水生無脊椎動物の発音と行動＊1

竹　村　　暘

Sound Production of Marine Invertebrates

Akira TAKEMURA

The sounds and movements of marine invertebrates collected from the coastal waters of Nagasaki were observed. The sounds made by marine invertebrates were more dominant than those of marine vertebrates in the coastal waters and showed quite simple pattern consisted of a single or several pulses sounds. Most species emitted weak sounds but sounds from some were very powerful. Most sounds were accompanied by the movements of animals.

Key words：発音 sound production；無脊椎動物 invertebrate

海中は種々の騒音であふれ，水生動物自身の発する音も少なくない。そして，水生動物の音響生態については，すでに多くの報告がなされ，海中での音響環境に占める役割が次第に明らかにさてつつある。しかし，そのほとんどが水中で音を高度に利用している哺乳類や魚類についてであり，むしろ海中生物騒音の主体をなす無脊椎動物の発生音についてはほとんど明らかにされていない。確かに，活動的な動物は発音の種類も利用法も豊富である。ところが，特に沿岸域において発音頻度や発音個体数では無脊椎動物のほうが主役を演じていると言える。そこで，本報告では沿岸に生息する無脊椎動物数種について発生音，発音機構及び音響生態を明らかにすることを目的とした。

資料と方法

東シナ海でトロール操業を行なった際，捕獲されたウチワエビ（*Ibacus ciliatus*），長崎半島先端部に位置する長崎大学水産学部附属野母水産実験所で飼育ならびに近くの海岸（砂・れき・泥及び岩質）で採集したムラサキウニ（*Heliocidaris crassispina*），イセエビ（*Paunuliturus japonica*），コウライエビ（*Penaeus orientalis*），シロスジフジツボ（*Balanus amphitrite albicostatus*），マミメフジツボ（*Balanus variegatus* var. *cirratus*）カメノテ（*Mitella mitella*），アサリ（*Tapes philippiarum*），マガキ（*Crassostrea gigas*），ムラサキイガイ（*Mytilus edulis*），エボシガイ（*Lepas anatifera*），サザエ（*Batillus cornutus*），ヤドカリ科（Paguridae）の数種及び小型巻貝類など及び長期間飼育の容易なアメリカザリガニ（*Procambarus clarki*）を神奈川県の多摩川登戸付近で採捕し，実験に用いた。このうちコウライエビは人工受精卵から飼育された体長約15cmのものである。シロスジフジツボやムラサキイガイのような付着動物については，付着している岩等を持ち帰り，目的とする一種を残して他種の動物はすべてつぶして使用した。イセエビ（2尾）を除いて，それぞれ10個体以上を録音の対象として用いた。

アミメフジツボは長崎市郊外の東望の浜で採集したもので，本種については水中発生音収録の他に光刺激に対して敏感に反応する蔓脚運動が水中音または静圧の変動によって影響されるか否かを調査した。蔓脚運動に関する実験は，図1に示した水槽にアミメフジツボを入れ，50－1500Hz までの各種の純音を連続または断続的に放声した。放声には発振器（古野㈱，454A），増幅機（古野㈱，試作器），及び水中放声器（古野㈱，試作器，定格出力60W，

＊1　水中音の研究－XIII

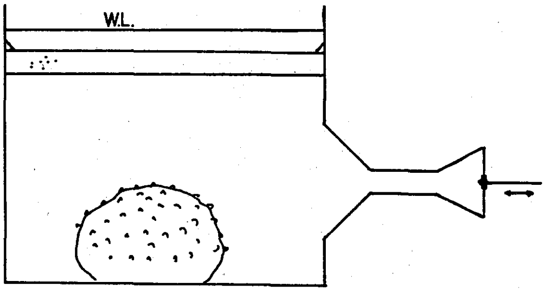

Fig. 1. Experimental water tank for reaction of barnacle against the sound.

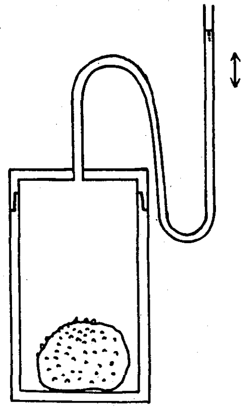

Fig. 2. Experimental water tank for reaction of barnacle against the change of water pressure.

