A STUDY OF THE LABYRINTH OF CYPRINUS, IN PARTICULAR REFERENCE TO THE RELATIONSHIP BETWEEN HEARING AND SACCLUS

By

TADAHIKO MIYAZAKI, M.D.

*Department of Otolaryngology, School of Medicine, Osaka University
(Director: Prof. Takatoshi Hasegawa)*

Sound stimulation (256, 512, 1024 and 2048cps) was given to the fish (*carassius auratus* Linné) in water and hearing test was performed by observing the responses to sound, particularly the backing movement of pectoral fins.

The response disappeared when the lower portion of the labyrinth was destructured or the swimbladder was ruptured, while the fish responded normally after the destruction of upper portion of the labyrinth, lateral-line organ and the sensory organs of the skin and the extraction of the lateral line nerve.

Morphological studies of the fish labyrinth were performed and the remarkable findings were as follows.

1) The whole labyrinth is found encapsulated in a semitransparent elastic membrane (*Membrana propria*), which histologically resembles bone tissue. There exists no space between the *M. propria* and the membranous labyrinth.

2) The sacculus is small but has a complicated structure. The infero-medial part of the wall (bridge), which is not covered by *M. propria* and histologically double-layered, makes up the latero-superior wall of the cavity, which can be reasonably called as the perilymphatic space because of its direct communication to the intracranial space. The sagitta is fixed to the macula sacculi at the superior and inferior edge and its wing-like process touches the bridge.

3) Sound is transmitted from swimbladder to the sacculus via the Weberian ossicles, sinus impar and ductus communicans.

4) The macula sacculi is more densely innervated and vascularized than the macula of the utricle and Lagena.

Morphologically, it seems reasonable to presume that the vibration of "bridge" be perceived by the sensory hairs of the macula sacculi.

魚類コイ科の迷路特に球形嚢と聴覚に関する研究

大阪大学医学部耳鼻咽喉科教室 (主任：長谷川高敏教授)

大学院生 宮 崎 忠 彦
みや ざき ただ ひこ

目 次

I	緒 言
II	魚類の聴覚に関する実験
1.	実験動物
2.	実験方法
3.	手術処置
4.	成績
5.	考察
III.	魚類の迷路の形態に関する研究

1.	材 料
2.	実体顕微鏡による観察
3.	組織学的検索
a)	研究方法
b)	成績
4.	考 察
IV.	結 語
	主要文献
	附 図

I. 緒 言

古くギリシャ時代より Aristoteles, Plinins 等は魚に耳石があり、聴覚に関係すると考えていたが17世紀以後、Casseri, Klein, Geoffroy, Comparetti, Scarpa, Weber, Lang, Hasse 等により魚の内耳の形態学的研究がなされ、経験的事実とともに、魚に聴覚のあることが広く信じられていた。1857年 Helmholtz が聴覚に関して共鳴説を述べ、一方では Retzius, Nussbaum, Wright, Keibel, Krause, Bierbaum 等により魚類内耳の形態学的、組織学的、発生学的知見が豊富となつたが、魚には共鳴すべき基礎膜は見出されず、両棲類で始めて Papilla basillaris を有することが分り、魚の聴覚を否定する説が現われた^{1,2,3}。

しかし今世紀に入つてからは、精密な生理実験が行われ、Parker (1902), Parker, van Heusen (1917)⁴, Manning (1924)⁵ 等は魚の音に対する反応を証明した。条件づけの研究方法を導入することにより実験はさらに精度を増し、von Frisch (1936)⁶, Dijkgraf (1936)⁶, 長谷川 (1952)¹², 大久保 (1947)⁸ 等の研究によつて魚の聴覚は確実視されるに至つた¹⁰。

しかるに魚類の聴覚感受部位はどの器官にあるかなお学説が一致せず、Manning⁵ は Lagena, 卵形嚢、側線器官を挙げ、von Frisch⁷ は球形嚢、皮膚感覚器官を、parker, van Heusen⁴ は Lagena, 側線器官を、de Burlet¹¹, 長谷川¹², 大久保⁸ は球形嚢を、Katsuki^{9,10} は側線器官を主張している。

Werner¹³, von Frisch⁷, de Burlet¹¹, 長谷川¹² 等はコイ科の球形嚢において特異な構造に注目しているが、魚類内耳の形態学的研究は少なく、詳細はなお明らかではない。著者は淡水魚で最も聴覚が良いとされているコイ科型内耳を持つものの中から、コイ科フナ *Carassius auratus* Linné を選んで聴覚に関する実験を行い、さらにその迷路の詳細な組織学的研究を行つて形態を明らかにし、聴覚機能を考察した。

II. 魚類の聴覚に関する実験

1. 実験動物

体長 15~18cm のコイ科フナ *Carassius auratus* Linné を用いた。実験に際して、体勢、運動、表皮に異常のないことを確認した。

2. 実験方法

魚に音刺激を与え、実行器に現われる反応を観察した¹⁰。刺激としては Bezold-Edelmann の連続音叉、 c^1 (256cps), c^2 (512cps), c^3 (1024cps), c^4 (2048cps) を

