Die wesentlichen Merkmale des Menschlichen Gehörorgans und ihre phylogenetische Entwicklung

Prof. Dr. F. Cl. Werner (Leipzig)

Es ist allgemein bekannt, wodurch der Körper des Menschen sich vom Körper der vierbeinigen Säugetiere unterscheidet: durch aufrechten Gang vertikale Haltung der Wirbelsäule, unterschiedliche Ausbildung der vorderen und hinteren Extremitäten. Für den Kopf ist bekannt: die riesige Ausdehnung des Gehirns und des Hirnschädels bei relativ geringer Entwicklung der Kiefer, am Hirnschädel die Drehung des Foramen magnum und der Condyli occipitales von hinten nach unten, sodaß der Kopf auf dem oberen Ende der Wirbelsäule ruht. Was ist aber vom Gehörorgan bekannt? Unterscheidet es sich von dem der vierbeinigen Säugetiere, und wodurch?

Die Anatomie des menschlichen Gehörorgans ist natürlich sehr gut bis in alle Einzelheiten erforscht, und der Otologe vertieft dieses Wissen ständig in seiner täglichen Arbeit. Viel weniger bekannt ist über die Versuchstiere, sogar über das viel verwendete Meerschweinchen. Zwar gibt es viele Publikationen über das Gehörorgan anderer Tiere; aber die vergleichende Anatomie hat sich meist damit begnügt, die Homologie, das heißt die phylogenetische Übereinstimmung der Organe festzustellen. Darüber hinaus bringen die Beschreibungen eine Menge nichtssagender Einzelfakten, z. B. über die Anzahl der Schneckenwindungen, über die Länge der Bogengänge. Was nützt es aber zu wissen, daß bei einer Tierart der laterale Bogengang länger ist als der vordere und bei einer anderen Tierart der vordere Bogengang länger als der laterale und so weiter? Das ist wissenschaftlich und praktisch wertlos.

Entscheidende Fortschritte der vergleichenden Anatomie sind nur durch neue Prinzipien und neue Methoden erreichbar. Ich habe sie in meiner Monographie über das Gehörorgan der Wirbeltiere und des Menschen (1960) etwa folgendermaßen begründet: Die Form jedes Gebildes läßt sich allgemein als räumliche Anordnung seiner Teile definieren. Die Lagebeziehungen der Teile (der Organe und Strukturen) hängen aber von deren unterschiedlicher Größe ab. Die relative Größe ist aber kein starrer Zustand sondern entsteht in der Entwicklung durch unterschiedliches, allometrisches Wachstum. Die allometrisch wachsenden Organe beeinflussen daher gegenseitig auch ihre Form. Auch der Bau des menschlichen Gehörorgans läßt sich besser als bisher durch allometrische Unterschiede und durch formenden Einfluß der benachbarten Organe verstehen.

Wie allgemein bekannt, verändert der menschliche Embryo und weiterhin das Kind bis zum erwachsenen Stadium die Körperproportionen. Vor allem wachsen nach der Geburt das Gehirn und die Sinnesorgane weniger als das Skelett und die Muskeln. Daher

verringert sich zum Beispiel das Gewicht des Gehirns im Verhältnis zum Gewicht des Körpers. Der Psychiater Otto SNELL hat als erster (1892) eine Formel angegeben, mit der die Abhängigkeit des Gehirngewichts vom Körpergewicht berechnet werden kann: $y=x^a$ oder in logarithmischer Schreibweise: $\log y=a \cdot \log x$. Die graphische Darstellung

Abb. 1

Hunderassen verschiedenen Körpergewichts, allometrisches Wachstum des Gehirns, graphische Darstellung nach Wägungen von LAPICQUE 1907.

nach dieser Formel ergibt die Abbildung 1 für Hunde verschieden großer Rassen nach Wägungen von LAPICQUE (1906). Vergleicht man verschieden große Arten (Species) von Tieren, so ist zwar der Koeffizient a größer, aber die Gesetzmäßigkeit ist die gleiche: je größer die Art, desto geringer ist die relative Größe des Gehirns, vorausgesetzt daß man nur verwandte und ähnliche Arten vergleicht.

