

## 魚類側線神経の電気生理學的研究

勝 木 保 次

(東京醫科齒科大學生理學教室)

吉 野 鎮 夫

(東京大學立地自然科學研究所水産部)

The electro-physiological and histological study  
of the lateral-line nerve system of fish

By YASUJI KATSUKI and SHIZUO YOSHINO

魚類の側線神経については形態的にも機能的にも古くから研究されてゐるが、尙詳細な点については決定的に知られてゐない。その機能についても間接的な研究が多く、Hoagland<sup>①</sup> が電気生理學的方法を用ひて初めて神経の活動電流により直接的證明を行つた。

引續き同一方法により、Schriever<sup>②</sup>、Sand<sup>③</sup>、Löwenstein<sup>④</sup> 等により更にその知見が擴張されるに至つた。Hoagland の實驗は種々の淡水魚の神経束について行はれたもので、Sand<sup>③</sup> はエイ (*Raja clavata*, *Raja maculata*, *Raja microcellata*) を用ひ、その顔面神経の舌下顎枝について單一神経纖維の活動電流を記録する事に成功し、その知見を大いに新たにした。而し彼の方法は切り出した材料を用ひたものであり、單一纖維について見たのは百例行つて數例しか成功しなかつたと述べてゐる如く甚だ困難であつた。著者等は Sand と異なる方法を用ひて實驗を試みたが、單一神経纖維の分離は甚だ困難で長期間の失敗を克服して終に成功した。現在迄には淡水産鰻についてのみしか成功してないが他種のものについても可能性はあると思はれる。

## 實 験 方 法

Sand の用ひた方法は切出した材料で神経枝を分離した後、活動電流が總て一定の大きさの尖狀放電を示す迄、側線器管を次々と破壊してゆく方法であり、著者の方法は *in situ* のままで田崎<sup>⑤</sup> に倣ひ、側線神経束を用ひて、單一纖維を分離し、その活動電流を4段増幅と電磁オツシログラフを用ひて記録したのである。材料としての鰻は、大きいものの方が比較的容易で、先づ魚体を板上に釘で固定し、鰓蓋の近くで皮膚を數層剥ぎ、筋肉中に埋没した神経を注意深く2—3 纏分離し切断、その末稍端を木綿糸にてしばり、これを下方より光線を送つた硝子板上で廓大鏡(×30)の下で針を用ひて分離し、單一纖維を遺す。電極は比較的大きい銀板で、これに神経纖維を導き空中に懸垂する。

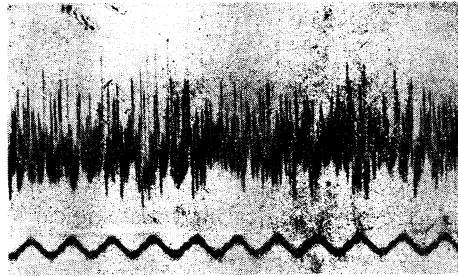
従つて Sand の方法よりも、確實に單一纖維である事は顯微鏡で確めその太さも測定出来るし、又 *in situ* のまま行つた点が勝れてゐる。

## 實 験 結 果

神経束のままで見ると、盛んな自發性放電が見られ 1)(第1圖) その尖狀放電の大きさがそれぞれ異り、各纖維は勝手に放電してゐるのがわかる。放電の大きさが異なる事は、纖維の太さが各々異なるためであるので纖維の太さを測定してみるとそのヒストグラムは第2圖に示す様であつた。即ち太いものも細いものもあつて 4p—15p の範圍にある事がわかる。