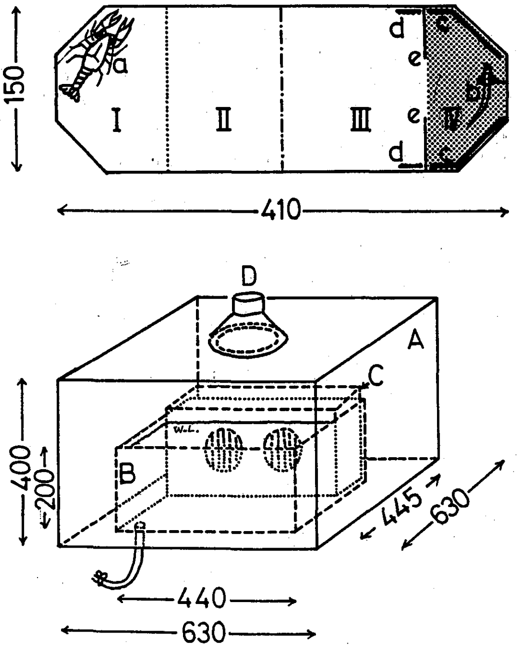

Fig. 3. Experimental water tank ((above) and equipments (below) of *Procambarus clarki* A; sound room, B; Water pool, C; Underwater speaker, D; Speaker, a; Specimen, b; Bait, c; Inner electrode, d; Outer elctrode, d; Outer electrode, e; Gate, I － III ; Lighted area, IV ; Dark area. Dimension in mm.
(Tank was set in front of underwater speaker in pool)

最大90W）を用いた。これらの機器の総合周波数特性は１－10kHz でほぼ平坦であり，100Hz では約20dB の減衰がある。さらに，図２に示した円筒形の密閉水漕にマミメフジツボを入れ，可動パイプを０－10Hz で上下させて蔓脚運動の変化を観察した。

28尾のアメリカザリガニ（体長２－13cm）を用いて，学習による方法で聴覚また振動の感受能力があるか否かを調査した。しかし，８－12月までの実験では反応時間に有為な変化がみられなかったので，12月からはそのうち３尾（体長　7.9，7.9，6.2cm）について学習の時間を２倍にして実験を行なった。水温は22℃に保ってある。

図３下はその実験装置の全体である。発泡スチロールの外箱（A）の中に塩化ビニール板で作った水漕（B）を入れ，この水漕内の放声器（C）の前面に小さな実験水漕（図３上）を浮かべた。この実験水漕の壁（e）によって餌場（b）兼隠れ場（IV）と自由に動ける場所（I，II，III）は区切られている。

Iの部分に入れられたアメリカザリガニはIVに行こうとするが，外箱の上端に取りつけた空中スピーカー（D）及び水漕（B）の一端に入れられた水中放声器からの信号音（100Hz の断続音）がある

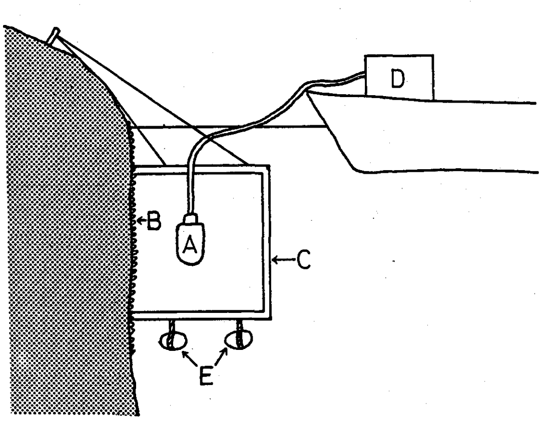

Fig. 4. Illustration of recording method of natural underwater sound of barnacle at Nomo (A; hydrophone, B; barnacle, C; Reflective box, D; instruments, E; Weight) .