Das Gehörorgan vergrößert sich noch weniger als das Gehirn, das heißt es wächst relativ zum Gehirn "negativ-allometrisch". Es ist noch wenig Genaues darüber bekannt, denn messen und berechnen ist in der Anatomie eine noch wenig beliebte Methode. Ich zeige eine graphische Darstellung für die Länge des knöchernen Labyrinthes bei Vögeln, das ich mit dem Kranium vergleiche (Abb. 2). Dieselbe Tatsache fand ich an Gehörknöcheln von Primaten: Bild 3 zeigt die Länge des Manubrium mallei bei Halbaffen

Abb. 2

Länge des Labyrinthes von Vögeln im Verhältnis zum Hirnschädel, spezifische Größen und negative Allometrie (WERNER 1962)

Abb. 3

Länge des Hammergriffes bei Halbaffen (Prosimiae), Affen (Simiae), davon anthropoide Affen (Familie Pongidae) und Mensch (Homo); negative Allometrie zum Hirnschädel.

(Prosimiae), Affen (Simiae) und Mensch im Vergleich zum Hirnschädel. Auch für das Trommelfell sind ähnliche Verhältnisse bekannt. Ergebnis: Innenohr, Gehörknöchel und Trommelfell wachsen negativ allometrisch im Vergleich zum Gehirn und zur Schädelkapsel.

Die Sache ist aber komplizierter: die genannten Organe haben nämlich auch eine spezifische, charakteristische Größe ungeachtet der Körpergröße. Die Gehirne gleichgroßer Tiere, die nicht näher verwandt sind, können verschieden groß sein. Wenn wir in die Formel den spezifischen Faktor b einfügen, so lautet sie $y = b \cdot x^a$. Das Gehirn des Menschen ist bekanntlich spezifisch besonders groß, das heißt größer als bei gleichgroßen Tieren, etwa beim Gorilla oder Orang-Utan. Gleichzeitig hat er aber ein allometrisch kleines Gehörorgan, dessen Wachstum in der Ontogenese beschränkt ist. Jeder Otologe weiß, daß die Labyrinthkapsel ihre knöcherne Struktur und ihren Bestand nach der Geburt kaum verändert, weil das häutige Labyrinth nur noch sehr wenig wächst. Dem spezifisch großen Gehirn steht also ein allometrisch kleines Gehörorgan gegenüber.

Ich sagte, daß verschieden große Organe eine verschiedene Lage zueinander haben müssen, und daß die Lage durch den Einfluß benachbarter Organe auch die Formen modifiziert. Das Gehörorgan liegt zwischen zwei starken Gelenken, dem Kiefergelenk und dem Occipitalgelenk; ferner liegt es seitlich der Oblongata im Winkel zwischen Kleinhirn und Schläfenlappen. Was ergibt sich daraus?

Wie schon gesagt, bewirkt die Vergrößerung des Gehirns die Ausdehnung des Occiput nach hinten und die Drehung des Foramen magnum nach unten. Es ist leicht verständlich, daß an dieser Drehung auch das Felsenbein mit dem Labyrinth beteiligt ist. Das Labyrinth erleidet dabei eine Deformierung durch Änderung in der relativen Lage der Bogengänge. Für die meisten Säugetiere kann man sagen, daß das Crus commune etwa vertikal steht und der laterale Bogengang horizontal dazu liegt. Aber bei den Primaten verlagert sich die Ebene des Bogenganges derart, daß er in das Crus commune schräg von hinten-oben einmündet; und das Crus commune ist nach SATO (1903) beim Menschen um fast 50° gegen die Frankfurter Horizontale nach

hinten geneigt. Welche Kräfte hierbei im Spiel sind, ist ein äußerst interessantes Problem. Ich vermute, daß das Labyrinth auf die passive Verlagerung durch eine kompensatorische Gegendrehung des Recessus utriculi reagiert und damit die funktionell wichtige Lage des Otolithenorgans aufrechterhält. Der laterale Bogengang wird dabei in gleichem Sinne gedreht.

