

ニジマスの聴覚特性^{*1}

山川正巳^{*2}・池谷文夫^{*2}・畠山良己^{*3}

Auditory Characteristics of Rainbow Trout *Oncorhynchus mykiss*

Masami Yamakawa, Fumio Ikeya and Yoshimi Hatakeyama

Abstract

Auditory characteristics of the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* were measured using the classical conditioning technique for heart beats. The audible frequency range extended from 50Hz to 1000Hz and its audiogram showed V-curve with maximum sensitivity at 300Hz where the threshold was 86.8 ± 9.4 dB re 1μ Pa. The longer the duration of a signal tone, the lower the threshold especially in a frequency range around 300Hz. The CRs were 31.6–35.8 dB at 100–300Hz and 51.2 dB at 500Hz. The noise spectrum level that started masking was approximately 70 dB re 1μ Pa/Hz^{1/2}. The lowest sound pressure level necessary to perceive the directional change of the sound source from right to left or behind to front was 6.5 dB above the threshold, and these results were the same before and after the surgery in which the gass in the swim bladder was suck up and two lateral lines were amputated. The limit for angular discrimination of the sound source was 37°. By training for 50 days, the experimental groups could be trained to orientate toward the sound source in return for a food reward.

These results indicated that the rainbow trout belonged to the group with comparatively higher sensitivity in the non-Ostariophysi, but the abilities to hear a signal tone among the noise and to detect the sound direction were poor compared with the species like the cod and red sea bream. Based on these auditory abilities of the rainbow trout found in our current study, 200–300Hz in frequency, longer than 200ms in duration and below 150 dB in emitting sound pressure level were considered to be appropriate for controlling fish behavior by underwater sound like in marine ranches. This distance limits of the signal sound (R_1 : at which the direction toward the sound source is predicable with considerable accuracy, R_2 : at which the direction toward the sound source is roughly predicable, R_3 : at which the signal sound is predicable but the direction toward the sound source is not predicable), were estimated to be 89m, 631m, 1412m respectively.

魚類をはじめ多くの水中生物がその生物特有の鳴音を発生することは古くから知られている。¹⁾ これらの鳴音のうちニベ類²⁾やドンコ³⁾では、発音に季節変化や日周期が認められ、求愛や威嚇の目的で発せられている。また、小型歯鯨類（イルカ類）では超音波を発しエコーロケーションを行って前方の障害物を探知したり、鳴音により個体間の会話を行うことが推察されている。⁴⁾ 魚群が船のスクリュー音や工事音に対して

逃避したり、ある種の音に対して誘引された事例^{5,6)}も多い。このように音波が効率よく伝搬する水中で生活している生物において、水中音響は彼らの生活と密接に結びついており、重要な情報伝達手段であると考えられる。

このような水中音響を漁業へ利用する試みは、すでにマダイのドンブリ釣りや、錘で海底をたたき追い込み網漁等の伝統漁法に見られるが、最近では、水中音

*1 本研究の一部は昭和61年度日本水産学会秋期大会、昭和63年度日本水産学会春季大会、平成8年度日本水産学会秋期大会において口頭発表した。

キーワード：ニジマス、聴覚特性、聴覚閾値

所 属：*2 東京都水産試験場奥多摩分場、*3 水産庁水産工学研究所

連絡先：〒198-0105 東京都西多摩郡奥多摩町小丹波 720

響機器の発展とともに、威嚇音によるイルカのサケ流し刺し網への羅網防止対策の研究^{7,8)}や音響学習させたマダイの海洋牧場の造成⁹⁾シマアジ¹⁰⁾やハマフエフキ¹¹⁾の飼付け型栽培漁業が行われており、その有効利用が一層期待されるようになってきている。しかし、魚類の発生音がいかなる情報をもっているのか、あるいは人工音に対する反応や学習能力、聴覚特性など水中音響に関連した魚類の生理生態には不明な部分が多く、そのため音響利用効果が明らかでない場合も少なくない。

ここではニジマス (*Oncorhynchus mykiss*) を対象として、音響利用の基礎となる聴覚特性の測定結果と、これをもとに音響学習を利用して魚群行動を制御する際の信号音の最適特性と有効距離について検討した結果を報告する。

材料と方法

実験機器と基本手法 魚類の聴覚特性を測定するためには、大きさが測定された信号音を水中の供試魚に放声したうえで、その信号音を供試魚が知覚したか否かを判定しなければならない。本研究ではこの音知覚の判定方法として、信号音を放声した直後に魚体に軽い電気ショックを与える操作を繰り返して条件付けを行い、信号音放声時の心拍間隔の変化を判定材料とする古典的条件付け法を用いた。本手法は Ishioka *et al.*¹²⁾ がマダイ (*Pagrus major*) の聴覚閾値測定に用いており、水中の供試魚の位置での信号音の大きさを正確にコントロールできること、条件付けや音知覚の判定が容易であることなどが特徴である。なお、音源方向知覚に関する一部の測定では信号音放声を条件刺激とする食餌条件付け法を用いた。

研究に使用した実験機器の概要及び聴覚閾値測定の基本手法を以下に示した。

信号音発生装置: 信号音発生装置は、ゲート時間発生回路、ファンクションジェネレーター及び抵抗減衰器で構成した。ゲート時間発生回路ではスナップスイッチを倒すことにより時間幅 t をもつ 1 個のゲート信号を発生させることができ、これによってファンクションジェネレーターが発生するバースト波の時間幅を制御して所定のパルス波（純音）を得ることができる。

雑音発生装置: 雑音発生装置は、ホワイトノイズ発生器、ハイパスフィルター、グラフィックイコライザー

及び抵抗減衰器で構成した。グラフィックイコライザーはホワイトノイズ発生器で発生させたホワイトノイズのスペクトラムレベルは実験水槽内ではスピーカの周波数特性と水中の反射波の合成により平坦にならないため、これを補正するために用いた。ホワイトノイズ出力はハイパスフィルターを通過させることによって、所定の周波数以上の周波数成分に制限することができる。

音源: 音源には空中スピーカー（SONY 口径 30cm 型）と水中スピーカー（島田理化 FC1238）を準備し、実験によってそのいずれかを用いた。

電極: 電極は供試魚の心電採取及び条件付けの際の無条件刺激として供試魚に電気ショックを与えるためのもので、市販の釣針をバーナーで焼いて鉤状に成形し、イヤホンコードに接続した釣針型双極電極で、釣針部分は先端の導体部分を除きペイントを塗り絶縁した。

心電計: 心電計は人間用（フクダ電子 FD-14）を用い、記録紙速度を 25mm/sec、感度を 20mm/mV に設定し、魚体に装着した電極を通じて供試魚の心電図を記録した。

電気ショック発生装置: 電気ショック発生装置は魚体に装着した電極を通じて魚体に直流を通電し、軽い電気ショックを与えるもので、通電時間、電圧、信号音放声終了から通電までの時間間隔を任意に設定できる回路になっている。

水中音の録音・分析装置: 音源から放声する信号音やホワイトノイズ及び実験水槽内の背景雑音の録音と分析は、図 1 に示したブロックダイアグラムで行った。録音系では、水中音を供試魚の頭部が位置する場所に置いた水中マイクロホン（沖電気 ST1001）で受波し、水中音圧計（沖電気 SW1007）で所定の出力まで増幅し、テープレコーダ（SONY TC5550-2）によりテープ速度 19cm/秒で録音した。分析系では、テープレコーダの再生出力を、波形記憶装置（岩通 DM-703）に記

