



Title	鳴音計測による北海道沿岸性底魚類の資源・生態情報の把握に関する研究
Author(s)	松原, 直人
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(水産科学)
Dissertation Number	甲第13532号
Issue Date	2019-03-25
DOI	<a href="https://doi.org/10.14943/doctoral.k13532">https://doi.org/10.14943/doctoral.k13532</a>
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/90559">https://hdl.handle.net/2115/90559</a>
Type	doctoral thesis
File Information	Naoto_Matsubara.pdf



## 目次

第1章 緒言 .....	1
第2章 魚類鳴音の音響特性の類型化と周波数分析.....	8
2.1 音響特性の類型化.....	8
2.2 高速フーリエ変換 (FFT) を用いた周波数分析とピーク周波数の抽出.....	9
2.3 SNR を利用した音響特性の自動抽出.....	11
第3章 水槽実験によるカサゴ目優占3種の発音能力と鳴音の音響特性.....	16
3.1 エゾメバル ( <i>Sebastes taczanowskii</i> ) の鳴音の音響特性, および音響特性と 体サイズの関係 .....	16
3.1.1 材料と方法 .....	17
3.1.1.1 生物採集と水槽実験 .....	17
3.1.1.2 音声データの解析 .....	18
3.1.2 結果 .....	19
3.1.1 鳴音の音響特性 .....	19
3.1.2 体長と音響特性の関係.....	19
3.1.3 考察 .....	21

3.2	キツネメバル ( <i>Sebastes vulpes</i> ) の鳴音の音響特性と威嚇行動に伴う変化.....	33
3.2.1	材料と方法 .....	34
3.2.1.1	生物採集と水槽実験.....	34
3.2.1.2	音声データおよび動画データの解析.....	34
3.2.2	結果 .....	36
3.2.2.1	鳴音の音響特性.....	36
3.2.2.2	威嚇行動に応じた音響特性の変化.....	36
3.2.3	考察 .....	38
3.3	アイナメ ( <i>Hexagrammos otakii</i> ) の鳴音の音響特性 .....	49
3.3.1	材料と方法 .....	50
3.3.1.1	生物採集と水槽実験 .....	50
3.3.1.2	音声データの解析 .....	50
3.3.2	結果 .....	51
3.3.3	考察 .....	52
第4章	鳴音観察によるアイナメの産卵生態の把握.....	57
4.1	方法 .....	59
4.1.1	産卵床における鳴音観察 .....	59
4.1.2	音声データおよび動画データの解析.....	59
4.2	結果 .....	61

4.2.1	鳴音の音響特性 .....	61
4.2.2	産卵行動と音響特性の関係 .....	62
4.2.3	卵保護中の行動と音響特性の関係.....	62
4.3	考察 .....	64
第5章 鳴音計測によるエゾメバルの資源情報の把握.....		83
5.1	エゾメバルの鳴音計測による魚群量, サイズ組成推定の有効性の検証.....	84
5.1.1	方法 .....	84
5.1.1.1	海中展望塔での鳴音観察.....	84
5.1.1.2	音声データおよび動画データの解析.....	84
5.1.2	結果 .....	86
5.1.2.1	鳴音の音響特性 .....	86
5.1.2.2	周辺個体数と鳴音の発生頻度.....	86
5.1.2.3	体長と音響特性の関係.....	87
5.1.3	考察 .....	89
5.2	複数観測点での同時計測によるエゾメバルの鳴音の空間的差異の検証.....	111
5.2.1	方法 .....	112
5.2.1.1	紋別市沿岸での鳴音観察.....	112
5.2.1.2	音声データの解析および体長分布の推定方法.....	112

5.2.2	結果 .....	114
5.2.2.1	観測地点による音響特性の差異 .....	114
5.2.2.2	音響特性による体長分布の推定 .....	114
5.2.3	考察 .....	116
第6章	総合考察 .....	123
謝辞	.....	128
参考文献	.....	130

## 緒言

### 北海道沿岸岩礁域における優占的底魚類と資源の状況

北海道の海面漁業の漁獲量は全国一位で、全国の海面漁獲量の約 5 分の 1 を占める。ニシン (*Clupea pallasii*) やイワシ類をはじめ、マグロ、サケ・マス類等を含めた浮魚類においても多くの漁獲があるが、スケトウダラ (*Theragra chalcogramma*)、マダラ (*Gadus macrocephalus*)、ホッケ (*Pleurogrammus azonus*)、カレイ類、カサゴ類等、底魚資源への依存度が高いことは、北海道の海面漁業の大きな特徴といえる。特に水深 100 m 以浅のごく沿岸の岩礁域では、メバル類、アイナメ類、カジカ類などカサゴ目魚類の需要が高く、これらは沿岸漁業経営に欠かせないものとなっている。カサゴ目魚類の中で、北海道沿岸域で特に生息数が多いのが、メバル類とアイナメ類である。代表的な種に、メバル類では、沿岸岩礁域の最優占種であるエゾメバル (*Steindachner, Sebastes taczanowskii*) や、商業価値が高いキツネメバル (*Fox jacopever, S. vulpes*) があげられる。アイナメ類では、アイナメ (*Fat greenling, Hexagrammos otakii*)、スジアイナメ (*H. octogrammus*)、クジメ (*H. agrammus*)、ウサギアイナメ (*H. lagocephalus*)、エゾアイナメ (*H. stelleri*) の合計 5 種が存在し、中でもアイナメは、地場漁業における重要魚種である。

これらカサゴ目魚類の漁獲量は、近年低水準で定位ししている。メバル類ではエゾメバルで 1990 年代の約 1,500 t から漁獲量が年々減少傾向、アイナメ類では、1980 年代後半から 1990 年代前半では 2,000 t 近くの漁獲量があったが、2017 年では 700 t を下回っている。このような状況のもと、カサゴ目魚類の適切な資源管理の必要性が叫ばれている。水産資源の管理を行う際は、再生産・生活史の機構を含めた生態情報、および資源量やその年齢組成等の資源情報を基に、対象種に適した資源管理方策を立てる必要がある。特に資源の状況を直接的に判断できる定量情報の取得は、資源管理をより有効に機能させるうえで重要である。多獲性の水産資源を対象とした定量情報の取得方法としては、音響計測による調査が広く用いられている。例えば、浮魚類やタラ類を対象とした資源量推定においては、

計量魚群探知機を利用した音響計測が広く適用されている。この手法は、船底に装着した送受波器から超音波を海底方向に発信し、魚体（もしくは魚群）からの反射波（体積後方散乱強度）の強さを利用して魚群密度の推定を行う。この手法は、計測する人間の側が音を発生させるので、“能動的音響計測”と捉えることができる。能動的音響手法は、漁業情報に依存することなく、広範囲に資源量調査を行えるという利点を持つ。しかし、カサゴ目魚類等、岩礁域の海底直上を遊泳したり、岩に隠れて生活する底魚類を対象とする場合、魚体（もしくは魚群）と海底との音響反射の分離が難しく、上記の能動的音響計測の適用は困難である。

一方、底魚類を対象とした資源・生態のモニタリング手法として、“受動的音響計測手法（以下、PAM : Passive Acoustic Monitoring とする）”が提案されている（Rountree et al. 2006, Mellinger et al. 2007, Luczkovich et al. 2008）。PAMは、水棲生物から発生される音（以下鳴音とする）を計測し、音の特徴（以下音響特性とする）から種や体サイズ等、鳴音の発生頻度から周辺域の生息密度等、また、特定の期間（繁殖期等）中の鳴音から、威嚇・求愛行動等を推定する手法である。水棲生物の内、鯨類等海生哺乳類の多くでは、既にPAMによる分布形態の推定法や資源量推定モデルが提案され（Krahforst et al. 2012）、魚類においても、資源量推定に向けて生息域や生息密度の推定に関する研究が行われている（Luczkovich et al. 2008, Gannon 2008）。音響を利用した計測手法であるため、大規模な生物サンプリングの必要が少なく、長期録音が可能な水中録音機を複数台用意することで、連続的かつ広範での計測が可能である。

しかし、魚類鳴音に関する知見は少なく、PAMを効果的に運用するためには、対象種の発音能力、および鳴音の音響特性の把握が必要である。さらに、対象種の鳴音が資源・生態モニタリングにおいて有効的か判断する上で、音響特性と生活史や生態、発生頻度と生息密度等、鳴音と推定対象の関係について検証する必要がある。

## 魚類の鳴音とパッシブアコースティックモニタリング

古くから鳴音を発生する魚類（以下発音魚とする）は、漁師や釣り人の間でよく知られた存在であった (Lobel et al. 2010). 19 世紀ごろから鳴音が研究の対象とされはじめ (Muller 1857, Dufosse 1874), 現存する魚類約 2 万種のうち, 約 800 種類で発音を行うことが分かっている (Kaatz 2002). 国内で見られる魚種では, シログチ (*Pennahia argentata*) 等のニベ科魚類, クサフグ (*Takifugu niphobles*), トラフグ (*T. rubripes*), カワハギ (*Stephanolepis cirrhifer*) 等のフグ目魚類, スズメダイ科の多くの魚種やイシダイ (*Oplegnathus fasciatus*), スケトウダラ等で鳴音に関する報告がある他, カサゴ目魚類では, ホウボウ科のホウボウ (*Chelidonichthys spinosus*) やカサゴ (*Sebastiscus marmoratus*) で, 発音機構やそれぞれの鳴音の音響特性に関する報告がある (朴 1994, 竹村 2005, 宮島 2016).

発音魚は魚種ごとに多様な発音メカニズムを有し, 発せられる鳴音の音響特性も多様である (Wall et al. 2012). 魚類鳴音の発音方法は, 大きく 2 種類に分けられる. ひとつは歯や咽頭歯, 頭蓋骨等を利用した, 硬組織の摩擦によるもの, もうひとつは鰾と筋収縮の振動によるものである. 摩擦による発音は, フグ目, イシダイ (*Oplegnathus fasciatus*) 等で多く報告があり, 歯や咽頭歯を擦り合わせることで, ギーギーという音を発生させる. またカサゴ目魚類では, カジカ科の無鰾魚種で, 頭蓋骨と擬鎖骨を震わせることで鳴音を発生させることが知られている (Barber et al. 1956, Ladich 1989, Bass et al. 1991). これら摩擦による鳴音の音響的な特徴として, 広範囲の周波数成分を持ち, 短時間で振幅が変化するパルス音で構成されることが多い (竹村 2005).

発音魚の内, 約 8 割が鰾と筋収縮の振動により鳴音を発生させる. いずれも発音筋と呼ばれる発音のための筋組織を鰾周辺に備え, それらの収縮により鳴音が発生する. 音響的な特徴として, 鰾を共鳴体として利用することから, 鳴音の周波数の主成分であるピーク周波数から等数倍の部分で共鳴域が存在する倍音構造の鳴音が多く観察される (Ladich 1977, Ladich 1999). 鰾と筋収縮の振動による発音方法は, 大きく内在発音筋によるものと外在発音筋によるものに分けられる. 内在発音筋を利用した発音は, セミホウボウ科やタ

ラ科, ガマアンコウ科, ホウボウ科でみられる (Yabe 1985, Hawkins 1986, Hawkins 1993, Barimo et al. 1998). 2つの発音筋が背腹側の鰾表面に張り付く形で存在するため, 鰾の形状やサイズが直接的に鳴音の音響特性に影響する. 外在発音筋による発音方法は, ナマズ目等で多くみられ, 発音筋が薄い骨盤を介して間接的に鰾に振動を伝えて鳴音を発生させる (Muller 1842).

カサゴ目魚類では, 無鰾魚と有鰾魚で発音構造が異なり, アイナメのような無鰾魚の場合, 外在発音筋が胸筋部分まで伸展している (Ladich 2006). 有鰾魚のうち, 特にメバル類は, 2つの発音筋が①肋骨の隙間を抜けて胸帯に接続されるものと, ②肋骨に沿う形で体側から鰾に直接接続されるものが存在する (Hallacher 1974). 北海道周辺に生息するエゾメバルやキツネメバルは, 後者の②の形態をとり, 発音能力が見られる場合, 鰾と筋収縮の振動による発音方法で鳴音を発生する可能性が高い.

現在, これら発音魚の一部を対象として, 主に欧米諸国で PAM による生態, 資源のモニタリングにむけた研究が進められている. 生態モニタリングでは, 産卵行動や産卵期, 産卵場の推定を目的としたものが多く, 例えばニベ科魚類では, 産卵期中の特有の鳴音を検知し, その発生時期や終了時期による産卵期の推定や, 発生源の位置推定により産卵場の特定が試みられている (Mok et al. 1983, Saucier et al. 1992, Saucier et al. 1993, Mann et al. 1995, Luczkovich et al. 1999, Zelick et al. 1999, Gilmore 2003). また, タラ科に対しても, 鳴音による産卵時期や産卵場所の推定に向けた研究 (Hawkins et al. 2002) に加え, 特に産卵行動と関連性の高い鳴音を利用し, 産卵行動のモニタリングとしての適用が試みられている (Svelling et al. 2002).

また, 魚類鳴音は魚種ごとに音響特性が異なる他, 魚体長に応じてピーク周波数等の周波数特性が変化することが多い (Myrberg et al. 1993, Lobel et al. 1995, Conaughton et al. 2000, Amorim et al. 2008, Colley et al. 2009, Amorim et al. 2013). これら魚種間での音響特性の違いによる魚種判別や, 鳴音の周波数特性を利用した魚体長推定への適用により, 資源モニタリングを行う上で重要な対象資源の魚種判別や体長組成の推定への応用が期待されてい

る.

資源量推定に関して、生息密度の推定を目的とした、鳴音の発生頻度や発生源の特定による分布域の推定も行われている、例えばクロダイ (*Tautoga onitis*) では、複数台の録音機を利用して、チャンネル間の鳴音の到達差からの発生源を特定し、生息域を推定する試みがなされている (Mouy et al. 2018). また、国内でもシログチ (*Pennahia argentata*) 等の発音能力を持つ水棲生物に対し、野外環境で得られた鳴音の発生頻度に対して、一頭あたりでの発生頻度から密度換算を行い、生息密度の推定が行われている (Akamatsu et al. 2018).

カサゴ目魚類を対象とした PAM による資源量推定についても研究が進められており、特に北大西洋系のメバル類では、鳴音の発生頻度と底魚資源の推定量の間に正の相関関係が確認され、発生頻度を利用した生息密度推定への可能性が言及されている (Sirovic et al. 2009),

## 本論文の内容と構成

北海道沿岸に優占的なカサゴ目魚類の資源状況を踏まえ、本論文ではカサゴ目魚類を対象とした PAM による資源・生態モニタリングの可能性について検討することを目的とする。特に本研究では、北海道内において、生息数が多く商業的価値があるものとして、メバル類からエゾメバルとキツネメバル、アイナメ類からはアイナメを選んで鳴音の観測を行った。本研究で対象としたカサゴ目魚類の分布生態は大きく 2 つに分けられる。メバル類では、若齢期にはむらがり (多数の個体が集まって、採食その他の行動をとっていないながら、しかも各個体がバラバラに行動しているような状態 (金本 1977)) や集まり (アユがふちなどで集まって休んでいるような状態 (川那部 1957)) を形成し、成魚は単独 (たがいに接近しても反発しあう、もしくは互いに接近しても依存関係が生じていない状態 (金本 1977)) で縄張りを形成する。またアイナメ類では、基本的に一生単独のみで行動し、特に産卵期中は、雄が沿岸域で産卵床を保持し、孵化するまで卵保護を行う。これらの生態を踏まえ、メバル類では、特に PAM による資源・生活史モニタリングへの適用を考え、

成魚の加入初期に生じる威嚇行動と音響特性の関係，優占して生息する沿岸域での生息密度と鳴音の発生頻度との関係，体長と鳴音の音響特性の関係について把握し，生息密度や体長組成推定への可能性を検討する．アイナメ類では，PAMによる生態モニタリングへの適用を目的とし，特に産卵期特有の行動を考慮し，鳴音の音響特性や発生頻度と産卵行動との関係や，卵保護中の行動と鳴音の関係について把握し，産卵期特有の鳴音を利用した産卵生態の推定の可能性を検討する．

本論文におけるPAMに向けた検討は，水槽実験と野外実験の2種類を利用して行う．水槽実験では，エゾメバル，キツネメバル，アイナメを対象に鳴音の計測を行い，PAMによるモニタリングを行う上で前提となる，それぞれの発音能力と鳴音の音響特性について把握する．また野外実験では，鳴音の計測に並行して，各種生態や生活史等の観察を行い，アイナメでは産卵生態と鳴音発生との関係について，メバル類で優占するエゾメバルでは，鳴音の音響特性と体長との関係や，鳴音の発生頻度と周辺域で観測された個体数との関係について検証し，各種モニタリングへの可能性を検討する．得られた結果から，PAMへの実現性や課題点，今後の展望について議論する．

本論文の構成は序論を第 1 章として、本章を含み計 6 章で編成される。以下に各章の概略を示す。

第 2 章では、本研究で取り扱う鳴音の音響特性の分類と抽出時に用いる周波数解析の方法について示した。また野外実験で得た録音データに対して用いた鳴音の自動検出に関してその方法を示す。

第 3 章では、水槽実験でエゾメバル、キツネメバル、アイナメを対象に、鳴音の計測を行い、PAM のモニタリングの可能性を検討する上で前提となる、それぞれの発音能力の有無および、音響特性について検証した。なお、エゾメバルでは、体長と音響特性の関係について、キツネメバルでは威嚇行動と鳴音との関係性についても検証を行う。

第 4 章では、野外環境での産卵期中のアイナメを対象に、野外環境での鳴音の音響特性や発生頻度を把握し、音響特性と産卵行動と関係について検証する。

第 5 章では、野外環境のエゾメバルを対象に、鳴音の音響特性と発生頻度を把握し、さらに PAM による資源や生活史のモニタリングの可能性を検討するため、発生頻度と観察された個体数の関係や、音響特性と魚体長との関係について検証する。

第 6 章では、本研究の総合考察として、これまで得られた結果を基に、カサゴ目魚類を対象とした PAM による資源、生態モニタリングの可能性と問題点、およびこれからの課題点について言及する。

## 第2章 魚類鳴音の音響特性の類型化と周波数分析

### 2.1 音響特性の類型化

水棲生物の鳴音には、パルス状の構造を持つもの、信号の持続時間が長く連続した構造を持つもの（ホイッスル）、ある決まった繰り返し構造を継続するもの（ソング）などが知られている。魚類の鳴音においては、連続するパルス状の構造をしたものが特に多く観察されることが知られているが（Amorim 2006）、本研究においても、対象としたすべての魚種において、鳴音一つずつが複数のパルスの集まりで構成されていることが確認された。パルス状構造の魚類鳴音を類型化する際は、周波数成分の時間変化を可視化したサウンドスペクトログラムをもとに、鳴音に含まれる様々な音響特性を抽出する（Kasumyan 2008）。本研究では、以下に示す5つの項目を、音響特性を示す指示として用いた。Fig. 2-1 にキツネメバルの0.15秒間における鳴音の波形とサウンドスペクトログラム（Fig. 2-1 (a)）、この鳴音において、鳴音に含まれるパルス一つ分の音響波形（Fig. 2-1 (b)）、パルス一つを周波数領域と相対音圧で表現した周波数スペクトル（Fig. 2-1 (c)）を示す。本研究で使用する音響特性は、持続時間（Sound duration）；複数パルスを含む鳴音一つ分の持続時間、パルス数（Pulse number）；鳴音一つに含まれるパルスの数、パルス幅（Pulse duration）；パルス一つの持続時間、パルス間隔（Pulse period）；鳴音が2つ以上のパルスを含むとき、そのパルスのピークとピークの間の時間、ピーク周波数（Peak frequency）；あるパルスに対し周波数分析をかけて検出された、最も強い周波数成分（Amorim et al. 2003, Kasumyan 2008）である。

なお鳴音は複数のパルスの集まりでできているが、連続してパルスが観察される中、ある鳴音と次の鳴音をどこで区切るか定義しておく必要がある。本研究では、パルス間隔が1分以上のものは明らかに連続性を欠くと判断した上で、残りの1分以内のパルス間隔の内、全体の90%以上を占める秒数（ $T_{PP}$ ）を算出し、パルスと次のパルスに $T_{PP}$ 以上間隔があった時、それぞれを別の鳴音として定義し、カウントを行った。

## 2.2 高速フーリエ変換 (FFT) を用いた周波数分析とピーク周波数の抽出

ここでは、ピーク周波数を抽出する際に用いた高速フーリエ変換 (FFT; Fast Fourier Transform) による周波数分析について説明する。フーリエ変換による周波数分析では、信号波形が多数の異なった正弦波の合成であるという考えのもと、周波数の関数として、各正弦波の周波数成分の振幅や位相差を複素数によって表すことで、ある音響信号に含まれる周波数成分のスペクトルを得る (音響学入門 2011)。

鳴音の録音データを対象に周波数分析を行う場合は、離散値を取り扱う必要があり、以下の離散フーリエ変換の式 (2.1)、および逆離散フーリエ変換の式 (2.2) により処理される。

$$X_k = \frac{1}{N} \sum_{n=0}^{N-1} x(nT_s) e^{-i2\pi\frac{k}{N}n} \quad (2.1)$$

$$x(nT_s) = \frac{1}{N} \sum_{k=0}^{N-1} X_k e^{i2\pi\frac{k}{N}n} \quad (2.2)$$

ここで、 $X_k$  を離散フーリエ級数、信号を  $x(nT_s)$  としたとき、 $N$  は任意の自然数、 $n$  ( $0, 1, 2, \dots, N-1$ ) は標本数、 $T_s$  は標本化周期 (s) である。

FFT は、この離散フーリエ変換および、逆離散フーリエ変換の中で、計算が重複している部分を省略することで、演算量を減らす方法である。係数の特徴を考慮し、 $W_N = e^{-\frac{2\pi i}{N}}$  として、フーリエ変換を表すと次の式 (2.3) で表される。

$$X_k = \sum_{n=0}^{N-1} x_n W_N^{kn} = \sum_{r=0}^{\frac{N}{2}-1} x_{2r} W_{\frac{N}{2}}^{2rk} + W_N^k \sum_{r=0}^{\frac{N}{2}-1} x_{2r+1} W_{\frac{N}{2}}^{(2r+1)k} \quad (2.3)$$

ここで、 $B_p = \sum_{r=0}^{\frac{N}{2}-1} x_{2r} W_{\frac{N}{2}}^{2rk}$ 、 $C_p = \sum_{r=0}^{\frac{N}{2}-1} x_{2r+1} W_{\frac{N}{2}}^{(2r+1)k}$  とする時、式 (2.3) は以下のように変換できる。

$$X_k = B_p + C_p W_N^k \quad (2.4)$$

この時 $X_{k+\frac{N}{2}}$ は式 (2.5) で表される.

$$X_{k+\frac{N}{2}} = B_p - C_p W_N^k \quad (2.5)$$

このように式 (2.4) および式 (2.5) で、 $C_p W_N^k$ の項が重複して算出される. 高速フーリエ変換では、重複部分の演算結果を利用することで、必要な演算量が減少する. なお、離散フーリエ変換は  $N$  ごとに周期性を持つ周期信号にしか用いることができないため、実際は対象となる信号に前処理を行い、 $N$  点の周期信号に変換する必要がある. この前処理のことを窓掛け処理と呼び、窓関数を用いて変換を行う. 窓関数にはいくつか種類があるが、魚類の鳴音を対象としたフーリエ変換を行う場合は、主にハニング窓の式 (2.6) やハミング窓の式 (2.7) が用いられる (Amorim et al., 2013, Wall et al., 2013, Zhang et al., 2015).

$$W_{han}(n) = 0.5 - 0.5 \cos \frac{2\pi n}{N-1} \quad (2.6)$$

$$W_{ham}(n) = 0.54 - 0.46 \cos \frac{2\pi n}{N-1} \quad (2.7)$$

ただし、 $W_{han}(n)$ はハニング窓、 $W_{ham}(n)$ はハミング窓を示す. 両者の特徴として、ハニング窓は、周波数分解能は高くないが、振幅の小さい信号も分析できる一方、ハミング窓は周波数分解能が高く、近接した周波数成分を持つ信号の分析及び分離を得意とする. 本研究では、ピーク周波数抽出の際、録音データのノイズが少ない水槽実験では、より周波数分解能が高いハミング窓による窓かけ処理を、録音データのノイズが大きい野外実験では、振幅の小さい信号でも適用可能なハニング窓を利用した (FFT サイズは 1,024).

### 2.3 SNR を利用した音響特性の抽出

一つの鳴音を検出し、音響特性を抽出する際、特に野外で得られた長期間の録音データは、そのデータ量や雑音環境から、スペクトログラムを手動で処理するには非常に時間がかかり、人的誤差も生じやすい。そのため、魚類鳴音の音響特性の抽出には、数値処理を介した自動抽出が広く用いられている。魚類鳴音を対象とした自動抽出のアルゴリズムは、大きく2つの方法がある。一つは包絡パターンを利用した方法 (Matsuo et al. 2014)、もう一つは SNR (Signal – Noise Ratio, 信号雑音比) を利用した方法 (Yamato et al. 2018) である。どちらにおいても自動抽出を行う際は、まず事前に野外実験で得られた録音データから手動で鳴音の検出を行い、得られた音響特性を評価データとして扱う。包絡パターンを利用した方法では、野外環境で得た録音データの雑音環境の影響を減らすため、前処理として評価データを基に周波数フィルタを作成し適用する。その後、前処理を行った録音データに対してヒルベルト変換 (Matsuo et al. 2014) を行い、包絡パターンの計算を行う。得られた包絡パターンから、鳴音を切り出すため、ローパスフィルタを用いて平滑化を行い、平滑化された包絡パターンを対象に、音圧による閾値設定により鳴音を検出し、その時間範囲を鳴音の持続時間として抽出する。最後に検出済みの包絡パターン部分に自己相関解析をかけ、ピーク時間からパルス間隔を計算、また包絡パターン内に存在するパルスの数をパルス数として抽出を行う。包絡パターンを利用した方法は、周期性のパルス列で構成される鳴音を対象に利用される方法だが、本研究で対象とした底魚類の鳴音は、パルスが不規則に連続していたため適用が難しい。

一方、SNR を利用した音響特性の抽出は、主にパルス構造をした鳴音に対して、パルスを一つずつ検出して行う。本研究における予備的実験において、エゾメバル、アイナメはいずれもパルス構造を持つことがわかっている。従って本研究では、Yamato et al. (2018) が提案した SNR を利用した抽出方法が底魚類の鳴音の検出に適していると判断し、鳴音の音響特性の抽出を行った。以下に解析フローの例として、アイナメの鳴音の波形とサウンドスペクトログラム、および SNR を Fig. 2-2 に示す。まず Matsuo et al. (2014) の水棲生物

の鳴音の解析手法に従い、アイナメの鳴音を含んだ音声データに対し、ハニング窓によるフーリエ変換を行い、スペクトログラムを得る (Fig. 2-2 (b)). その後録音データ内の環境雑音と評価データから、それぞれの周波数帯域を参考に作成した周波数フィルタを適用し、式 (2.8) により SNR を計算する (Fig. 2-2 (c)).

$$SNR(t) = \frac{P_{signal}(t)}{P_{noise}(t)} \quad (2.8)$$

$P_{signal}(t)$  は評価データから作成された周波数フィルタ内のパワースペクトルの平均 (dB),  $P_{noise}(t)$  は環境雑音から作成された周波数フィルタのパワースペクトルの平均 (dB) を示す. なお, 評価データから得たパルス幅の最小範囲に合わせて時間  $t$  を決定し,  $t$  秒ごとに SNR の計算を行う. この時以下の式 (2.9) を満たす信号を検出する.

$$SNR(t) \geq T_h \quad (2.9)$$

$T_h$  は閾値を示し, 実際の抽出の正解率や誤検出率等を考慮して任意に設定する. なお, 抽出の  $CD$  (Correct detection, 正解率; 正確に検出できた鳴音の割合),  $FA$  (False alarm rate, 誤検出率; 手動検出で抽出されず, 自動検出で抽出された鳴音の割合),  $MISS$  (Miss, ミス率; 自動検出では抽出されず手動検出で抽出された鳴音の割合) は以下の式 (2.10), 式 (2.11), 式 (2.12) で示す関係になる (Yamato et al. 2018).

$$CD = \frac{TP}{TP + FN} \quad (2.10)$$

$$FA = \frac{FP}{TP + FN} \quad (2.11)$$

$$MISS = \frac{FN}{TP + FN} \quad (2.12)$$

$TP$  は自動検出の結果と手動検出の結果が一致した鳴音の数,  $FP$  は手動検出では抽出されず, 自動抽出で抽出された鳴音の数,  $FN$  は自動検出では抽出されず, 手動検出で抽出された鳴音の数を示す. 最後に閾値を超えた信号部分から, 音響特性の抽出を行い, 評価デ

ータから得られた音響特性の範囲に収まるものを鳴音として取り扱う (Fig. 2-2 (c), black circles). 本研究では, 数値解析ソフトウェア MATLAB 2016a (MathWorks Inc.) 上で, 録音データを読み込み, 上記の SNR を利用した抽出方法のアルゴリズムを利用して, 音響特性の自動抽出を行った.

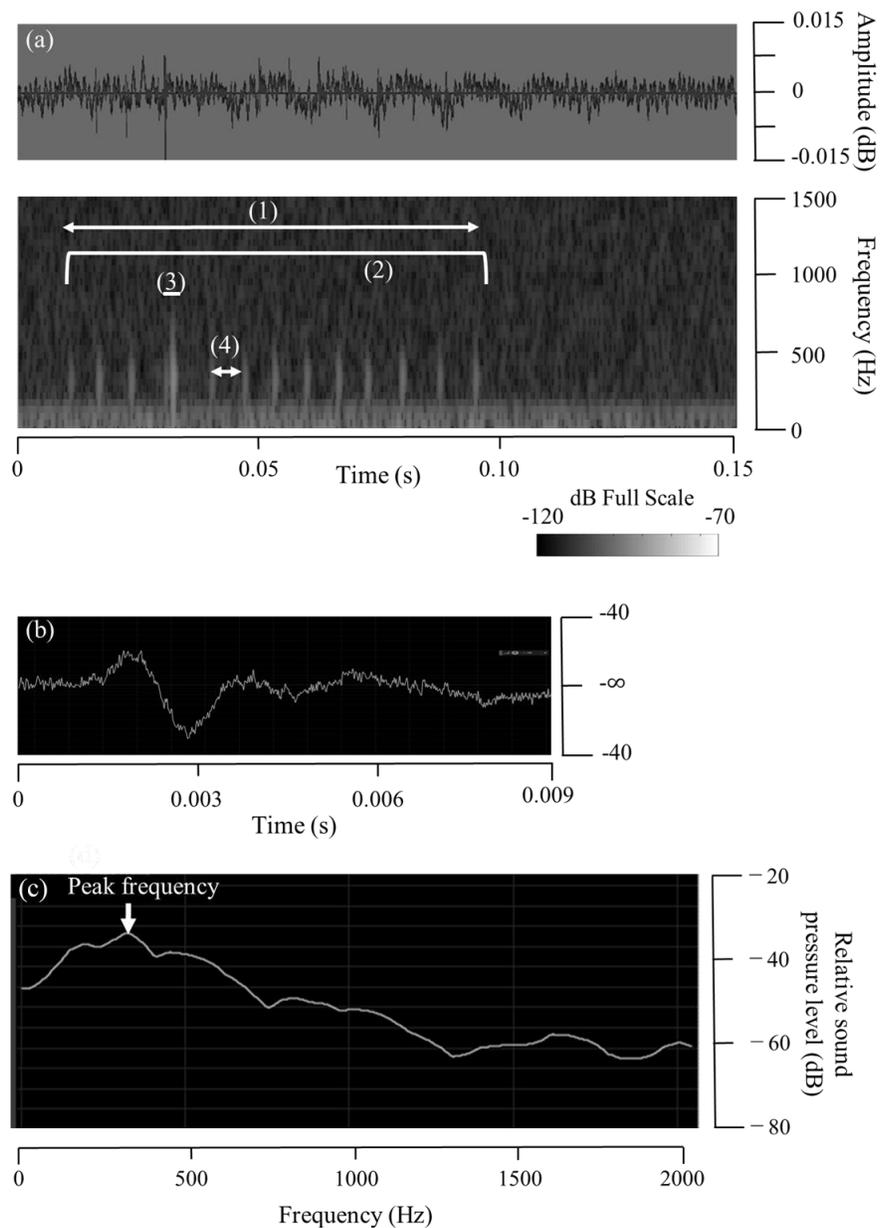


Fig. 2-1 An example of a waveform ((a), upper) sound spectrogram ((a), lower), waveform of one pulse (b) and, frequency spectrum of one pulse (c) including sound production by fox jacopever. (1) sound duration: the duration of fish sound; (2) pulse number: the number of pulse in the fish sound, (3) pulse duration: the duration of one pulse. (4) pulse period; the time between the maximum amplitudes of adjacent pulse. Peak frequency is the frequency at the maximum sound pressure on the spectrum curve

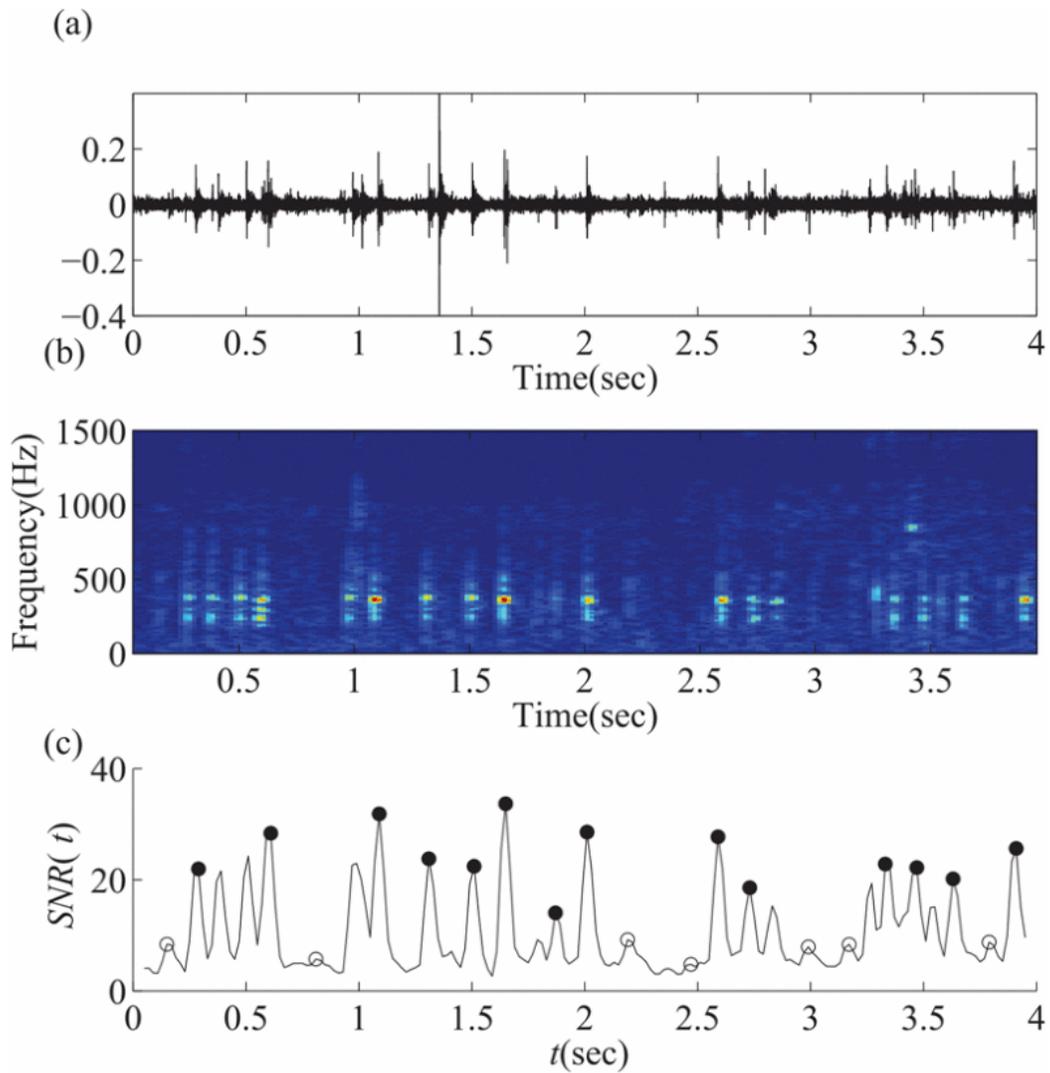


Fig. 2-2 Sound production by fat greenling for four seconds.

(a) measured waveform; (b) spectrogram; (c) time pattern of signal-to-noise ratio ( $T_h=4$ ), black circles on peaks represent the local peaks detected as sound production by fat greenling (revised from Yamato et al. 2016).

