

AUS DEM ANATOMISCHEN INSTITUT ZU GÖTTINGEN.

ÜBER DIE
ENTWICKELUNG DER KAUMUSKULATUR
BEIM SCHWEIN.

VON

CAND. MED. KARL REUTER.

Mit 10 Figuren auf Tafel XV, XVI.

Die embryologische Forschung richtet ihre Blicke gegenwärtig mit Vorliebe auf die ersten Entwicklungsvorgänge der Organismen, um dabei von phylogenetischem wie ontogenetischem Standpunkte aus grundlegende Thatsachen zu Tage zu fördern. Es ist daher leicht erklärlich, wenn ein grosser Teil jener Fragen, die sich auf spätere Stadien, speziell die Organogenie, beziehen noch ihrer Beantwortung harren. Auch eine Untersuchung der Entstehung der Kaumuskulatur, welche den Gegenstand der vorliegenden Untersuchung bilden soll, ist noch kaum in Angriff genommen, indem in der Litteratur, soweit ich sehe, nur eine einzige Spezialarbeit über diesen Gegenstand, die von Kaczander¹⁾ existiert. Diese Arbeit bezieht sich lediglich auf das Hühnchen; bei der Verschiedenheit der in Frage stehenden Gebilde bei Vogel und Säugetier können die dort niedergelegten Resultate nicht ohne weiteres auf den Menschen übertragen werden, es schien daher geboten, die Untersuchung auch an einem Säugetier durchzuführen und zwar um eine möglichst einwandfreie Reihe von Stadien zu erhalten, an einem und demselben Säugetier.

Dass ich gerade das Schwein zu meinen Untersuchungen verwandte, hatte seinen Grund lediglich darin, dass die Beschaffung des Materiales für diese Species am leichtesten war.

1) J. Kaczander, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Kaumuskulatur. Mitteilungen aus dem embryol. Institute der k. k. Universität Wien. Neue Folge, 1. Heft 1885, pag. 17.

— Beitrag zur Lehre über die Entwicklung der Kaumuskeln. Anat. Anzeiger Bd. 6, 1891, pag. 224.

Ein Teil der von mir untersuchten Embryonen entstammt der Sammlung von Embryonen und Schnittserien des anatomischen Institutes in Göttingen, die mir für meine Zwecke freundlichst zur Verfügung gestellt war. Ein anderer Teil wurde mir durch die Freundlichkeit des Herrn Tierarzt Kabitz, dem ich dafür meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte, im Hannoverschen Schlachthaus gesammelt.

Als Fixierungsmittel wurden Pikrinschwefelsäure, Formol, Müllersche Flüssigkeit, Salpetersäure und Zenkersche Flüssigkeit der Reihe nach versucht. Ich muss die letztere für das beste erklären. Ganz besonders bei den jüngeren Stadien liefert die Zenkersche Flüssigkeit die schönsten und klarsten Bilder.

Die ausgewaschenen, eventuell noch mit Jodalkohol von Sublimatniederschlägen befreiten Objekte wurden meist mit Hämatoxylin durchgefärbt, mit Alaunlösung entfärbt und in Alkohol von steigendem Prozentgehalt sorgfältig gehärtet, dann folgte Einbettung in Paraffin.

Die Schnittdicke bewegt sich bei den einzelnen Serien in den Grenzen von 15—25 μ ; die Richtung ist durchweg eine frontale, senkrecht zum Verlauf des Unterkiefers.

Bei Embryonen von cirka 6—15 cm Länge wurde vorerst die makroskopische Präparation ausgeführt. Dabei ergab sich für die Entwicklung nur, dass die gleichmässige Wachstumszunahme der bereits völlig fertig entwickelten Muskulatur mit dem Gesamtwachstum gleichen Schritt hält. Bei jüngeren Stadien lässt die ausserordentliche Weichheit und Verletzlichkeit der embryonalen Gewebe diese Präparation nicht mehr zu, und man ist gezwungen, zum Mikrotom zu greifen, und, falls man die körperlichen Verhältnisse vor Augen geführt haben will, Rekonstruktionen des in Frage kommenden Bezirks vorzunehmen. Das letztere habe ich mit Ausnahme des ersten und letzten Stadiums bei allen in Schnitte zerlegten Embryonen nach dem bekannten Plattenmodellierverfahren ausgeführt (Fig. 4, 5, 6).

Ich wende mich nun zur Beschreibung der einzelnen untersuchten Stadien und bemerke gleich eingangs, dass es nötig war, auch die für die Kaumuskulatur bestimmten Nerven auf das genaueste zu berücksichtigen, da es sich sehr bald herausstellte, dass sie bei der Entwicklung eine nicht unwichtige Rolle spielen, was man ja auch a priori erwarten durfte.

Erstes Stadium. (Fig. 1, a, b; Fig. 7.)

Von dem allerjüngsten Stadium stand mir eine Reihe von Exemplaren einer und derselben Tracht zur Verfügung, die sich in ihrer Entwicklungsstufe nur um ein ganz Geringes von einander unterschieden. Eine Schätzung des Alters soll ganz unterbleiben, sie soll durch eine Beschreibung des äusseren Entwicklungszustandes ersetzt werden (Fig. 1). Die Embryonen messen, nachdem sie in Zenkerscher Flüssigkeit fixiert und in 70%igem Alkohol gehärtet waren, vom Nacken bis zum Steiss 12 mm, vom Scheitel bis zum Steiss 13 mm, in gerader Linie, vom Stirnfortsatz bis zur Schwanzspitze in Krümmung 36 mm.