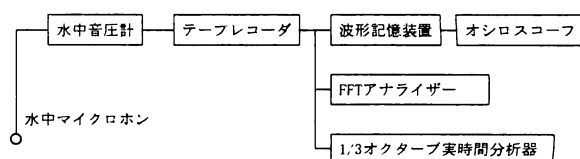


図 1 水中音の録音・分析ブロックダイアグラム

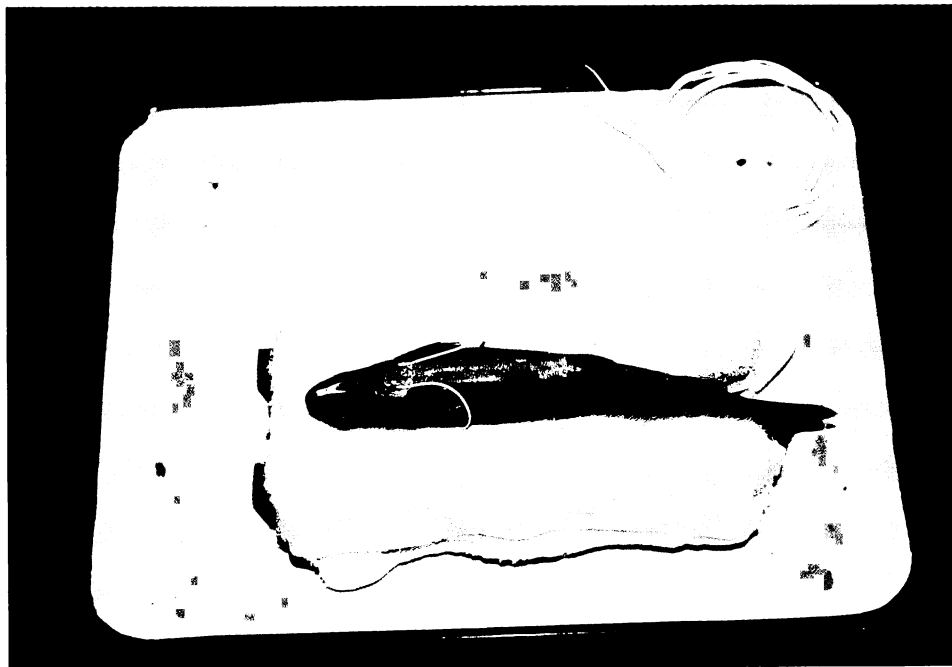


図2 供試魚への電極の装着

憶させ、そのアナログ出力をオシロスコープで写真撮影し、音圧波形とピーク音圧を求めた。また、周波数成分の分析は、FFT 分析器 (National VS-3310A) あるいは 1/3 オクターブ実時間分析器 (リオン SA-20) で行った。

空気バネ: 実験水槽への床からの振動の伝搬防止のため、実験水槽は鋼鉄製架台を介して 3 個の空気バネ (石川島防音工業) で支えた。

飼育水: 飼育水は自然河川水で、概ね 8 月に最高 18℃、2 月に最低 6℃の季節変化を示した。

供試魚の準備: 供試魚は、当分場で養殖している健康なニジマスで、実験前日に多数の飼育群から適当な大きさの個体を選別し、パラアミノ安息香酸エチルで麻酔した後、心電採取と電気ショックを与えるための電極を魚体に装着した。電極は心臓を中心にその左右に 1 cm 程度離し、先端導体部分が心臓付近の筋肉中に埋設するように魚体に装着した (図 2)。電極装着後、水中に戻して蘇生させ、心電図が記録できることを確認した後、網カゴに入れ、実験水槽 (池) の所定の位置に吊し、安静を保って翌日の実験に備えた。網籠は供試魚がちょうど入る大きさに、トリカルネットまたは金網で作った。

条件付け: 聴覚域値を測定する周波数の信号音を十

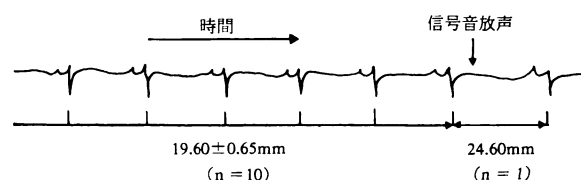


図3 条件付けされた信号音の放声による心拍間隔の変化

分な音圧で放声し、その 0.5 秒後に魚体に装着した電極へ 20V の直流を 0.1 秒間通電して軽い電気ショックを与えるという操作を 5 分毎に繰り返した。繰り返し回数は、実験毎にあらかじめ予備調査を行った上で決定した。

信号音知覚及び聴覚域値の判定: 条件付けから 1 時間安静状態を保った後、聴覚域値の測定を開始した。供試魚が信号音を知覚したか否かは、心電図を記録しながら信号音を放声し、信号音放声時の心電図上の心拍間隔が放声直前 10 回の平均値より有意 ($p < 0.05$) に長い場合を反応あり (図 3)、それ以外を反応無しとして判定した。信号音の放声は聴覚域値以下と推定

される程度の低い音圧から2～3 dB ずつ上げて行うこととし、反応が得られない場合は続けて次のレベルに音圧を上げて放声したが、反応が得られた場合は次の音圧レベルで放声するまでに約5分間の安静状態を保った。

聴覚域値は反応ありと反応なしがそれぞれ2個以上連続している境の中間点をとることとしたが、同じ音圧で反応ありと反応なしが観察された場合はその音圧を聴覚域値とした(図4)。

なお、音圧レベルは0 dB = 1 μ Pa、スペクトラムレベルは0 dB = 1 μ Pa/Hz^{1/2}で表示した。

聴覚閾値 背景雑音を極力抑えた音環境下で聴覚閾値を測定した。実験装置を図5に示した。音源は、near-fieldの影響を軽減できること、水中スピーカーでは共振周波数が250Hz付近にありそれ以下の周波数では急激に能率が悪くなるという理由から空中スピーカーを用い、実験水槽(FRP製、150×70×59cm)の中央上部に設置した。供試魚は体重100～200gの1年魚で、魚体に電極を装着した後、トリカルネット製の籠に入れ、空中スピーカーの直下で水深30cmの位置に吊した。

測定対象とした周波数は、50, 70, 100, 200, 300, 500, 700及び1000Hzで、基本手法に従い、各周波数毎に5尾ずつ計40尾の聴覚域値を測定した。なお、条件付け時の信号音は、測定対象とする周波数で持続時間が200msのパルス音を用い、130～150dBで放声した。また、各供試魚とも、条件付けを行った持続時間200msの信号音について聴覚閾値を測定した後、信号音の周波数はそのまま、持続時間を50, 100, 500msに変えた場合の聴覚閾値についても継続して測定した。

図6に、空中スピーカーから放声した信号音を実験水槽内の供試魚を吊した位置で捉えた音圧波形を示した。本来の信号音の後に続く反響音のエネルギーは、50, 100, 700Hzでは小さいが、それ以外の周波数ではある程度大きかった。実験場所はかなり静かな環境下であったが、背景雑音を極力抑えるために、実験はすべてさらに静かな夜間に行った。この時の実験水槽内の雑音スペクトラムレベルは100Hzで53dB, 200Hzで51dB, 400Hz以上ではほぼ平坦で45dB以下であった(図7)。