時は電極（C）からの電流によってⅣに入れない。反応はⅠからⅢまで移動するのに要する時間を測定して求めた。音が止んでいる時，二尾についてはいかなるショックも与えず，一尾については逆にショックを与える方法をとった。

自然の生息環境でのシロスジフジツボの発生音を，長崎半島先端部に位置する野母港入り口近くの，この動物が密生している岩場で調査した。満潮時，調査点のすべての個体が海中に没している時，一面だけを解放した1立方メートルの発泡スチロール製の箱の中央部にハイドフォンを固定し，箱の開放された面を本種の密生した岩場に図4に示すように押しあて，箱の中の水中音を収録した。この箱は外部からの音を非常によく反射した。

結果と考察

1．発生育

哺乳類や魚類に比べて，甲殻類やその他の水生無脊椎動物の発生音はそれだけで生態に重要な意味を持つ能動的なものよりも，行動に伴って二次的三次的に発するものを非常に多く含んでいる。すなわち，呼吸・移動・摂餌といった動作に伴って作り出されている種々の音が無脊椎動物が発する音のほとんどである。無脊椎動物の発する水中音をそのパターンで分類すると打撃音と摩探音の二つに大別できる。このうち打撃音を発する動物は非常に少なく，摩擦音を発する動物のほうがはるかに多い。

これらの無脊椎動物の水中音のソナグラムを図5に示す。

1－1．打撃音

ほとんどが単一のパルス音としてあらわれ，一般にホワイトノイズ的な成分を有している。この音はテッポウエビ類（Snapping shrimps）の発する音に代表される。この種のエビの発生音は沿岸域の海中生物騒音を支配しているといっても過言ではない[1)]。

その他の水生動物も同様のパルス的な音を発するがテッポウエビ類に比べそれほど大きくはない。Busnel and Dziedzic[2)]が，地中海での海中生物騒音の原因種として指摘したフジツボ（*Balanus perforatus*）の場合，その発生音ならびに日周変化もテンプラノイズに非常によく似ている。しかし，今回実験に供したフジツボ類（シロフジツボ，アミメフジツボ）の場合には顕著な発生音を収録することはできなかった。これらの動物のたくさん付着している岩を水中に没するとパルス的な音が聞えたが，その音は非常に小さく，明らかにテンプラノイズとは区別できた。すなわち，その周波数成分は狭く低周波域に偏っていた。これらの種の発する音はこのようなパルス的なものがほとんどであった（図5；1－3）。また，野母港入り口の岩場で行なった実験では，フジツボの発生音を全く収録することができなかった。

このタイプの音はこの他，アサリ，ムラサキイガイ，カメノテ等でも観察した。アサリの場合そのパルス音は約7 kHzにも達する音であるが，非常に微弱である（図5；15－16）。ムラサキイガイのパルス音はその周波数成分がアサリより狭く2－6 kHzであり（図5；9－12），カメノテの場合はさらに低い4 kHz以下にほとんど全ての周波数成分が含まれている（図5；21－24）。

1－2．摩擦音

無脊椎動物の発生音では最も一般的なパターンで，パルス音の著しく早い繰り返しとしてソナグラムに現われる。その周波数域はほとんど可聴域に限られているが，複雑なパターンを呈する。

この音はハコエビやイセエビのように触角の動きで発音する動物でよく知られているが，貝類のように硬い殻を有する動物の行動に伴ってもしばしば観察される。例えば，シロスジフジツボも時折水を吐き出す時，持続時間の長い音を発する（図5；4，6）。アサリ・サザエ・ヤドカリ科の動物や小型巻貝等は移動の際に付近の岩等に殻を接触させてこのような音を発する（図5；16，32，33，35）。また，このような音はウニ類（Echinoidea）についても観察され，実験に用いたムラサキウニがガンガセ（*Diadema setosum*）もその移動の際に摩擦音を発した（図5；22)。

2．発音機構

発音機構の種類によってその発生音も異なる。しかしながら，前述のように無脊椎動物では特殊な発音機構による発音はむしろ少なく，ほとんどの種がなんらかの行動に付随して音を発している。

2－1．打撃音機構

打撃音を発する動物の代表種であるテッポウエビの発音機構についてはすでにTakemura[1)]が報告している。このようにハサミを打ち合わす動物はほかにシオマネキ（*Uca pugilator*, Salmon et al[3)]）が知