Das Amnion umgiebt den Embryo nierenförmig, der Nabelstrang ist circa 5 mm lang. In der Gegend der oberen Extremitätenstummel, die soeben ihre erste Gliederung in zwei Abschnitte erhalten, ruft das Herz eine starke Vorwölbung des Leibes hervor. Die Urwirbel sind äusserlich zu erkennen. Das äussere Ohr beginnt sich soeben durch Höckerbildung anzulegen. Der Oberkieferfortsatz, noch nicht bei allen Exemplaren mit dem Stirnassenfortsatz völlig verwachsen, drängt sich wulstig unterhalb des Auges vor. Die Kopf- und Nackenkrümmung ist sehr scharf ausgeprägt, die Brückenbeuge ist noch nicht eingetreten. Das Stadium ist kaum älter als Keibels Fig. 65¹⁾. Der Scheitel der Linse berührt an einer kleinen Stelle noch das

1) F. Keibel, Studium zur Entwicklungsgeschichte des Schweines. II. Morpholog. Arbeiten, herausg. von Schwalbe Bd. V, 1895.

Ektoderm; von den Seiten schiebt sich das Mesoderm schon vor. — Die Dicke der Schnitte beträgt 15 μ .

Von der Kaumuskulatur ist in diesem Stadium noch keine Spur zu erkennen. An der kritischen Stelle, das heisst an der Seite des Vorderkopfes findet man unter der Epidermis und zwischen Gehör und Augenbläschen, an der Wurzel des Mandibularbogens ein dichtes Keimgewebe, dessen grosse runde Kerne eng aneinander liegen, ohne durch erkennbares Protoplasma von einander getrennt zu sein.

Dieses Keimgewebe, dazu bestimmt, ausser den Kaumuskeln noch den Meckelschen Knorpel mit den Gehörknöchelchen, Reichertschen Knorpel, die primär bindegewebige, sekundär knöcherne Anlage des Unterkiefers und den Processus mastoideus zu bilden, ist noch ganz undifferenziert. Ausser zahlreichen Kernteilungsfiguren bemerkt man nichts, als hier und da eine Stelle, an welcher die Zellen vielleicht noch etwas gedrängter liegen als im übrigen, ohne dass es jedoch schon gelingt, solche Stellen deutlich abzugrenzen.

Den Wegweiser für eine Lokalisierung müssen deshalb die Nerven abgeben, welche bereits eine relativ weit vorgeschrittene Entwicklung zeigen.

Um sie herum ist das Gewebe am dichtesten, und der dritte Ast des Trigeminus, der unten seitwärts aus dem Ganglion kommend in den Mandibularbogen eintritt, ist von dichten Zellmassen umgeben.

Verfolgt man diesen Nerven nach seinem Austritt aus dem Ganglion, so findet man nach kurzem Verlauf lateralwärts und nach unten unterhalb des Auges die erste Andeutung eines abgehenden Astes (Fig. 7 \times). Derselbe übernimmt später die Innervation des M. temporalis-masseter und tritt in eine Keimzone ein, aus der sich in der Folge die beiden genannten Muskeln entwickeln. Medianwärts giebt er sodann, weiter von reichlichen protoplasmatischen Zellen umgeben, die mit den obigen

zusammenhängen und sich später zu den *Mm. pterygoidei* entwickeln, die zugehörigen Äste ab; darauf den im spitzen Winkel mit ihm nach vorn verlaufenden *N. buccinatorius* und den nach aussen gehenden *N. auriculo-temporalis*. Die kurze Strecke, an welcher diese Äste abgegeben werden, ist in Fig. 1 a durch einen Punkt markiert. Der Hauptstamm, der *N. inframaxillaris* behält seine ursprüngliche Richtung bei und giebt dann weiter vorn noch zwei Äste ab, den *N. mylohyoideus* und *lingualis*, die beide medianwärts scheinbar selbständig verlaufen und enden. Ich bemerke dies speziell für den letzteren, welcher in diesem Stadium getrennt von der *Chorda tympani*, die aus dem zweiten Kiemenbogen kommend, nach oben und innen parallel mit ihm geht, in der Zunge ausläuft. Alle Äste, welche später Muskeln innervieren sollen, verschwinden schliesslich zwischen den Keimzellen, ohne dass man ihr Ende mit Sicherheit nachzuweisen vermöchte.

Der einzige Zellkomplex, welcher in der ganzen Gegend schärfer abgegrenzt hervortritt, ist der, aus welchen sich später der Meckelsche Knorpel entwickelt. Derselbe verliert sich nach oben und unten, so dass die Annahme gerechtfertigt erscheint, dass seine Differenzierung an der genannten Stelle beginnt und von hier aus nach vorn und hinten zu fortschreitet.

Die Stelle der Kaumuskelanlage unterscheidet sich in bemerkenswerter Weise von der Anlage der in ihrer Nachbarschaft entstehenden Augenmuskeln. Diese letzteren bestehen aus spindelförmigen Zellen mit länglichen Kernen und lassen eine deutlich streifige Anordnung der ganzen Anlage erkennen. Ein Zusammenhang mit der Kaumuskelanlage ist nicht zu erkennen, sie sind von dieser durch das Ganglion und den zweiten Ast des Trigemini getrennt (Fig. 7).

Zweites Stadium. (Fig. 2, Fig. 4, Fig. 8.)