実験期間は1985年7月6日～9月2日で、この間の水温は14.4～18.8℃(平均16.2℃)であった。

臨界比 広周波数帯のホワイトノイズ存在下で聴覚閾値を測定し、ノイズレベルと聴覚閾値の関係(s/n比)から臨界比を求めた。実験装置を図8に示した。

この実験装置は、聴覚閾値の測定に用いた実験装置に雑音発生装置を組み込んで構成したものであり、信号音発生装置で発生させた信号音と雑音発生装置で発生

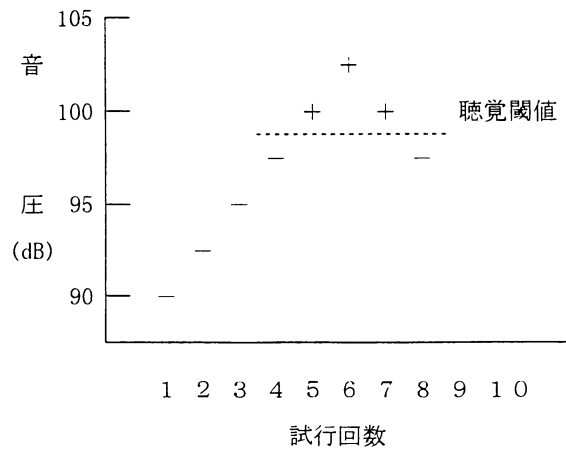


図4 聴覚閾値の決定法

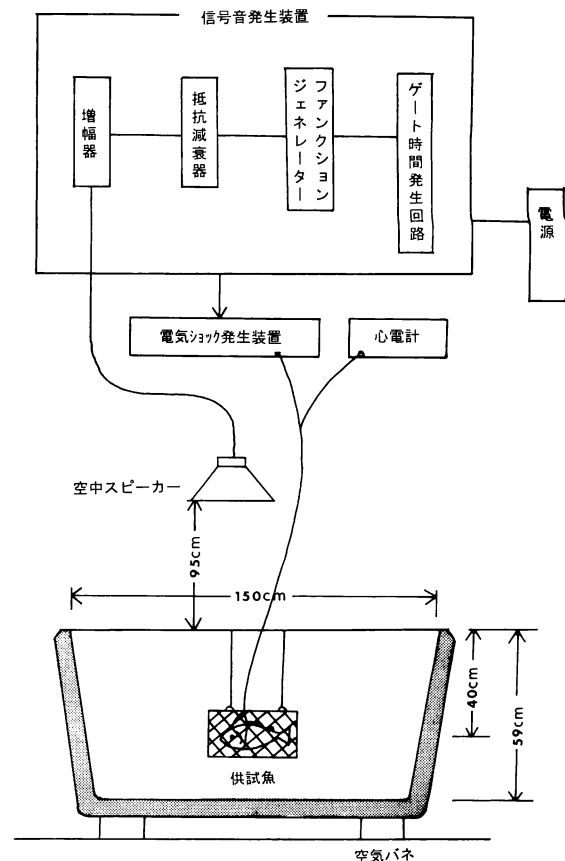


図5 聴覚閾値測定のための実験装置

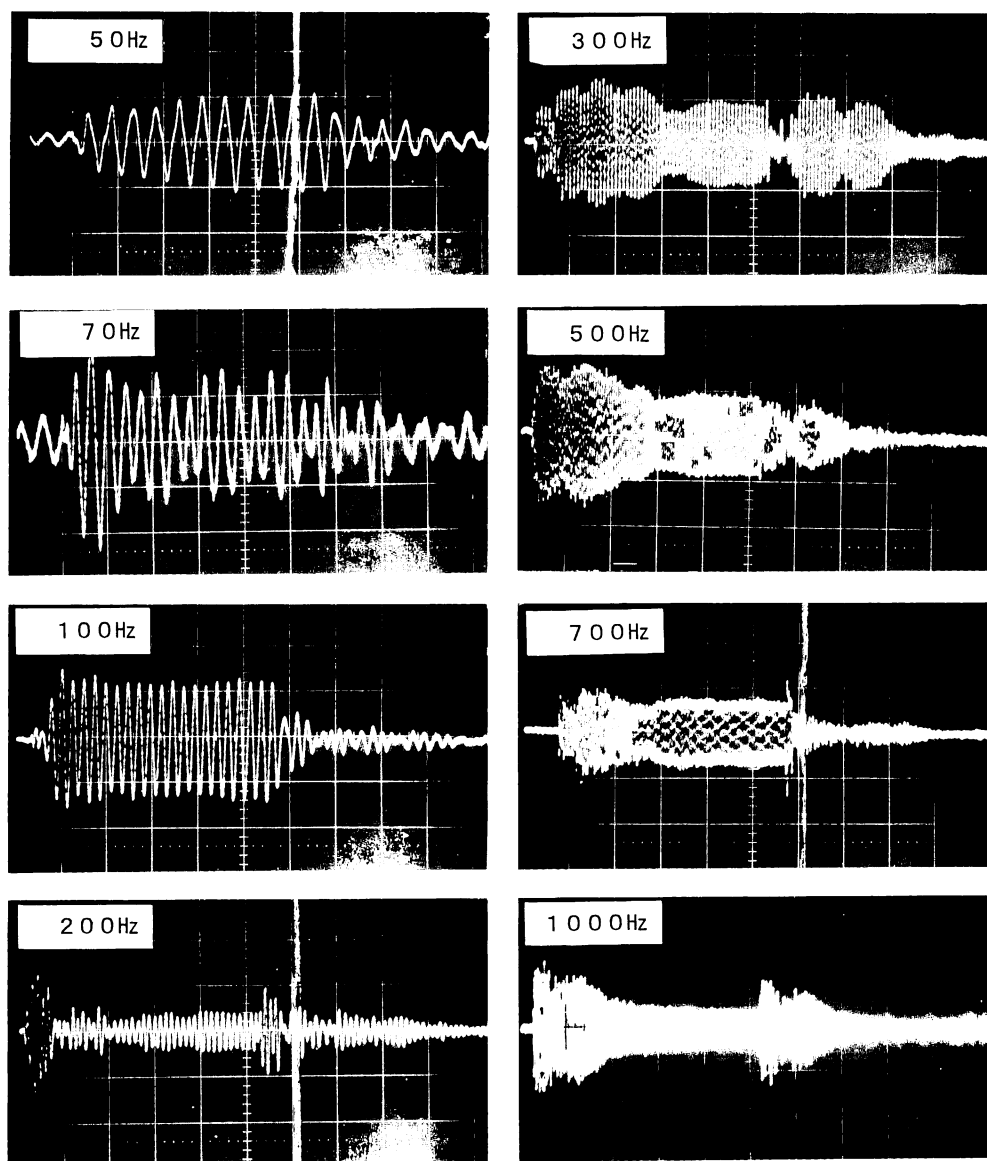


図6 信号音の水中音圧波形

させたホワイトノイズは、ミキサーでミキシングして同一音源から放声した。図9に雑音発生装置で発生させたホワイトノイズのスペクトラムレベルを示した。1650Hz近辺にピークが存在するものの、ニジマスの可聴周波数域をほぼ網羅する100～1400Hzで平坦なスペクトラムが得られた。

測定は、まず基本手法に従って静寂状態において信号音に対する聴覚域値を測定した後、ホワイトノイズを90dBで発生させた状態で放声音圧150dBで再度条件付を行い、90dBのホワイトノイズ存在下での聴覚域値を測定した。その後、同一供試魚についてノイズスペクトラムレベルを85dBと80dBに下げても同様に聴

覚閾値を測定し、同一供試魚を対象に、静寂時及びノイズスペクトラムレベルが異なる3つの条件下で聴覚域値を測定した。信号音の周波数は、100, 200, 300, 500Hzに設定し、各周波数毎に5尾ずつ計20尾について測定した。なお、信号音の持続時間は200msで一定とした。供試魚は前項の聴覚閾値の測定に用いた個体と同じ群から選別した。

