keibel, 10, Taf. III Fig. 4.)

Der Kloakenraum ist eine schmale Spalte, die hauptsächlich im sagittalen, weniger im vertikalen Durchmesser entwickelt ist; der Schwanzdarm ist im Verhältnis zur Kloake ausserordentlich dünn. Die Allantois verläuft dem Darm parallel kranial-

wärts zur Nabelgegend; sie ist an der Serie noch 0,04 mm aufwärts zu verfolgen, aber nicht weiter, da der Embryo in der Nabelgegend beschädigt war. Deshalb konnte am Modell die Allantois nicht vollständig dargestellt werden.

Dem Stadium E stehen noch zwei andere nahe, die in den Serien p und L enthalten sind; Serie p ist im Medianschnitt konstruiert, Serie L ausserdem bei 100facher Vergrösserung modelliert. Bei allen drei Embryonen beginnen sich die hinteren Extremitäten in Gestalt eines flachen Wulstes anzulegen; die Kloake liegt genau zwischen den Anlagen der hinteren Extremität.

Die Krümmung des Schwanzendes hat sich bei den Stadien p und L geändert; der mehr gestreckte Stamm geht vermitteltst einer scharfen Krümmung in den gleichfalls gestreckten Schwanz über; die Bucht zwischen Bauchwand und Schwanz, die Schwanzbucht, ist tiefer geworden, die Kloake gehört hauptsächlich dem Stamme an und ist in der Bauchwand befestigt. Der Schwanzdarm hat die Verbindung mit der Kloake verloren, ist aber noch durch die ganze Länge des Schwanzes zu verfolgen.

Die Durchmesser des Kloakenraumes nehmen nicht weiter zu, sondern werden eher geringer; besonders der dorsale Abschnitt der Kloake, in den der Darm einmündet, nimmt an Höhe ab, während zwischen Kloakenmembran und Allantoisstiel die Kloake hoch bleibt. Die Kloakenmembran gewinnt im vertikalen Durchmesser, vielleicht deshalb, weil die starke Zusammenkrümmung des Stammes zurückgegangen ist und die Membran sich wieder streckt.

Die Mündung der Wolffschen Gänge in die Kloake liegt auf deren Seitenwand, etwas näher dem kranialen als dem kaudalen Ende, also oberhalb der Mitte; von der Kloakenmembran ist die Mündungsstelle weit entfernt und befindet sich in der Nähe der Falte, die den Allantoisstiel vom Darm trennt.

Der Wolffsche Gang ist an der Einmündungsstelle in die Kloake weit; er ist auf den Serien e, p, L von 3—4 Schnitten à 0,01 mm getroffen. Die Nierenknospe geht nahe der Kloake vom medialen Umfange des Ganges ab und liegt annähernd in einer transversalen Ebene, dorsal und lateral von der Kloake.

Es beginnt nun in diesem Entwicklungsstadium die Teilung des Kloakenraumes in zwei Abschnitte, einen ventralen und einen dorsalen. Die Trennung vollzieht sich dadurch, dass der

Textfigur 4.

Serie L, Lage der Kloake, nach dem Modell auf dem Medianschnitt dargestellt. Die Kloake wird durch eine frontale Falte unvollständig geteilt. Der punktierte Kreis bezeichnet die Einmündung des Wolffschen Ganges. Vergr. 33 fach.

Abschnitt der kranialen Wand, der zwischen Darm und Allantois liegt, in Form einer frontal gestellten Falte abwärts wächst; die Falte wird von Mesoderm ausgefüllt (Textfigur 4).

Über die Art, wie diese Falte entsteht, sind die Ansichten noch geteilt. Tourneux (7), der sie als „éperon périneal“ bezeichnet, hält dafür, dass sie von oben nach unten wächst und eine einheitliche, frontal gestellte segelartige Bildung darstellt; Retterer (8, 9) tritt dafür ein, dass die Falte (repli cloacal moyen, cloison recto-urogénitale) durch Verwachsung von

zwei Längsfalten entsteht, die entlang der Seitenwände der Kloake laufen und vom Kopfe ab miteinander verschmelzen. Keibel (5; 10, S. 113—115) hat die Existenz von zwei seitlichen Falten, die die Trennung der Kloake einleiten, für das Meer-schweinchen schon vor Retterer betont; er giebt aber später im Anschluss an Tourneux (13) und an Rathke (1) der Auffassung Ausdruck, dass die seitlichen Längsfalten mit einem frontal gestellten Septum zusammenhängen, dass sie Verlängerungen der Seitenränder dieses Septum sind, welche sich auf den Wänden der Kloake abwärts fortsetzen. Die Falte ist halbmondförmig, seitlich länger als in der Mitte; aber sie ist eine einheitliche Bildung.

Für Talpa ist zu Beginn der Aufteilung der Kloake nur eine einzige, frontal gestellte Falte vorhanden, die sich nach abwärts verlängert (Textfigur 4). Ihre Seitenränder setzen sich nicht auf die Seitenwände der Kloake fort (Stadien E, p, L), das geht aus der Betrachtung der Querschnittreihen ohne weiteres hervor. Wenn allerdings die Falte, die frontale Scheidewand der Kloake, weiter entwickelt ist, so sieht man deutlich, dass kaudalwärts von ihr zwei Vorsprünge der Seitenwand in die Kloake hineinragen, die sich unmittelbar an die Scheidewand anschliessen; ob nun diese Vorsprünge bei dem Wachstum der Falte einfach kaudalwärts weitergeschoben werden oder ob sie durch Verschmelzung miteinander die Falte verlängern, lässt sich aus der Betrachtung der Serien, der Rekonstruktion und der Modellierung, nicht erschliessen, weil diese Technik wohl das Resultat, nicht aber die Art kennen lehrt, auf die es erreicht worden ist. Beide Vorgänge müssen die gleiche Wirkung haben — die Verlängerung der frontalen Kloakenscheidewand.

Die frontale Scheidewand der Kloake ist anfangs kurz und gerade nach unten gerichtet; sehr bald wird sie länger und es richtet sich dann ihr freier Rand ventralwärts; die ventrale

Fläche der Falte wird konkav, die dorsale konvex (Textfigur 4). Dabei ist die Falte ziemlich dick; von der Basis aus — die dem Abstände von Darm und Allantois gleich ist — nimmt sie langsam an Dicke ab. Bis zum freien Rande hin wird die Falte von Mesoderm ausgefüllt; erst bei einer gewissen Ausbildung erstreckt sich das Cölom in diese Mesodermlage hinein.