第 1 圖

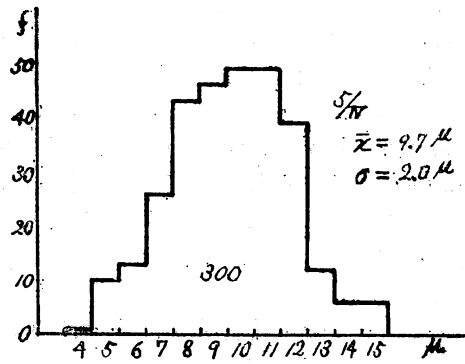
神經束に於ける自發性放電



時間 1/50 秒

第 2 圖

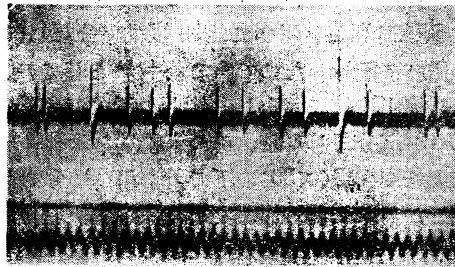
神經纖維直徑の Histogram



第 3 圖は二本の大小の繊維の放電を示してゐる。單一繊維の放電は第 4 圖に示してあるが自發性放電はその放電間隔が規則正しくなく即ち勝手におこつてゐる。而も細い繊維程單位時間内の放電回数が多い (第 3 圖)。

第 3 圖

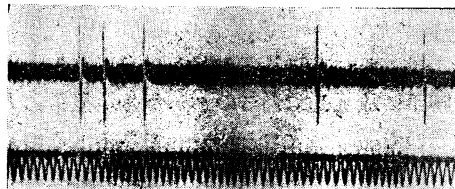
大小二本の神經纖維に於ける自發性放電



時間 1/50 秒

第 4 圖

單一神經纖維に於ける自發性放電



時間 1/50 秒

皮膚に觸れば神経の放電回数が増すが、これを単一繊維についてみると側線に沿つて7mm—10mm. の範囲でのみ、放電回数がます。即ちこの繊維が支配する側線器官に刺激となる皮膚面の範囲であるから、これがTower<sup>6)</sup>の稱える知覚單位に相當する。

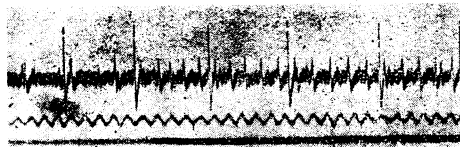
自發性放電は各繊維について異なるわけであるが、その回数は温度によつて著しい影響が見られる。温度實驗はまだ詳しく行つていないが、一年を通じて見たところでは、冬期では甚だ緩かで、気温の上昇と共に放電は活潑となり、15—18°C が最も盛んで20°を越えると急に減少する。単一繊維に分離する事の影響も考えられるが、魚の生態に密接な關係があるものと思はれる。従つて夏期の實驗は殆んど不可能であつた。尚かかる自發性放電は勿論環境の時々刻々の變化によるものであらうが、心臓の搏動即ち内部環境の變化とも關係をもつものである事が證明出來た。

## 刺 激 實 験

### 1) 水流實驗

魚体を箱の中の水に浸し、大小二本の繊維を残して、靜かな水流をつくると、細い繊維の活動電流のみは數をまし、太い繊維の放電は殆んどかわらない。(第5圖)この事から弱い水流に對しては細い繊維のみが反應する事がわかる。細い硝子管で任意の流速をつくつてこれを皮膚の一定部位に向けて流すと、任意の単一繊維が刺激される。第6圖はかかる場合の一例を示した。流速を變化して放電の様様を見ると、流速が増す程放電回数がましてこの間に  $N=k \log R$  (ここに  $N$  は單位時間内の放電回数であり、 $R$  は流速、 $k$  は常數)の關係が見られた(第7圖A)。

第5圖 大小二本の神経纖維に於ける緩やかな水流に對する反應の差異

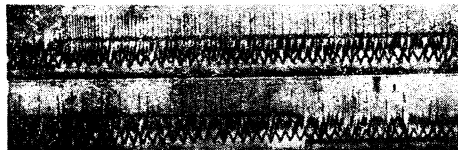


時間 1/50 秒

(濃線は水流刺激を示す)