Für das Gehör ist es gleichgültig, welche Lage das Cortische Organ relativ zur Schwerkraft einnimmt. Die besondere Form und Lage der Cochlea kann daher nicht physiologisch sondern nur morphologisch zu erklären sein. Der Ductus cochlearis ist bei den Säugetieren bekanntlich stark verlängert und spiralig aufgewunden. Die spiralige Form ist sicherlich durch den Mangel an Raum verursacht. Zweifellos gilt dies auch für die Lage der Schnecke relativ zum Utriculus. Bei niederen Wirbeltieren entsteht sie bekanntlich am hinteren Ende des Sacculus ; bei den Vögeln erstreckt sie sich von hier aus weit ventralwärts. Bei den Säugetieren ist sie offensichtlich nach vorn und oben verlagert. Bei den anthropomorphen Affen und beim Menschen geht diese Verlagerung am weitesten. Für den Menschen ist außerdem bekannt, daß die Schnecke vor dem Utriculus auch medialwärts gerückt ist (Bild 4) ; nach Messungen von SARAI (1904) liegt sie im Mittel 6 mm näher der Medianebene als das Crus commune der vertikalen Bogengänge.

Abb. 4

Knöchernes Labyrinth des Menschen, Ausguß von oben gesehen im Verhältnis zur Crista pyramidis P-P und zur Sagittalebene S-S, c = transversaler Abstand des Crus commune von der Cochlea, Pfeil = hypothetische Verlagerung der Cochlea.

Wie sind alle diese Verlagerungen kausal zu erklären ? Eine Lage ist nie absolut sondern nur relativ zur Umgebung bestimmbar. Zu den benachbarten Organen gehören die großen Blutgefäße, die zum Mittelohr und zur knöchernen Labyrinthkapsel in räumliche Beziehung treten : die Arteria carotis interna und die Vena jugularis externa mit ihrem Zufluß. Die Blutmenge, die zu- und abgeführt wird, entspricht grob dem Volumen des Versorgungsgebietes ; der Querschnitt der Gefäße muß also größer sein, als der 2. Potenz entspricht. Das heißt : nimmt das Gehirn an Größe zu, dann müssen die genannten Gefäße einen disproportioniert stärkeren Durchmesser erhalten.

Die Carotis läuft bei den Affen in der dem Petrosus angehörenden inneren Wand des Mittelohres unterhalb der Cochlea. Bei niederen Affen tritt sie ziemlich weit hinten ein, bei höheren verschiebt sie sich weiter nach vorn ; sie steht dabei in engem Kontakt

Abb. 5

Eröffnetes Mittelohr des Schädels eines jungen Rhesusaffen, enge Lagebeziehung zwischen Carotiskanal und Cochlea.

zur Schnecke, so beim Rhesusaffen (Bild 5). Beim Menschen verläuft der Carotiskanal zwar ebenfalls dicht vor der Schnecke (Bild 7), aber er ist vorn aus dem Bereich der Paukenhöhle wieder herausgerückt. In diesem Gebiet wird der Raum seitlich durch das Kiefergelenk eingeschränkt und die Carotis, ebenso wie die Tube und der Tensor tympani medialwärts gedrängt.

Die Nähe von Kiefergelenk und Gehörorgan hat noch größere Folgen für den venösen Abfluß aus dem Schädelinneren. Bei vielen Säugetieren gibt es zwischen der Gelenkgrube (oder dem Processus postglenoidalis) eine Öffnung für einen Abfluß zur Vena jugularis externa, so beim Reh (Capreolus capreolus, Bild 6). Beim Menschen liegt das

Abb. 6

Schädel eines Rehes (Capreolus capreolus) von links und etwas von unten. Zwischen Gelenkfläche und Gehörgang die große Öffnung des Foramen jugulare spurium = F. postglenoidale.