Textfigur 3 zeigt die frontale Kloakenscheidewand im Beginn der Ausbildung; die kraniale Wand der Kloake senkt sich zwischen Darm und Allantois etwas und ragt in das Lumen der Kloake hinein. Das Stadium, dem Textfigur 4 entnommen ist, ist nur ein wenig weiter entwickelt; die Kloakenscheidewand aber ist deutlich ausgebildet. Sie ist soweit gegen den Boden der Kloake vorgewachsen, dass ihr freier Rand gleichweit vom Boden wie von der Decke des Raumes entfernt ist; die kraniale Hälfte der Kloake ist geteilt, die kaudale ist noch einheitlich. Auf dieser Entwicklungsstufe bleibt die Kloakenscheidewand eine Zeitlang stehen, wie die Serien p, L, m, h, u zeigen; und doch sind diese Serien keineswegs gleichweit entwickelt, wie aus dem Verhalten von Kloakenmembran, Kloakenböcker, Wolffschen Gängen deutlich hervorgeht.

Durch das frontale Septum wird die Teilung der Kloake in zwei ungleich grosse Räume eingeleitet; der dorsale Raum, der zum Darm hinzutritt, ist im allgemeinen kegelförmig, der ventrale, an die Allantois sich anschliessende Kloakenabschnitt ist anfangs ein langer, aber schmaler Spalt. In diesen ventralen Kloakenabschnitt münden die Wolffschen Gänge ein; er bekommt dadurch zunächst die Bedeutung eines Sinus urogenitalis. Ob er mehr darstellt, ob er auch die Anlage der Harnblase umfasst, kann erst später erörtert werden; in diesem frühen Entwicklungsstadium, in dem die Anlage der Niere und des Ureters durch die kurze Nierenknospe dargestellt wird, kann eine Harnblase noch nicht unterschieden werden und es ist fraglich, ob sie in der Kloake oder in der Allantois enthalten ist.

Besonderes Interesse nehmen die Wolffschen Gänge in Anspruch. Ihre Einmündungsstelle grenzt die Harnwege von den vereinigten Ausführungsgängen der Harn- und Geschlechtsorgane, also vom Sinus urogenitalis, ab; die Anlage der Harnblase kann nur kopfwärts von der Einmündungsstelle der Wolffschen Gänge gesucht werden, während alles, was schwanzwärts von ihr liegt, zum Sinus urogenitalis gehören muss. Wir haben schon besprochen, dass gegenüber der ersten Position, möglichst weit ventral, dicht an der Kloakenmembran, die Einmündung der Wolffschen Gänge bedeutend dorsalwärts verlagert ist (Textfigur 3). Sie liegt aber im Bereich der Kloake, keineswegs gehört sie dem Allantoisstiel an. Während die Kloake durch das frontale Septum geteilt wird, zeigt sich, dass die Wolffschen Gänge zum ventralen Abschnitt der Kloake gehören; sie münden in diesen in der Nähe des Septum ein (Textfigur 4) und es liegt die Mündung etwas oberhalb der Mitte des Kloakenraumes, näher der kranialen als der kaudalen Wand. Aus dieser Stellung verlagern sich die Wolffschen Gänge; ihre Einmündung wandert auf der Kloakenwand in kranialer Richtung weiter und nähert sich dem Allantoisstiel. Dabei erhebt sich die Einmündungsstelle des Wolffschen Ganges immer mehr über den freien Rand des frontalen Septum der Kloake; z. B. steht sie in Serie L (Textfigur 4) in der Höhe dieses Randes, liegt bei Serie m 0,1 mm, bei Serie h 0,14 mm, bei Serie q 0,18 mm höher. In allen diesen Serien ist aber nur die kraniale Hälfte der Kloake geteilt; der Rand des Septum ist in m, h, q noch 0,1 mm vom Boden der Kloake entfernt.

Berücksichtigen wir die Entfernung der Einmündungsstelle des Wolffschen Ganges vom Boden der Kloake in derjenigen Frontalebene gemessen, die durch die Wolffschen Gänge gelegt ist, so erhalten wir als Abstände:

für Serie L	. . .	0,13 mm
„ „ m	. . .	0,19 „

für Serie h . . . 0,22 mm

„ „ q . . . 0,28 „

Aus beiden Reihen von Messungen ergibt sich also, dass der Wolffsche Gang binnen kurzer Zeit auf der Seitenwand der Kloake sich beträchtlich kopfwärts verschiebt, während der Kloakenraum nur zur Hälfte geteilt ist. (Alle Masse sind an den Konstruktionen des Medianschnittes genommen und enden im Mittelpunkt der Einmündungsstelle des Wolffschen Ganges; die Lage desselben wurde nach der Schnittserie bestimmt und in die Konstruktion eingetragen.)

Durch das Höherrücken wird der Sinus urogenitalis beträchtlich verlängert; es kommt die Einmündung des Wolffschen Ganges in die Nähe des Allantoisstieles zu liegen — an dieselbe Stelle, die sie anfänglich inne hat und vorübergehend aufgibt.

Die beiden Abteilungen der Kloake, die bestimmt sind, sich dem Darm oder dem Sinus urogenitalis zuzuteilen, unterscheiden sich auch bei *Talpa* durch ihr Epithel.

Im kaudalen Abschnitt, wo die Kloake ungeteilt ist, besteht das Entoderm überall aus mehreren Lagen von Zellen; es ist in der dorsalen Region niedriger als in der ventralen, dort 0,02 mm, hier, nahe der Kloakenmembran, 0,032 mm dick. Die einzelnen Zellen sind kubisch (Taf. 32/33, Fig. 6). Im Sinus urogenitalis finden wir die dorsale Wand, die durch die ventrale Fläche der Kloakenscheidewand gebildet wird und zwischen den Mündungen der Wolffschen Gänge liegt, von niedrigem Epithel überzogen; die Seitenwände haben ein höheres Epithel (Figg. 4, 5 auf Taf. 32/33). Auf der ventralen Fläche der Kloakenscheidewand ist das Epithel einschichtig, 0,008 mm dick; die Zellen sind kubisch und besitzen kuglige Kerne. Im Bereich der Seitenwände des Sinus urogenitalis ist das Epithel mehrschichtig und besteht gleichfalls aus kubischen Zellen. Die Dicke beträgt hier etwa 0,024 mm. Das geschichtete Epithel der Seitenwand geht

ziemlich unvermittelt in das einfache Epithel der dorsalen Wand über (Taf. 32/33, Fig. 4).

Im Darm zeigt die Epithelschicht mehrere Reihen von Kernen übereinander; die das Lumen begrenzenden Zellen sind cylindrisch. Wie verhält sich, während die Aufteilung der Kloake eingeleitet wird, die Kloakenmembran? Diese Frage steht in Beziehung mit der ventralen Verlagerung der Kloake und der Bildung des Kloakenhöckers; beide Punkte müssen bei der Beantwortung Berücksichtigung finden.