Bei dem nun zu beschreibenden Stadium (Fig. 2) beträgt die Nacken-Steisslänge in gerader Linie gemessen 16 mm. Die Urwirbel sind äusserlich nur noch in der Steissregion zu erkennen. Durch die vollständig eingetretene Brückenbeuge hat der Kopf seine gedrungene Form erhalten. Auge und Ohrmuschel sind relativ näher aneinander gerückt, und die Schnauze beginnt ihre charakteristische Form anzunehmen. Das Stadium deckt sich ziemlich mit Keibels Fig. 67. Behandlung und Schnittrichtung waren hier ebenso, wie bei den Embryonen des ersten Stadiums. Das Studium der Schnitte erweist, dass nun bereits eine deutliche Differenzierung der Kaumusculatur eingetreten ist; auch der Meckelsche Knorpel ist schon deutlich als dichter Zellhaufen zu erkennen, wenn ihm auch vorläufig der Charakter als Knorpelgewebe noch fehlt (Fig. 8).

Die Nerven sind bedeutend kräftiger geworden, und in der Gegend, wo die Nn. temporalis, massetericus und pterygoidei den Stamm verlassen, liegt nun ein Gewebe, welches — wie die Augenmuskeln des ersten Stadiums — aus Zellen mit langgestreckten dunklen Kernen und reichlichem, mit Eosin nur schwach färbbarem Protoplasma besteht. Es bildet die gemeinsame, als ein Ganzes zusammenhängende Anlage der Kaumusculatur, welche besonders an der Rekonstruktion wie ein umgekehrtes Y erscheint, dessen beide Schenkel nach unten auf einem noch undifferenzierten dichten Gewebe reiten, das nachher zum Processus coronoideus des Unterkiefers wird (Fig. 4).

Die Elemente dieses primitiven Muskelgewebes zeigen sich radiär zur Unterkieferanlage angeordnet (Fig. 8).

Sie sind untermischt mit zahlreichen der oben beschriebenen Bildungszellen und überall da, wohin sie ausstrahlen, verlieren sie sich mit feinen Endigungen im umliegenden Gewebe, ziemlich weite Lücken zwischen sich lassend, die bewirken, dass bei

schwacher Vergrößerung das dunklere Muskelgewebe von einer hellen Zone umsäumt erscheint.

Die Schenkel des **Y** bilden sich später zum Masseter und den Pterygoidei aus, während sich der Stiel zum Temporalis entwickelt. Dass dies trotz der gänzlich mangelnden Abgrenzung im Bereich der ganzen Anlage gesagt werden kann, liegt wieder in der leichten Verfolgbarkeit der Nerven und man wird gewiss keinem Widerspruch begegnen, wenn man die Behauptung aufstellt, dass alles, was an Muskulatur den scharf und deutlich zu erkennenden *N. massetericus* umgiebt, als Masseter anzusprechen ist. *M. temporalis* und *Pterygoideus externus* beginnt der *N. buccinatorius* von einander zu scheiden (Fig. 4, 8), entsprechend den Verhältnissen in der Anatomie des ausgebildeten Tieres. Der *Pterygoideus internus* ist vom *externus* durch den *N. inframaxillaris* geschieden, wie Fig. 8 deutlich beweist. Unterhalb des *N. inframaxillaris* liegt der in geringem Abstand parallel mit ihm verlaufende Meckelsche Knorpel.

Von einer Insertion der Muskulatur an demselben kann gar nicht die Rede sein. Lateralwärts ist derselbe von dem Masseter durch die breite bindegewebige Anlage des Unterkiefers getrennt, welche sich halbmondförmig um ihn herumlegt (Fig. 4). Nach innen dagegen, wo ihm die *Mm. pterygoidei* direkt aufliegen, ist deutlich an den einzelnen Schnitten zu erkennen, dass die primitiven Muskelfasern ihm gleichsam ausweichend in dem umgebenden Keimgewebe sich verlieren. So sendet der *Pterygoideus externus* seine Fasern noch oberhalb vom Meckelschen Knorpel direkt zum Unterkiefer, die des *internus* dagegen laufen daran vorbei nach vorn und unten in undifferenziertes Gewebe aus, um später, wenn die äussere Unterkieferlamelle sich besser entwickelt und um den Meckelschen Knorpel herumgelegt hat, diese zu erreichen. Ich halte es nicht für zweckmässig, bei diesem Stadium von einem Ursprung oder Ansatz der Muskulatur nach den Prinzipien der makroskopischen

Anatomie zu reden. Von einem Processus pterygoideus ist hier überhaupt noch nichts zu sehen, die Schädelkapsel ist noch nicht vorgebildet und die bindegewebige Anlage des Unterkiefers ist noch so wenig abgegrenzt, dass man auch sie nicht im obigen Sinne bezeichnen könnte, ohne einer richtigen Vorstellung Gewalt anzuthun¹⁾.

Die Betrachtung des Modells (Fig. 4) zeigt die Einzelheiten noch deutlicher, wie die Schnitte. Man sieht an ihm, wie das obere Ende der Muskelanlage unmittelbar neben dem Ganglion trigemini gelegen ist und schräg nach vorne absteigend die Unterkieferanlage erreicht, durch welche sie nun geteilt und nach aussen und innen abgelenkt wird. Die Muskulatur nebst dem N. massetericus drücken dabei von oben derart auf dieselbe, dass sie einsinkt und sich in zwei Zinken teilt, von welchen der vordere,