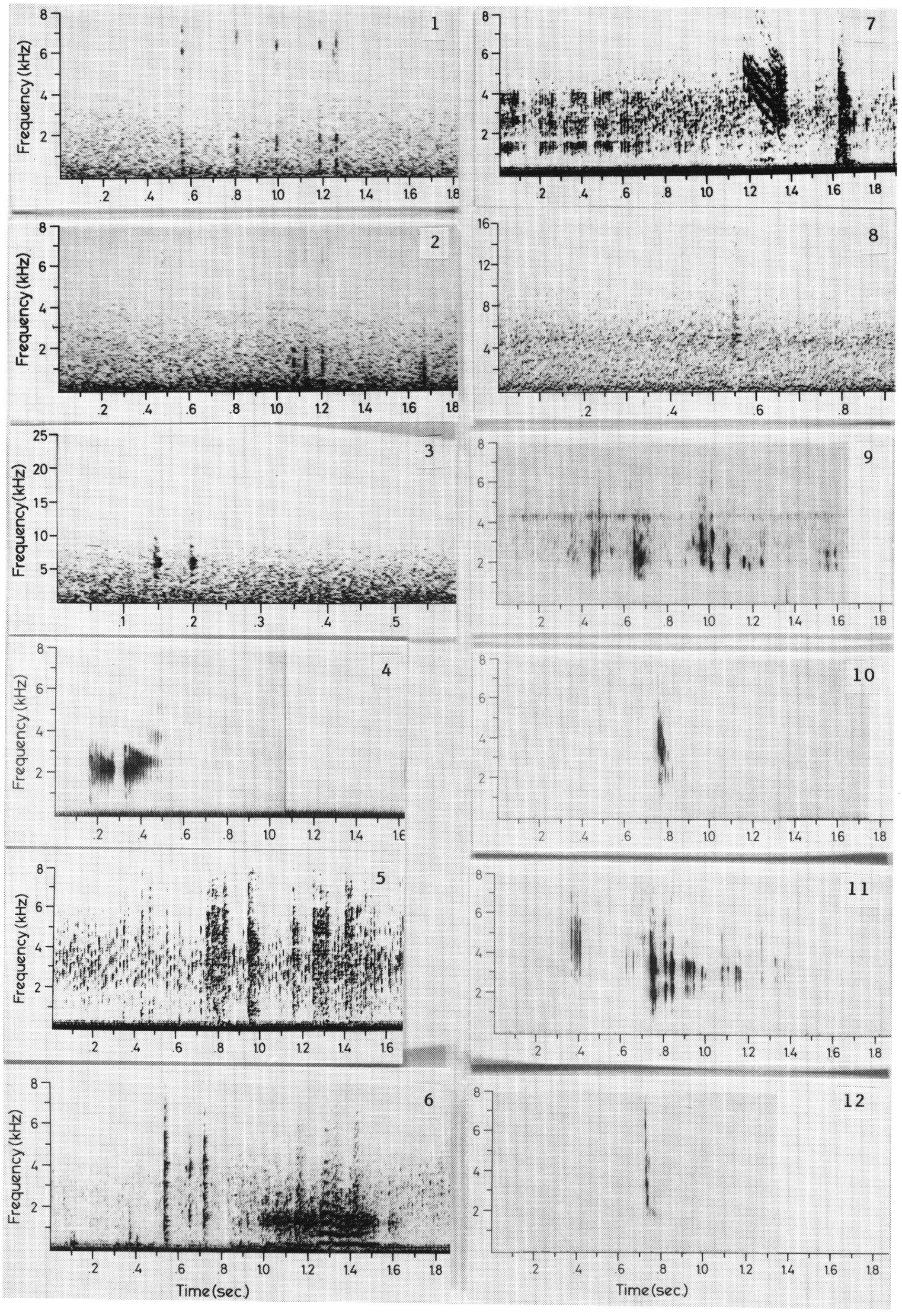

Fig. 5- a　Sonagrams of underwater sounds
1-4; *Balanus amphitrite albicostatus*, 5-8; *Balanus variegatus* var. *cirratus*, 9-12; *Mytilus edulis* Effective filter bandwidth is 150Hz on 3, 90Hz on 8 and 45Hz on others.

