

魚類の聴覚特性に関する研究-II*

側線の線型による方向知覚差について

黒 木 敏 郎

Biophysical Studies on the Auditory Characteristic of Fish-II Directional Audibilities in Various Types of Lateral Line

Toshiro KUROKI

In this paper, the author investigated about the relation between a directional audibility and a lateral line shape of fish. He assumed geometrically the seven types of lateral line shape on account of easiness for calculation; ①...linear type, ②...interrupted linear type, ③...semicircular and linear type, ④...stepped linear type, ⑤...parallel type, ⑥...horse-mackerel's (*Trachurus*) type, ⑦...general type. He assumed, furthermore, the values of biophysical conditions as follows; propagating velocity of underwater sound V ($=150000$ cm/s), transmitting velocity of sensation by sound stimuli on a lateral nerve v ($=2600$ cm/s), attenuation constant of under-water sound α^{+1} ($=10^{-\delta/10000}$), space distance from 1st receptor to 2nd one δ (cm), length along a lateral line between the two receptors l (cm), the most suitable (sensible) frequency ν (cycle/sec).

Then, he got the values in the Table 1 from the equations—

(by physical condition); $\nu = (V/2\pi\delta) \times \cos^{-1}(\alpha^{\pm 1})$,

(by biological condition); $l \geq v/\nu$.

By means of the diagrammatic method, shown in Fig. 2, he got the audible directions in various types of lateral line as Fig. 3, ①~⑦. In these figures, the ranged length of equi-frequency arcline in dotted zone means the directional angle of audibility for the frequency sound against the original point (sensorium of fish).

As a result of judging these figures, he concluded as follows:

- The maximum value of the most sensible frequency is 5200~8700 c/s, in the vertical direction.
- The minimum value of the one is 112~130 c/s in the direction of body axis (a bit of upward frontally in some types). The stronger sound, however, shall not be equal to this frequency (, may be lower).
- The directional angle of audibility for 200~300 c/s sound is very broad. This means that this (200~300 c/s) sound may be serious for fish in these conditions.
- Among these seven types of lateral line, the directional audibility of semicircular & linear type is the most splendid and broadest; on the other hand, the one of simple linear type is very poor and narrow.

The author expected that his conclusion might be recognized with biophysical experiments, and he pointed that it was needed to use many knowledges; for examples, the actual values of nervous conditions (refractory period and transmitting velocity of sensation and etc. in control fish), its influences by water temperature or salinity, the utility of echoless aquarium, and the methods to pick up an active potential of lateral nerve under the natural stimulus of sound in water.

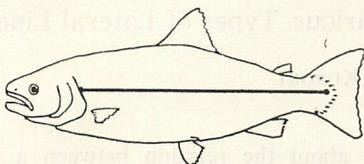
*) 1958, 日本水産学会年会 (東京) 講演発表.

I. 序

前報¹⁾では、水中音の減衰率その他の物理的条件と魚類側線上 2 受容器間の時空間的な感受差や側線神経の不応期等の刺戟生物学的な条件とを関連せしめて考察することにより、魚類聴覚の特性を検討すべき理論式を導出しこれから最高可聴限界周波数や最敏感周波数な

Fig. 1. Seven model types of lateral lines.

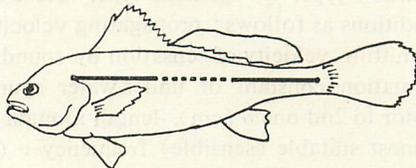
① Linear type



[Similar examples]

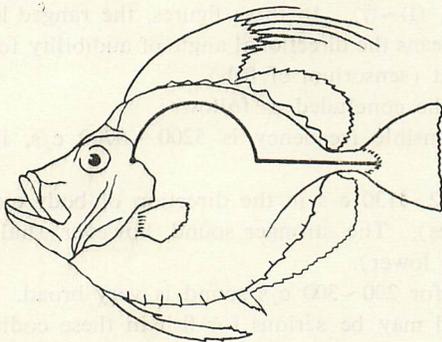
Oncorhynchus keta (WALBAUM)*O. masu* (BREVOORT)*Cyprinus carpio* (LINNÉ)*Carassius carassius* (")

② Interrupted linear type

*Müichthys imbricatus*

(MATSUBARA)

③ Semi-Circular and linear type

*Zenopsis nebulosa*

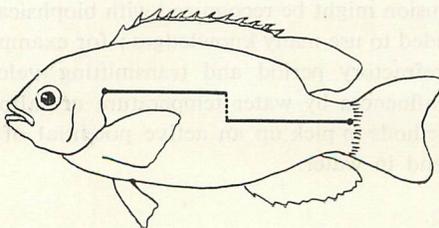
(TEMMINCK & SCHLEGEL)