実験期間は1985年10月22日～12月6日で、この間の水温は11.3～14.3℃（平均13.0℃）であった。

臨界帯域幅 広域帯のホワイトノイズの下限周波数を徐々に上げながら300Hzの信号音の聴覚閾値を測定し、300Hzの信号音をマスクする雑音周波数帯域、即

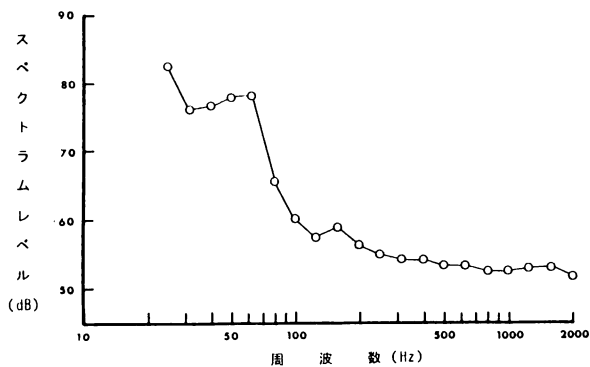


図7 実験水槽内の背景雑音のスペクトラムレベル

ち臨界帯域幅を測定した。実験装置は臨界比の測定(図8)と同じである。測定は、まず基本手法に従って静寂状態における周波数300Hz、持続時間200msの信号音に対する聴覚閾値を測定した。次に、ホワイトノイズを通過させるハイパスフィルターのカットオフ周波数を150Hzに設定し、150Hz以上の帯域にのみ周波数成分をもつホワイトノイズを発生させた状態で放声音圧150dBで再度条件付けを行い、聴覚閾値を測定した。その後、ホワイトノイズのスペクトラムレベルを一定にした状態で、ハイパスフィルターのカットオフ周波数を200, 300, 500, 700, 1000Hzの順に変えながら、同一供試魚についてそれぞれの聴覚域値を測定した。ホワイトノイズのスペクトラムレベルは、91, 86, 81dBの3水準を設定し、各々3尾ずつの計9尾測定した。供試魚は前々項の聴覚閾値の測定に用いた個体と同じ群から選別した。

実験期間は1985年12月10日～26日で、この間の水温は9.5～11.1℃(平均10.0℃)であった。

前後、左右の音源方向変化の知覚 2台の水中スピーカーを用いて信号音の放声位置を供試魚の後ろから前あるいは右から左へ変化させ、前後、左右の音源方向変化の知覚能を測定した。実験装置を図10に示した。供試魚は電極を装着した後、実験水槽(塩ビ製 350cm×50cm×30cm)の中央に網カゴに入れて吊した。音源は、供試魚と音源の位置関係を水平にするために水中スピーカーを用い、供試魚の左右50cmの位置に向かい合わせて設置した。左右の水中スピーカーは同型で、電力増幅器のチャンネル操作により左右どちらか一方の水中スピーカーから信号音が放声できるように増幅器に接続した。信号音は、周波数100Hz、持続時間200msの純音で、4秒毎に発生させた信号音

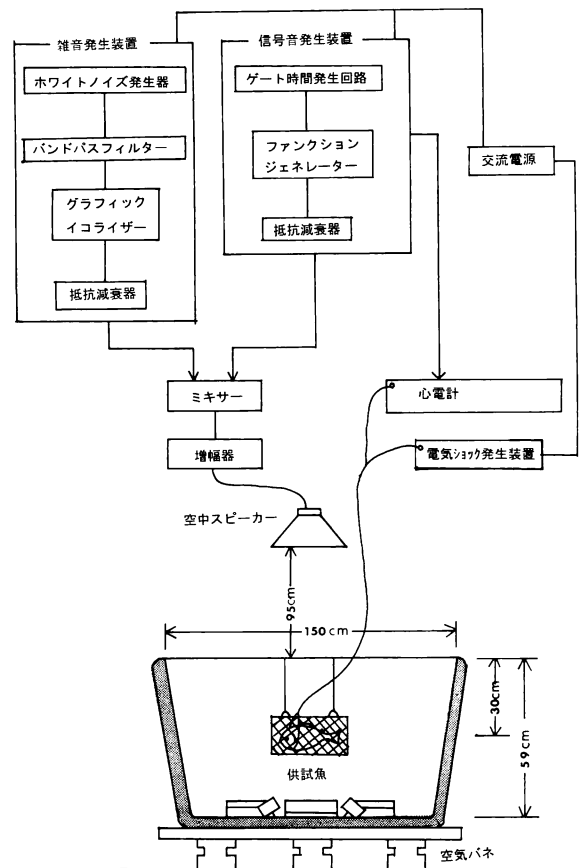


図8 臨界比測定のための実験装置

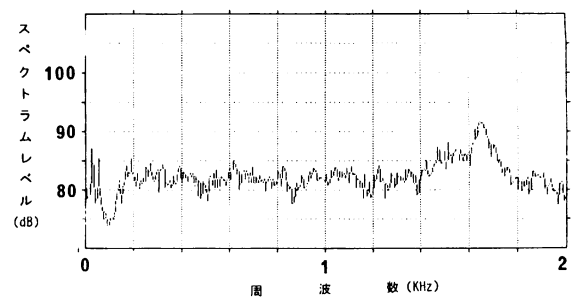


図9 ホワイトノイズのスペクトラムレベル

をあらかじめエンドレステープに録音しておき、テープレコーダーの再生で連続放声できるようにした。なお、供試魚の左右(前後)からの水中スピーカーの信号音の放声音圧に0.7dBの音圧差が認められたため予備実験として音強度弁別域を調べた。

条件付けは、供試魚の右側の水中スピーカーから信号音を放声した状態で1時間馴致した後、右側の水中スピーカーから4秒毎に放声されている信号音を、1音だけ左側の水中スピーカーから放声し、その直後に電気ショックを与える操作を5分毎に13回繰り返して

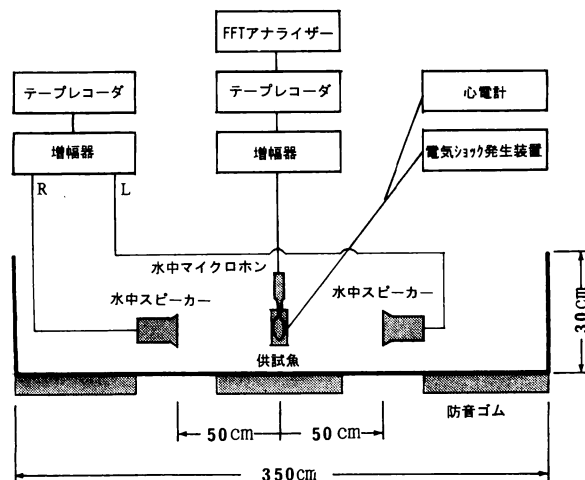


図10 左右（前後）の音源方向変化知覚能測定のための実験装置

行った。この時の放声音圧は125dBとした。信号音を右側の水中スピーカーから放声した状態で1時間安静にした後、心電図を記録しながら条件付けの場合と同様に信号音を1音だけ左側の水中スピーカーから放声し、この時の心拍間隔の変化から供試魚が音源方向の変化を知覚できたかを判定した。音源方向の変化を知覚できた場合は、基本手法とは逆に信号音の放声音圧を2～3 dB ずつ低くしながら音源方向の変化に対する供試魚の反応を調べ、音源方向の変化を知覚できる最小音圧を測定した。その後、連続放声されている信号音を止め、静寂下での聴覚域値を測定した。以上の測定を行った後、供試魚を網籠から取り出し、左右の側線管を第1側線鱗の直前で切断するとともに鰾内のガスを体側から注射器で抜き取る手術を施し、再度条件付けを行った後、手術前と同様の手順で音源方向変化を知覚できる最小音圧と聴覚域値を測定した。

測定は、上記のように音源方向を供試魚の右側から左側へ変化させた場合と、供試魚を入れた網カゴの方向を90°変え、後ろ側から前へ側へ変化させた場合の2通りについて行い、供試魚を変えて行った。

