Nippon Suisan Gakkaishi 61(2), 159–163 (1995)

スケトウダラの聴覚特性*1

朴 容石, 飯田浩二, 向井 徹, 桜井泰憲

(1994年5月18日受付)

Auditory Characteristics of Walleye Pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas)

Yong-Seok Park,*2 Kohji Iida,*2 Tohru Mukai,*2 and Yasunori Sakurai*2

The auditory threshold levels of walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas) were measured in order to determine the optimum conditions for marine ranching utilizing underwater sound. The auditory characteristics of walleye pollock were determined by heart beat conditioning using 8 frequencies of pure tone stimuli from 60 to 1,000 Hz coupled with an electric shock. Pure tone conditioning stimuli were presented to the fish for 5 seconds with a 0.1 second 12V DC electric shock applied 3 seconds after the start of the sound projection. The positive response to the pure tone stimulus of the conditioned fish consisted of an inhibition of one or more heartbeats.

Results show that tested walleye pollock are sensitive to pure tones in the frequency range from 60 to 1 kHz, with greatest sensitivity in the range from 120 to 200 Hz. At the most sensitive frequencies, the mean thresholds were between 97.7 and 100.2 dB (re 1 μPa) under a background noise level between 55 and 75 dB (re 1 μPa/$\sqrt{Hz}$). Hearing ability declined gradually with increasing frequency above 400 Hz. The upper limit of audible frequency is believed to be about 1 kHz.

キーワード: スケトウダラ, 聴覚閾値, 条件付け, 心電図

水中において, 音波は電波や光に比べてエネルギーの減衰が少なく, 有効な情報伝達手段であるため, 漁業者は古くから色々な方法で水中音を発生させ, 魚を蝟集, 威嚇して効率的な漁獲を行ってきた。

一般に, 魚類の可聴周波数範囲は16～5,000 Hzで, 特に100～1,000 Hzで感度がよいことが知られており,[1] 大分県では300 Hzの純音を用いてマダイ *Pagrus major* を音響馴致し,[2] 放流後1歳魚の再捕率を28.3%まで向上させることに成功している。[3] このように, 水中音を用いて魚を蝟集, 制御[4] または音響馴致させるためには, 対象魚種の聴覚特性を知る必要がある。

魚類の聴覚特性を求める方法として, 音と餌, または音と電気ショックの組み合わせによる条件付けを行って, 魚の行動の変化を解析する方法, あるいは心拍数の変化や魚の内耳にある嚢や有毛細胞のマイクロフォン電位の変化を解析する電気生理学的な方法がある。[5] 前者の場合, 反応行動の明確な判断基準を設定するのがむずかしいが, 後者の場合, その生理的反応の判断は容易である。本研究ではあらかじめ電気シックと刺激音の組み合わせで条件付けしたスケトウダラ *Theragra chalcogramma* を用い, 放音時の心電図の心拍間隔の変化から, その聴覚特性を定量的に解明することを目的とした。

材料および方法

実験魚 実験魚は, 1993年1月20日と2月10日に北海道南茅部町大船の底建網に入網したスケトウダラを約60尾サンプリングした。これらを北海道大学水産学部臼尻水産実験所にある5トンの飼育水槽に移送した後, 約1カ月間以上馴致させて, その中から18尾を本実験に供した。聴覚実験に先立ち, 魚を飼育水槽から取り出してメチル安息香酸メタスルフォネート(0.02%)で麻酔をかけ, 囲心腔に1対の釣り針の電極を挿入した。その後Fig. 1に示す実験水槽内のプラスティック製ケージに入れ, 回復と環境順応のため5時間以上放置した。条件付けと聴覚特性を求める実験は同年3月初旬から5月初旬にかけて行った。なお, 実験魚の尾叉長は350～482 mm, 体重は330～690 gであった。

実験水槽 実験水槽はFRP製で, 高さ600 mm, 縦1,800 mm, 幅850 mmの大きさのものを使用し, それにFig. 1に示すような装置を配置した。実験水槽内の海水は, 飼育水槽と同様に自然海水を用い, 水槽の上方からパイプを通して海水を入れ, 水槽上方の穴から排水し

*1 スケトウダラの音響生態学的研究—II.