Kiefergelenk aber so dicht vor dem Gehörgang, daß diese Öffnung fehlt und in der Humananatomie nicht bekannt ist. Das venöse Blut aus der Schädelhöhle strömt fast ganz vom Sinus sigmoideus durch das Foramen jugulare zur Vena jugularis interna. Ähnlich wie die Carotis ist auch die Vene nach vorn verschoben. Ferner ist sie beim Menschen zum Bulbus erweitert, der gewöhnlich eine tiefe Grube an der unteren Fläche des Felsenbeins verursacht.

Bulbus venae jugularis und Carotis interna beschränken den Raum des Mittelohres

von unten her (Bild 7). Durch Korrosionspräparate sind diese Verhältnisse seit langer

Abb. 7

Verlauf der großen Blutbahnen am und im Felsenbein und ihre Lage relativ zum Labyrinth, Schema.

Zeit gut bekannt. Während bei vielen Tieren, auch bei Affen, das Mittelohr ventral zur Bulla auditiva erweitert ist, unterbleibt diese Bildung beim Menschen. Cellulae pneumaticae als Reste des Hypotympanums sind relativ gering und meist nur in der Umgebung der Tube erhalten geblieben. Diese Besonderheit des menschlichen Mittelohres ist also letzten Endes ebenfalls durch die beträchtliche Gehirngröße zu erklären, von der die ungewöhnliche Weite und die Verlagerung der Blutbahnen abhängt.

Anstelle der Bulla auditiva ist der Luftraum der Paukenhöhle nach hinten vergrößert, und zwar durch die Cellulae pneumaticae des Processus mastoideus. Dieser Fortsatz ist eine sehr auffällige Besonderheit des Menschen und fordert eine kausale Erklärung heraus. Man hat vermutet, daß der Fortsatz in unmittelbarer Beziehung zur menschlichen Sprache durch den Zug des Musculus sternocleidomastoideus entstanden sei (PEREZ 1922). Eine andere Vermutung besagt, die Lufthöhlen seien ein physiologisches Äquivalent für die rückgebildete Bulla auditiva. Es ist jedoch nicht bewiesen, daß die Entstehung des Warzenfortsatzes ursächlich mit dem Gehörorgan und seiner Funktion zusammenhänge. Aber sicherlich besteht eine Beziehung zur ungewöhnlichen Größe des Gehirns.

Der Processus mastoideus entspringt aus dem hinteren Teil der Pyramide des Felsenbeins. Das Felsenbein entsteht auf der Grundlage der embryonalen knorpeligen Labyrinthkapsel. Die enchondral entstandene knöcherne Kapsel wird bekanntlich zunehmend von bindegewebigem Knochen überlagert. Dieser Knochen wird gewöhnlich als äußere Schicht der Labyrinthkapsel, also einseitig vom Labyrinth aus gedeutet. Aber viel größer ist seine Beziehung zum Gehirn und seine Bedeutung als Teil der Schädelkapsel. Um das Felsenbein richtig zu verstehen, muß man es mit der relativen Größe und Lage der Gehirnteile vergleichen.

Das Großhirn dehnt sich in der Ontogenese und Evolution nach allen Seiten aus, wo es nicht durch andere Organe behindert ist. Kaudal überlagert es zunehmend das Zwischenhirn und Mittelhirn und kommt mit dem ebenfalls vergrößerten Kleinhirn in Kontakt. Die Grenze des Groß- und Kleinhirns und des sie trennenden Tentorium cerebelli wird lateral durch die Kante des Felsenbeins, die Crista pyramidis, bestimmt. Durch Ausdehnung des Lobus occipitalis nach hinten und des Lobus temporalis nach vorn-unten wird deren Grenze zum Kleinhirn immer länger. Diese Entwicklung ist

bei Halbaffen und Affen gut zu verfolgen ; sie erreicht ihr Maximum bei den anthropoiden Affen und beim Menschen. Damit verändern und vergrößern sich die Ansprüche des Gehirns an die Schädelkapsel.