1) Um über die Ausdehnung und Gestaltung der Muskelanlage besser ins Klare kommen zu können, habe ich schon bei diesem Stadium die Modellierung vorgenommen. Hier machte sie ganz besondere Schwierigkeiten dadurch, dass es beim Aufzeichnen der Schnitte schlechterdings unmöglich war, eine völlig scharfe Grenze zwischen Muskulatur, Bindegewebe und dem noch undifferenzierten Keimgewebe der Unterkieferanlage zu finden, sodass eine völlige Deckung der Zeichnungen möglich gewesen wäre. Es ist ja leicht einzusehen dass, je jünger die Stadien, um so verwaschener die Bilder sind, die man von den einzelnen Schnitten bekommt, weil die Differenzierung der Gewebe noch keine so vollständige ist. Um hier die den wahren Verhältnissen am nächsten kommenden Grenzlinien zwischen den einzelnen Teilen wirklich sicher zu bestimmen, muss man die Schnitte in der Vergrößerung mit einander bequem vergleichen können; und so entschloss ich mich zu der sehr mühsamen Arbeit, die sämtlichen in Betracht kommenden Schnitte der Serie einzeln zu photographieren, und nach den vorliegenden Photogrammen die zum Modellieren dienenden Zeichnungen anzufertigen. Ich benützte dazu keine Trockenplatten, sondern Dr. Alberts farbenempfindliche Kollodiumemulsion. Die erlangten Negative liessen nichts zu wünschen übrig. Relativ am besten bekam ich die scharf und deutlich hervortretenden Nerven, weniger gut die Muskulatur und am schwierigsten die verwaschenen Umrisse des noch in der Entwicklung zurückstehenden Bildungsgewebes des Unterkiefers, dessen Grenzen ich auch hier wieder nur unter besonderer Beachtung des Nervenverlaufs ziehen musste, wofern nicht schon die Muskeln oder der Meckelsche Knorpel die nötigen Anhaltspunkte gaben.

mediale von der Muskulatur umfasst wird und den Processus coronoideus zu bilden bestimmt ist, während der hintere den Gelenkfortsatz bildet, welcher sich ohne Trennung in die nach vorne verlaufende Jochbogenanlage fortsetzt. Der gegen die Fortsätze leicht gebogene Stiel (Angulus) der Unterkieferanlage bildet den Körper des Unterkiefers, der in Form einer nach aussen gebogenen Lamelle sich um den Meckelschen Knorpel herumlegt. Das Ganze macht den Eindruck zweier in einander gesteckter zweizinkiger Gabeln. Da wo die Zinken in einander ruhen, tritt der dritte Ast des Quintus mit seinen Verzweigungen von innen her an die Muskulatur heran; und an dieser Stelle haben wir den ruhenden Punkt für das fernere Wachstum zu suchen. Ein Vergleich der älteren Modelle wird dies am besten lehren.

Zwei feine Nervenästchen treten an dieser Stelle (in Fig. 4 nicht sichtbar) zum *M. temporalis*, zugleich geht von hier der um den Processus coronoideus des Unterkiefers sich herumwindende *N. massetericus*, indem er die *Incisura mandibularis* vertieft, zu seinem Muskel. *M. pterygoideus internus* und *externus* erhalten von derselben Teilungsstelle ihre Nervenzweige, und nach vorn und unten geht als Fortsetzung des Hauptstammes der *N. inframaxillaris*, der parallel mit dem Meckelschen Knorpel oberhalb desselben verläuft. Dass er, sowie der *N. buccinatorius*, bestimmt ist, bei der Trennung der *Mm. pterygoidei* von der Anlage des *Temporalis* eine Rolle zu spielen, wurde schon bemerkt, für letztere ist dies auch an Fig. 4 deutlich zu sehen.

Auch das Verhalten der vom *N. inframaxillaris* sich abzweigenden Nervenäste, des *N. auriculo-temporalis*, des *N. lingualis* und *mylohyoideus* gegenüber dem Meckelschen Knorpel lässt sich mit Leichtigkeit an dem Modell erkennen. Der erstgenannte Nerv geht lateralwärts zwischen Meckelschem Knorpel und Unterkieferanlage hindurch nach aussen und oben zur Schläfe. Der *N. lingualis* hingegen vereinigt sich mit der parallel

und dicht am Meckelschen Knorpel sich hinziehenden Chorda und geht medianwärts über den genannten Knorpel hinweglaufend durch sein Ganglion hindurch zur Zunge. Der N. mylohyoideus dagegen läuft dem N. auriculo-temporalis entsprechend wieder lateralwärts um den Meckelschen Knorpel herum und dann nach vorn und innen zum gleichnamigen Muskel. Der N. lingualis grenzt in diesem Stadium nach vorn hin den M. pterygoideus internus ab. Erst später wird er von dem nach vorn und unten dem Unterkiefer entgegen sich ausdehnenden Muskel umwachsen, wie es den Verhältnissen am ausgebildeten Tier entspricht.

Der Nervenverlauf entspricht ganz dem Bilde, welches Dixon¹⁾ von den Verzweigungen des dritten Astes des Trigemini eines — allerdings etwas älteren — menschlichen Fötus giebt.

Drittes Stadium. (Fig. 5, Fig. 9).

Behandlung und Herstellung der Schnitte stimmt mit der des vorliegenden Stadiums überein. Die Embryonen messen vom Nacken bis zum Steiss 18 mm. Auf der Milchleiste sind noch keine Warzen zu erkennen; das Auge ist noch nicht geschlossen, die Schnauze nimmt immer mehr die charakteristische Form an. Trotzdem, dass dieses Stadium mit dem vorigen im äusseren Habitus ganz übereinstimmt und nur wenig grösser ist, fällt doch beim Betrachten der Serie sofort die grössere Klarheit der Bilder auf, die durch die deutlichere Differenzierung der Gewebe hervorgerufen wird.