用い、水槽壁に強制振動を起させ、水中の魚に音刺激を与えた。音叉柄とガラス壁の衝突音をさけるため、薄いゴム板を介して静かに音叉柄を当て、音叉と同じ周波数の音を水中に伝えた⁸。視覚への刺激を除くため、水槽全体をボール紙でおおい、採光、刺激、観察のため三つの小窓を開けて、無響室内で実験を行つた。

音に対する魚の反応として先人は種々のものを挙げている⁴⁾⁵⁾⁸⁾。著者は強度、周波数の異なる数種の音刺激、振動、光刺激、水流などを魚に与えて詳細に観察した結果、音刺激に特異的であり、かつ最も弱い刺激で現われる反応は、胸鰭を前方に拡げる反射であることを知り、この実験の聴覚反射として用いた。

この反射は音を与えた直後に、両側の胸鰭を同時に前方へ動かし、鰭条間を拡げる反応で、映画に撮影して計測すると、刺激の始まりから約0.5秒持続して後に止むことが分つた。遊泳中の胸鰭の動きとは、その敏速さ、動きが大きいこと、音刺激に同調することから区別される。実験は酸素量の十分な水中で魚が静穏になつてから行うが、30分以上実験をくり返すと反応は出にくくなることを観察した(写真1)。

3. 手術処置

手術に先立つてすべての魚に聴覚反射を検して正常であることを確かめ、各種感覚器を除く手術を行つた。

a) 迷路上部の破壊

無麻酔のまま、ぬれたガーゼに魚を包んで固定し、実体顕微鏡の下で鰭骨上部又は頭頂骨の側方にコ字型に皮切を加え、表皮を剝離して頭蓋骨を露出する。次いで主鰭蓋骨の前上角の上方で、すなわち額骨、頭頂骨、眼下骨、鱗骨の接合部で4×6mm程度の長方形の窓を開けて頭蓋内に入る。黒色色素の多い硬脳膜を切開し、魚類特有の脂肪組織を除いて行くと、ほぼ前後に走る直径約0.5mmの前半規管を見る。これをたどつて後半規管、卵形嚢をピンセットで除去することができる。この際、視葉、小脳、延髄、迷走神経葉の損傷を極力さなければならぬ。手術は3~5分で終り、魚はこの間の酸素欠乏に十分耐えられる。つづいて対側の手術を行うことも可能である。術後、綿を術創につめて実験に供する。手術の失敗は出血過多、中枢神経損傷などで、これらは実験から除いた。

実験後組織学的に手術の浸襲を確かめた(写真2)。

b) 迷路下部の破壊

脳幹の直下にある骨腔内の迷路である球形嚢および Lagena を破壊することは、かなり困難で著者は次のよ

うな方法を用いた。無麻酔のまま鰓蓋の後上部をくさび形に切除し、第一鰓弓を注意深く剝離して、その上部内面を通る第四神経の枝を傷つけないように浮かせて、Lagena 外側部を剝離する。Lagena 外側壁を前後に走る軟骨部より小ピンセットで Lagena とその内側の球形嚢を破壊する。大動脈、脳幹部を損傷したおそれのあるものは実験から除いた。手術は両側を続けて行つても約5分で終り、術創に綿をつめて実験に供する。

実験後組織学的検索により手術の浸襲を確かめた(写真3)。

c) 側線神経の抜去

鰓蓋裂の直後で、鱗を除き皮切を加えて側線神経を露出する。ピンセットで静かに引き抜けば尾部迄抜去することができる。無麻酔で両側同時に行つた。

d) 硝酸銀全身塗布

側線器官は体側のみならず頭部にも豊富に分布するため、前記の手術ではなお不完全である。そこで全身の側線器官と、皮膚感覚器官を除去するため、硝酸銀による焼灼を行つた。まず体表の粘液を乾燥したガーゼでよく拭きとり、2% 硝酸銀液を全体表に塗布した。表皮は白色となり角膜も白濁する。組織学的に皮膚感覚器官、側線器官の高度の破壊を証明した(写真4)。

e) 鰓穿刺、脱気

鰓は平衡器、聴器と関連を有するという説が多く、この機能を除くため腹部正中線より心臓をさけて注射針で穿刺を行い、鰓の前房内のガスを抜いて実験した。

4. 成績

実験は水槽に2~3匹のフナを入れて、しばらく水温に慣らし、気泡によつて酸素を十分に溶かした上、魚の静穏になるのをまつて無響室で行つた。

未処置群

84匹のうち76匹は四種の音刺激に聴覚反射を示した。5匹は c^3 または c^4 の音又に反応せず、残りの3匹は反応が出なかつた。

迷路上部破壊群

一側破壊の17匹のうち9匹は術後に手術側を下にして横転し、健側を凸にした弓状の体勢をとり、遊泳は不活潑となり、健側の胸鰭、腹鰭の緊張が弱くなつた(写真5, 6)。残る8匹は正常の体勢で鰭に異常を認めなかつたが、遊泳は術前より不活潑となり、強制的にとらしめた異常体勢からの復元が遅くなつた。聴覚反射を観察すると、四種の周波数の刺激にすべて反応を示した。