Die Labyrinthkapsel liegt in dem lateralen Winkel zwischen Groß- und Kleinhirn. Das Labyrinth wächst aber, wie eingangs gesagt, negativ-allometrisch, und seine enchondrale Umhüllung kann für die Ansprüche des Gehirns nicht genügen. Daher wird periostaler Knochen nicht nur aufgelagert, sondern vor allem auch angebaut, weit über den Bereich des Labyrinthes hinaus : vorn wird die Pyramidenspitze angesetzt ; hinten ist die Verlängerung viel stärker und mit Erhöhung und Verbreiterung verbunden (Bild 8). Das Os petrosum wird dadurch zur "Pyramide". Ihre obere Fläche dient als ventrale Wand für den seitlich überstehenden Teil des Schläfenlappens und wird daher

Abb. 8

Cerebellare Fläche des Os petrosum bei Primaten : Halbaffen : 1. Nycticebus coucang, 2. Lemur variegatus ruber, - Affen : 3. Macaca sylvana, 4. Pan troglodytes (Chimpanse), - 5. Mensch. Orientierung nach dem Hinterrand des Meatus acusticus internus.

als Facies cerebralis bezeichnet. Die hintere innere Fläche ist Seitenwand der hinteren Schädelgrube und dient zur Anlagerung der Oblongata und des Kleinhirns und heißt daher auch Facies cerebellaris. Mit anderen Worten: das Felsenbein ist vor allem ein bedeutender Teil der Gehirnkapsel.

Die hintere-innere Wand wird in der Labyrinthregion durch angelagerten Knochen

beträchtlich verstärkt. Der Meatus acusticus internus wird dadurch viel tiefer als bei den Tieren, und auch der Aquaeductus cochleae verlängert sich beim Menschen erheblich (bis ca 1 cm). Dieser Knochenanbau bei allometrisch geringem Wachstum der Bogengänge ist meines Erachtens auch einer der Gründe für die Rückbildung der Fossa subarcuata zum Hiatus subarcuatus. Da sie schon bei den großen anthropoiden Affen stattfindet, besteht sicherlich auch eine Beziehung zur Körpergröße.

Die Innenflächen beider Felsenbeine liegen ursprünglich fast parallel und divergieren hinten nur wenig. Je mehr aber das Kleinhirn vom Großhirn überlagert wird, umso mehr verbreitern sich seine Hemisphären. Diese drängen die Felsenbeine in der hinteren Region zur Seite und drehen sie in der horizontalen Ebene. Die beiden Cristae pyramidis bilden daher einen nach hinten offenen, zunehmend größeren Winkel. Beim Menschen beträgt er nach Zahlen von SCHÖNEMANN (1906) $90-112^\circ$, im Mittel 97° . An fünf jungen Chimpansen habe ich im Mittel 112° gemessen (1960). Die charakteristische Form und Lage der Pyramide sind also an sich keine ausschließliche Besonderheit des Menschen.

Die Drehung hat Konsequenzen für das Occiput. Denn das Petrosum gewinnt an der Oberfläche des Schädels einen größeren Anteil, indem es die benachbarten Knochen Squamosum und Occipitale auseinander drängt. Dieses Gebiet des Petrosum nimmt aber auch dorsoventral an Ausdehnung zu und hat die Tendenz, über die Schädeloberfläche hinaus zu wachsen und sich zum Processus mastoideus zu verlängern. Das ist schon bei kleineren Affen angedeutet, bei den anthropoiden Affen deutlich; aber erst beim Menschen entsteht der Fortsatz, für den der Name "mastoideus" zutrifft. Die Voraussetzung für seine Entstehung ist also meiner Ansicht nach die spezifische Vergrößerung des Gehirns und die konsekutive Drehung der nach hinten verlängerten Pyramiden. Den Beweis dafür liefert der Vergleich mit solchen Tieren, deren Gehirn relativ klein und deren Kauapparat relativ groß ist. Dies ist vor allem bei Huftieren der Fall. Bei ihnen kann das Os petrosum völlig von der Schädeloberfläche zurücktreten, zum Beispiel bei Flußpferden und Schweinen. Und daher kann ein Warzenfortsatz auf der Grundlage des Os petrosum bei ihnen gar nicht entstehen.