Xenolepidichthys dalgleishi

(GILCHRIST)

Antigonia capros (LOWS)

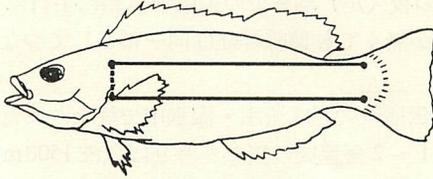
④ Stepped linear type

*Abudefduf gliducus*

(CUIVIER & VALENCIENNES)

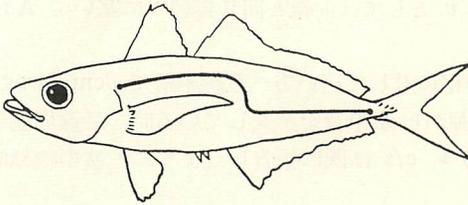
⑤ Parallel type

[Similar examples]



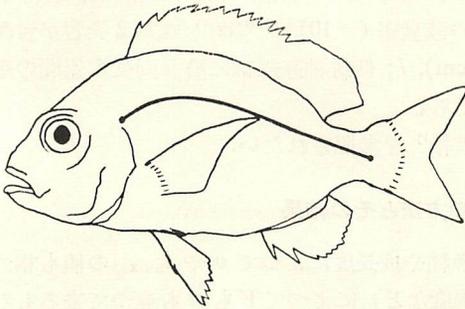
Hexagrammos otakii
(JORDAN & STARKS)

⑥ *Trachurus'* type



Trachurus trachurus
(LINNÉ)

⑦ General type



Chrysophrys major
(TEMMINCK & SCHLEGEL)
etc.

どの具体的な数値を計算した。その際の側線はほぼ直線的な形であるとして取扱つたが、現実の魚類側線上の受容器配列の形は必ずしも直線的でなく、曲線状をなすもの・不連続(中断型)状をなすもの・平行に2本以上の列をなすもの等種々の形をとつている。

本報ではそのような受容器配列の形が魚類の聴覚特性(周波数と方向知覚との関係など)にどのような差を生じているかについて前報同様の諸資料に基き之を検討しようとするものである。

II. 条件資料

側線模型：魚類の側線形態は同一魚種における等体長のものでも個体差をもち、亦同種のものでも成長の段階では形が異なる事も多い。従つて之を完全な幾何学的線形で代表せしめそれに基づいて特性を検討することは現実にそぐわないものと考えられる。しかし、相対的且比較的な特性検討であれば実用に堪えるものと信ぜられるので、計算を便ならしめるため Fig. 1 に示すような直線又は円弧の組合せによる7型；①直線型，②中断型，③半

円直線型, ④段違い型, ⑤平行線型, ⑥アジ型, ⑦一般型に分けて論を進めることにする。何れも中枢に近い側線端(前端)から側線の後(尾)端までの距離を体軸に平行に側つて 20cm とし, 中断型・段違い型では受容器が無くても側線神経は同一系としてつながっているものとする。

水中音並に側線神経の条件: 水中の音響伝播速度 V は淡水・海水中で異なりまた水温や水深(水圧)如何にも左右されるけれども 1~2% 程度の誤差を許せばほぼ 1500m/s と見做してよい。その伝播における減衰率 α はこれ亦水温水質懸濁物存否などで相当に変動するけれども諸資料に基き 100m につき音圧が約 1/10 に減ずるものと考え水中音の進行距離 δ cm をもつてあらわせば $\alpha = 10^{-\delta/10000}$ となる。

神経線維を伝わる音感興奮の伝達速度 v としては前報と同じ資料²⁾ に基いて A-neuron につき $v = 26$ m/sec 程度とする。

理論的準拠: 片側線上の一受容器と中枢に対して遠い方へ直線距離で δ cm 距つた同系側線上の第 2 受容器とがそれぞれ同一音源から水中音を受感している時, 最適周波数(閾値附近で最も弱い音圧に感じ得る周波数) ν c/s は既に報告したように¹⁾ 次の物理的空間的条件を満足せねばならない。

$$\nu = V \cdot \cos^{-1}(\alpha^{\pm 1}) / 2\pi \cdot \delta \quad \dots\dots\dots (1)$$

一方生理学的条件として満足されねばならないのが次式である。

$$l \geq v/\nu \quad \dots\dots\dots (2)$$

前述の通り, V ; 水中音伝播速度 (= 150000cm/s), v ; 音感興奮が側線神経線維中を伝達される速さ (= 2600cm/s), $\alpha^{\pm 1}$; 水中音の減衰率 (= $10^{\pm\delta/10000}$, α^{-1} は第 2 受容が音源に近い場合), δ ; 両受容器間の空間的な距離(cm), l ; 側線神経線維に沿う両受容器間の距たり(cm), ν ; 最適(最敏感)周波数(c/s)である。

