中脳誘起脳波からみた魚類聴覚特性と聴覚の驚愕反射運動への関わり*1

安 楽 和 彦*2

鹿児島大学水産学部

漁業研究分野における魚類聴覚特性に関する研究は、海洋牧場構想へむけた魚群行動制御技術の確立を目的に進められ、心電図法などの応用により、聴覚閾値、音源定位能力に関する精力的な報告が行われている。ここで用いた手法は、聴覚関連中枢からより直接的な聴覚応答を導出することにより、魚類の音刺激の受容過程をより詳細に明らかにすることを目的に試みたものである。本項では、魚類に広く応用できる電気生理学的手法と明かにされた聴覚特性について述べる。また、内耳および側線感覚の魚類反射運動への関わりについて得られた研究成果の紹介を行う。

1. 聴覚性誘起脳波の導出

魚類の中脳室底には体軸方向に長く隆起した半円堤が観察される。半円堤は主に延髄の内耳側線野からの投射を受けており、内耳および側線で受容された刺激に関する情報の伝達路にある。半円堤は視蓋部を切開し小脳弁を側方に移動することにより露出でき、肉眼で確認しながら電極を記録部位へ置けるため、比較的容易に音刺激に対する誘起脳波の変化を記録できる。

実験では魚を麻酔した後に筋肉弛緩剤で不動化し、手術台上で脳髓および半円堤を上述の手法により露出した。次に魚を防音箱内の水槽に手術部位以外が水に浸るように固定した。記録電極には直径0.3 mmのAg-AgCl電極（コイではタングステン、0.3 mm）を用い、半円堤の内側表面に接触させた。不関電極には虫ピンを用い脳髓近傍に固定した。放音は水槽左右に置かれた空中スピーカより行った。導出された脳波は高感度増幅器および積分ユニットを通し積分波形として記録し応答強度の分析に供した。

2. 半円堤における聴覚性誘起脳波からみた魚類聴覚特性

等音圧（120 dB）の100～1500 Hzの純音に対するブリ半円堤での記録は、いずれの音刺激に対しても脳波に変化が観察され、これらの周波数帯が可聴域にあることが示された。特に1000 Hz以下の周波数帯の音に対し、他魚種と同様に高感度を示すことは明かであった。

各刺激音に対する応答強度の比較からは（図1）、400 Hzと700 Hz帯の音刺激に対し強い応答を示すことが分かる。これはブリの半円堤に、最適周波数が400 Hz帯と700 Hz帯にある細胞群が存在するためと解釈された。コイにおいては微小電極法により、半円堤に3種類の細胞群（low, middle, high unit cluster）が存在することが報告されている。¹⁾ またHRP注入法では半円堤内側部に内耳からの連絡があることが確認されている。²⁾ 筆者の手法によりコイの半円堤内側部で行った記録からは、200～300 Hz、600～700 Hz帯の周波数に対応した2種類（middle, high）の細胞群の存在が示された。これは記録部位を内側に限局したため側線に関連する細胞群（low unit cluster）の影響を受けなかったと解釈でき、本手法により内耳応答と側線応答の分離が可能であると考えられた。今回確認された任意の周波数帯の音刺激に対応した複数の細胞群の存在は、受容した音刺激を中脳レベルにおいて各周波数帯ごとに情報処理し

図1 120 dB等音圧の音刺激に対する半円堤の応答強度。

縦軸は700 Hz音に対する応答強度の相対値で示した。

*1 Auditory Responses in Teleost Midbrain and Relationships between Hearing and Startle Reflex.

*2 Kazuhiko Anraku (Faculty of Fisheries, Kagoshima University, Kagoshima 890, Japan).