第6圖

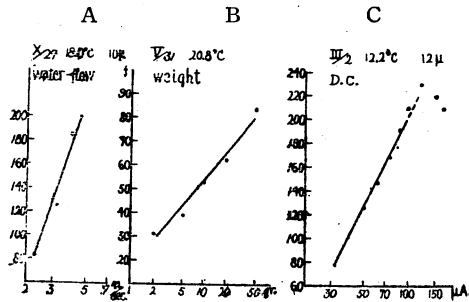
太い單一纖維の水流に對する反應



時間 1/50 秒

(下線は水流刺激を示す)

第 7 圖 刺戟の強さと放電回数（最初の 0.1 秒間に於ける平均）との關係  $N=k \log R$



この實驗から太い纖維は閾値が高く、流速が大となつて初めて反應するのが見られた。放電の様子は刺激が續く間繼續する所謂遅い順應を示すものが大部分で、ごく太いものだけがごく少数早い順應を示し、かかる纖維は却つて閾値が低い。

### 2) 壓及び觸刺激

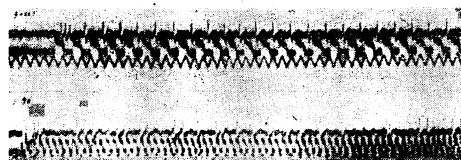
皮膚に一寸觸れても放電が著しくまし、ごく鋭敏な纖維（早い順應を示すもの）では室内の僅かの振動にも放電の回数のます事は先人の既に見てゐる所である。<sup>1)3)</sup> 壓刺激を加える爲に側線上の特定部位に両皿天秤の錘りを電磁石の開閉によつてのせてみたが、錘りと放電回数にやはり  $N=k \log R$  の關係が見られた（第7圖B）。尚魚が自動的に体を曲げる際にも、著明な放電が見られるが、Hoagland<sup>1)</sup> はこれを自己受容性（Proprioceptive）のものと考え、Sand はそうではなく、側線管内の水の動きによると考えてゐる。著者も Sand<sup>3)</sup> と同様に考える。魚類では筋からの自己受容性の求心性纖維は高等動物に比して著しく發達が悪い事が知られてゐるし、側線神經は側線器官にのみ連る事から筋からの纖維は考えられない。側線神經はかかる意味で自己受容性の纖維の働きの代りをなすものであらう。

### 3) 振動實驗

電磁スピーカーの振動膜に細い硝子棒を付け、スピーカーをサイラトロン發振器からの任意の振動電流で振動させ、この硝子棒で特定の側線器を皮膚の上から刺激した。

振動数が著しく低いときは、一サイクル間に數箇の放電が見られるが、次第に回数をますと3對1, 2對1, 1對1の關係が振動と放電の間に見られる。この1對1の關係はかなりの範圍つづくが更に振動数がますと尖狀放電の脱落が見られ、初めはごく僅かであるが、次第に脱落の回数が多くなり、終にはごく稀にしか放電が見られなくなる（第8圖）。

第 8 圖 振動刺戟と單一神經纖維に於ける放電の關係



f = 26.5 c.p.s.  
f = 70 c.p.s.

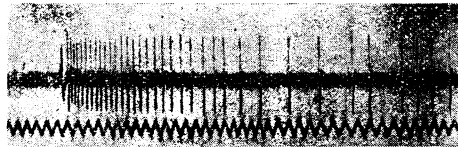
かかる放電の刺激回数に対する追従は、繊維の太さにより異り、ごく細い繊維では 10 サイクル以下であるが太い繊維では 50 サイクルに及び、早い順應を示す繊維ではそれ以上に及ぶ。かかる現象は前に述べた如く、細い繊維は閾値は低いが、遅い變動にしか應ぜられず、太い繊維は閾値は高くともごく早い變化に應じ得る事がしられる。Hoagland<sup>1)</sup> は神経束について 20—70 サイクルの振動に對して放電の同調 (Synchronisation) を見てゐる事とよく一致するし、又音響に對する魚の反應を見た古い實驗成績ともよく一致する。側線神経では高々 100 サイクル以下の振動しか受容出来ないと考えられる。これに反して衝撃に對してはごく弱くとも感じ得ると考えられる。振動の強さもかかる 1 對 1 の對應性に關聯があり、強い程對應度が高い。