*2 北海道大学水産学部 (Faculty of Fisheries, Hokkaido University, Hakodate, Hokkaido 041, Japan).

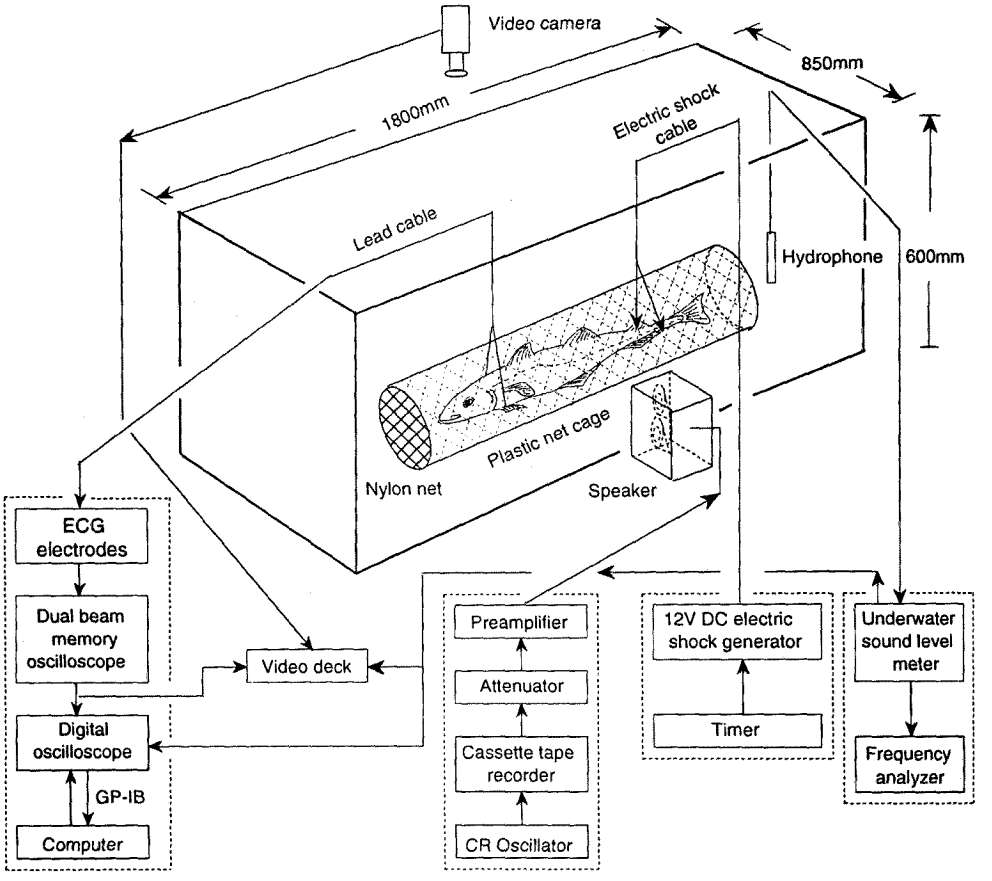

Fig. 1. Block diagram of the apparatus for determining auditory thresholds of the walleye pollock.

