



Title	飼育下におけるスケトウダラの繁殖行動に伴う鳴音
Author(s)	朴, 容石; 桜井, 泰憲; 向井, 徹 他
Citation	日本水産学会誌, 60(4), 467-472 https://doi.org/10.2331/suisan.60.467
Issue Date	1994-07-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/35562
Rights	© 1994 公益社団法人日本水産学会
Type	journal article
File Information	60_467.pdf



飼育下におけるスケトウダラの繁殖行動に伴う鳴音^{*1}

朴 容石, 桜井泰憲, 向井 徹, 飯田浩二, 佐野典達

(1993年12月16日受付)

Sound Production Related to the Reproductive Behavior of Captive Walleye Pollock
Theragra chalcogramma (Pallas)Yong-Seok Park,^{*2} Yasunori Sakurai,^{*2} Tohru Mukai,^{*2} Kohji Iida,^{*2} and Noritatsu Sano^{*2}

In the spawning season, sound production of captive walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas) was examined by the grunt call projection method. The pollock emitted four patterns of grunt calls, namely threatening call, aggressive-attacking call, courting call, and mating call. The sound frequency of these grunt calls is less than 800 Hz. The characteristics of walleye pollock behaviour matching each grunt call are as follows:

(1) Only one threatening grunt call was emitted by the superior male to threaten other males encountered.

(2) Aggressive-attacking grunt calls were emitted from two to five times in order to drive out other males from the male's occupied space. Behaviour included chasing, dorsal mounting and lateral mounting.

(3) Courting calls were emitted from six to twelve times in order to court other males and females which are characterized by swimming faster than usual. The behaviour included chasing, dorsal mounting and lateral mounting.

(4) Mating grunt calls were made more than thirteen times in order to mate with mature females. Behaviour included chasing, and dorsal, lateral and ventral mounting.

キーワード: スケトウダラ, 威嚇・攻撃行動, 求愛・産卵行動, 鳴音

海水中での音波はエネルギー損失による減衰が少なく, その伝搬特性が良好なため, 海産哺乳類はコミュニケーションのために音を発していることが知られている。¹⁾ 海洋中では陸上と異なって水深が深くなるほど, また夜間には視覚機能が制限されることから, 同魚種間あるいは異なる魚種間での個体の識別と各行動の応答には視覚以外にも種独自の鳴音と聴覚器官が広く利用されていることが知られている。²⁾

大西洋産のタラ科魚類 (*Gadidae*) の鳴音と行動に関しては数多くの研究がなされており, 鰾の腹面側先端部の両側に接して存在する発音筋 (drumming muscle) が, ガスを充滿した鰾を振動させて音を発することが報告されている。^{3,4)} 特に, 大西洋産タラ類の中でも, cod *Gadus morhua* および haddock *Melanogrammus aeglefinus* では, 産卵行動や威嚇・攻撃行動に関わる鳴音について詳細な研究が行われている。⁵⁻⁸⁾ 同時に, これらの鳴音は, 種ごとあるいは行動によって異なることが明らかにされている。²⁾

一方, 北太平洋とその隣接海域に棲息するタラ類の中で, スケトウダラ *Theragra chalcogramma* に関しては, 解剖学的に発音筋を持つ魚種であることが指摘されていた。³⁾ しかし, 飼育実験によって本種の繁殖に関わる性別あるいは繁殖集団内での行動特性が, 大西洋産タラ類と極めて類似していることは明らかにされていたが,⁹⁻¹²⁾ スケトウダラの鳴音に関しては全く不明であった。

そこで, 本研究では大型水槽でスケトウダラ成魚を集団飼育し, 完熟した雌雄の群れの離合集散, 威嚇や求愛・産卵などの繁殖に関わる各行動に伴う鳴音の存在とその鳴音のパターンを明らかにすることを目的とした。

材料および方法

実験魚の採集と組み合わせ 実験に供したスケトウダラの成魚は, 1993年1月20日に北海道渡島半島に位置する南芽部町大船沖の底建網に入網したものである。採集した50尾の成魚を, 通常の活魚輸送方法で同町内の北海道大学水産学部付属白尻水産実験所の飼育水槽まで

^{*1} スケトウダラの音響生態学的研究-I.^{*2} 北海道大学水産学部 (Faculty of Fisheries, Hokkaido University, Hakodate, Hokkaido 041, Japan).