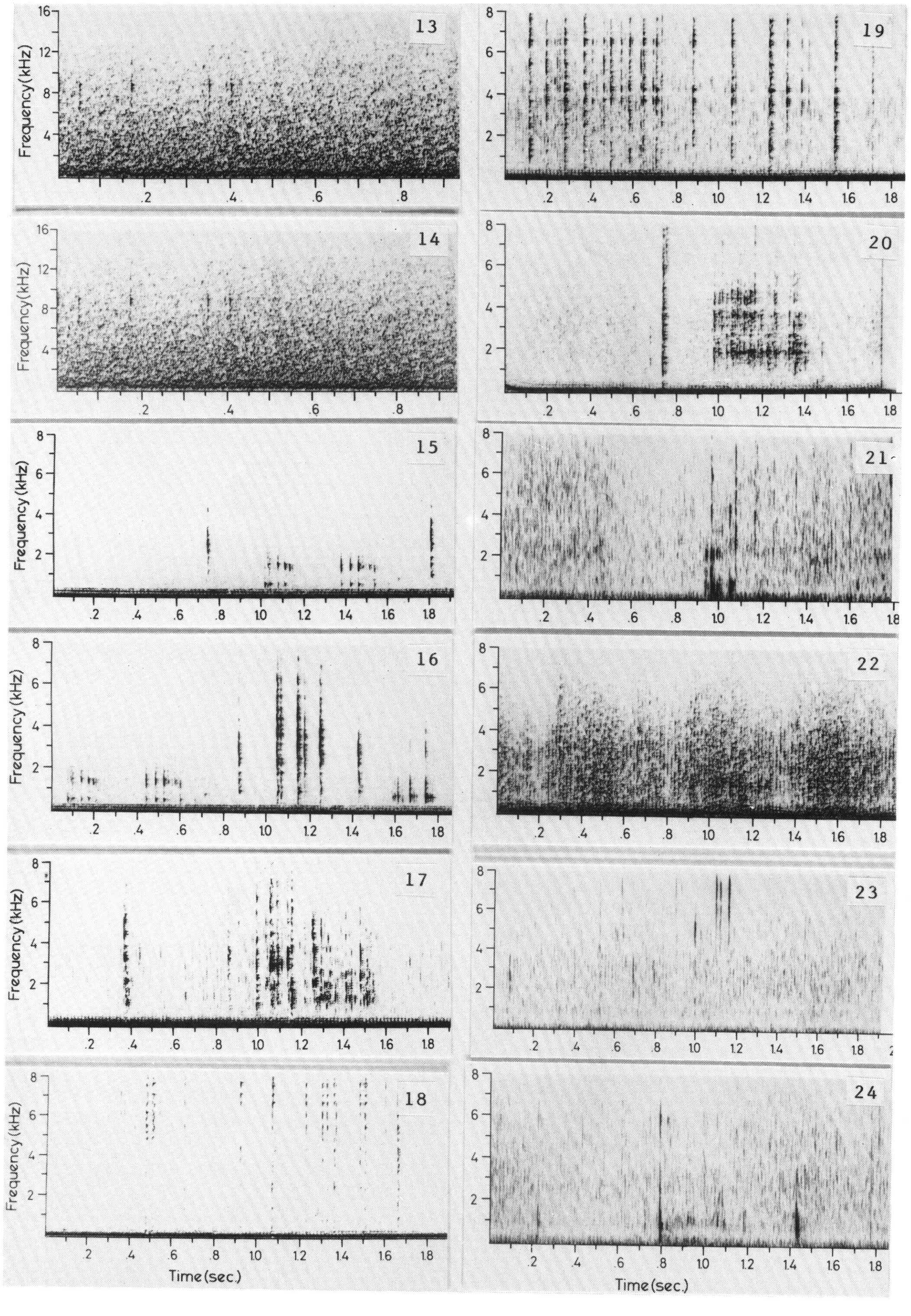

Fig. 5- b　Sonagrams of underwater sounds (continued)
13-14; *Mitella mitella*, 15-16; *Tapes philippiarum*, 16-20; Paunuliturus japonica, 21-24; *Heliocidaris crassispina.* Effective filter bandwidth is 90Hz on 13-14 and 45Hz on others.