Es ist schon besprochen worden, dass der Embryo in den jüngsten Stadien gestreckt ist und sich im Laufe seiner weiteren Ausbildung zusammenkrümmt. Beim gestreckten Embryo ist die Kloake noch kurz, aber geräumig; ihre ventrale Wand wird in ganzer Länge durch die Kloakenmembran gebildet, in welcher Ektoderm und Entoderm deutlich zu unterscheiden sind. Die Kloakenmembran verläuft in diesen Stadien geradlinig vom Allantoisstiel bis zum Anfang des Schwanzdarmes; sie ist anfänglich 0,05 mm, darauf 0,1 mm lang und 0,02 bis 0,03 mm dick, dabei verhältnismässig breit. Die Länge der Kloakenmembran ist gleich der ganzen Länge der Kloake; beide wachsen in gleichem Verhältnis. Infolge der starken Zusammenkrümmung des Embryo, die durch die Textfiguren 3 und 4 veranschaulicht wird, werden die Bauchdecken und die in sie eingelassene Kloakenmembran stark zusammengeschoben; die Membran erleidet eine scheinbare Verkürzung, besonders am kaudalen Ende, das an den Schwanz des Embryo anstösst. Die Membran liegt dann in der dorsalen Wand der Schwanzbucht. In diesen Stadien reicht die Kloakenmembran nicht mehr bis zum Allantoisstiel, sondern liegt 0,05 mm unterhalb desselben; sie rückt also von der Allantois ab.

Das Wachstum der Kloakenmembran ist geringer als das der ganzen Kloake geworden. Die Wachstumsvorgänge der Kloake führen zu einer Verlängerung des Sinus urogenitalis,

wie im vorigen Abschnitt ausgeführt worden ist; sie sind am Höherrücken der Wolffschen Gänge zu erkennen.

Textfigur 4 zeigt indessen, dass die Kloakenmembran im allgemeinen in demselben Niveau sich befindet, in welchem die frontale Kloakenscheidewand gelegen ist; dass sie also die mediane Zone der ventralen Wand des Sinus urogenitalis darstellt, allerdings nur anfänglich der ganzen Höhe dieses Abschnitts entspricht. Die beträchtliche Verlängerung des Sinus urogenitalis hat zur Folge, dass später die Kloakenmembran dem kaudalen Abschnitt des Sinus angehört.

Im Bau der Kloakenmembran tritt nun, von dem Zeitpunkt ab, an welchem die Durchteilung der Kloake beginnt, eine Veränderung ein; sie bleibt in der Bauchwand liegen und hält nach wie vor die Kloake in der Bauchwand fest, aber sie bekommt eine Art von Verstärkung und verliert infolge davon die Verbindung mit dem Lumen des Sinus urogenitalis. Vom Kopfe der Kloakenmembran anfangend, legen sich die entodermalen Seitenwände des Sinus urogenitalis aneinander, verwachsen und bilden eine dicke sagittal gestellte Epithelplatte, die auf der Bauchwand senkrecht steht. Soweit sich diese Epithelplatte ausbildet, verschwindet das Lumen des Sinus urogenitalis; nur der dorsal gelegene Teil der Lichtung bleibt erhalten. Dann erstreckt sich die sagittale Epithelplatte von der Wand des Sinus urogenitalis bis zur Kloakenmembran. Von dieser selbst ist die Platte deshalb schwer zu trennen, weil der entodermale Anteil der Kloakenmembran sich an der Bildung der Platte beteiligt.

Die genannte Epithelplatte beginnt am Kopfe der Kloakenmembran sich zu bilden und braucht eine gewisse Zeit, bis sie das kaudale Ende der Kloakenmembran erreicht hat; über deren Bereich geht sie überhaupt nicht hinaus. Es giebt Stadien, in denen sie nur im Bereich eines Abschnittes der Kloakenmembran vorhanden ist; diese geben Gelegenheit, den Modus ihrer

Ausbildung kennen zu lernen. Mir stehen solche in den Serien, e, p, L zur Verfügung; nur ein Drittel der Epithelplatte ist ausgebildet, im kaudalen Abschnitt der Kloakenmembran fehlt die Platte noch vollständig. Was aus den Serien über die Bildungsweise sich erschliessen lässt, ist folgendes (Taf. 32/33, Figg. 3, 4, 5).

Figg. 3 und 4 sind zwei aufeinander folgende Schnitte durch den Sinus urogenitalis der Serie L; 3 ist der obere (kraniale) Schnitt. Sie zeigen die Bildungsweise der soliden Epithelplatte durch Verwachsung der Seitenwände des Sinus urogenitalis. Fig. 5, der Serie p angehörig, ist der mittelste von den drei Schnitten, die die Epithelplatte in ausgebildetem Zustande getroffen haben. Fig. 3 zeigt bei v, dass die gegenüberliegenden Wände des Sinus urogenitalis eine Strecke weit miteinander verschmolzen sind; diese Stelle liegt soweit als möglich von der Kloakenmembran entfernt dicht an demjenigen Abschnitt des Sinus urogenitalis, der seine Lichtung behält und dann als der ganze Sinus erscheint. Es wird durch diese Verwachsung der entodermalen Flächen ein schmaler ventraler Abschnitt der ursprünglichen Lichtung abgetrennt. Derselbe ist zum Verschwinden bestimmt und man sieht bei A eine Zellgruppe vortreten und auf die gegenüberliegende Wand die Richtung nehmen, welche die Verwachsung der Wände auch dieses ventralen Abschnittes einleitet. Noch weiter ventral ist die Lichtung von protoplasmatischen Fäden durchzogen, die von den Entodermzellen der Wand ausgehen und beide Wände miteinander verbinden. Ähnliche, nur kürzere Fortsätze zeigt auch die Zellgruppe bei A.

Die Zellen zeigen an der bereits verwachsenen Stelle einige Mitosen; das für die Verwachsung erforderliche Zellmaterial wird also durch Vermehrung der Entodermzellen bereit gestellt.

In dem kaudalwärts folgenden Schnitt, den Fig. 4 wiedergiebt, ist die vollständige Lichtung des Sinus urogenitalis noch vor-

handen; an der Grenze der schmalen ventralen und der breiten dorsalen Unterabteilung des Lumens, genau der Verwachsungsstelle v in Fig. 3 entsprechend, kommen aus Zellen gebildete Sprossen einander gegenüber aus den Seitenwänden des Raumes hervor, im Begriffe, sich miteinander zu verbinden (Fig. 4, Zb, Zb). Die Verbindung geschieht zuerst durch Vermittlung protoplasmatischer Zellausläufer. Mitosen deuten auf Zellvermehrung in dem Entoderm, das die schmale ventrale Abteilung des Lumens begrenzt. Da die Bildung der Zellplatte, die wir als „Kloakenplatte“ bezeichnen wollen, von oben nach unten hin weiter geht, haben wir in den kaudal gelegenen Schnitten die frühesten Bildungsstadien vor uns; die in Fig. 4 und 3 wiedergegebenen Zustände der Wandung des Sinus urogenitalis lassen nur die Deutung zu, dass die Seitenwände im Bereich des ventralen, engeren Abschnittes durch Zellmassen miteinander verkleben und dass diese Verklebung soweit dorsal als möglich beginnt. Kranialwärts von den abgebildeten Schnitten ist das Lumen des Sinus urogenitalis im ventralen Abschnitt ganz verschwunden; die Seitenwände sind verwachsen und bilden eine solide, sagittal gestellte Epithelplatte.