以上の理論的な考察の詳細については前報¹⁾ を参照されたい。

III. 作図計算の方法とその結果

厳密に扱うならば前にも述べたように魚種や成長度によつて v や l_{max} の値も相当異なるし, 環境水如何(塩分有無, 水温, 懸濁度など)によつて V も α も違つて来るものであるが, 具体的な諸実測値を集めて論を進めると比較検討すべき基準の選定にも困るし且計算の煩にも堪えかねるので, 本文では上述のような諸数値を想定してこれから出発する訳である。すると(1), (2) 両式の関係を同時に満足する ν, δ, l 等の値は Table 1. のようになる。

側線上の二受容間隔最少なものは相隣る有孔鱗であつて小型魚ではこれが 3mm 程度になるし, やや大型魚では 5mm 程度になるので, それらの最高最適可聴周波数がそれぞれ 8700, 5200c/s と掲げてある(表中の *印参照)。

尚備考欄(**印)には表中にない δ の値について比較的よく聴き得る周波数範囲を掲げた。例えば $\delta = 5$ cm の場合その範囲(better audible range)は 35~1000c/s である。本表は周波数基準で計算したのでその場合の最適可聴周波数(best audible frequency) 225c/s は示されて居ないけれども, 上述の周波数範囲はこの最適の周波数の時の閾値を基準にして +0.01db の音圧増加範囲を採用したものである。他の **印も之に準ずる。

Table 1. Values of ν , l and δ under the correlative relations.

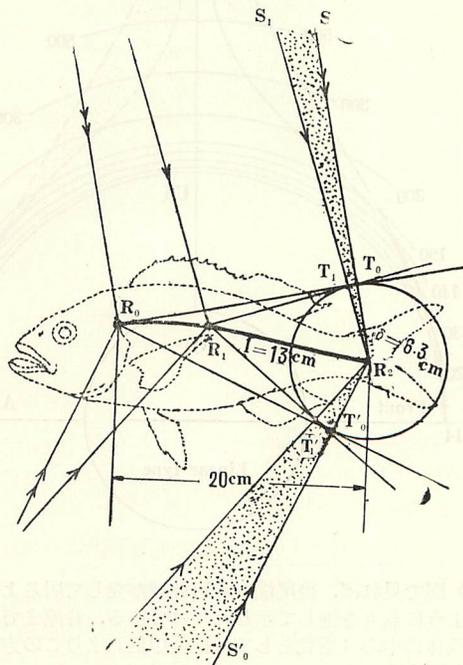
Best audible frequency ν (cycle/sec.)	Length between two receptors along lateral-line l (cm)	Straight distance between two receptors δ (cm)	Remarks (* l_{min} : length between a receptor and the next one.) **Better audible range.
8700	0.3*	about 0.003	In the case of $l_{min}^*=0.3$ cm
5200	0.5*	0.009	In the case of $l_{min}^*=0.5$ cm
2000	1.3	0.058	
1000	2.6	0.24	
500	5.2	0.95	When $\delta=0.5$, 45~13000 c/s.**
300	8.7	2.8	$\delta=1.0$, 40~8000 c/s.**
250	10.4	4.0	
200	13.0	6.3	$\delta=5.0$, 35~1000 c/s.**
150	17.3	11.5	
130	20.0	15.4	$\delta=10.0$, 30~700 c/s.**
120	21.6	18.0	
110	23.6	21.5	$\delta=20.0$, 20~450 c/s.**
100	26.0 →	26.0 →	The limmit of best directional audibility range by one lateral-line.

又前章 (1), (2) 両式を同時に満足する l と δ に於て $l > \delta$ となれば方向知覚を失う事が理論的に推察されるので本論の想定値の範囲内では $l = \delta = 26$ cm (このとき $\nu = 100$ c/s) より以上は取扱い得ない. 側線長 30cm 以上にも及ぶ大型魚では当然もつと低周波まで方向知覚の対象となり得る事を注意せねばならない.

さて Table 1. 中の数値を使つて, 側線長 (l_{max}) を無視し得る程の遠方から到来する閾値程度の弱水中音を魚が如何に聴き判けるかを求めるのであるが, 一々の作図法まで記入すると整理結果が混雑するから, ここには一例として $\nu = 200$ c/s を採りこの周波数が一般型側線ではどの方角範囲で聴かれるか説明する. Fig. 2 に之を示す. 閾値音圧よりも強い水中音では度々述べたように方向知覚の特性が相当に拡がる事勿論である.