た。実験期間中の水温は 3.2～5.8℃ であった。

なお，実験中環境雑音を吸収するため，水槽の下に高さ 150 mm の木枠と厚さ 60 mm のスポンジ板 2 枚を重ねて敷き，さらに水槽全体を同じ厚さのスポンジ板で覆った。水槽を設置した場所は，高さ 2.8 m の天井から蛍光灯 (36W×2) で照射した。放音による実験魚の行動観察は水槽の上面に設置したビデオカメラを用いた。

放音装置と放音方法 水中において音は，圧力変動による成分と水粒子の移動による成分を持ちながら伝搬する。魚の聴覚において，圧力変動による成分は内耳によって感知され，水粒子の移動による成分は側線によって感知される。[1] 本実験のように波長に比べて小さな水槽を用いて魚の聴覚閾値を求めるためには，水粒子の移動による成分を抑制して，音響刺激を与える必要がある。二つの音源から信号音が同振幅，同位相で放音されるとその中点では水粒子が空間的に全く動かずに音圧だけが変化する。したがって，本研究では水槽内の水粒子の移動による成分を相殺するために，水槽をはさんで 2 台の空中スピーカーを対向させ，これらを同振幅，同位相の出力で駆動して，供試魚の側線による感知を少なくするようにした。刺激音は，Fig. 1 に示すように信号発振器 (TRIO 製，AG-203) で発生させた 60～1,000 Hz の純音をあらかじめカセットテープに収録して使用した。カセットテープレコーダーから出力された信号は，増幅器を用いてケージ内の魚の頭部において必要な音圧が得られるように増幅し，水槽の外側に設置したスピーカーから放音した。

条件付けに用いた音および背景雑音の解析方法 本研究では刺激音として 60, 120, 200, 300, 400, 500, 700, 1,000 Hz の計 8 周波数の純音を使用した。水槽内の条件付けに用いた刺激音および背景雑音の水中音圧とそのスペクトラムレベルを求めるため，スケトウダラの頭部が位置する場所にあらかじめハイドロフォン（沖電気製，ST-8001）を入れ，その出力を音圧計を通して FFT アナ

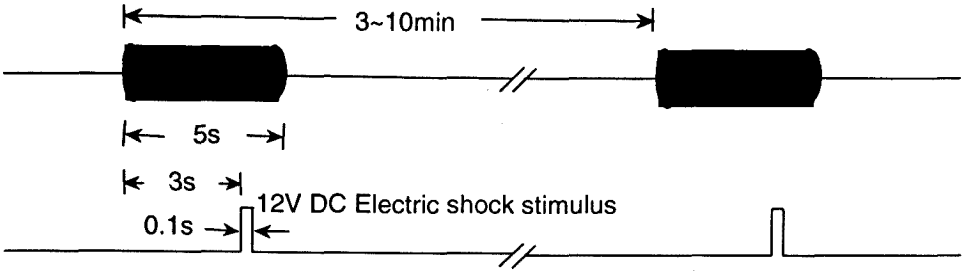

Fig. 2. Time sequence of sound stimuli and electric shock conditioning.
Upper trace shows the signal emitted from an air speaker to the fish. Lower trace shows the 12V DC electric shock lasting for 0.1 s delayed 3 s after the start of pure tone projection.