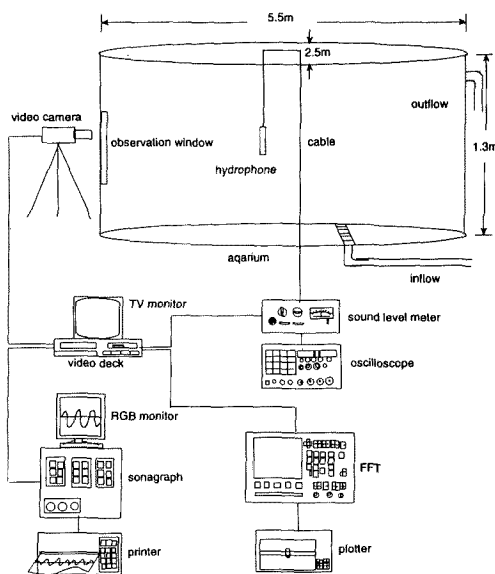


Fig. 1. Schematic diagram of experimental apparatus.

移送した。本種は、タラ類の中でもハンドリング時に最も脱鱗しやすい魚種であるため、底建網の魚捕り部を完全に絞り込む前にビニール製のたも網で魚体を船上の水槽に移した。さらに、活魚トラックや飼育水槽への移動には、ビニール袋に少し海水が入った状態で移送した。すなわち、活魚類ではその取り扱いに細心の注意を払うイカ類と同様の方法¹³⁾を用いた。

採集個体は、いったん実験所内の約5トン容量の丸形予備飼育水槽に収容した。これらの個体の大半は、採集時に水深50mから急激に減圧されるために鰾内のガスが膨張し、水槽表面に浮かんだまま正常な遊泳ができない状態にある。そこで、まず注射器による鰾内の余剰のガスを取り除く処置を施した。¹¹⁾その後、体長の測定と生殖孔からピペットによって生殖腺内の生殖細胞を一部摘出し、雄雌の判別と成熟状態を記録し、雌雄の背面に個体識別のための標識を取り付けた。なお、この計測に際して、必要に応じてメチル安息香酸メタスルフォネート(0.03%)で麻酔を実施した。

この標識魚の中から、成熟卵を持つ雌5尾と完熟した雄7尾を実験水槽に移して観察を行った。なお、観察期間中の産卵直後の雌は、予備飼育水槽内の産卵直前の雌と入れ替えて産卵行動に伴う鳴音の実験を続けた。この雌の交換は、スケトウダラが数日間隔の産卵と排卵周期を考慮し、^{9, 10)}実験の効率化を図るための処置である。実験に用いた魚の尾叉長は、雌が386~509mm、雄が376~532mmであった。

実験水槽 繁殖行動と鳴音解析に用いた実験水槽は、幅5.5m、奥行き2.5m、水深1.3m、容量13トンのレースウェイ型のFRP製水槽である。実験中には鳴音をできるだけ雑音が少ない状態で録音するために、止水とエアレーションの一時停止を行った。1月20日から2月28日までの実験期間中の飼育水温は、3.6~6.6℃であった。なお、実験水槽は外部の光を遮断できる部屋の中に設置しており、水槽上面からは調光可能なハロゲン灯で照明し、そのときの自然光の周期に準じて昼間のみ点灯(水面照度は18.2~97.4lx)した。

産卵行動の録画と鳴音の収録方法 実験に用いた録画・録音装置のブロックダイアグラムをFig. 1に示す。実験魚の行動の観察と記録には、レースウェイ型水槽の一方の長半径の観測窓側にビデオカメラ(ソニー製、CCD-V700)を設置して収録した。鳴音の録音は、実験水槽内にハイドロフォン(沖電気製、ST-8001)を入れ、鳴音は音圧計(沖電気製、SW1007)を通して、オシロスコープ(菊水製、COM7101A)で信号波形を観測しながらビデオテープレコーダー(日本電気製、PD-D828)に映像と同時に録音できるようにした。

観察記録のデータ解析は、テレビモニターに画像を再生しながら、音声チャンネルの出力をFFTアナライザー(小野測器製、CF-920s)とソナグラフ(KAY製、5500型)に入力し、鳴音のパターンとそのときの行動を解析した。なお、スケトウダラの繁殖に関わる行動様式の設定は、桜井⁹⁾に準じた。また繁殖に伴う鳴音の収録と観察は日出前後1時間、正午前後1時間、日没前後1時間、深夜1時間ずつ1カ月間行った。