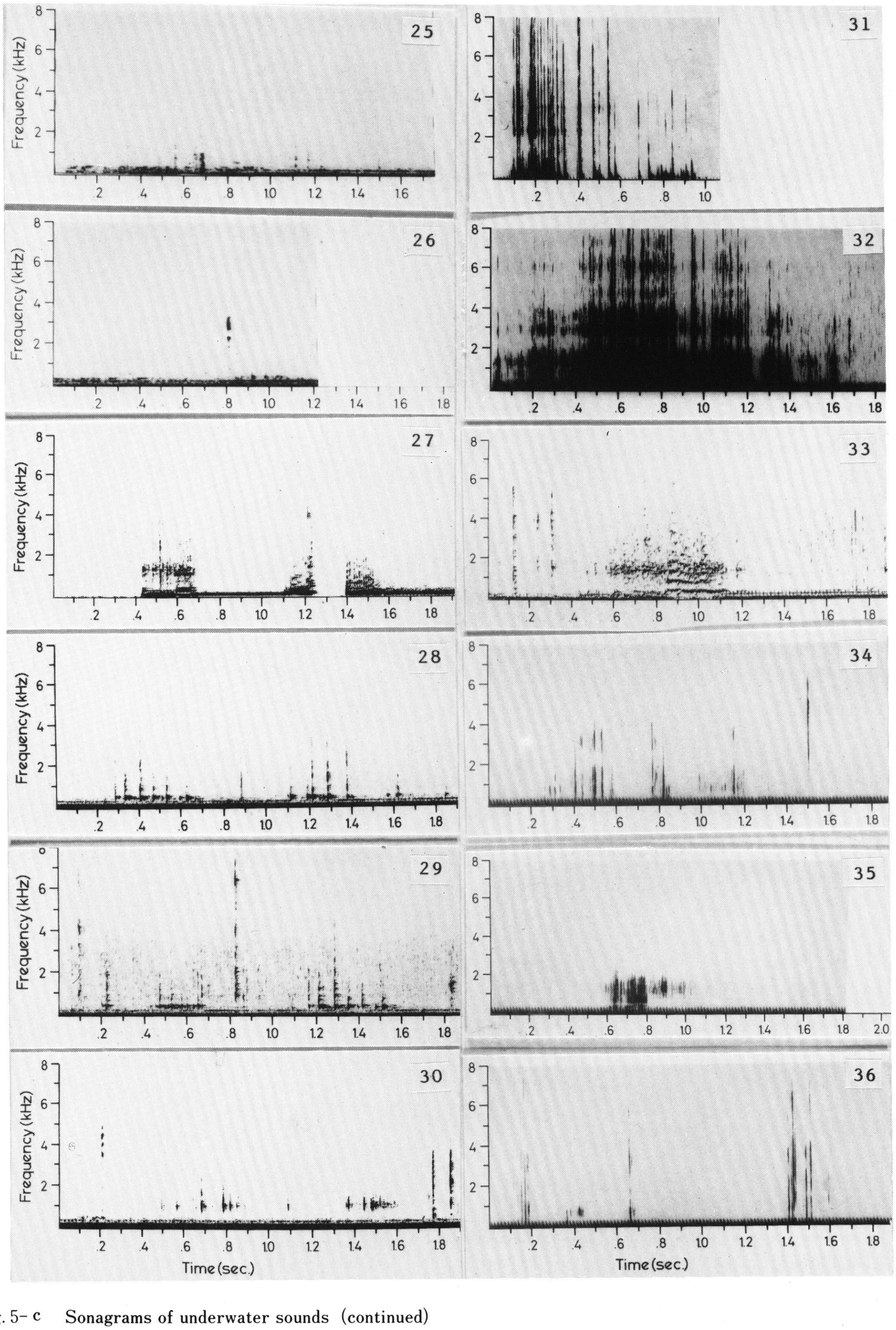

Fig. 5- c Sonagrams of underwater sounds (continued)
25-27; *Crassostrea gigas*, 28-30; small roll-shells, 31-33; *Batillus cornutus*, 34-36; Paguridea. Effective filter bandwidth is 45Hz.