両側の破壊に成功した13匹のうち8匹は横転して弓

状の体勢をとり、他の5匹も遊泳が不活潑で、回泳、捻転運動が多く、正常の遊泳は不能となつた。聴覚反射は10匹で四種の周波数に反応し、3匹は c^1 , c^2 , c^3 の三種に反応した。全般にこの群では胸鰭の緊張が悪く反応はやや鈍であつた。

迷路下部破壊群

一側破壊を10匹に行つた。術後の体勢は正常で、遊泳状態は少し不活潑になる程度で異常運動はなかつた(写真7)。聴覚反射を検すると四種の刺激のすべてに反応をみた。

両側破壊は9例成功し、術後の体勢、運動を観察したが、一側破壊例と同様にほとんど正常であつた。しかし聴覚反射をみると四種の周波数のいずれにも反応はみられなかつた。

側線神経抜去群

両側の側線神経を抜去した4匹では、遊泳が不活潑となり、静止していることが多かつたが、体勢に変化はなかつた。聴覚実験では四種の音刺激に明瞭な反応を示した。

硝酸銀塗布群

7匹に硝酸銀塗布を行つたが、体勢に異常はなく、自発的運動はほとんど行わず、静止していた。聴覚反射は正常で四種の周波数の刺激によく反応した。

鰓穿刺群

3匹を実験した。術後魚は水底に沈んで自発運動はほとんど行わなくなつた(写真8)。全例に聴覚反射は消失していた。

以上の成績の概略を第1表に示す

第1表 手術後の聴覚実験の成績

手術処置	聴覚反射	体勢	運動
迷路上部破壊 (一側)	あり	異常	異常
同 上 (両側)	あり	異常	異常
迷路下部破壊 (一側)	あり	正常	ほぼ正常
同 上 (両側)	なし	正常	ほぼ正常
側線神経抜去 (両側)	あり	正常	減弱
硝酸銀全身塗布	あり	正常	減弱
鰓穿刺、脱気	なし	異常	異常

5. 考察

魚の聴覚実験、特に感受部位の推察のためには、水中での実験が必要であると思われる。空気中の実験では、音響インピーダンスが空気と水で非常に異なること(空

気の音響インピーダンス $Z_A = 42 \text{ cgs}$, 水は $Z_F = 145000 \text{ cgs}$, 音波の伝播速度が異なることによつて迷路各部へ伝わる音響エネルギーが変つてしまうからである。そこで著者は定量的実験が不可能であつたが(魚の方位, 距離の変動, 水槽壁の複雑な反射のため), 水中実験により自然な状態での聴覚実験を行つた。

音に対する魚の反応としてこれまで挙げられてきた多くのものは出現が不確実, 不明瞭で成績がそろわないため, 前述の聴覚反射のみを用いて良い結果を得ることができた。

手術は後述の形態学的研究と平行して行つたので術技は比較的容易で, 実験後の組織学的検索によつても手術侵襲の限局していることを確かめることができた。

実験成績より見れば, 聴覚に必要な部位は迷路下部とこれに関連する Weber 器官(鰾, Weber 氏小骨, Sinus impar)であることが推察される。

III. 魚類の迷路の形態に関する研究

1. 材 料

体長 15~18cm のフナおよび 5~15cm の金魚で, 体勢, 運動, 体表に異常を認めず聴覚反射が正常のものをを用いた。

2. 実体顕微鏡による観察

フナを生体のまま, あるいは固定後, または固定脱灰後解剖を行い, 双眼実体顕微鏡下に観察した。迷路および Weber 器官の概要を略述すれば, 次のごとくである。

迷路上部(三半規管, 卵形嚢)は頭蓋内にあり, 迷路下部(球形嚢, Lagena)とともに半透明で弾性のある膜に包まれている(写真 9)。卵形嚢の位置は眼球の後方, 主鰓蓋骨前上角の下方で中脳(視葉), 小脳の外側にあり, 三半規管は哺乳動物と較べて大きく, 体長約 18cm のフナで半規管の直径が約 7mm もあり, 前半規管, 後半規管の上部は頭頂骨の直下に至っている。迷路上部は骨腔内ではなく, 硬脳膜と軟脳膜の間にみられる魚類独特の脂肪組織の中に埋もれているが, 外側半規管の外側の一部は骨性の管の中を通っている。前半規管と外側半規管の膨大部は前方にあり, 後半規管のそれは後方にあつて, 前半規管の後脚部と後半規管の前脚部とは合して総脚となることは哺乳動物と変りがない。この総脚の部分では黒色素の沈着が多くみられる。