結 果

水槽内でのスケトウダラの集群と行動特性 水槽内におけるスケトウダラ雌雄の群れの行動特性の概要は、次のとおりであった。7尾の完熟した雄の中で、体長が最も大きい1尾(尾叉長:532mm)が、観察中の最も長い時間にわたって水槽の中央部分を活発に遊泳した。その他の雄は水槽壁面近くを遊泳したり、水槽の中央部に入って遊泳する行動を見せた。一方、産卵直前の雌は表層に滞泳していたが、他の雌は活発に泳ぐ雄とは群れを形成しないで水槽の壁面近くの低照度の場所に滞泳していた。

今回観察された雌雄間および雄間における行動特性は、既往の報告⁹⁻¹²⁾と同じであり、それらは雄間での接近威嚇と接触攻撃、および雌に対する追尾、求愛と産卵行動であった。なお、以下の行動解析における雄間での優劣関係は、威嚇・攻撃する側と、この行動に対して忌避行動を見せる側を、便宜的に各々優位魚と劣位魚として定義した。

行動様式と鳴音の関係 優位魚の雄が接近する雄を威嚇する場合 (Fig. 2), 優位魚である雄が単発的なパルス状の威嚇音を発する。その時の鳴音の周波数成分は、800 Hz 以下であった。

優位魚による劣位魚への威嚇行動の際に、劣位魚が遊泳速度を上げる逃避行動を示すと、優位魚はその雄を追尾しながら2~5回の連続したパルス状の攻撃音を出して接近し、吻端で相手の魚の体を突く行動を行う (Fig. 3)。この時の鳴音の周波数成分は、威嚇音と同様に、800 Hz 以下であった (Fig. 4)。

さらに、群れの中からある個体が急な遊泳をしながら

離れていく場合、1尾もしくは複数の雄が求愛音を出しながら追尾する行動が観察された。これが雄同士であれば、相手の雄は遊泳速度を上げて逃避し、産卵前の雌の場合は産卵に至らないで逃避することが多い (Fig. 5)。この時、追尾する雄は前述した鳴音と異なって、連続的なグラント音である求愛音を発する (Fig. 6)。このグラント音の周波数成分は 500 Hz 以下であり、追尾が中止されるまで数秒間続く。

産卵直前における雌は腹部が著しく膨らみ、水槽内をゆっくり移動したり表層から底層へ向かって急激な遊泳を行う。雄は、このような雌に対して追尾行動を盛んに



Fig. 2. Patterns of threatening behaviour in relation to grunt call production.

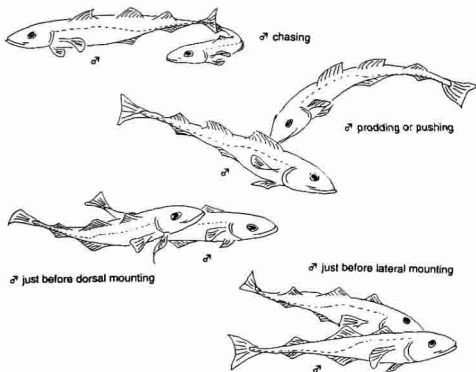


Fig. 3. Patterns of aggressive-attacking behaviour in relation to grunt call production.

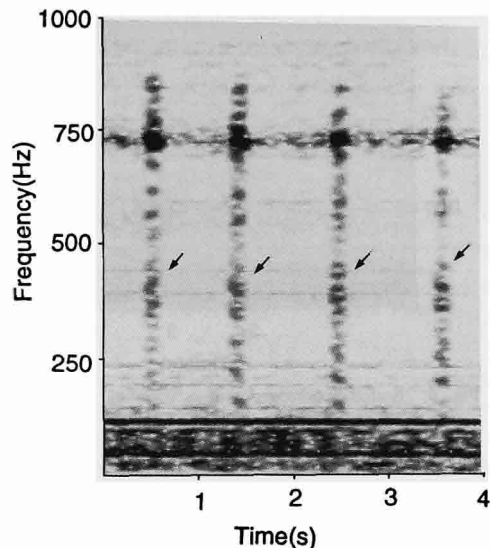


Fig. 4. Sound spectrogram of a train of aggressive-attacking calls of walleye pollock.