#### 4) 電流刺激實驗

電氣的刺激を用ひても、交流によつて振動數と放電回数との關係をもつと容易に追跡出来、又直流通電<sup>8)</sup>によつては  $N=k \log I$  の關係が甚だ美しく見られた (第 7 圖 C)

尙電流方向は内向性の時のみ放電がおこる (交流では陰性相) (第 9 圖) 事は神経の放電機構に重要な示唆を與えるものである。

第 9 圖 受容器の直流通電による單一神経纖維に於ける放電の順應



50 p. A.

#### 5) 組織學的所見

側線管内の受容器は圓柱狀細胞の集りで、大い色素顆粒を含む、この細胞にあると云はれてゐる細毛は染色標本では見出せなかつたがこれについては別に報告する (第 10 圖)。尙必ず毛細血管を伴ふ事は、血液の豊富な供給を思はせる。神経染色では側線神経から分枝した大小種々の纖維が皮下に埋没した鱗をつらぬき受容器に達し、太い纖維は受容器の中央部の細胞に分枝し、細徑纖維は比較的周邊部の細胞により多く分枝して到達する (第 11 圖) この事は活動電流と合せ考えると、ごく弱い刺激に對しては、周邊部の細胞が先づ刺激され強い刺激に對して中央の細胞が活動する事になり、かかる構造は、高等動物の視器とよく一致する。系統發生的にごく近縁な前庭器<sup>9)</sup>にも同様な所見が既にしられてゐるし、又同様な關係にある聽器の蝸牛に於る内外有毛細胞<sup>10)</sup>の機能の別も推定出来るものと考えられる。

側線器の機能を明にする事は、これと近縁の高等動物に於ける感覺の神経機構をも解明させるものと考えてゐる。

附記 各種化學的の刺激を皮膚上に與えてみたが何れも神経の放電には殆んど差が見られなかつたから、側線器官は化學的の刺激と殆んど關係ないものであらう。

第 10 圖 鰻の側線器管 Haematoxilin-Eosin Staining

側線管  
受容器  
鱗



鱗の穴（神経血管の入る口）

第 11 圖 感覚上皮に於ける側線神経纖維の末端分布 Bielschowsky Staining



太い纖維は分枝少く中央部へ  
細い纖維は分枝多く周縁部へ

### 總 括

- 1) 日本産鰻 (*Anguilla japonica*) の側線神経の単一纖維を分離し、その活動電流を記録した。
- 2) 本神経には著明な自發性放電があり、纖維の徑の大小によつて、放電の模様に変化がある。
- 3) 壓、觸、水流、振動等の刺激を加えてみると、共通して細い纖維は閾値は低いが、順應も遅く、緩かな變動に反應し、太い纖維は閾値はそれより高いが、早い變動に追従する。特に太い順應の早い纖維が少數あり、ごく早い變化にも應ずる。即ち進化の度の種々のものが混つてゐる。
- 4) 組織學的所見は、太い纖維は受容器の中央部の細胞に達し、細い纖維は周縁の多くの細胞を支配する。これと活動電流の様相を合せ考えると、高等動物の視器聽器等の神経機構もよく理解される。即ち感覺の閾値は細い纖維が決定し、鑑別の如き高等な機能は太い纖維によつて行はれるものと思はれる。