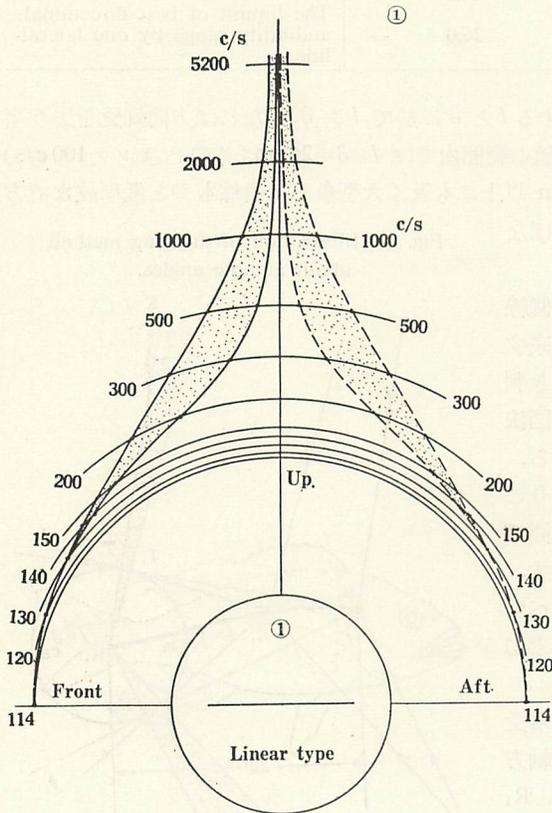
図において R_0 は一般型側線系の前受容器, R_2 はその後受容器であつて体軸方向の両受容器間隔は 20cm としている. R_1 は側線上の任意受容器で之を第 1 受容器として R_2 より R_0 の方へ側線上を移動させつ考え且 R_2 を第 2 受容器として固着して考えることにしよう.

Fig. 2. Illustration of drawing method about audible angles.



今前上方より水中音が来て、その wave front (音波前面) が R_1 に達したものとす。音波の水中伝播速度 V が (1) 式を満足するためには R_1 と R_2 との両受容器の wave front 進行方向での空間差 δ は $\nu=200\text{c/s}$ の音の場合 $\delta=6.3\text{cm}$ (表) でなければならないし、 R_2 で感受された刺戟による興奮が神経線維内を伝達する速さ v が (2) 式を満たすためには $R_1\sim R_2$ 間の線維長さ l は $l=13\text{cm}$ (表) 以上でなければならない。すなわち R_1 が R_2 から測つて 13cm 以下の近距離にある時には閾値音圧には不感となる筈であつて、識別し得る音波到来の方向は切線 $R_1 T_1$ に垂直な法線 $S_1 T_1$ の方向より左前方側には存在しない事になる。 R_2 よりの距離が次第に長くなつて第 1 受容 R_1 が R_0 に一致した場合、音波到来方角は $R_0 T_0$ に垂直な $S_0 T_0$ 方向まで後退するけれどもそれより右後方側には識別域は無い事になる。つまりこの魚が上前方より来る 200c/s の弱い音を聞こうとすれば $S_1 T_1\sim S_0 T_0$ 間にはさまれた点々部分の方向範囲内のものしか聴き得ない事になる。同様に考へて作図すると、 200c/s の弱音が前下方より来る場合には $S'_1 T'_1\sim S'_0 T'_0$ 間にはさまれた (点

Fig. 3. Audible directions against various (frequencies) sounds.



点のほどこされた) 方向角内が可聴域になつて、これは前上方の可聴域よりも遙かに広い事となる。*)

各型で最適周波数について計算作図した結果を Fig. 3 ①~⑦に示す。

これは魚体中心に 10c/s の点を置き、前後 (体軸) 方向と上下 (体深) 方向とに度数目盛を刻み 8700c/s まで示したものである。点々を施した帯域を一定周波数の円周で切る弧がその周波数の音を識別し得る最適可聴の方角限界範囲である。実線域は前方よりの音に対して、赤破線域は後方からの音に対して得られた可聴方向帯域なることを示す。下方からの音に対して生ずる可聴方向帯域は、水中音の減衰率 $\alpha^{\pm 1}$ が本文想定程度の値である場合、上方からの音に対して生ずる帯域と殆ど相似・点対称的に生ずるので、Fig. 3 では全部下半図を省略した。

IV. 考察検討

上に得られた結果を比較し易いように高音 5200c/s , 低音 300c/s , 方

*) 図で見れば、後尾端から可聴域が発して居るように見えるけれども、これは作図説明の都合上このように点々を施して示しただけである。音源までの距離が側線長を無視してよい程長い場合には当然魚体の中心 (感覚としては神経中枢) よりこの方向にこの中の可聴域が存在すると見なさるべきものである。