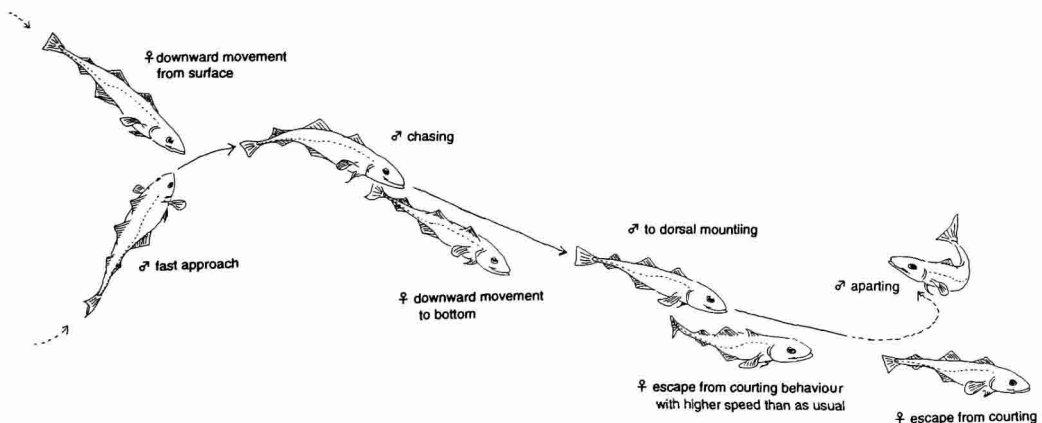


Fig. 5. Patterns of courting behaviour in relation to grunt call production. Solid lines indicate duration of courting call.

行う。産卵直前の雌は、他の雌の行動とは異なり、このような雄の行動に対して関心を示し、その方向に体に向けて追従しようとする行動を見せる。その後、雄は雌の後部に滞り、雌が急速に泳ぎ始めると、追尾からマウンティング姿勢に入り、完全に雌の下側に逆転姿勢になった腹面マウンティング (ventral mounting)⁹⁾ 状態で共に浮上遊泳して、水槽表面で水平な円を描くようにして産卵する (Fig. 7)。この間の雄による鳴音は、雌の体長の約2倍に離れた距離からの追尾の開始から表層での産卵まで連続して発音され、産卵が始まる直前に鳴音を停止させた。この産卵音の周波数成分は 500 Hz 以下で

あり、威嚇音や攻撃音に比べて周波数が低く、パルス状の音が繰り返されていた (Fig. 8)。この産卵行動に至るまでの鳴音の持続時間は、追尾から産卵までに至る時間と一致しており、今回観察された持続時間は約 10~20 秒であった。

以上のように、スケトウダラの繁殖行動に関して発する鳴音は低周波数成分に限定されていた。なお、スペクトログラムを表した図中で 60 Hz 以下の部分と 750 Hz 前後の卓越しているスペクトルは、実験所内部の他の機器類による雑音である。

考 察

タラ科魚類の中で、スケトウダラにも発音筋が存在することが指摘されていたが、⁹⁾ 鳴音については全く研究されておらず、今回の飼育実験において繁殖行動に関わる鳴音のパターンを初めて明らかにすることができた。しかも、雄間に見られる威嚇と攻撃行動、雌に対する雄の求愛と産卵行動に対応する約4種類の鳴音パターンを確認できた (Table 1)。すなわち、雄間の威嚇・攻撃の際に出される単発もしくは断続的な 800 Hz 以下の成分を持つパルス状の鳴音と、雌への追尾・求愛、さらには産卵行動に至る過程で繰り返して出される 500 Hz 以下の成分を持つ低周波数のグラント音であり、鳴音のパターンは発音回数と周波数が異なっていることも明らかにできた。これらの鳴音は、繁殖に関わる各行動と同時に出来るため、雄間での産卵への参加をめぐる優劣関係の

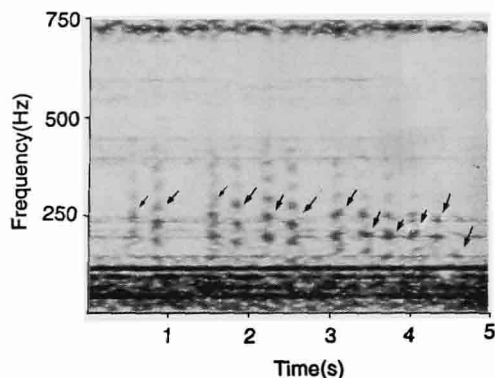


Fig. 6. Sound spectrogram of a train of courting calls of walleye pollack.