られている。

打撃という行動なしに，この機構のものと同様なパルス音を発する動物は多い。シロスジフジツボやマミメフジツボ等は乾いた状態から急に海水に入れてやると，盛んに泡を出し，これがパルス状に音となる。しばらく水に浸した状態が続くとこの音は聞こえなくなる。また，水から空中に取り出したときも水を吹き出す際，この音が発せられる。さらに，楯板と内壁とすれる時テンプラノイズのパルス音に似た音を発する。これらはいずれも微弱なものである。泡を出すことによってパルス音を発する行動はアサリ・ムラサキイガイ・カメノテでも観察された。

2－2．摩擦音機構

硬い甲殼や殼を有する無脊椎動物は摩擦によってしばしば音を発する。ハコエビやイセエビの場合については Takemura[4] が報告している。

硬い殼を有する巻貝類はその移動に伴って，殼のこする音を発する。しかし，巻貝類にそれ以外の特別の発音機構は見いだせなかった。

Iversen *et al* の述べたイカ類（*Thysanoteuthis rhombus, Symplectoteuthis oualaniensis* or *Onychoteuthis banksii*）の遊泳音は漏斗より海水を噴出する際に伴う音と考えられている[5]。

3．聴音

アミメフジツボは照度の1/2以下への急激な低下，あるいは他のなんらかの刺激で蔓脚運動を停止し，蔓脚を殼の中に引っ込める。そこで刺激として音または静水圧の変化を与えてその反応を観察した。

実験水槽は上部に発泡スチロールを置き，海水をこの上まで入れ，スチロール板の浮力によって水槽内の圧力・水の動きが他のところに逃げないようにしてある（図1）。また，放声実験の他に外部から機械振動をも与えた。このようにして10Hz から10kHz までの音の強さ・周波数・波形（矩形波・鋸歯状波・サイン波）をそれぞれ変えて放声したが，蔓脚運動には全く変化が見られなかった。そこで本種を静水圧を変化させる実験ビン（図2）に入れ，水深 3 cm から 2 m の水圧に相当する1.003－1.200気圧をさまざまな変化速度で与え，蔓脚運動を観察したが，水圧の上昇または下降に伴う変化は全く認められなかった。実験方法からも分かるように，これらの実験に使われた音は near field の音も含んでいる。

しかし，アミメフジツボは付着している石自体を振動させることによりただちに反応し，蔓脚を引っ込める。アミメフジツボは音または振動を媒質である海水を通して感じるのではなく，むしろ被付着物自体の振動に対して反応していることがわかる。これらの動物が生息している環境は，潮の干満により大きな水圧の変化を受けており，微弱な圧力変化を識別するのは困難な場所といえる。音や圧力刺激は照度の急激な低下や付着している岩自体の振動と