Fig. 3. ③

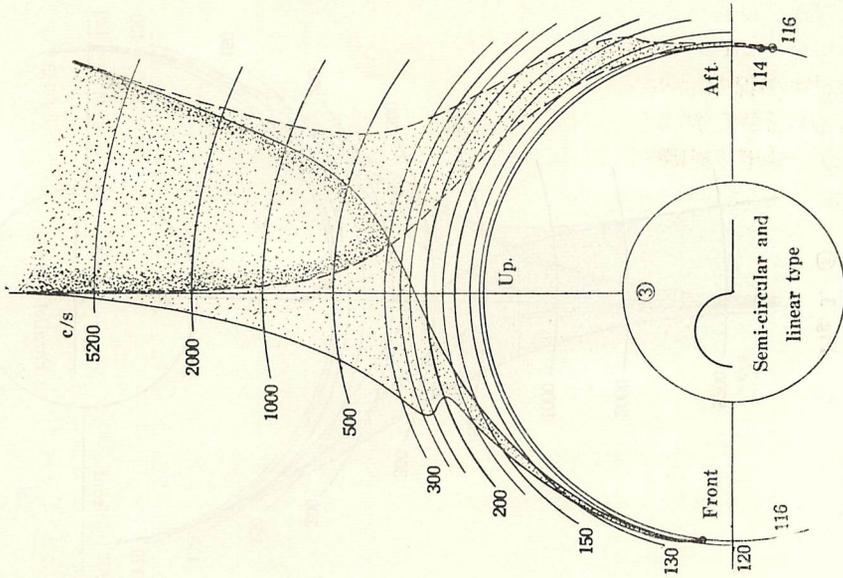
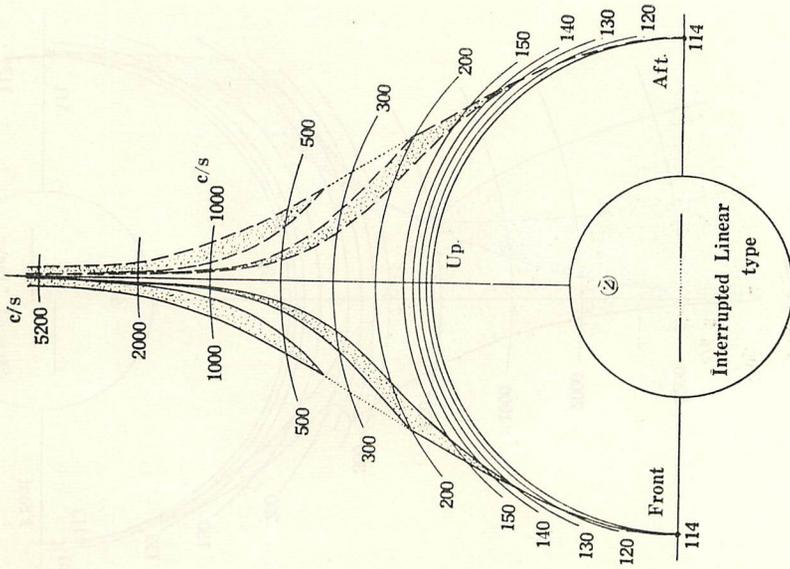