### 第3章 水槽実験によるカサゴ目優占3種の発音能力と鳴音の音響特性

#### 3.1 エゾメバル (*Sebastes taczanowskii*) の鳴音の音響特性, および音響特性と体サイズの関係

エゾメバルはスズキ目メバル科メバル属に属する北方系のメバル類である。本種は主に東北地方や北海道の沿岸に分布し、全長は最大で30 cmを上回るが、ほとんどが20 cm程度の小型の底魚類である (Amaoka et al. 1997)。稚魚期は沿岸の藻場等に生息し、成長とともに水深100 m以浅の岩礁帯や人工漁礁の周辺に分布するようになる。本種は卵胎生魚で、交尾期が3-4月、産仔期は6月頃、成長は3年で約20 cmを超え、5年で23 cm程になり、23 cmを超えた雌のほとんどが成熟する。漁獲は主に、定置網や刺し網、延縄等で行われるが、近年漁獲量が減少しており、「日本の希少な野生水生生物に関する基礎資料」において減少種と評価されている (水産庁 1994)。

本研究では、沿岸域で優占して観察される種で、むらがりや集まりを中心とした行動を行うエゾメバルをモデルとして、PAMによる資源・生態モニタリングの可能性を検討することを目的としている。PAMによるモニタリングを行うためには、まず対象種の鳴音を計測し、発音能力の確認と、音響特性を把握する必要がある。野外実験で鳴音を計測する場合、自然環境における鳴音の音響特性や発生頻度、音響特性の日周変化等を捉えることができるが、環境雑音の影響が大きく、音響特性を正確に抽出することが難しい。また野外実験では、他に優占的な魚種が混在する場合も考えられ、本種の音響特性を正確に把握した上で、他魚種との区別についても検討する必要がある。以上のことから、本章では水槽実験でエゾメバルの発音能力の有無と、鳴音の音響特性の把握を行った。水槽実験では、対象の体長や雌雄等を人為的に制御して計測することができる。また魚類の鳴音は体長(又は生活史)に応じて、音響特性が変化することが多く知られており、PAMによる魚体長推定も期待されている。従って本実験では、体長別に鳴音の計測を行い、それぞれの音響特性の把握を試みた。

### 3.1.1 材料と方法

#### 3.1.1.1 生物採集と水槽実験

供試魚は、2018年8月8-15日に北海道紋別市のオホーツクガリンコタワー周辺で釣獲により採集された。実験に使用したのは計20個体で、標準体長（以下体長と記述する）が12.4-19.8 cm（平均±SD, 14.1±8.7 cm）、体重は27.7-127.9 g（46.7±10.9 g）、であった。これらはオホーツク海洋交流館内（北海道紋別市海洋公園）の円形のFRP水槽（直径2 m、深さ1 m）にて、水温16°Cの自然海水で実験日まで飼育された。録音実験終了後は、全個体の解剖を行い、それぞれの鰾および鰾側面に接続している発音筋を摘出した。その後、鰾に関しては鰾長（摘出された鰾の最大長）、鰾高（側面方向から鰾を観察したとき、鰾の長さに対して垂直方向で最大となる高さ）、鰾幅（背方向から鰾を観察したとき、鰾の長さに対して最大となる幅）、発音筋に関しては、長さ（摘出した発音筋の最大長）、幅（発音筋の長さに対して垂直方向で最大となる幅）を計測した（Fig. 3-1-1）。なお解剖は、生体に冷却麻酔をかけて行われた。

録音実験は2018年8月22-26日の4日間、日中の室内光下で行った。体長ごとの音響特性の違いを確認するため、本研究では体長の近いものから2個体ずつ、10ペアを作成し、それぞれのペアごとに合計10回の録音を行った。各ペアの実験は、合計1時間で、水槽に2個体を投入後、最初の30分間は馴致時間、その後30分間音声データを計測した。実験システムは、ガラスの矩形水槽（縦30 cm、横60 cm、高さ40 cm）、ハイドロフォン（AQH-20, AquaSound Inc.; 使用可能周波数は20-20,000 Hz; 受波感度, -195 dB (re 1V/μPa)), プリアンプ（AquafeelerIII, AquaSound Inc.; 使用可能周波数は20-200,000 Hz）、録音機（PCM D-100, Sony Inc.）で構成される（Fig. 3-1-2）。録音実験に先立ち、矩形水槽の共振周波数の推定式（Akamatsu et al. 2002）により、使用する水槽の最低共振周波数を求めた。長さ $L_x$  cm、幅 $L_y$  cm、高さ $L_z$  cmの矩形水槽の共振周波数は以下の式（3.1）で与えられる。

$$f_{lmn}^{rectangular} = \frac{c}{2} \sqrt{\left(\frac{l}{L_x}\right)^2 + \left(\frac{m}{L_y}\right)^2 + \left(\frac{n}{L_z}\right)^2} \quad (3.1)$$

$c$  は、海水中での音速 (cm/s) で  $c=150,864$  cm/s,  $l$ ,  $m$ ,  $n$  はそれぞれ整数で、最低共振周波数を求める場合はいずれも 1 を与える。以上により、本研究で用いた矩形水槽の共振周波数は 3,385.1 Hz と算出された。またプリアンプ内の低周波数のフィルタ設定は、魚類鳴音が主に低周波帯域で録音されることを考慮して (Fish and Mowbray 1970) オフにした。録音データは、PCM (サンプリング周波数 44.1 kHz, 量子化数 16 bit) のファイル形式で保存した。また録音実験中は鳴音と雑音の判別のため、ビデオカメラによる録画を行い、動画編集ソフト Movie maker (Microsoft Inc.) により録音データと同期して、ハイドロフォンや壁の接触がないか確認した。なお水槽内の水温は 16°C で、録音時間中はノイズ軽減のため、エアレーションをとめた。

### 3.1.1.2 音声データの解析

全ての録音データを音響解析ソフト Audition ver. CS6 (Adobe Inc.) を用いて再生し、スペクトル表示を行いながら、鳴音を手動で検出した。検出した鳴音から音響特性として、パルス幅 (Pulse duration (s)), ピーク周波数 (Peak frequency (Hz)) を抽出した (Fig. 3-1-3)。なおピーク周波数は、同ソフト内の分析ツールを用い、パルスの開始時から終了時にかけて、ハミング窓による高速フーリエ変換により周波数分析をかけ、200 Hz 以上 (背景雑音の主成分であるため) で最も音圧レベルの高い周波数として抽出を行った。また、遊泳中のエゾメバルとハイドロフォンとの距離は変化が大きく、正確な距離と計測された音圧の関係が把握できないため、本種の鳴音の絶対音圧を決定することができない。従って本研究では相対音圧表示で評価することとした。

有標魚が発する鳴音は、共鳴体となる鰾の形態と関係している可能性が高い。本研究では、エゾメバルにおける体長及び鳴音と鰾の形態の関係を把握するため、体サイズと周波数について、鰾長、鰾高、鰾幅、また発音に関わる発音筋の大きさとの関係を確認した。

### 3.1.2 結果

#### 3.1.2.1 鳴音の音響特性

全てのペアから鳴音と考えられる低周波のパルスが複数回確認された。サウンドスペクトログラムと周波数スペクトルから、低周波のパルスは主に 600-800 Hz を基調とし、1,200-1,600 Hz 付近に 2 つ目の強音域をもつ倍音構造的なスペクトルを有していた (Fig. 3-1-3 (a), (c))。これら低周波パルスは、本実験で使用した水槽の共振周波数 (約 3,300 Hz) より、低いものであった。したがって、録音された鳴音への水槽共振の影響はなかったものと判断し、以後の解析に進んだ。また実験魚投入直後の音響同期信号を基に、動画データと録音データの時間同期を行い、鳴音の発生した瞬間の行動を観察したが、実験魚のハイドロフォンや壁への接触等は確認されなかった。よって記録された低周波のパルス全てをエゾメバルが発生した鳴音とした。

全実験でのエゾメバルの音響特性の分布を Fig. 3-1-4 に示す。パルス幅は 0.010-0.022 s の範囲で確認され、0.016 s 付近でピークが確認された (Fig. 3-1-4 (a))。またピーク周波数は 400-1,000 Hz の範囲に存在し、700 Hz 付近にピークが見られた (Fig. 3-1-4 (b))。

#### 3.1.2.2 体長と音響特性の関係

魚体長、体重及び、解剖により摘出した鰾及び発音筋の大きさを Table 3-1-1 に示す。体長 12.4-19.8 cm のサンプルにおいて、鰾長は 2.4-4.1 cm、鰾高は 0.7-1.5 cm、鰾幅が 0.9-2.0 cm、発音筋は長さが 1.9-3.1 cm、幅が 0.3-0.8 cm の範囲で確認された。体長と鰾長、鰾高、鰾幅の関係を Table 3-1-2 に、体長と鰾長の線形関係を Fig. 3-1-5 に示す。いずれも正の相関が確認され、体成長とともに鰾サイズも増加することが分かった。また体長と鰾長は線形的な増減関係を持つことが示された。

各 10 ペアの平均の体長、体重、および鰾の平均の長さ、高さ、幅、発音筋の平均の長さ、幅、音響特性の値を Table 3-1-3 に示す。各実験で見られたパルスの数は、1-120 回で最も多かったのは、体長が最も小さい組み合わせ (平均 12.4 cm) で 120 回、次いで平均体長 13.3

cm の組み合わせが 74 回で、残りの組はすべて 8 回以下であった。音響特性について、体長別に比較すると、体長が小さいペアは、ピーク周波数の平均が 700 Hz、パルス幅の平均が 0.15 s だが、体長が大きくなるにつれピーク周波数の平均が約 500 Hz と低く、パルス幅の平均は 0.18 s と長いほうに推移していた。またピーク周波数の平均が 600 Hz 以下のペアは、鰾の長さの平均が 35 mm 以上であったのに対し、600 Hz 以上のペアは平均約 30 mm であった。

ピーク周波数と、体長、体重、鰾の長さ、高さ、幅、発音筋の長さ、幅、パルス幅それぞれの関係を検証したところ、ピーク周波数と体長 ( $r=-0.83$ )、鰾長 ( $r=-0.85$ )、鰾高 ( $r=-0.87$ )、パルス幅 ( $r=-0.74$ ) で強い負の相関が見られた (Table 3-1-4)。一方で、ピーク周波数と、鰾幅、発音筋の大きさでは、相関が確認されなかった。相関が見られた、ピーク周波数と、体長、鰾長、鰾高、パルス幅について線形関係をみると (Fig. 3-1-6)、ピーク周波数の増加に応じて、体長は小さく (Fig. 3-1-6(a))、鰾長、鰾高は短く (Fig. 3-1-6(b), (c))、パルス幅も短くなる傾向が確認された (Fig. 3-1-7)。

### 3.1.3 考察

本項では、PAM を適用する上で前提となる、エゾメバルの発音能力の存在を確認し、鳴音の音響特性を把握することができた。本研究で計測された鳴音は、全て倍音構造を持つパルスで構成されていた。倍音構造は、有鰾魚特有の鳴音の構造として知られ、本種は鰾を共鳴体として利用した発音筋収縮による発音形態を取ることが示唆された。また本種は、2つの発音筋が鰾の側面に直接接続されるタイプに分類されており (Hallacher 1974)、系統的にも裏付けられた結果となった、

本研究の水槽実験で確認されたエゾメバルの音響特性は、パルス幅が 0.010-0.022 s、ピーク周波数が約 400-1,000 Hz の範囲にあり、北米における同属のメバル類 (*Sebastes paucispinis*, *S. levis*, *S. crocotulus* 等) と近い値 (パルス幅が 0.200 s 以内、ピーク周波数は 1,000 Hz 以下) であることが分かった (Sirovic and Demer 2009)。一方メバル類を除くカサゴ目の多くの魚類においてはメバル類と比較してピーク周波数が低く、パルス幅が長い傾向が見られる。例えば、フサカサゴ科のカサゴでは、本研究の供試魚と同程度の体長範囲 (12.5-15.5 cm) において、パルス幅は 0.030 秒以上、ピーク周波数は 100 Hz 前後 (Zhang et al. 2015) である他、ホウボウ科の *Chelidonichthys kumu* では、パルス幅は約 0.200 秒、ピーク周波数は 300 Hz 以下 (Amorim 2006) であると報告されている。このことは、エゾメバルはメバル類特有の鳴音を発生し、ほかのカサゴ目魚類と異なる音響特性をもつことを示している。これらの情報は、岩礁域で優占的なメバル類を対象とした PAM に関し、魚種間の音響特性の違いを利用することで、他の優占グループとの判別につながる情報になると考えられる。

また本研究では計測したピーク周波数とパルス幅の間に負の相関関係が見られたが、これは発音筋と鰾を発音器官とする、ガマアンコウ目の *Opsanus tau* やニベ科魚類等においても報告されている (Fine et al. 2001, Connaughton et al. 2002)。これらの魚種では、ピーク周波数は鳴音発生時の発音筋の収縮スピードに依存して変化し、収縮のスピードが遅いとピーク周波数が低く、速いとピーク周波数が高くなる傾向が見られる (Connaughton et al. 2002)。これは上記の魚類が、内在発音筋が背腹部から鰾に直接接続する形態を持つことが影響し

ている (Hawkins 1986, Yabe 1985, Hawkins et al. 1983, Hawkins 1993, Barimo et al. 1998). 本種を含めたメバル類においても, 外在発音筋が体側側から, 張り付くように鰾に接続しており (Hallacher 1974), 発音筋の収縮スピードが鳴音の周波数特性に影響を与えやすい構造をしている. 以上のことから, 本研究で得られたピーク周波数とパルス幅の負の相関関係も, 発音筋の収縮スピードが影響したと考えられる.

本種を対象に PAM による魚体長推定を検討する上で, 音響特性と, 体長や発音器官との関係の把握は重要である. 本研究で取り扱った供試魚の解剖結果から, 体長と発音器官である鰾サイズとの間に正の相関関係が見られた. また, 鳴音の音響特性と体組成を比較すると, ピーク周波数と体長, 鰾長, 鰾高との間に, 負の相関が確認され, 鰾を利用した発音メカニズムを持つ魚種で多く見られる特徴と一致した (Myrberg et al. 1993, Lobel et al. 1995, Conaughton et al. 2000, Amorim et al. 2008, Colley et al. 2009, Amorim et al. 2013). 本種も鳴音の発生に鰾を利用していることを踏まえると, ピーク周波数と鰾, 体長と鰾との関係が, 結果的にピーク周波数と体長の関係に影響し, 負の相関が見られたと考えられる. 今後 PAM による体長推定の有効性を検討するためには, 野外環境で観測される鳴音のピーク周波数から体長分布の推定が可能か検証する必要がある. 野外環境において, 全個体が一様に鳴音を発生させているとは限らないため, 周辺に分布している個体全ての音響特性が, 得られる音声データに反映されるとは限らない. 本節で得られたピーク周波数と体長の関係が, 実際の野外環境の鳴音のピーク周波数と体長分布にどの程度反映するか検証が必要である.

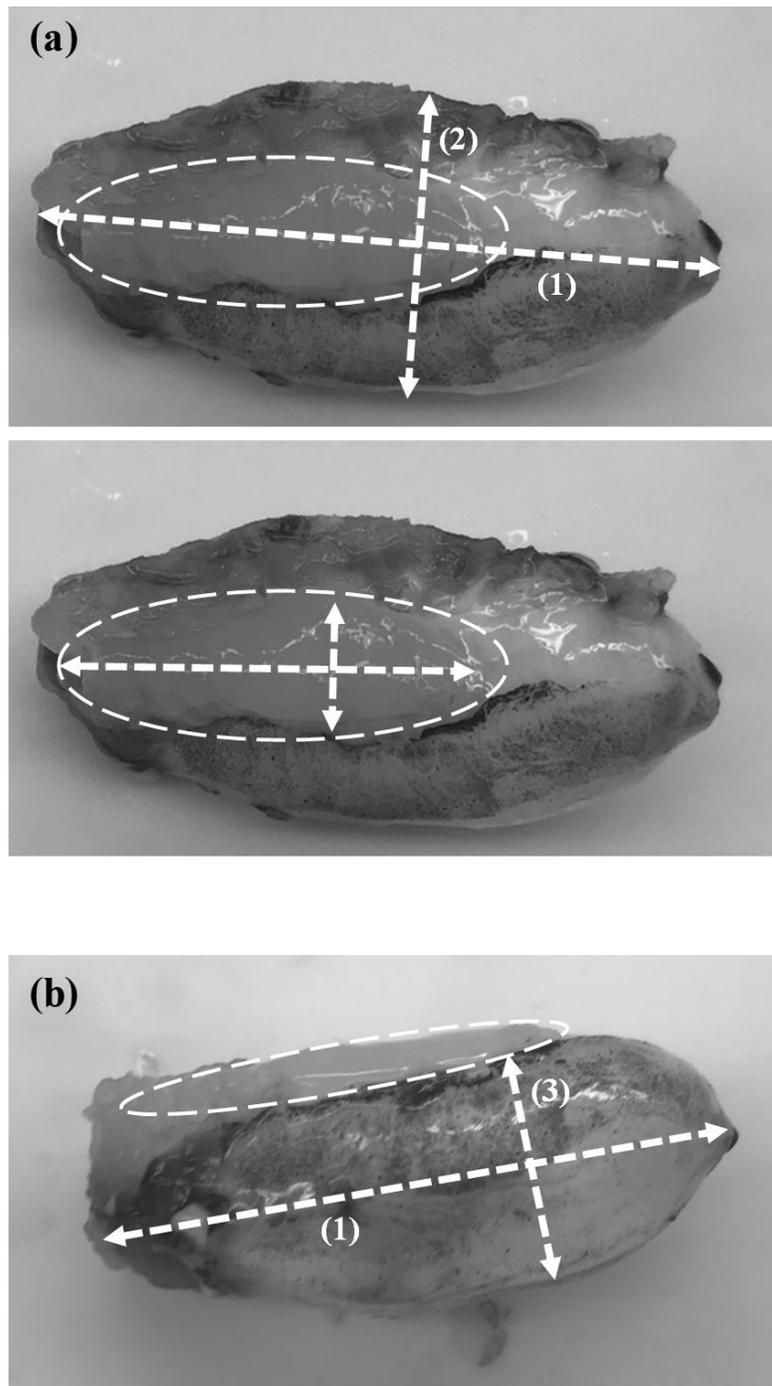


Fig. 3-1-1 Swim bladder of Steindachner. (a) is side aspect and (b) is dorsal aspect. Sonic muscle is described by length and wide. (1) length of swim bladder, (2) height of swim bladder, (3) width of swim bladder.

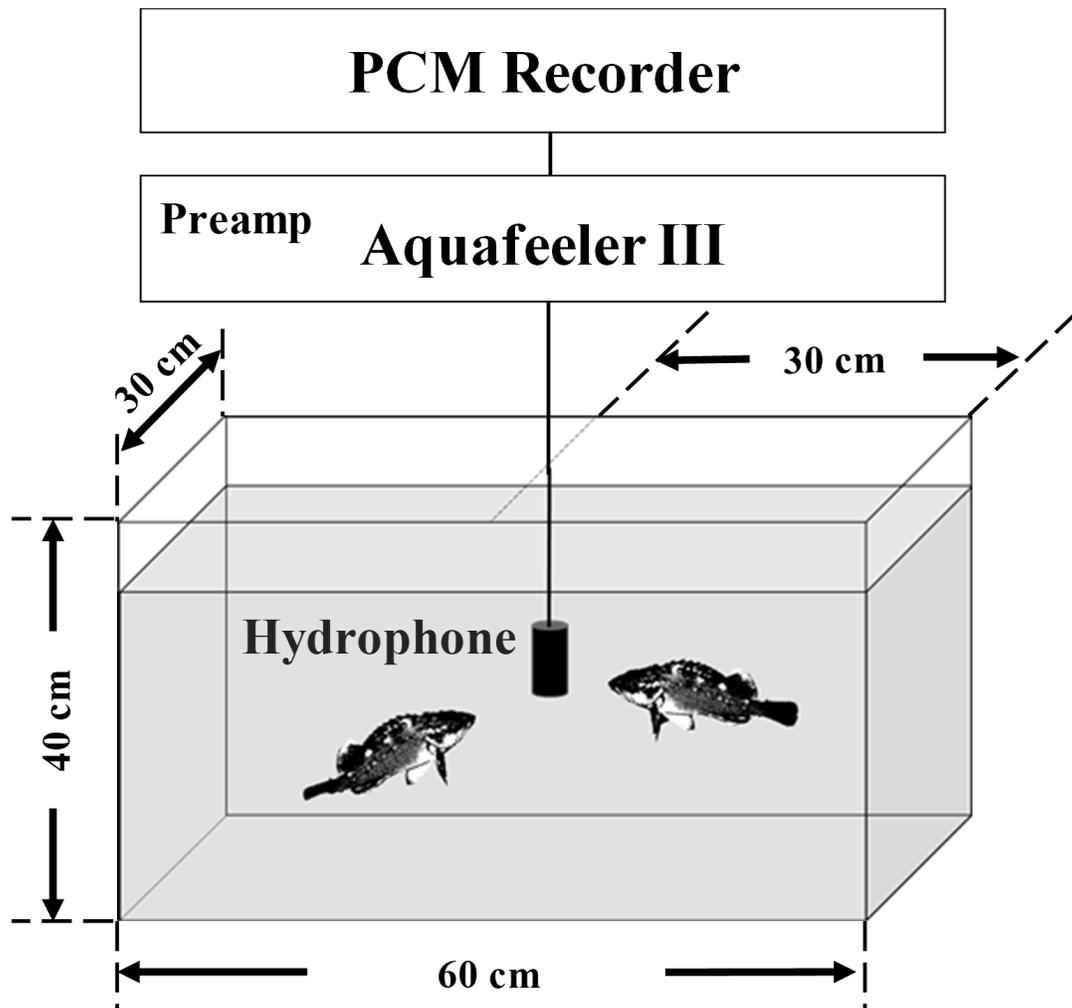


Fig. 3-1-2 Schematic of the water tank and recording system.

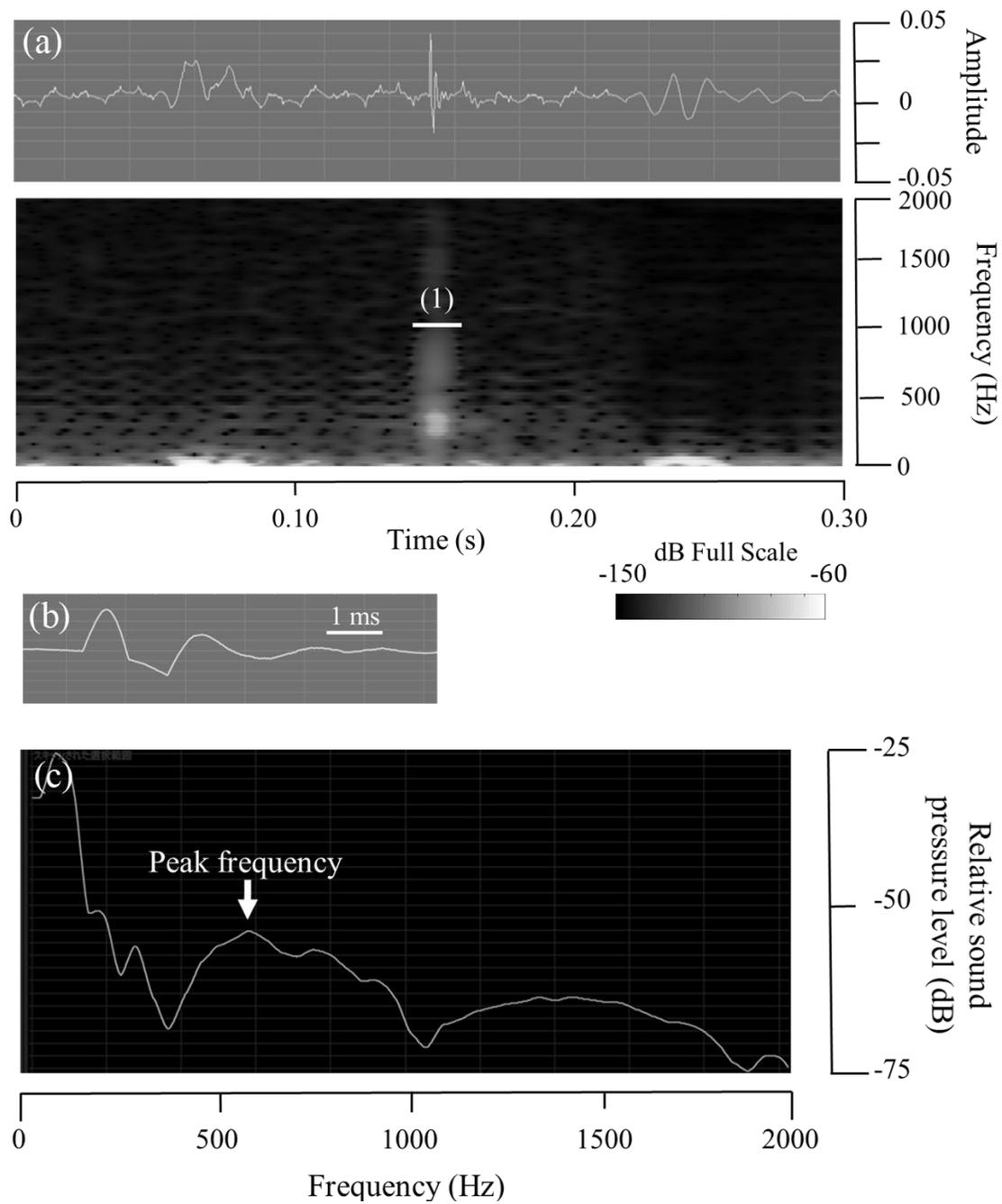


Fig. 3-1-3 An example of a waveform ((a), upper) sound spectrogram ((a), lower), waveform of one pulse (b) and, frequency spectrum of one pulse (c) including sound production by Steindachner. (1) pulse duration: the duration of one pulse. Peak frequency is the frequency at the maximum sound pressure on the spectrum curve.

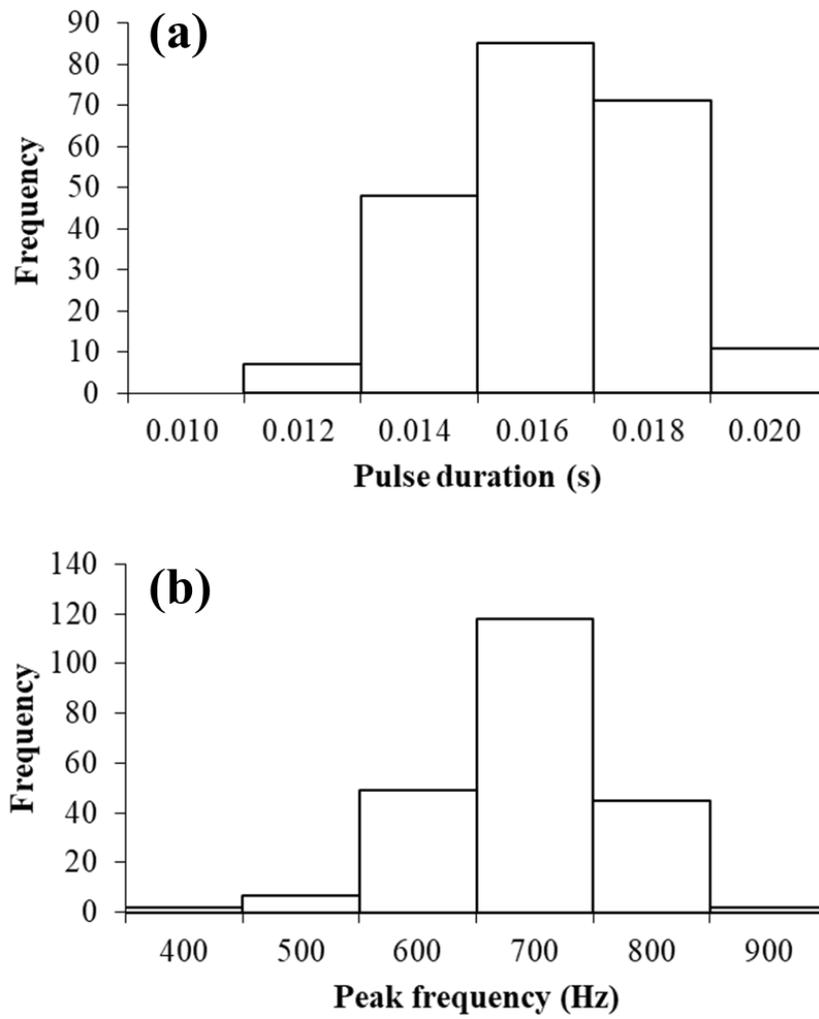


Fig. 3-1-4 The properties of sound production by Steindachner.

(a) pulse duration ( $n=223$ ), (b) peak frequency ( $n=223$ ).

Table 3-1-1 Biological composition for sampling of Steindachner

Experiment	Body length (mm)	Weight (g)	Swim bladder			Sonic muscle	
			Length (cm)	Height (cm)	Width (cm)	Length (cm)	Width (cm)
1	12.4	34.6	2.9	0.8	1.2	1.9	0.4
	12.4	27.7	2.8	1.1	1.0	2.1	0.4
2	12.4	29.4	2.8	0.8	1.2	2.3	0.3
	12.7	30.1	2.9	1.0	1.0	2.2	0.4
3	12.8	33.2	3.4	1.2	1.1	2.6	0.3
	12.8	27.8	2.8	0.9	1.1	2.5	0.4
4	12.9	37.5	2.8	0.7	1.1	2.6	0.4
	12.9	38.1	3.1	1.2	1.2	2.5	0.5
5	13.3	34.0	2.4	1.0	1.5	2.1	0.3
	13.3	35.1	3.3	1.1	1.2	2.4	0.4
6	13.6	39.9	3.2	0.9	1.0	2.5	0.3
	13.7	50.8	3.6	1.2	0.9	2.3	0.6
7	14.0	44.7	3.7	1.2	1.4	2.6	0.4
	14.4	52.9	3.5	1.4	1.3	2.6	0.4
8	14.5	42.6	3.0	1.0	1.1	1.9	0.3
	15.2	59.1	4.1	1.5	1.3	2.9	0.7
9	15.2	54.0	3.9	1.4	1.3	3.1	0.5
	15.6	59.2	3.4	1.2	1.4	2.5	0.6
10	17.3	80.6	3.9	1.4	1.5	3.2	0.6
	19.8	127.9	4.1	1.5	2.0	2.7	0.9

Table 3-1-2 Correlation test for body length

Data	<i>p</i>	<i>r</i>
Length of swim bladder	***	0.77
Height of swim bladder	***	0.75
Width of swim bladder	***	0.58

Spearman test (\*\*\*) < 0.001, \*\*<0.01, \*<0.05)

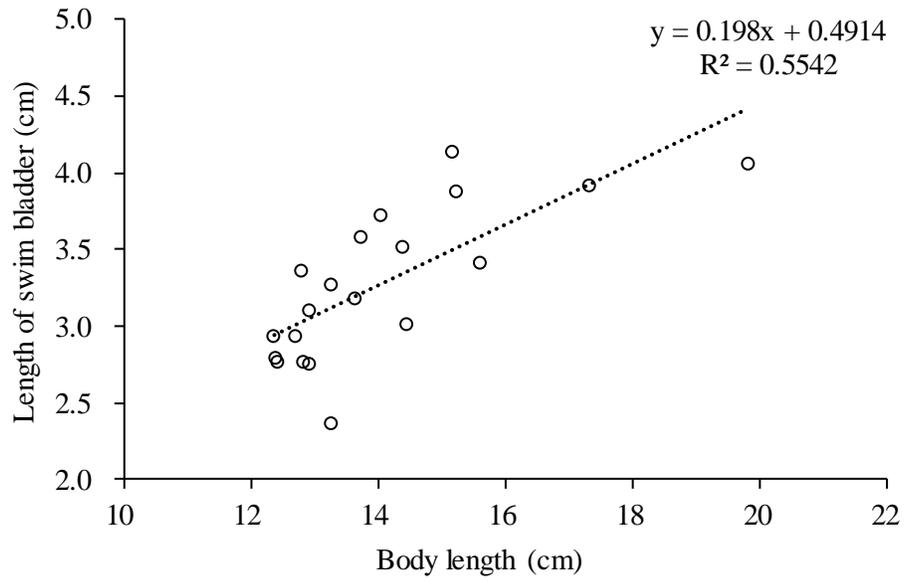


Fig. 3-1-5 Relationship between body length and length of swim bladder.

Table 3-1-3 Average of biological composition and sound property in each experiment

Experiment	Average of body length (cm)	Average of weight (g)	Average of swim bladder size			Average of sonic muscle size			The number of sound	Pulse duration Ave (s)	Peak frequency Ave (Hz)
			Length (cm)	Height (cm)	Width (cm)	Length (cm)	Width (cm)	<i>n</i>			
1	12.4	28.6	2.8	0.9	1.1	2.2	0.4	120	0.015±0.002	656.0±45.4	
2	12.5	32.4	2.9	0.9	1.1	2.0	0.4	1	0.013	742.0	
3	12.8	30.5	3.1	1.0	1.1	2.5	0.4	3	0.014±0.001	621±477.6	
4	12.9	37.8	2.9	0.9	1.1	2.6	0.4	2	0.015	796.0±59.4	
5	13.3	34.6	2.8	1.0	1.4	2.2	0.4	74	0.016±0.002	658.6±82.4	
6	13.7	45.4	3.4	1.0	1.0	2.4	0.5	6	0.018±0.001	612.2±13.8	
7	14.2	48.8	3.6	1.3	1.3	2.6	0.4	5	0.016±0.002	565.4±79.2	
8	14.8	50.9	3.6	1.2	1.2	2.4	0.5	8	0.016±0.002	504.5±59.7	
9	15.4	56.6	3.6	1.3	1.4	2.8	0.6	2	0.018	555.5±84.1	
10	18.5	104.3	4.0	1.5	1.7	2.9	0.7	2	0.020±0.002	407.5±84.5	

Table 3-1-4 Correlation test for peak Frequency

Data	<i>p</i>		<i>r</i>
Ave (Body length)	0.0057	**	-0.83
Ave (Body weight)	0.0137		-0.77
Ave (Length of swim bladder)	0.0020	**	-0.85
Ave (Height of swim bladder)	0.0010	***	-0.87
Ave (Width of swim bladder)	0.1482		-0.49
Ave (Length of sonic muscle)	0.1100		-0.54
Ave(Width of sonic muscle)	0.0760		-0.58
Ave(Pulse duration)	0.0142	*	-0.74

Spearman test (\*\*\* < 0.001, \*\* < 0.01, \* < 0.05)

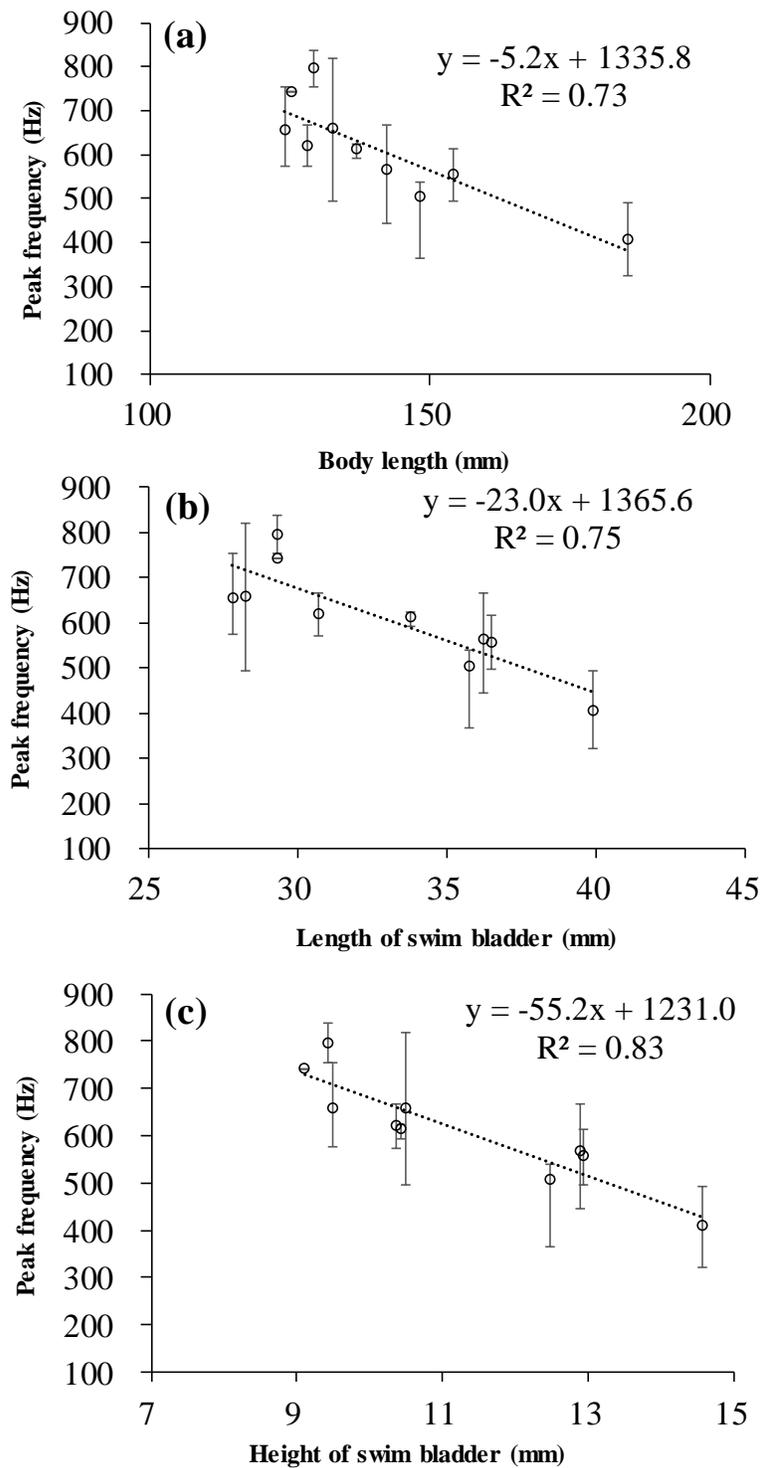


Fig. 3-1-6 Relationship between peak frequency and body length (a), length of swim bladder (b), height of swim bladder (c). Error bar means standard deviation of peak frequency.

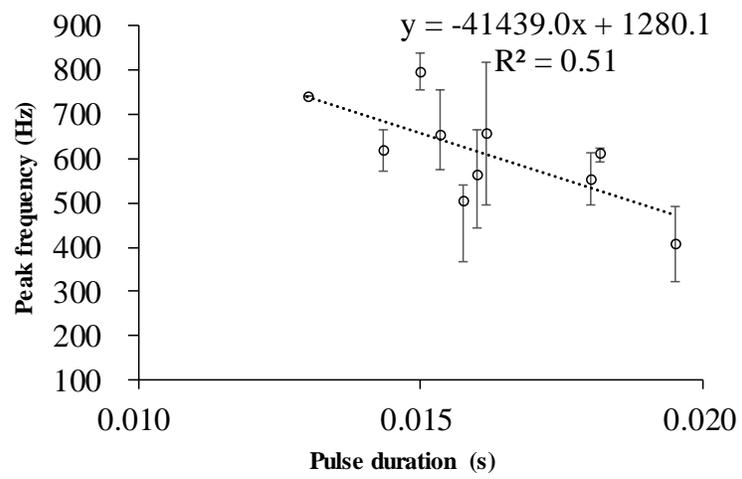


Fig. 3-1-7 Relationship between pulse duration and peak frequency. Error bar means standard deviation of peak frequency.