Die Anlage des Unterkiefergewebes ist lockerer geworden und gleicht dem umliegenden weitmaschigeren Bindegewebe, von dem sie aber durch einen dichten Kranz von spindelför-

¹⁾ Fr. Dixon, On the development of the branches of the fifth cranial nerve in man. Scientific transactions of the Royal Dublin Society. Vol. VI, Ser. II, 1896.

migen langgestreckten Zellen ziemlich scharf abgegrenzt ist. Der Unterkiefer besitzt noch keine Spur von einem Knochenkern, indessen lässt ein nach vorn in der Gegend des Abganges des *N. mylohyoideus* in seinem Innern gelegener dichter Zellkomplex die Stelle erkennen, von wo aus sich die zuerst auftretende Knochenlamelle bilden wird (Fig. 9 Os mandibulare).

Deutlicher tritt jetzt auch die Anlage des Flügelfortsatzes auf in Gestalt eines gleichseitigen Dreiecks, das seine Spitze den *Mm. pterygoidei* entgegenkehrt, die sich an die Schenkel ansetzen (Fig. 9, 5).

Von besonderem Interesse ist es, dass jetzt die Faserrichtung der Muskelanlage nicht mehr eine allenthalben gleichmässig zur Unterkieferanlage radiär gestellte ist, sondern dass nun die einzelnen Muskeln beginnen, sich hierin von einander zu unterscheiden (Fig. 5).

Die Fasern des *M. pterygoideus internus* sind mehr nach unten gerichtet, und erreichen unterhalb des Meckelschen Knorpels das Unterkiefergewebe. Sie schliessen den *N. lingualis* ganz ein. Dicht unter dem Flügelfortsatz sieht man einen im Entstehen begriffenen Komplex von Muskelfasern, der vom *M. pterygoideus internus* durch seinen spitzwinklig gerichteten Faserverlauf deutlich geschieden werden kann. Aus ihm bilden sich wahrscheinlich die Gaumen- event. Schlundmuskeln aus. (Fig. 9, b.) Der *M. pterygoideus externus* hat einen mehr horizontalen Faserverlauf erhalten zur äusseren Seite des Flügelbeins hin. An der Stelle, wo beide *Pterygoidei* früher zusammenhingen, liegt der *N. inframaxillaris* von Bindegewebe umgeben, das die entstandene Lücke ausfüllt. Unter dem Nerven liegt der nun vollständig als Knorpelgewebe charakterisierte Meckelsche Fortsatz. Er wird scharf durch ein bindegewebiges Perichondrium umgrenzt (Fig. 9).

Pterygoideus externus und *Temporalis* sind von einander durch den *N. buccinatorius* völlig getrennt worden, während

im Gegensatz dazu Masseter und Temporalis noch wie von Anfang an mit einander zusammenhängen.

Das zu diesem Stadium angefertigte Modell (Fig. 5) ergibt, dass der Temporalis-Masseter an Umfang zugenommen hat. Er liegt zwar noch nicht wie beim ausgebildeten Tier flach und ausgebreitet am Schädeldach, sondern mehr rundlich und wurstförmig neben dem Trigeminalganglion. Nach hinten ist er nicht erheblich weiter ausgedehnt wie beim vorigen Stadium, dagegen ist der vordere Teil des Doppelmuskels, der Masseter, bedeutend gewachsen und erreicht in seiner Ausdehnung nach vorn und unten hin den unteren Rand des Unterkiefers, denselben aussen vom Processus coronoideus bis über den Angulus hinaus bedeckend und in seinem oberen Teil selbst bedeckt, vom Jochfortsatz.

Man bekommt hierbei den Eindruck, als ob er die gemeinschaftliche bindegewebige Anlage des Jochfortsatzes und des Unterkiefers gleichsam von oben her auseinanderdrängend in seinem Wachstum nach vorn und unten vorrückte.

Von den beiden Mm. pterygoidei hat der Internus am meisten an Ausdehnung nach vorn und unten zugenommen, während der Externus, sowie die mediale Seite des vorderen Temporalis noch im Wachstum ziemlich zurückstehen.

Dem Verhalten der Nerven ist im allgemeinen nichts wesentlich Neues hinzuzufügen. Infolge des Gesamtwachstums der ganzen Kiefergegend haben sie natürlich ebenfalls an Ausdehnung zugenommen, doch ist auf den Querschnitten ihr Umfang im Verhältnis zu der massiger ausgebildeten Muskulatur gering. Man kann jetzt schon ohne besondere Beachtung der Nerven die beiden Mm. pterygoidei von einander und vom Temporalis deutlich unterscheiden infolge der eingetretenen Richtungsänderung ihres Faserverlaufs und der dadurch entstandenen von Bindegewebe, Nerven und Gefäßen ausgefüllten Lücken (Fig. 9).

Viertes Stadium. (Fig. 3, Fig. 6).

Das jetzt folgende vierte Stadium trägt auf der Milchleiste bereits die deutlich sichtbare Reihe der Warzen. Seine Länge beträgt vom Nacken bis zum Steiss 22 mm. Fixiert wurden die Embryonen in Pikrinschwefelsäure und nach Paraffineinbettung in Schnitte von 25 μ Dicke zerlegt. Die Färbung geschah wie sonst mit Hämatoxylin und Eosin. Das Stadium ist etwas jünger als Keibels Figur 68.

Man erkennt unter dem Mikroskop sofort die Zunahme des Gesamtwachstums aller Teile, nur die Nervenstränge, welche vordem so beträchtlich vorausgeeilt waren, treten im Querschnitt jetzt ganz bedeutend zurück. Der Unterkiefer ist sehr viel grösser geworden. Er ist gegen seine Umgebung durch die erwähnte Zellenlage noch weit schärfer abgegrenzt und enthält jetzt in dem vorderen Teil des Körpers eine einzige, deutlich als solche zu erkennende Knochenlamelle. Die Ausdehnung des Unterkiefers hat bewirkt, dass die medialen Muskeln noch mehr von einander getrennt sind. Temporalis und Masseter dagegen hängen immer noch als ein untrennbares Ganzes zusammen.