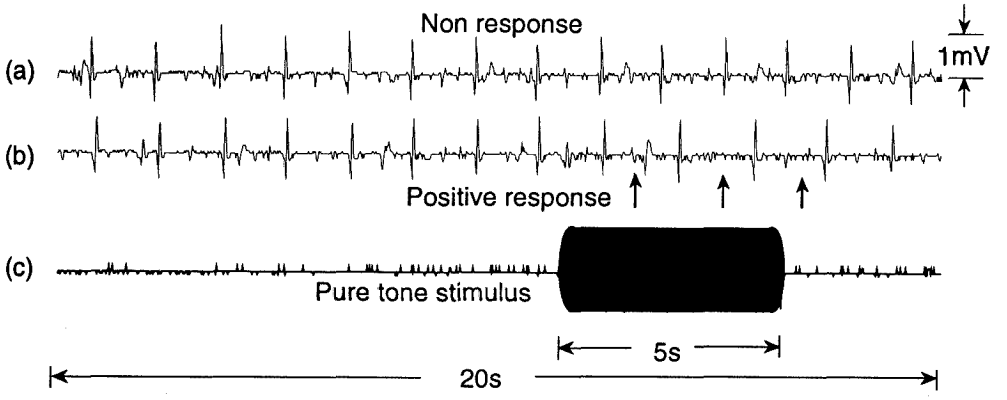

Fig. 3. Oscillographic recordings showing typical cardiac responses (upper 2 traces) to pure tone stimulus (lower trace).
Lower time scale is 20 s.
(a) No response.
(b) The positive response usually involved an inhibition of the second and/or third heart beat following the onset of the tone. Arrows show the increase in time between heart beats while projecting the pure tone stimulus.
(c) Pure tone stimulus.

ライザー（小野測器製，CF-920s）へ入力した。分析時には，音圧レベルを変化させながら放音し，8回の加算平均と1/3オクターブ分析を行い，水槽内の環境雑音と刺激音のスペクトラムレベルならびに水中音圧を測定した。ここから求めた各刺激音の音圧に従って，ボリュームの目盛りに合わせて必要とする音圧が出力できるようにした。

心電図の取り方と条件付けの方法 1対の釣り針（15号）を電極として囲心腔に入れ，それぞれの釣り針をリード線で結んで心電位を双極導出し，この信号を万能2-4現象メモリオシロスコープ（日本光電，VC-10）へ入力した。さらに，心電位と音圧計の出力電圧を2チャンネルのディジタルオシロスコープに入力し，心電図の波形と刺激音の波形を併記させて観察した。また，心電図の波形の数値データは，GP-IBを介してコンピューターへ転送して再描画した。実験時の魚の映像と心電位と刺激音のモニター出力は，ビデオカセットレコーダーに同時収録した。

条件付けは，心電図の波形を見ながら，400 Hz以下の刺激音に対しては約120～125 dBの音を，また500～1,000 Hzの刺激音に対しては125～130 dBの音を5 s間放音し，Fig. 2のように放音開始から3 s後にDC 12 V，パルス幅0.1 sの電気ショックをスケトウダラの尾部付近のケージに取り付けたリード線で与えた。刺激音と電気ショックの組み合わせによる条件付けは3～10 min間隔で繰り返し行い，電気ショックを受けなくても，刺激音だけで心電図に変化が現れるまで繰り返した。このときの正の反応は，条件付け前の心拍の間隔よりも広くなって現れる。そこで刺激音を放音し，電気ショックを与える前に正の反応が5回以上連続して認められたら，

Table 1. Conditioning sound pressure level and successful conditioned ratio for each pure tone stimuli

Frequency (Hz)	Conditioning sound pressure level (dB)	No. of experimented fish	No. of conditioned fish	Successful conditioned ratio (%)
60	120–125	10	10	100
120	120–125	10	10	100
200	120–125	10	10	100
300	120–125	10	10	100
400	120–125	8	7	88
500	125–130	8	6	75
700	125–130	7	4	57
1,000	125–130	8	5	62

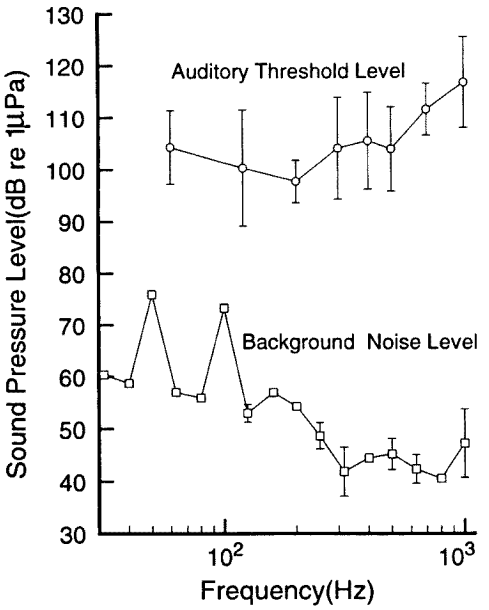

Fig. 4. Summary of hearing data for 18 specimens of walleye pollock with the mean and standard deviations of the threshold level (○) and the spectrum level of background noise (□) at frequencies between 30 and 1,000 Hz.