Ich fasse kurz zusammen : Beim Menschen sind Labyrinth, Gehörknöchel und Trommelfell allometrisch klein. Dagegen ist das Gehirn spezifisch stark vergrößert. Die Vergrößerung von Groß- und Kleinhirn und die Veränderung ihrer relativen Lage hat zur Folge : 1. Veränderung der Größe, Form und Lage des Felsenbeins, 2. Verstärkung und Verlagerung der zu- und abführenden Blutbahnen der Schädelhöhle, infolgedessen 3. Beschränkung des ventralen Raums der Paukenhöhle, 4. Verschiebung der Cochlea nach vorn-oben und medialwärts, 5. durch Knochenauflagerung Verlängerung des Meatus acusticus internus und Aquaeductus cochleae sowie Verlust der Fossa subarcuata. Diese Merkmale entwickeln sich schon bei Affen, aber sind beim Menschen am stärksten ausgeprägt. Der Vergleich mit Tieren gibt uns also ein besseres Verständnis der Kopforgane des Menschen, und die vergleichende Anatomie gewinnt erneut auch für den Mediziner Wert, wenn sie mit neuen Prinzipien und neuen Methoden arbeitet.

Literatur

- LAPICQUE, L.** 1907, Le poids encéphalique en fonction du poids corporel entre individus d'une même espèce. Bull. et Mém. Soc. d'Anthrop. Paris **8**, V. série, p. 313-345
- PEREZ, F.** 1922, Les apophyses intercondylo-auriculaires dans la série des Mammifères. Bull. et Mém. Soc. d'Anthrop. Paris **3**, VII. série, p. 32-48
- SARAI, T.** 1904, Die Untersuchungen über die Lage der Bogengänge des Labyrinthes im Schädel usw. Zeitschrift Ohrenheilk. usw. **46**, 72-83
- SATO, T.** 1903, Vergleichende Untersuchungen über die Bogengänge des Labyrinthes beim neugeborenen und erwachsenen Menschen. Zeitschrift Ohrenheilk usw. **42**, 137-156
- SCHÖNEMANN, A.** 1906, Schläfenbein und Schädelbasis. Neue Denkschrift allg. Schweiz. Ges. Naturwiss. **9**, 89-160
- SNELL, O.** 1892, Die Abhängigkeit des Hirngewichts von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten. Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten (Berlin) **23**, 436-446
- WERNER, Cl. F.** 1960, Mittel- und Innenohr in "Primatologia" (Handbuch der Primatenkunde), herausg. von Hofer, Schultz und Starck **2**, Teil 1, Lieferung 5, p. 1-40
- 1960, Das Gehörorgan der Wirbeltiere und des Menschen. Beispiel für eine vergleichende Morphologie der Lagebeziehungen. Leipzig, Georg Thieme.
- 1962, Allometrische Größenunterschiede und die Wechselbeziehung der Organe (Untersuchungen am Kopf der Vögel). Acta anat. (Basel) **50**, 135-157.
- 1963, Schädel-, Gehirn- und Labyrinthtypen bei den Vögeln, Morph. Jahrb. (im Druck)

人の聴器の特異性とその系統発生学的発達（要訳）

Prof. Dr. F. Cl. Werner (Leipzig)

訳：藤 崎 茂 巳（阪 大）

人の聴器については解剖学的に極めて精細に研究され、猶現在も耳科学者によつて研究が続けられている。然し動物殊にモルモットやウサギについてはあまり良く知られていない。実際これらの動物の聴器に関して沢山の報告がなされているが、その殆んどは個々の聴器についてなされ、比較解剖学者は臓器の系統発生学的相同性の研究に限られていた。