Fig. 3. ②



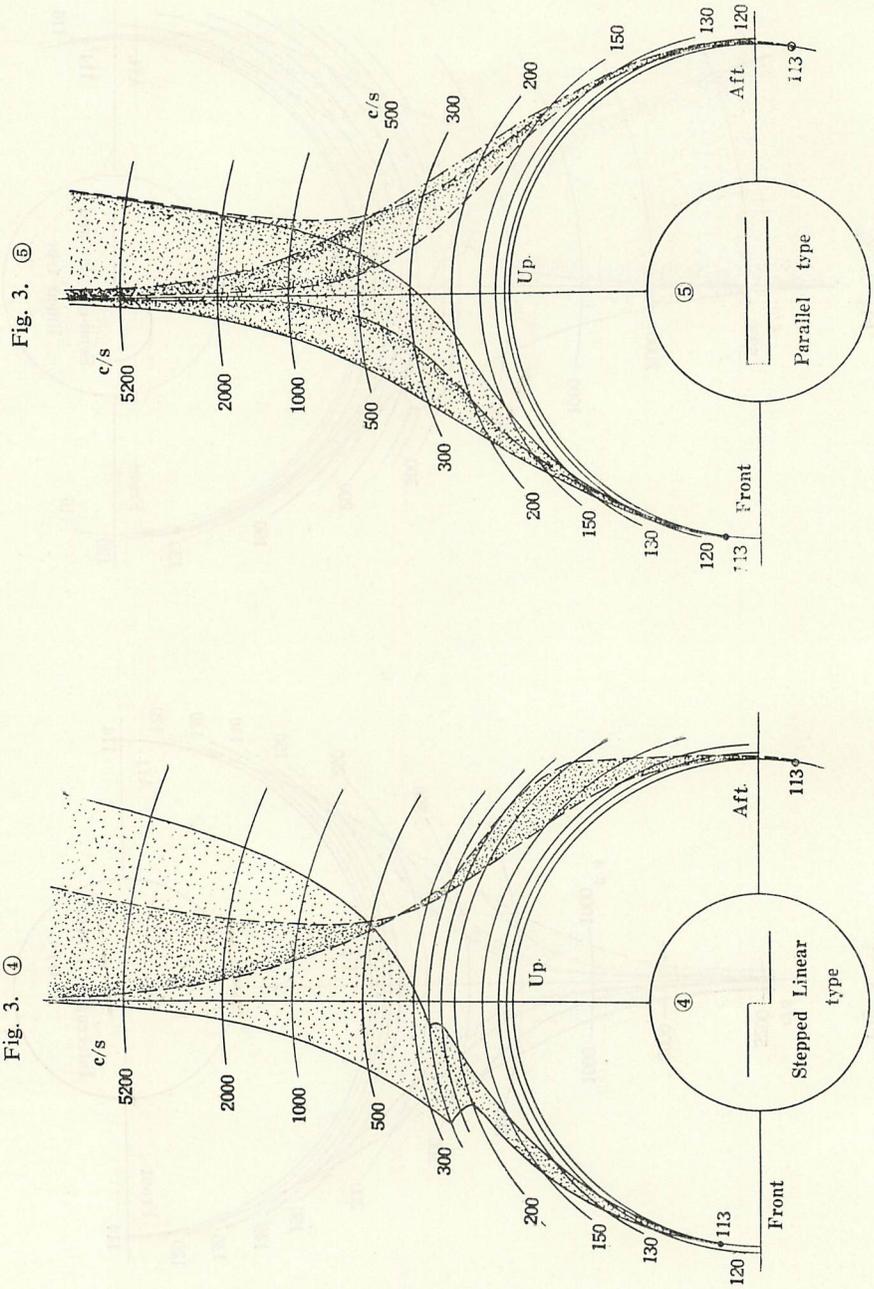


Fig. 3. ⑦

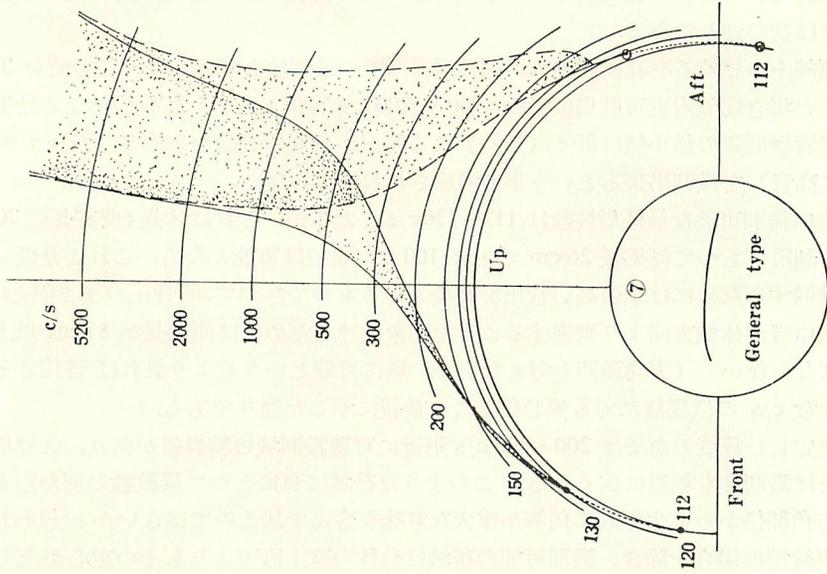
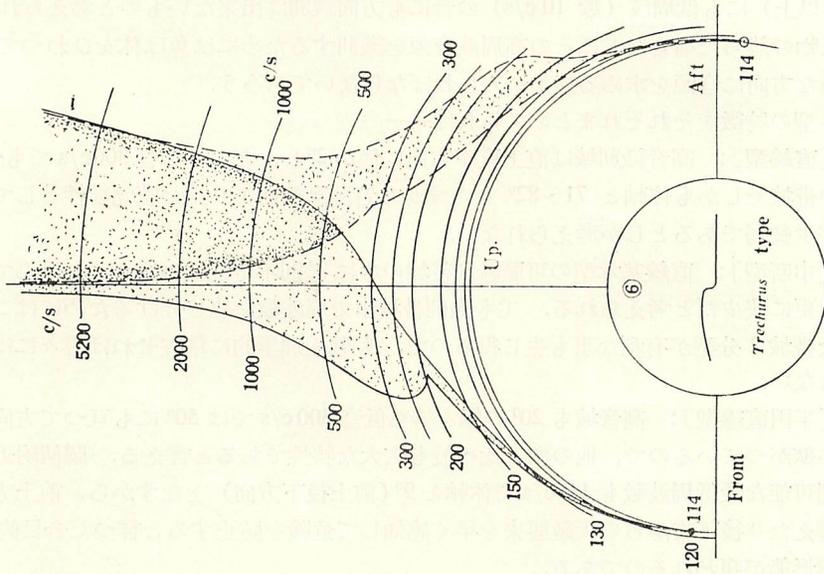