Die Anlage der äusseren Flügelbeinlamelle, die mit dem Keilbeinkörper in Verbindung steht, beginnt sich in Knorpel umzuwandeln, und die mediale Platte ist als Fortsetzung des inneren Randes des *M. pterygoideus internus* in Gestalt dichterem Bindegewebes zu sehen und liegt mehr nach vorn.

Die Betrachtung des zugehörigen Modells ergibt eine relative Wachstumsvermehrung beim Masseter und *Pterygoideus internus*. Auch die mediale vordere Partie des Temporalis ist grösser geworden. *M. pterygoideus externus* bleibt zwar der kleinste, hat aber trotzdem auch an Ausdehnung gewonnen.

Der Unterkiefer zeigt jetzt in der Gegend des Angulus eine etwas schärfere Knickung. Er hängt noch immer mit dem

Jochbogen zusammen, indessen beginnt hier bereits ein Sondereungsprozess, der zur Ausbildung des Gelenkes führen wird.

Fünftes Stadium.

Dasselbe gleicht dem vorigen äusserlich ganz bis auf die Grösse. Es misst vom Steiss bis zum Nacken 50 mm, wurde fixiert in Sublimat-Eisessig, mit Boraxkarmin durchgefärbt und nach dem Schneiden in Paraffin mit Thionin nachgefärbt.

Man erkennt hier wiederum auf den ersten Blick eine bedeutende Zunahme des Gesamtwachstums bei allen in Frage kommenden Muskeln. Bis auf Temporalis und Masseter sind sämtliche Muskeln wie vorher und noch schärfer von einander gesondert durch weitmaschiges Bindegewebe und ihren verschiedenartigen Faserverlauf.

Relativ am meisten zugenommen hat wieder der Masseter, während die übrigen in demselben Verhältnis geblieben sind. Der Unterkiefer mit seiner Knochenlamelle hat sich auch bedeutend vergrössert, und der hintere Teil des Processus zygomaticus hat einen Ossifikationspunkt erhalten. Der äussere Flügelfortsatz des Keilbeins ist jetzt rein knorpelig präformiert, während der innere bindegewebig und noch ohne Knochenpunkt nach vorn von ihm liegt.

Der histologische Bau der Muskulatur ist in den drei letztbeschriebenen Stadien ganz der gleiche. Wir finden die beschriebenen primitiven Fasern ohne Querstreifung vor. Je älter das Stadium, um so grösser ist ihr Durchmesser. Sie sind umgeben von und untermischt mit zahlreichen Bildungszellen und liegen in ihrem Muskelkomplex alle parallel neben einander. Ihre beiden Enden laufen in dichtes Bindegewebe aus, das den Übergang bildet zwischen ihnen und der Bindegewebshülle der entsprechenden Knorpel oder Knochenanlagen. Von bindegewebigen Scheidewänden zwischen den Teilen eines Muskels ist gar nichts zu sehen.

Sechstes Stadium. (Fig. 10.)

Dieses letzte Stadium zeigt bereits in jeder Beziehung den deutlich ausgeprägten Charakter des Schweines. Die Hufe sind ausgebildet. In Zenkerscher Flüssigkeit fixiert, musste dieser Embryo noch in Salpetersäure entkalkt werden. Er wurde sodann mit Hämatoxylin durchgefärbt und in Paraffin geschnitten. Die Schnittdicke beträgt 25 μ . Die Länge des Fötus betrug vom Nacken bis zum Steiss 57 mm.

Die ganze Muskulatur sowie der Unterkiefer sind hier noch grösser geworden. Der Kiefer, Jochfortsatz, innere Lamelle des Flügelfortsatzes sind in voller Verknöcherung begriffen, die knorplig präformierten Knochen dagegen noch nicht. Das zwischen den einzelnen Muskeln liegende Bindegewebe ist jetzt sehr dicht und faserig geworden, und von den jedesmaligen Ansatzpunkten aus wachsen nunmehr bindegewebige Stränge in das Innere der Muskeln hinein, an die sich die Muskelfasern ansetzen. Man könnte sich diesen Vorgang vielleicht mechanisch so vorstellen, als sei das periostale Bindegewebe durch den Zug der kontraktiven Fasern in Form von Falten in die Muskelmassen hineingezogen. Dadurch verlieren diese ihre ursprünglich parallele Anordnung, stellen sich winkelig gegeneinander und erhalten so auf Querschnitten die Form eines Federbartes. Am schönsten sieht man dies am *M. pterygoideus internus* (Fig. 10).

Wie schon angedeutet, kämen also für die Lieferung des besagten Bindegewebes das Periost resp. Perichondrium des Unterkiefers, sowie der inneren und äusseren Flügelbeinlamelle in Betracht. Besondere Beachtung verdient, dass der hintere Teil des Temporalis nicht von der Schläfenschuppe, sondern vom Processus coronoideus des Unterkiefers sein Bindegewebe bezieht. Dasselbe setzt sich von dessen Spitze aus durch den Muskel hindurch nach aussen fort, wo es sich auf seiner Ober-

fläche in Gestalt einer derben Fascie ausbreitet und von hier aus seine bindegewebigen Septen in den Muskel hineinsendet. Über die äussere Fläche des Muskels weg nach vorn und unten hängt es mit dem Jochfortsatz zusammen. Der Temporalis, der bis jetzt in seinem hinteren Abschnitt seine wurstförmige Gestalt bewahrt hatte, wird nun allmählich platter und legt sich flach an die immer mehr sich ausdehnende Schädelkapsel an.