### 3.2 キツネメバル (*Sebastes vulpes*) の鳴音の音響特性

キツネメバルは、カサゴ目フサカサゴ科メバル属に属する沿岸性の底魚で、北海道南部から本州全域に広く分布する。本種もエゾメバル同様、主に定置網や刺し網、底延縄等で漁獲される。同属のクロソイやシマソイ等と比べ商品価値が高く、北日本沿岸域における重要魚種である。本種は、体長約 4 cm までの稚魚の期間は藻場等で群がりを形成するが、成長に伴い岩礁域に移動し、20 cm 前後の未成魚から成魚に移行する頃に、個々が岩の上や隙間になわばりを形成する。漁業では、なわばり形成後の成魚を主な漁獲対象としている（新北の魚たち 2003）。岩礁域に加入した成魚の資源量やなわばり形成の過程に伴う行動の観察は、本種の資源管理や生活史の把握を行う上で重要だが、岩礁域を生息域としているため、資源量推定で多く用いられる能動的音響計測手法の適用が難しい。

そこで本研究では、キツネメバルをモデルとして、PAM による資源・行動モニタリングへの可能性を検討する上で必要不可欠な、音響特性の基礎情報を提供することを目的とした。第一に、水槽での録音実験により、本種の発音能力を確認した。次に、水槽内での 2 個体組み合わせ観察により、加入初期（なわばり形成期）に特に起こりやすいと考えられる威嚇行動と鳴音パルスの特性（パルス数、パルス幅、ピーク周波数等）の関係を調べた。また、魚類において、魚体長に応じてピーク周波数等の音響特性が変化することが知られる（Myrberg et al. 1993, Lobel et al. 1995, Conaughton et al. 2000, Amorim et al. 2008, Colleye et al. 2009, Amorim et al. 2013）。そこで本研究では、未成魚と成魚の組み合わせ実験も併せて行い、PAM による体長判別の可能性についても検討した。

### 3.2.1 材料と方法

#### 3.2.1.1 生物採集と水槽実験

実験魚は、2015年8月16日に北海道函館市臼尻漁港において釣りにより4個体採集した。採取した個体の内訳は、雄の成魚2個体（標準体長19.9 cm, 18.6 cm）、雌の成魚1個体（17.3 cm）、性別不明の未成魚1個体（12.5 cm）（以下それぞれをM<sub>1</sub>, M<sub>2</sub>, F, Yとする）であった。これらは、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター臼尻水産実験所の円形水槽（直径2.0 m, 深さ0.8 m）において実験日まで水温12度の自然海水で飼育し、毎朝給餌を行った。4個体は同じ水槽内で飼育されたが、各個体になわばりや隠れ場を確保できるように、水槽の各所にコンクリートブロックなどを設置した。

録音実験は、2015年12月1-3日の日中に、2個体ずつの組み合わせで計6回、3時間ずつ、室内光下で行った。供試魚2個体を飼育水槽から実験水槽に同時に投入後、録音実験開始まで30分間の馴致時間を設けた。実験システムは3.1節のエゾメバルの水槽実験と同様のシステムで構成される（Fig. 3-2-1）。矩形水槽の共振周波数についても、3.1節で求めた最低共振周波数約3,300 Hzを用いて評価した。実験前には、鳴音の抽出の際に必要な背景雑音の計測を行い、その相対音圧が-60 dBになるように受信系を調整した。また水槽内には、縄張りを保持する側の個体が定着する基質として、直径15 cmの石を設置した（Fig. 3-2-1）。水槽内の海水は、実験所付近の海域から直接ポンプでくみ上げたもの（水温12°C）を使用し、実験中は水槽のエアレーションを停止した。録音データは、PCM（サンプリング周波数44.1 kHz, 量子化数16 bit）のファイル様式で、SDカード内に保存した。録音実験中は、ビデオカメラを用いて水槽側面から供試魚の行動を記録した。

#### 3.2.1.2 音声データおよび動画データの解析

録音データは音響解析ソフト Audition ver. CS6（Adobe Inc.）を用いてすべて再生し、サウンドスペクトル表示を行いながら、鳴音を手動で検出した。本研究では、パルスとパルスの間隔が、明らかに連続性を欠く1分以上のものを除き、全体の90%以上を占める間隔

( $T_{PP}$ ) を算出したところ、 $T_{PP}=1$  の時全体の 90% を占めた。そこで本研究では、1 秒以上の間隔があった時、それぞれを別の鳴音として定義し、カウントした。特定後の各鳴音から、パルス数、パルス幅、パルス間隔、ピーク周波数の 4 つの音響特性を抽出した (Fig. 3-2-2)。ピーク周波数は、Audition の分析ツールを用いて各パルスの開始時から終了時まで、ハミング窓を利用した高速フーリエ変換 (FFT) による周波数分析を行い、200 Hz 以上 (背景雑音による干渉を除くため) でもっとも相対音圧の大きい周波数として抽出した (Fig. 3-2-3)。また、遊泳中のキツネメバルとハイドロフォンとの距離は、変化が大きく、絶対音圧を決定することができなかった。従って、本文では相対音圧表示で表現する。

ビデオ撮影により得られた動画データは、実験魚投入直後の音響同期信号を基に、動画編集ソフト Movie maker (Microsoft Inc.) を用いて、録音データと時間同期を行った。なお本研究では、口を開けて噛みつこうとした場合 (Fig. 3-2-1 (b)) のみを、威嚇行動として定義し、鳴音が確認された瞬間の威嚇行動の有無を観察した。威嚇行動による各音響特性の変化の有無については、ウィルコクソンの順位和検定により評価した。ただし、発音魚において、ピーク周波数と体長との相関が見られることが多い。本研究では成魚、未成魚を混在した組み合わせで実験を行ったため、魚体サイズの影響を受けることを考慮し、上記の検定から除外した。

### 3.2.2 結果

#### 3.2.2.1 鳴音の音響特性

6回の実験全てから、単一パルス（コツツという音）、もしくは複数パルス（グググという音）で構成される鳴音が確認された。記録されたパルスの周波数は、全て 2,000 Hz より低く、水槽の共振周波数（約 3,300 Hz）より大幅に低かった。従って、本研究の実験システムにおいて鳴音への水槽共振による影響はなかったと判断し、以後の解析に進んだ。

各実験の鳴音の発生回数は、 $M_1 \times M_2$  で 68 回、 $M_1 \times F$  で 118 回、 $M_1 \times Y$  で 18 回、 $M_2 \times F$  で 16 回、 $M_2 \times Y$  で 13 回、 $F \times Y$  で 10 回であり、特に  $M_1 \times M_2$ 、 $M_1 \times F$  の組み合わせでは、他の実験に比べ多かった（Table 3-2-1）。

実験で得られた各音響特性の分布を Fig. 3-2-4 に、各音響特性における平均値と、最大値、最小値を Table 3-2-2 に示す。1回の鳴音に含まれたパルス数は 1-77 回の範囲で、そのうち 8 割以上が 20 回以下で占められていた（Fig. 3-2-4 (a)）。パルス幅は、0.005-0.022 s の範囲にあり、0.007 s 付近にピークがあった（Fig. 3-2-4 (b)）。またパルス間隔は、0.001-0.989 s（平均 0.092 s）で、その 8 割以上は 0.100 s 以内であった（Fig. 3-2-4 (c)）。ピーク周波数は 258-490 Hz の範囲で確認され、特に 300-350 Hz を中心として分布していた（Fig. 3-2-4 (d)）。

#### 3.2.2.2 威嚇行動に応じた音響特性の変化

各実験におけるピーク周波数の分布を Fig. 3-2-5 に示す。実験全体で、ピーク周波数は 258-490 Hz の範囲内にあり、成魚のみの組み合わせである  $M_1 \times M_2$ 、 $M_1 \times F$ 、 $M_2 \times F$  においては 300 Hz 付近に明確なピークが見られた。また、これらの 3 つの組においては、400 Hz より高い周波数は記録されなかった。一方、未成魚を含んだ  $M_1 \times Y$ 、 $M_2 \times Y$ 、 $F \times Y$  の組においては 400 Hz 以上の比較的高い周波数も記録された。

威嚇行動が付随した鳴音（有）と付随しなかった鳴音（無）の発生回数の内訳を Table 3-2-1 に示す。観察された全ての威嚇行動において、鳴音が確認された。6回の実験で得られ

た全 243 の鳴音のうち、威嚇行動が付随した鳴音は 132 回、威嚇行動が付随しなかった鳴音は 111 回であった。全体を通して、威嚇行動の有無と鳴音の発生回数の差には顕著な傾向は見られなかった。一方、個々の組み合わせ実験を見ると、威嚇行動が付随しない鳴音の方が多く観察されたケースが 4 回であったのに対し、威嚇行動が付随した鳴音の方が多く観察されたケースは  $M_1 \times F$  の 1 回のみであった。後者において、威嚇行動が付随した鳴音の回数は、付随しない鳴音の約 2.5 倍に達していた。

鳴音発生回数に威嚇行動の有無による顕著な差が見られなかったのに対し、パルス数 (Wilcoxon Rank Test,  $p < 0.05$ )、パルス幅 ( $p < 0.05$ )、パルス間隔 ( $p < 0.05$ ) の各音響特性は、威嚇行動の有無による有意な差が確認された (Fig. 3-2-6)。パルス数において、威嚇行動が付随した鳴音は、75%以上が複数回 (3-45 回) であったのに対し、行動が付随しなかった鳴音は半数が単一のパルス (1 回) で占められていた。パルス幅の差は小さかったが、威嚇行動が付随した鳴音の方が大きい値を示していた。パルス間隔においては、威嚇行動が付随した鳴音は、半数が 0.05-0.20 s であったのに対し、付随しなかった鳴音は、0.10-0.35 s 以内と長くなった。以上をまとめると、威嚇行動が付随した鳴音は、パルス数が多く、パルス幅が短く、パルス間隔が短い。逆に、付随しなかった鳴音は、パルス数が少なく、パルス幅が長く、パルス間隔が短い、という結果が得られた。

### 3.2.3 考察

本研究で確認されたキツネメバルの鳴音のピーク周波数は 258-490 Hz の範囲にあった。キツネメバルと同じフサカサゴ科に属するカサゴ（体長 12.5-15.5 cm）では、発音筋と鰾による振動音を発し、鳴音のピーク周波数が 100 Hz 前後にあることが報告されている (Zhang et al. 2015)。鳴音の発音メカニズムが、発音筋と鰾による振動によるタイプの場合、ピーク周波数は 1,000 Hz より低くなることが多く (Kasumyan 2008)、また系統学的に、本種は 2 つの発音筋が鰾の側面に直接接続されるタイプに分類されることから (Hallacher 1974)、発音筋と鰾による振動音の特徴を示していたと考えられた。一方、鳴音の周波数は、発音筋や鰾の形状により大きく異なることが知られている (Connaughton et al. 2000)。近縁種であり、体長も近いカサゴと比べても本種のピーク周波数の範囲が大きく異なることは、器官構造に魚種による大きな違いがあることを示している。今後、本種の発音筋や鰾を解剖学的に観察し、鳴音の周波数特性との関係を調べることは、キツネメバルの鳴音の発生機構を明らかにし、他の魚種の鳴音特性との違いを考えるうえで重要である。

各実験では、威嚇行動と鳴音の発生回数の両方で、 $M_1 \times M_2$ 、 $M_1 \times F$  の組み合わせにおいて、ほかの組み合わせに比べ顕著に高い値を示していた (Table 3-2-1)。発音魚の内、縄張りを作る種は、他個体に対して威嚇行動に付随した鳴音を発することが多く、特に体長が近いもの同士では威嚇の必要性が高まり、鳴音の発生頻度も高くなることが知られている (Almada et al. 1996, Ladich 1997)。また、鳴音は直接的な接触を避けるための警告音としても利用される (Valinsky et al. 1981, Riggio 1981, Ladich et al. 1992, Ladich 1998, Raffinger et al. 2009, Bertucci et al. 2010)。本研究の結果も、体サイズの近い個体同士における警告及び威嚇行動という鳴音の必要性を示していた可能性がある。しかし、体サイズが近い  $M_2 \times F$  の組み合わせの様に、鳴音の発生回数が少ないケースもあり、本研究の結果のみではこれらの検証を行うことは不可能である。3.1 節にて、エゾメバルにおいて体長とピーク周波数の間に負の相関が見られたが、同じメバル属に属する本種でも、同様の傾向が見られる可能性が高い。今後体長と音響特性の関係、雌雄の違いや成熟度を含めて、威嚇行動や繁殖行

動と鳴音の発生頻度の関係を把握することは、野外モニタリングにおける行動推定において、重要である。

本研究で観測されたキツネメバルの鳴音は、威嚇行動の有無により、パルス数、パルス幅、およびパルス間隔においてそれぞれ異なっていた特徴を示していた (Fig. 3-2-6)。威嚇行動に付随して発生する鳴音は、パルス数が多く、パルス幅が短く、パルス間隔が短い、連続パルスである一方、行動が付随しなかった鳴音は、パルス数が少なく、パルス幅が長く、パルス間隔も長かった。また、威嚇行動が付随しない鳴音には単発のパルスのみで構成される鳴音が半数を占めていた。例えばカサゴ目の中でも比較的メバル類と近いカサゴでは、縄張り内で相手の接近を警戒するときに単発のパルスを発し、闘争など威嚇行動がエスカレートした際、連続したパルス音を発生させる (Miyagawa and Takemura 1985)。本種においても、行動のレベルに応じて音響特性を変化させ、他個体を効果的に威嚇している可能性が考えられる。ただし、本研究での2個体の組み合わせ実験では、それぞれの鳴音がどちらの個体によるものか判別することが難しく、行動と鳴音の両者の関係を明確にとらえることができていない。今後、プレイバック実験（一個体に対し、事前実験で録音した同種の鳴音を再生して、反応を検証する実験）やミュート実験（2個体の内、片方の個体のみ、発音筋等に処理を施し、発音能力をなくした状態で録音実験を行う）等により、鳴音の目的や効果を詳細に把握する必要がある。

本実験において、ピーク周波数が400 Hz以上の鳴音が確認されたのは、未成魚 Y を含んだ実験のみであった。このことから、これらの高音帯は未成魚により発せられていた可能性が高いと考えられる。発音魚において体長が大きくなるにつれて、ピーク周波数が小さくなる傾向がよく見られる (Myrberg et al. 1993, Lobel et al. 1995, Conaughton et al. 2000, Amorim et al. 2008, Colleye et al. 2009, Amorim et al. 2013)。3.1 節にて、エゾメバルにおいても、体長とピーク周波数に負の相関関係が確認されていることから、系統的に同様の発音形態を持つメバル類全般においても、体長と音響特性の間に関係性が見られる可能性が高い。今後、キツネメバルを含む同メバル類において、水槽実験等で体長や成熟度ごとの

鳴音の音響特性を把握することで、メバル類における魚体長推定や成熟度推定への応用が期待される。

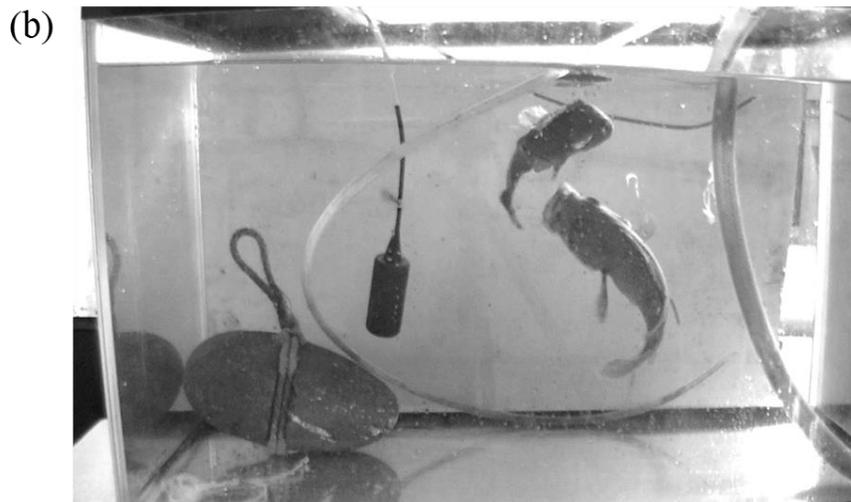
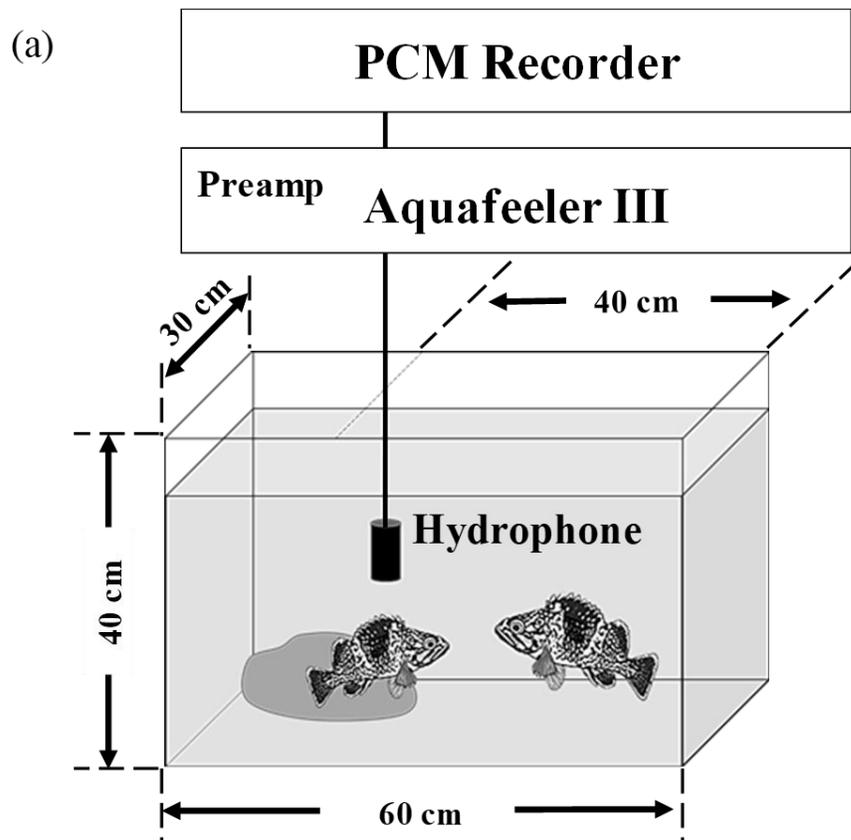


Fig. 3-2-1 Schematic of the water tank and recording system (a) and observation of a case of agonistic behavior (b). The lower fish was about to bite.

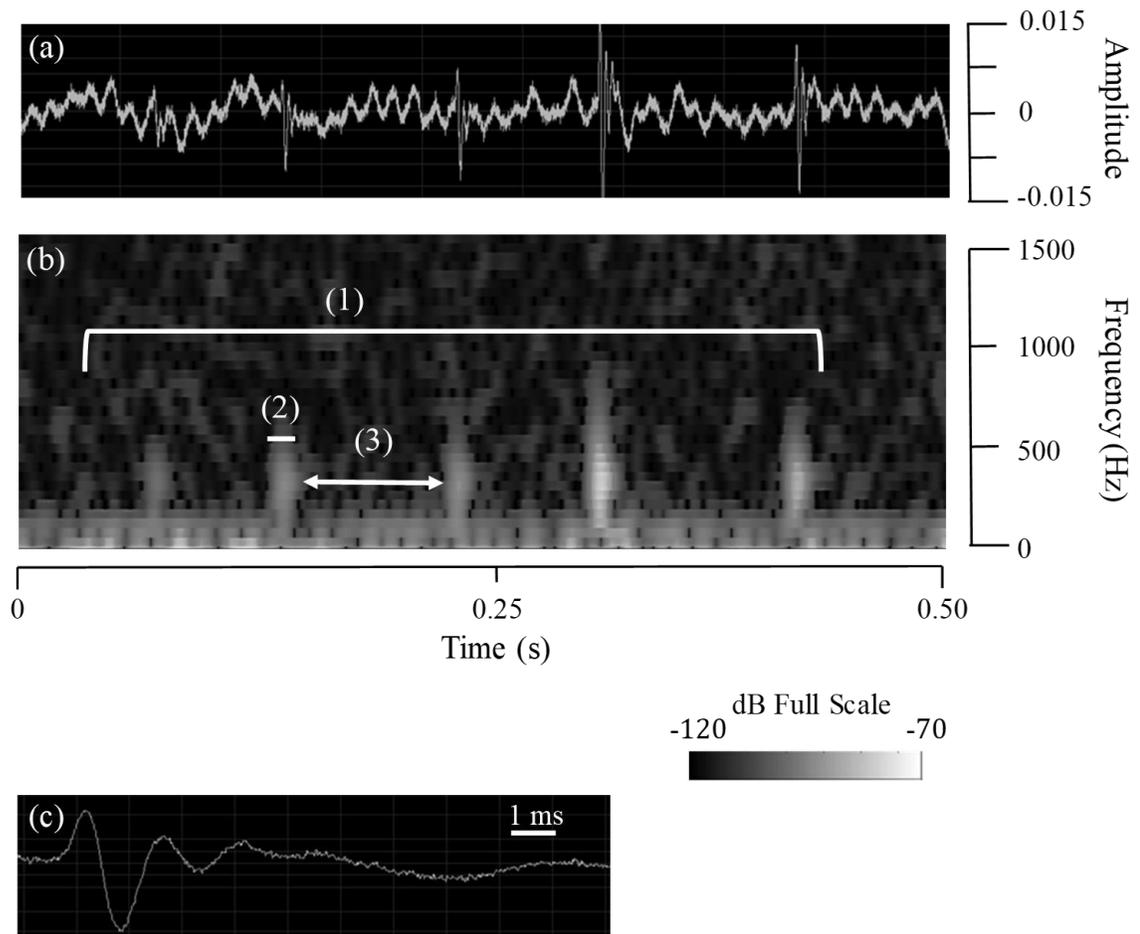


Fig. 3-2-2 An example of a waveform (a), sound spectrogram (b) and waveform of one pulse (c).

(1) pulse number: the number of pulse in the fish sound; (2) sound duration: the duration of one pulse; (3) pulse period: the period from one pulse to next.

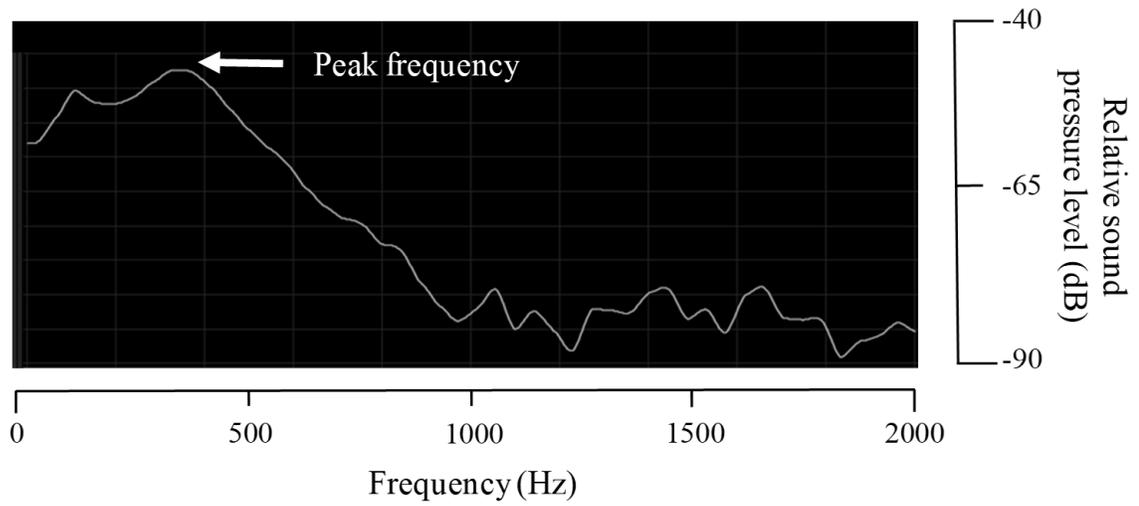


Fig. 3-2-3 An example of the frequency spectrum of a pulse. Peak frequency is the frequency at the maximum sound pressure on the spectrum curve.

Table 3-2-1 The number of fish sounds and agonistic behavior

	The number of fish sounds	Agonistic behavior	
		with	without
$M_1 \times M_2$	68	27	41
$M_1 \times F$	118	88	30
$M_1 \times Y$	18	2	16
$M_2 \times F$	16	7	9
$M_2 \times Y$	13	3	10
$F \times Y$	10	5	5
Total	243	132	111

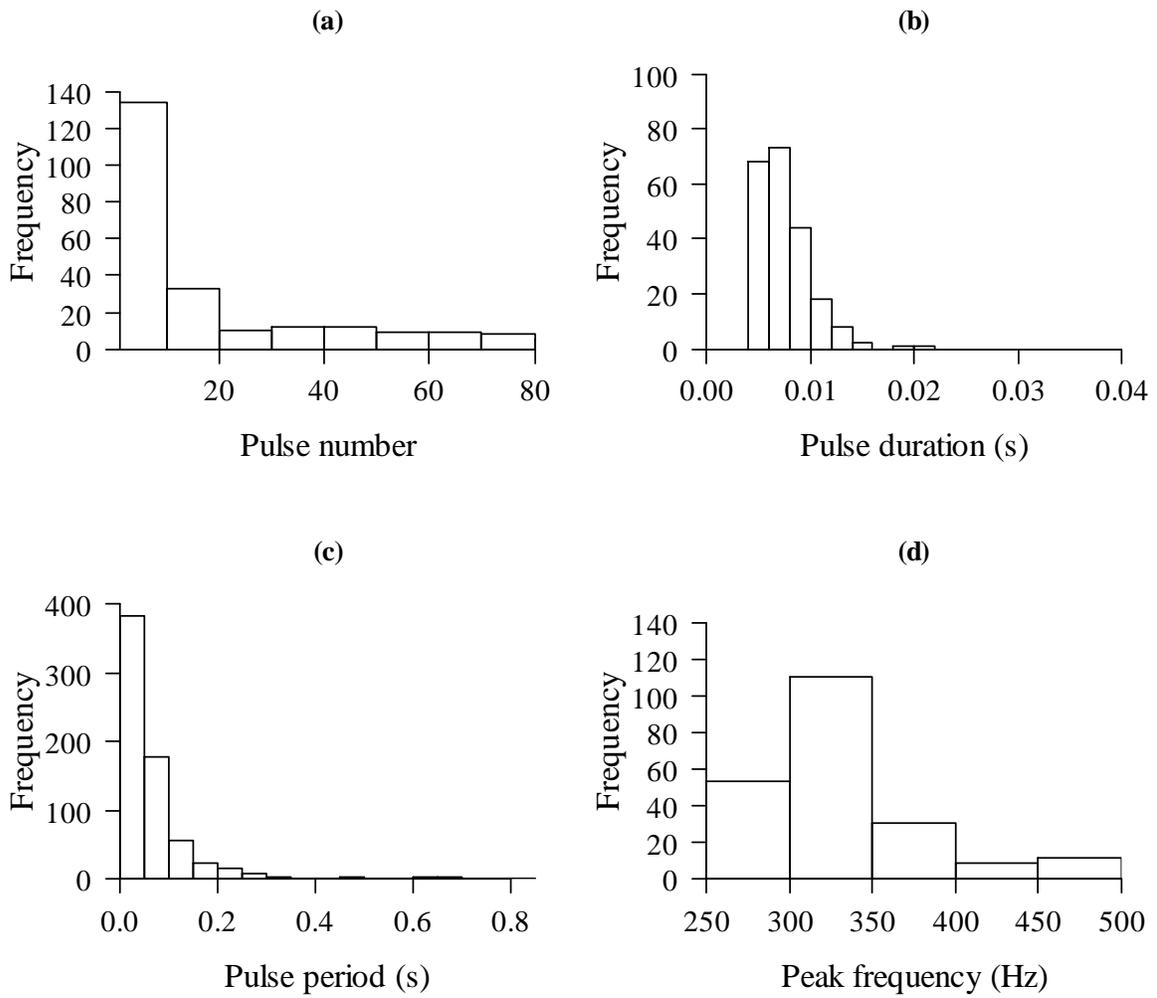


Fig. 3-2-4 The properties of sound production. (a) pulse number ( $n=243$ ); (b) pulse duration ( $n=243$ ); (c) pulse period ( $n=675$ ); (d) peak frequency ( $n=243$ ).

Table 3-2-2 Summary of sound property

	Pulse number	Pulse duration (s)	Pulse period (s)	Peak frequency (Hz)
Ave ( $\pm$ SD)	7.4 $\pm$ 2.9	0.015 $\pm$ 0.001	0.092 $\pm$ 0.009	329.3 $\pm$ 6.6
Max	77	0.220	0.989	490.0
Min	1	0.005	0.001	258.0

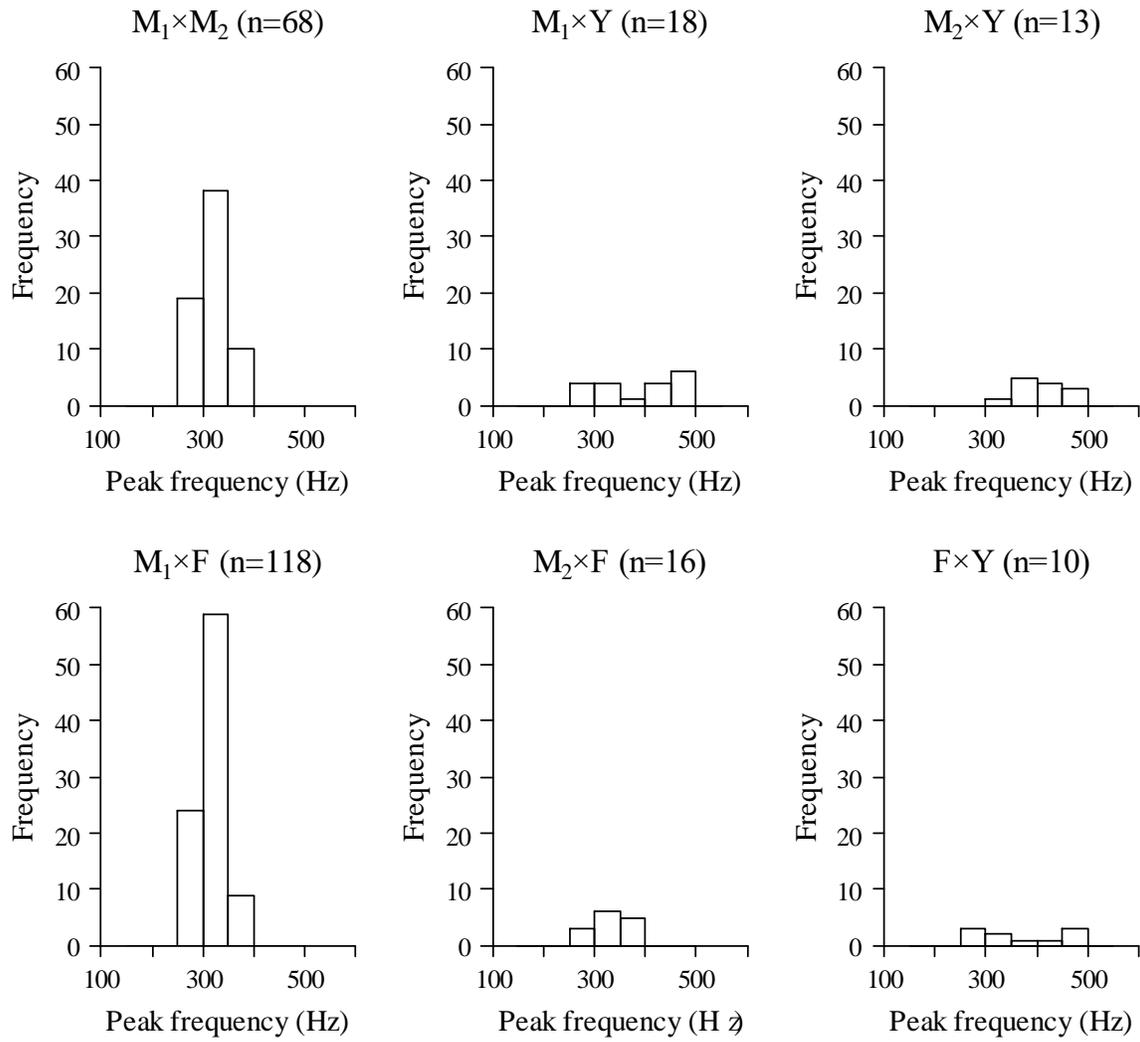


Fig. 3-2-5 Peak frequency in each experiment.

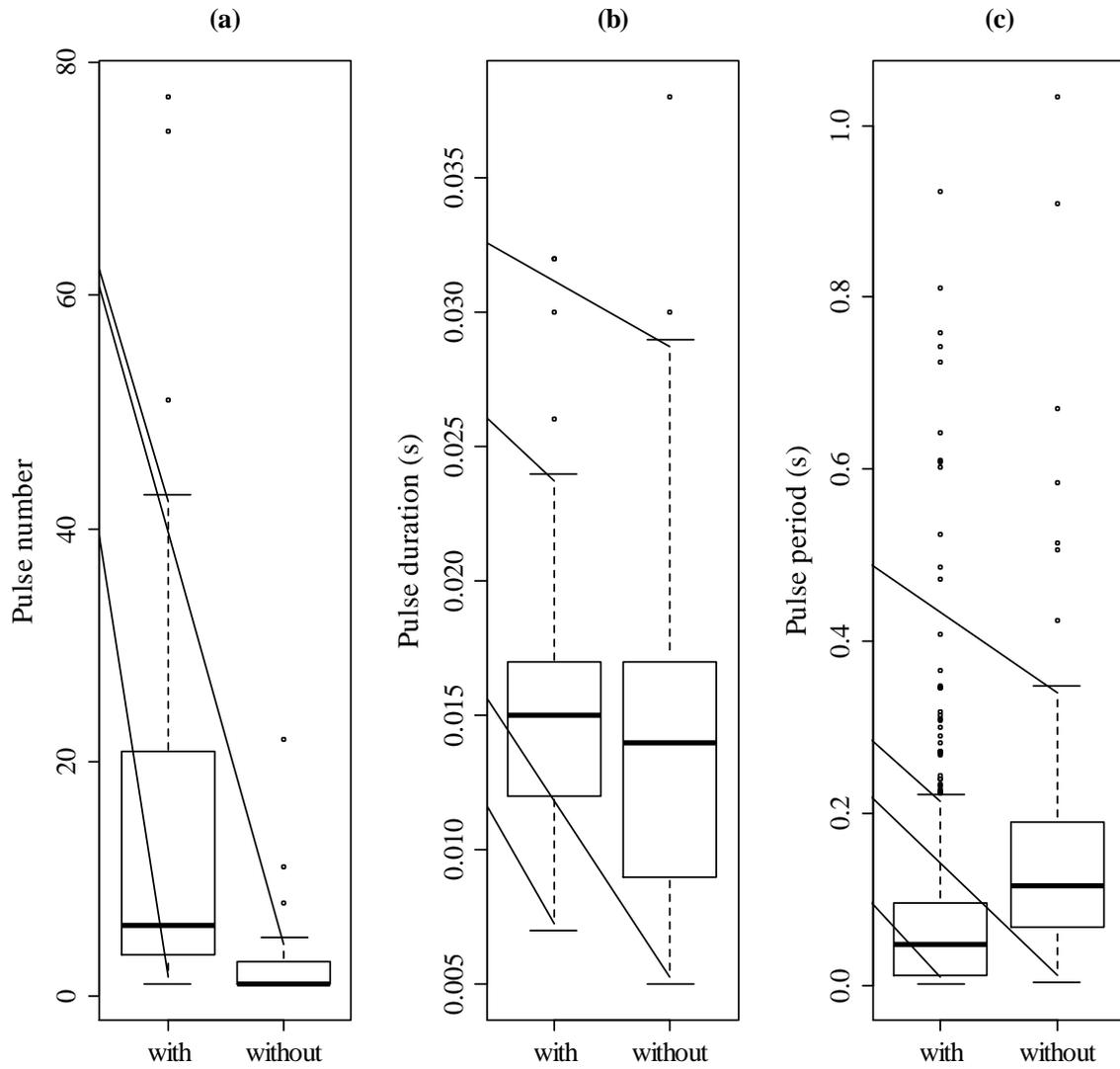


Fig. 3-2-6 Comparison of pulse number ((a)  $n=132, 111$ ), pulse duration ((b)  $n=132, 111$ ) and pulse period ((c)  $n=330, 345$ ) with and without agonistic behavior. Boxplot shows the range (whiskers), 25% and 75% percentiles (lower and upper limit of box) and median (body line).

### 3.3 アイナメ (*Hexagrammos otakii*) の鳴音の音響特性

アイナメはカサゴ目アイナメ科アイナメ属に属し、北海道を含む日本沿岸、および朝鮮半島や黄海の岩礁域に広く分布する。本種は、あいなめかご等の専用のかご漁具をはじめ、延縄や刺し網等で漁獲される。北海道内では、特に北海道東部太平洋地域の根室、釧路支庁管内や渡島支庁管内の3地域で道内全体の漁獲量の8割以上を占めるが、漁獲量は減少傾向にある。本種は、1歳魚で体長11-13 cm、2歳で17-21 cm、3歳で24-29 cm、4歳で30-38 cmで、雄は1歳、雌は2歳で性成熟することが知られている。孵化後2か月間は遊泳生活を送るが、その後は岩礁域や転石帯での底生生活に移り、単独で行動する。成魚になると縄張りを持ち、同種、他魚種を問わず、侵入者に対し激しい威嚇行動をとる。10-12月の産卵期中は、雄個体が水深10 m以浅のごく沿岸の岩礁帯で産卵床を形成し、孵化するまで他個体への威嚇や、産卵床に定位しながら卵保護を行う。このような繁殖生態を有する魚種において、産卵期に産卵床（もしくは近傍）で繁殖行動（産卵や卵保護）を行う個体の鳴音の観察は、特に現存個体数の推定につながる産卵床の位置や分布密度の把握、産卵・卵保護終了前の漁獲を回避するための繁殖行動の把握等につながる、様々な情報を含むと考えられる。

本研究では、明確な縄張り（産卵床）を形成する魚類として、北海道沿岸域で最も優占的なアイナメ類をモデルとして、PAMによる生態モニタリングの適用の可能性を検討することを目的としている。本節では、水槽での録音実験により鳴音の計測を行い、PAMで前提となる発音能力および音響特性を把握する。

### 3.3.1 材料と方法

#### 3.3.1.1 生物採集と水槽実験

実験魚は、アイナメの産卵期中である 2015 年 10 月 20 日に、北海道函館市森町の森漁港において釣りにより 3 個体捕獲した。実験魚の内訳は、雄の成魚 1 個体(標準体長 32.0cm)、雌の成魚 2 個体(共に 35.0 cm)であった。実験日までは、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター白尻水産実験所の円形水槽(直径 2.0 m, 深さ 0.8 m)において、水温 14°C の自然海水で飼育し、毎朝給餌を行った。

水槽での録音実験は、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター白尻水産実験所において、2015 年 10 月 26 日の 16:00 から翌日 15:59 まで、合計 24 時間観察を行った。昼夜を設定するため、室内灯はタイマーにより 6:00 に点灯、18:00 に消灯するようにした。

実験システムおよび録音設定や録音様式は、3.1 節のエゾメバルの水槽実験での鳴音計測と同様である (Fig. 3-1-2)。本研究では 10 月 26 日の 15:30 に、3 個体を同時に実験水槽に投入し、最初の 30 分間馴致した後、鳴音の計測を開始した。本実験は、比較的長時間の計測であったため、実験水槽のほかにエアレーションを備えた濾過用の大型アクリル水槽を上部に設け、高低差によるかけ流し方式で背景雑音を最小限に抑えたうえで、実験水槽の水質環境を保った。また録音実験中、鳴音とハイドロフォンや壁との接触による雑音を判別するため、室内灯点灯時はビデオカメラによる観察を行った。

#### 3.3.1.2 音声データの解析

録音データは、3.1 節と同様の手法で、音響特性として、パルス幅、ピーク周波数を抽出した (Fig.3-3-1, Fig. 3-3-2)。ただし音声データから約 100 Hz 以下の低周波帯で雑音の影響が見られたため、100 Hz 以上の帯域からピーク周波数の抽出を行った。また、遊泳中のアイナメとハイドロフォンとの距離は、変化が大きいため絶対音圧を決定することができなかった。よって、本研究では相対音圧表示で表現した。

### 3.3.2 結果

音声データから鳴音と思われる低周波のパルスが複数回確認された。スペクトログラムを見ると、これらのパルスの発生直後は 200-1000 Hz の範囲で周波数成分が見られるが、その後 200 Hz に向かって減衰する特徴が見られた。周波数スペクトルでは、ピーク周波数（約 240 Hz）の約 2 倍の周波数帯（約 480 Hz）で 2 つ目の強音域が見られ、倍音構造的なスペクトルを有していた (Fig. 3-3-2)。3.1 節同様、動画データと録音データの時間同期を行い、鳴音の発生した瞬間の行動を観察したが、実験魚のハイドロフォンや壁への接触等がなかったため、記録された低周波のパルス全てをアイナメが発生した鳴音とした。またこれらパルスのピーク周波数は、全て 2,000 Hz より低かったため、3.1 節同様、水槽共振により録音された鳴音へ影響がなかったものとして判断し、以後の解析に進んだ。

本実験で得られたアイナメの音響特性の範囲とその分布を Table 3-3-1 および、Fig. 3-3-3 に示す。本研究の 24 時間の鳴音観察において、合計 11 個のパルスが見られた。鳴音から抽出した音響特性のうち、パルス幅は 0.040-0.070 s の範囲で見られ、平均値は  $0.059 \pm 0.008$  s であった。また 3.1 節や 3.2 節で得られたメバル類の鳴音と比較すると、パルス幅のばらつきは少なく、データの半数程度が 0.06 s 前後に集中して分布していた (Fig. 3-3-3 (a))。ピーク周波数は 151-343 Hz の範囲で見られ、平均値は  $232.5 \pm 59.3$  Hz であった (Fig. 3-3-3 (b))。同様に 3.1 節や 3.2 節のメバル類のピーク周波数と比較すると、約 300 Hz 以下の低周波帯を中心に分布し、特にデータの約 75% が 270 Hz 以内で見られた。

### 3.3.3 考察

発音魚において、パルス状の構造をした鳴音の報告例が多いが (Amorim 2006)、本研究でも、同様に低周波のパルスで構成される鳴音が確認され、PAM を適用する上で前提となるアイナメの発音能力を確認することができた。スペクトログラムからは、本種の鳴音は、発生直後は低周波から高周波帯まで周波数成分を持ち、その後低周波成分に向けて減衰するような構造が見られた。同カサゴ目のカサゴや 3.1 節や 3.2 節で得られたメバル類の鳴音は、発生から終了まで、低周波から高周波の周波数成分が一様に分布している (Zhang et al. 2015)。一方、ニベ科の *Cynoscion arenarius* では、鳴音の発生直後は約 200-1000 Hz の帯域で周波数成分を持ち、その後 200 Hz 付近に向けて減衰が見られ、本種の鳴音の周波数成分の構造と非常に似ている (Locascio and Mann 2008)。そのため、アイナメの発音構造はメバル類よりニベ科魚類の発音構造と近いことが考えられる。ニベ科魚類の鳴音は、鰾と外在発音筋が接続し、筋収縮による振動により発生する (Connaughton et al. 1997)。系統的にアイナメは、外在発音筋を持つが (Ladich 2006)、無鰾魚であるため、共鳴体となる鰾を持たない。そのため、同様の鳴音の構造を持つには、本種の発音筋が何らかの共鳴器官 (消化管など) と接続されている可能性が考えられる。また、本種の鳴音の周波数スペクトルを見ると、ピーク周波数の約 2 倍の周波数帯で 2 つ目の強音域をもつ倍音構造的なスペクトルが見られている。発音魚において、鳴音に倍音構造が見られる場合、発音筋と共鳴体である鰾が接続されることが多い (Hallacher 1974, Hawkins et al. 1983, Yabe 1985, Hawkins 1986, Hawkins 1993, Barimo et al. 1998)。これらの結果も、本種が共鳴体となる器官をもつことを示唆していた。今後解剖学的に、共鳴体等の本種の発音器官を詳細に把握することは、アイナメ特有の鳴音発生のメカニズムを把握し、他魚種との音響特性の違いを明らかにする上で重要である。

本実験で得られたアイナメの鳴音の音響特性は、パルス幅の平均が  $0.059 \pm 0.008$  s、ピーク周波数の平均は  $232.5 \pm 59.3$  Hz で見られ、PAM による各種モニタリングの適用の上で基礎情報となる、アイナメの鳴音の音響特性を記載することができた。同カサゴ目の鳴音の

音響特性と比較すると、例えばカジカ科の *Cottus paulus* は、パルス幅が約 0.070 s 以下、ピーク周波数は約 200 Hz 以下で構成され (Kierl and Johnston 2010)、本種の鳴音はパルス幅が短く、ピーク周波数は高周波帯で見られた。また同カサゴ目でも、北海道内で生息域が重なるメバル類のエゾメバルやキツネメバルの鳴音は、3.1 節、3.2 節の結果から、パルス幅が 0.020 s 以下、ピーク周波数は 1000 Hz 以下で構成されていた。本種の鳴音はメバル類の鳴音と比べ、パルス幅が長く、ピーク周波数も低周波帯に集中していた。これらのことから、本種の鳴音の音響特性は、カサゴ目魚類の中でも、アイナメ類特有の音響特性を示していた。今後、北海道沿岸域を含むカサゴ目魚類が複数種混在する海域において、PAMにより、魚種別に各種モニタリングが行える可能性が示された。

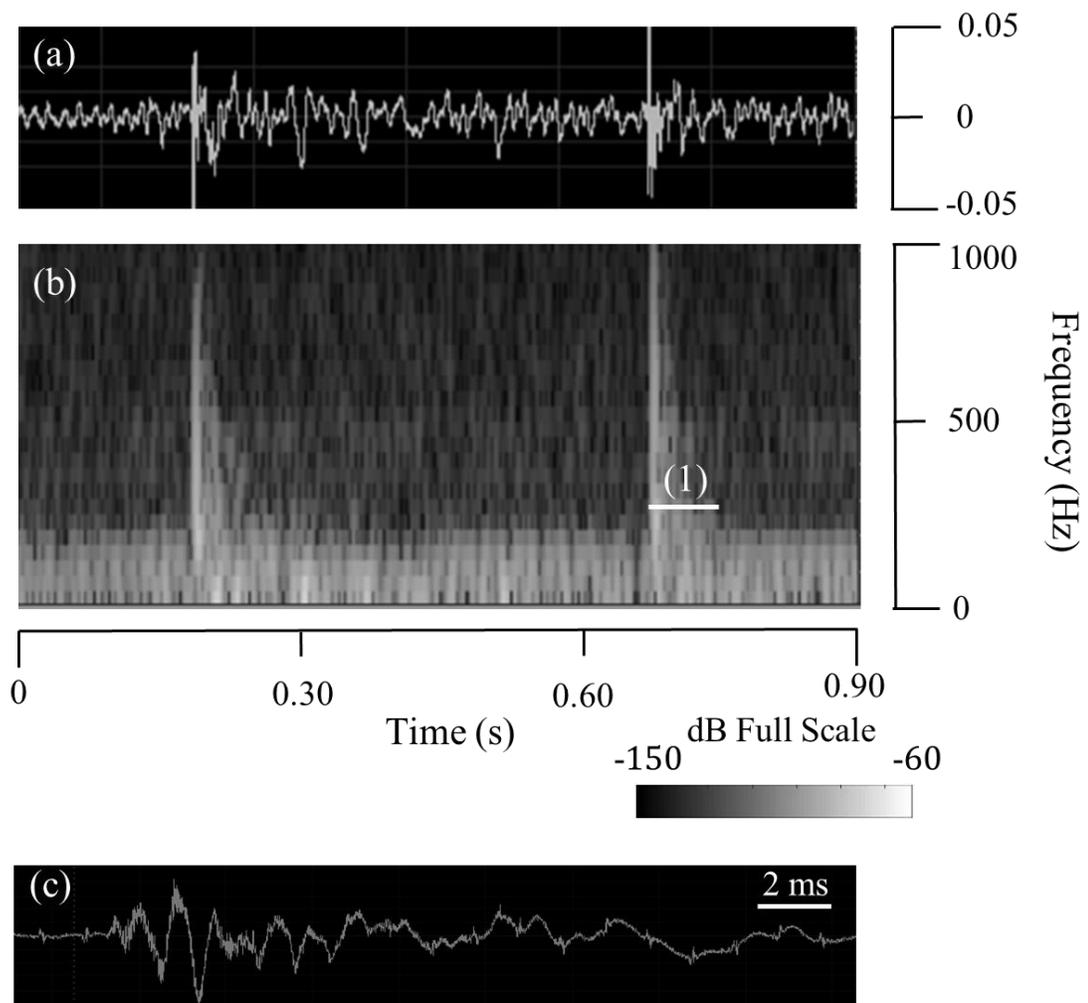


Fig. 3-3-1 An example of a waveform (a), sound spectrogram (b) and waveform of one pulse (c). (1) pulse duration: the duration of one pulse.