ここで私は種々の器官を量的に測定し各種動物の特性を比較検討し其の器官の発生学的意義を追及した。

私は1960年新らしい比較解剖学の立場から「脊椎動物と人の聴器」について論文を発表した。次にその要点を述べる。

各器官の形態はその存在部位の空間的秩序によつて決まる、然し器官や構造の位置的関係はその大きさに関係がある。比較的の大きさは決定的の状態ではなくて種々の発育条件によつて生ずるものであり従つて発育条件の悪い器官はその器官そのものの形態に影響が起るということである。

人の聴器の構造は発育条件と隣接臓器の影響を考えると良く理解される。

人の胎児や子供はその生長過程において各種臓器と身体との比率は次第に変化して行く、殊に分娩後は頭脳、頭蓋や感覚器の発育は筋肉や骨格の発育に比し極めて遅い。例えば頭の重量の増加も体重の増加に比べると遙かに少い、Snellはこの関係を1つの数式で表した。即ち、

$$y = x^a \text{ 又は } \log y = a \cdot \log X \text{ である。}$$

Lapicq は沢山の犬の体重と頭の重さを統計学的に処理し、同一種族では身体が大きくなればなる程、頭の大きさはより小さい（第1図）と述べている。

動物の特定の器官は身体の大きさに無関係であり、しかもそのものに特有な、しかもふさわしい大きさを持つている様だ、系統発生学的には種族の遠いものでは例え体重が殆んど同じでもその脳髓の大きさは色々であるから前式は次の様に改められねばならぬ。即ち

$$y = b \cdot X^a$$

聴器は頭蓋の発育より更に遅く、脳に比べると殆ん

ど発育しないといつていい位だ。従来この方面の正確な測定がなされてなく、又好ましい研究方法もなかった。私は第2図に示す様に I. (ワシ, タカ, フクロウ), II. (カラス), III. (オウム) の骨性迷路の長さを頭蓋骨と比較測定し1つの線型相関を求め、更に霊長類の聴小骨の研究を初めた。第3図は原猿, 猿, オランウータン, 人の槌骨柄の発育度をその頭蓋骨と比較したものである。次ぎに鼓膜についても同様な関係を認めた。結局内耳, 聴小骨および鼓膜の発育は頭蓋骨の発育に比べると殆んど微々たるものである。

色々の大きさの臓器が同一空間の中に配列されるためには隣接臓器の影響により其の大きさ, 形もいくらかは修飾される筈である。聴器は顎関節, 後頭関節に狭まれ延髄, 小脳, 側頭葉, 内頸動脈脈によつて押しつけられている。

大脳の発育のため後頭部と大後頭孔は下の方に移されたが迷路を含む側頭骨も影響を受け迷路の半規管の位置が歪んで来た。哺乳類は半規管の総脚が略垂直になつていて、側半規管はそれに水平についているのが普通であるが霊長類では、半規管の面はやや歪んでいて、即ち半規管は後上方から斜めに総脚に合流する。Sato によれば人類の総脚はドイツ水平面に対し約50°後に傾いていると述べている。どの様な力がここに働いて半規管の歪をつくつたかという事は極めて興味深い問題である。

大脳の圧迫による迷路の変位に対し Recessus utriculi が代償的に回転し耳石器官の位置を機能的に正しく維持している様である、側半規管も同様な意味で回転した。然し蝸牛は哺乳類では非常に長く渦巻いているのは直線であるより空間が少くてすむからであるし、楕円嚢と蝸牛との位置的関係についても同様である。

下等脊椎動物では蝸牛は正円嚢の後端にあり、鳥類では真直に伸びて腹側に向つていて、哺乳類では前上方に押し上げられている、就中人の蝸牛は楕円嚢より前に位置し、しかも内方によつて（第4図）。皿井は蝸牛は垂直半規管の総脚の位置より6mmだけ正中