Eine solche ist aus Serie p in Fig. 5 dargestellt (Fig. 5 Clpl). Sie entspricht nach Lage und Form genau dem kaudalwärts davon befindlichen, noch offenen Abschnitt des Sinus urogenitalis. Zugleich sieht man ihre Lage zum Ektoderm (Fig. 5 Ekt.), das hier in der Breite der Kloakenplatte zur Kloakenmembran gehört. Offenbar ist der an diesen Ektodermabschnitt angrenzende Entodermbezirk ebenfalls zur Kloakenmembran zu rechnen; er grenzt sich aber gegen das übrige Entoderm, das die Kloakenplatte formiert, nicht ab. Erwägen wir nun, dass die Bildung der Kloakenplatte, d. h. die Verwachsung der Wände des Sinus urogenitalis, soweit dorsal als möglich beginnt, so kann der Anstoss dazu nicht von der Kloakenmembran ausgehen. Im Bereich der Kloakenmembran muss die Verklebung zuletzt,

am spätesten, erfolgen. Sie führt dazu, dass der entodermale Abschnitt dieser Membran unkenntlich wird.

Die Kloakenplatte ist lediglich entodermaler Abkunft; sie geht aus den Seitenwänden des Sinus urogenitalis hervor und bildet sich unabhängig von der Kloakenmembran. Das Entoderm der Kloakenmembran wird in die Kloakenplatte einbezogen. Da sich nun die Kloakenplatte aber nur im Bereich der Kloakenmembran ausbildet und weder kopfwärts noch schwanzwärts über diese Membran hinausgeht, können wir nicht leugnen, dass insofern Beziehungen zwischen Kloakenmembran und Kloakenplatte bestehen, als die Kloakenmembran die Örtlichkeit bestimmt, an der die Kloakenplatte auftritt.

Die Kloakenplatte liegt nur mit ihrer kranialen Hälfte im Sinus urogenitalis; die kaudale Hälfte gehört, wenn die Platte völlig ausgebildet ist, der noch ungeteilten Kloake an und reicht bis zum Schwanzende der Kloake. Hier ist die Platte jedoch schon niedriger als am Kopfende; die Verklebung der Seitenwände reicht nicht soweit dorsalwärts (Taf. 32/33, Fig. 6). Die ursprüngliche Stellung der Kloakenplatte ist derart, dass ihre kraniokaudale Achse ungefähr parallel der Längsachse des Embryo verläuft.

Die Platte kehrt die eine ihrer beiden längeren Seiten der Kloakenmembran, die andere der Lichtung der Kloake zu; die kürzeren Seiten verlaufen transversal und sehen kopf- und schwanzwärts. Die Ausbildung der Kloakenplatte wird dadurch vervollständigt, dass am kranialen wie am kaudalen Ende eine Wucherung des Ektoderms auftritt; dadurch wird je ein epitheliales Ansatzstück gebildet, das die Enden der Platte darstellt.

Die Kloakenplatte hat, wenn sie bis zum Boden der Kloake hin angelegt ist, den höchsten Grad ihrer Ausbildung erreicht; meine Serien m, h, g zeigen sie in diesem Stadium und Text-

figur 5 stellt die Konstruktion des Medianschnittes von Serie m vor.

Die Lage der Einmündung der Wolffschen Gänge gegenüber der Kloakenplatte wechselt, weil während der Ausbildung der Platte die Aufwärtswanderung der Wolffschen Gänge vor sich geht. Ein Vergleich von Textfigur 4 und Textfigur 5 ergibt, wie die Wolffschen Gänge sich dem Kopfende der Kloakenplatte nähern; in Serie g steht die Einmündung 0,15 mm höher als das Kopfende der Kloakenplatte.

Textfigur 5.

Talpa. Serie m. Konstruktion des Medianschnittes der Kloake. Cl. Kloakenplatte. Der punktierte Kreis unterhalb des Stiels der Allantois stellt die Lage der Einmündung des Wolffschen Ganges vor. Zwischen Darm und Allantois liegt die frontale Scheidewand der Kloake. 100fach vergr.

Durch die Bildung der Kloakenplatte wird das Lumen von Sinus urogenitalis und Kloake verkleinert. Der schmale, ventrale Abschnitt der Lichtung verschwindet; die Kloakenplatte ist ein obliteriertes Stück der Kloake. Das geht ohne weiteres aus der Entstehungsweise hervor und ist von grosser Wichtigkeit für die Deutung derjenigen Kanäle, die sich später innerhalb der Kloakenplatte ausbilden. Die weiteren Schicksale der Kloakenplatte werden nun dadurch mit bestimmt, dass die Kloakenplatte in einem Vorsprung der Bauchwand liegt, dem Kloakenhöcker; die Entstehung dieses Höckers, die bisher unbekannt war, muss aufgeklärt werden.

Schon bei Besprechung des Stadiums Oy. 2 ist bemerkt worden, dass die Kloake, wenn sie mit den Wolffschen Gängen in Verbindung getreten ist, von der Chorda sich entfernt, hingegen mit der Bauchwand in Verbindung bleibt, weil sie vermittelt der Kloakenmembran in das Integument befestigt ist. Zwischen Kloake und Chorda legt sich die Aorta abdominalis hinein. Die Kloake rückt also nach der ventralen Seite des Stammes vor. Die Befestigung der Kloake in die Bauchwand ändert sich während der Durchteilung der Kloake und der Ausbildung der Kloakenplatte nicht; im Gegenteil, die Zugehörigkeit der Kloake zur Bauchwand tritt immer deutlicher hervor.

Dorsal und seitlich von der Kloake sammelt sich eine dichte Lage von Mesoderm an (Taf. 32/33, Fig. 2), die Mesodermmasse, die nur im Bereich der Kloakenmembran fehlt, wird durch die Kloake in eine rechte und eine linke Hälfte geteilt; oberhalb der Kloake ist sie einheitlich und umfasst den Stiel der Allantois, sowie die Artt. umbilicales, die sich an diesen Stiel anlegen.

Das Mesoderm nimmt rasch an Masse zu; es entsteht also, durch die um die Kloake herum befindliche Anhäufung von Mesodermzellen bedingt, eine Vortreibung der Bauchwand in der Kloakengegend. Wie Modelle zeigen — ich habe Serie q modelliert — ist die Vortreibung ein anfangs flacher Wulst, in kranio-kaudaler Richtung länger als in transversaler, von elliptischem Umriss. Der Querschnitt (Taf. 32/33, Fig. 6) zeigt, dass der Wulst sich noch kaum gegen den Stamm absetzt, dass aber der sagittale Durchmesser des Stammes hier beträchtlich den transversalen überwiegt. Die Kloake (Cl) teilt den Wulst in eine rechte und eine linke Hälfte; die Kloakenplatte (Fig. 6, Ent) halbiert speziell den am meisten vorragenden Abschnitt des Wulstes. Der Wulst, welcher die Kloake umfasst und kopfwärts eine Strecke weit über sie hinausgeht, ist die erste Anlage des Kloakenhöckers. Das kaudale Ende dieses Höckers entspricht

der Schwanzwurzel; das kraniale liegt unterhalb des Stieles der Allantois, seitlich reicht der Wulst bis zu der Anlage der hinteren Extremitäten.