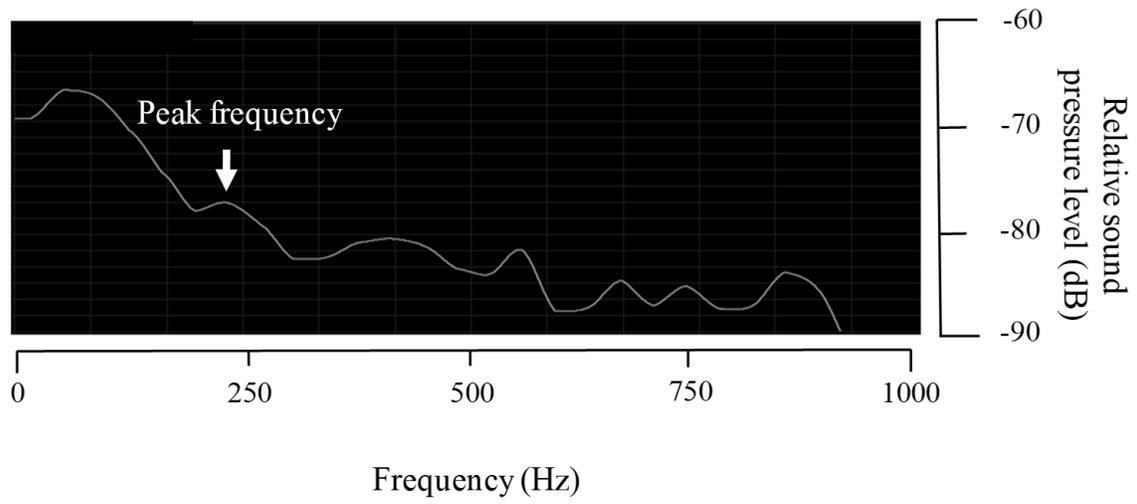


Fig. 3-3-2 An example of the frequency spectrum of pulse. Peak frequency is the frequency at the maximum sound pressure on the spectrum curve.

Table 3-3-1 Summary of sound property

	Pulse duration (s)	Peak frequency (Hz)
Max	0.07	343
Min	0.04	151
Ave	$0.059 \pm 0.008$	$232.5 \pm 59.3$

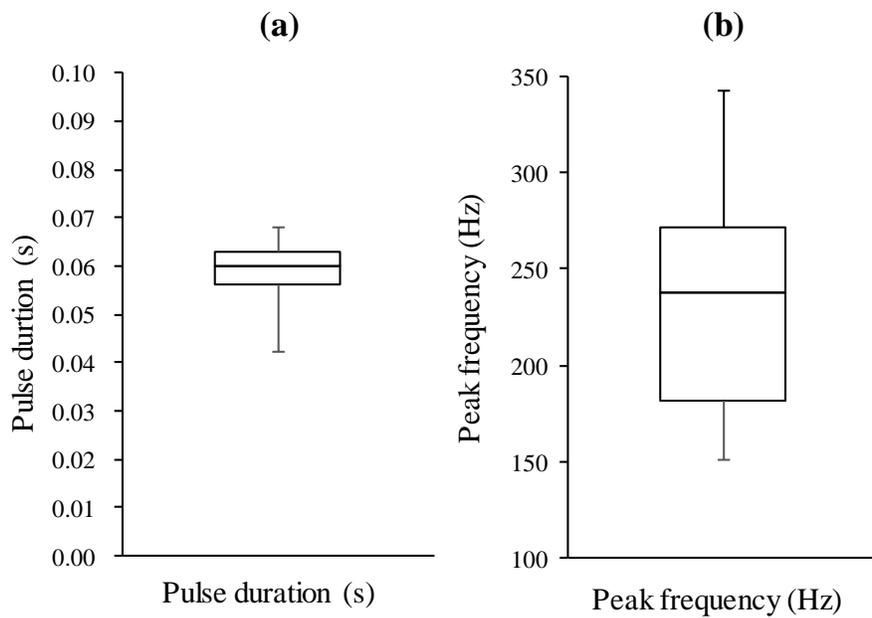


Fig. 3-3-3 The properties of sound production such as pulse duration ((a),  $n=11$ ) and peak frequency ((b),  $n=11$ ) by fat greenling. Boxplot shows the range (whiskers), 25% and 75% percentiles (lower and upper limit of box) and median (center line of box).

## 第4章 鳴音観察によるアイナメの産卵生態の把握

アイナメは、渡島半島を中心とした北海道南部地方では、10-11月に産卵期の最盛期を迎える。産卵期中は、雄個体の体色が茶褐色から鮮やかな黄色の婚姻色に変化し (Fig. 4-1)、比較的沖合の生息域から岸寄りの沿岸に来遊して、岩礁域で産卵床を形成する (Fig. 4-2)。雄が形成した産卵床に雌が近づくと、雄は雌に突進してついたり、逃げる雌を追いかけることで求愛行動を行う (Munehara et al. 2000)。カップリングが成立すると、雌が産卵床に卵を産み付け、体外受精を行う。産卵終了後、雌は卵の世話は行わず、雄が産卵床に留まって卵保護を行う (Munehara et al. 2000)。孵化の時期が近づくと、雄個体は口や胸鰭をもちいて、酸素を供給するために海水を送り込む。そのため産卵期中の雄個体は産卵床の形成から卵の孵化まで、約1か月間産卵床に留まることが知られている。これら本種の産卵行動の観察および、産卵床の形成時期や形成場所の把握は、産卵量や将来的な資源量の推定、漁期・漁場制限等、有効な資源管理につながる。

これまで PAM による産卵生態のモニタリングとして、産卵期中の特徴的な鳴音の発生や、産卵期前後の鳴音の発生頻度の日周性の変化を観察し、産卵行動や産卵期の開始及び終了期時期の推定、また、産卵場所の検知に関する研究が行われてきている (Connaughton and Taylor 1995, Wall et al. 2013)。そこで本研究では、野外環境で産卵床を形成しているアイナメ雄個体を対象に、PAM による本種の産卵生態モニタリングのための基礎情報として、産卵期中の鳴音を計測し、音響特性や発生頻度の日周性の把握を試みた。また産卵行動が見られた場合は、その前後で音響特性や発生頻度が変化するかについても検証した。

また本種は、産卵期中に産卵行動のための求愛行動や卵保護による威嚇を行う。発音魚において、求愛や威嚇を目的として鳴音を発生することが多いため (Lobel et al. 2010)、本種の産卵期間中も鳴音と行動の間に関係が見られる可能性が高い。発音目的を明らかにすることは、PAM による産卵生態モニタリングにおいて、鳴音の発生頻度の日周性や産卵行動前後の変動が生じる要因を検証し、行動を予測する上で有効である。そこで本研究では、

アイナメの鳴音の音響特性と行動の関係を把握するため、鳴音の録音に並行して水中カメラによる計測も行った。

## 4.1 方法

### 4.1.1 産卵床における鳴音観察

録音実験は、2014、2015、2016年の秋季に北海道函館市臼尻町の臼尻漁港周辺の沿岸域 (Fig. 4-3) に行った。2014年では、11月1、6、11日、2015年では10月16-18日で、計測時間は16:00から翌日15:59まで、2016年は11月11、21日の11:00-15:00の計4時間、鳴音の計測を行った。臼尻水産実験所では、この海域に来遊するアイナメの雄個体を対象に、毎年産卵床の位置や状態を観察している。また、過去の産卵状況を基に、アイナメの産卵床に適した岩礁帯周辺に網がかけられ、番号付きのタグが取り付けられている (Fig. 4-4)。本研究では、これらの情報や潜水観察を基に、その年に形成された産卵床 (いずれも水深約8m) を選び、水中録音機を網目部分に固定した (Fig. 4-2)。本研究では、その年の産卵状況から産卵が行われる可能性が高い場所を毎回選んだため、それぞれの実験日で観察した産卵床は異なった。ただし、2015年は10月16-18日まで連続した計測を行ったので、設置場所は変わらない。2016年の各日程では、周辺を含め産卵床が映る位置 (産卵床からの距離約3m) に水中カメラを設置し、録音と並行した観察を行った。実験終了後、録音機の回収をする際、設置した岩礁帯に卵があるかを確認し、産卵が確認された場合は、受精卵を一部回収した。その後顕微鏡観察により、回収した卵の発生状態を確認し、発生時間を逆算する (福原 1971) ことで実際に産卵が行われた時間帯を推定した。

水中録音機は AUSOMS-mini-stereo (AQM-003, AquaSound Inc., 測定可能周波数 ; 100-23,000 Hz) を使用した。内部設定として、マイクの感度は「高」にし、音声データの保存には外部メモリとしてSDカードを使用した。2014年の録音時のサンプリング周波数は44.1 kHz, 量子化数は16 bitに設定し、音声データは、録音機に対応している無圧縮のWAV形式で、2015年はMP3 (128 kps) に設定して録音した。

### 4.1.2 音声データおよび動画データの解析

本研究で得られた音声データは、第2章で示したSNRを利用した検出法により鳴音の自

動検出をかけて、それぞれの鳴音から音響特性の自動抽出を行った。これらの自動検出に先立ち、音声データを Audition CS6 (Adobe Inc.) により再生し、評価用データとして手動でアイナメの鳴音部分を 100 個切り出した。切り出した鳴音から手動で抽出した音響特性は、200-500 Hz の範囲で強い成分を持ち、パルス幅は、0.06-0.08 s に多く集中していたため、鳴音の特性の自動抽出の際のフィルタとして、ピーク周波数が 200-1000 Hz かつ、パルス幅が 0.02-0.10 s を設定した (Yamato et al. 2018)。その後評価データから得たパルス幅の最小範囲に合わせて時間  $t$  を決定し、 $t$  秒ごとに SNR の計算を行い、閾値  $T_h$  を超えたものを検出した。SNR を利用した検出法は、閾値  $T_h$  の精度により、検出の精度が変わる。正解率、誤検出率の結果、 $T_h = 4$  以上での使用が推奨されており (Yamato et al. 2018)、本研究でも、 $T_h = 4$  に設定して自動抽出を行った。

$T_{pp}$  は 2015 年 10 月 16 日の音声データから得たパルス間隔から算出した。この時  $T_{pp}=3$  では、パルス間隔全体の 87.8%、 $T_{pp}=4$  では全体の 91.9% で確認されたため、アイナメの鳴音の解析の際は、 $T_{pp}=4$  で鳴音を定義した。発音魚においては、単一や連続のパルスで構成される鳴音は、それぞれ目的が変化することが知られている (Miyagawa and Takemura 1986, Ladich 1988, Ladich 1989)。例えば 3.2 節のキツネメバルでも、単一のパルスと連続したパルスでは威嚇のレベルが異なっていた。そこで本種の鳴音についても、パルス数一つで構成されているものは単発型、2 回以上で構成されるものは連続型と定義し、以後の解析を行った。

2016 年 11 月 11, 21 日に得られた動画データから、アイナメの卵保護に関わる行動が見られた。本研究ではそれぞれ、定着 (産卵床付近に定位し動かない、もしくは動いてもすぐ付近でまた定位する)、周回 (産卵床付近を含む周辺域を遊泳する)、追いかける (雄のアイナメ等の他個体に対して、一直線に遊泳し追いかける) の 3 つに定義し、それぞれについて動画データから発生時刻、終了時刻、累積時間を抽出した。それぞれの行動時の鳴音の音響特性については、ウィルコクソンの順位和検定により評価した。

## 4.2 結果

### 4.2.1 鳴音の音響特性

2014, 2015 年で計測されたアイナメの鳴音の音響特性を Table 4-1 および Fig. 4-6, 7, 8, 9, 10 に示す. 野外で観察されたアイナメの鳴音は, 3.3 節の水槽実験で得られたパルスと同じく, 約 1,000 Hz 以下の低周波のパルスで構成されていた. 24 時間あたりのパルスの発生回数は, 2014 年 11 月 1 日が 17,395 回, 6 日が 25,583 回, 11 日が 51,016 回, 2015 年 10 月 16-18 日で 17,721-38,366 回見られた (Table 4-1). 各音響特性のうち, 鳴音の持続時間の平均は, 2014 年 11 月 1 日が  $4.458 \pm 5.168$  s, 6 日が  $9.021 \pm 17.177$  s, 11 日が  $11.313 \pm 16.806$  s で 11 日は 1 日の 2 倍以上の長さであった. 2015 年 10 月 16-18 日では,  $6.879 \pm 9.760$  s で 18 日の鳴音の持続時間の平均は 16, 17 日の半分程度であった. 鳴音の持続時間の分布をみるといずれも, 25 s 以内のデータが 90%以上を占めていた (Fig. 4-6). パルス数の平均をみると 2014 年 11 月 1 日が  $4.1 \pm 5.9$  回, 6 日が  $6.8 \pm 22.1$  回, 11 日が  $13.2 \pm 25.4$  回で, 11 日は 1 日の約 3 倍近く見られた. 2015 年のパルス数の平均が  $3.0 \pm 5.4$  回で, 18 日のパルス数の平均は 16, 17 日の半分以下であった. パルス数の分布をみると, データの 8 割以上が 20 回以内であるが, 多いものでは 400 回以上のパルス数もみられた (Fig. 4-7). パルス幅の平均は, 2014 年 11 月 1 日で  $0.076 \pm 0.014$  s, 6 日で  $0.076 \pm 0.015$  s, 11 日で  $0.076 \pm 0.013$  s であった. 2015 年 10 月 16-18 日では,  $0.075 \pm 0.014$  s で 2014 年とほとんど差が見られなかった. パルス幅の分布をみると 2014 年, 2015 年いずれも 0.08 s が中心に分布していた (Fig. 4-8). パルス間隔の平均は, 2014 年 11 月 1 日で  $0.950 \pm 0.990$  s, 6 日で  $0.739 \pm 0.844$  s, 11 日で  $0.747 \pm 0.842$  s で見られた. 2015 年 10 月 16-18 日では,  $0.931 \pm 0.970$  s で 18 日のパルス間隔の平均は 16, 17 日の 1.5 倍以上あった. パルス間隔の分布をみるといずれも 0.2-0.3 s でピークが見られた (Fig. 4-9). ピーク周波数の平均は 2014 年 11 月 1 日で  $391.5 \pm 141.1$  Hz, 6 日で  $375.6 \pm 131.8$  Hz, 11 日で  $378.5 \pm 123.1$  Hz で見られた. 2015 年 10 月 16-18 日では,  $390.8 \pm 136.2$  Hz であった. ピーク周波数の分布を確認すると, いずれも 300 Hz 付近でピークが見られた. また特に 2014 年 11 月 1 日は 200 Hz 付近の分布が大きい傾向があった (Fig.

4-10).

#### 4.2.2 産卵行動と鳴音の音響特性の関係

Fig. 4-11, 12 に 2014, 2015 年のパルスの発生回数の時間変化について、また Table 4-2 に産卵があった推定時刻を示す。いずれの日においてもパルスの発生回数は日の入り付近の 16:00-17:00 頃にピークが見られる。また産卵が行われなかった日は、明け方 4:00 付近まで 400 回以上の発生回数を保ち、その後減少するが、産卵が行われた日は、産卵が行われなかった日と比べて、夜間の発生回数が減少する傾向があった。またいずれの年も昼間（6:00-16:00）と夜間（16:00-6:00）では、夜間のほうがパルスの発生回数が多い傾向が見られた。

Fig. 4-13, 14 に 2014, 2015 年の単発型と連続型の鳴音の発生回数の時間変化について示す。全体を通して単発型は、基本的に一日中観測されたが、特に 8:00 以降の日中に増加する傾向が見られる。2014 年の 11 月 6 日のように夜間の発生回数が多い日も見られた。連続型は主に夜間を中心として発生するが、12:00 以降でも発生回数が多い日も見られた。特に夕方ごろ産卵が行われた日では、一日当たりの単発型の発生回数が増加しており、2014 年 11 月 6 日や 2015 年 10 月 18 日の夜間でも発生回数が多かった。一方連続型は産卵推定時刻の前後で夜間を中心として発生する傾向が変化することはなかった。

#### 4.2.3 卵保護中の行動と鳴音の音響特性の関係

本研究で定義した、定着、周回、追いかけに関して、2016 年 11 月 11, 21 日の累積時間をそれぞれ Fig. 4-15 に示す。11, 12 日どちらのアイナメ個体も、主に定着と周回を繰り返す行動が見られた。11 日は定着が約 7,000 s、周回が約 10,000 s で両行動の累積時間に差が約 3,000 s であった。21 日は定着が約 15,000 s、周回が約 1,500 s 程度で、累積時間の差が約 13,500 s 見られ、11 日より定着の時間が長かった。追いかけは 11 日が 194 s、21 日が 52 s で、11 日は 21 日の約 4 倍の累積時間が見られたが、定着や周回に比べて明らかに短かった。

Fig. 4-16 に、11、21 日の定着、周回時に発生した鳴音の音響特性（鳴音の持続時間、パルス数、パルス幅、パルス間隔、ピーク周波数）についてそれぞれ行動別に分布を示す。本研究では定着時および周回時には鳴音の発生が見られたが、追いかげ時には鳴音が発生していなかった。鳴音の持続時間では、定着、周回時の差が少なくどちらも約 10 s 以内に分布していた。パルス数では、定着時は半数がパルス数 1 回の単発型で占めているのに対し、周回時は単発型が全体の 4 分の 1 程度で周回時のほうがパルス数が多い傾向があった。パルス幅は、定着時は 0.04-0.10 s で一様に見られたが、周回時はほとんどが 0.08 s で、定着時のほうが周回時より短い傾向があった。パルス間隔では、定着時は約 2.7 s 以内、周回時は約 2.2 s 以内で構成され、定着時のほうが長い傾向が見られた。ピーク周波数は定着時が約 750 Hz 以下、周回時は約 650 Hz 以下で見られ、周回時のほうが低い傾向が見られた。鳴音の持続時間に行動による顕著な差が見られなかったのに対し、パルス数 (Wilcoxon Rank Test,  $p < 0.05$ )、パルス幅 ( $p < 0.05$ )、パルス間隔 ( $p < 0.05$ )、ピーク周波数 ( $p < 0.05$ ) の各音響特性は、定着時と周回時の間で有意な差が確認された。これらをまとめると、定着時の鳴音は、パルス数が少なく、パルス幅が短く、パルス間隔が長く、ピーク周波数が高いのに対し、周回時の鳴音はパルス数が多く、パルス幅が長く、パルス間隔が短く、ピーク周波数が低い、という結果が得られた。

### 4.3 考察

2014, 2015 年の鳴音の音響特性を見ると, 鳴音の持続時間やパルス数, パルス幅, ピーク周波数の平均値には, 設置した産卵床ごとで差が見られた. 2015 年は同じ産卵床で連続的に観測を行っていたことから, 鳴音の持続時間やパルス数, パルス幅, ピーク周波数は, 同一個体でも変化することが考えられる. 一方パルス幅は, 各計測日を比較しても平均値に差が見られなかった. また 3.3 節の水槽実験で得られたアイナメの音響特性では, パルス幅は  $0.059 \pm 0.008$  s で約 0.06 s を中心として, ピーク周波数は  $232.5 \pm 59.3$  Hz で 300 Hz を中心として分布していた. 本研究で得られた音響特性と比較すると, 野外実験では  $0.006$ - $0.008$  s を中心として, ピーク周波数は約 300 Hz を中心として分布しており, 水槽実験と似た分布が見られた. しかし, 野外実験では, 水槽実験で見られなかった 350 Hz 以上のピーク周波数が見られている. 鳴音計測において, 水槽実験と野外実験での音響特性の分布は近いが, 特性の範囲が異なることは多い (Locascio and Mann 2008). そのため, 対象資源の正確な音響特性を把握する上で, 野外環境での鳴音計測も重要である. これらの結果から, 本研究では PAM による各種モニタリングを実際に適用する上で重要となる, 野外環境での鳴音の音響特性の一部を把握することができたといえる. また今後も, 引き続き野外環境で鳴音を収集することは, 本種の音響特性を把握し, 各種モニタリングに適切に適用する上で重要である.

本研究の結果から, PAM による産卵行動や産卵期, 産卵場をモニタリングする上で基礎情報となる, 産卵期中の鳴音の発生頻度やその日周変化を把握することができた. 本種の鳴音は, 主に夜間を中心として発生していた. 例えば, 発音魚として研究例が多いガンコウ目の *Opsanus pardus* やスズキ目ニベ科魚類の *Cynoscion regalis* では, 日の入りごろに発生頻度のピークを迎え, 発生回数が夜間増加する傾向が見られている (Connaughton and Taylor 1995, Wall et al. 2013). またカサゴ目では, フサカサゴ科のカサゴで, 鳴音の発生は夜間を中心に観察されることが知られている (Miyagawa and Takemura 1985). また, カサゴでは, 産卵期中より産卵期前後のほうが, 夜間の発生頻度の増加することが知られる.

このように、産卵期前後で鳴音の発生頻度に変化することは発音魚で多くみられ、これらの違いを基に対象の産卵期の推定等が試みられている (Connaughton and Taylor 1995, Locascio and Mann 2008, Sirovic et al. 2009). 今後アイナメを対象に、産卵期前後の鳴音の計測により、本研究で得られた産卵期中の音響特性や発生頻度との違いを把握することで、産卵期推定への応用が期待される。

2016年11月11日と21日の行動観察の結果から、定着と周回の累積時間に明らかな差があり、11日の周回のほうが長い傾向が見られた。また追いかけに関しても21日より11日の累積時間が長かった。そのため11日の個体のほうが21日の個体より他個体に対しての警戒範囲や、警戒度が高かったことが考えられる。それぞれの産卵床の環境を比較すると、11日の個体は割れ目が多く、入り組んだ岩礁帯で産卵床を形成していたが、21日の個体は見通しがよく、小さな岩場の上で産卵床を形成していた。そのため、産卵床周辺の見通しが悪く、入り組んだ環境では、周回の必要性が高く、警戒度が高くなり、見通しが良い環境であれば周回の必要性も少なく、警戒度が低くなったと考えられる。またアイナメの鳴音は定着時と周回時で、パルス数、パルス幅、パルス間隔、ピーク周波数において特徴が異なっていた。定着時は、パルス数が少なく、パルス幅が短く、パルス間隔が長く、ピーク周波数が高い鳴音を発生し、周回時はパルス数が多く、パルス幅が長く、パルス間隔が短く、ピーク周波数が低い鳴音を発生していた。また定着時のほうが単発型の鳴音の発生頻度が高い傾向があった。同カサゴ目のカサゴにおいては、定位しながら警戒する際に単発のパルスが、威嚇行動がエスカレートした際に連続のパルスが観察される (Miyagawa and Takemura 1985)。このことから、本種においても定着時と周回時では警戒度が異なり、定着して周囲を警戒するために単発型を、能動的に動き回り周辺個体を警戒するために連続型を中心として発生させていたと考えられる。

2014-2015年で産卵が行われた日は、単発型の鳴音は夜間帯の発生回数が増加する傾向が見られた。行動観察と鳴音の音響特性の関係から、定着時に単発型の鳴音が増加する傾向が見られたことから、産卵が行われた日は、産卵床付近に定着する割合が高いことが考え

られる。本種は産卵が行われた日は、産卵床にとどまり、主に単発型を利用して周囲を警戒する習性があるのかもしれない。これらの結果から産卵行動後特有の音響特性の変化を捉えることができ、主に産卵床での定着時に単発型を発生することが示唆された。今後、卵保護に関わる威嚇行動に加え、求愛行動や産卵行動と鳴音の音響特性の関係について、水槽実験や野外実験で把握することで、より直接的な産卵行動のモニタリングへの応用も期待できる。



Fig. 4-1 A male fat greenling in spawning season



Fig. 4-2 A spawning bed constructed by fat greenling. Recorder was set around the spawning bed.

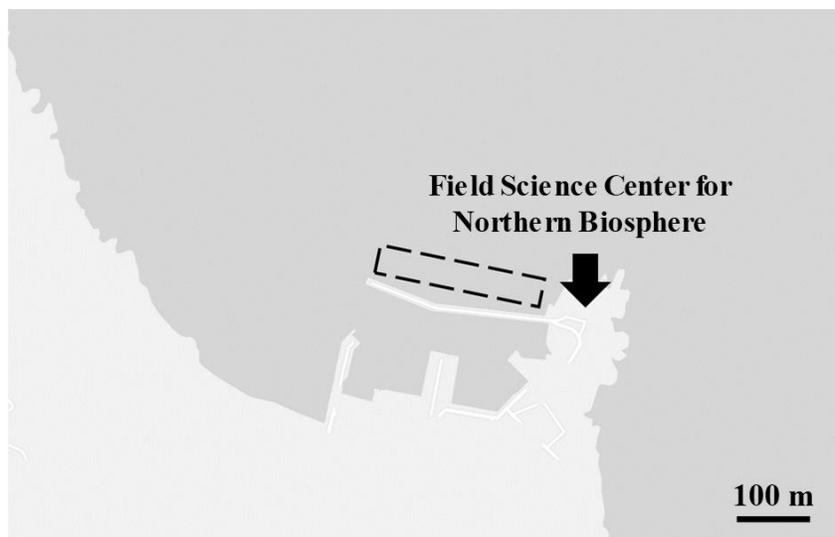
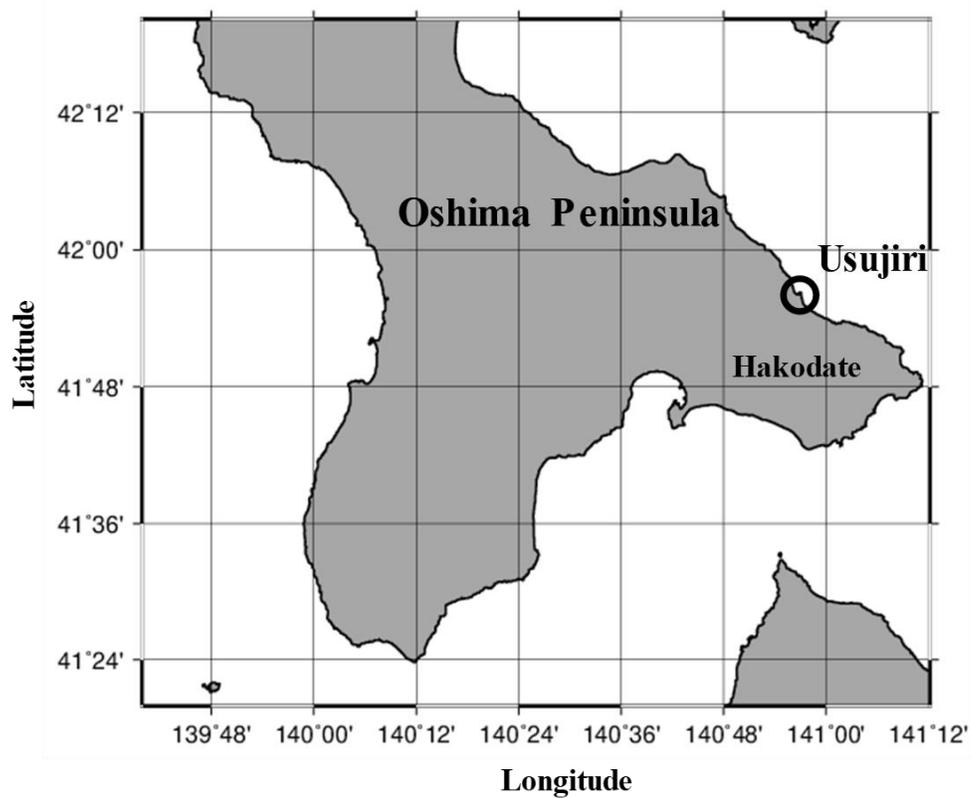


Fig. 4-3 Location of recording area. Oshima Peninsula in Hokkaido, Japan. Black circle is Usujiri. Recording area (black square) near Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido university (black arrow).

Shore side ← → Sea side



Fig. 4-4 Spawning location of costal area in Usujiri. The number means order founded the location of spawning bed (<8 m depth).

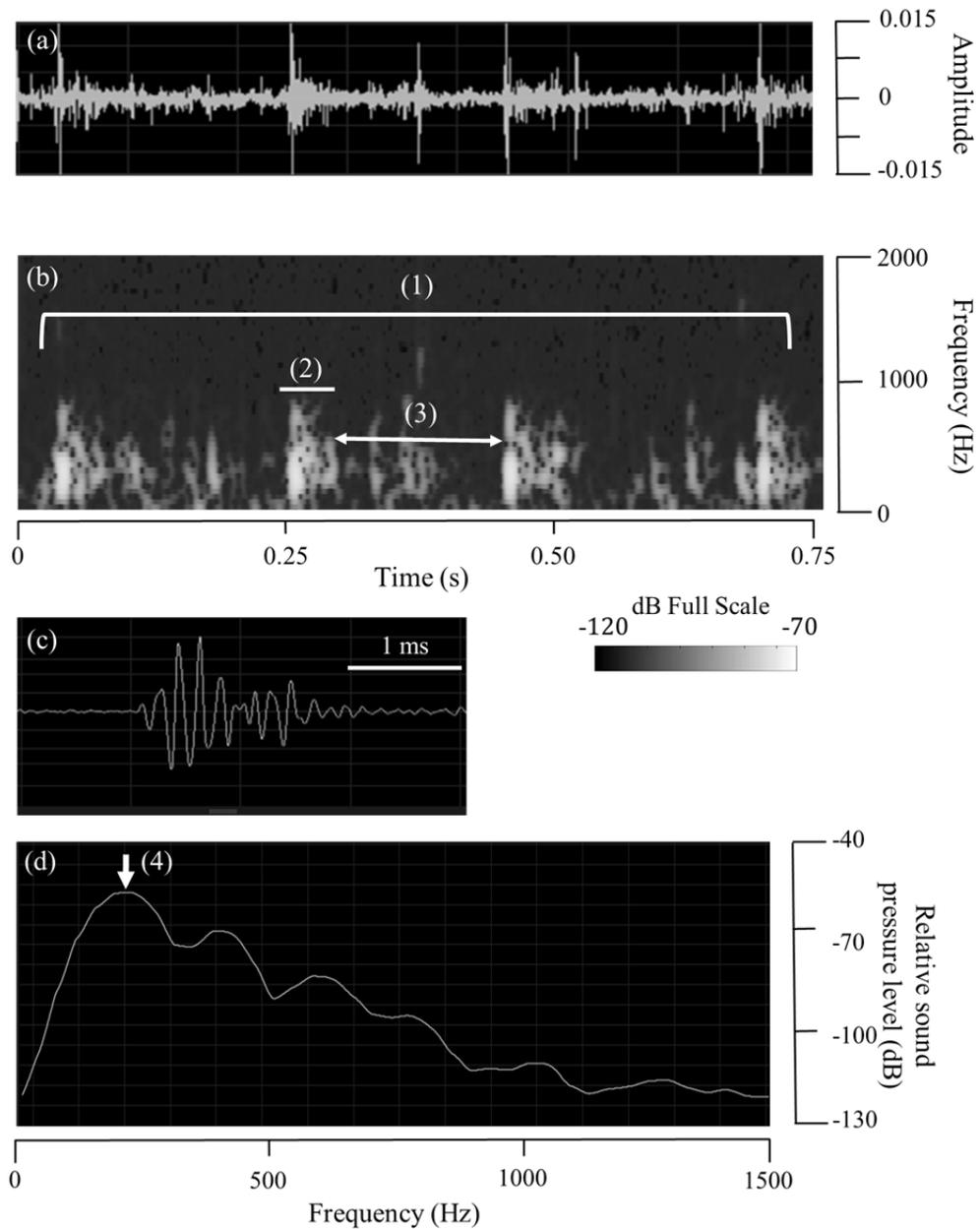


Fig. 4-5 An example of a waveform (a), sound spectrogram (b) and waveform of one pulse (c), frequency spectrum of one pulse (d). (1) pulse number: the number of pulse in the fish sound, (2) pulse duration: the duration of one pulse. (3) pulse period; the time between the maximum amplitudes of adjacent pulse. (4) peak frequency; the frequency at the maximum sound pressure on the spectrum curve.

Table 4-1 Sound property in each experiment

Date	$n$	Sound duration (s)	Pulse number	Pulse duration (s)	Pulse period (s)	Peak frequency (Hz)
2014/11/1	17395	4.548±5.168	4.1±5.9	0.076±0.014	0.950±0.990	391.5±141.1
2014/11/6	25583	9.021±17.177	6.8±22.1	0.076±0.015	0.739±0.844	375.6±131.8
2014/11/11	51016	11.313±16.806	13.2±25.4	0.076±0.013	0.747±0.842	378.5±123.1
2015/10/16	34109	7.711±11.118	7.9±13.5	0.074±0.014	0.843±0.901	402.6±137.3
2015/10/17	38366	8.235±10.886	8.7±13.6	0.075±0.014	0.874±0.922	403.9±133.2
2015/10/18	17721	4.640±5.971	3.0±5.4	0.080±0.015	1.322±1.162	339.9±128.8
ALL (2015)	90196	6.879±9.760	3.1±11.3	0.075±0.014	0.931±0.970	390.8±136.2

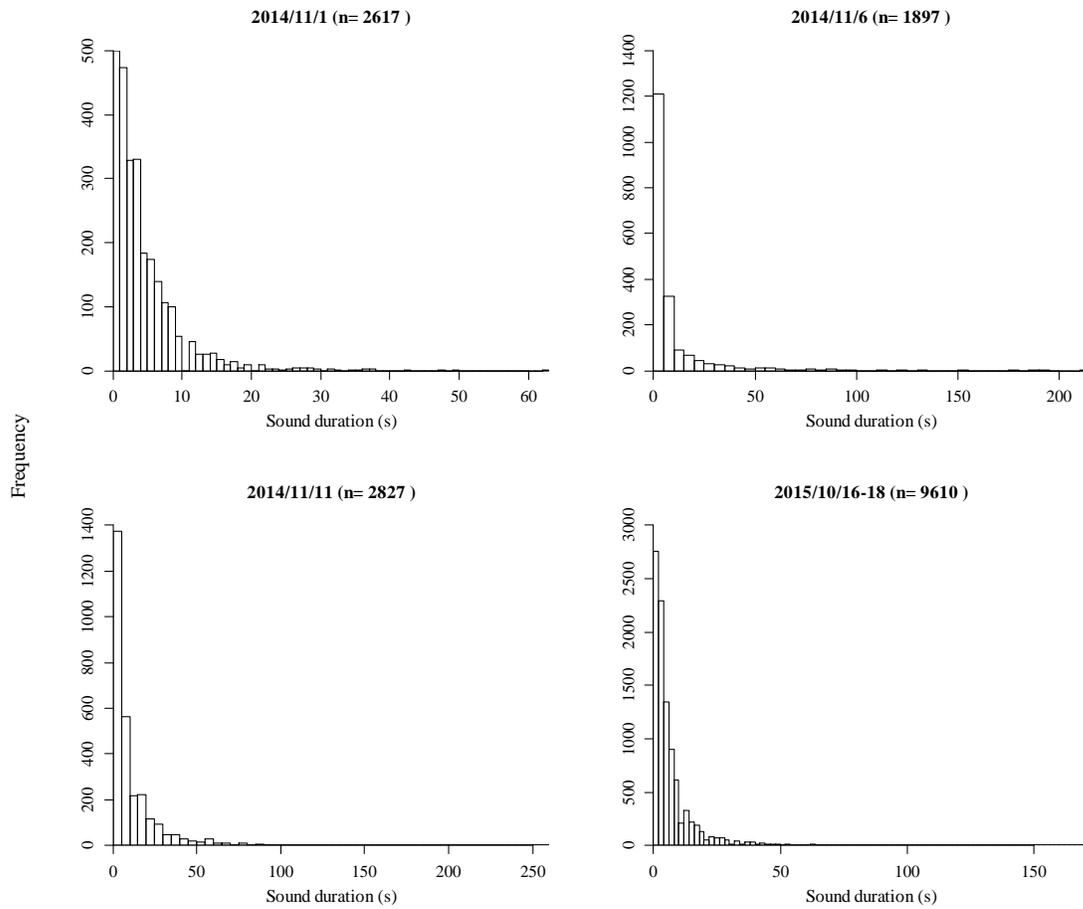


Fig. 4-6 Distribution of sound duration in 2014 and 2015.

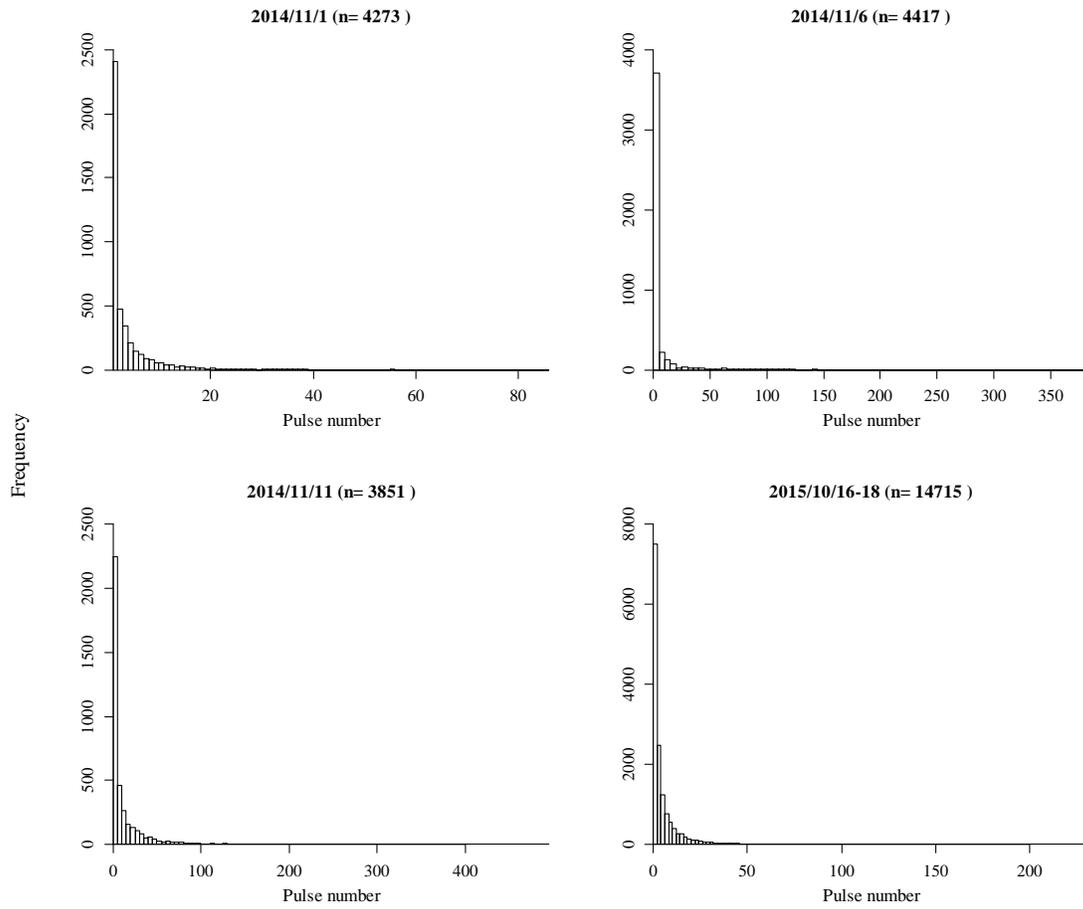


Fig. 4-7 Distribution of pulse number in 2014 and 2015.