実験期間は87年10月11日～12月3日で、この間の水温は11.6～15.0℃（平均13.0℃）であった。実験槽内の背景雑音スペクトラムは50Hz以下でやや高かったが、それ以上の周波数域では低くなり100Hz以上ではほぼ平坦で54.0dB以下であった。

角度弁別域 供試魚の前方に2つの音源を設定し、信号音の放声を一方の音源から他方の音源に変え、その音源方向の変化を知覚できる最小角度（角度弁別域）

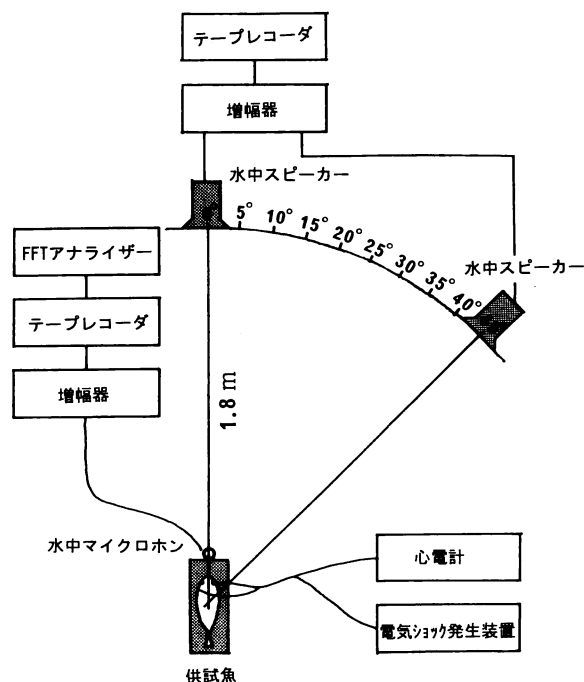


図11 角度弁別域測定のための実験装置

を測定した。測定は屋外の飼育池（コンクリート製22.5×3.5×1.2m）の一端に、図11に示した実験装置を構成して行った。音源には同型の水中スピーカー2台を用い、供試魚を中心とする前方1.8mの円弧上に設置して、2台の水中スピーカーから放声された信号音に音圧差や到達時間差が生じないようにした。供試魚の右前方に設置した水中スピーカーは可動で、供試魚と2台の水中スピーカーが成す角度が5～45°の間で5°毎に変えられるようにした。

条件付けは供試魚と2台の水中スピーカーのなす角度を45°とし、正面の水中スピーカーから4秒毎に連続放声されている信号音を1音だけ右前方の水中スピーカーから放声し、その直後に電気ショックを与える操作を5分毎に13回繰り返した。条件付けから1時間後に、45°の角度で音源方向の変化が弁別できることを確認した後、角度を5°ずつ狭めながら音源方向の変化を知覚できる閾値を調べた。正面の水中スピーカーからの放声は、条件付け及び測定時に1音だけ右前方の水中スピーカーから放声する以外は、1時間の安静時間も含め条件付け開始から実験終了まで連続して放声し続けた。信号音は周波数100Hz、持続時間200msのパルス音で、放声音圧は125dBとした。

供試魚は、測定の際、魚体が正面の水中スピーカー

に対して正対するように大型の個体（全長34～38cm，2年魚）を用い，10尾を供試した。

測定中の背景雑音のスペクトラムレベルは，500Hz以上ではほぼ平坦で60dB以下であったが，屋外の飼育池であったため注排水音を主因とする低周波音圧が高く，100Hz付近では80dB前後であった。

実験期間は，87年7月26日～9月13日で，この間の水温は14.8～18.4℃（平均16.5℃）であった。

食餌条件付けによる音源方向定位 音源の位置を手がかりとした摂餌定位行動を起こすように食餌条件付けを行い，音源方向の知覚能を測定した。実験装置を図12に示した。実験水槽（塩ビ製 350cm×50cm×30cm）の両端に，水中スピーカーと自動給餌器を1組ずつ設置し，一方の水中スピーカーから信号音が放声されるとそれと同じ側の給餌器から給餌できるように設定した。

信号音は，周波数が100Hz，持続時間が200msのパルス音で，1秒毎に発生させた信号音をあらかじめエ

ンドレステープに録音しておき，テープレコーダーで再生して連続放声できるようにした。実験水槽内の信号音の音圧分布測定結果を図13に示した。信号音の放声音圧は，この音圧分布を参考に魚群が実験水槽内のどの場所においても信号音が知覚できるよう，音圧が低いところでも100dB以上になるように放声した。放声時間は100秒間で，給餌は放声開始から40秒後に行うこととし，左右2組の信号音放声装置と自動給餌器をタイマーで制御した。餌は市販のニジマス用配合飼料で，魚群が常に食欲を保つように給餌量は適正量の6割に制限した。

供試魚は平均体重20gの0年魚で，30尾の群とした。自動給餌器からの給餌は直下に行われ，ここを餌場とした。摂餌はどちらか一方の餌場で行うことになるが，信号音放声後に魚群がどちらの餌場に移動したかを判定し易くするため，注排水を実験水槽の中央で行うとともにこの部分を不透明の塩ビ板（40cm×40cm）で覆ってシェルター区域とし，通常は魚群が実験水槽の中央部分に定位するようにした。

以上の条件下で，音源位置を左右ランダムに変えて1日6回（8・10・12・14・16・18時）60日間にわたって食餌条件付けを行い，信号音放声に対する魚群の反応行動を実験水槽の上部のビデオカメラで撮影して調べた。反応行動の判定は，信号音放声直後に魚群がシェルター区域から出て音源側の餌場へ遊泳した場合を正反応，音源と反対側の餌場へ遊泳した場合を誤反応，魚群が2群に分かれて両側の餌場へ遊泳した場合を判定不能とした。

