

学 位 論 文 題 名

コイ (*Cyprinus carpio*) の聴覚・側線機能に
関する電気生理学的研究

学位論文内容の要旨

魚群の行動を制御するために音響を利用する場合には、魚類の聴覚・側線の感覚特性とその機能を明らかにすることが重要である。本研究では、供試魚に神経生理学的知見の集積されている骨鰾類のコイを用い、聴覚及び側線の感覚特性を調べるための電気生理学的な実験手法の確立をまず行った。この確立した実験手法により、聴覚及び側線の周波数応答特性を調べた。聴覚応答の記録は、中脳に位置する半円堤に記録電極を設置して、音刺激に伴う脳波の変化を導出して行った。側線応答の記録は下眼窩管を支配する前側線神経頰枝と体側の側線を支配する後側線神経から行った。側線への刺激は機械的な振動刺激を、また内耳の刺激には音刺激を用い、刺激周波数を種々変化させ、それぞれの感覚応答を記録した。その結果、側線は 40-50 Hz をピークとする単峰型応答特性を示した。一方、内耳の周波数応答特性は 200-600 Hz が高感度周波数帯であることが認められた。側線と内耳の周波数応答特性の相違が明らかにされた。また、ここで用いた実験方法は、内耳と側線のそれぞれの応答を明確に分けられ、さらに他魚種にも応用可能であることが示唆された。

魚類は音の周波数弁別能力をもつことが知られている。しかし、弁別可能な周波数域は十分明らかにされていない。本研究では半円堤において音刺激に対する脳波の変化を記録し、刺激音への脳波の同期（follow response）を指標として弁別可能な音の周波数域を検討した。その結果、700 Hz 以下の音刺激にのみ位相同期放電が認められ、それ以上の周波数では位相同期放電が生じないことが明らかになった。したがって、コイが弁別できる周波数域は700 Hz までで、それ以上の高い周波数音は可聴できても周波数の弁別は不可能であると結論された。

次に、聴覚と鰾機能の関係について調べた。一般的に鰾を持たない魚種（無鰾類）では音の圧力変化は受容できず、粒子運動を感受するとされている。しかし、これまで鰾が音圧変化を取り込む唯一の器官であることを実証した例はない。本研究では、魚に音圧変化だけを受容させるために、聴覚応答の記録を空気中で行うことで側線への刺激が生じないようにし、さらに頭部を頑強に固定することで内耳の耳石器官での振動受容を軽減させた。鰾の前気室と後気室のガス充満度を種々変えて、半円堤応答を指標として聴覚感度の変化を調べた結果、音圧受容に伴う聴覚応答強度は鰾のガス充満度に依存して顕著に変化した。鰾を完全に損傷させると聴覚応答が消失することが認められ、音圧変化の受容は鰾を介す経路だけに依存することが明らかになった。鰾を持つ魚種（有鰾類）と無鰾類で音刺激の受容過程が異なることが強く示唆された。また、鰾のガス充満度は聴覚の周波数応答特性には影響を及ぼさないことが明らかになった。

魚類の音源定位能力の有無は音響を利用して魚群の行動を制御するためには欠かせない重要な知見である。音に対する反応行動より、魚類に音源定位能力があることは明らかである。過去の研究では、音源定位の手掛かりが音圧であるのか粒子変位であるのか十分解明されていない。本研究では、先述と同様に供試魚が音圧変化だけを受容するようにした状態で、音源方向を変えたときの聴覚応答を半円堤応答を指標として調べた。その結果、音源方向を変化させても、半円堤の応答強度は変化せず、さらに半円堤応答の波形に位相差が生じないことが示された。音圧変化の受容において鰾をその刺激の取り込み器官とする魚は、単一で無指向性な圧力センサーと見なせることが明らかになった。したがって、魚類は音圧情報だけの手掛かりでは音源への定位はできないと結論され、同時に粒子運動の受容が音源定位の重要な手掛かりになることが示唆された。音響刺激による魚の誘導等を目的とする場合、音響刺激の効果範囲の推定が音圧変化に対する聴覚閾値音圧だけをもとに行われている。しかし、魚が音源方向を認識できる範囲の推定のためには、粒子運動に対する閾値を明らかにする必要がある。