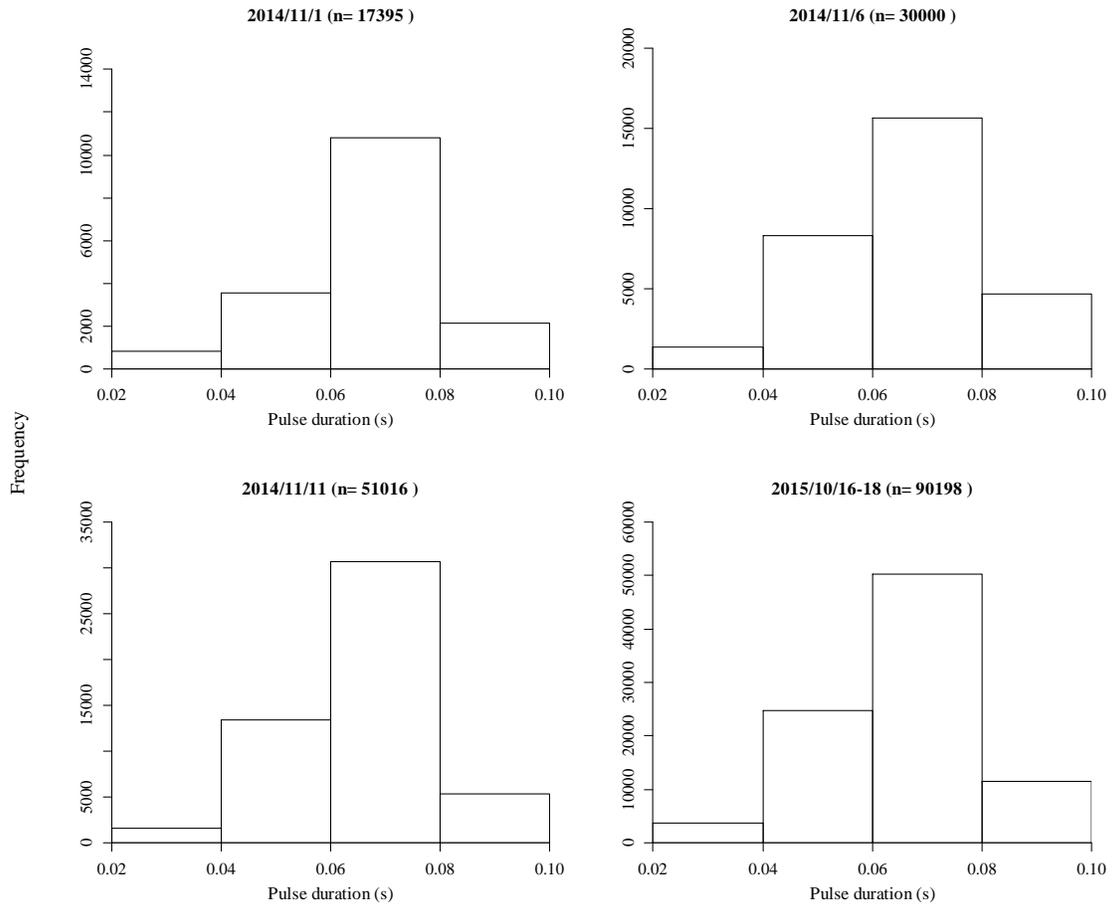


Fig. 4-8 Distribution of pulse duration in 2014 and 2015.

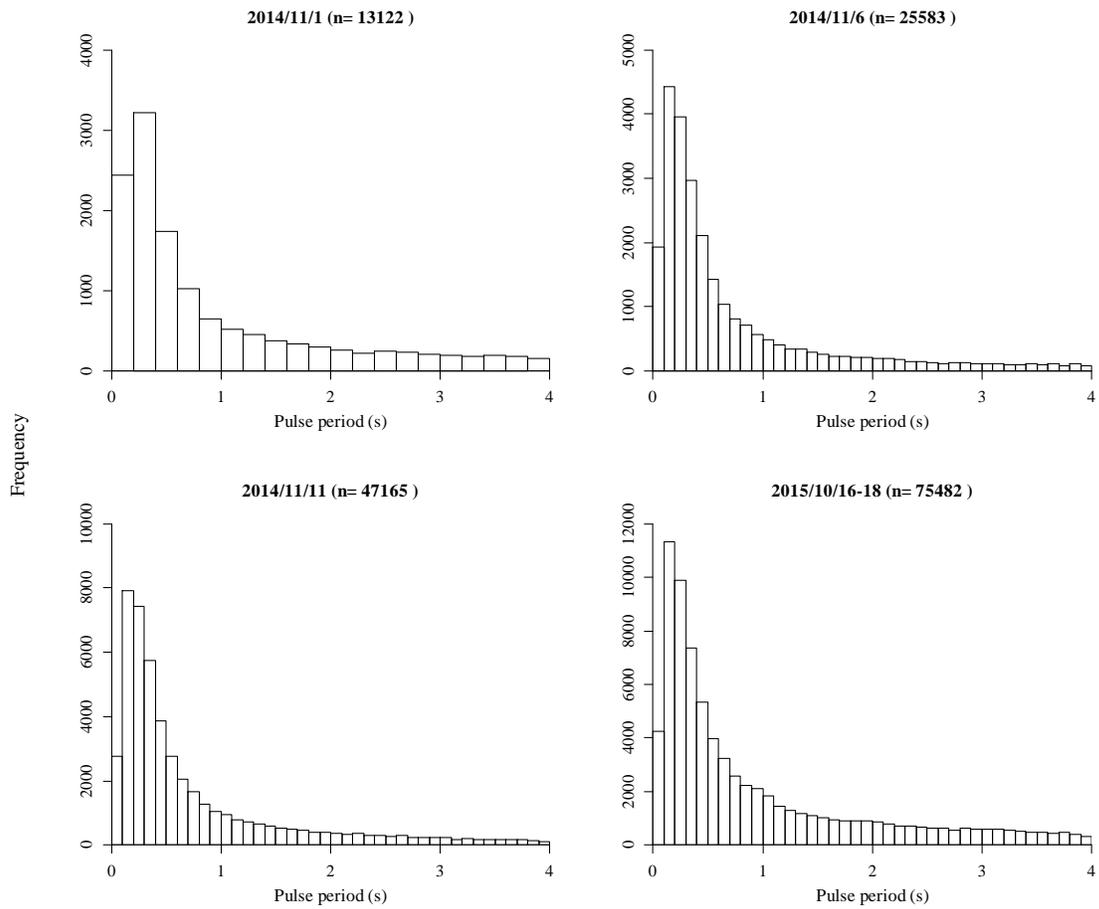


Fig. 4-9 Distribution of pulse period in 2014 and 2015.

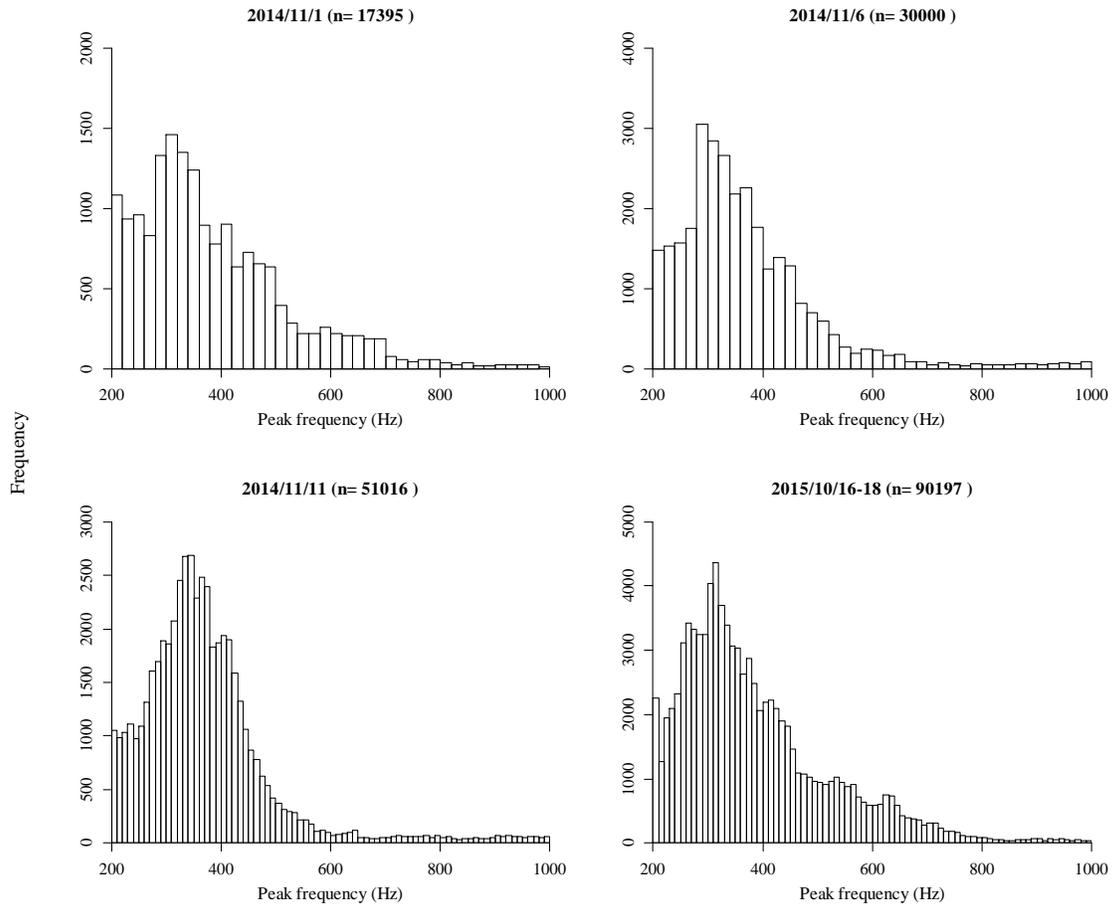


Fig. 4-10 Distribution of peak frequency in 2014 and 2015.

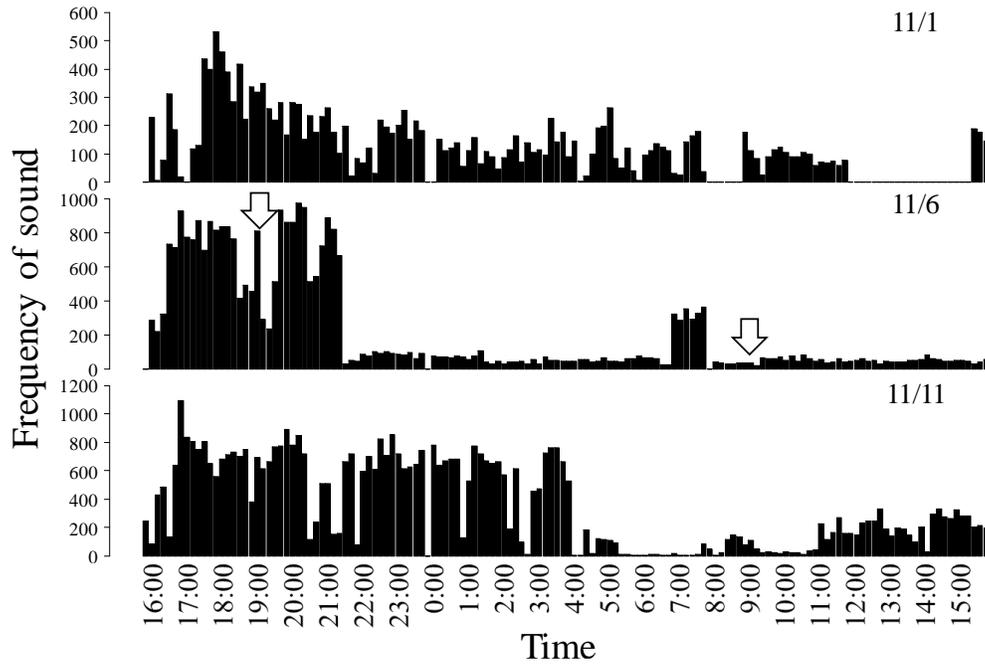


Fig. 4-11 Frequency of sound production by fat greenling in 2014. Spawning activity were occurred around 11/6 17:00 and 11/7 9:00 (white arrow).

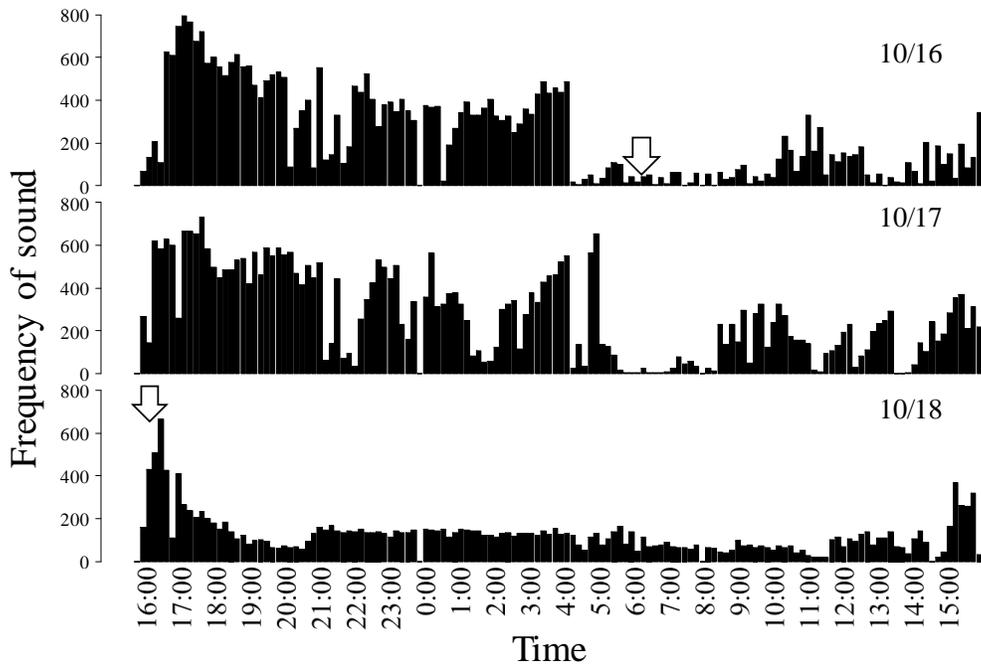


Fig. 4-12 Frequency of sound production by fat greenling in 2015. Spawning activity were occurred around 10/17 6:20 and 10/18 16:00 (white arrow).

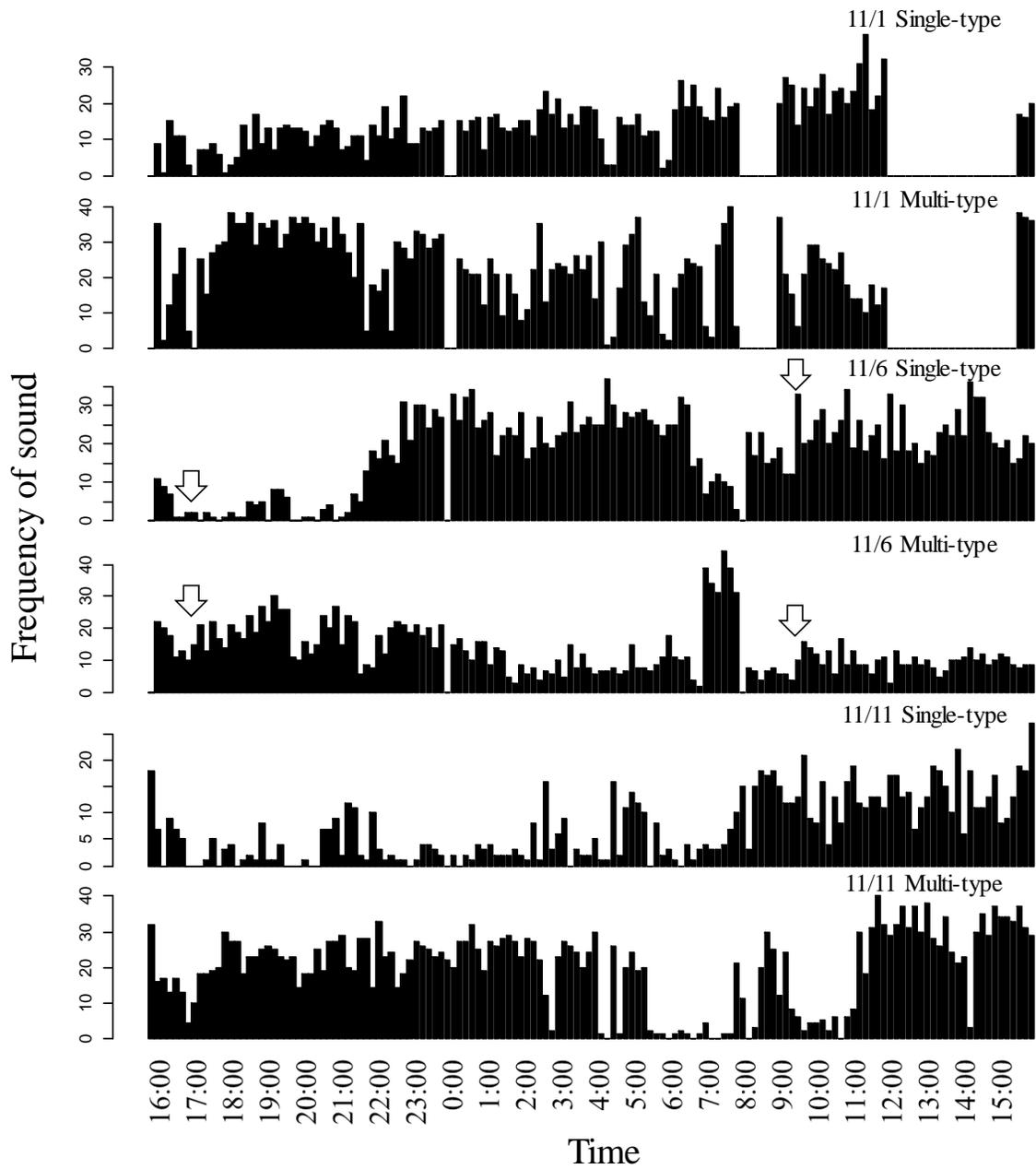


Fig. 4-13 Frequency of single-type and multi-type of sound production by fat greenling in 2014. Spawning activity were occurred around 11/6 17:00 and 11/7 9:00 (white arrow).

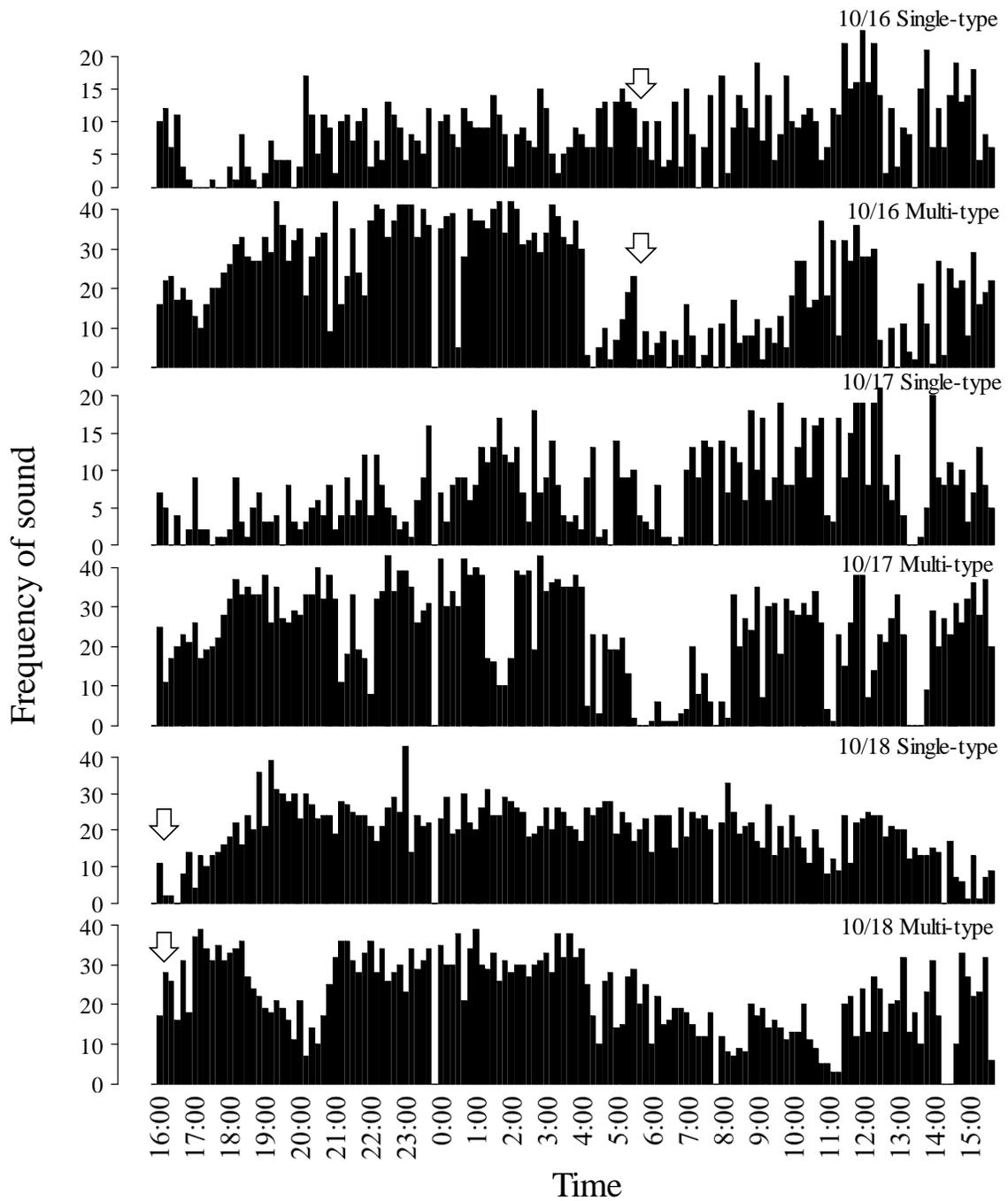


Fig. 4-14 Frequency of single-type and multi-type of sound production by fat greenling in 2015. Spawning activity were occurred around 10/17 6:20 and 10/18 16:00 (white arrow).

Table 4-2 Spawning event in 2014 and 2015

Day	Spawn time
2014/11/6	17:00
2014/11/7	9:00
2015/10/17	6:20
2015/10/18	16:00

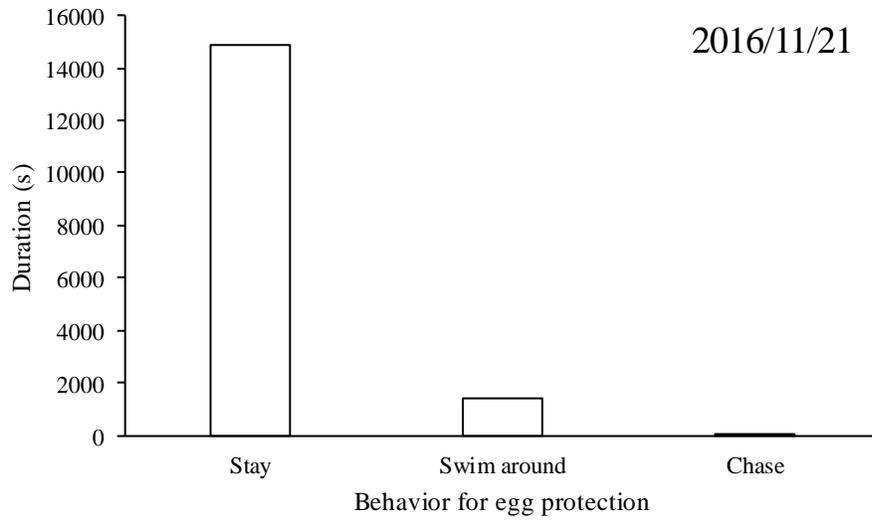
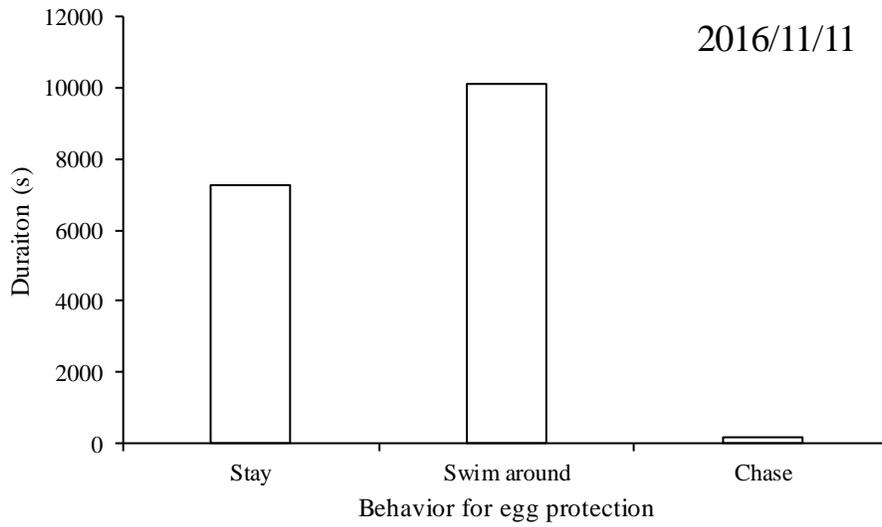


Fig. 4-15 Cumulative time of behavior for egg protection in 2016.

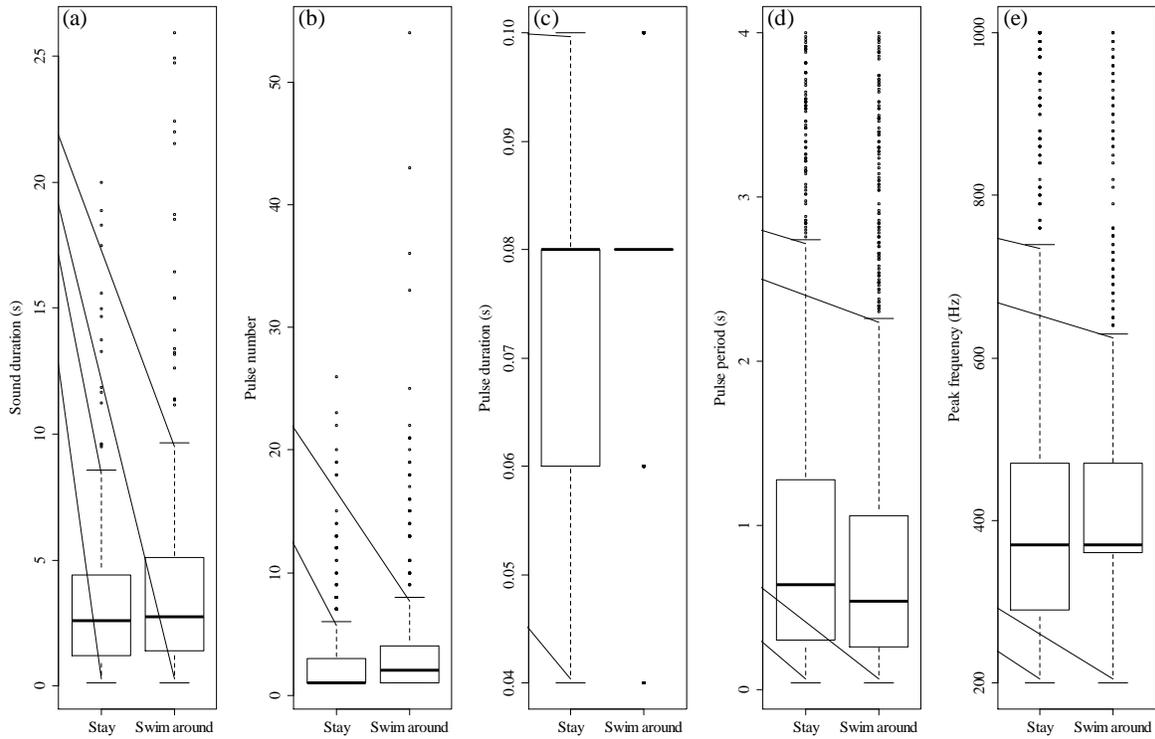


Fig. 4-16 Comparison of sound duration ((a),  $n=293,247$ ), pulse number ((b),  $n= 633, 457$ ), pulse duration ((c),  $n= 1669, 1728$ ), pulse period ((d),  $n=1034, 1269$ ) and peak frequency ((e),  $n=1669,1728$ ) between stay and swim around. Boxplot shows the range (whiskers), 25% and 75% percentiles (lower and upper limit of box) and median (body line).

## 第5章 鳴音計測によるエゾメバルの資源情報の把握

エゾメバルは、沿岸域の岩礁帯等で分布する定着性の強い底魚類で、主に定置網や刺し網等で漁獲され、他のメバル類同様、近年では漁獲量が低水準で推移している。本研究では、北海道沿岸域に生息するメバル類の代表種としてエゾメバルをモデルに、PAMによる資源モニタリングを適用する上で、生息密度や体長組成推定への可能性に関して検討するため、3.1節では水槽実験で本種の発音能力と音響特性の把握、また体長と音響特性の関係について検証した。

実際の野外環境では、鳴音の受信は、周辺域に生息する発音魚の生息密度に比例して増加し、それらには日周期的な変化が見られることが多い。例えば北米におけるメバル類においては、鳴音の発生頻度とメバル類の推定資源量との間に、正の相関関係が見られている (Sirovic and Demer 2009, Sirovic et al. 2009)。これらの関係は、鳴音の発生頻度を利用した対象資源の生息密度の推定に資する情報であり、PAMによる資源モニタリングへの可能性を検証する上で重要である。

そこで本章では、PAMによるメバル類の資源モニタリングの可能性を検証するため、海中の観察が行える海中展望塔周辺で鳴音の計測を行い、鳴音の発生頻度と録音機周辺のエゾメバルの個体数との関係を把握した上で、鳴音の発生頻度の日周期性から生息密度への推定の可能性について検討した。また3.1節のエゾメバルの水槽実験の結果から、鳴音のピーク周波数と体長の間には負の相関が見られた。そこで本研究では、PAMによる体長組成の推定の可能性を検討するため、野外環境における鳴音のピーク周波数の分布と観測される個体の体長分布の関係について検証した。

なお本研究では2016-2018年にかけて鳴音の計測を行ったが、エゾメバルの資源量や体長組成が、本種の成長及び来遊により経年変化することが考えられた。そこで、各年で鳴音の発生頻度、音響特性の分布、観測される個体数、体長の分布を比較し、それらに経年変化が見られるかについても検証した。

## 5.1.1 エゾメバルの鳴音計測による魚群量，サイズ組成推定の有効性の検証

### 5.1.1.1 海中展望塔での鳴音観察

北海道紋別市沿岸，紋別港第3防波堤の先端にあるオホーツク・ガリンコタワーは，1998年に設立された海中展望塔である（Fig. 5-1-1）．水深約10 mのタワー周辺は主に岩礁帯で覆われ，人工漁礁等の集魚を目的とした構造物が多く設置されており，様々な岩礁性底魚類の生息場となっている．タワー水中階には，海中の観察が可能な観察窓があり，一年を通して多くの魚類を観察することができる．特に夏季（8-9月）は，エゾメバルが優占して出現することが知られている．本実験は，2016年8月3，4，7日，2017年8月15，25，29日，2018年8月6-14日に行った．オホーツク・ガリンコタワーは，連絡橋で防波堤と接続されている（Fig. 5-1-1 (b), (c)）．この連絡橋から，錘付きのロープを使ってタワーから5 m離れた場所から水中録音機 AUSOMUS-mini（Aqua Sound Inc.；使用可能周波数は100-23,000 Hz，マイク感度を「高」に設定）を垂下し，観察窓付近（深度7 m）に設置した（Fig. 5-1-2）．同時に，窓面周辺に集まる魚の種や個体数を観察するため，タワー内部の海底階の観察窓からビデオ（GoPro HERO3 plus，GoPro Inc.）による撮影を行った（Fig. 5-1-3）．なお，対象種の個体数と鳴音の発生頻度の関係をより正確に把握するために，計測中はLEDライト（6,000-6,500 K，20 w，SAILUN Inc.）を窓中央から1 mの場所に設置し，観察窓周辺に魚を集めた（Fig. 5-1-3 (a)）．また事前実験により，日中はエゾメバルを含む魚類がほぼ観察されなかったため，個体数の観察は計測日の16:00から翌日8:00までの計15時間とした．

鳴音が低周波数帯域にある時は，録音様式による高周波成分の圧縮の影響はほとんどない（Miyajima et al. 2016）．3.1節の水槽実験の結果，本種の鳴音はピーク周波数が1,000 Hz以下で構成されていたため，録音様式による圧縮の影響は少ないと判断し，録音ファイル様式をMP3（128kps）に設定した．

### 5.1.1.2 音声データおよび動画データの解析

音声データは，MATLAB 2016a（MathWorks Inc.）を用いて，SNRを利用した検出法によ

り、鳴音のパルスを検出し、それら音響特性を自動抽出した。評価用データとして、Audition CS6 (Adobe Inc.) を用いて、音声データからエゾメバルの鳴音のパルスを 100 個手動で切り出し、音響特性の把握を行い、ピーク周波数を 200-1,200 Hz、パルス幅を 0.02-0.20 s とし、検出範囲を設定した。閾値 $T_h$ は、Yamato et al. (2016)に従い、 $T_h = 4$  に設定して自動抽出を行った。本研究では音響特性として、鳴音の発生頻度（計測中に観察されたパルスの数）、パルス幅、ピーク周波数を抽出した (Fig. 5-1-4)。ピーク周波数については、各パルスの発生時から終了時まで、ハニング窓を利用した高速フーリエ変換 (FFT) による周波数分析を行い、最も音圧が大きい周波数として抽出した。

なお本実験の観測場所であるオホーツク・ガリンコタワーは、観測時期多数のエゾメバルが“むらがり”，や“あつまり”を作りながら分布している。そのため録音データは、複数のエゾメバルが発生した鳴音が混在する可能性が高い。そこで本章では、得られた録音データから一つ一つの鳴音を区切ることは難しいと判断し、パルスの回数を鳴音の数として扱った。

ビデオ撮影により得られた動画データは、MATLAB 2016a (MathWorks Inc.)により読み込み、1 分間隔で画像出力を行った。さらに出力した各画像において、魚種ごとに個体数を計数し、10 分ごとに平均したものを各魚種の観察個体数とした。なお個体の抽出は手動で行い、窓面近くに存在し全身が写っていた個体のみを計数した。さらに画像解析ソフト Image J を用いて、画像データから体長の抽出を行った。体長の抽出を行う際は、まず画像内の個体の全長を体長のピクセル数として抽出し、その後窓枠のピクセル数と実際の窓枠の長さの関係から、体長を算出した。ただし体長算出には、全身が真っ直ぐに伸長し、窓面に平行かつ近い距離にいた個体のみを対象とした (Fig. 5-1-3 (b))。

## 5.1.2 結果

### 5.1.2.1 鳴音の音響特性

全実験で計測されたエゾメバルの鳴音の音響特性を Table 5-1-1, および各年の音響特性の全体の分布を Fig. 5-1-5 に示す. 24 時間当たりの鳴音の発生頻度は, 2016 年では 8 月 3 日が 11,319 回, 4 日が 9,469 回, 7 日が 8,687 回で, 発生頻度は 3 日が最も多く, 最も回数の少なかった 7 日と比べ, 約 3,000 回の差が見られた. 2017 年では, 8 月 15 日が 21,246 回, 25 日が 36,503 回, 29 日が 26,732 回となり, 25 日が一番多く, 15 日の発生頻度の約 1.5 倍見られた. 2018 年は, 8 月 6-14 日の 9 日間で 10,573-41,615 回確認され, 13 日が最も多く, 最も少ない 10 日の約 4 倍発生していた. 年ごとに比較すると, 発生頻度の平均は 2016 年が一番少なく 9,825 回, 次いで 2018 年が 24,335 回, 2017 年が 28,160 回となった. 各音響特性のうちパルス幅の平均は, 2016 年 8 月 3 日が  $0.071 \pm 0.014$  s, 4 日が  $0.073 \pm 0.013$  s, 7 日が  $0.073 \pm 0.014$  s, 2016 年の平均は  $0.073 \pm 0.013$  s であった. 2017 年 8 月 15, 25, 29 日のパルス幅の平均は, いずれも  $0.075 \pm 0.013$  s であった. 2018 年 8 月 6-14 日のパルス幅の平均は  $0.073$ - $0.077$  s で, 2018 年の平均は  $0.075 \pm 0.013$  s と確認された. パルス幅は, 2016, 2017, 2018 年いずれも,  $0.06$ - $0.08$  s が全体の 8 割以上を占めていた. ピーク周波数の平均は 2016 年 8 月 3 日が  $511.3 \pm 188.1$  Hz, 4 日が  $503.8 \pm 159.1$  Hz, 7 日が  $452.4 \pm 148.5$  Hz で確認され, 平均が  $491.6 \pm 169.9$  Hz であった. 3 日と 7 日のピーク周波数の平均を比較すると, 約 60 Hz の差が見られた. 2017 年は, 15 日が  $377.6 \pm 145.4$ , 25 日が  $449.1 \pm 168.6$  s, 29 日が  $392.8 \pm 151.2$  で, 平均が  $413.0 \pm 160.8$  Hz であった. 15 日と 25 日の平均を比較すると, 約 70 Hz の差があった. 2018 年は 8 月 6-14 日で,  $396.0$ - $438.0$  Hz で平均が  $416.8 \pm 129.3$  Hz で確認された. 年ごとのピーク周波数の分布を比較すると, 2016 年はピークが約 400-600 Hz, 2017 年は約 300-500 Hz, 2018 年は約 500 Hz 周辺で見られた.