卵形嚢の後部は細くなつて連嚢管となり, 後下方へ向つて頭蓋腔を出て骨腔に入る。この骨腔は迷走神経葉, 延髄の直下にあたり, 前後に細長い球形嚢と, その側方

で鰓弓起始部に膨出した Lagena が入っている。Lagena は球形嚢よりかなり大きく, 前後径がやや長い瓜状体で, 左右の Lagena の長軸は前方に約 60 度の角度で開いている。第八神経は卵形嚢下部から膨大部へ行くものと, 分れて連嚢管とともに骨腔に入り球形嚢, Lagena へ行くものを認める。卵形嚢, 球形嚢, Lagena には各一個の非常に硬い耳石がある(写真 10)。卵形嚢の耳石 Lapillus は小さな円盤状で上面は凹, 下面が凸となり, 辺縁は滑らかである。各耳石を採取後, 一昼夜純アルコール, 無水エーテルの等量液に浸して, 表面の脂肪や組織液を除いたのち Sartrius 直示天秤を用いて計量した結果, Lapillus は約 1.3mg (10 個平均 1.28mg)であつた。球形嚢の耳石 Sagitta は小さな棒状で, 長さ約 5mm, 重量約 0.5mg (平均 0.48mg)であり, その長軸は球形嚢の長軸とほぼ一致している。形態は特に複雑で他の二種の耳石とは全く異っている。模式図(写真 11)に示すごとく, 前方頭部に薄いへら状突起(K), 下部には広い翼状の部分(F)があり, その下縁はこまかいのこぎり状をなしている。体部は中央で一度高まり(横経が最も厚い), 後方へ行くにしたがつて細くなつて尾部を形成している。内面(IF)は凹の粗面で, 前後に走る鋭い稜が上下二本(cv, cd)あり, 尾部の前部までつづいている。外面(AF)は凸の粗面で, 翼部(F)は特に薄い板状で半透明であり, 前後方向と, 前上方から後下方に走るこまかい細条が多くみられる。Lagena の耳石 Asteriscus は最も大きく(重量平均 15.60mg), ほぼ円盤状で内面中央にくぼみがあり, それを囲んで環状の溝がみられる。外面はゆるい凸の粗面であり, 辺縁は粗いのこぎり状となつている。

球形嚢の前上方は左右の球形嚢を連絡する横交通管に交通していて, この管は後方へ Sinus impar となつて骨腔中を後へ走り, 第一椎骨の位置に至つて左右に分れて, Atrium sinus imparis として終る。Atrium の出口は Weber 氏小骨の Scapium がふさぐ形で接しており, さらに結合織で Intercalarium, Tripus と連つて, 鰾前房の外層と緊密に結合している。

以上を模式図に表わせば, 写真 12 のごとくである。

3. 組織学的検索

a) 研究方法

固定法: 断頭して両眼より吻側部, 下顎部, 鰓蓋等不要の部分を切除し, 直ちに材料を固定液に浸した。固定中は頭部を正常位置に保つように注意した。固定時間は固定液, 染色法により異なるが, 多くは 8~21 日間

で、髄鞘染色を行うものは8週間を要した。固定の始め約24時間は液を4°C程度に保つて冷固定を行った。固定液も種々検討したが、使用した液は、ホルマリン10%、20%液（銀染色には中性ホルマリン液）、ホルマリン、エタノール液、Wittmaack氏液、Zenker氏液、Orth氏液、Müller氏液である。

脱灰法：脱灰には次の四種を用いて検討した。5%硝酸9、ホルマリン1（約一週間浸し5%硫酸ソーダ液で中和）、濃塩酸8、濃蟻酸12、水80（10日間浸し70%アルコールで洗滌）、Plank-Rychloの脱灰液（2日間）、10% EDTA液（8日間）。

包埋法：脱灰後アルコールで脱水して、ツエロイジン包埋、パラフィン包埋、ツエロイジン・パラフィン包埋を併用した。

染色法：目的により次の六種の染色を行った。ヘマトキシリン、エオジン重染色、アザン染色、クルチツキー髄鞘染色、ワンギーソン染色、鈴木式銀染色。

b) 成績

検索の結果特徴的と思われる点を以下に述べる。

固有膜 Membrana propria

魚の迷路は高等動物と異なり、特有の膜に包まれている。この膜は組織学的に無構造の基質の中に細長い小腔が散在して、その中に細胞を有している。この基質は骨や軟骨とは異なる染色性をもち第2表のごとき結果を得た。

第2表 フナの頭部骨、軟骨、固有膜基質の染色性

染色法	骨基質	軟骨基質	固有膜基質
H.E 染色	Eosin に濃染	Hemato- xylin	Eosin に淡染
Azan 染色	Azoca- rmin	Anilinblau	Anilinblau 淡染
van Gieson 染色	酸性 Fuchsin	酸性 Fuchsin 淡染	酸性 Fuchsin
Resorcin-Fuchsin Azocarmin Naphthol-grün Orange G配合染色	Nphto- lgrün	Resorcin- Fuchsin	Naphtho- lgrün に淡 染

第2表のごとく、固有膜の基質は弱い好酸性を示し、染色性よりみて骨の基質より疎構、軟骨の基質より密構であることを知った。小腔中の細胞はヘマトキシリンに濃染する細長い核を持ち、鈴木式銀染色によつて細胞質の細い突起が互に連絡していることが分つた（写真13）。このような構造は骨組織に最も近いものと思われる。

固有膜の内面は内被膜に裏打ちされていて、両者の間に腔は認められない。神経、血管がこの固有膜を貫いて、内被膜に至っている。

三半規管 Ductus semicirculares

魚の三半規管は頭蓋内の大きな部分を占めており、厚い固有膜（内被膜の5～10倍の厚さ）に包まれて、内被膜があり、内リンパ腔を囲んでいる。半規管の断面の直径は0.5～0.6mm、固有膜の厚さは50～100μで、総脚の部分では特に薄い。内被細胞は扁平で、卵円形の弱い好塩基性を示す核を持ち、膨大部以外の部分ではほとんど血管や神経をみない（写真13）。三つの膨大部で内被細胞は感覚細胞と支持細胞に分化して、膨大部稜を形成し、その上にはCupulaを見る。

