300Hz断続音に馴致されたヒラメの200-800Hz断続音への反応

誌名	日本水産學會誌
ISSN	00215392
著者名	安樂,和彦 松田,宗之 重里,憲広 中原,真弥 川村,軍蔵
発行元	日本水産學會
巻/号	64巻5号
掲載ページ	p. 755-758
発行年月	1998年9月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat

Nippon Suisan Gakkaishi 64(5), 755–758 (1998)

300 Hz 断続音に馴致されたヒラメの 200–800 Hz 断続音への反応*1

安樂和彦，松田宗之，重里憲広，中原真弥，川村軍蔵

(1997年7月17日受付)

Flounder Show Conditioned Response to 200–800 Hz Tone-Bursts despite Their Conditioning to 300 Hz Tone-Burst

Kazuhiko Anraku,*2 Muneyuki Matsuda,*3 Norihiro Shigesato,*2
Maya Nakahara,*2 and Gunzo Kawamura*2

As a part of a marine ranching project, this study examined responses to tone-bursts of different frequencies by flounder juveniles which had been conditioned to come to a sound source of 300 Hz tone-bursts in a fish cage. After completion of conditioning, the flounders showed the conditioned responses to 1 s tone-bursts of frequencies of 200–800 Hz with a peak sensitivity at 300 Hz, and a slight and short response to a continuous sound of 300 Hz immediately after the sound projection, coinciding with the previous finding with res sea bream juveniles. The bimodal pattern of sound frequency-pressure threshold concluded that this conditioned response was mediated by the inner ear in response to particle displacement. This pattern, however, was different from a reported audiogram with a peak seak sensitivity at 100 Hz, probably because of the effect of frequency of the conditioned sound.

キーワード：音響馴致，ヒラメ，断続音，オーデイオグラム

わが国の産・官・学の研究能力を結集して開始された海洋牧場技術開発[1]は，近海漁業資源の家魚化を目標に研究が進められている。大分県水産試験場[2,3]が最初に着手した「音響給餌型水産資源管理システム」は音を条件刺激，餌を無条件刺激として魚を条件付けるもので，1982年からは馴致音として300 Hzの純音を1秒間隔で放音して条件付けを行なっている。一方，筆者らは海面の浮生簀内でこの音に馴致されたマダイ *Pagrus major* 稚魚は，周波数に関係なく放音の瞬間の音圧変化（on刺激）を鍵刺激として学習することを明らかにした。[4] すなわち，この条件で馴致されたマダイ稚魚は，放流後に識別可能な断続音を与えられれば，その周波数に関係なく音源に誘引される可能性を示唆し，音響馴致技術を利用した資源管理型漁業システムにとって極めて重要な問題となる。しかし，この知見はマダイで得られたものであり，今後多種の魚を対象にしなければならない海洋牧場技術開発のためには，マダイ稚魚の音響学習効果が他の魚種にも共通するものであるか否かを確認する必要がある。マダイと異体類では聴覚特性も異なり，可聴周波数範囲はマダイでは50 Hzから1000 Hz以上[5]であるが，無鰾類の後者ではこれよりかなり狭い。[6,7]

本研究はマダイで得られた知見が生態の異なるヒラメにおいても共通して見られるか否かを確認することを目的とし，マダイと同様に300 Hzの純音に馴致したヒラメ稚魚が学習した音を明らかにした。

材料と方法

供試魚は鹿児島県出水郡東町水産種苗センターでふ化飼育した受精後約6カ月のヒラメ *Paralichthys olivaceus* 稚魚5000尾（平均全長113.7 mm, SD 13.3 mm）で，これを同センター前の海面に浮かべた網生簀（4×4 m，深さ3 m）に収容して実験に供した。

条件付けと学習音の確認実験の概要は前報[4]のマダイ

*1 本研究は㈱マリノフォーラム21「魚群行動コントロール研究会」の研究の一部として行なわれたもので，概要は平成8年度日本水産学会秋季大会（福岡）において発表した．
*2 鹿児島大学水産学部（Faculty of Fisheries, Kagoshima University, 4–50–20 Shimoarata, 890–0056 Kagoshima, Japan）．
*3 東町水産種苗センター（Azuma-cho Hachery Center, 1264 Moroura, Izumi, 899–1403 Kagoshima, Japan）．