Der Kloakenhöcker prägt sich deutlicher aus, indem die Mesodermwucherung weiter geht, aber auf die Umgebung der Kloake sich beschränkt; er wird kegelförmig, mit oberer Basis und setzt sich durch eine Rinne gegen die Umgebung ab. Die Rinne läuft jederseits von der Schwanzwurzel aus nach oben und lateralwärts, sie nimmt an Tiefe dabei ab, so dass ihr laterales Ende seicht ist.

Ein Modell der Serie O, das ich bei 100facher Vergrößerung angefertigt habe, zeigt diese Verhältnisse mit aller Deutlichkeit. Der Kloakenhöcker ist ein vom Stamme durch zwei tiefe Furchen abgesetzter, kegelförmiger Vorsprung geworden, der bis unterhalb des Nabels hinaufreicht (Fig. 9 auf Taf. 34). Die beiden Furchen konvergieren nach der Schwanzwurzel zu und schneiden, indem sie sich vereinigen, zwischen Kloakenhöcker und Schwanz ein. Dadurch wird der Höcker gegen Schwanz und hintere Extremitäten scharf abgesetzt. Der sagittale und der transversale Durchmesser des Kloakenhöckers sind annähernd so gross wie die entsprechenden Durchmesser des Stammes; und wie der Stamm Chorda und Nervenrohr nebst der Aorta enthält, so finden sich im Kloakenhöcker Darm, Sinus urogenitalis, in den Allantois und Wolffsche Gänge eintreten, und weiter kaudalwärts der Rest der Kloake, der noch nicht durchgeteilt ist. Während Allantois, Darm und der kraniale Abschnitt des Sinus urogenitalis von Mesoderm umgeben werden, ist der kaudale Abschnitt des Sinus urogenitalis und die Kloake in der ventralen Mittellinie durch eine Epithelplatte an das Ektoderm befestigt; diese Platte, die Kloakenplatte, halbiert den kaudalen Abschnitt des Kloakenhöckers. Sie stösst an die im Integument liegende Kloakenmembran an (Fig. 9, Cl m b).

Der Kloakenhöcker vergrössert sich durch Wachstum, und

setzt sich immer mehr gegen den Stamm ab; die Kegelform prägt sich vollständig aus, (Taf. 32/33, Fig. 7). Die Spitze des Kegels sieht kaudalwärts, die Basis kopfwärts; die Basis ist durch eine tiefe Furche von der Bauchwand getrennt, die Spitze ist ganz frei, so dass zwischen ihr und dem Schwanz eine tiefe Bucht bleibt. Der Kloakenhöcker beginnt zu einem gliedartigen Anhang des Stammes sich umzubilden.

Es muss berücksichtigt werden, dass der Kloakenhöcker von Anfang an kranialwärts über die Kloakenmembran hinausgeht, dass also nur seine kaudale Abteilung die Kloakenplatte einschliesst und von dieser geteilt wird. Die kraniale Abteilung des Höckers ist ein einfacher, flach gewölbter Wulst, der unterhalb der Nabelöffnung beginnt und sich weniger deutlich gegen die Bauchwand absetzt, als der kaudale Abschnitt, der die Kloakenplatte enthält. Die Kloakenmembran nimmt den medianen Abschnitt des Kloakenhöckers ein; sie liegt da, wo die Kloakenplatte auf das Ektoderm auftrifft und entspricht an Länge dieser Platte. Das alles folgt aus der eingehenden Darstellung von der Bildung der Kloakenplatte und des Kloakenhöckers, die oben gegeben ist.

Über die Entstehung der Kloakenplatte und des Kloakenhöckers sind bisher nur Vermutungen geäußert worden, da keinem Beobachter eine ausreichende Reihe von Ausbildungsstadien vorgelegen hat. Retterer, und ihm folgend Born, hatten die Hypothese aufgestellt, der Höcker entstehe durch Vereinigung von 2 Vorsprüngen, die neben der Kloakenmembran entstehen und mit den einander zugewandten medialen Flächen verschmelzen sollten; die verschmolzenen Ektodermflächen würden dann ein epitheliales Septum des Höckers bilden; das „ektodermale Septum“ würde ventral von der Kloakenplatte liegen und diese in die Wand der Kloake und des Sinus urogenitalis zurückdrängen. Reichel nahm an, dass das Septum des Höckers, die Kloakenplatte, durch Wucherung der Kloakenmembran entstehe, dass der Höcker unpaar,

also einheitlich, sich anlege, und nur Keibel, der die Bildungsweise der Kloakenplatte nicht im einzelnen verfolgen konnte, hatte sich dahin ausgesprochen, dass die Platte auf die Kloakenmembran zurückzuführen sei und dass diese sich dadurch verdicke, dass „sich die lateralen Entodermplatten eine Strecke weit aneinanderlegen“ (10, S. 68). Positiv spricht sich Fleischmann (14) für die entodermale Herkunft der Kloakenplatte aus: „ich bin durch das Studium vieler Schnittserien bestimmt worden, die Hauptmasse der Kloakenmembran oder Kloakenplatte als entodermale Zellen anzusehen, welche von einer einschichtigen Ektodermlage bedeckt sind“ (14, S. 660).

Aus meiner Darstellung geht hervor, dass von einer Erhebung der Bauchwand neben der Kloakenmembran keine Rede ist; dass der Kloakenhöcker unpaar entsteht, als Vorwölbung der Bauchwand im Bereich der Kloake und dass die Kloakenmembran dabei sich nicht ihrer Lage nach ändert. Das Septum des Höckers, die Kloakenplatte, ist entodermaler Herkunft und entsteht durch Verwachsung des Entoderms im Bereich des ventralen Abschnittes der Kloake. Da die Bildung der Kloakenplatte soweit als möglich von der Kloakenmembran entfernt beginnt, kann von der Kloakenmembran nicht gut der Anstoss zur Bildung genannter Platte ausgehen; es geht nicht an, zu sagen, die Kloakenplatte entstehe durch Wucherung der Kloakenmembran.

Die Bildung der Kloakenplatte erfolgt aber nur soweit, als die Wand der Kloake von der Kloakenmembran gebildet wird. Kloakenmembran und Kloakenplatte sind aber niemals identisch; das möchte ich gegenüber der Äusserung Fleischmanns hervorheben.

Die Verlagerung der Kloakenplatte.

Schon wenn der Kloakenhöcker erst angedeutet ist, enthält er die Kloake und den Sinus urogenitalis, sowie den Darm;

Textfigur 6.