卵形嚢 Utriculus

卵形嚢の前半部において内被細胞は底部、前壁、側壁にわたつてMacula utriculiを形成する。卵形嚢を包む固有膜は三半規管のそれより薄く、内側は小脳、中脳と軟脳膜を介して相対しており、下面、側面から神経、血管が入っている（写真14）。クルチツキー染色でみれば、有髄神経も多くあり、また一切片で数本の巨大な神経線維（giant nerve fiber）が固有膜を貫いてMaculaに入るのを見る。Macula utriculiは1～2層の支持細胞と有毛の感覚細胞よりなるが、この感覚細胞は球形嚢やLagenaのものに較べて背が低く、核は円形に近い（写真15）。耳石は底面と外側面でRandfasernによつて固定され、Maculaの上に位置するが、脱灰等の操作のため縮小著しく、外側部からはずれることが多い（写真14）。耳石のMaculaに面する部分はMatrixが粗であり、感覚上皮との間に少量の膠様物質があつて、その中に感覚毛が入っている。卵形嚢の後部は固有膜と内被膜のみとなり、細くなつて骨腔に入り、連嚢管を通つて球形嚢の前部と交通している（写真16）。

以上三半規管と卵形嚢は硬脳膜と軟脳膜の間すなわちCavum subduraleの脂肪組織の中にある。

球形嚢 Sacculus

連嚢管 Ductus utriculosaccularis は骨腔に入つて細長い球形嚢となる。球形嚢は迷路中最も複雑で、特異な構造を有する。前方へは連嚢管で卵形嚢と、側方下部で小孔によりLagenaと、前部上方で横交通管により反対側の球形嚢と交通がある。大きさは卵形嚢よりかなり小さく、体長約15cmのフナで前後6～8mm、上下約2mmである。前半部Lagenaとの交通部より前方では、側壁に前後に走る稜があり固有膜が厚くなつてい

る。これを外側稜と呼ぶことにする(写真17, 18)。内側下方では固有膜の存在しないところがあり、内被膜は外リンパ腔の内皮に接して、膜状をなし、内リンパ腔と外リンパ腔を境しているが、これを体長軸に直角の断面で見ると橋状に見えるので橋部と呼ぶことにする(写真17)。この橋部の下の外リンパ腔は前方で骨腔を出て、頭蓋内の Cavum subdurale に交通していることを知った(写真18)。内被膜は内側壁で Macula sacculi を形成する。Macula では1~2層の支持細胞の核の上に背の高い感覚細胞が並び、その感覚毛は Macula の上の膠様物質の中に入っている(写真19, 23)。Macula の下の固有膜には非常に多くの血管と神経が通り、神経は主として Macula の上縁、下縁において基底膜を貫いて、感覚細胞底部で網状となつている(写真20, 21)。クルチツキーの髄鞘染色によれば、有髄神経も多く、有髄のままで基底膜を貫いて入る線維を認めた(写真22)。血管の多いことも特徴で、Macula の中央部では基底膜の下に接して小血管が集中している(写真22, 23)。むしろ卵形嚢や Lagena の Macula よりはるかに血管と神経が多い。内被膜の細胞は外側稜の部分で特殊な分化を示している。すなわち細胞の背が高くなり、細胞質の好酸性強く、核は小さい球形で強い好塩基性を示している(写真24)。またこの細胞群の下には小血管が来ていて一般の血管条(Striavascularis)に相当するものと思われる。

前述のごとく球形嚢の耳石 Sagitta は極めて小さく、特別の形態を有する(写真10, 11, 23)。Macula との関係は体長軸と直角の断面で後部から述べる。後方では Macula の上下径は小さく、その上の膠様物質が多くなつていて、Sagitta の尾部はその上に浮いたような形で、Randfasern によつて Macula の上下縁に固定されている。Randfasern の附着部では感覚細胞はなく、支持細胞のみ見られる(写真19, 20)。中央部では外下方に Lagena との交通があり、Sinus impar は上方に見られる(写真22, 25)。さらに前方では横交通管によつて左右の球形嚢が上方で交通している(写真26)。球形嚢の内下方は固有膜に包まれないで内リンパ腔と外リンパ腔を境して膜状(橋部)に見られる(写真17, 26)。Macula の上下径は大きくなり、神経が基底膜下部に多くなる。Macula の上には Sagitta の内面との間に膠様物質があり、感覚毛が入っている。Macula の上縁には Sagitta の上稜が、下縁には下稜が固着していて、注目すべきことは Sagitta の翼部の先端が橋部の内被