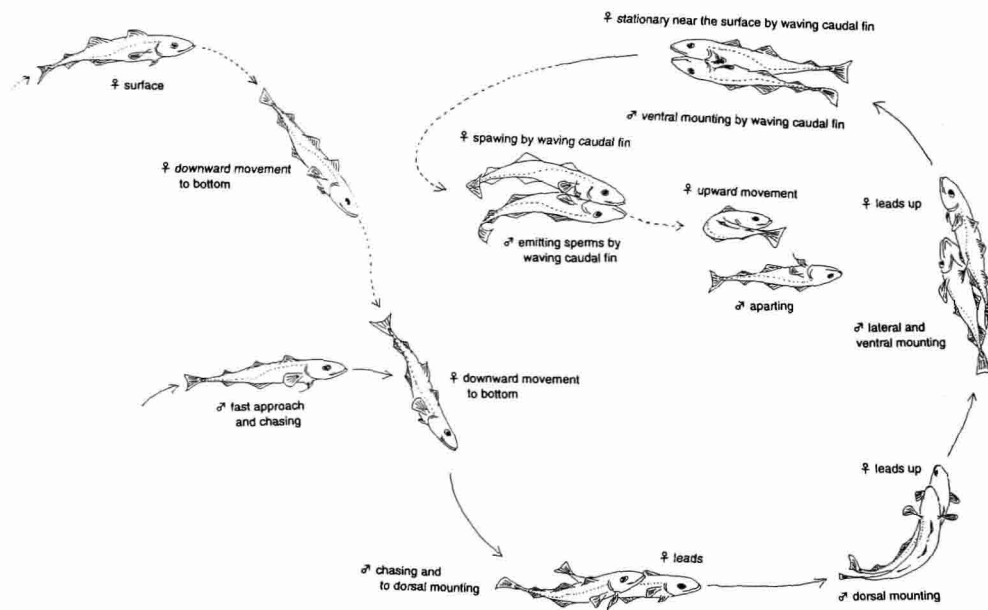


Fig. 7. Patterns of mating behaviour in relation to grunt call production. Solid lines indicate duration of mating call.

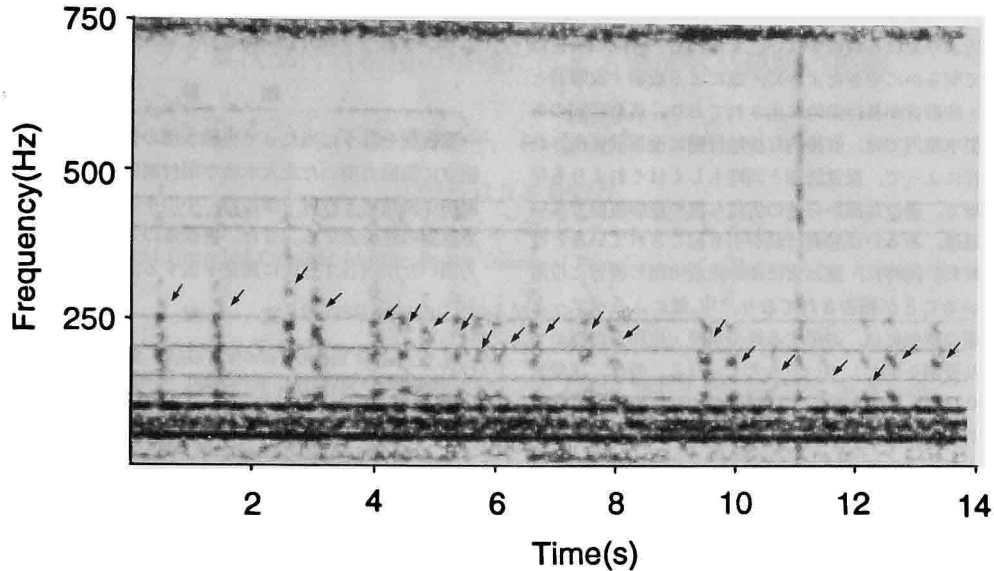


Fig. 8. Sound spectrogram of a train of mating calls of walleye pollock.