Drei Schemata, die die Lageveränderung der Kloakenplatte illustrieren. a bezeichnet die ursprüngliche, b eine intermediäre, c die endgültige Stellung derselben. X kraniales Ende der Kloakenmembran. Kl. Kloake. Coe. Coelom. a nach Serie g, b nach Serie O, c nach Serie V entworfen.

die Kloakenplatte halbiert die kaudale Abteilung der Anlage des Höckers und verbindet die ventrale Wand der Kloake und des Sinus urogenitalis mit der Kloakenmembran. Das kaudale Ende dieser Membran berührt die Schwanzwurzel, das kraniale entspricht ungefähr dem Scheitelpunkt des Höckers (Textfig. 6, a, X). Die Kloakenplatte liegt hauptsächlich in der ventralen Wand der Kloake. Diese Verhältnisse sind in Textfig. 6, a schematisch dargestellt; das Schema ist in enger Anlehnung an ein Plattenmodell der Serie g, sowie an die Konstruktion des Medianschnittes dieser Serie entworfen.

Aus dieser Lage wird die Kloakenplatte bald verdrängt sie kommt in den Boden der Kloake (Fig. 6, b) und kehrt schliesslich der Kloake eine schmale Seite zu, während die an die Kloakenmembran anstossende Kante dem Schwanz des Embryo zugewandt ist (Textfigur 6, c). Die Kloakenplatte dreht sich derart abwärts, dass das kaudale Ende an seiner Stelle bleibt, das kraniale sich um fast 180° senkt. Die Verlagerung der Kloakenplatte vollzieht sich gleichzeitig mit der Ausbildung des Kloakenhöckers und wird durch dessen Wachstum bewirkt. Mir stehen aus diesen Stadien fünf Serien zur Verfügung (Q, o, v, r, n), von denen o, n, v modelliert sind; von allen ist der Medianschnitt konstruiert.

Vom ersten Auftreten des Kloakenhöckers an lassen sich seine beiden Abteilungen, die kraniale und die kaudale, unterscheiden. Die kraniale Abteilung besteht aus Mesoderm, welches die Allantois und den Sinus urogenitalis vom Ektoderm der Bauchwand trennt (in den Figuren punktiert dargestellt). Die kaudale Abteilung, am Scheitelpunkt des Höckers beginnend, ist dadurch charakterisiert, dass sie die Kloake umschliesst und durch diese sowie die sich anschliessende Kloakenplatte in zwei Hälften geteilt wird.

Der Kloakenhöcker wächst hauptsächlich durch Verdickung der Mesoderm Lage, also durch Massenzunahme der kranialen

Abteilung. Der Scheitelpunkt der Kloakenplatte wird nach abwärts gedrängt, die Platte nimmt eine mehr horizontale Stellung an (Textfigur 6, b) und verschiebt sich gegenüber dem Lumen der Kloake derart, dass sie den Boden des Raumes bildet; die Kloake ist schon ziemlich schmal, nicht breiter als die Kloakenplatte. Allmählich nimmt der Kloakenhöcker, dessen Wachstum weiter geht, die Kegelform an; seine Längsachse steht fast vertikal. Der Scheitelpunkt des Höckers bildet die Spitze des Kegels, der Höcker legt sich ventral vor den Schwanz des Embryo (Fig. 6, c). Es ist klar, dass dabei die Kloakenmembran dem Schwanz zugekehrt ist und dass die Kloakenplatte, von der Schwanzwurzel zum Scheitel des Höckers reichend, mit ihrer längsten Achse in der Fortsetzung der Achse des Sinus urogenitalis steht. Sie liegt noch im Boden des Kloakenraumes, kehrt diesem aber die kürzere Kante zu. Da nun die Kloakenplatte nichts weiter ist, als ein Stück Kloake, das durch Zusammenlegung der Wände seine Lichtung verloren hat, so sieht man, wie das geschlossene Stück der Kloake durch eine ziemlich einfache Verlagerung schliesslich eine endständige Stellung bekommt und sich schwanzwärts an den noch ein Lumen besitzenden Rest der Kloake anlegt.

Mit der Kloakenmembran bleibt aber die Kloakenplatte nach wie vor in Verbindung.

Die Kloake nebst den in sie einmündenden Gängen wird bei den geschilderten Vorgängen nicht in ihren Lagebeziehungen oder ihrer Stellung verändert; es hat das Wachstum des Kloakenhöckers also lediglich Einfluss auf die Gestaltung des Bodestückes der Kloake.

Die Lage der Kloake nebst der Kloakenplatte, sowie von Darm und Sinus urogenitalis innerhalb des Kloakenhöckers sind sehr gut an Figur 8 der Tafel 32/33 zu sehen, die nach einem

Plattenmodell der Serie n gezeichnet ist. Die Kloake ist durch die Kloakenplatte verlängert; in Wirklichkeit ist sie sehr kurz, da die Aufteilung in Darm und Blase fast vollendet ist. Die Kloake ist vermittelt der Kloakenplatte an das Ektoderm des Höckers im Bereich der Kloakenmembran befestigt, im übrigen ganz von Mesoderm umgeben.

Um das Verhalten der Lichtung zu übersehen, ist die Konstruktion des Medianschnittes am meisten geeignet. Textfigur 7

Textfigur 7.

Konstruktion des Medianschnittes von Serie V. 100 fach Vergr.

gibt den Medianschnitt des Kloakenhöckers und der in ihm enthaltenen Organe von dem Stadium, das in Serie v vorliegt.

Die Lichtung der Kloake ist zu einem engen Gange geworden, der den Darm mit dem Sinus urogenitalis verbindet; der Gang wird schwanzwärts von der Kloakenplatte begrenzt, kopfwärts von der frontalen Scheidewand der Kloake, die zwischen Darm und Sinus urogenitalis als breite Falte hineinragt. Reichel

hat diesen Rest des Kloakenlumens als „Kloakengang“ bezeichnet. Die Grenze des Kloakenganges gegen den Sinus urogenitalis wird da zu suchen sein, wo die Kloakenplatte in eine einfache Epithellage übergeht (Textfigur 7, a); von hier geht der Sinus vorwärts-aufwärts bis zur Einmündung des Wolffschen Ganges. Der Sinus urogenitalis ist kein cylindrischer Gang, sondern ist stark verbreitert; sein Lumen ist halbmondförmig. Die Wolffschen Gänge münden am höchsten Punkt des Sinus urogenitalis ein; da ihre Mündung nicht in den Medianschnitt fällt, so musste der Gang an der betreffenden Stelle eingezeichnet werden. Es wird durch Textfigur 7 das bedeutende Längenwachstum des Sinus urogenitalis veranschaulicht; der Sinus muss ganz auf die Kloake zurückgeführt werden, da die kraniale Grenze — die Mündung des Wolffschen Ganges — ursprünglich der Kloakenwand angehört und bei Beginn der Durchteilung der Mitte der Kloake entspricht (vgl. Textfiguren 3 und 4).