Fig. 3. ⑥



向識別可能な最低周波数の 3 重点に絞って論じてみよう。特に目立つ事はタイなどの半円直線型側線では高音においても低音においても識別域が最も広く水中音響の探聴能力が非常に優れているという点であろう。前述条件下の 7 型式側線と方向識別特性との関係を概括すれば次の通りである。

- a) 側線上の相隣る有孔鱗間距離が両受容器間隔の最短値と考えられ、この値を 3~5 mm とした場合閾値附近可聴周波数は 8700~5200 c/s 程度となる。体長の小なる幼稚魚ほど 2 受容器間隔の最小値は低く（短く）なる筈だからもつと高い方の音（音圧が強ければ更に高音）を識別出来るという事も考慮されねばならない。
- b) 方向識別可能な最低周波数は 112~130 c/s となるが、これは体長（側線長約 20 cm）による制限であつて側線長 26 cm のとき 100 c/s までは可能となる。これより低い周波数を識別するためには相当高い音圧を必要とするものであつて、等音圧のまま例えば 30 c/s の水中音が体軸方向より到来することを聞きわけけるためには側線長が 87 cm 以上もなければならぬ。（方向識別を考えないで、単に可聴という点より見れば音圧さえ強大ならば数 c/s の低周波にでも感じ得ること前報に示した通りである。）
- c) 想定した程度の魚では 200~300 c/s 附近に可聴識別域の特異帯があり、この周波数附近では識別帯も相当に広がる。このような帯域は魚にとって周波数の面からも体軸との方角関係からも生態的に何等か重大な意味を含んで居るのではないかと思われる。
- d) 直線型の場合を除き、識別可能な帯域は魚体の直上直下よりもその重心が上方ではやや後下方ではやや前に傾いているように見える。魚体軸の方向つまり前後方向の大部分（半頂角 45° の円錐面内）はどの側線型でも 150 c/s 以下の低音の識別に有効な役割をつとめている。逆に言えば音圧が強くない限り体軸方向の音に対しては高周波（1000 c/s 以上）にも低周波（数 10 c/s）の音にも方向識別は出来ないものと考えられる。水面に物の落ちた場合などにその高周波音源を識別するためには魚は体をひねつて体軸に直角な方向に音源を求める態勢に入らねばならないであろう。
- e) 各型の特徴をそれぞれまとめてみれば——
 - ① [直線型]： 高音識別域は直上直下方向に僅か 2° しかない。低音 300 c/s でも僅か 11° の帯域でしかも体軸と 71~82° をなすから音源識別能より見た聴覚特性としては最も狭少貧弱であるとはしか考えられない。
 - ② [中断型]： 直線基本型の可聴識別帯域の中に 識別不可能域がはさまり込んでいるから更に狭少だと考えられる。尤も識別帯域中で周波数を感じ分けるためにはこのような帯域 2 分型が有利な事も生じ得るので、刺戟生理学的に精査せねば軽々には論ぜられない。
 - ③ [半円直線型]： 高音域も 20° の幅を持ち低音 300 c/s では 50° にも亘つて方向識別域が拡がっているので、他の型と比べ最も広大な特性であると言える。閾値附近での識別可能な最低周波数も 116 c/s で体軸と 9°（前上後下方向）をなすから、前上方の餌を獲えたり後下方からの天敵襲来を早く感知して危険を防止すると言つた合目的々な生態形態が窺われるのである。
 - ④ [段違い型]： 直線型の半分ずつを上下に段違いに置くだけでこのように特性が広大になるものかと驚く程で、殊に高音に対して幅の広い帯域をもつ。低音 300 c/s については直線基本型や中断型の倍の帯域幅であるがその他の型と比べると若干狭くなる。