当該周波数の完全な条件付けが終了したものと見なした。一連の条件付けと聴覚レベルを求める実験が終わると，30分間以上経過した後，次の周波数の実験に移った。

実験魚の聴覚閾値の算出方法 条件付けが完了した魚に対しては，400 Hz以下の刺激音では約100 dB，500～1,000 Hzでは約110 dBの音を3～10分間隔で5 s間放音し，反応の有無をディジタルオシロスコープに記録された心電図で調べた。すなわち，Fig. 3において約5 s間刺激音を放音し (Fig. 3c)，放音中の心拍間隔が放音前の5～6個の心拍間隔の最大値よりも広くなった場合 (Fig. 3b)，正の反応を示したとして放音する音圧を3 dB下げ，また，心拍の間隔に変化のない場合 (Fig. 3a) には音圧レベルを3 dB上げ，同一の音圧で連続して3回以上の正の反応を示したものを該当周波数に対する聴覚閾値とした。

結　果

Table 1 に条件付けに用いた刺激音の周波数と音圧レベル，ならびに条件付けの完成率を示す。実験中特に60～200 Hzの刺激音に対しては，わずか6～7回の条件付けで心拍の間隔が音の放音と同時に伸び始めるという正の反応を示し，Table 1 から明らかなように300 Hz以下の刺激音に対しては条件付けの完成率は100%であった。一方，400 Hz以上では刺激音の周波数が高くなるにつれて条件付けの完成率が低下した。条件付けが完成した魚は刺激音の放音から約3 s後に尾部が左右に動くとともに，Fig. 3b のように心拍の間隔が放音前の間隔よりも伸びる反応を示した。

Fig. 4 は各刺激音における聴覚閾値の平均値，標準偏差を図示したものである。図中，1/3オクターブ分析による背景雑音のスペクトラムレベルも合わせて示した。Fig. 4 から，スケトウダラの聴覚は300 Hz以下で感度が高く，特に120～200 Hzの刺激音に敏感に反応していることが解る。その平均聴覚閾値は97.7～100.3 dB (re 1 μPa) で，背景雑音のスペクトラムレベルは55～75 dB (re 1 μPa/$\sqrt{Hz}$) であった。なお実験水槽内の背景雑音として，50 Hzと100 Hzに比較的強い成分を持つ電気誘導ノイズと交流機器類の発する振動音が認められた。

考　察

Chapman and Hawkins[6] は30～470 Hzの刺激音を用いてタラ *Gadus morhua* の聴覚閾値を調べ，60～380 Hzの間に閾値の最低値が存在し，その聴覚閾値は74～82 dBであったが，60 Hz以下と400 Hz以上の刺激音に対しては音感受性が悪くなり，特に520 Hz以上では条件付けが完成できなかったこともあると報告している。ま

た Buerkle[7] もタラに対して 35.3～400 Hz の刺激音と同時にホワイトノイズを放音した実験で，35.3～283 Hz の音に対しては背景雑音の増加に比例して聴覚閾値も上がったが，400 Hz 以上の刺激音では，背景雑音とは無関係に聴覚閾値が急に高くなると述べている

一方，本実験において音の周波数 60～1,000 Hz はスケトウダラの可聴周波数範囲内にあることが分かり，その平均聴覚閾値は 97.7～116.7 dB であった。しかし，Table 1 に示すように，条件付けの完成率が 60～300 Hz では 100% であったが，400 Hz 以上では低下した。なお，Fig. 4 が示すように，120～200 Hz の平均聴覚閾値が 97.7～100.3 dB なのに対して，400 Hz 以上では周波数の増加とともに平均聴覚閾値が高くなって，1,000 Hz では 116.7 dB となり，最低値より 19 dB 高かった。また，300～400 Hz で音感受性がよい個体は 500～1,000 Hz にも音感受性が良好であったが，300～400 Hz で音感受性が悪い個体は 500～1,000 Hz で聴覚閾値が高くなったり，条件付けができなかった。このことは個体によって音感受性の良・不良はあるものの，全般的に 400 Hz 以上では音感受性が徐々に低下することを示唆している。したがって，本実験で求めたスケトウダラの聴覚閾値はタラに比べて，全体的に多少高いが，その周波数特性はタラのそれと類似であると考えられる。