### 5.1.2.2 周辺個体数と鳴音の発生頻度

各実験日の 10 分間ごとの鳴音の発生頻度と観測個体数の時間変化を Fig. 5-1-6, 7, 8 に示

す。本研究の画像データから観察された魚類は、いずれの年も 99%以上がエゾメバルで占められていた。画像から抽出する際は、魚種判別を行った上でエゾメバルのみ観察された個体数として計数した。2016-2018 年を通して、鳴音は夜間を中心として発生し、日の入り前後頃から増加し、日出前後で減少していた。一方、観測された個体数も同様に夜間の出現が多く、日の入り頃から観測され、日出後から減少し、それ以降日中ほとんど観察されなかった。各年の鳴音の発生頻度及び観察された個体数のピークを見ると、2016 年は、夕まづめ時の鳴音の発生頻度のピーク時は、10 分あたり約 350-500 回発生し、観察された個体数は夕まづめもしくは朝まづめのピーク時で、10 分あたり 10-15 個体程度観察された (Fig. 5-1-6)。2017 年は、鳴音の発生頻度のピークの時間帯が異なり、8 月 15 日は 4:00 前後、25 日は 0:00 前後、29 日は 20:00 前後で、鳴音の発生頻度は 10 分あたり約 600-800 回であった。観察された個体数は、基本的に夕まづめもしくは朝まづめのピークが見られ、10 分あたり約 30-60 個体見られた。しかし、29 日の 20:00 前後のように一部ピークの時間帯が異なる日があった。2018 年は、夕まづめの鳴音の発生頻度のピーク時に、10 分あたり約 400-1,000 回、観察された個体数では夕まづめもしくは、朝まづめ周辺のピーク時で、10 分あたり約 15-35 個体であった。これらの結果から、ピーク時の鳴音の発生頻度は、2016 年が一番少なく、2017 と 2018 年では、ばらつきに差があるものの、平均ではあまり差がなかった。ピーク時の観察された個体数は 2016 年が一番少なく、2017 年が一番多かった。

Table 5-1-2 に 2016-2018 年の鳴音の発生頻度と観測された個体数の関係を示す。2016 年 8 月 3 日 ( $r=0.46$ , spearman test), 4 日 ( $r=0.43$ ), 7 日 ( $r=0.52$ ) でいずれも正の相関が見られた。2017 年では、8 月 15 日 ( $r=0.74$ ), 29 日 ( $r=0.39$ ) で、正の相関が見られたが、25 日 ( $r=0.04$ ) からは著しく低い相関が見られた。2018 年 8 月 6-14 日 ( $r=0.60-0.87$ ) では、いずれの日でも強い相関が確認された。

### 5.1.2.3 体長と音響特性の関係

1 時間ごとのピーク周波数の分布と観察された個体の体長分布について Fig. 5-1-9, 10, 11

に、それぞれのサンプル数を Table 5-1-3, 4 に示す。ピーク周波数の分布はいずれの年においても、夕まづめ時周辺（18:00-19:59）から深夜にかけて減少する傾向が見られ、深夜帯（20:00-2:59）では変化が少ない傾向が見られた（Fig. 5-1-9, 10, 11）。2016 年では、夕まづめ時周辺は約 500-700 Hz、その後深夜帯にかけて約 400-600 Hz に推移していた（Fig. 5-1-9）。2017 年では、8 月 25 日を除き、夕まづめ周辺で約 300-550 Hz、深夜帯で約 250-500 Hz であった（Fig. 5-1-10）。8 月 25 日は、基本的に 300-500 Hz に分布し、深夜 0:00-1:00 付近で 300-650 Hz の範囲で確認された。2018 年は、夕まづめ周辺で約 400-500 Hz、深夜帯で約 300-500 Hz で確認された（Fig. 5-1-11）。これらの結果から、ピーク周波数の分布は、2017、2018 年と比べ、2016 年が全体的に高い傾向が見られたが、2017 年と 2018 年では顕著な差が見られなかった。

体長分布はいずれの年においても、夕まづめ時周辺から、20:00 にかけて大きい方に推移し、深夜帯周辺でピークを迎えた後、朝まづめの 4:00 ごろにかけて小さい方に推移する傾向が見られた（Fig. 5-1-9, 10, 11）。2016、2017、2018 年のそれぞれの体長分布は、夕まづめ周辺は 10-20、20-30、15-35 cm、深夜帯は 15-25、25-35、25-40 cm であった。これらの結果から体長の分布では、2017、2018 年と比べ、2016 年が全体的に小さい傾向が見られたが、2017 年と 2018 年では顕著な差が見られなかった。

これらピーク周波数と体長の分布を見ると、特に夕まづめ時周辺（18:00-19:59）と、深夜帯（20:00-2:59）では傾向が異なり、比較すると両データの平均値に差が見られた（T test and, Wilcoxon test）。以上から、まづめ時は、ピーク周波数は高く、体長が小さい傾向があり、深夜帯では、ピーク周波数は低く、体長が大きい傾向があるという結果が得られた。ただし 2017 年の 8 月 25 日と、2018 年では有意な差が見られなかった。

### 5.1.3 考察

本研究で得られた音響特性は、パルス幅は 0.020-0.100 s、ピーク周波数は約 200-1000 Hz で見られた。これらの音響特性は、3.1 節で得られた水槽実験のエゾメバルの鳴音の音響特性同様、北米における同属のメバル類 (*Sebastes paucispinis*, *S. levis*, *S. crocotulus* 等) と近い値(パルス幅が 0.200 s 以内, ピーク周波数は 1,000 Hz 以下)であることが分かった (Sirovic and Demer 2009)。また第 4 章で得られた、野外環境でのアイナメの鳴音の音響特性と比較すると、エゾメバルの鳴音のパルス幅のほうが短く、ピーク周波数は高い傾向が見られた。これらの結果から野外実験でも同様に、本種の鳴音は、カサゴ目魚類の中でもメバル類特有の鳴音を発生していることが示唆された。また野外実験と水槽実験では、3.3 節と第 4 章で得られたアイナメの鳴音のように、音響特性の範囲が異なることは多い。今後、本種の野外環境で鳴音の収集に加え、同カサゴ目でも生息域が重なる魚種の鳴音の音響特性を収集することは、魚種判別した上で各種モニタリングを正確に適用する上で重要である。

底魚類において、まづめ時は摂餌など行動が活発になる時間帯で、メバル類も摂餌行動により活発化することが知られている (金本 1977)。本研究においてエゾメバルの鳴音は、このまづめ時を中心に発生頻度が増加する傾向が見られた。また、カサゴや北大西洋のメバル類等は、まづめ時に鳴音の発生が増加する (Miyagawa and Takemura 1985, Sirovic et al. 2009)。本研究では観察された個体数もまづめ時周辺で増加していることから、まづめ時にエゾメバルが観察窓周辺に集まったことや、活動の活発化により、鳴音の発生頻度が増加したと考えられる。また PAM では、これら鳴音の発生頻度を利用した生息密度推定が検討されている (Akamatsu et al. 2018)。この方法では、一個体あたりの鳴音の発生頻度を利用して、野外環境で得られた鳴音の発生頻度から、水中録音機の測定範囲内の生息密度推定を行う方法である。今後 PAM による生息密度推定を実現するには、一個体あたりの鳴音の発生頻度や水中録音機の測定範囲を把握する必要がある。一個体あたりの鳴音の発生頻度を計測には、装着型の小型水中録音機による計測が提案されている (Akamatsu et al. 2018)。これらにより、一個体あたりの鳴音の発生頻度の把握に加え、本種の鳴音のソースレベル

を把握できる。また水中録音機の測定範囲は、本種の鳴音のソースレベルの確認や、周辺海域のノイズレベル、録音機器の感度の検証を行うことで、ハイドロフォンの探知距離を得ることができる (Gannon 2008)。これらの課題の解決は、本種を対象とした、PAM による生息密度推定につながる。

本研究において、鳴音の発生頻度と観測された個体数の間には、強い正の相関が見られた。これらの関係は、PAM による生息密度推定において、鳴音の発生頻度から周辺の個体数を正確に推定する上で重要であり、本種を対象とした PAM による資源モニタリングへの有効性を示している。一方で、2017 年 8 月 25 日の鳴音の発生頻度と観測された個体数の関係は弱かった。この日は、天候が雨、波高も高く、ほかの日と比べ、海洋環境が安定していなかった。鳴音の音響特性や発生頻度は環境の影響を受けやすいことが知られており (Spain et al. 2006)、発音行動やタワー周辺に來遊する個体の数や行動に影響があったと考えられる。今後 PAM による各種モニタリングを行う上で、海洋環境を考慮した実験設定を行い、より適切な環境条件を検討することは、鳴音の発生頻度と観測された個体数の関係を正確に把握し、PAM による生息密度推定の精度を高める上で重要である。

各年の体長分布をみると、2016 年の推定体長が最大約 30 cm に対し 2017、2018 年は約 35 cm 程度のものが見られており、2016 年から 2017、2018 年にかけて体長組成が大きい方に推移していた。音響特性の分布は、パルス幅では、2016 年が一番短く  $0.073 \pm 0.013$  s、2017 年と 2018 年は  $0.075 \pm 0.013$  s、ピーク周波数では、2016 年が  $491.6 \pm 169.9$  Hz、2017 年が  $413.0 \pm 160.8$  Hz、2018 年が  $416.8 \pm 129.3$  Hz で、2016 年が他 2 年に比べパルス幅が短く、ピーク周波数も高い傾向が見られた。3.1 節で、水槽実験でエゾメバルのピーク周波数と体長の間、またピーク周波数とパルス幅の間に負の相関が確認されていることから、これらの各年での音響特性の分布の変化は、体長組成の違いが反映した結果だと考えられる。また 2016 年度のピーク周波数ならびに体長の分布は、まづめ時を境に分布に変化がみられた。ピーク周波数がまづめ時から真夜中にかけて、高いほうから低いほうに推移していたのに対し、体長は小さいほうから大きいほうに変化した。魚類の鳴音は、多くの場合、体

長が大きいほど鳴音の周波数が低くなる傾向があり (Connaughton et al. 2000), 3.1 節のエゾメバルの水槽実験の結果でも同様の傾向が見られている。野外環境においても, 体長とピーク周波数の間に同様の傾向が見られたことは, PAM による体長推定への可能性を示したといえる。しかし 2017 年 8 月 25 日と 2018 年では, まづめ時を境にしたピーク周波数と体長の分布に有意な差が見られなかった。2017 年 8 月 25 日は天候が悪く, 他の観測日と比較すると, 真夜中に鳴音の発生頻度が大きく増加しており, またこの時間帯はピーク周波数が高い帯域に推移している。本種は, 3.1 節の水槽実験で, 体長とピーク周波数の間に負の相関が確認されており, 環境の影響を受けやすい体長の小さい個体が録音範囲内に多く集まっていた可能性が考えられる。また天候の悪化は海洋環境(濁度等)に影響し, 窓面から照らす光の集魚効果も減衰する。これら天候が観察窓に集まる個体に影響した結果, 有意な差が見られなかったことが考えられる。また 2018 年は, 夕まづめ付近から比較的体長の大きい 15-25 cm 程度の個体が観察され, ピーク周波数の分布も 300-500 Hz で見られている。0:00 付近の深夜帯にかけて体長の大きい 30 cm を超える個体が多く出現し始めるが, ピーク周波数の分布がほとんど変化していない。例えば, ニベ科魚類でも全長が 20-25 cm を超えるとピーク周波数がほとんど変化しない (Connaughton et al. 2000, Tellechea et al. 2010)。魚類において, 基本的に体長と鰾の成長は比例関係にあるが, ある一定の体長を超すと, 鰾長がほとんど変化しないケースも多い。またピーク周波数は, 発音筋の収縮のスピードによっても変化することが知られており (Hill et al. 1987, Connaughton et al. 2002), 一定以上成熟すると収縮のスピードの変化が少なることが知られている (Tellechea et al. 2010)。そのためこれら成長による影響を受け, 2018 年では有意な差が見られなかったと考えられる。しかし本研究の結果だけでは, これらの原因を正確に把握することはできない。今後, 大型個体を中心に水槽実験での録音を行い, 音響特性と鰾や発音筋の大きさとの関係を調べることは, 大型のエゾメバルを対象とした魚体長推定を検討する上で重要である。

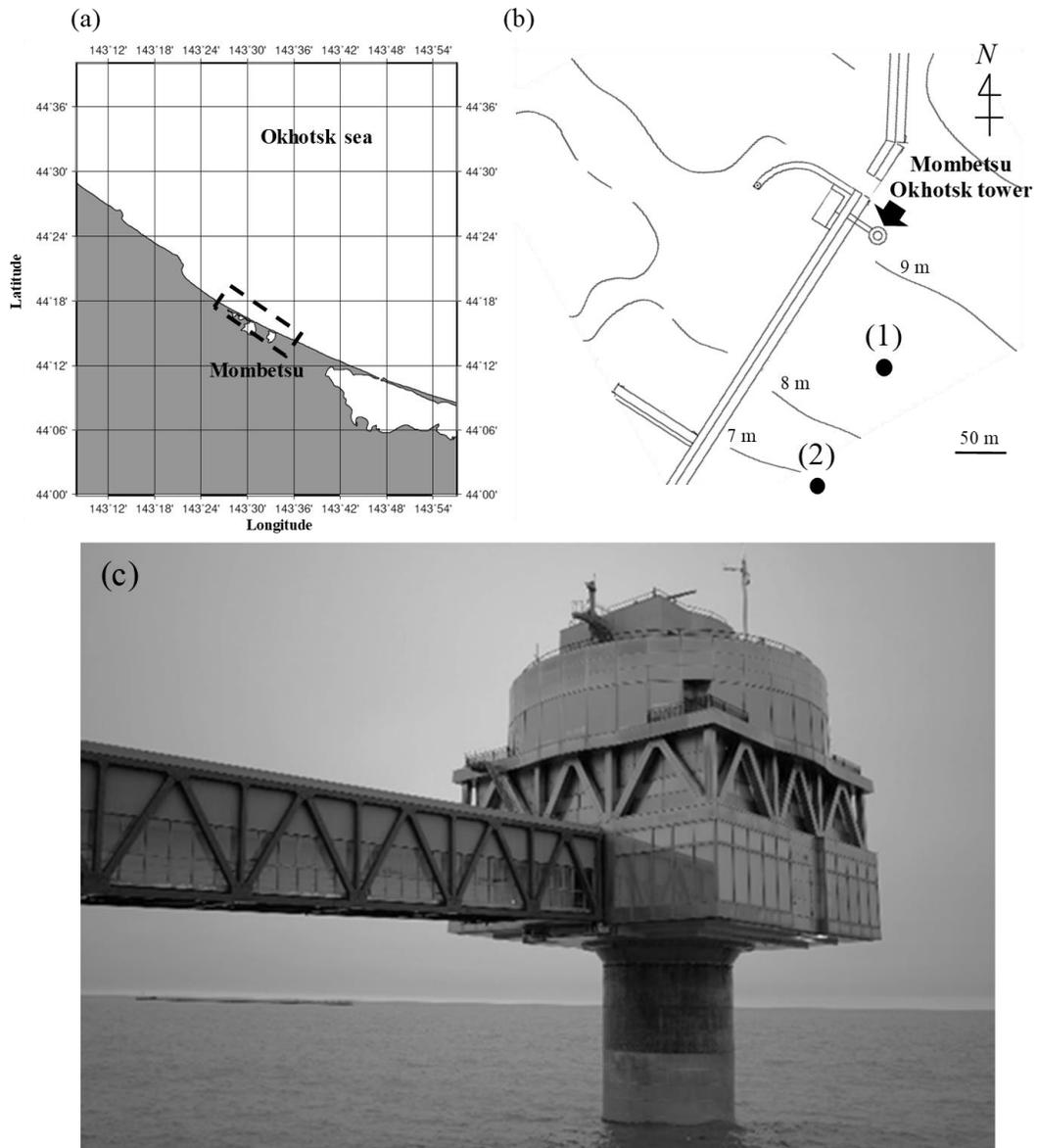


Fig. 5-1-1 (upper). Location of Mombetsu (a), setting recorder (b) at the Mombetsu Okhotsk tower ((c), black arrow), north side of shore ((1),  $44^{\circ} 20' 34.8''$  N,  $143^{\circ} 22' 44.3994''$  E), and south side of shore ((2),  $44^{\circ} 19' 55.2''$  N,  $143^{\circ} 22' 37.2''$  E).

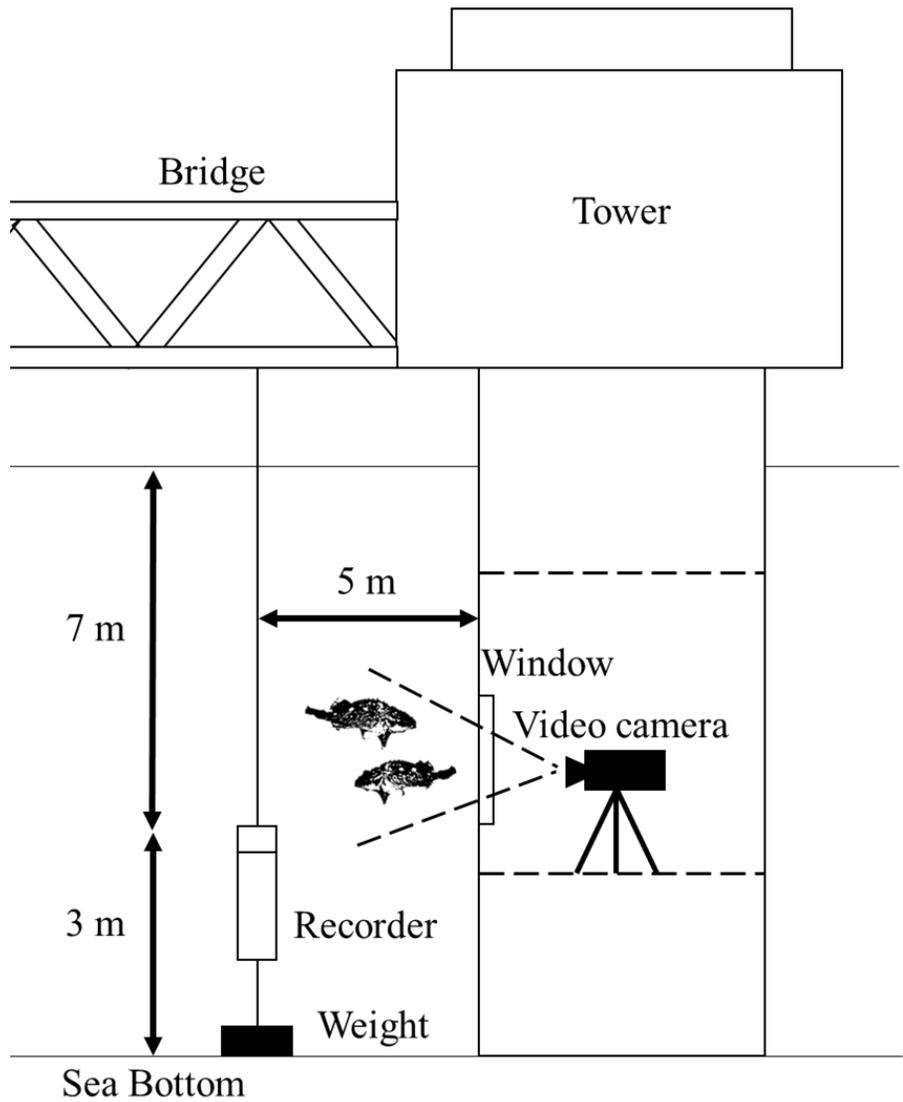


Fig. 5-1-2 Layout of the position of the recorder.

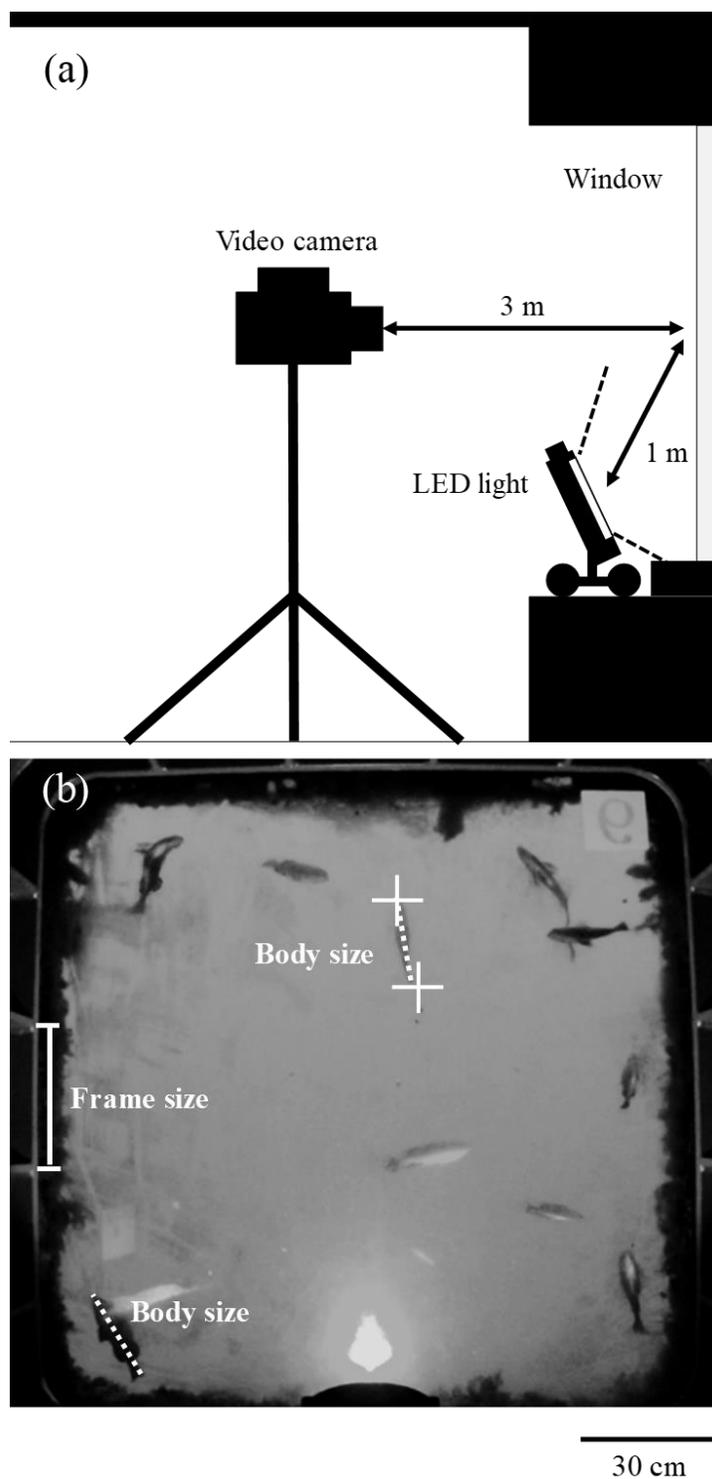


Fig. 5-1-3 Recording system of video (a) and analysis video data (b). The number of cells was extracted from body size through the Image J. Body size was calculated from frame size (30 cm).

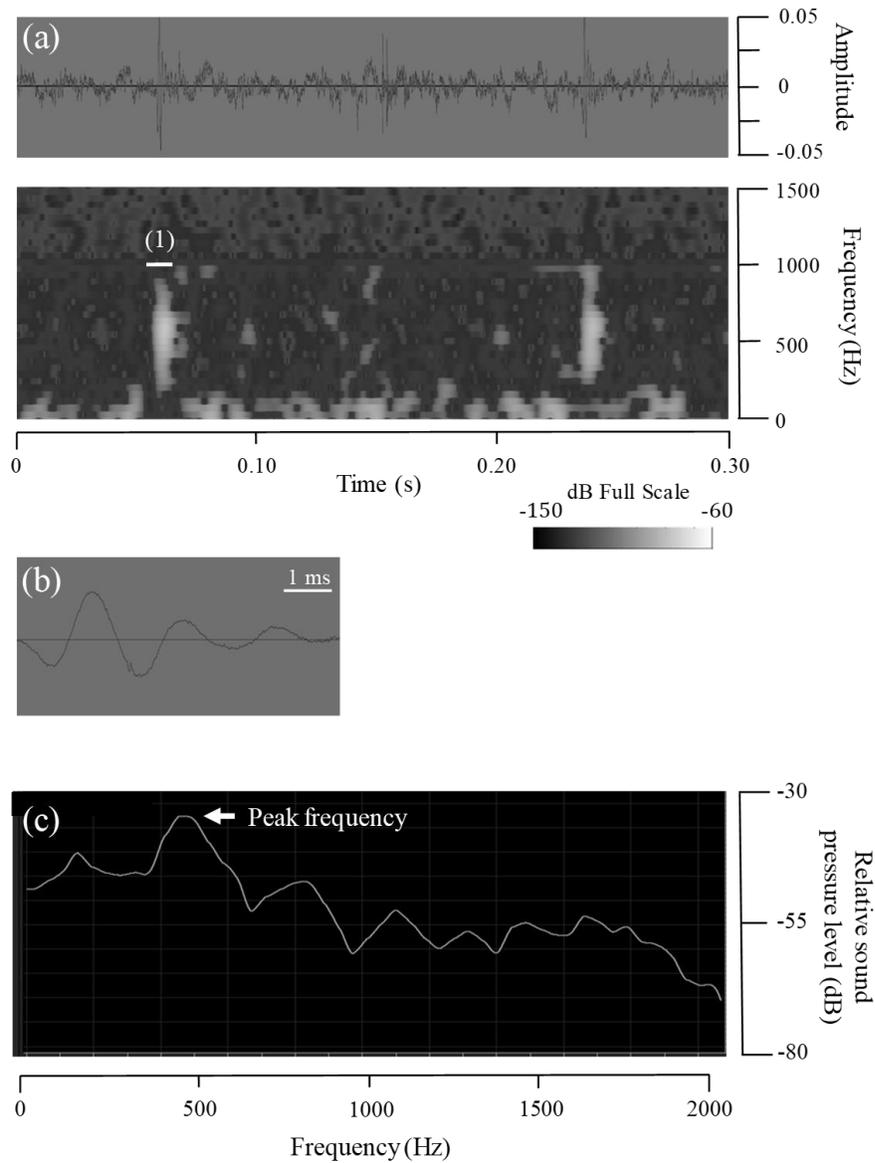


Fig. 5-1-3 An example of a waveform ((a), upper) sound spectrogram ((a), lower), waveform of one pulse (b) and, frequency spectrum of one pulse (c) including sound production by Steindachner.

(1) pulse duration: the duration of one pulse. Peak frequency is the frequency at the maximum sound pressure on the spectrum curve

Table 5-1-1 Sound property of each day

Day	The number of sound	Pulse duration (s)	Peak frequency (Hz)
2016/8/3	11319	0.071±0.014	511.3±188.1
2016/8/4	9469	0.073±0.013	503.8±159.1
2016/8/7	8687	0.073±0.014	452.4±148.5
Ave (in 2016)	9825	0.073±0.013	491.6±169.9
2017/8/15	21246	0.075±0.013	376.6±145.4
2017/8/25	36503	0.075±0.013	449.1±168.6
2017/8/29	26732	0.075±0.013	392.8±151.2
Ave (in 2017)	28160	0.075±0.013	413.0±160.8
2018/8/6	27901	0.074±0.013	412.9±127.2
2018/8/7	27557	0.073±0.013	396.0±133.5
2018/8/8	17288	0.077±0.012	399.1±125.0
2018/8/9	22231	0.076±0.012	415.6±126.2
2018/8/10	10573	0.076±0.012	438.0±141.1
2018/8/11	14900	0.077±0.012	432.5±114.4
2018/8/12	28019	0.075±0.013	434.1±128.5
2018/8/13	41615	0.074±0.013	424.0±131.3
2018/8/14	28935	0.074±0.012	408.9±127.7
Ave (in 2018)	24335	0.075±0.013	416.8±129.3

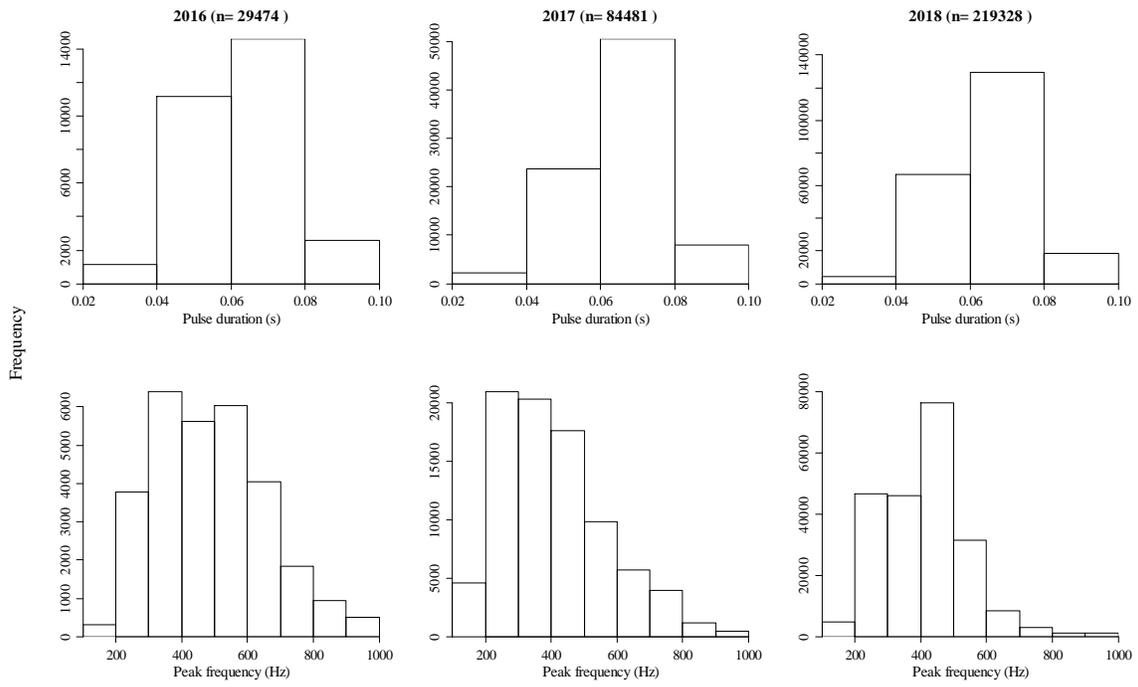


Fig. 5-1-5 The properties of sound production by Steindachner

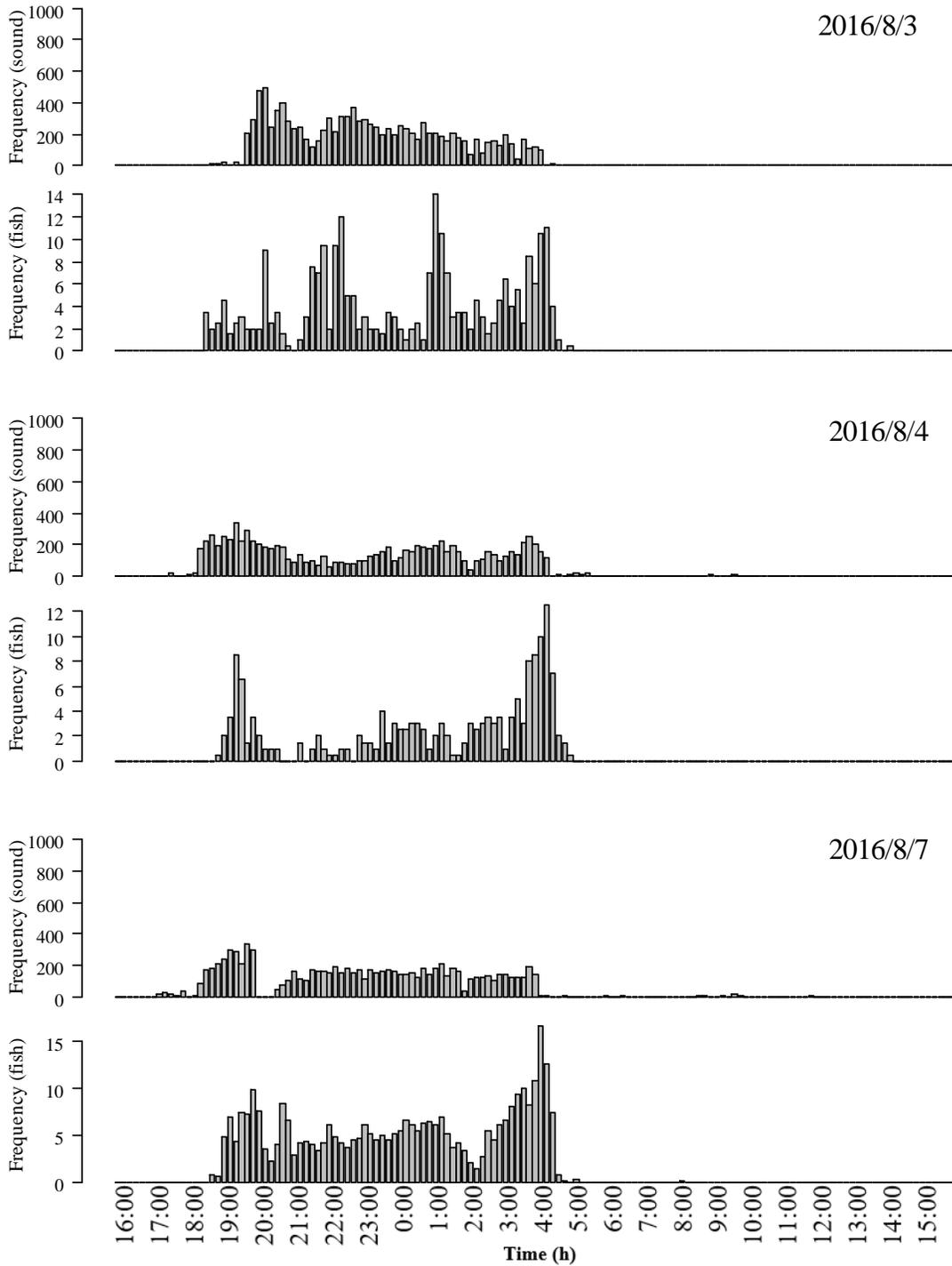


Fig. 5-1-6 Diel pattern of sound production and the number of fishes in each day in 2016.

Upper is the frequency of sound production by Steindachner. Lower is the frequency of observed fishes.

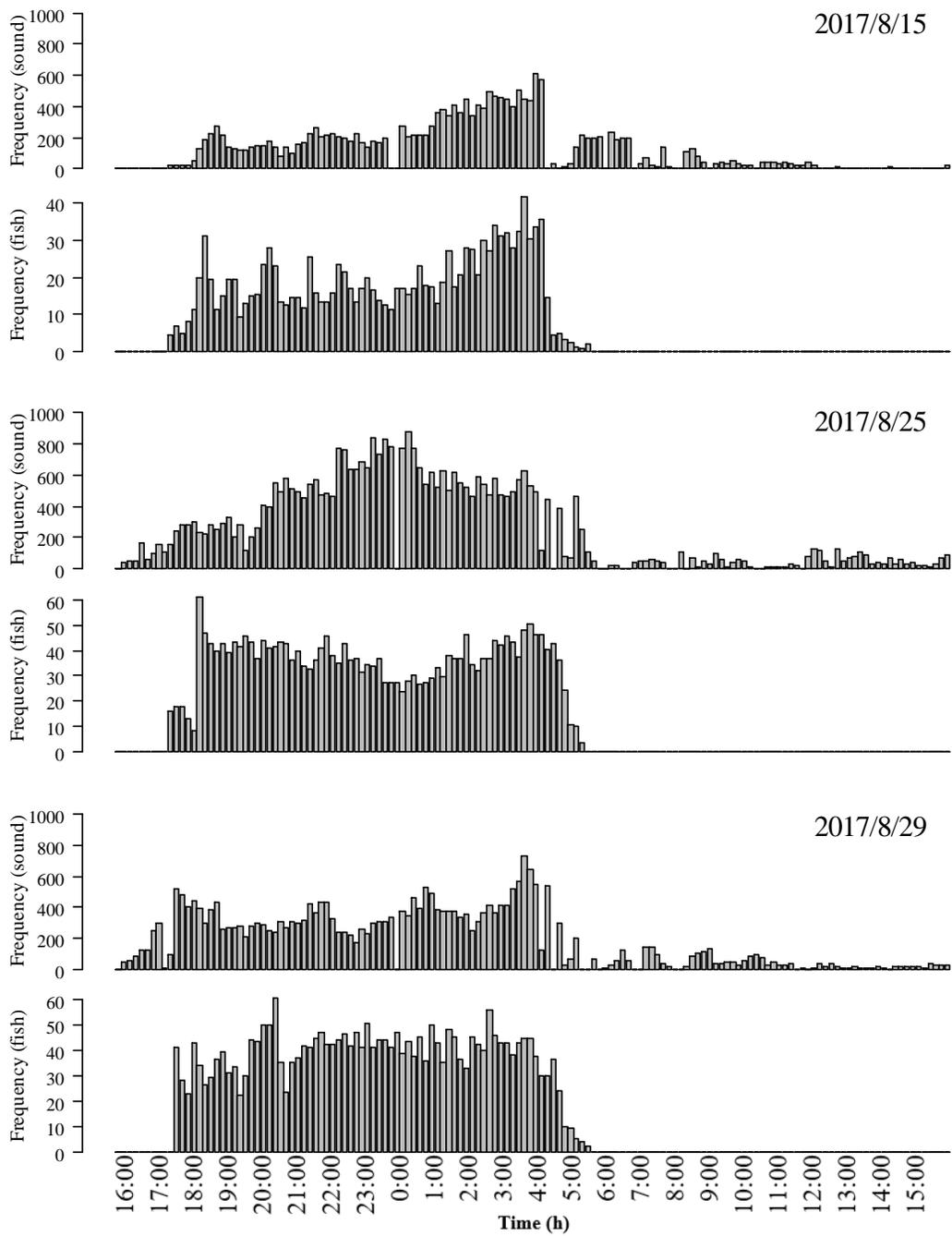


Fig. 5-1-7 Diel pattern of sound production and the number of fishes in each day in 2017.

Upper is the frequency of sound production by Steindachner. Lower is the frequency of observed fishes.

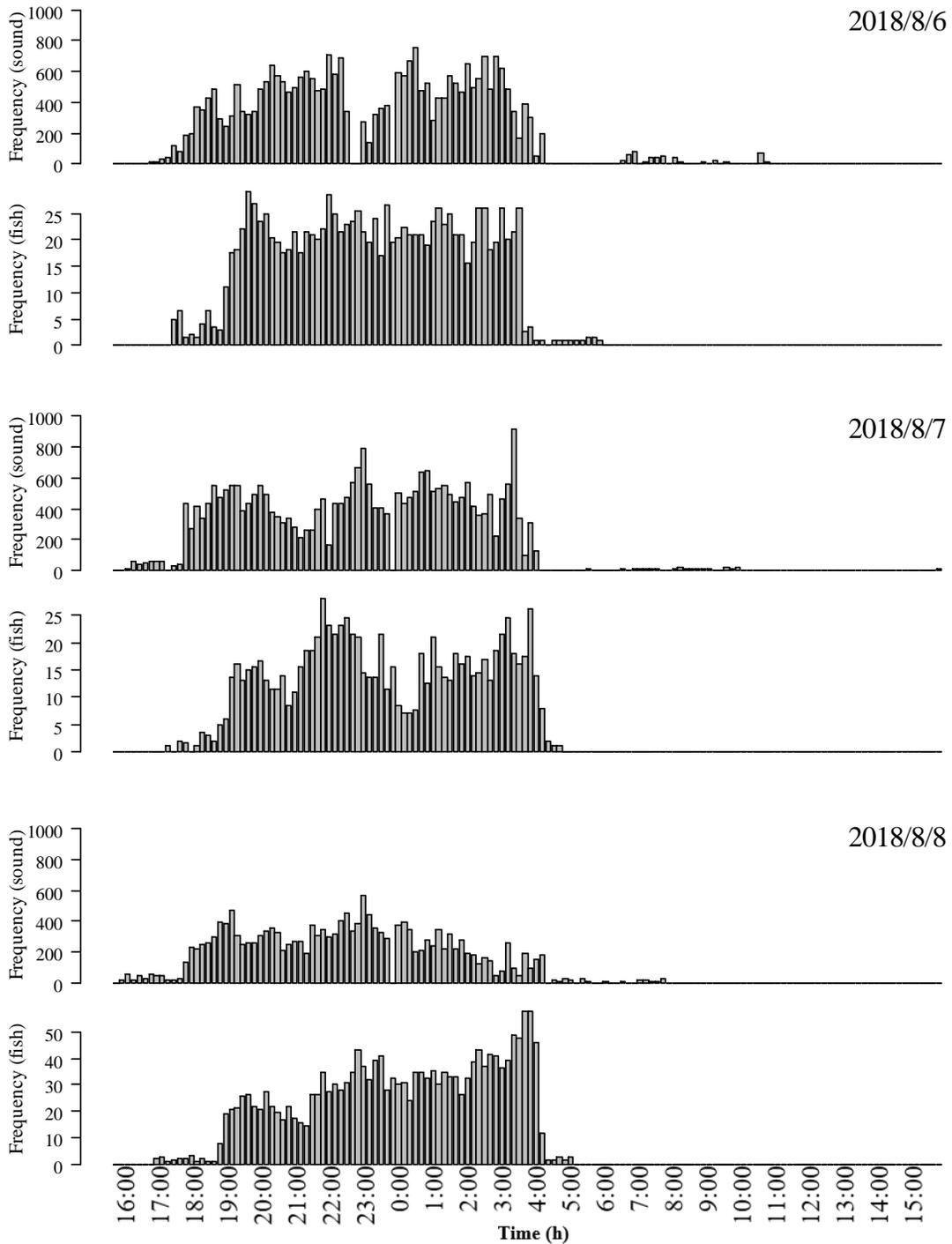


Fig. 5-1-8 Diel pattern of sound production and the number of fishes in each day in 2018.

Upper is the frequency of sound production by Steindachner. Lower is the frequency of observed fishes.

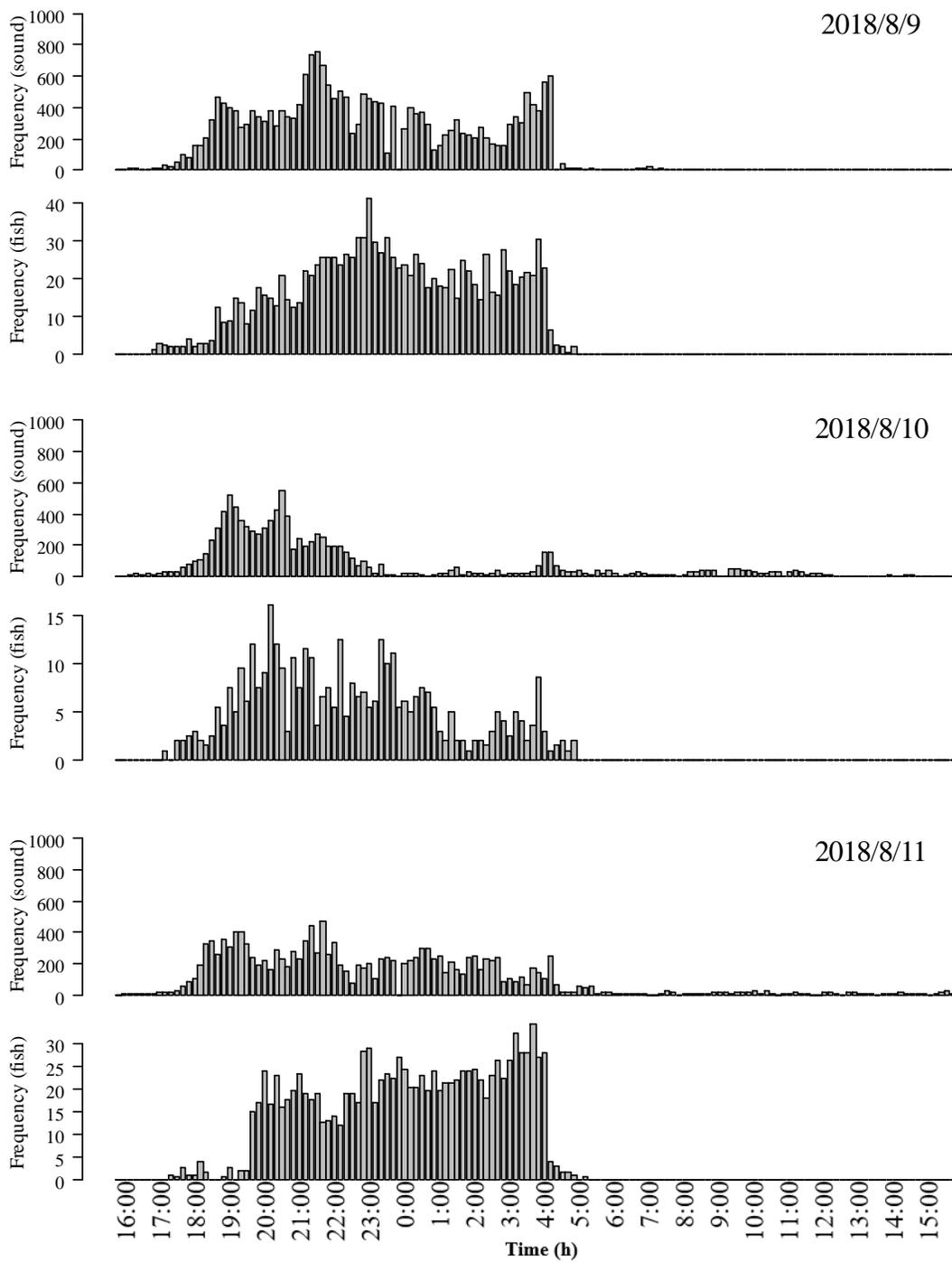


Fig. 5-1-8 (continue) Diel pattern of sound production and the number of fishes in each day in 2018. Upper is the frequency of sound production by Steindachner. Lower is the frequency of observed fishes.