- ⑤ [平行型]：低音 300 c/s 帯域中にはさみ残された識別不可能域が僅かに狭くなつて有利なだけで他は④段違い型よりも少々貧弱という程度である。
- ⑥ [アジ型]：高音 5200 c/s についても③半円直線型・④段違い型に次いで広大であり、低音 300 c/s については③について他のどれよりも広大であつて聴覚特性としては優秀な部に属するであろう。
- ⑦ [一般型]：高音・低音どちらに関しても丁度中間位の広さを有し、僅かに変形すれば⑥アジ型や③半円直線型になると言つた形そのものが識別可能の特性域にもよくあらわれているように見える。

V. 将来への期待

以上の計算結果は、体長（側線長）を略々一定とし聴覚神経を伝わる興奮の伝達速度も亦一定と想定して閾値音圧程度の弱い水中音について行つた思考実験的成果に過ぎない。これは実際の魚について実験され確認されて始めて生理生態学的な価値を生ずるものであつて、著者自身もその実験を行い本論の不備な点を補正し更に魚類聴覚特性の本質を究明せんとする熱望に燃えているものであるが、残念乍ら技術・能力・器材に欠くる所多く之を実現し得ない現状である。

実験生理学関係の諸賢がこの方面に興味と関心を持たれ、近い将来に上述のような特性の確認実験を行われる事を期待してやまない。ここにその実験遂行上必要と信ぜられる諸条件資料を述べて参考に資したい。

- a) ある側線型を具える魚種のその時の体長（成長度、側線長）における側線神経について不応期（Refractory period）や興奮の伝達速度等を知らねばならない。（水温によつて之等は大中に異なるものと予想される。）
- b) 対象となる魚が音を識別し得たか否かを判別するには学習による条件反射を利用せざるを得ないであろうが、極く自然な状態で魚を保持して側線系の中枢での活動電位変化その他により刺激に対する反応を直接確認し得たならばこれに優る方法は無い。この際低弱な音圧を聞かせて可聴音圧の閾値を求めて置くことも肝要である。
- c) 水槽中に魚を置いて実験する際に槽壁からの反射音（水以外の所を伝わつて来る伝達音を含む）を排除せねば聴覚の方向特性を知る事が極めて困難とならう。従つて水槽壁にはCS₂液層その他の防音吸音層を置き、音源は水面の反射を避けるように充分考慮されねばならない。低音は指向性を持ち難いから、魚へ到来すべき音の道筋方向は慎重に検討して判断を誤まらぬよう、特にうなりや音の遮蔽現象などには留意する必要がある。
- d) そのほかにも、魚の疲労による閾値の増大、塩分水温その他の環境条件が聴覚に及ぼす影響などをよく調べて置かねばならない。

以上のような配慮の下に実験が行われたならば定量的にはともかく少くとも定性的には前章の計算結果の正しいものである事が確認証明されるであろう。

游泳中の魚の水中音聴感の能力は本論における如き静止時の特性よりも遙かに低下するであろうが、これについての思考実験はなかなか困難なのでこれを論ずるのは他日の機会にゆずりたいと思う。

VI. 結 び

前報の理論的な考察から出発してここには側線形態の差による魚類聴覚の方向特性を計算より求めて之を検討した。本報も片側線を平面上で論じたものであり立体的三次元的な考察まで踏み込んで居ない。^{*} 亦、確認実験をも経ていないので現実との結びつきについては大きな危惧無しとしないが、得られた計算結果は過去の実験結果³⁾ や従来の経験・伝承などに含まれた現象を統一的に説明し得て殆ど矛盾を生じないものである。水中音と魚類の生態形態に関心を持たれる方々、更に亦関係の深い事項を実験的に解明されんとする諸賢の御参考迄に発表した次第である。御叱正や御協力を得て本論の結果を確認証明し得る時期が早められれば幸甚である。

終りに貴重な資料を賜った三重大学水産学部川本教授に深謝の意を表する。

文 献

- 1) 黒木：日本水産学会誌，23 卷 7 & 8 号 (1957)。
- 2) 小川：電気生理学研究 (昭和医大生理学教室)，10 卷 (1956)。
- 3) H. Kleerekoper & E. C. Chagnon：Jour. Fish. Res. Bd. Canada. Vol. 11, No. 2, (1954)。

^{*}) 左右両側線の neuron が脳中枢に刺戟興奮を伝達する場合、そこに両側共通の領域があるか否かによつて両側線の立体的な取扱い方に大きな差が生ずべきである。(関係文献資料の御紹介を切望する。)