1年魚に準じた。水中スピーカ（UNIVERSITY SOUND, UW-30）は生簀の一辺の中央から網内側に沿って生簀の底から50 cmの位置に垂下した。馴致音（300 Hz）は予めファンクションシンセサイザ（NF-ELECTRONIC INSTRUMENTS, 1915）を用いてカセットテープに録音し，これをカセットデッキ（MAG-TONE, MGT-989）により再生した。馴致時の音源レベルは146 dB re 1 μPa（以下dBとする）であった。学習音の確認実験の際はファンクションシンセサイザの出力を直接アンプで増幅した後に放音した。音源レベルは出力電圧を調整して1.9–17.8 dB間隔で変化させた。音源レベルの計測は実験終了後に静寂な湖において水深10 mの位置でハイドロホン（OKI, ST1020）を水深5 mに設置し水中音圧計（OKI, SW1020）を用いて行った。

条件付けは1996年4月16日–6月10日の56日間，毎日夜間を除く不定時に約5分間放音と手撒き給餌によって行なった。条件付け回数は実験開始より40日間は1日4回行った。41日目からの16日間は1日18回に増やして学習強化期間とした。供試魚の行動の目視観察記録は学習強化開始時から始め，6月6日からは水中テレビカメラ（日立造船，アイボール）を生簀内に設置して水中観察を加えた。

1日の投餌量は約3 kgであり，条件付け期間の海面水温は14–21℃であった。

馴致魚の学習音の確認　馴致魚が馴致音の周波数を学習したか否かを確認するため，放音周波数を変化させて馴致ヒラメの反応行動を観察した。刺激音周波数は50–5000 Hzの16段階の純音とした。放音は各音圧ごとに30秒間連続して行った。次の放音は全個体が沈下して元の静止状態に戻ったと判断されてから行なった。

さらに，300 Hz 5分間連続音（146 dB）に対する馴致魚の反応も観察記録した。

放音にともなうヒラメの行動変化の観察記録は，水面からの目視と生簀内の水中テレビカメラで行った。観察者の存在と動きが馴致魚の行動に影響を及ぼさないことは事前に確認した。放音時にヒラメがスピーカへの接近遊泳を示した時の最低音圧を閾値と定め，3回以上の繰り返し試行によって音圧閾値を得た。実験時の背景音はハイドロホン（OKI, ST1020）を用いてカセットテープへ録音し，後にFFT法によるパワースペクトル分析に供した。

実験時の海面水温は21℃であった。

結　果

学習強化開始期の昼間のヒラメは通常は生簀の底網に重なってほぼ静止しているか少し離底して緩慢に水平移動する程度で，活発な遊泳行動はみられなかった。放音して海面にペレット餌料を撒くと，ヒラメは先ず離底して底層で濃密に集合した。集合場所は一定せず毎回変わった。群れ頂部の個体がさらに浮上すると，群れ全体が追随浮上して中・表層で団塊状を呈して摂餌した。給餌中，ヒラメ個体は浮上と沈下を繰り返し，群れの全個体の動きは活発であるが，生簀の底に終始静止している個体が多数みられた。摂餌終了後は全個体が沈下し，元の静止状態に戻った。馴致期間中，極めて稀に，給餌とは無関係に団塊状の群れの形成とその後の中層浮上が見られることがあった。この行動は給餌者が与える視覚刺激や接近船の航行による雑音とは無関係に見られ，この行動の解発刺激は不明であった。

馴致開始から41日目には放音だけで給餌前にヒラメの集合と浮上が見られるようになったが，放音しても浮上が見られないこともあった。その後の学習強化によって，48日目からヒラメは放音によって常にスピーカ側に濃密に集まり，さらに給餌がなくとも1分以内に中・表層へ顕著に浮上するようになった（Fig. 1）。放音を停止するとヒラメは沈下して底に静止するので，この団塊群形成と浮上は放音によって解発された行動であることは明らかである。放音によるヒラメのこの反応行動