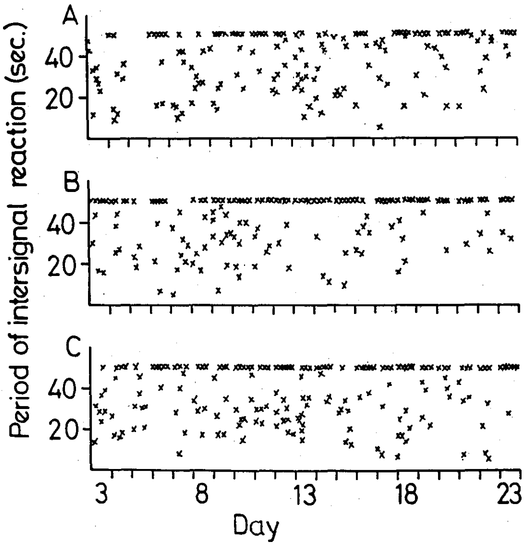

Fig. 6. The variation of period of intersignal reaction of *Procambarus clarki.*

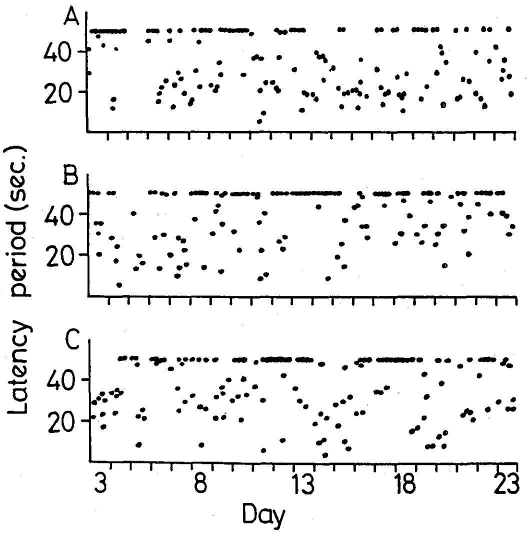

Fig. 7. The variation of latency period of *Procambarus clarki.*

いった特殊な刺激とは生理的に異なった受け止め方がなされていると思われる。

アメリカザリガニを用いた学習実験の結果を図6及び7に示した。5ヶ月間の訓練にもかかわらず，その行動は最初と全く同じで，信号間反応の増加ならびに潜時の減少は認められず，本種の音に対する反応は全く見いだせなかった。図には最後の1ヶ月のみを示している。最後まで用いた3個体の内，2尾は一回脱皮，1尾は全く脱皮しなかった。脱皮した場合もアメリカザリガニが放声に反応したのは体を接触させている水槽が振動したときのみであり，脱皮による反応への影響も考えられなかった。

Knight-Jones and Qasim[6]は数種のプランクトンが水圧の上昇に伴って活発になり上方へ移動し，水圧の下降に伴って活動が鈍り下降することを報告している。このことは，浮遊性の無脊椎動物と底生のそれらとでは音や圧力の利用の仕方を異にしていることを伺わせる。

4．音響生態

水生動物が海水中で生活していく際に，その生存を可能ならしめるために，生息環境から多くの情報を入手していることは明らかである。しかし，情報が有効であるためには，その速時性ならびに正確さが最も重要である。水温や水質のように，緩慢な生活環境の変化という情報に対して多くの遊泳動物はその危険から逃避することができる。しかし，外敵からの逃避とか餌の探索・郡行動というような動作に対してはゆっつりした情報の入手方法では対処できず，その生命の維持すら困難となるであろう。

水生動物の中にはそのような情報入手方法として音を利用しているものが多い。しかし，この音という情報をいかに利用しているかについては不明な点が多い。

音を情報として利用することについては，他の水生動物に比べて無脊椎動物の場合はさらに理解しがたい点が多い。特殊な発音機構を有するエビ類のように無脊椎動物にも明らかに能動的に発音する種もある。そして，そのような能動的な発音が最も高い頻度で使われるのは威嚇及び防御の時である。一方，移動に際して殻をこすったり，泡を出したり，また呼吸することで音を出す無脊椎動物は発音をある目的を持って能動的に行なっているとは考えられない。また，それらの音はエビ類等によって能動的に出される音に比べて著しく小さい。

このように，移動能力が欠けていたり，乏しい無脊椎動物にとって，音という刺激の利用法は明らかに他の水生動物とは異なっており，全く利用していない種がいることも考えられる。

引用文献

1) Takemura, A. and Mizue, K. (1968)：Studies on the underwater sound－I, On the underwater sound of Genus *Alpheus* FABRICIUS in the coastal waters of Japan, *Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ.*, 26, 37－48

2) Busnel, R. –G. and Dziedzic, A. (1962)：Rythme du bruit de fond de la mer à proximité des côtes et relations avec l'activité acoustique des populations d'un cirripède fixe immergé, *Cahiers Oceanogr.*, 14, 293－332

3) Salmon, M. and Stout, J. F. (1962)：Sexual discrimnation and sound production in *Uca pugilator* Bosc, *Zoologica*, 47, 15－20

4) Takemura, A. (1971)：Studies on the underwater sound－II, On the mechanism of sound production and underwater sound of *Linuparus trigonus*, *Marine Biology*, 9 (2), 97－91, 1971

5) Iversen, R. T. B., Perkins, P. J. and Dionne, R. D. (1963)：An indication of underwater sound production by squid, *Nature*, 199, 250－251

6) Knight-Jones, E. W. and Qasin, S. Z. (1955)：Responses of some marine plankton animals to changes in hydrostatic pressure, *Nature*, 175, 941－942