膜に接着していることである(写真17, 23, 27)。強拡大で見れば、この接着部の上を均質の薄い膜がおおっている(写真23, 27, 29)。Sagitta の上下稜の固着部である Macula の上下縁の細胞は、非常に背の高い細胞で、細胞質は明るく、核は底部にあり、支持細胞に似ている(写真20)。この細胞は上下縁共5~6列見られる。Sagitta の翼部、上下稜、Macula、橋部の関係は考察で述べるように、機能上大きな意義を持つものと考えられる。橋部は二種の細胞よりなり、一つは好酸性の大きな細胞質とヘマトキシリンに濃染する小球形の核を持つ上皮細胞で、他の一つは扁平で明るい細胞質とヘマトキシリンに淡染する卵形の大きな核を持つ内皮細胞である(写真28)。この内被膜の橋の下の腔は、前方で頭蓋内へ交通しているので、外リンパ腔と考えてよいと思われる(写真18)。

球形嚢の前部では内腔は狭くなり、水平断で見ると Sagitta の頭部が橋に接着して、連嚢管の方へのびている(写真27)。連嚢管は比較的厚い固有膜に包まれ、一部狭窄部がある(写真16)。

球形嚢の耳石 Sagitta は Lagena、卵形嚢の耳石と比較して、その Matrix の密度が高いことを配合染色により認めた。すなわち Lagena、卵形嚢の耳石は Matrix が粗構であり、Azan 染色では Anilinblau に染るが、Sagitta は大部分が Azocarmin に染り、体部の一部のみ青色にみられるのである。従つて脱灰操作による耳石の収縮、破壊は Lagena、卵形嚢で著しく、Sagitta では少いので細かい構造がよく保たれている。

Sagitta を除いた球形嚢の模式図は写真30のごとくで、D は連嚢管、P は外側稜、N は第八神経、B は橋部、L は Lagena との交通孔、C は横交通管、M は Macula sacculi、S は Sinus imper を示している。

Lagena

コイ科型の内耳では Lagena が球形嚢より大きい。体長軸に直角の断面では下方に尖つた卵円形、水平断面では前外方に尖つた卵円形をなし、薄い骨壁に囲まれている。内方は前半部では球形嚢に接し、後半部では骨壁をへだてて、反対側の Lagena と対している。Sinus impar は Lagena の内上方を通っている(写真31)。Macula は内側壁のほぼ中央部、球形嚢との交通部を中心に比較的大きく、耳石の内面と対している。耳石との間には少量の膠様物質があり、感覚毛がその中に入っている。感覚細胞は Macula の中心部で背が高く、卵形

の核を持ち、卵形嚢の感覚細胞よりよくそろっている。支持細胞は1～2層みられ、基底膜の下には血管が来ている。血管と神経は球形嚢と比較すれば、かなり少ない(写真32)。銀染色によれば、神経が基底膜通過後、支持細胞の核より上方、感覚細胞の下部で複雑な網状をなし、その枝分れは球形嚢の Macula におけるより多い(写真33)。Macula 以外の部分では内被細胞は扁平で、固有膜に密着し、固有膜も薄くなつて骨膜と接している。神経、血管等の組織はほとんど見当らなくなる(写真34)。骨壁には外側部で前後に走る帯状の軟骨部があつて、前述の手術等に有利な部分である。

横交通管 Ductus communicans transversus

左右の球形嚢を上方で連絡している管で(写真26)、中央部では後方の Sinus impar 内へ膨出して、内リンパと Sinus impar 内液とを境する膜となつている。

Sinus impar

横交通管の中央部から後方に出る一本の液腔で、内皮膜に囲まれた盲嚢である。腔内には標本で Nubecula を見ることが多い。前部では球形嚢の上部にあるが、次第に下降して三角柱状となり両側の Lagena の間を通る(写真31)。後部では左右に分れて Atrium sinus imparis となり、Weber 氏小骨の Scapium と対している。その間すべて扁平な内皮細胞からなり、特殊なものを認めない。

側線器官、皮膚感覚器官、味蕾

フナの側線器官は体側に見られるものの他に頭部によく発達している。その構造は骨性の管腔の中に内被層、神経、血管が通り、所々に(各体節毎にとされている) Macula を持つている。Macula は背の高い感覚細胞と支持細胞、その上の Cupula からなり、感覚毛が Cupula に入っている。外界との交通部として小孔があり、均質の物質による栓が見られる(写真35, 36)。

口腔内、特に咽頭には非常に多くの味蕾が見られる。大きな環状の核を持つ基底細胞と焰状の感覚細胞からなっている。皮膚感覚器官も味蕾の構造によく似ている(写真37)。

4. 考 察

魚類の迷路の形態学的、組織学的研究は少なく、比較的良好に研究されているコイ科、ナマズ科においても機能を説明し得る形態は見出されていない。

構造の複雑な球形嚢に関しては、von Frisch, Farkas, de Burlet, Werner, 長谷川, 大久保等の研究があり、特に重要と思われる耳石 Sagitta と膜迷路との関