Für eine Entscheidung der Frage über die letzte Herkunft der Kaumuskeln kann eine Untersuchung von deren Entwicklung bei einem Säugetier kein Material beibringen, da bei ihm die Differenzierung viel zu spät einsetzt, um sie mit Kopfsomitcn, Mandibularhöhle, mit deren Epithel und mit all den Fragen von prinzipieller Bedeutung zusammenzubringen, wie sie in den letzten Jahren so vielfach und so erfolgreich ventilirt worden sind. Das einzige, was mit Bestimmtheit zu sagen ist, ist nur, dass sie sich in engster Anlehnung an den Mandibularbogen bilden und dass sie in unmittelbarer Nähe des dritten Astes vom Trigemimus entstehen. Beim Schweinsembryo, noch mehr beim Hühnchen, gewinnt man den Eindruck, als sei die Umwandlung des indifferent erscheinenden Keimgewebes in die Anfänge des Muskelgewebes geradezu auf die Einwirkung des Nerven zurückzuführen, welcher dasselbe durchsetzt. Wenn Kölliker¹⁾ sagt: „Ich habe beim Kaninchen und anderen Säugern die Entwicklung der Kopfmuskeln an den Augen- und Kaumuskeln, den Muskeln des Gesichtes und der Zunge, an den inneren Ohrmuskeln fast Schritt für Schritt verfolgt und nirgends eine Spur von Primitivorganen derselben gefunden, sondern überall die Wahrnehmung gemacht, dass diese Organe in loco aus dem mittleren Keimblatte allmählich sich hervor-bilden“, so steht dies mit meinen Wahrnehmungen durchaus

¹⁾ A. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen etc. 2. Aufl. Leipzig 1879, pag. 805.

in Einklang. Auch Kaczander (l. c.) spricht sich ganz in gleicher Weise aus. Für ein Tier mit so primitiven Verhältnissen, wie *Ammocoetes leugnet* Kupffer¹⁾ ebenfalls die Entstehung der Kaumusculen aus dem Epithel der Mandibularhöhle und giebt an, dass sie lateral von dieser als eine kompakte Masse grosser rundlicher Zellen aus dem Mesoderm entstünden. Mit den Augenmuskeln stehen die Kaumusculen des Schweins-embryo nicht in näherer Verbindung, die ersteren schreiten wie bemerkt, in ihrer Entwicklung voran und sind schon zu erkennen, wenn von den Kaumusculen noch keine Spur zu sehen ist. Werden diese erkennbar, dann bilden sie nicht, wie dies Kaczander vom Huhn beschreibt und zeichnet, eine kompakte auf dem Durchschnitt fast vierseitige Masse, sondern es wird die Anlage durch das Keimgewebe, welches bestimmt ist, den Unterkieferast zu bilden, an ihrem unteren Ende sogleich in zwei Teile gespalten, welche medial und lateral von derselben herabfliessen. Diese Teilung kann aber nicht hindern, die Anlage als eine durchaus einheitliche zu betrachten, wie dies Kaczander auch vom Hühnchen angiebt. In seiner Anatomie menschlicher Embryonen sagt His²⁾: „Vom Unterkieferfortsatz stammen die drei grossen Kaumusculen, die *Mm. temporalis*, *masseter* und *pterygoideus internus*, während *M. pterygoideus externus* aus dem zwischen Ober- und Unterkieferfortsatz eingeschobenen Verbindungswulst zu entstehen scheint, welcher den primitiven Mundwinkel begrenzt“. Eine getrennte Anlage, wie es dieser Forscher will, kann ich, wie gesagt, nicht finden, die Stelle aber, an welcher mit den *Nn. temporales* die erste Spur der Kaumusculen erscheint, stimmt mit der für den Entstehungsort des *M. pterygoideus externus* angegebenen ganz überein.

1) C. von Kupffer, Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. 2. Heft, München und Leipzig 1894, pag. 61.

2) His, Anatomie menschlicher Embryonen. II. Heft, 1882, pag. 91.

Die von Kaczander in seiner ersten, wie in seiner zweiten Mitteilung (l. c.) ventilirte Frage nach der Insertion des Muskels ist an gut konservierten Serien leicht zu entscheiden, doch ist es dem genannten Autor nicht gelungen, ein ganz klares Verständnis der Verhältnisse zu erlangen. Er sagt, dass die Insertion sich anfangs wie später an dem Bindegewebe sich befände, welches den Meckelschen Knorpel umgiebt. Er muss dieses Gewebe wohl für das Perichondrium des Meckelschen Knorpels ansehen, sonst würde er nicht an mehreren Stellen dennoch von einem Ansatz am Meckelschen Knorpel sprechen. Er meint augenscheinlich, dass sich der Unterkieferknochen in dieses Gewebe schiebt und dadurch den Meckelschen Knorpel von den Muskeln trennt. Dass dieses „Bindegewebe“ ganz direkt als die Anlage des Unterkiefers angesehen werden muss, hat dieser Autor nicht erkannt. Schon im zweiten Stadium, wo das fragliche Gewebe nur aus rundlichen Zellen besteht, lässt sich dasselbe so gut abgrenzen, dass es mir, wie oben beschrieben, gelang, es im Modell zu rekonstruieren und in ihm die Form des Unterkiefers nachzuweisen. Die Ossifikation, welche erst in der Mitte dieses Keimgewebes einsetzt, kommt endlich soweit an die Oberfläche, dass nun von einer Insertion gesprochen werden kann. — Man kann die Art der Entstehung des knöchernen Unterkiefers sehr wohl mit der der knorpelig präformierten Knochen vergleichen; ebenso wie dort erst die Form des Knochens aus einem anderen Gewebe hergestellt wird, geschieht es auch hier, nur ist die Art des Vorläufers der Knochensubstanz eine verschiedene, dort Knorpel, hier indifferent erscheinende protoplasmatische Zellen.