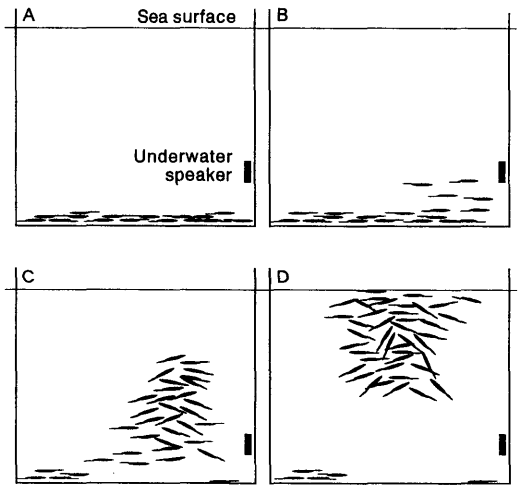

Fig. 1. Behavioral response patterns of flounder juveniles to conditioned sound in a cage.
A, all fish stay motionless or with slight movement at bottom; B, some fish move up and towards an underwater speaker in response to low pressure conditioned sound; C, most fish move up and form a dense aggregation in the midlayer in response to high pressure conditioned sound; D, most fish move up to the surface and exhibit a feeding frenzy even though there is no food.

はその後8日間変化しなかったので，この時点で学習が完成していたと判断された。しかし，学習完成後も音に反応せず生簀の底で静止したままの個体が多数（3名の観察者による繰り返し目視観察では収容尾数の20%程度）みられた。また馴致実験中に稀に放音と無関係に供試魚が団塊群を形成することがあったが，その解発刺激は不明であった。

スピーカの位置を生簀内の反対側に変えて放音した場合には，ヒラメは馴致初期と同様に不定位置で群れを形成し，音源方向への顕著な移動を示さなかった。

馴致魚の学習音の確認　馴致音圧（146 dB）を変えて放音すると馴致魚の反応行動は以下のとおりであった。実験時のスピーカから馴致魚までの最短距離は約90 cmであった。

(A)音源レベル94–114 dB：行動に変化なし（Fig. 1A）。(B)音源レベル115–121 dB：スピーカ近傍の個体がスピーカの方へ緩慢に移動（Fig. 1B）。(C)音源レベル124–136 dB：底層中央のヒラメが活発に動き始めてスピーカ側へ移動して団塊群を形成，さらに中層あるいは表層へ浮上（Fig. 1C, D）。表層への群浮上は，群頂部の個体が表層まで浮上したときに中層群全体が追従して起こるもので，稀に表層への群浮上が見られないことがあった。群頂部個体の表層浮上の解発刺激は明らかにできなかったが，放音による動機付けと無関係ではないと思われた。

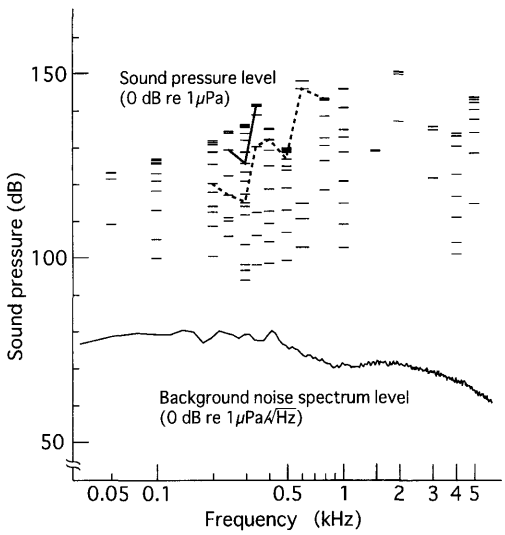

Fig. 2. Behavioral response profile for different frequency sound stimuli in the flounder juveniles conditioned to 300 Hz tone-bursts and the background noise spectrum level during the experiment.

Bold line, sound pressure threshold indicated by conditioned responses shown in Figs. 1C and 1D; dotted line, sound pressure threshold indicated by conditioned response shown in Fig. 1B; short horizontal bars, sound pressure levels examined at respective frequencies.