係について、von Frisch⁷⁾ は Sagitta 翼部の内リンパ中への遊離を示し、また Farkas²⁾ は壁からの線維による連絡で Sagitta を弱音器としている。de Burlet¹¹⁾ は翼部が下壁に付き、外側稜と耳石体部が接着することを示している。長谷川¹²⁾ と大久保⁸⁾ は頭部へら状突起の橋への接着を述べ、Werner¹³⁾ は1960年これらに関して固定、脱灰、包埋操作による人工産物が問題で、なお決定し得ないと述べている。硬い骨腔内に死後変化の早い感覚上皮があり、脱灰過程が耳石におよぼす影響が大きく、人工産物ができ易いことがこの方面の研究を困難にしている。Sagitta 翼部の橋部への接着は非常に破壊され易く、著者の検索でも初めの二年間はすべて失敗で、von Frisch や de Burlet の示した写真のごとく接着がはずれていた。そこで大阪市立大学の鈴木清名誉教授の指導を受け、固定、脱灰、包埋を種々研究した結果、生体時の状態を推測し得る良い標本を得ることができた。卵形嚢、Lagena の耳石は Matrix が粗であるため脱灰、脱水による変形はなお著しいが、Sagitta は密度が高く、変形が少ないことは幸いであつた。

音波がよく聴器で感受されるためには、particle displacement (縦波) を volume displacement (横波) に変換する場所を有すること(哺乳類では鼓膜)、その横波が感覚細胞に伝えられる機構をもつこと(耳小骨連鎖、外リンパ、内リンパ、基礎膜)、その際音圧が脱出する経路を有すること(蝸牛窓)、さらに増幅(インピーダンス整合)の機構をもつこと(耳小骨のてこ比、鼓膜と前庭窓の面積比による)が必要とされている。フナの場合これを検討すると、水中の音波は体壁を通つて、ガスを充たす鰾において横波となる。この際魚体の幅は1000cpsの音波の約70分の1波長であるから、鰾の各部での位相差は無視してよいと思われる。鰾の前房から三つの Weber 氏小骨、Sinus impar 内液、横交通管の内リンパ液を通じて、球形嚢へ伝播する経路を持つている。球形嚢の橋部は薄い膜状で、振動して Sagitta 翼部に伝え、剛体である耳石は上下縁に固着しているため、Macula 上の感覚毛の入っている膠様物質を振動させると考えられる。Sagitta が軽量であることは、小さな音圧で振動するに有利である。橋部の下の外リンパ腔は広い頭蓋内の cavum subdurale へ音圧脱出の経路をもつ。橋部以外の膜様迷路は固有膜に包まれた盲嚢であるため、音圧の逃げることは極めて少ない。特に迷路上部へは連嚢管に狭窄部があるため(写真15)音圧は抜け難い。さらに鰾に比して橋部は非常に小さく、増幅が大

きいと思われる。球形嚢の Macula では豊富な血管と神経が見られる。

このように音刺激感受部位としてすべて条件を備えるのは球形嚢であり、形態上他の部分での感受は考えられない。

IV. 結 語

コイ科フナ *Carassius auratus* Linné において迷路の形態を研究し、聴覚実験とともにその聴覚感受部位を検討した。

1. 各種感覚器官の破壊実験を行うと、迷路下部（球形嚢, *Lagena*）、鰾の破壊によつて聴覚反射が消失し、迷路上部（三半規管、卵形嚢）、側線器官、皮膚感覚器官の破壊では聴覚反射が残っている。

2. 球形嚢は鰾より Weber 器官, *Sinus impar* を介して音圧の伝わる経路をもち、しかも外界より音圧を受ける鰾と比較して、橋部は面積がはるかに小さい。

3. 耳石 *Sagitta* は Macula の上下縁に上下稜で固着し、橋部には翼部が接着して、感覚毛の入る膠様物質は耳石内面に包まれている。

4. 球形嚢の橋部で内リンパは外リンパと境され、この外リンパ腔は頭蓋内の *Cavum subdurale* に連なり音圧脱出路をなすものと考えられる。球形嚢と連なる *Lagena*、卵形嚢、三半規管は特有の固有膜に包まれた盲嚢で、音圧の脱出は非常に少ないと考えられる。

5. 球形嚢の血管と神経の分布は卵形嚢, *Lagena*、側線器官と比較して非常に豊富である。

以上述べたように、球形嚢が音を適応刺激とする感覚器、すなわち聴器であると考えられる。

主要文献

1) 山本常市：魚の耳の形態とその機能、創文社、1954。 2) 工藤得安、他：耳石、解剖学発生学叢書 1 1951。 3) *Bierbaum, G.*: Untersuchungen über den Bau der Gehörorgane von Tiefseefischen. *Zeitschr. Wiss. Zool.*, 111; 281, 1914。 4) *Parker, G.H. and Van Heusen*: The reception of mechanical stimuli by the skin, lateral-line organs and