実験期間は，87年4月13日～6月12日で，この間の水温は8.1～11.2℃（平均9.6℃）であった。

結果

聴覚閾値 ニジマスは測定した50～1000Hzの周波数域で信号音の知覚が可能であった。図14に各周波数毎に5尾ずつ測定した持続時間200msの信号音に対す

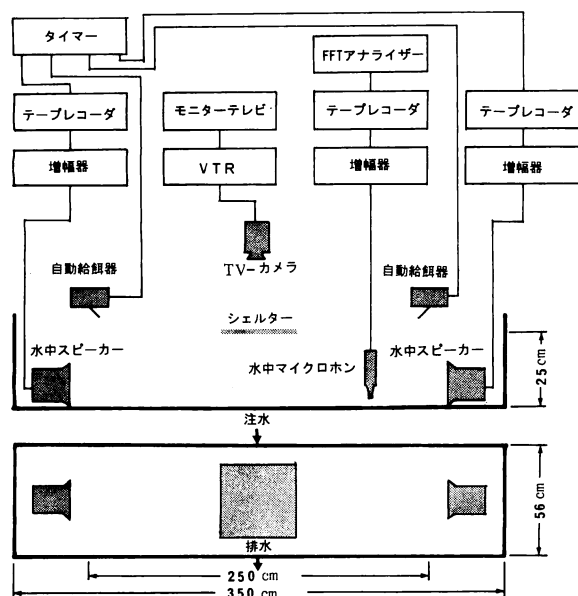


図12 食餌条件付けによる音源方向定位能測定のための実験装置

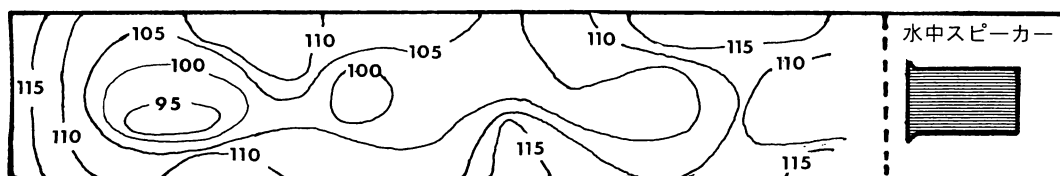


図13 実験水槽内の信号音の音圧分布

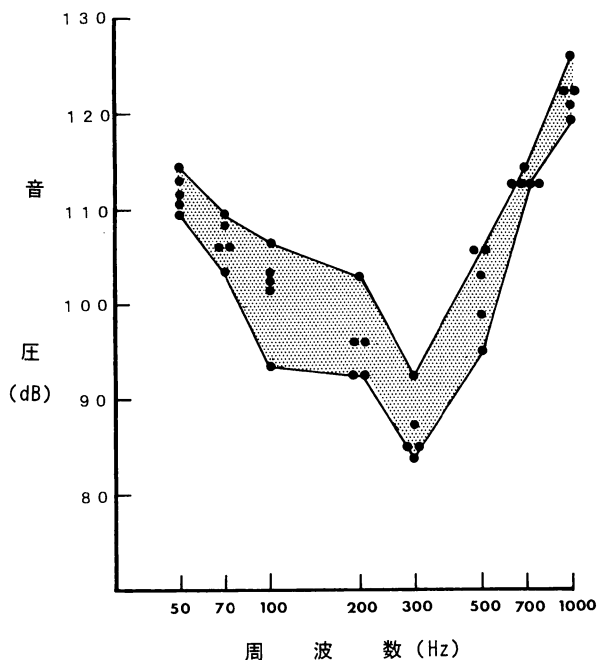


図14 ニジマスのオージオグラム

る聴覚域値を示した。最も聴覚感度が良かった周波数は300Hzで、その聴覚域値は 86.8 ± 3.4 dB（平均値±標準偏差）であった。周波数が300Hzより高くても低くても聴覚感度は悪くなり、とくに500Hz以上の周波数域では急激な悪化を示した。聴覚域値の個体差は100Hzで13.0dBと最も大きく、700Hzでは1.5dBと小さかった。

図15には、持続時間200msの信号音で条件付けした供試魚に対して、信号音とは異なる持続時間の音を放声した場合の聴覚閾値を示した。持続時間が50msと短い場合でも、200msの場合と同様に50～1000Hzの周波数域で音知覚が可能であった。また、各々の持続時間における聴覚閾値の周波数による反応パターンも200msの場合と同様で、300Hzに極小値があるV型曲線を示した。信号音の持続時間と聴覚域値の関係についてみると、70～700Hzの周波数域では持続時間が長くなるに従い聴覚域値は低くなった。この傾向は300Hzを中心とした聴覚感度が良い周波数域ほど顕著であり、300Hzにおいては持続時間500msでの聴覚域値は50msの場合に比べ13.8dB低かった。

臨界比 図16に静寂時及び3つのノイズスペクトラムレベル下で得られた聴覚閾値を示した。いずれの周波数においても、ノイズスペクトラムレベルが高くなるに従って聴覚閾値も大きくなっており、明らかにホワイトノイズによる信号音のマスキングが認められ

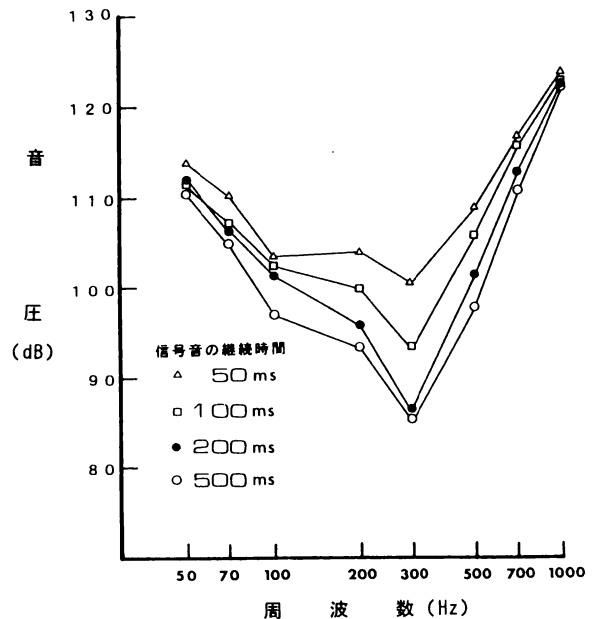


図15 信号音の持続時間と聴覚閾値の関係

た。臨界比は100Hzで31.6dB（30.9～31.8dB）、200Hzで34.0dB（33.6～34.6dB）、300Hzで35.8dB（35.4～36.1dB）とほぼ同様な値を示したのに対し、500Hzでは51.2dB（50.3～51.8dB）と急激に上昇した。

ホワイトノイズのスペクトラムレベルを変えたときの聴覚域値の傾斜直線と静寂時の聴覚域値からマスキングが発生し始めるノイズスペクトラムレベル（NSL）を推定すると、100Hzで72.2dB、200Hzで70.7dB、300Hzで66.5dB、500Hzで69.8dBであった。

臨界帯域幅 静寂時の聴覚閾値と各周波数帯域のホワイトノイズ条件下で得られた聴覚閾値との差をマスキングとして図17に示した。いずれのノイズスペクトラムレベルにおいてもノイズの周波数成分を除去するに従ってマスキングは小さくなった。マスキングは、ホワイトノイズの周波数帯域が300Hz以上の場合にほぼ半減しており、信号音の周波数である300Hzを中心にその上下の周波数成分に半分づつのマスキングが認められた。700あるいは1000Hz以上にのみ周波数成分をもつホワイトノイズ下での聴覚域値はホワイトノイズの発生を停止したときの聴覚域値とほぼ同様であり、マスキングはほとんど認められなかった。

150Hz以上に周波数成分をもつホワイトノイズ下で得られたS/N比は30～32dBで、臨界比にほぼ一致した。

前後、左右の音源方向変化の知覚 予備実験として

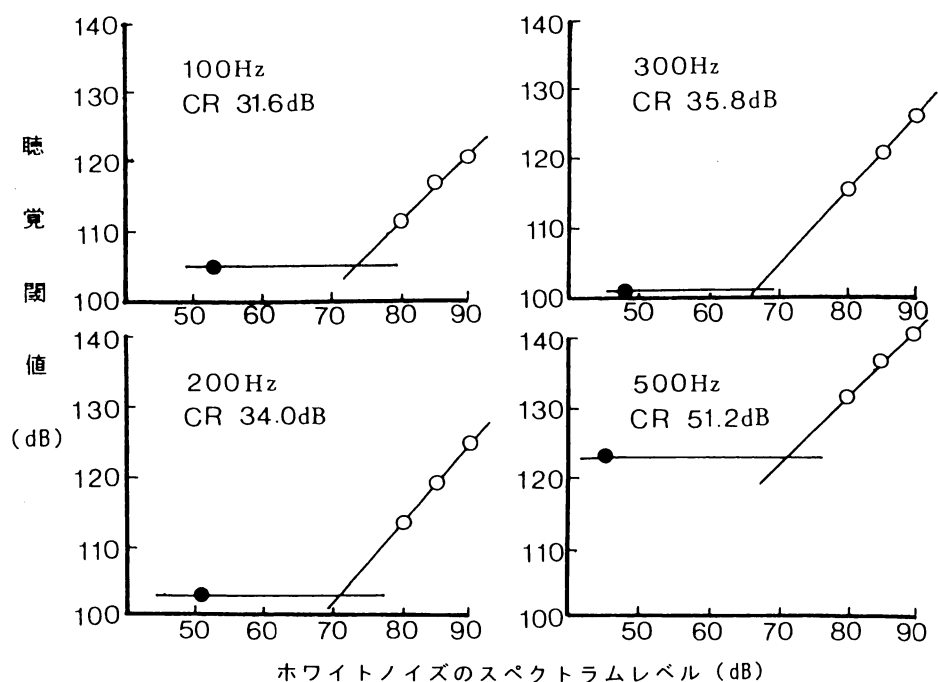


図16 ホワイトノイズによる聴覚閾値の変化

表 1 左右の音源方向変化の知覚

閾 値	手術施前	手術施後	手術前後の差
音源方向の変化の知覚に必要な最小音圧	94.5dB	94.5dB	0.0dB
聴覚閾値	88.0dB	88.0dB	0.0dB
2つの閾値の差	6.5dB	6.5dB	0.0dB