Woher stammt nun aber die Verbindung des Sinus urogenitalis mit der Allantois, die Strecke zwischen Wolffschem Gang und Allantois der Fig. 7? Sie muss die Anlage der Harnblase darstellen, die aber um diese frühe Zeit bei *Talpa* noch nicht sich gesondert hat. Es ist sehr wohl möglich, dass sie auch von der Kloake her stammt und aus demjenigen Kloakenabschnitt hervorgeht, der kopfwärts von der Einmündungsstelle der Wolffschen Gänge liegt und zugleich mit dieser durch das Wachstum nach der Allantois zu verschoben wird. Andererseits aber könnte die Blasenanlage auch der Allantois zuzurechnen sein, wenn die Wolffschen Gänge durch das Wachstum aus dem Bereich der Kloake verschoben würden bis an die Allantois hin. Es ist nicht möglich, bei *Talpa* die Frage „Woher stammt die Anlage der Blase?“ sicher zu entscheiden; es fehlt die Möglichkeit, die Allantois scharf abzugrenzen. Die Niere ist um diese Zeit erst im Beginn der Entwicklung, der Ureter mündet in den Wolffschen Gang ein. Jedenfalls bleibt, solange

die Kloake nicht vollständig aufgeteilt ist, die Anlage der Blase kurz; der Sinus urogenitalis dagegen wächst ganz bedeutend in die Länge und es muss dieses Wachstum bei beiden Geschlechtern eintreten, da ich es bei allen Embryonen gefunden habe und ich nicht annehmen kann, dass in der grossen Anzahl der untersuchten Individuen nur ein einziges Geschlecht vertreten gewesen wäre. Eine Bestimmung des Geschlechts aus der Anlage der Geschlechtsdrüse ist in dieser frühen Zeit noch nicht möglich.

Zum vollständigen Verschwinden der Kloake wäre notwendig, dass der Scheitelpunkt der frontalen Scheidewand, also die Stelle, wo das Epithel des Darmes auf die Scheidewand übergeht, mit der Kloakenplatte sich vereinigt (Textfigur 7, b). Der Hauptteil der Kloake würde dann zum Sinus urogenitalis hinzutreten, nur ein kleiner Abschnitt an den Darm sich anschliessen. Wie sich in Wirklichkeit die Trennung der Kloake vollzieht, kann ich nicht angeben; es liegt auch nicht in meinem Plane, für jetzt auf die Bildung der Harnröhre, der Analöffnung und des Dammes einzugehen. Vielleicht kann ich später dieses nachholen.

Da wir konstatiert haben, dass die Kloakenmembran im Integument zwar liegen bleibt, aber auf den Kloakenhöcker gelangt und auf ihm stark verlagert wird, so dass sie zuletzt sich gegenüber dem Schwanz befindet, so haben wir damit erwiesen, dass auch bei *Talpa* die Kloakenmembran die Stelle anzeigt, an der der After später sich bilden wird (vgl. Textfigur 6 und 7). Bei Säugern liegt ausserdem noch die Urogenitalöffnung im Bereich der Kloakenmembran.

Wir haben aber auch nachweisen können, dass die Lagebeziehungen der Kloakenmembran zu der Kloake und den Organen, die aus der Kloake hervorgehen, im Laufe der Entwicklung andere werden. Ursprünglich bildet die Kloakenmembran die ventrale Wand der ganzen Kloake bis zum Al-

lantoisstiel; reisst sie in diesem Stadium ein, so wird alles, was aus der Kloake wird, einen medianen Spalt aufweisen, ebenso der Kloakenhöcker in seiner ganzen Länge; es würde resultieren: Bauch-Blasenspalte, Spalte des Sinus urogenitalis, des Geschlechtsgliedes; die Symphyse würde nicht zur Ausbildung kommen. Später, wenn die Aufteilung der Kloake beginnt, gehört die Kloakenmembran nur noch zur Kloake und zum kaudalen Abschnitt des Sinus urogenitalis (Textfigur 6, a, b, c). Sie liegt im Überzug des Kloakenhöckers, nimmt aber nur die kaudale Hälfte ein. Trotzdem, dass die Membran durch die Kloakenplatte verstärkt wird, könnte sie durch irgend ein Trauma zum Reißen gebracht werden; dann würde der Defekt sich auf den Kloakenhöcker und den Sinus urogenitalis beschränken, die Blase und die Bauchwand aber nicht berühren. Da mir keine Missbildungen des Urogenitalapparates von *Talpa* zu Gebote stehen, kann ich nur deswegen den Versuch machen, auf die Verwertung der bei *Talpa* gemachten Beobachtungen für die Erklärung der Missbildungen beim Menschen hinzuweisen, weil die Vorgänge beim menschlichen Embryo sehr ähnlich denen bei *Talpa* sind. Die Verlagerung der Kloakenmembran nebst der Kloakenplatte vollzieht sich beim Menschen so wie beim Maulwurf; man vergleiche die Figuren, die Keibel (10) auf Tafel 3 und 4 giebt, mit meiner Darstellung. Fig. 1, Taf. III stellt die ursprüngliche Lage der Kloakenmembran dar; ebenso Fig. 3a. In Fig. 6, Taf. III liegt die Kloakenmembran, verstärkt durch die Kloakenplatte, bereits auf dem kaudalen Abhang des Kloakenhöckers und in Fig. 7 und Fig. 9 der Taf. IV sehen wir die Kloakenmembran dem Schwanz zugekehrt, entsprechend meinen Textfiguren 6c und 7.

Man sollte annehmen, dass die Kloakenmembran, wenn sie erst durch die Kloakenplatte verstärkt ist, vor einem Einreißen gesichert sei; ich möchte aber einer Beobachtung erwähnen, die mir zeigt, dass die Kloakenplatte in ihrer Ausbildung zurück-

bleiben kann. In Serie u, welche ungefähr dem Embryo der Textfigur 5 entspricht, ist die Verwachsung der Wände des Sinus urogenitalis, die zur Bildung der Kloake führt, zum grössten Teil unterblieben; die ventrale Wand der Kloake und des angrenzenden Abschnittes vom Sinus urogenitalis wird in der Mittellinie nur von der dünnen Kloakenmembran gebildet. Die Schwäche dieses Wandabschnittes schafft offenbar eine „Prädisposition“ für ein Einreissen und daraus würde eine Missbildung entstehen, die wohl als Hypospadie zu charakterisieren wäre.

Die zu Anfang der Untersuchung aufgeworfenen Fragen sind in vorstehenden Ausführungen beantwortet; damit ist diese Arbeit zu einem gewissen Abschluss gebracht. Eine vorläufige Mitteilung, die nicht alle Resultate umfasst, ist in den Sitzungsberichten der Gesellschaft zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaften zu Marburg erschienen (15).

Erklärung der Abbildungen auf Tafel 32, 33, 34.