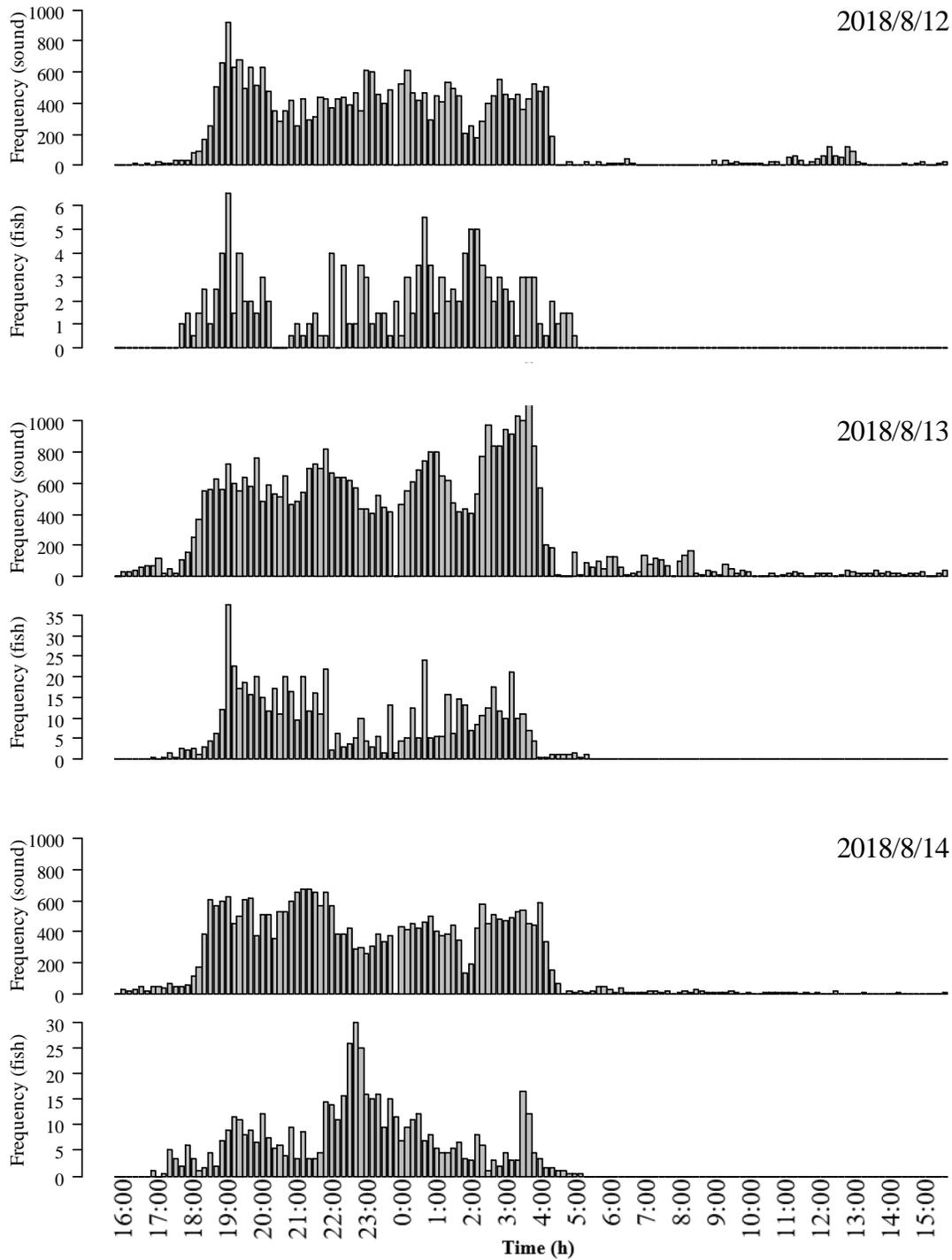


Fig. 5-1-8 (continue) Diel pattern of sound production and the number of fishes in 2018.

Upper is the frequency of sound production by Steindachner. Lower is the frequency of observed fishes.

Table 5-1-2 Correlation between sounds and fishes in each day

Day	$\rho$	$P$
2016/8/3	0.46	***
2016/8/4	0.43	***
2016/8/7	0.52	***
2017/8/15	0.74	***
2017/8/25	0.04	***
2017/8/29	0.39	***
2018/8/6	0.75	***
2018/8/7	0.77	***
2018/8/8	0.81	***
2018/8/9	0.87	***
2018/8/10	0.60	***
2018/8/11	0.71	***
2018/8/12	0.73	***
2018/8/13	0.80	***
2018/8/14	0.79	***

Spearman test (\*\*\*) < 0.001, \*\*<0.01, \*<0.05,)

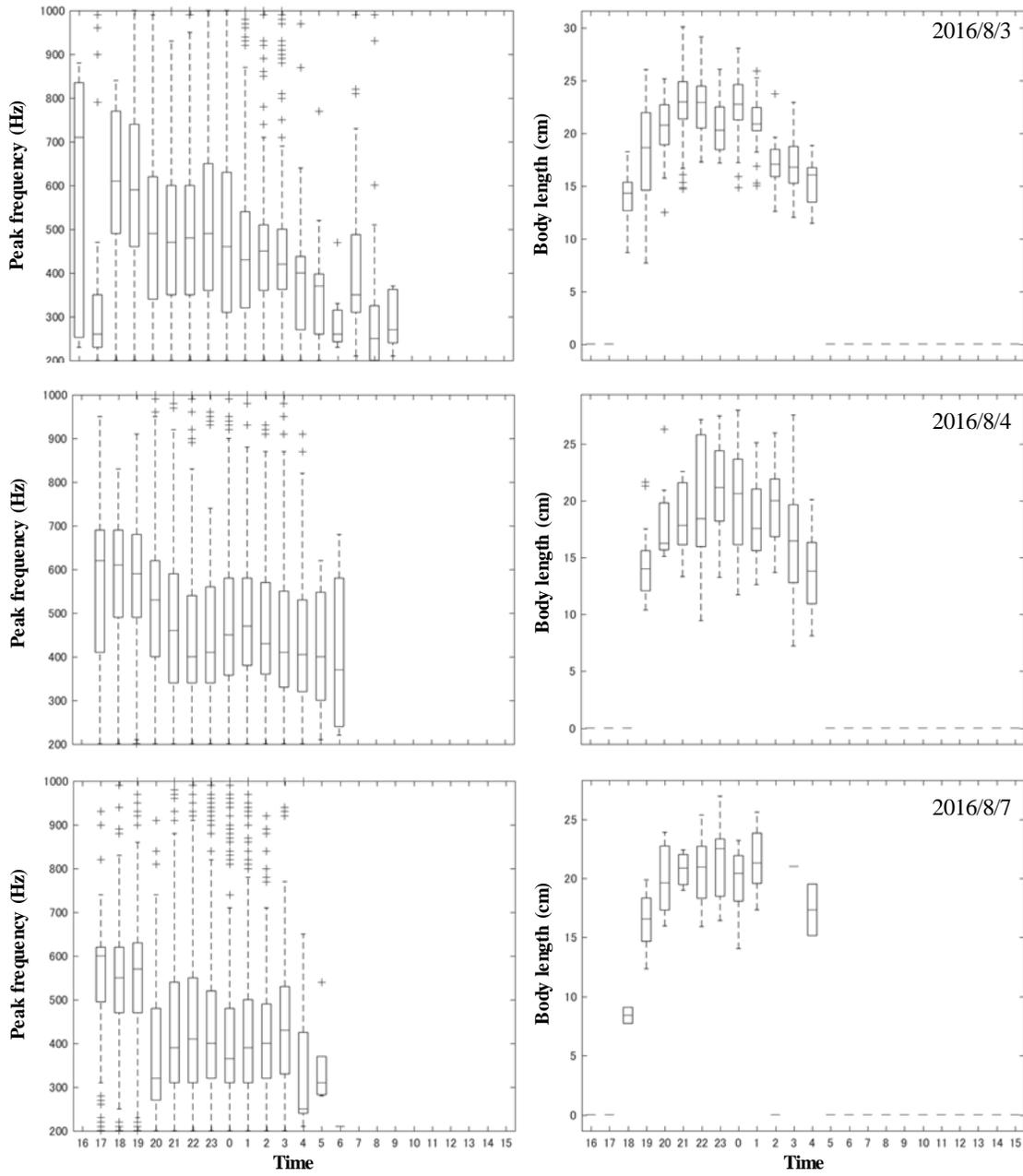


Fig. 5-1-9 Distribution of peak frequency and body size in 2016.

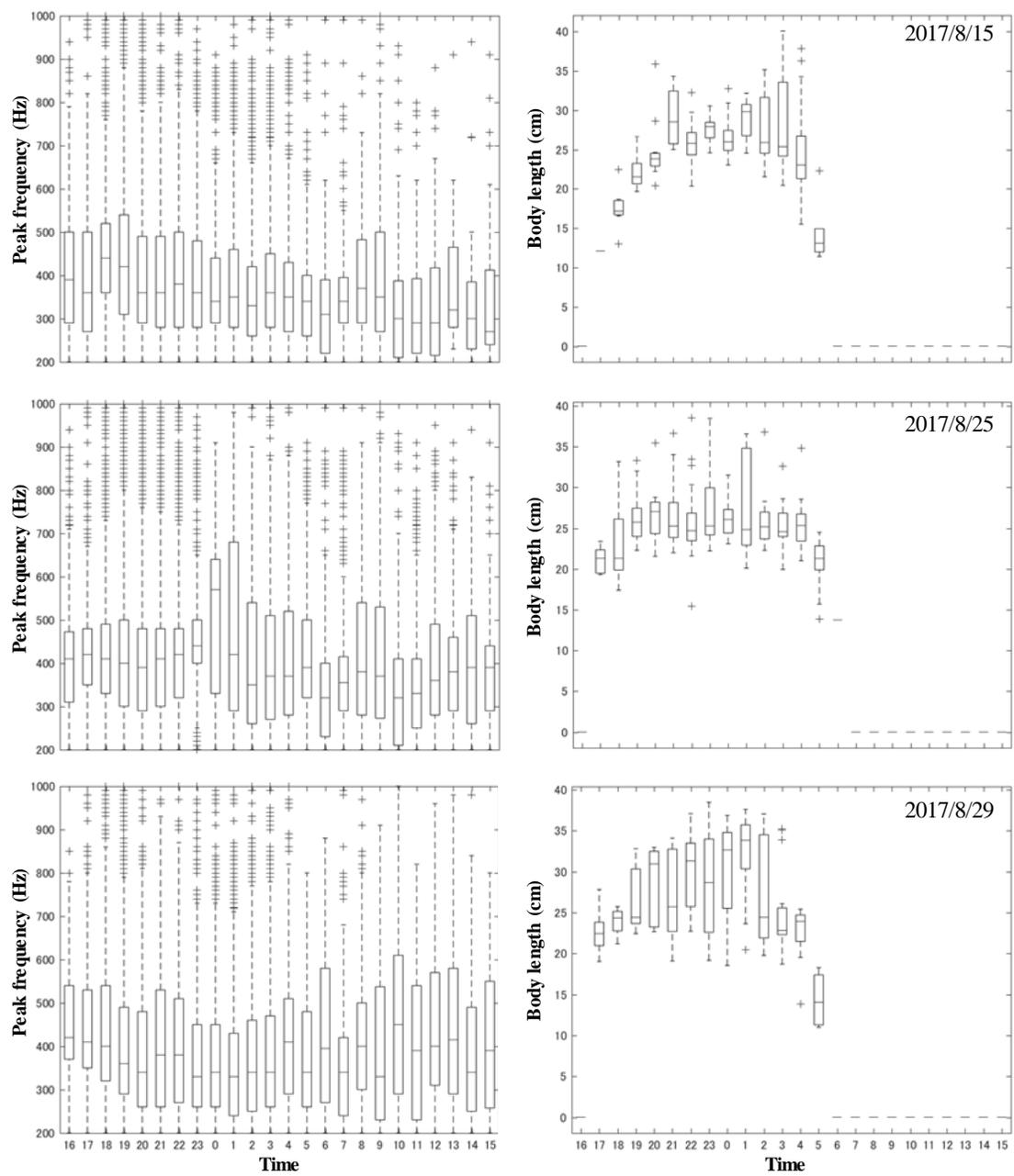


Fig. 5-1-10 Distribution of peak frequency and body size in 2017.

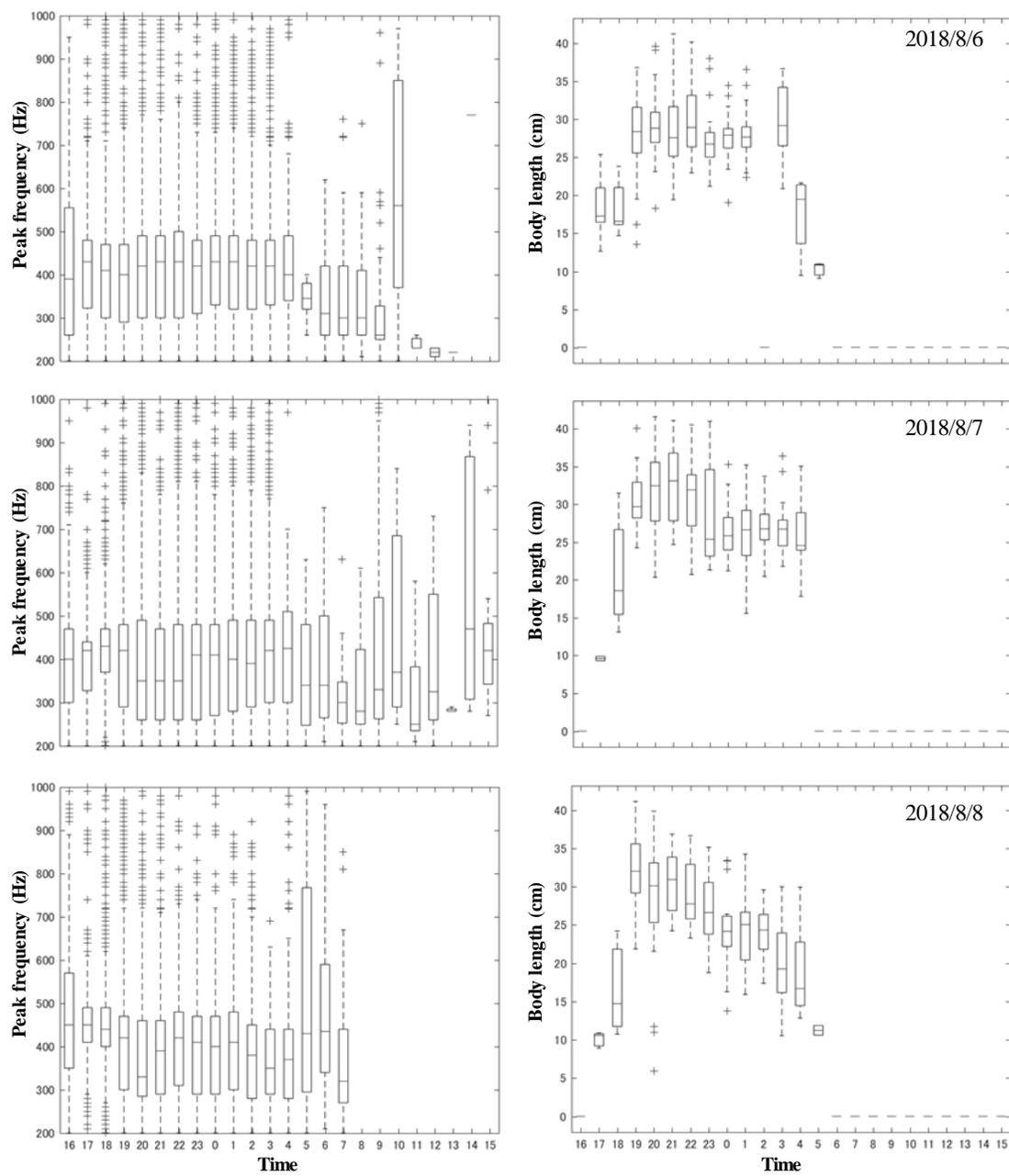


Fig. 5-1-11 Distribution of peak frequency and body size in 2018.

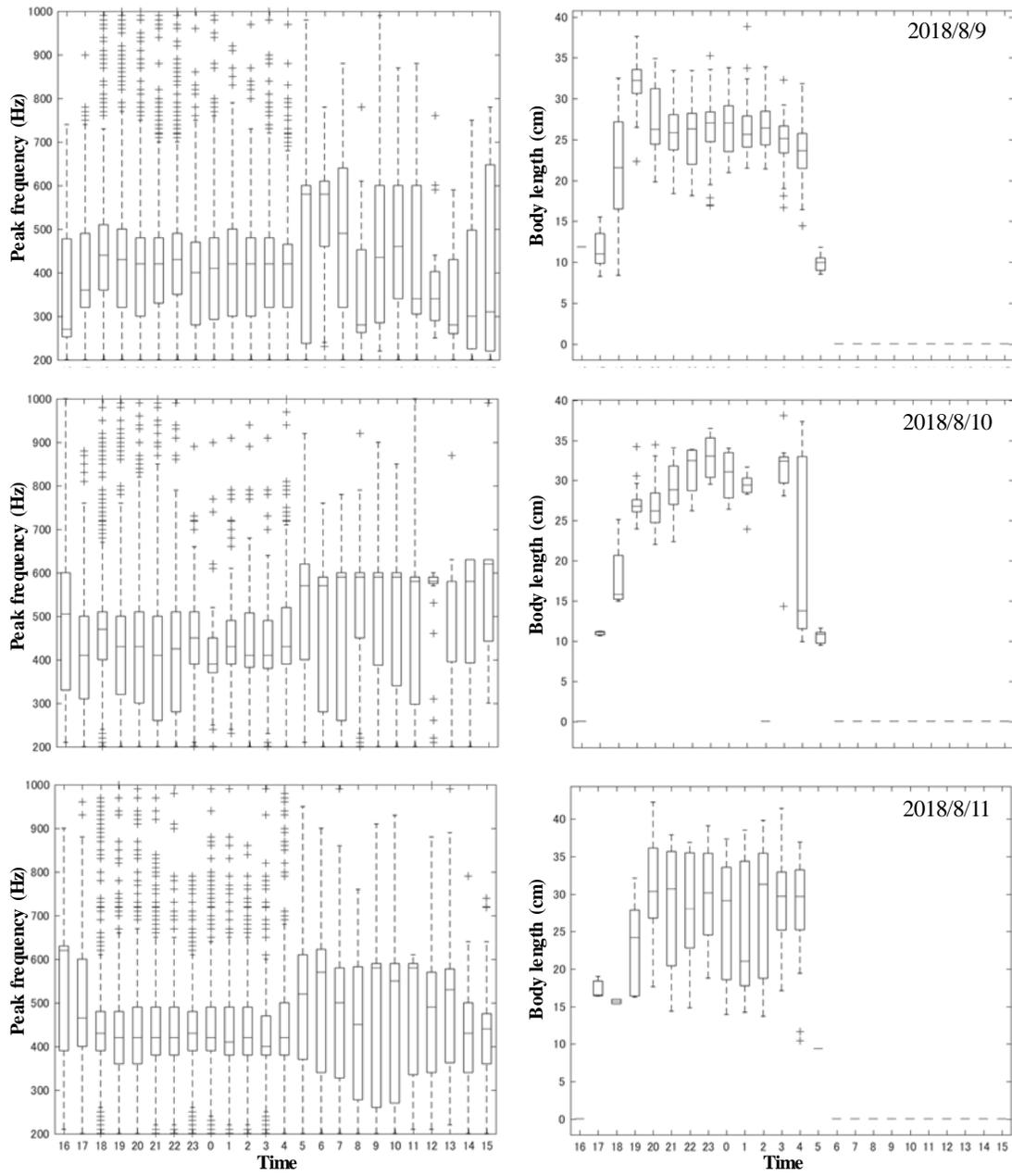


Fig. 5-1-11 (continue) Distribution of peak frequency and body size in 2018.

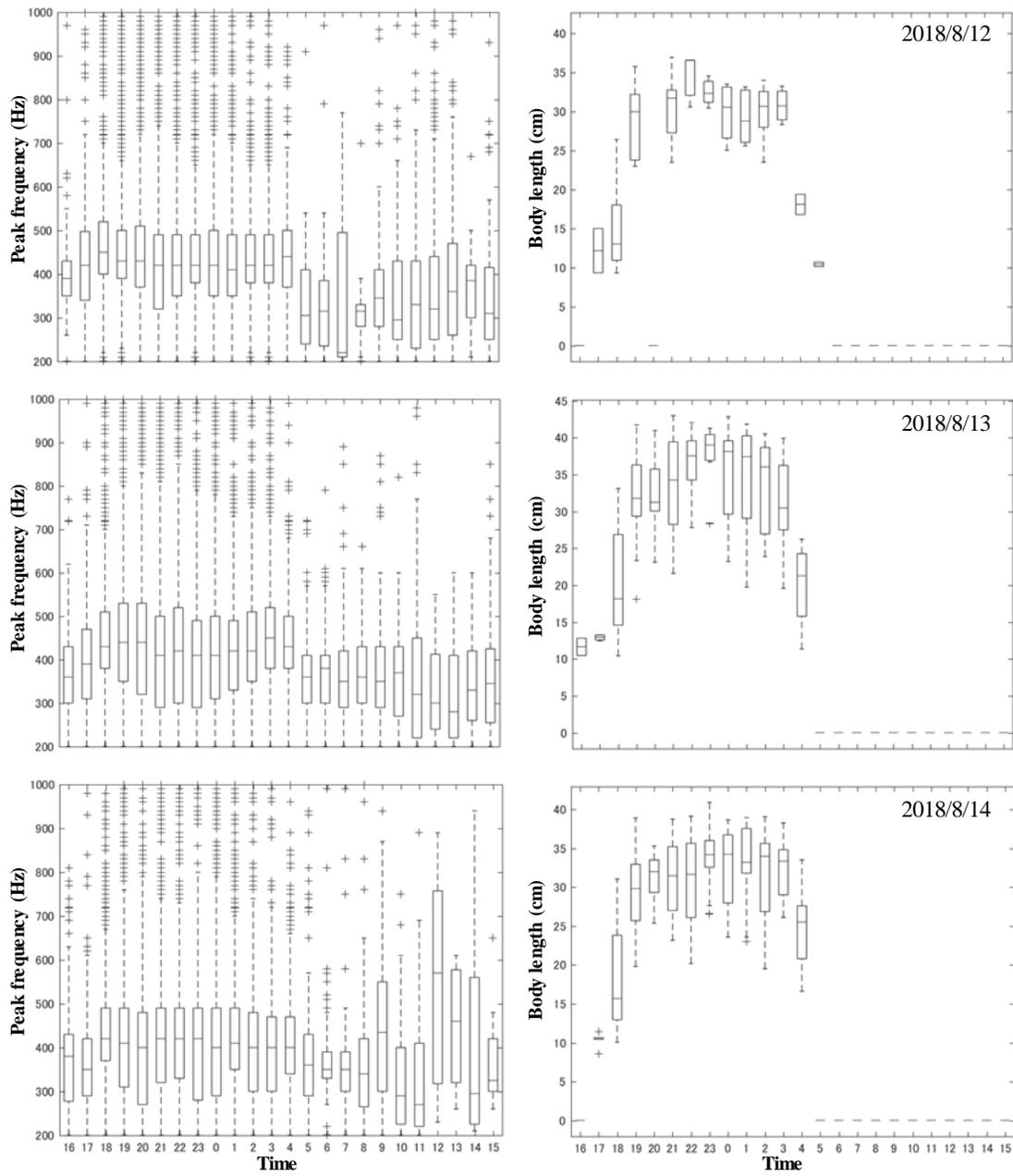


Fig. 5-1-11 (continue) Distribution of peak frequency and body size in 2018.

Table 5-1-3 Sample size of peak frequency

Time	2016/8/3	2016/8/4	2016/8/7	2017/8/15	2017/8/25	2017/8/29	2018/8/6	2018/8/7	2018/8/8	2018/8/9	2018/8/10	2018/8/11	2018/8/12	2018/8/13	2018/8/14
16:00	5	1	1	149	456	688	39	214	212	43	84	42	46	298	185
17:00	64	230	109	183	1233	1791	479	617	295	310	254	214	139	473	305
18:00	1551	1492	898	897	1579	2209	2126	2489	1644	1738	1319	1570	1759	2914	2427
19:00	1796	1296	1420	866	1386	1592	2079	2949	1924	2069	2202	1873	3871	3856	3158
20:00	1242	790	396	830	2941	1651	3227	2426	1780	2028	2204	1366	2517	3236	3016
21:00	1899	529	868	1129	3008	2261	3169	1886	1760	3731	1373	2013	2163	3971	3862
22:00	1402	621	967	1243	3963	1442	2326	2746	2174	2444	830	1124	2435	3550	2337
23:00	1125	557	653	858	3837	1480	1474	2525	1967	1845	182	992	2560	2216	1666
0:00	1378	1073	872	1403	4239	2583	3584	3193	1801	1831	88	1485	2784	3862	2673
1:00	1112	861	897	2292	3342	2194	2702	3000	1621	1429	168	1134	2535	3390	2084
2:00	782	708	736	2575	3119	2109	3583	2418	841	1182	119	1185	2112	4371	2623
3:00	815	1113	835	2845	3180	3418	2306	2691	758	2238	172	679	2666	5869	2909
4:00	127	168	25	651	1104	1060	242	138	380	1240	489	473	1196	969	1167
5:00	23	27	7	965	880	270	8	21	47	35	172	185	50	462	130
6:00	7	4	3	854	132	266	165	20	18	29	109	49	92	371	99
7:00	27	1	1	272	196	434	155	39	66	39	56	49	4	511	74
8:00	24	1	1	1168	884	458	78	65	1	21	186	53	10	470	79
9:00	5	1	1	553	132	247	57	63	1	44	181	90	116	228	50
10:00	1	1	1	207	146	347	94	12	1	98	141	75	90	59	19
11:00	1	1	1	187	126	76	3	7	1	35	149	40	170	91	22
12:00	1	1	1	258	166	126	2	6	1	29	32	74	454	105	27
13:00	1	1	1	327	141	66	2	4	1	46	21	27	132	133	7
14:00	1	1	1	441	159	93	1	7	1	13	29	41	42	118	8
15:00	1	1	1	93	154	117	1	21	1	23	13	67	76	92	8

Table 5-1-4 Sample size of body length

Time	2016/8/3	2016/8/4	2016/8/7	2017/8/15	2017/8/25	2017/8/29	2018/8/6	2018/8/7	2018/8/8	2018/8/9	2018/8/10	2018/8/11	2018/8/12	2018/8/13	2018/8/14
16000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17000	0	0	0	0	7	7	7	2	6	9	3	3	2	4	6
18000	52	0	2	9	20	8	7	7	3	2	4	2	6	3	0
19000	84	23	6	0	5	6	53	22	25	7	7	7	0	50	32
20000	48	2	0	3	4	5	55	6	30	28	7	29	0	43	24
21000	30	7	3	4	22	22	36	5	22	44	8	9	6	29	9
22000	42	8	20	2	24	3	36	20	23	47	4	6	3	8	32
23000	7	38	7	6	23	22	34	4	32	55	9	29	6	3	35
0000	87	39	7	0	5	8	34	9	9	49	4	39	7	23	27
1000	26	30	25	0	4	20	29	5	7	35	7	7	6	26	26
2000	28	58	0	8	20	27	0	34	20	26	0	50	4	26	22
3000	64	20	0	23	23	5	26	20	30	37	0	45	3	25	5
4000	8	45	2	20	20	5	4	2	25	26	5	8	2	4	8
5000	0	0	0	6	0	4	3	0	2	6	5	0	2	0	0
6000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

## 5.2 複数観測点での同時計測によるエゾメバルの鳴音の空間的差異の検証

本研究では、北海道沿岸域に生息するメバル類の代表種としてエゾメバルをモデルに、PAMによる資源モニタリングを適用する上で、生息密度や体長組成推定への可能性に関して検討するため、5.1節では、野外環境でのエゾメバルの鳴音の発生頻度の日周性や、周辺に生息する個体数との関係、またピーク周波数と出現する個体の体長の分布の関係について検証を行った。

実際にPAMによる資源モニタリングを行う際は、対象の生息域全体に複数の録音機を設置して、鳴音の発生頻度による生息密度推定を広範囲で行う必要がある。これまでPAMによる資源モニタリングに向けた研究として、ハタ科の魚類やガマアンコウ目魚類を対象に、広範囲で鳴音の計測を行い、鳴音の発生頻度の時間変化から、生息域や生態の解明が試みられている。(Wall et al. 2013)。また北米に生息する同メバル類を対象に、複数の沿岸域にて鳴音の発生頻度の分布をマッピングし、PAMによる資源量モニタリングに関する検証が行われている (Sirovic and Demer 2009, Sirovic et al. 2009)。

そこで、本研究では、PAMによる対象海域での資源モニタリングの可能性を検討する上で基礎情報となる、沿岸域でのエゾメバルの鳴音の発生頻度とそれらの日周変化について把握することを目的とした。さらに沿岸域とタワー周辺域の鳴音の発生頻度や日周性について比較し、それらの差異について考察した。また3.1節の水槽実験から得られた回帰式により、計測された鳴音のピーク周波数から体長分布を推定し、推定結果と今後の展望について議論した。

## 5.2.1 方法

### 5.2.2.1 紋別市沿岸での鳴音観察

本実験は、2018年8月21-23日に、5.1節と同様のタワー連絡橋下の海域で1か所、紋別第3港東側の沿岸域で2か所、合計3か所で鳴音の計測を行った (Fig. 5-1-1)。

沿岸域で鳴音の計測において、浮き (標識用)、水中浮き、カメラ、水中録音機、錘をロープで結合したユニットを2つ作成した (Fig. 5-2-1)。このユニットは水中に設置した際、水中録音機は海底から2 m、カメラは海底から3 m、水中浮きは海底から5 mになるように調節した。これらは、2018年8月21日10:30にタワー側 (north side of shore, 44° 20' 34.8" N, 143° 22' 44.3994" E, 水深約8 m)、と岸側 (south side of shore, 44° 19' 55.2" N, 143° 22' 37.2" E, 水深約6 m) で、防波堤から約100 m離れた沿岸域2か所に設置した (Fig 5-1-1 (b))。使用した録音機や録音設定、録音様式、およびタワー連絡橋からの設置方法やタワー水中階の観察窓から個体の観測も5.1節と同様に行った。

### 5.2.2.2 音声データの解析方法および体長分布の推定方法

録音データは、5.1節同様にSNRを利用した検出法により、鳴音の音響特性を自動抽出した。自動抽出時のフィルタ設定や、閾値の設定、周波数分析時の設定、また動画データの解析や体長抽出は5.1節と同じ設定で行った。

本研究では沿岸での資源、生活史モニタリングの検討として、ピーク周波数と体長の関係から、体長分布の推定を試みた。体長とピーク周波数の関係については以下の3.1節の水槽実験の結果から以下の式 (5.2.1) で与えられる。

$$y = -52.00x + 1335.8 \quad (5.2.1)$$

この時 $x$ が体長 (cm)、 $y$ がピーク周波数 (Hz) である。ピーク周波数から体長を求める場合は、式 (5.2.1)

を逆算した式 (5.2.2) で与えられる。

$$x = -0.02y + 25.7 \quad (5.2.2)$$

本研究では式 (5.2.2) を用いて, 音響特性の抽出から得られたピーク周波数から体長を算出した.

## 5.2.2 結果

### 5.2.2.1 観測地点による音響特性の差異

タワー連絡橋下，および沿岸域で計測されたエゾメバルの鳴音の音響特性について Table 5-2-1 に，また 21，22 日を合計した音響特性の分布を Fig. 5-2-2 に示す．2 日間の鳴音の発生回数はタワー連絡橋下が一番多く約 23,859 回に対し，沿岸（タワー側）では 21 日で 1,486 回，沿岸（岸側）では 1,228 回で，沿岸の観測点の間ではあまり差が見られなかった．パルス幅を見ると，タワー連絡橋下では  $0.076 \pm 0.012$  s に対し，沿岸（タワー側）では  $0.083 \pm 0.012$  s，沿岸（岸側）では  $0.085 \pm 0.013$  s で沿岸のほうがパルス幅が広い傾向があった．ピーク周波数ではタワー連絡橋下が  $360.0 \pm 116.5$  Hz，沿岸（タワー側）が  $418.6 \pm 135.3$  Hz，沿岸（岸側）が  $402.9 \pm 176.1$  Hz で，沿岸側のほうがタワー連絡橋下より高い傾向が見られた．

タワー連絡橋下，沿岸（タワー側と岸側），3 か所で観測した鳴音の発生頻度の時間変化について Fig. 5-2-3 示す．タワー連絡橋下では 5.1 節で見られたようなまづめ時（19:00 頃や 4:00 頃）に発生頻度のピークが確認され，夜間を中心として発生していた．岸（タワー側）では，夕まづめ時から 1 時間遅れた 20:00 前後に発生頻度のピークが見られ，夜間を中心として発生していた．また 11:00 付近でも鳴音の発生頻度が増加するような傾向が見られた．沿岸（岸側）では，タワー連絡橋下や，沿岸（タワー側）で見られたようなまづめ時のピークは確認できず，11:00 付近で増加し，昼間を中心として発生する傾向が見られた．

### 5.2.2.2 音響特性による体長分布の推定

本研究で観測点ごとに得られたピーク周波数と体長分布（沿岸のデータは式 (5.2.2) から与えられた推定体長の分布）の時間変化について，Fig. 5-2-4 に示す．タワー連絡橋下では，5.1 節で得られた結果同様に，夕まづめ時から夜間にかけてピーク周波数が低い方に，体長が大きい方に推移する傾向が見られた．沿岸（タワー側）では，ピーク周波数の分布は，約 15-20 cm の範囲で変化が少ない傾向が見られた．沿岸（岸側）では，タワー連絡橋

下と同様に夕まづめ時から夜間にかけてピーク周波数の分布が変化する傾向が見られた。  
体長分布については夕まづめ時付近が 15-20 cm，夜間は 17-20 cm に推移した。

### 5.2.3 考察

本研究において、タワー連絡橋下と沿岸域での鳴音の観測を行ったところ、観測点ごとに音響特性の分布や発生頻度に違いが見られた。鳴音の音響特性の分布では、タワー連絡橋下は発生頻度が高く、ピーク周波数が低くパルス幅が短い傾向があり、沿岸域（タワー側、岸側）では発生頻度が低く、ピーク周波数が高く、パルス幅が長い傾向があった。タワー周辺は、駆集効果を目的としたコンクリート等の構造物が設置されているため、多くの底魚類の生息域となっている。そのため本研究で観測した沿岸域より、岩場や割れ目が多く、大型個体の縄張り形成がしやすい。一方観測した沿岸域は、岩礁域から少し離れ砂地が入り混じっており、岸にかけて本種が定着するための基質が少なくなる。発音魚における鳴音の発生頻度は、生息場所の環境に応じて変化し、特に生息環境として適した場所での発生頻度が多いことが知られる (Nelson et al. 2011, Wall et al. 2013)。また 5.1 節にて、鳴音の発生頻度が多いほど個体数も増加する傾向が見られたことや、3.1 節の体長とピーク周波数の関係から、タワー連絡橋下と沿岸の観測点のエゾメバルの生息数や体長分布の違いが影響したと考えられる。これらのことから、環境の違いにより、生息数の違いや体長分布の違いを生じ、鳴音の発生頻度やピーク周波数の分布が異なると予想された。

エゾメバルの体長とピーク周波数から、沿岸の観測点において式 (5.2.2) により、体長分布の時間変化を推定した。得られた体長分布の変化は、沿岸域ではあまり変化が見られず、タワー連絡橋下のものより、全体的に小さい傾向があった。3.1 節では体長 20 cm 以下の個体で実験を行っており、本研究で体長推定に用いた回帰式では、体長約 20 cm までしか推定できていない。5.1 節の考察で触れたように、今後水槽実験で大型のエゾメバルを用いて、ピーク周波数と体長の関係を把握することは、大型個体を含めた正確な体長推定を行う上で必要である。また、今後各観測点での潜水観察や釣獲等によるサンプリング調査による体長計測を行い、体長推定の結果と比較することは、PAM による体長分布の推定精度を検証する上で重要である。

今後鳴音による生息密度マッピングを行うために、5.1 節でも課題としてあげているよう

に、エゾメバルの一個体あたりの鳴音の発生頻度および、それらの音圧レベルの計測が必要である。これらを基に観測範囲及び観測確立を算出し、沿岸で得られた発生頻度に当てはめることで、録音機周辺の生息密度の推定に応用することができる。エゾメバル個体に対して、装着型の小型録音機の取り付けによる計測や、ステレオ録音機による複数チャンネルの位相差を利用した計測により、本種の音圧レベルや水中録音機の測定範囲を把握することで、複数の沿岸域での生息密度推定の実現につながる。

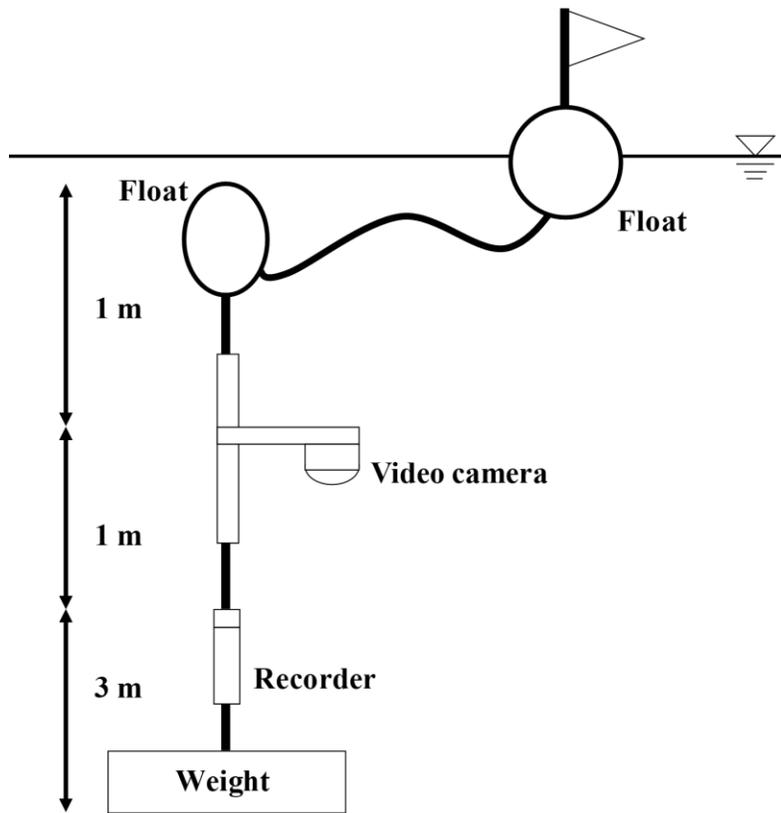


Fig. 5-2-1 Composition of underwater hydrophone set up in the water column, showing relative location of hydrophone, video camera, mid water float and surface float.