ears in fishes, especially in *amiurus*. *Amer. J. Physiol.*, 44; 463, 1917。 5) *Manning, F.B.*: Hearing in the goldfish in relation to the structure of its ear. *J. exp. zool.*, 41; 5, 1924。 6) *von Frisch, K. and S. Dijkgraaf*: Hearing in *Rhinichthys*. *Biol. Rev.*, 11; 210, 1936。 7) *von Frisch*: The Physiology of Fishes. New York Academic Press Inc., 1957。 8) 大久保博舜：魚の迷路機能について、日耳鼻, 51; 22, 1947 (昭22)。 9) *Katsuki, Y., S. Yoshino and J. Chen*: Action currents of the single lateral-line nerve fiber of fish. *Jap. J. Physiol.*, 1; 87, 179, 1950。 10) *Katsuki, Y., S. Yoshino and J. Chen*: Neural mechanism of the lateral-line organ of fish. *Jap. J. Physiol.*, 1; 264, 1950。 11) *De Burlet, H.M.*: Anatomisches zur Hörfähigkeit der Siluroiden. *Zeitschr. Anat. Ent-gesch.*, 89; 11, 1929。 12) 長谷川高敏：魚の感音装置、日耳鼻, 55; 634, 1952 (昭27)。 13) *Werner, Cl. F.*: Das Gehörorgan der Wirbeltiere und des Menschen. Leipzig, 1960。 14) *Ladd, C. et al.*: Comparative animal Physiology. London, 1961。 15) 本城市次郎：動物の感覚、岩波書店、1961。 16) 末広恭雄：魚類学、岩波書店、1960。 17) 関正次：組織検査法、杏林書院、1961。

稿を終るにあたり、終始御懇切なる御指導を賜つた恩師長谷川高敏教授に深甚なる感謝の意を表します。また組織学的研究において御指導、御助言を賜つた大阪市立大学解剖学教室、鈴木清名誉教授に衷心より感謝します。

本論文の要旨は、第123回、第125回、第128回、第129回日本耳鼻咽喉科学会大阪地方会において発表した。

(原稿到着＝昭和41.2.21日)

写真 1 鮒の聴覚反射

写真 2 右側迷路上部破壊 U. $\times 12$

写真 3 右側迷路下部破壊 S 球形囊 L. Lagena $\times 30$

写真 4 頭部側線器官の破壊 M. Macula $\times 400$

写真 5 右迷路上部破壊後

写真 6 右迷路上部破壊後

写真 7 右迷路下部破壊後

写真 8 鰾 穿 刺 後

写真 9 右側迷路上部, 固有膜に包まれている
D. 連囊管, 上方の目盛 1mm 写真 10 L. Lapillus, S. Sagitta, A. Asteriscus
左は内面, 右は外面 写真 11 Sagitta 模式図, 中央は断面, 上は外側
面, 下は内側面 写真 12 U 卵形囊, S 球形囊, L. Lagenae, C 横
交通管, I 不同洞, W_{1,2,3} Weber 氏小骨 写真 13 M 固有膜, E 内被膜, D 半規管
内リンパ腔×400

写真 14 卵形嚢, O 耳石, M. Macula, N. 神経, H. 中脳 ×40

写真 15 卵形嚢 Macula, M. 固有膜, G. giant reve fiber C. 血管 ×600

写真 16 連嚢管, S. Sagitta の頭部, E. 狭窄部, V. 卵形嚢 ×60

写真 17 球形嚢, P. 外リンパ腔, B. 橋部, S. Sagitta, F. 翼部, M. Macula, C. 特殊細胞, CV. 下枝固着部 ×120

写真 18 外リンパ腔頭蓋腔交通部, CC. 頭蓋腔, M. 固有膜, B. 橋部, C. 特殊細胞, S. Sagitta, L. 外側稜, N. 神経, P. 外リンパ腔 ×40

写真 19 球形嚢後部, S. Sagitta, K. 膠様物質, C. 血管, R. Randfaser, M. 固有膜, ×400 銀染色, MC. Macula

写真 20 Macula 下枝固着部, S. Sagitta
×2000 銀染色

写真 21 Macula 上枝固着部の神経, S. Sagitta
×1500 銀染色

写真 22 球形嚢, Lagena の有髄神経, S. 球形嚢,
L. Lagena I. 不同洞, N. 有髄神経 ×30
暹羅染色

写真 23 球形嚢中央部, B, 橋部, F. Sagitta の翼
部, M. Macula P. 外リンパ腔 ×300

写真 24 外側枝下部の特殊細胞 ×600

写真 25 球形嚢, Lagena 交通部, S. 球形嚢
L. Lagena, M. Macula ×60

写真 26 横交通管による左右球形嚢交通部, D. 横交通管 S. Sagitta, B. 橋部, P. 外リンパ腔 ×40

写真 27 Sagitta 翼部の橋への接着 ×1000

写真 28 橋部の細胞二種, E. 内リンパ腔上皮, P. 外リンパ腔内皮 ×1000

写真 29 球形嚢先端の水平断, P. 外リンパ腔 S. Sagitta 頭部

写真 30 球形嚢の模式図, 耳石を除く, 上は上方より, 下は側方よりみる。

写真 31 Lagena 後部と不同洞, L. Lagena I. 不同洞 ×60

写真 32 Lagena の Macula C. 血管 $\times 600$ 写真 33 Lagena の Macula $\times 800$ 銀染色 写真 34 Lagena M. 固有膜 $\times 60$ 写真 35 側線器官の Macula, C. Cupula, $\times 200$ 写真 36 側線器官の小孔, P. 栓, M. 神経, L. 側線器官 $\times 200$ 髓鞘染色, Azocarmin 写真 37 皮膚感覚器官と側線器官, H. 皮膚感覚器 L. 官側線器官 $\times 400$