Table 1. Patterns of behaviour and grunt call of walleye pollock

Patterns	Threatening call	Aggressive-attacking call	Courting call	Mating call
Times of call	1	2-5	6-12	more than 13
Emitter (sex)	♂	♂	♂	♂
Target (sex)	♂	♂	♂, ♀	♂, ♀
Maximum frequency (Hz)	800	800	500	500
Behaviour	threatening	chasing, prodding, pushing, dorsal mounting, lateral mounting	chasing, dorsal mounting, lateral mounting	chasing, dorsal mounting, lateral mounting, ventral mounting

形成,あるいは雌の産卵準備の応答にも関与していると思われる。特に,本種は実際の産卵場では,中層に集団を形成して産卵すると推定されている。¹⁴⁾ また,海域によっては視界が制限されている水深 300 m の深い場所で産卵すること¹⁵⁾と,飼育水槽内では薄暮時から夜間にかけて産卵活動が活発であることから,⁹⁻¹²⁾ 実際の海洋中では視覚以外にも鳴音と聴覚が繁殖活動に関与している可能性が高いと考えられる。

本実験で観察されたスケトウダラの繁殖に関わる行動様式は既往の報告⁹⁻¹²⁾と一致していた。しかし,約 1 トンの小型水槽で数尾の雌雄を組み合わせた繁殖実験^{9, 10)}では,狭い水槽であるために威嚇と攻撃による雄間での逃避場所がなく,結果的に雌への求愛や雄への攻撃頻度が高くなることと,“一夫一婦”型産卵であるために,産卵への参加に関わる雄間での不安定な順位関係が形成されることが報告されている。一方, Baird and Olla¹²⁾による

15 トン容量の大型水槽で約 11 尾の雌雄を集団飼育した条件では,水槽が広いために雄間での接触攻撃頻度が少なく,むしろ追跡あるいは接近行動頻度が高いことと,7 尾の雌は表面から水深 1 m までの間を緩やかな群れを形成遊泳しながら水槽表面の限られた場所に群れを形成し,また 4 尾の雄は表層近くの雌と一緒に群れをなすことが多く,雄は群れから離れる個体に対して追尾し,それが産卵直前の雌であれば一連の産卵行動に,雄であれば両者間に威嚇・攻撃が生ずることを報告している。

今回実施した集団飼育実験で, Baird and Olla¹²⁾と同規模の水槽容量と収容尾数で実験した結果,彼らの報告と同様に雌は水槽の一部の場所に集群し,この群れから離脱する個体に対して 1 尾または複数の雄が追尾し,産卵に至らない時には再び集団に戻る行動が繰り返されることと,水槽中央部を大型の雄が遊泳しながら他の個体に対して威嚇・攻撃行動を示した。しかし,個体が互い

に接近する攻撃やマウンティング行動の頻度は、桜井⁹⁾の報告よりもはるかに少ない。すなわち、今回の鳴音の解析で明らかにできたように、雄による威嚇・攻撃音と求愛・産卵音が各行動時に出されており、逃避空間のある大型水槽内では、直接的な接触行動に至る前に出される鳴音によって、視覚認知と同時にもしくはそれよりも早い段階で、優位な雄から他の劣位な雄や産卵直前でない雌の逃避、あるいは忌避行動が引き起こされていると推定された。同時に、雄は常に産卵直前の雌の後方に位置していることが報告されており、⁹⁻¹¹⁾ 雌によるペアとなる雄の認知には、追尾する雄の求愛・産卵音が極めて重要な役割を果たしていると考えられる。特に、求愛音は 500 Hz 以下の低周波音であるが、これが産卵直前の雌に対する産卵行動への参加への引き金になっていると推定され、発音機能が産卵の応答・非応答に関与していると考えられる。