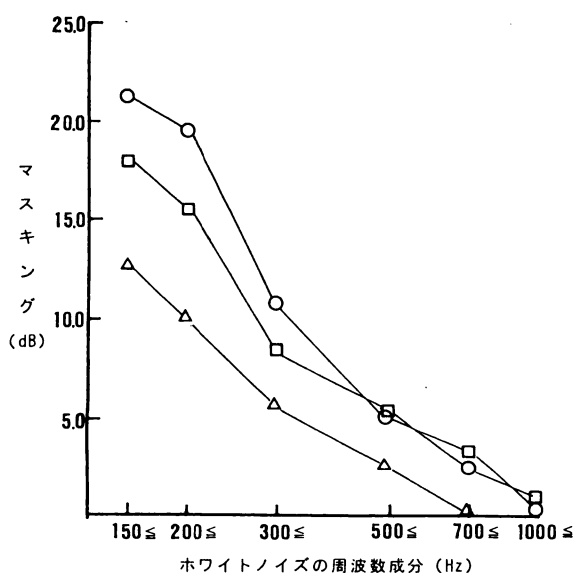


図17 ホワイトノイズの周波数帯域とマスキングの関係
○: ホワイトノイズのスペクトラムレベルが91dBの場合
□: " 86dBの場合
△: " 81dBの場合

行った音強度弁別域は5.0dBであったことから、2台の水中スピーカーに認められた0.7dBの音圧差は測定条件として問題ないものと判断した。

表1には信号音の放声を供試魚の右側から左側に变化させた場合の測定結果を示した。左右の音源方向の変化を知覚するために必要な最小音圧は94.5dBであったのに対し、聴覚域値は88.0dBであり、音源方向の変化を知覚するためには聴覚域値より6.5dB高い音圧が必要であった。また、この個体の側線管を切断し、鰾のガスを抜き取った後も音源方向の変化を知覚することができ、聴覚域値と音源方向の変化を知覚できる最小音圧に手術の前後で差は認められなかった。

表2には、信号音の放声を供試魚の後側から前側に変えた場合の測定結果を示した。前後の音源方向の変化を知覚するために必要な最小音圧は95.5dBであったのに対し、聴覚域値は89.0dBであり、音源方向の変化を知覚するためには聴覚域値より6.5dB高い音圧

表 2 前後の音源方向変化の知覚

閾 値	手術施前	手術施後	手術前後の差
音源方向の変化の知覚に必要な最小音圧聴覚閾値	95.5dB	95.5dB	0.0dB
	89.0dB	89.0dB	0.0dB
2つの閾値の差	6.5dB	6.5dB	0.0dB

表 3 角度弁別域測定結果

供試 個体	音源方向の変化角度						角 度 弁別域
	45°	40°	35°	30°	25°	20°	
1	+	+	-	-			37.5°
2	+	+	-	-			37.5°
3	+	+	+	-	-	-	32.5°
4	+	+	-	-			37.5°
5	+	+	-	-			37.5°
6	+	-	-				42.5°
7	+	+	+	-	-		32.5°
8	+	+	-	-			37.5°
9	+	+	-	-			37.5°
10	+	+	-	-			37.5°

が必要であった。この個体の側線管を切断し、鰾のガスを抜き取った後も音源方向の変化を知覚することができ、聴覚域値と音源方向の変化を知覚できる最小音圧に手術の前後で差は認められなかった。

角度弁別域 測定結果を表3に示した。供試した10尾とも45°の音源方向の変化を知覚することができた。角度弁別域は45～35°の範囲で個体差があり、平均37°であった。結果の確認のため、各個体とも弁別不能となった角度で再度条件付けを行ったが、いずれの個体にも条件付けをすることはできなかった。

食餌条件付けによる音源方向定位 条件付け開始から6日目頃までは信号音が放声されても魚群に目立った反応は見られず、給餌が開始されると魚群はシェルター区域から出て餌場へ遊泳し、摂餌した。7日目頃からは、信号音が放声されると魚群はシェルター区域から出て、両側の餌場を行ったり来たりして餌を探すようになり、その様子は条件付け回数を増すにつれ活発になった。

表4に、条件付け開始後51日目から60日目までの10日間に行った60回の試行における判定結果を示した。60回中29回の試行では、魚群は信号音放声と同時に2群に分かれ実験水槽内の両側の餌場に遊泳したため判定できなかった。判定ができた31回の試行についてみると、音源方向の餌場へ遊泳した正反応は28回であったのに対し、音源と反対方向の餌場へ遊泳した誤反応

表 4 刺激音に対する反応行動の判定結果

判定	反応回数	χ^2 検定
正 反 応	28	$\chi^2 = 20.2$ ($p < 0.01$)
誤 反 応	3	
判定不能	29	
計	60	

は3回であり、両者の間に有意差が認められた。しかし、信号音放声後給餌が開始されるまでの間、魚群は両側の餌場を行ったり来たりし、一方の餌場に留まることはなかった。

考 察

ニジマスの聴覚特性 聴覚閾値は最も基本的な聴覚特性であり、goldfish (*Carassius auratus*) と cod (*Gadus morhua*) では報告が多い。しかし、これらの測定結果には goldfish で60dB 以上、cod で30dB 以上の大きな差が認められ、水中スピーカーを音源とした場合に音源の近傍で生ずる near-field 効果と背景雑音による信号音のマスキングがその大きな要因であると指摘されている。¹³⁾ そこで、本研究では、near-field 効果を軽減するために空中スピーカーを用いて空中から水中へ透過した音波を音刺激とした。また、空気バネによる防震対策を施すととも雑音レベルが下がる夜間に測定を行うことで背景雑音による信号音のマスキングを防いだ。水中の供試魚の位置での水の粒子変異を測定していないので near-field 効果がどの程度軽減されたかは不明であるが、マスキングについては測定された聴覚閾値と実験水槽内の背景雑音スペクトラムレベルの間に、200Hz 以下で40dB 以上、500Hz 以上では50dB 以上、両者が最も接近している300Hz においても36dB とニジマスの臨界比以上の差が認められたことから、背景雑音の影響を受けていない聴覚閾値が測定されたものと判断できる。

最近、本研究と同様の手法を用いて、本邦産有用魚類5種^{12・14・15・16・17)}の聴覚閾値が測定されている。これらの魚種は可聴周波数域が50-1000Hz 程度であることや聴覚感度の良い領域が100-300Hz にあり、その閾値が80-104dB であることなどニジマスと類似した聴覚特性を示している。一方、Hawkins¹³⁾は種々の魚種の聴覚域値を比較し、3グループに分類している。それらは、1) 水中の音圧を感知し、2 KHz 以上までの広

い可聴周波数域と60dB程度の低い聴覚域値を示す freshwater catfish (*Ictalurus nebulosus*), goldfish, Japanese carp (*Cyprinus carpio*) 等骨鰾類のグループ、2) 水の粒子変異のみを感知し、可聴周波数域が100～160Hz以下の低周波数域に限られとともに90dB以上の高い聴覚閾値を示す dab (*Limanda limanda*), plaice (*Pleuronectes platessa*), Atlantic salmon (*Salmo salar*) 等のグループ、及び、3) cod, sea bream (*Sargus annularis*), squirrelfishes (*Adioryx xantherythrus*) 等両グループの中間的な聴覚特性を示すグループである。この分類によれば、ニジマスは前述した5種とともにcod等のグループに属し、その中でも聴覚閾値に関しては比較的優れた魚種であるといえよう。