Die Trennung der ganzen Anlage in die einzelnen Muskelindividuen erfolgt nach Kaczander „durch bindegewebige Faserzüge, welche von der Peripherie her in die Muskelmasse eindringen und durch die Entwicklung des knöchernen Unterkiefers, durch dessen Ausdehnung diejenigen Muskeln, welche

an ihm haften, von denjenigen losgetrennt werden, welche noch am Meckelschen Knorpel inserieren“. Meine Untersuchungen haben mich Genaueres kennen gelehrt. Temporalis und Masseter ändern sich während der ganzen Entwicklungszeit gar nicht, weder wird die ursprüngliche Faserrichtung geändert, noch trennen sie sich vollständig von einander, und es wird der letztere Muskel von dem ersteren nur dadurch geschieden, dass sich der Jochbogen von hinten her hakenförmig über die Anlage hinschiebt und den unteren Fasern dadurch einen Ursprungspunkt gewährt, welcher von dem der oberen Fasern verschieden ist. Beim Menschen verhält sich die Sache offenbar genau ebenso, denn es ist selbst beim Erwachsenen noch keine Trennung der beiden Muskeln vorhanden, wie ein Frontalschnitt durch deren Mitte erweist. Sie sehen nur bei der Oberflächenpräparation wie zwei scharf getrennte Muskelindividuen aus. Ganz anders verhält sich die Sache mit den beiden *Mm. pterygoidei*. Dieselben werden unter sich und vom *M. temporalis* durch Nerven getrennt, welche sich in die gemeinsame Anlage eindrängen, den *N. inframaxillaris* und *buccinatorius*. Doch lehren Präparate und Modelle klar, dass dieselben nicht ausreichen würden, die beiden Muskeln zu individualisieren, wenn nicht noch die Entwicklung des *Processus pterygoideus* dazukäme. An seine Anlage sind die *Pterygoidei* schon angeheftet, wenn dieselbe noch ganz aus Bildungszellen besteht und man sieht, dass beim Auseinanderrücken der Anlage von Unterkiefer und Schädelbasis die Richtung der Muskelfasern an der kritischen Stelle aus der steil aufsteigenden in eine immer horizontalere übergeführt wird. Erst später, wenn der Unterkieferwinkel sich immer mehr nach unten schiebt, nehmen die Fasern des *M. pterygoideus internus* wieder einen steileren Verlauf an, während die des *M. pterygoideus externus* den topographischen Verhältnissen entsprechend, ihre einmal angenommene Richtung beibehalten.

Ich fasse noch die wichtigsten Resultate meiner Untersuchung in kurzen Sätzen zusammen:

1. Die Kaumusculatur entwickelt sich beim Schwein an der Stelle, an welcher Mandibularbogen und Oberkieferfortsatz zusammenstossen, an der Stelle, an welcher der dritte Ast des Trigeminus in seine Zweige zerfällt (Fig. 1 b).

2. Zu den Kaumusculen wandelt sich nur das Keimgewebe um, welches in unmittelbarer Umgebung der genannten Nervenzweige befindlich ist.

3. Die Form der ersten Anlage der Kaumusculen ist die eines umgekehrten Y, dessen beide Schenkel die Unterkieferanlage umfassen. Aus dem Stiel wird der M. temporalis, aus den Schenkeln einerseits M. masseter, anderseits M. pterygoideus externus und internus.

4. Die Trennung der Musculen von einander, und die Änderung in der Richtung ihrer Fasern erfolgt einerseits durch Vordringen der Nn. buccinatorius und infratemporalis in die Musculanlage, anderseits durch Verschiebung der Skelettanlagen, an welche sich die Musculen mittlerweile festgesetzt haben.

5. Die letzte Ausbildung erhalten die Musculen dadurch, dass von den Ursprungs- und Ansatzpunkten aus das periostale resp. perichondrale Bindegewebe in die Musculmasse vorgeschoben wird, wodurch die Fasern in Winkelstellung zu einander treten.

Zum Schlusse sei mir vergönnt, meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Professor Merkel, auf dessen Anregung hin und unter dessen steter Beihülfe diese Arbeit unternommen wurde, sowie Herrn Professor Kallius für die mir in jeder nur denkbaren Weise zu teil gewordene freundliche Unterstützung meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1 a. Embryo des ersten Stadiums in natürlicher Grösse.

Fig. 1 b. Kopf des Embryo der Fig. 1 vergrössert. Der eingezeichnete Punkt (K) ist die Stelle der ersten Anlage der Kaumuskulatur.

Fig. 2. Embryo des zweiten Stadiums in natürlicher Grösse.

Fig. 3. Embryo des vierten Stadiums in natürlicher Grösse.

Fig. 4. Rekonstruktion der Kaumuskelanlage von Stadium II von vorne gesehen. Der zweite Ast des Trigemini ist abgeschnitten.

Fig. 5. Rekonstruktion von Stadium III.

Fig. 6. Rekonstruktion von Stadium IV.

Fig. 7. Frontalschnitt der Kaumuskelanlage. Stadium I.

Fig. 8. " " " Stadium II.

Fig. 9. " " " Stadium III.

Fig. 10. " " " Stadium VI.