刺激音の周波数を変えた放音でも馴致音放音の場合と同様な反応行動がみられ，(B)の反応行動は200–800 Hzの範囲まで，(D)の強い反応行動は250–350 Hzの範囲でみられた。これらの行動が解発される音圧閾値は周波数によって異なり，周波数ごとの音圧閾値は3回以上の試行で常に一定の値を示した。これらの反応行動より得られた周波数ごとの音圧閾値をFig. 2に示した。(B)と(D)いずれの反応においても閾値の最小値は300 Hzにあった。さらに，(B)の反応の音圧閾値には500 Hz（127 dB）に第二の谷がみられ，800 Hzにおける閾値（143 dB）は600 Hzにおける閾値（148 dB）よりも低かった。

刺激音を300 Hzの連続音（136 dB）にすると，放音の瞬間はスピーカ近傍の個体のみが離底してスピーカの方向へ緩慢に移動したが，直ぐに着底静止して放音停止時にも行動変化がみられず，断続音で見られたような活発な動きを示さなかった。また，断続音と連続音のいずれの場合もヒラメは放音の直後から音源に向かう反応行動を示し，マダイが示した放音の瞬間のon刺激に対する退避反応[4]は認められなかった。

考　察

音響馴致ヒラメの馴致音への条件反応行動はマダイのもの[4]と顕著に異なったが，断続音に対して反応は示すことから，ヒラメも音響馴致が可能であることは明らかである。

音響馴致ヒラメは条件刺激音の周波数と異なる周波数の断続音にも条件反応を示し，さらに，連続刺激音には放音直後にのみ弱い条件反応を示した。供試ヒラメは条件刺激音のon刺激成分を鍵刺激として学習したことを意味し，条件刺激音の周波数や持続成分およびoff刺激は学習において重要な意味をもたないと解釈される。この結果はマダイ稚魚の場合[4]と同様で，魚類に共通する特徴であると思われる。従って，現在種々の魚の音響馴致にも用いられている断続刺激は条件反応解発の鍵刺激を繰り返し与えることになるので，刺激手法としては十分評価できる。しかし，ここで問題となるのは観察されたヒラメの反応が放音により生じた圧力変化によるのか，或いは粒子運動によるのかということである。一般に，無鰾類は圧力変化を取り込む鰾を持たないため，音圧の変化には応じえないと考えられている。仮にこの説を支持し，本研究で観察された対音行動が粒子運動の受容により解発されたとすると，内耳或いは側線，もしく

は両者が機能したものと推測される。ここで，側線の受容閾値が特定の水粒子の変位の大きさにより決定されていると考えると，周波数が高くなるほど変位が小さくなるためヒラメの反応と周波数との関係は1本の曲線で示されるはずである。[8] しかし，本実験で得られた周波数毎の音圧閾値には300 Hzと500 Hzにおいて複数のピークが見られた。内耳を介した音受容では，聴神経と，[9] 中枢での伝達経路[10]の応答様式に関する報告により，いずれの過程でも複数の特徴周波数を持つことが明らかにされている。このことから馴致ヒラメの反応行動は内耳を介して解発された可能性が高いと推測された。ただし，圧力変化にヒラメが応じないというのは現段階では仮説であり，今後検証されなければならない事項である。

本実験で得られた周波数ごとの反応音圧閾値は供試ヒラメのオーディオグラムとみなすことはできない。藤枝ら[7]が音響・電気刺激条件付けによる鰓蓋の動きを指標として決定したヒラメのオーデイオグラムは100 Hz帯に最小音圧閾値があり，ここで得られた最小閾値周波数300 Hzは条件刺激音の周波数300 Hzの影響を受けた可能性が考えられる。特定の周波数に条件付けされたキンギョ *Carassius auratus* の広い周波数帯の刺激音に対する反応試験において，条件付けされた周波数に最も強い反応がみられたという実験結果がある。[11]

断続刺激音で音響馴致した場合，魚は周波数を学習しないが，放流後に馴致音で集魚することを考慮すると，馴致音は魚の最小閾値周波数にすることが望ましい。しかし，ヒラメの場合の最小閾値周波数とされる100 Hzが海中の暗騒音の卓越周波数に比較的近いので，臨界比（CR）を考慮しても，マスキングの影響を大きく受けると考えられ100 Hzの音は効果的ではない。さらに，ヒラメのオーディオグラムを藤枝ら[7]は電気刺激を無条件刺激，鰓蓋の動きを条件反応として決定したが，これとは別の方法で追試する必要がある。電気刺激を無条件刺激とする魚のオーディオグラムの決定には一時的な心拍変化や呼吸量の低下[12]が指標として用いられるが，無条件反応を条件反応化するこの方法で得られた結果に個体間の差が大きいことが特徴である。この差が聴覚能力に由来するものなのか，あるいは指標とする無条件反応に個体差があるためなのかは不明である。