本論文中の詳細なる事實については Japanese Journal of Physiology (1950) を参照されたい。<sup>11)</sup>

本研究の組織學的所見は主として、東大醫學部解剖學教室小川鼎三教授並びに同教室陳榮氏によるものであつて、厚く感謝の意を表する。

## 文 献

- 1) Hoagland, H. 1935. Pacemakers in relation to aspects of behavior. Mac Mill. Co.
- 2) Schriever, H. 1935. Aktionpotentiale des *N. lateralis* bei Reizung der Seitenorgane von Fischen. Pflüger Arch. ccxxxv, 771
- 3) Sand, A. 1937. The mechanism of the lateral sense organs of fishes. Pro. Roy. Soc. (London) B. cxixiii, 472,
- 4) Löwenstein, O. *et al.* 1948. Oscillographic analysis of the gravity and vibration responses from the labyrinth of the Thornback Ray. Nature. London, clxii, 852,
- 5) 田 崎 一 二 1944. 神経纖維の生理學、P.291 河合商店
- 6) Tower, S. S. 1940. Unit for sensory reception in cornea, with notes on nerve impulses from sclera, iris and lens. J. Neurophysiol. iii, 486.
- 7) 勝 木 保 次 1949. 耳鳴りの發生機轉、綜合醫學 Vol. 6, No. 23, 7-11
- 8) Matthews, B. H. C. 1933. Nerve endings in mammalian muscles. J. Physiol. lxxviii, 1.
- 9) Camis, M. 1930. The physiology of the vestibular apparatus. 310 pp. Oxford. Univ. Press.
- 10) Lorente de No, R. 1933. Anatomy of the eighth nerve. Laryngoscope, St. Louis. xliii, 1-38.
- 11) Y. Katsuki, S. Yoshino & J. Chen. 1950. Action currents of the single lateral-line nerve fiber of fish.
  1. On the spontaneous discharge. Jap. J. Physiol. i, 87-99.
  2. 引續き Jap. J. Physiol. に掲載の豫定

## Résumé

The lateral-line nerve of Japanese eel shows the markedly spontaneous discharges. Those discharges are various in their sizes owing to the fiber-diameters (from 1mv. to 100pv.). The discharges show marked seasonal differences according to the temperature of the external environment. Statistical calculations prove that such impulse discharges from a single fiber in situ have some correlation to the heart-beat.

Fibers which elicit small spike discharges and large ones, react differently to many kinds of stimuli, as, pressure, water-flow, mechanical vibration and electrical (D. C. and A. C.) stimulation.

Most fibers show discharges of slow adaptation and only a few fibers of phasic. The weak stimulus excites only a thin fiber, that is, of small spike, and when its strength increases, step by step thicker fibers can be excited and at the same time the discharge frequencies increase more and more. There can be seen the relation:  $N = k \log S$ , where  $N$  is the average discharge frequencies of the fiber in the initial stage of the stimulation,  $S$  the strength and  $k$  a constant.

For the vibratory stimuli to a receptor, either of mechanical or electrical, many discharges are elicited in one cycle if its frequency is low and when the frequency of vibration increases gradually, impulse discharges correspond one to one to those stimuli. Such correspondence continues to some frequencies, which is 20—50 per second for thicker fiber and below 10 per second for thinner fiber. The more frequent vibration makes the discharge to fall out more and more.

The receptor is easily stimulated by D. C.. Most fibers elicit discharges by the ingoing current and the outgoing current inhibit it. By the A. C. stimulation to the receptor, the fiber discharges only in the negative phase, but for the strong stimulus both in the negative and positive phases. Such mechanism is similar to Wever and Bray's phenomenon of the cochlea.

The histological construction of the lateral-line shows that many thin and thick fibers innervate the sensory organ. The thinner fiber innervates the more peripheral part of the receptor and the thicker fiber the central part. Both fibers are branching in the sensory cells. Such innervation-modus of thin and thick fibers has been seen already in the receptor of higher order, that is the vestibular organ and the retina.

(Department of Physiology, Tokyo Medico-Dental Univ., Tokyo)

(Fisheries Div., Physiograph. Sci. Res. Inst., Tokyo Univ.)