Fig. 1. *Talpa*. Serie Oy. 3. Querschnitt der Kloake, der Mitte entsprechend. Vergr. 350fach. Nur die nächste Umgebung der Kloake ist gezeichnet. Ekt. Ektoderm. Mes. Mesoderm. G. G. G. Gefäße, die zur Allantois ziehen. Die übrigen Bezeichnungen an der Figur selbst.

Fig. 2. *Talpa*. Serie a. Querschnitt der Kloake, vierter Schnitt unterhalb des Allantoisstiels. Vergr. 250fach. Nr. Nervenrohr. Ch. Chorda dorsalis. Ao. Aorta (paarig). Cl. d. dorsaler Abschnitt der Kloake. Cl. v. ventraler Abschnitt der Kloake. Cl. mb. Kloakenmembran. Ekt. Ektoderm.

Fig. 3. *Talpa*. Serie L. Bildung der Kloakenplatte durch Verwachsung der Wände des Sinus urogenitalis. S. u. Sinus urogenitalis, dorsaler Abschnitt, dessen Lumen sich erhält. V. Verwachsung der Seitenwände des schmäleren, ventralen Abschnitts. Ent. Entodermale Seitenwand des Sinus urogenitalis. Bei A eine Gruppe von Zellen, die in das Lumen hinein vorspringen. Vergr. 350fach.

Fig. 4. *Talpa*. Serie L. Der auf Fig. 3 schwanzwärts folgende Schnitt der Serie. S. u. offen bleibender Abschnitt des Sinus urogenitalis. Z. V., Z. V. zellige Versprünge der Wandung, die ähnlichen Vorsprüngen der gegenüberliegenden Wand entgegenkommen. Diese Stelle entspricht dem völlig verwachsenen Abschnitt V in Fig. 3. Ent. Entodermale Seitenwand des ventralen Abschnittes des Sinus urogenitalis mit einigen Mitosen. Vergr. 350fach.

Fig. 5. *Talpa*. Serie p. Mittlerer Schnitt durch die fertig ausgebildete Kloakenplatte und den Sinus urogenitalis. S. u. Lumen des Sinus urogenitalis. Clpl. Epitheliale Kloakenplatte, durch völlige Verklebung der Wände des ventralen Abschnittes vom Sinus urogenitalis entstanden; sie zeigt Mitosen. Ekt. Ektoderm der Kloakenmembran. Vergr. 350fach.

Fig. 6. *Talpa*. Serie q. Querschnitt der Kloake unterhalb der frontalen Scheidewand der Kloake. Ekt. Ektoderm der Kloakenmembran. Ent. Kloakenplatte. Cl. Kloake. Ch. Chorda dorsalis. Mes. Mesoderm, die die Kloake umgibt und die Grundlage des Kloakenhöckers bildet. Vergr. 350fach.

Fig. 7. *Talpa*. Serie n. Modell des Kloakenhöckers und des ihn tragenden Abschnittes vom Stamm. Von aussen gesehen, Vergr. 100fach. Man sieht im Höcker liegend, Darm und Blasenanlage, die durch einen Querschnitt eröffnet sind; der Querschnitt ist durch die Mündungen der Wolffschen Gänge gelegt. In die Allantois, die ventralwärts aus der Blasenanlage hervorgeht, ist eine Sonde eingeführt. Die Blasenanlage ist noch sehr klein. Nr. Nervenrohr. D. Darm. W. G. Wolffscher Gang, Einmündungsstelle. Bl. Blasenanlage. All. Sonde, die in die Allantois eingeführt ist. Cl. H. Kloakenhöcker. Clm. Kloakenmembran.

Fig. 8. Ansicht desselben Modells von innen; die linke Wand des Stammes und des Kloakenhöckers ist entfernt, um die Lage der Kloake im Höcker zu zeigen. Clm. Kloakenmembran. All. Sonde, in die Allantois eingeführt. Cl. H. Wand des Kloakenhöckers. D. Darm. Nr. Nervenrohr. Die obere Wand des Sinus urogenitalis und der Blasenanlage ist entfernt, um einen Einblick in den Hohlraum zu ermöglichen.

Fig. 9. Modell der Serie O, bei 100facher Vergrößerung angefertigt. Ansicht von der linken Seite. Kloakenhöcker. St. Stamm. Cl. H. Kloakenhöcker. F. Furche, die ihn vom Stamm trennt. Clmb. Kloakenmembran, die kaudale Hälfte des Höckers einnehmend. D. Darmkanal. A. Anlage der Blase, die von der Allantois nicht trennbar ist. W. G. Wolffscher Gang.

Litteratur.

1. H. Rathke, Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Tiere. Bd. I. 1832. Dritte Abhandlung: Untersuchungen über die Geschlechtswerkzeuge der Säugetiere. S. 45—92.
 2. Gasser, Über die Entwicklung der Allantois, der Müllerschen Gänge und des Afters. Habilitationsschrift, Marburg 1874.
 3. Strahl, Zur Bildung der Kloake des Kaninchenembryo. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1886.
 4. Bonnet, Über die Entwicklung der Allantois und die Bildung des Afters bei den Wiederkäuern. Anat. Anz. 1888.
 5. Keibel, Die Entwicklungsvorgänge am hinteren Ende des Meerschweinchenembryo. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. 1888.
 6. Lieberkühn, Querschnitte von der Anlage der Allantois und der Harnblase von Meerschweinchenembryonen. Sitz.-Ber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw. Marburg 1882. Nr. 4. S. 79.
 7. Tourneux, Sur les premiers développements du cloaque, du tubercule génital et de l'anus. Journ. de l'Anatomie et de la Physiologie 1888. pag. 503—518.
 8. Retterer, Sur l'origine et l'évolution de la région ano-génitale des mammifères. Journ. de l'Anat. et de la Physiologie 1890. C. 2 et 3.
 9. Derselbe, Mode du cloisonnement du cloaque chez le cobaye. Bibliographie anatomique 1. année 1893. pag. 184.
 10. Keibel, Zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Urogenitalapparates. Arch. f. Anat. 1896. Ferner: Über die Entwicklung von Harnblase, Harnröhre und Damm beim Menschen. Verh. d. anat. Ges. 9. Versammlung, Basel 1895.
 11. Born, Die Entwicklung der Ableitungswege des Urogenitalapparates und des Damms bei den Säugetieren. Merkel-Bonnet, Ergeb. d. Anat. Bd. 3. 1894.
 12. Reichel, Die Entstehung der Missbildungen von Harnblase und Harnröhre. Arch. f. klin. Chirurgie Bd. 46. 1893.
 13. Tourneux, Sur le mode de cloisonnement du cloaque et sur la formation de la cloison recto-urogénitale. Bibliographie anatom. 2. année. 1894. pag. 99—100.
 14. Fleischmann, Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten. Morphol. Jahrb. Bd. 30. 1902.
 15. Disse, Über die Entwicklung des Kloakenhöckers bei *Talpa Europaea*. Sitz.-Ber. d. Ges. z. Beförderung d. gesamten Naturwissensch. zu Marburg. 1904. Nr. 5. Juni.
-