ヒラメ，[13] マコガレイ[14]のような無鰾類も海洋牧場構想の対象魚種とされ，近年音響馴致後の放流が試みられるようになった。上で述べたように放音に伴い生じる刺激成分には，圧力変化と粒子運動がある。両者の物理的伝搬特性を比較すると，圧力変化は比較的遠隔まで到達するのに対し後者では減衰が大きい。それぞれの刺激成分に対する魚の受容能力も圧力変化の方で優れている。従って，遠隔の魚を給餌場所へ集魚することを目的とする場合，対象魚種は有鰾類が望ましいはずである。今後，Enger[15]に示された損傷法等を利用し，無鰾類が真に圧力変化に応じないか明らかにし，ヒラメの音響馴致への適用の妥当性を明らかにする。

長崎大学水産学部教授竹村　暘博士には音響分析にご協力賜わった。鹿児島県出水郡東町水産種苗センターの職員の方々には実験に種々御協力いただいた。ここに記して深謝申し上げる。

文　献

1) 佐藤哲哉：水産増養殖研究とマリーンランチング計画．海洋牧場マリーンランチング計画，農林水産技術会議事務局編，恒星社厚生閣，東京，1989, pp. 1–5.
2) 上城義信，壽　久文，真田康広，平川諒三郎，佐藤利吉：平成3年度海洋牧場推進事業調査報告書．大分県水産試験場，1992, pp. 42.
3) 大林　尚，尾上静正，上城義信，工藤勝宏，壽　久文，末吉　隆，高野良治，鳥島嘉明，橘本晋策，稗田賢治，平嶋，安村　昭：上浦海洋牧場調査事業総合報告書．大分県水産試験場，1988, pp. 113.
4) 安樂和彦，松田宗之，中原真弥，重里憲広，川村軍蔵：断続音によるマダイ音響馴致効果の検討．日水誌，**63**(6), 934–938 (1997).
5) H. Ishioka, Y. Hatakeyama, and S. Sakaguchi: The hearing ability of the red sea bream *Pagrus major*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **54**, 947–951 (1988).
6) C.J. Chapman and O. Sand: A field study of hearing in two species of flatfish, *Pleuronectes platessa* (L) and *Limanda limanda* (L) (family Pleuronectidae). *Comp. Biochem. Physiol.*, **47**, 371–385 (1975).
7) 藤枝　繁，松野保久，山中有一：ヒラメの聴覚閾値．日水誌，**62**(2), 201–204 (1996).
8) G. G. Harris and W. A. van. Bergeijk: Evidence that the lateral-line organ responds to near-field displacements of sound sources in water. *J. Acoust. Soc. Amer.*, **34**(12), 1831–1841 (1962).
9) 古河太郎，石井義久：有毛細胞における刺激受容．生物物理．**7**(5), 23–37 (1967).
10) M. Sawa: Auditory responses from single neurons of the medulla oblongata in the goldfish. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **42**(2), 141–152 (1976).
11) R. R. Fay: Analytical listening by the goldfish. *Hearing Research*, **59**, 101–107 (1992).
12) R. W. Mallot and M. K. Mallot: Perception and stimulus generation, in "Animal Psychophysics: the Design and Conduct of Sensory Experiments" (ed. by W. C. Stebbins), Appleton-Century-Crofts, New York, 1970, pp. 363–400.
13) 安沢　弥，渡辺健治，本間智晴，渡辺誠治：海域高度利用システム導入事業調査委託事業．新潟県栽培漁業センタ業務・研究報告書，**19**, 41–52 (1995).
14) 尾上静正，安部武光：カレイ資源管理実証事業．大分県浅海漁業試験場事業報告，76–78 (1995).
15) P. S. Enger: Frequency discrimination in teleosts-central or peripheral?, in "Hearing and Sound Communication in fish" (ed. by W. N. Tavolga, A. N. Popper and R. R. Fay), Springer-Verlag New York, America, 1981, pp. 243–253.