漁具に対する魚の反応行動を我々が観察できるのは、通常、魚が漁具の近傍に存在している場合である。また、成群行動においても、隣接個体との距離は極めて近いことが多い。このような刺激源が魚の近傍にある場合には側線による刺激の受容を無視できない。本研究では実験モデルを単純

化して、水平運動をする球体および自由遊泳する魚を刺激の発生源とし、それらが魚体近傍を通過するときの側線神経応答を調べた。いずれの刺激発生源においても、速度の増加にともなって側線応答強度が増加するが、応答可能な距離範囲は魚体近傍に限定され、側線で刺激を受容できる範囲はおよそ 1 体長程度で、側線は遠隔センサーになり得ないことが示された。

魚類は音刺激に対して瞬時に驚愕的な逃避行動を起こすことは知られており、このことは音刺激を魚の駆集に利用できる根拠になっている。本研究では、この音刺激に対する驚愕的逃避行動が音刺激に含まれる刺激成分の音圧変化、あるいは粒子運動によって誘発されるのか、また、音刺激を受容する側線と内耳の感覚器別に、どちらの感覚情報がこの反応行動と密接な関係にあるのか明らかにすることを試みた。実験では 100-1000 Hz の範囲の純音を低音圧から高音圧で放音し、各周波数ごとに、放音直後に反射のような瞬時に生じる筋収縮を起こす閾値音圧を求めた。その結果、閾値音圧曲線は、内耳の周波数応答特性と類似し、音圧変化の受容が反応行動誘発の主要な誘発刺激成分であることが示された。しかし、側線感覚を閉塞した個体で行った同じ実験では、正常な個体と比較して閾値音圧は上昇し、側線感覚も補足的に反応の誘発に寄与していることが示された。このことから、放音直後の驚愕的反応行動は、側線・内耳によって受容された音刺激の総合的なエネルギーによって誘発すると考えられた。放音時の筋電図記録からは、反応時の魚の運動は、普通筋と血合筋の両者の活動を伴い、さらに放音後 10 ms 程度で筋興奮が見られる事を示した。この特徴は魚類の延髄に見られる反射中枢のマウスナー細胞を介す反射運動と類似した。今回観察された、高い音圧の音刺激に対する反応は、特定の反射弓により誘発される反射運動である可能性が示唆された。高い音圧の音刺激に対する魚の反応の発生率は非常に高く、このような刺激は、特定海域への魚類の迷入防止などに応用可能であると考えられた。

以上のように、本研究によって明らかにされた聴覚・側線の感覚特性と刺激の受容メカニズムに関する種々の重要な基礎的な知見は、音響利用による魚群の行動を制御するための技術開発に対して寄与するものと考えられる。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 梨 本 勝 昭
副 査 教 授 麦 谷 泰 雄
副 査 教 授 山 本 勝太郎
副 査 教 授 飯 田 浩 二
副 査 助教授 平 石 智 徳

学 位 論 文 題 名

コイ (*Cyprinus carpio*) の聴覚・側線機能に 関する電気生理学的研究

沿岸海域において、栽培漁業を大きく推進して、効果的な生産を上げるためには音響を利用した魚の行動制御技術を活用し、音響馴致や網なし生簀、飼付け型漁業などを積極的に進め、放流して成長した魚群を音で誘致し、漁獲回収する応用技術の開発が強く求められている。

今まで音と餌を同時に与えて種苗を学習させ、中間育成や放流後も効率的な給餌を行う音響馴致の試みがマダイ、ヒラメ、シマアジ、キジハタなどを対象に行われている。これらの音響馴致では滞留の効果は認められるものの学習の存続期間、経過年数に伴う再捕率はほとんど明らかにされていない。