線に近づいていると述べている。

総べてのこれら変位の原因は何であろうか(?)中耳と骨性迷路は隣接し同じ血管, 内頸動脈と外頸静脈によつて支配されている。

この頸動脈は下等の猿では中耳内壁のかなり後を離れて通っているが類人猿の様に高等になると頸動脈は前の方を蝸牛に接して走っている(第5図)。人の場合は蝸牛の前にびつたり接して走っているが鼓室から前の方では再び離れていく, 中耳は側方は顎関節によつて限られ頸動脈は耳管や Tensor tympani と共に内方に押し出されている。一般に聴器のそばに顎関節がある事は頭蓋内の静脈血の流出に重要な役割を持つている。哺乳類の多くは顎関節窩の間に Vena jugularis ext. に注ぐ1つの開口部がある(第6図)然し類人猿や人のばあいは顎関節が外耳道のすぐ前に接しているのて下等動物のような開口部はない。又静脈血はS状洞をへて Vena jugularis int. に流れて行くがこの静脈も頸動脈同様前方に押し出されている, 人のばあいは更に静脈は Bulbus まで広がって側頭骨の下面に深い溝を作っている。頸静脈球と頸動脈は中耳腔の下方の境界となっている(第7図)。この事実は Korrsionspräparat によつて良く研究されている。多くの動物は猿でさえも中耳の腹側は欧氏管球まで広がっているのに人下鼓室は殆んど消失し欧氏管の周囲に痕跡としての含気蜂窩がわづかに残っているだけだ, しかも人の鼓室は後方にのび乳様突起の含気蜂窩につづいている。このような乳様突起の著るしい歪は脳の著明な発達によることは確である。

乳様突起は側頭骨の後錐体面より発生したもので, 側頭骨は胎生学的には軟骨性迷路囊の胚種より発生したものである, 軟骨発生的にできた骨性囊は骨組織となつて一般に骨性迷路と呼ばれている。

迷路囊はしかし大腦と小脳の間で側方の片隅におかれ大腦に圧迫されて発達したために, 強固な骨組織によつて保護されている。前方は錐体尖端によつて後面

は広く厚い強靱な骨面を以て保護されているばかりでなく側頭葉や延髄や小脳の支え台となつている。

後内壁, 殊に迷路の存在する部位は著るしく厚い骨組織で覆はれているので, 内聴道は猿, チンパンジー, 人となるに従つて著るしく深くなり, 蝸牛導水管は著るしく長くなり約1cmにおよんでいる(第8図)。このような側頭骨の強靱な發育は猿の Fossa subarcuata は人では Hiatus subarcuata となつて痕跡をとどめているにすぎない。

左右の側頭骨の内面は元来殆んど平行に, しかもやや後方に存在する, 然し小脳が大腦によつて覆はれば覆はれる程, 脳半球は横に広がり, そのため側頭骨の後部を側方に押し, その上回転せしめる。それで両錐体樞は次第に後方に広がり大きな角度をもつ様になつた。Schönemann (1906) は人の頭骨では90~112°, 平均97°と述べた。私は5匹のチンパンジーで測定し平均112°であつた(1960)。従つて錐体の回転による形態と変位は人類に特有なものではない様に思はれる。

この錐体の回転は後頭部にも影響を与えた。即ち, 側頭骨は頭蓋底に一つの大きな平面を作り, しかもその周囲の頭骨を圧排した:-かくして人類で初めて乳様突起が現われた。

私は以上述べた様に, 大腦の特殊な著るしい発達に錐体骨の後方への転移に大きな影響を与えたと思う。

結 論

人の骨性迷路, 聴小骨, 鼓膜は大腦の進化のため圧迫されてしまつた。大腦と小脳の発達による迷路の位置的变化は次の如し。

1. 側頭骨の大きさ, 形, 位置の変化。
2. 頭蓋腔への血流の増強と血管の変位。
3. 鼓室の腹側腔の退化。
4. 蝸牛の前, 上, 内側への変位。
5. 骨組織増強による内聴道および蝸牛導管の延長と Fossa subarcuata の消失。