Table 5-2-1 Sound property for each location

Day	Location	The number of sound	Pulse duration (s)	Peak frequency (Hz)
2018/8/21	Tower	11024	0.076±0.012	368.8±119.1
	Shore (north)	936	0.083±0.012	402.1±135.0
	Shore (south)	690	0.087±0.013	383.3±170.0
2018/8/22	Tower	12835	0.075±0.013	352.5±113.7
	Shore (north)	550	0.084±0.013	446.3±131.3
	Shore (south)	538	0.083±0.013	427.5±182.0
All	Tower	23859	0.075±0.013	360.0±116.5
	Shore (north)	1486	0.083±0.012	418.6±135.3
	Shore (south)	1228	0.085±0.013	402.9±176.1

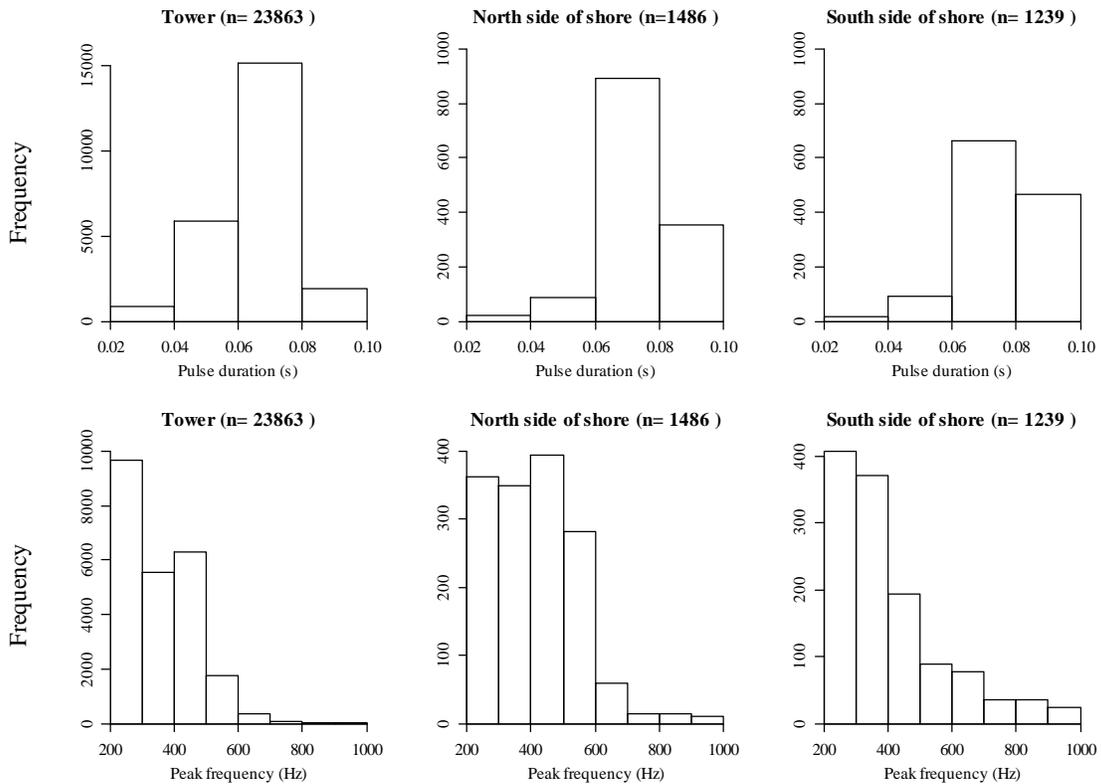


Fig. 5-2-2 The properties of sound production at the tower, north side of shore and south side of

shore.

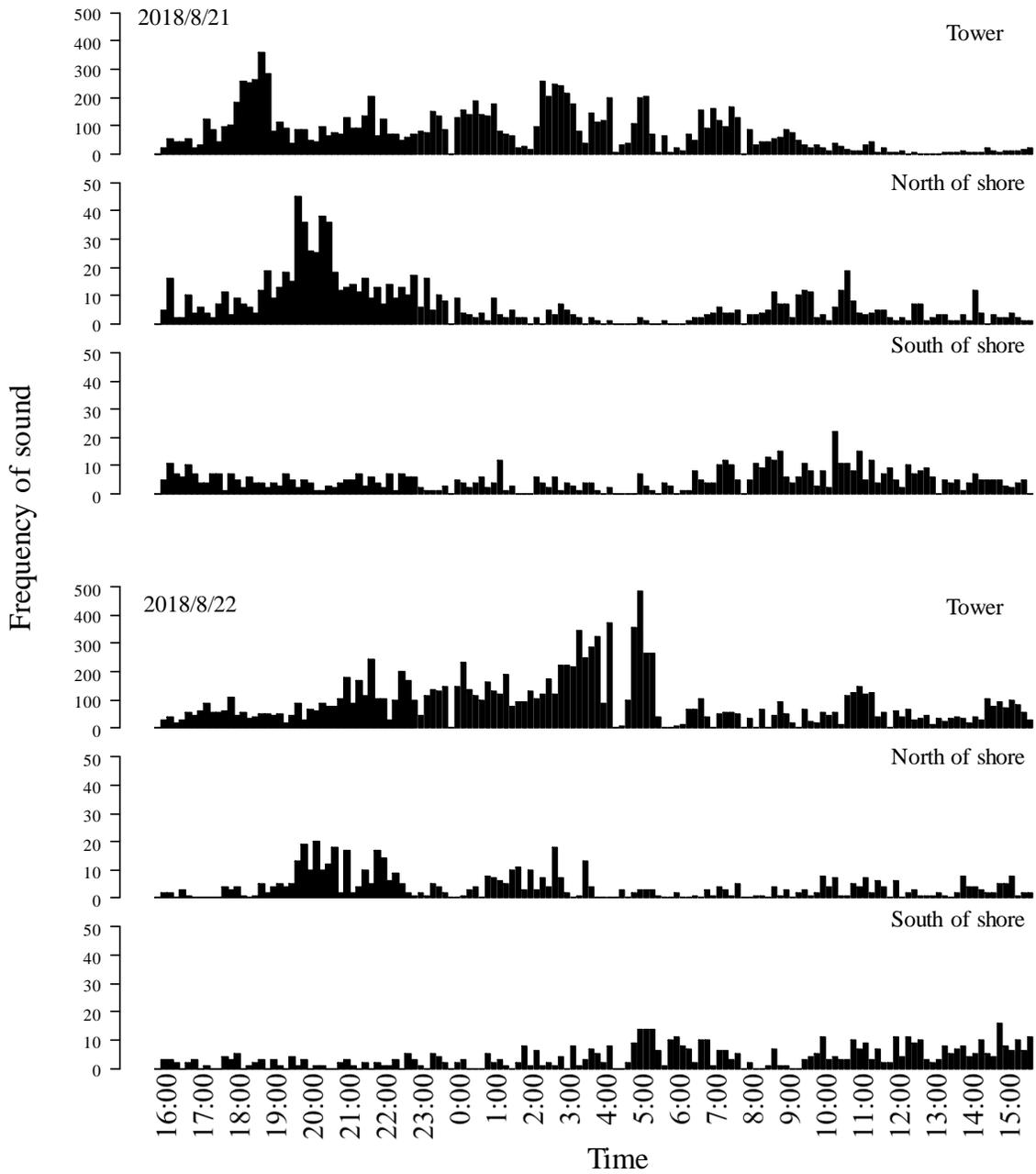


Fig. 5-2-3 Diel pattern of sound production and the number of fishes for each location.

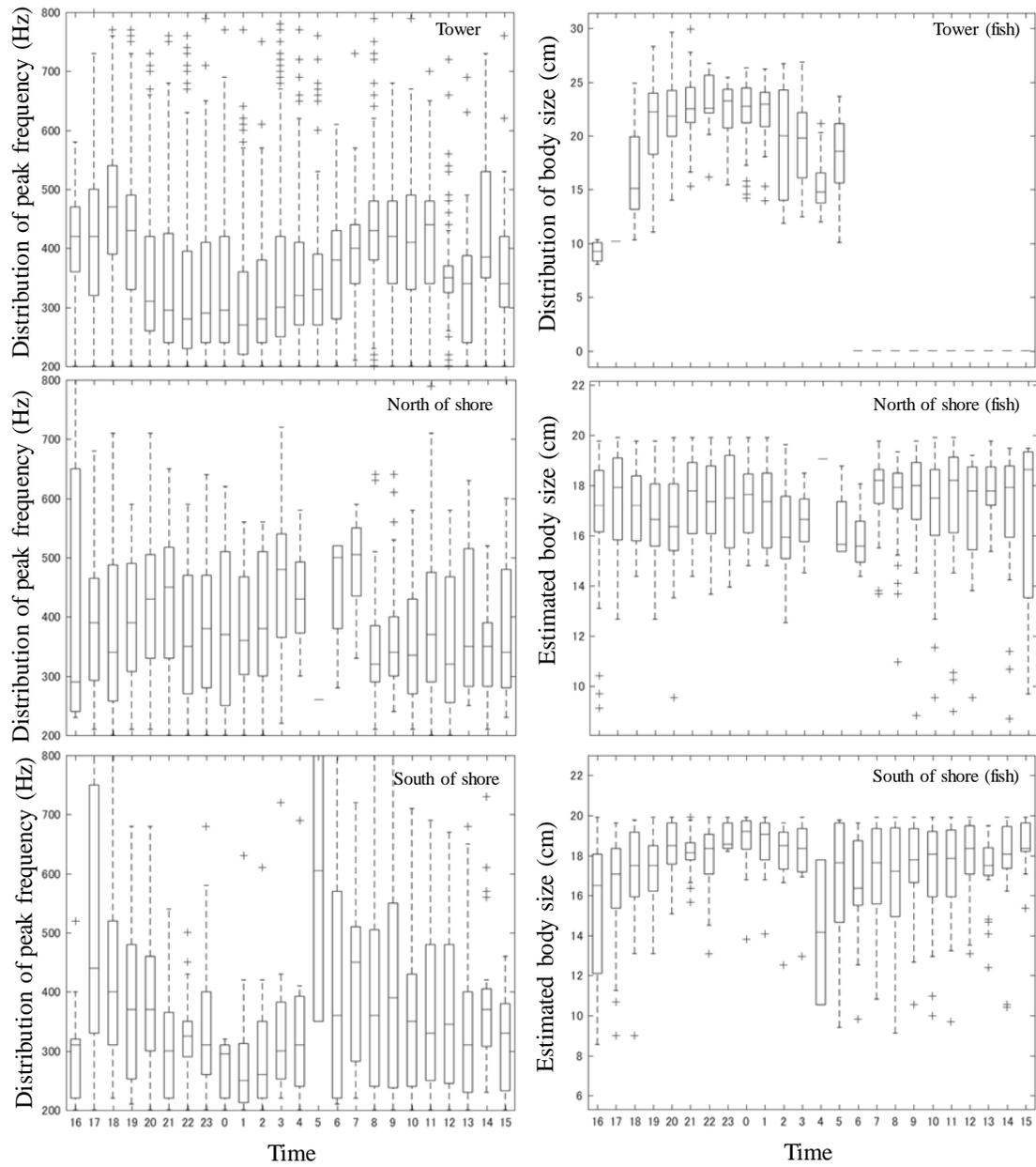


Fig. 5-2-4 Distribution of peak frequency, body size and estimated body size in 2018/8/21.

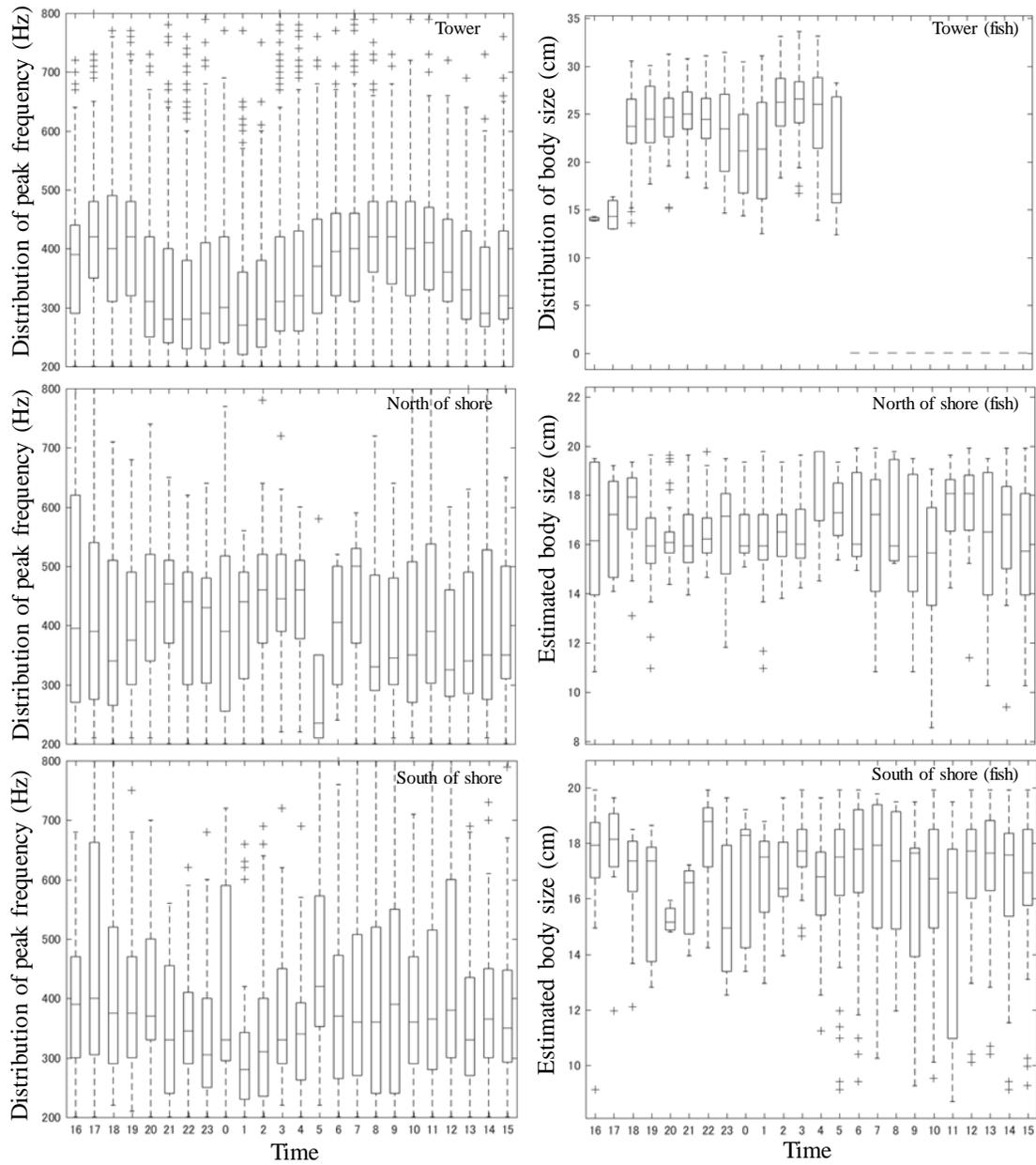


Fig. 5-2-4 (continue) Distribution of peak frequency, body size and estimated body size in 2018/8/22.

## 第6章 総合考察

本論文では、カサゴ目魚類を対象とした PAM による資源・生態モニタリングの実現の可能性の検討を目的として、水槽実験や野外実験を通して、各種モニタリングの上で必要となる情報を取得し、実現の可能性を検証してきた。本章では PAM のモニタリングの適用課程 (Fig. 6-1) を踏まえながら、章ごとに、それらの要約と問題点や今後の課題点について議論する。

魚類を対象とした PAM による資源、生態モニタリングは、欧米圏でもまだ確立されていおらず、モニタリングの実現に向けた研究が進められている。国内でも、発音魚の存在はいくつか確認されているが、PAM によるモニタリングを意識した研究は数少ない。その中本研究は、魚種のバリエーションが少なく底魚類の生息数も多い、北海道の沿岸域に着目し、カサゴ目魚類のうち、エゾメバル、キツネメバル、アイナメを対象とし、メバル類への生息密度や体長組成の推定等の資源モニタリング、またアイナメ類への産卵生態の推定等の生態モニタリングの適用を目的として行ってきた。本研究の結果から、国内で報告例がなかったカサゴ目魚類 3 種に対し、PAM の適用する上で基礎情報となる、発音能力および音響特性の記載を行い、メバル類、およびアイナメ類特有の音響特性について言及した。また、既に報告例のあるカサゴ目魚類 (ホウボウ類、カサゴ等) と比較しても、鳴音の音響特性が異なることが確認された (Amorim 2006, Zhang et al. 2015)。これらの記載により、今後国内外に生息するメバル類やアイナメ類への、PAM による各種モニタリングへの適用や、沿岸域に生息する他魚種との音響特性の違いを把握し、魚種判別を行う上で最も重要な情報を提供することができた。

アイナメでは、PAM による産卵生態モニタリングの可能性を検討するため、産卵期中の鳴音の音響特性や発生頻度、また鳴音の音響特性と卵保護中の行動との関係について観察を行った。本研究の結果から、PAM による本種の産卵生態モニタリングのための基礎情報である、産卵期中の鳴音の音響特性を把握し、夜間を中心とした鳴音の発生が見られるこ

とを確認した。発音魚の多くは、産卵期と産卵期前後で、鳴音の発生頻度や日周性が変化する (Connaughton and Taylor 1995, Wall et al. 2013)。今後産卵期前後で本種の鳴音の計測し、発生頻度や日周変化を把握することは、漁期・漁場制限等の資源管理上重要である、産卵期の推定や産卵場の検知につながる。

本研究の結果から、産卵行動が見られた夜間は、主に産卵床に定着し、単発型を発生させながら卵保護を行う習性が示唆された。そのため、PAMにより卵保護中の行動の推定や産卵床における成魚の存在を把握できる可能性がある。またアイナメを対象に、複数チャンネルの位相差を利用した鳴音の方位検出を行い、鳴音が発生した位置の特定が試みられている (Yamato et al. 2018)。これらの結果から、沿岸域に点在して産卵床を形成するアイナメ雄個体を別々に行動モニタリングを行うことは、来遊した成魚の資源量を予測する上で有効である。また、産卵行動やカップリング前の求愛行動と鳴音の音響特性の関係を把握することは、PAMにより直接的な産卵行動をモニタリングする上で重要である。今後、産卵期中の雌雄を組み合わせた水槽実験や、野外環境での鳴音計測と産卵行動や求愛行動の観察により、産卵行動中特有の鳴音を把握することで、産卵行動推定による本種の産卵量や将来的な資源量の推定につながる。

エゾメバルでは、PAMによる資源モニタリングの可能性を検討するため、野外環境での鳴音の発生頻度と観察される個体数との関係や、ピーク周波数と体長の分布の関係を観察した。本研究の結果から、PAMによる生息密度推定を行う上で基礎情報となる、野外環境でのエゾメバルの鳴音の音響特性と発生頻度を把握することができた。また本種の鳴音の発生頻度と観察される個体数の間には、強い正の相関が見られ、PAMによる資源モニタリングの有効性が示唆された。PAMによる資源モニタリングの応用を目的とした研究の中で、野外に生息する実際の個体数と鳴音の発生回数を用いて評価した例は少なく、本研究は定量的な資源量推定を検討した数少ない研究に位置付けられる。また、PAMによる生息密度推定は、野外環境で得られた鳴音の発生頻度に対し、一個体あたりの鳴音の発生頻度と水中録音機の測定範囲を適用し、密度換算することで得られる (Akamatsu et al. 2018)。今後、

装着型の小型水中録音機を利用した一魚あたりでの鳴音の発生頻度の計測や音圧レベルの計測、また周辺海域のノイズレベルや録音機器の感度検証により測定範囲を明らかにする (Gannon 2008) ことは、本種を対象とした生息密度推定の実現につながる。さらに、PAM による生息密度推定を利用した資源モニタリングとして、ポイントトランセクト法 (対象海域に対し複数の観測点を設け、それぞれの生息密度を求めて、海域全体の資源量を推定する) による推定法が提案されている (Marques et al. 2013)。本研究の結果から、沿岸域においても、鳴音の発生頻度や日周変化が確認されており、生息密度推定への有効性が確認されている。今後 PAM による生息密度推定の実現により、対象海域での資源量推定も早急に提供できると考えられる。

また本研究の結果から、体長とピーク周波数の間に負の相関が見られ、野外環境においても、相関に応じた分布の変化が見られた。野外環境で体長組成推定を試みた研究例は少なく、本研究は PAM による体長組成の推定を検討した重要な研究である。また沿岸で計測した結果から、3.1 節で得られたピーク周波数と体長の回帰式により、体長組成の分布を推定することができた。これらの結果から本種の資源状態を正確に把握し、適切な資源管理を行う上で重要な PAM による体長組成推定の可能性が示された。また同様の発音機構をもつメバル類に対しても、ピーク周波数と体長に負の相関が見られる可能性が高く、他魚種への PAM による体長組成推定の応用が期待される。本種を対象とした PAM による体長推定を実際に適用する上で、本研究で得られた体長の推定式や体長組成分布の妥当性を検証する必要がある。今後、鳴音の計測に加え、録音機周辺の個体のサンプリングや水中カメラや潜水による観察により体長を計測し、推定結果と比較することで推定精度の検証ができる。また本研究で作成した回帰式は、3.1 節で用いた供試魚が約 20 cm 以下の個体であったため、大型の個体を対象とした体長推定が難しい。大型個体を中心に水槽実験での録音を行い、3.1 節同様に音響特性と鰾や発音筋の大きさとの関係を調べることは、PAM による正確な魚体長推定を実現する上で重要である。

本研究で行った PAM によるモニタリングの検討方法は、本研究で扱ったエゾメバル、キ

ツネメバル、アイナメのみならず、同メバル類やアイナメ類、また同様の行動生態が見られるようなカサゴやカジカ、ホテイウオ、ホッケ等沿岸性の商業的価値の高い底魚類に対しての適用が可能であると考えられる。PAMによる資源・生態モニタリングは広範囲かつ連続的に情報を提供できる特徴をもつことから、底魚資源へのPAMによる各種モニタリングの適用は、連続的な資源情報の提供や対象海域の魚種別の生息分布、また社会構造や種間構造を踏まえた包括的な資源管理への応用等も期待される。以上、本研究で得られた知見は、メバル類やアイナメを対象とした資源・生態モニタリングを検討する上で有用であると同時に、各章で示した課題の克服により、カサゴ目魚類を含んだ底魚類のPAMによる各種モニタリングの実現に寄与すると考えられる。

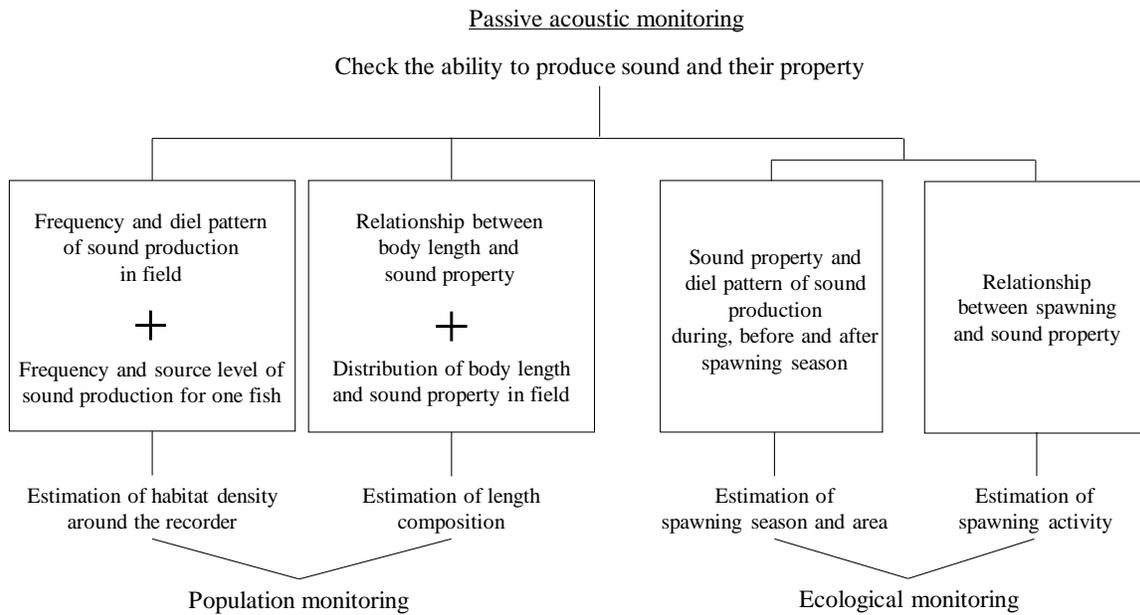


Fig. 6-1 Process for applying passive acoustic monitoring.

## 謝辞

本論文の作成に当たり、主査として多くのご助言と多大なるご協力を頂きました、北海道大学大学院水産科学研究院教授木村暢夫博士に謹んで感謝の意を表します。同時に、副査として有益なご指導を多数いただきました、同教授藤森康澄博士に深い感謝の意を示します。また同准教授安間洋樹博士には、研究遂行から論文作成に至るまで、終始ご指導を承りました。ここに心より深い感謝の意を示します。

本研究を遂行するにあたり、実験の構築、論文作成に関して多大なご指導、ご助言を頂きました国立研究開発法人水産研究・教育機構中央水産研究所赤松友成博士に深い感謝の意を示します。

白尻における水槽実験や野外実験では、北方生物圏フィールド科学センター准教授宗原弘幸博士にご指導、ご協力を頂きました。ここに深い感謝の意を示します。同時に野外実験でご協力頂きました北海道大学北方生物圏フィールド科学センター水圏ステーション白尻水産実験所の院生、学生諸氏にお礼申し上げます。

紋別市沿岸での野外実験では、実験の構築や遂行にあたりご指導、ご協力を頂きました、紋別市観光推進室主事片倉靖次博士に、深い感謝の意を示します。また実験の遂行や研究にあたり、ご指導いただきました紋別市建設部港湾課岩本勉之博士に、深い感謝の意を示します。また同時に野外実験でご協力を頂きました、紋別市建設部港湾課およびオホーツク・ガリコタワー株式会社の職員の方々に、深い感謝の意を示します。

研究を遂行するにあたり、ご助言、ご批評を頂きました北海道大学大学院水産科学研究院前川和義助教に、深い感謝の意を示します。また同助教高橋勇樹博士には、公私にわたってご助言を頂きました。ここに深い感謝の意を示します。北海道大学大学院水産科学院水産工学講座の卒業生ならびに院生、学生諸氏には、研究遂行や公私にわたる多大なご協力を頂きました。ここにお礼申し上げます。

最後に、研究生活を続けるにあたり、精神的、経済的に協力してくれた著者の両親と、

懇親的に支え続けてくれた妻に感謝いたします。

## 参考文献

Akamatsu, T., Okumura, T., Novarini, N., Yan, H. Y. (2002), Empirical refinements applicable to the recording of fish sounds in small tanks. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 112(6), 3073-3082.

赤松友成, 今泉智人, 高橋竜三. (2018), 自動録音装置による複数種の地図化, *海洋音響学会誌*, 45(3), 110-113.

Almada, V. C., Amorim, M. C. P., Pereira, E., Almada, F., Matos, R., and Godinho, R. (1996), Agonistic behaviour and sound production in *Gaidropsarus mediterraneus*, (Gadidae). *Journal of Fish Biology*, 49(2), 363-366.

尼岡邦夫, 仲谷一宏, 矢部衛. 北日本魚類大図鑑(北日本海洋センター 北海道, 1977), pp. 139.

Amorim, M. C. P., Fonseca, P. J., Almada, V. C. (2003), Sound production during courtship and spawning of *Oreochromis mossambicus*: male–female and male–male interactions. *Journal of fish biology*, 62(3), 658-672.

Amorim, M. C. P. (2006), Diversity of sound production in fish. *Communication in fishes*, 1, 71-104.

Amorim, M. C. P., Vasconcelos, R. O. (2008), Variability in the mating calls of the Lusitanian toadfish *Halobatrachus didactylus*: cues for potential individual recognition. *Journal of Fish*

Biology, 73(6), 1267-1283.

Amorim, M. C. P., Pedroso, S. S., Bolgan, M., Jordão, J. M., Caiano, M., Fonseca, P. J. (2013), Painted gobies sing their quality out loud: acoustic rather than visual signals advertise male quality and contribute to mating success. *Functional Ecology*, 27(2), 289-298.

Barber, S. B., Mowbray, W. H. (1956), Mechanism of sound production in the sculpin. *Science*, 124(3214), 219-220.

Barimo, J. F., Fine, M. L. (1998), Relationship of swim-bladder shape to the directionality pattern of underwater sound in the oyster toadfish. *Canadian Journal of Zoology*, 76(1), 134-143.

Bass, A., Andersen, K. (1991), Inter-and intrasexual dimorphisms in the vocal control system of a teleost fish: motor axon number and size. *Brain, behavior and evolution*, 37(4), 204-214.

Bertucci, F., Beauchaud, M., Attia, J., Mathevon, N. (2010), Sounds modulate males' aggressiveness in a cichlid fish. *Ethology*, 116(12), 1179-1188.

Colleye, O., Frederich, B., Vandewalle, P., Casadevall, M., Parmentier, E. (2009), Agonistic sounds in the skunk clownfish *Amphiprion akallopisos*: size-related variation in acoustic features. *Journal of Fish Biology*, 75(4), 908-916.

Connaughton, M. A., Taylor, M. H. (1995), Seasonal and daily cycles in sound production associated with spawning in the weakfish, *Cynoscion regalis*. *Environmental Biology of Fishes*, 42(3), 233-240.

Connaughton, M. A., Fine, M. L., Taylor, M. H. (1997), The effects of seasonal hypertrophy and atrophy on fiber morphology, metabolic substrate concentration and sound characteristics of the weakfish sonic muscle. *Journal of Experimental Biology*, 200(18), 2449-2457.

Connaughton, M. A., Taylor, M. H., Fine, M. L. (2000), Effects of fish size and temperature on weakfish disturbance calls: implications for the mechanism of sound generation. *Journal of Experimental Biology*, 203(9), 1503-1512.

Connaughton, M. A., Fine, M. L., Taylor, M. H. (2002), Use of sound for localisation of spawning weakfish in Delaware Bay (USA) and effects of fish size, temperature and season on sound parameters. *Bioacoustics*, 12(2-3), 294-296.

Dufossé, M. (1874), Recherches sur les bruits et les sons expressifs que font entendre les poissons d'Europe et sur les organes producteurs de ces phenomenes acoustiques ainsi que sur les appareils de l'audition de plusieurs de ces animaux. *Ann. Sci. Nat., Van Bergeijk* 19, 1-53

Fish, M. P., Mowbray, W. H., *Sounds of western North Atlantic fishes* (Johns Hopkins press, Baltimore, 1970).

Gannon, D. P. (2008), Passive acoustic techniques in fisheries science: a review and prospectus. *Transactions of the American Fisheries Society*, 137(2), 638-656.

Gilmore Jr, R. G., *Biology of the spotted seatrout* (CRC Press, Boca Raton, 2003), pp.177-195.

Hallacher, L. E. (1974), The comparative morphology of extrinsic gasbladder musculature in the

scorpionfish genus *Sebastes* (Pisces: Scorpaenidae). *Proc Calif Acad Sci*, 40, 59-86.

Hawkins, A. D., *The behaviour of teleost fishes* (Springer, Boston, 1986), pp. 114-151.

Hawkins, A. D., *Behaviour of teleost fishes* (Springer, London, 1993), pp. 129-169.

Hawkins, A. D., Casaretto, L., Picciulin, M., Olsen, K. (2002), Locating spawning haddock by means of sound. *Bioacoustics*, 12(2-3), 284-286.

Hill, G. L., Fine, M. L., Musick, J. A. (1987), Ontogeny of the sexually dimorphic sonic muscle in three sciaenid species. *Copeia*, 708-713.

Kaatz, I. M. (2002), Multiple sound-producing mechanisms in teleost fishes and hypotheses regarding their behavioural significance. *Bioacoustics*, 12(2-3), 230-233.

金本自由生. (1977), アイナメ科魚類の生態: III. 磯魚類の生活様式とクジメ・アイナメの地位. *日本生態学会誌*, 27(3), 215-226.

Kasumyan, A. O. (2008), Sounds and sound production in fishes. *Journal of Ichthyology*, 48(11), 981-1030.

川那部浩哉. (1957), アユの社会構造と生産: 生息密度と関連づけて. *日本生態学会誌*, 7(4), 131-137.

Kierl, N. C., Johnston, C. E. (2010), Sound production in the pygmy sculpin *Cottus paulus*

(Cottidae) during courtship and agonistic behaviours. *Journal of fish biology*, 77(6), 1268-1281.

Krahforst, C. S., Walsh, J. P., Sprague, M. W., Eulie, D. O., Corbett, D. R., Luczkovich, J. J. *The Effects of Noise on Aquatic Life* (Springer, New York, 2012), pp. 169-171.

Ladich, F. (1988), Sound production by the gudgeon, *Gobio gobio* L., a common European freshwater fish (Cyprinidae, Teleostei). *Journal of Fish Biology*, 32(5), 707-715.

Ladich, F. (1989), Sound production by the river bullhead, *Cottus gobio* L. (Cottidae, Teleostei). *Journal of Fish Biology*, 35(4), 531-538.

Ladich, F., Brittinger, W., Kratochvil, H. (1992), Significance of agonistic vocalization in the croaking gourami (*Trichopsis vittatus*, Teleostei). *Ethology*, 90(4), 307-314.

Ladich, F. (1997), Agonistic behaviour and significance of sounds in vocalizing fish. *Marine Freshwater Behaviour Phy*, 29(1-4), 87-108.

Ladich, F. (1998), Sound characteristics and outcome of contests in male croaking gouramis (Teleostei). *Ethology*, 104(6), 517-529.

Ladich, F. (1999), Did auditory sensitivity and vocalization evolve independently in otophysan fishes?. *Brain, behavior and evolution*, 53(5-6), 288-304.

Ladich, F., Fine, M. L. (2006), Sound-generating mechanisms in fishes: a unique diversity in vertebrates. *Communication in fishes*, 1, 3-43.

Lobel, P. S., Mann, D. A. (1995), Spawning sounds of the damselfish, *Dascyllus albisella* (Pomacentridae), and relationship to male size. *Bioacoustics*, 6(3), 187-198.

Lobel, P. S., Kaatz, I. M., Rice, A. N. (2010), Acoustical behavior of coral reef fishes. *Reproduction and sexuality in marine fishes: patterns and processes*, 307-386.

Locascio, J. V., Mann, D. A. (2008), Diel periodicity of fish sound production in Charlotte Harbor, Florida. *Transactions of the American Fisheries Society*, 137(2), 606-615.

Luczkovich, J. J., Sprague, M. W., Johnson, S. E., Pullinger, R. C. (1999), Delimiting spawning areas of weakfish *Cynoscion regalis* (family Sciaenidae) in Pamlico Sound, North Carolina using passive hydroacoustic surveys. *Bioacoustics*, 10(2-3), 143-160.

Luczkovich, J. J., Mann, D. A., Rountree, R. A. (2008), Passive acoustics as a tool in fisheries science. *Transactions of the American Fisheries Society*, 137(2), 533-541.

Mann, D. A., Lobel, P. S. (1995). Passive acoustic detection of sounds produced by the damselfish, *Dascyllus albisella* (Pomacentridae). *Bioacoustics*, 6(3), 199-213.

Marques, T. A., Thomas, L., Martin, S. W., Mellinger, D. K., Ward, J. A., Moretti, D. J., Harris, H., Tyack, P. L. (2013), Estimating animal population density using passive acoustics. *Biological Reviews*, 88(2), 287-309.

松尾行雄, 今泉智人, 赤松友成. (2014), 小型水中録音装置を用いた魚類鳴音の自動抽出,

日本音響学会聴覚研究会資料, 44,229-232.

Mellinger, D. K., Stafford, K. M., Moore, S. E., Dziak, R. P., Matsumoto, H. (2007), An overview of fixed passive acoustic observation methods for cetaceans. *Oceanography*, 20(4), 36-45.

Miyagawa, M. Takemura, A. (1986), Acoustical behaviour of the scorpaenoid fish *Scorpaenopsis tatarinowii*. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.* 52, 411-415.

宮島(多賀)悠子, 赤松友成, 松尾行雄, 高橋牧, 松崎広和, 新島啓司. (2016), ニベ科魚類鳴音の自動抽出法の検討. *海洋音響学会誌*, 43(3), 116-125.

Mok, H. K., and R. G. Gilmore, *Hearing and Sound communication in Fishes*(Springer, Newyork, 1983), pp. 447-458.

Mouy, X., Rountree, R., Juanes, F., Dosso, S. E. (2018), Cataloging fish sounds in the wild using combined acoustic and video recordings. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 143(5), 333-339.

Müller, J. (1842), Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische, mit Bezug auf einige neue Fischgattungen. *Arch. Anat. Physiol.* 307–329

Müller, J. (1857), Über die Fische, welche Töne von sich geben und die Entstehung dieser Töne. *Arch. Ant. Physiol. wiss. Med.* 249–279.

Munehara, H., Kanamoto, Z., Miura, T. (2000), Spawning behavior and interspecific breeding in

three Japanese greenlings (Hexagrammidae). *Ichthyological Research*, 47(3-4), 287-292.

Myrberg Jr, A. A., Ha, S. J., Shablott, M. J. (1993), The sounds of bicolor damselfish (*Pomacentrus partitus*): predictors of body size and a spectral basis for individual recognition and assessment. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 94(6), 3067-3070.

Nelson, M. D., Koenig, C. C., Coleman, F. C., Mann, D. A. (2011), Sound production of red grouper *Epinephelus morio* on the West Florida Shelf. *Aquatic Biology*, 12(2), 97-108.

日本音響学会, 音響学入門(コロナ社, 東京, 2011), pp. 205-227.

朴容石, 桜井, 泰憲, 向井徹, 飯田, 浩二, 佐野典達. (1994), 飼育下におけるスケトウダラの繁殖行動に伴う鳴音. *日本水産学会誌*, 60(4), 467-472.

Raffinger, E., Ladich, F. (2009), Acoustic threat displays and agonistic behaviour in the red-finned loach *Yasuhikotakia modesta*. *Journal of ethology*, 27(2), 239-247.

Riggio, R. (1981), Acoustical correlates of aggression in the bicolor damselfish, *Eupomacentrus partitus*. Doctoral dissertation, University of Miami, Miami.

Rountree, R. A., Gilmore, R. G., Goudey, C. A., Hawkins, A. D., Luczkovich, J. J., Mann, D. A. (2006), Listening to fish: applications of passive acoustics to fisheries science. *Fisheries*, 31(9), 433-446.

Saucier, M. H., Baltz, D. M., Roumillat, W. A. (1992), Hydrophone identification of spawning sites

of spotted seatrout *Cynoscion nebulosus* (Osteichthyes: Sciaenidae) near Charleston, South Carolina. *Gulf of Mexico Science*, 12(2), 8.

Saucier, M. H., Baltz, D. M. (1993), Spawning site selection by spotted seatrout, *Cynoscion nebulosus*, and black drum, *Pogonias cromis*, in Louisiana. *Environmental biology of Fishes*, 36(3), 257-272.

Širović, A., Cutter, G. R., Butler, J. L., Demer, D. A. (2009), Rockfish sounds and their potential use for population monitoring in the Southern California Bight. *ICES Journal of Marine Science*, 66(6), 981-990.

Širović, A., Demer, D. A. (2009), Sounds of captive rockfishes. *Copeia*, 2009(3), 502-509.

水産庁研究部, 日本の希少な野生水生生物に関する基礎資料 (I) (水産庁, 東京, 1994)  
pp. 225-233.

Svelling, I., B. Totland, and J. T. Oevredal. (2002), A remotecontrolled instrument platform for fish behaviour studies and sound monitoring. *Bioacoustics*, 12, 335-336.

竹村暁, 水生動物の音の世界 (成山堂書店, 東京, 2005), pp. 54-99.

Tellechea, J. S., Martinez, C., Fine, M. L., Norbis, W. (2010), Sound production in the whitemouth croaker and relationship between fish size and disturbance call characteristics. *Environmental biology of fishes*, 89(2), 163-172.

Valinski, W., Rigley, L. (1981), Function of sound production by the skunk loach *Botia horae*

(Pisces, Cobitidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 55(2), 161-172.

Wall, C. C., Lembke, C., Mann, D. A. (2012), Shelf-scale mapping of sound production by fishes in the eastern Gulf of Mexico, using autonomous glider technology. *Marine Ecology Progress Series*, 449, 55-64.

Wall, C. C., Simard, P., Lembke, C., Mann, D. A. (2013). Large-scale passive acoustic monitoring of fish sound production on the West Florida Shelf. *Marine Ecology Progress Series*, 484, 173-188.

Yabe, M. (1985). Comparative osteology and myology of the superfamily Cottoidea (Pisces: Scorpaeniformes), and its phylogenetic classification. *Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University*, 32(1), 1-130.

Yamato, K., Matsuo, I., Takahashi, R., Matsubara, N., Yasuma, H. (2018), Call Localization of Fat Greenling *Hexagrammos otakii* Using Two Stereo Underwater Recorders. *Marine Technology Society Journal*, 52(4), 129-138.

Zelick, R., Mann, D. A., Popper, A. N., *Acoustic communication in fishes and frogs* (Springer, New York, 1999), pp. 363-411.

Zhang, X., Guo, H., Zhang, S., Song, J. (2015), Sound production in marbled rockfish (*Sebastes marmoratus*) and implications for fisheries. *Integrative zoology*, 10(1), 152-158.