音によって魚群の行動制御をするために音の周波数弁別能力、音源方向の識別などの感覚機能を十分明らかにする必要がある。魚の聴覚器官として内耳、側線の振動や音受容の生理的なメカニズムを予め十分知ることが重要である。現在、魚類を対象とした聴覚実験における大きな問題点は音刺激に対して得られる応答が内耳、側線の感覚器のいずれを刺激して得られた結果なのと言及できない。水中での放音に伴って発生する刺激は圧力変化 (far field 効果) と水の粒子運動 (near field 効果) がある。物理的な伝搬特性により、前者は減衰が少なく遠距離まで到達し、後者は音源近くで大きく減衰する。

魚類の広義の音受容器官として側線と内耳があって、側線は水粒子運動を、内耳は水粒子運動に加えて圧力変動も受容する。従って限定された小型水槽を用いて行われている聴覚実験では内耳受容を意図した実験であっても、放音に伴って水粒子運動により側線および内耳が刺激され、また圧力変化によってさらに内耳が刺激されることになる。側線と内耳の感覚特性を個別に評価することは音による感覚刺激に対する反応行動を知る上で重要であり、それぞれ独立

した感覚応答を記録できる手法を確立することがぜひ必要である。

魚類の側線、内耳の感覚器別に中枢へ情報伝達する神経線維などから応答電位を記録する電気生理学手法を利用することによって両者を明確に分別できる。しかし、このような電気生理学手法の実験は技術的に難しく、熟練した一部の生理学者によってのみ行われているのに過ぎない。側線応答と内耳応答を独立して記録できる簡便で汎用的な電気生理学的実験手法の開発が強く要望されている。

本論文では神経生理学的な知見が十分蓄積されている骨鰾類のコイを用いて、感覚器の機能を解明する方法として広く使用されている電気生理学的手法を応用して、聴覚および側線の感受特性をそれぞれ別々に調べるための簡便な電気生理学的な実験手法を確立した。そして、音の周波数弁別能力、聴覚と鰾の機能、音源定位能力と音圧、水粒子変位との関係、側線の刺激応答特性、魚類の音刺激による驚愕反応の誘発される仕組みなどについて調べ、聴覚と側線の音刺激の受容機構とそれらの感覚刺激に対する反応行動の誘発機構について解明したものである。

特に審査員一同が高く評価した点は以下の通りである・

- 1) コイを用いて側線の応答電位は前側線神経類枝と後側線神経に、聴覚の応答電位は中脳に位置する半円提に記録電極を設置することによってそれぞれ独立して電位を導出して記録できる簡便で汎用的な電気生理学的実験手法を確立した点。
- 2) 聴覚については中脳に位置する半円提に記録電極を設置し、音刺激に伴う脳波を導出し、刺激音の脳波の同期を指標として弁別可能な音の周波数について検討した点。
- 3) 実験魚を空気中に露出し、聴覚による音圧変化だけを受容できるように工夫して、鰾の充満度を種々変化させて聴覚応答特性を調べ、音圧変化の受容は鰾を介する経路だけに依存すること、鰾の充満度によって周波数応答特性には影響しないことを確かめた点。
- 4) 音圧変化だけを受容できる状態で音源方向を変化させ聴覚応答を調べ、鰾を音圧の取り込み器官とする魚では音圧情報だけでは音源への定位はできず、水粒子運動の受容が重要な手掛かりとなることを示唆した点。
- 5) 音刺激に対する瞬間的で驚愕的な逃避行動を起こす時の閾値音圧曲線は聴覚の周波数応答特性と類似していることを確かめ、音圧変化の受容が反応行動誘発の主要な誘発刺激の要因となるが、側線感覚も補足的に反応の誘発に寄与していることを見いだした点。
- 6) 高い音圧の音刺激に対する驚愕反応は特定の反射弓により誘発される反射運動であり、刺激に対する反応率は非常に高いことから、魚類の迷入防止などの応用の可能性を指摘した点。

以上の成果は水中音を利用して魚群の行動を制御するための重要な基礎的知見を得たものと高く評価され、審査員一同は本研究の申請者が博士(水産学)の学位を授与される十分資格を有すると判定した。