ていることを示唆し、音色の弁別や特定周波数音の抽出において機能的に働くと推測される。

半円堤内側部の吻端側においては、放音開始時のみ応答しすぐに順応する、いわゆる On 反応を示す細胞群が観察された。キンギョの延髄には音刺激に対し順応速度の異なる3つの型の細胞が見出されている。³⁾ 持続的な音刺激に対し順応してしまう細胞が多数存在するならば、魚類を効率よく刺激するためには断続的な音刺激の利用が望ましいと考えられる。

3. 音刺激により誘発される驚愕反射の刺激-反応系の解明

真骨魚に見られる刺激源と反対側の体側筋を収縮し引き起こされる逃避様反射運動(驚愕反射)は、延髄に左右一対存在するマウスナー細胞(M-Cell)に仲介される。⁴⁾ M-Cellへは内耳および側線神経の入力があり、これらの感覚を介し驚愕反射は誘発される。ここでは聴覚に関連する神経連絡が比較的明かであるコイを用いた実験結果に基づき、刺激-反応系を考慮し、聴覚と驚愕反射運動の関係について述べる。

100~1000 Hzの純音を用い120~180 dBの音圧で魚を刺激したときの魚体運動の目視観察からは、いずれの周波数でも音圧の上昇にともない体側筋の興奮頻度も上昇した。塩化コバルトにより側線を閉塞した魚では、正常魚と比較して音刺激に対する体側筋の興奮頻度は明かに低下し、側線感覚の驚愕反射運動への関わりが示唆された。周波数の反射運動誘発への影響は明かでなく、聴覚特性を反映した傾向は見られなかった。

表1には224 Hzの音を180 dBの音圧で魚に与えたときの筋電図の記録から、試行回数に対する筋肉の興奮頻度、および刺激感受から筋肉系興奮までの時間差を示した。正常魚、側線閉塞魚のいずれにおいても、放音にともない体側の赤筋、白筋ともに高い頻度で興奮し、刺激感受後約10 msで体側筋の興奮が誘発されることが分かった。キンギョを用いた実験からは、M-Cellを介する反射では刺激後6~10 msの短時間のうちに筋肉系の収縮を生じると報告されている。⁴⁻⁸⁾ したがって、本実験で観察された魚体運動は、刺激直後に赤筋、白筋の活動をともなうことよりM-Cellを介した驚愕反射運動

表1 刺激音感受から体側筋収縮までの時間差

		試行数	興奮頻度 (%)	平均時間差 (ms) ± SD
正常魚	赤筋	30	100	10.9 ± 0.9
	白筋	30	100	10.7 ± 0.5
側線	赤筋	30	100	10.7 ± 0.3
	白筋	30	87	10.8 ± 0.2

であると考えられた。

以上のように、M-Cellを介した反射運動は高音圧の音刺激により誘発でき、さらに繰り返し刺激に対する反射運動の高い連続性は魚群行動制御技術へ応用可能と考えられる。このような刺激-反応系を考慮した魚類反射行動特性の解明は、今後の行動制御技術の確立において不可欠である。

文 献

- 1) S. M. Echter: Tonotopic organization in the midbrain of a teleost fish. *Brain Research*, **338**, 387-391 (1985).
- 2) S. M. Echter: Connections of the auditory midbrain in a teleost fish, *Cyprinus carpio*. *J. Comp. Neurol.*, **230**, 536-551 (1984).
- 3) M. Sawa: Auditory responses from single neurons of the medulla oblongata in the goldfish. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **42**, 141-152 (1976).
- 4) D. S. Faber, J. R. Fetcho, and H. Korn: Neuronal networks underlying the escape response in goldfish, General implications for motor control. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **563**, 11-33 (1989).
- 5) J. G. Canfield and R. C. Eaton: Swimbladder acoustic pressure transduction initiates mauthner-mediated escape. *Nature*, **343**, 760-762 (1990).
- 6) S. J. Zottoli: Correlation of the startle reflex and mauthner cell auditory responses in unrestrained goldfish. *J. Exp. Biol.*, **66**, 243-254 (1977).
- 7) R. C. Eaton, W. A. Lavender, and C. M. Wieland: Identification of mauthner initiated response patterns in goldfish, evidence from simultaneous cinematography and electrophysiology. *J. Comp. Physiol.*, **A144**, 521-531 (1981).
- 8) R. C. Eaton, R. Didomencio, and J. Nissano: Flexible body dynamics of the goldfish C-start, implications for reticulospinal command mechanisms. *J. Neurosci.*, **8**, 2758-2768 (1988).