タラ科魚類の中では、大西洋産の cod, haddock, lythe *Pollachius pollachius* および tadpole-fish *Raniceps raninus* などでは、種独自の鳴音を発することが知られている。²⁾ 例えば、cod と tadpole-fish は、それぞれ 800 Hz と 600 Hz 以下のグラント音を発している。また、haddock は、スケトウダラと良く似た鳴音パターンを示し、追尾から産卵姿勢に至る過程で、400 Hz 以下の spawning call、他の個体の接近時に発する短音もしくは断続音である knocking call を発することが報告されている。^{3, 8)} これらタラ科魚類の繁殖特性で注目すべき点は、スケトウダラを含む鳴音魚が分離浮遊卵を産卵し、その産卵姿勢は雌雄一対による腹面マウンティングと共通する点にある。^{10, 11)} さらに、これらタラ科魚類の鳴音は、鰾の端先部の腹面の両側に発音筋と呼ばれる各種特有の形態をした器官が存在し、これが鰾を振動させて発している。³⁾ また、Templeman and Hodder⁴⁾ は haddock では発音筋は成熟に伴って発達し、雌よりも雄の方がより大型の発音筋を持つことを報告している。今後、スケトウダラについても発音筋の形態的特徴、成熟に伴う発達過程あるいは雌雄差などを調べる必要がある。同時に、繁殖期と索餌期における鳴音の頻度とその機能の違いや、繁殖期における鳴音と繁殖活動の日周期性などについても明らかにする必要がある。

今回のスケトウダラが鳴音を発するという知見は、これまで不明であった雌雄間の個体間認知確認機構、例えば産卵の応答・非応答、互いに接近する雄間での威嚇あるいは集群など、視覚以外の個体間での判別認知に関わっている可能性を示唆する。将来、鳴音の解析による

実際の産卵場における繁殖生態の解明に向けて、飼育による繁殖特性の解析実験を進めていきたい。

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大水産学部付属白尻水産実験所の嵐田洋悦技官と野村 潔技官、小川キミコ事務員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) Y. Leroy: 動物の音声の世界 (稲垣 新, 番場州一訳), 共立出版, 東京 1983, pp. 27-29.
- 2) A. D. Hawkins: Underwater sound and fish behaviour, in "Behaviour of Teleost Fishes" (ed. by T. J. Pitcher), 2nd ed., Chapman & Hall, London, 1993, pp. 129-169.
- 3) A. D. Hawkins: The calls of gadoid fish. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **58**, 891-911 (1978).
- 4) W. Templeman and V. M. Hodder: Variation with fish length, sex, stage of sexual maturity, and season in the appearance and volume of the drumming muscles of the swim-bladder in the haddock, *Melanogrammus aeglefinus* (L.). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **15** 355-390 (1958).
- 5) Vivien M. Brawn: Reproductive behaviour of the cod (*Gadus callarias* L.). *Behaviour*, **18**, 177-198 (1961).
- 6) Vivien M. Brawn: Sound production by the cod (*Gadus callarias* L.). *Behaviour*, **18**, 239-255 (1961).
- 7) Vivien M. Brawn: Aggressive behaviour in the cod (*Gadus callarias* L.). *Behaviour*, **18**, 107-147 (1961).
- 8) A. D. Hawkins, K. J. Chapman, and D. J. Symonds: Spawning of haddock in captivity. *Nature*, **215**, 923-925 (1967).
- 9) 桜井泰憲: スケトウダラの繁殖生態に関する研究. 博士学位論文. 北海道大学水産学部, 函館, 1982, pp. 1-122.
- 10) Y. Sakurai: Reproductive characteristics of walleye pollock with special reference to ovarian development, fecundity and spawning behaviour. *Int. Sym. Biol. Mgmt. Walleye Pollock, Alaska Sea Grant Rep.*, **89**, 97-115 (1989).
- 11) 桜井泰憲: スケトウダラの繁殖特性と戦略. 北海道水試研究報, **42**, 51-68 (1993).
- 12) T. A. Baird and B. L. Olla: Social and reproductive behaviour of a captive groups of walleye pollock *Theragra chalcogramma*. *Envir. Biol. of Fish.*, **30**, 295-301 (1991).
- 13) Y. Sakurai, M. Shimizu, Y. Ikeda, and K. Shimazaki: Feeding and growth of captive adult Japanese common squid, *Todarodes pacificus*, measuring initial body size by cold anaesthesia, in "Recent Advances in Cephalopods Fisheries Biology" (ed. by T. Okutani, R. K. O'Dor, and T. Kubodera), Tokai University Press, Tokyo, 1993, pp. 467-476.
- 14) T. Maeda: Life cycle and behaviour of adult pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas) in waters adjacent to Funka Bay, Hokkaido Island. *Int. Noth Pac. Fish. Comm. Bull.*, **45**, 39-65 (1986).
- 15) O. A. Bulatov: Reproduction and abundance of spawning pollock in the Bering Sea. *Int. Sym. Biol. Mgmt. Walleye Pollock, Alaska Sea Grant Rep.*, **89**, pp. 199-206 (1989).