音受容の周波数の上限については，小嚢と鰾を連絡するウェーバ器官を備える骨鰾類であるコイ *Cyprinus carpio* は音受容の周波数の上限が高く，13 kHz ぐらいとされる。[8] しかし，非骨鰾類であるスケトウダラの場合，Table 1 と Fig. 4 が示すように，400 Hz 以上では明らかに音感受性が低下している。朴ら[9] はスケトウダラの繁殖時期における威嚇および攻撃音は 800 Hz 以下，求愛および産卵音は 500 Hz 以下であることを報告している。また，Enger and Andersen[10] はスケトウダラと同科のタラの球形嚢のマイクロフォン電位を導出して聴覚能力を調べた結果，200 Hz 以上の音に対しては周波数が高くなるほどその電位が急激に低下し，1,000 Hz 以上では検出できないことを報告している。これらのことから，スケトウダラの可聴上限周波数は，ほぼ 1 kHz であると推定された。

今回の聴覚実験は背景雑音を最小限に抑えて行ったが，海産魚は自然発生的および人為的に発生した海中騒音が存在する環境で生息しているので，魚の聴覚は周囲雑音の影響を受けて，小さな音が聞き取りにくくなって聴覚閾値が増加するマスキング現象が起こる。[11] したがって，スケトウダラを対象にして音響漁法など，水中音を漁業に応用するに当たり，現場での海中騒音を想定したマスキング効果を解析する必要がある。

謝　辞

本研究を行うに当たって実験水槽の管理や実験装置の組立に御協力頂いた北海道大学水産学部付属臼尻水産実験所の嵐田洋悦技官，野村　潔技官，小川キミコ事務員，申　在玉氏に謹んで感謝の意を表する。また，実験魚の入手に当たり御協力頂いた川内谷才三氏に謝意を表する。

文　献

1) 古河太郎：聴覚，「魚類生理」(川本信之編)，恒星社厚生閣，東京，1970, pp. 462–481.
2) 上城義信，壽　久文，日高悦久，橋本晋策，益田信之：マダイ音響馴致システムマニュアル．大分県水試調研報，**15**, 1–22 (1993).
3) 上城義信，寿　久文，大石　節，益田信之，橋本晋策：音響馴致によるマダイの帯留効果．大分県水試調研報，**14**, 29–39 (1990).
4) 上城義信：音響馴致システムによる魚群制御．水産工学，**28**, 65–70 (1991).
5) 古河太郎：魚の音感覚．日本音響学会誌，**49**, 421–428 (1993).
6) C. J. Chapman and A. D. Hawkins: A field study of hearing in the cod, *Gadus marhua* L. *J. comp. Phys.*, **85**, 147–167 (1973).
7) U. Buerkle: Relation of pure tone thresholds to background noise level in the Atlantic cod (*Gadus morhua*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **25**, 1155–1160 (1968).
8) 落合　明：魚類解剖図鑑，緑書房，東京，1987, pp. 27–28.
9) 朴　容石，桜井泰憲，向井　徹，飯田浩二，佐野典達：飼育下におけるスケトウダラの繁殖行動に伴う鳴音．日水誌，**60**, 467–472 (1994).
10) P. S. Enger and R. Andersen: An electrophysiological field study of hearing in fish. *Comp. Biochem. Physiol.*, **22**, 517–525 (1967).
11) 畠山良己：魚の聴覚能力．水産工学，**28**, 111–119 (1992).