信号音の持続時間と聴覚閾値の関係については Offut¹⁸⁾ が繰り返しパルスの持続時間を変えて goldfish の聴覚閾値を測定し、聴覚閾値が信号音の占める時間割合、即ち音のエネルギーに関係することを明らかにした。本研究においても50～500msの持続時間の範囲内では持続時間が長いほど聴覚閾値は低下し、ニジマスの聴覚にエネルギー積分機能のあることが確認された。この結果から、水中の魚に信号音を放声する場合、信号音の持続時間が長いほどより遠くに在る個体までが信号音を知覚することができるため効果的であるといえる。しかし、エネルギーの影響は持続時間が50～200msの間で大きく、200msと500msでは大差なかったことから、これ以上持続時間を長くしてもその効果は少ないと考えられる。

なお、300Hz、200msの信号音に対する聴覚閾値については、臨界比及び臨界帯域幅の測定においても測定したが、測定結果には最大17dBの差が認められた。これらの聴覚閾値は基本的に同じ実験装置で測定されており、その差がnear-field効果や背景雑音によるマスキングに起因したとは考えられない。しかし、測定時の水温との関連についてみると、水温の低下とともに聴覚閾値は高くなっている(表5)。自然の河川や海では年間10℃以上の水温差は一般的であり、聴覚が

生息水温に影響されるとすれば信号音の有効距離等音響利用に際して様々な問題が生じてくるため、水温と聴覚の関係についてはさらに調査が必要である。

魚類が生息する自然水域には、波浪や船舶の航行音、水中生物の発声音等種々の雑音が存在している。比較的静かであると考えられる当分場のニジマス養殖池においても注排水音を主因とする雑音が発生し、300Hz以下の周波数域ではマスキングが発生し始める雑音スペクトラムレベル(70dB)を上回っており、飼育下のニジマスが雑音の影響を受けて生活していることが伺える。このような雑音下で信号音を知覚する能力は、臨界帯域幅(CBW)あるいは臨界比(CR)で現され、一般に両者の間には、 $CR \approx 10 \log \Delta f (\Delta f = CBW)$ が成立する。¹⁹⁾ 本研究では、臨界帯域幅の測定においては通常用いられているように広帯域雑音の帯域幅を徐々に狭くしながら聴覚閾値を測定する方法とは異なり、広帯域幅のホワイトノイズの下限周波数を徐々に高くしながら聴覚閾値を測定し、マスキングに関与しない周波数帯を求めることで臨界帯域幅を測定したが、両者を比較すると100～300Hzの周波数範囲で臨界比が31.6～34.0dBであったのに対し、臨界帯域幅は約1000Hzであり、ほぼ関係式が成立しているといえよう。

goldfish,²⁰⁾ cod,^{21,22)} Atlantic salmon,²³⁾ マダイ²⁴⁾ の臨界比は概ね20～25dBの範囲内にあるのに対し、ニジマスの臨界比はこれらの魚種に比べ約10dB大きく、雑音に弱い聴覚特性を示した。しかし、700Hzあるいは1000Hz以上の周波数域はニジマスの可聴域ではあるが300Hzの信号音のマスキングにはほとんど関与しなかったことは、ニジマスの聴覚は雑音に弱い特性を持つものの、信号音から離れた周波数域の雑音の除去能力があることを示している。

臨界比は周波数によって異なり、100～300Hzの周波数範囲では31.6～34.0dBであったのに対し、聴覚感度が悪くなる500Hzでは51.2dBと急激に増加した。臨界比が周波数によって異なることは、雑音影響下で生活している魚群に対して信号音を送る際、その最適周波数選定の判断材料となる。

音源方向知覚についてみると、魚類は音源のごく近傍(near-field)では体側の2本の側線が水粒子の変異を知覚しその方向を知覚できるが、²⁵⁾ 音源から遠く離れたfar-fieldでは媒体である水と魚体の音響特性がほ

表5 測定時の水温と聴覚閾値

測定期間	聴覚閾値 平均値±s.d.	測定時の 水温(℃)
7月30日～8月13日	86.8±3.4dB (n=5)	16.6
10月22日～11月13日	101.2±3.5dB (n=5)	13.0
12月10日～12月26日	103.7±5.2dB (n=9)	10.0

ば同じであり音波は損失なく魚体を透過するため両方の耳における音圧差がほとんどないこと、また、水中音速は1500m/sで空中音速の約5倍であるとともに魚類の頭部は人間に比べ小さいため両耳における音波の到達時間差と位相差は1/5以下になることなどから、方向知覚が不可能であろうと考えられていた。しかし、Schuijff²⁶⁾はcodでfar-fieldでの音源方向知覚能力があることを実証し、2つの内耳と鰾による音源定位メカニズムを提唱した。本研究における音源方向知覚に関する測定はいずれもnear-fieldで行われたものであるが、体側の2本の側線管を切断した場合にも音源方向知覚能に変化が認められなかったことから、ニジマスにおいてもfar-fieldでの音源方向知覚が可能であろう。一方、ニジマスの鰾は音知覚と音源方向の変化の知覚にほとんど機能していなかった。このことは、codの角度弁別域が22°²⁶⁾あるいは20°²⁷⁾であるのに対し、ニジマスの角度弁別域が37°と弁別能が低かった理由の一つであると考えられる。

前後あるいは左右の音源方向変化の知覚に必要な最小音圧は聴覚閾値より6.5dB高い音圧であった。それに対し、角度弁別域の測定は聴覚閾値より約24dB高い音圧で行われたものであり、角度弁別域付近での音源方向の知覚にはこの程度の音圧が必要であると考えられる。このことから、音源から放声された信号音が球面拡散と反射損失によって距離減衰する過程で、感覚レベルで5.5～8.0dBにまで減衰する距離では前後あるいは左右の大まかな音源方向しか知覚できないが、音源に近づくに従って音圧が高くなるとともに角度弁別ができるようになり、感覚レベルで24dB以上になる距離では角度弁別域での音源方向知覚ができるようになるという様子が推察できる。音源方向の知覚に関するこれらの音圧は畠山²⁴⁾が信号音の有効距離について検討した際のTH₂、TH₃に相当し、後述する信号音の有効距離において検討する。

前後・左右の音源方向変化の知覚及び角度弁別域はいずれも音源方向の変化の知覚能の測定であった。それに対し、食餌条件付けによる音源方向定位能の測定は、ニジマスが音源方向を特定し、定位できるか否かについて調べたものであり、条件付けが不完全ではあったが、ニジマスの音源方向定位能を確認した。しかし、

条件付けに要した期間はコイ²⁸⁾に比べて長く、その一因として水槽内の反響により信号音音圧が音源から遠ざかるにつれた減衰を示さなかったことが考えられる。そのため、実用化に向けては条件付けを行う場所において安定した音響状態をつくための工夫についても検討が必要である。

信号音の最適性状と有効距離 本研究で明らかになったニジマスの聴覚特性を総括すると、聴覚閾値に関しては非骨鰾類の中では比較的優れているものの、雑音の影響や角度弁別域では弱い特性を示した。しかし、音源から遠く離れたfar-fieldでの音源方向知覚の可能性が認められたとともに、食餌条件付けによって音源方向定位行動を学習させることができたことから、水中音響による魚群行動制御の実用化は十分可能であると考えられる。

そこで、音響学習を利用して魚群を音源方向へ集めることを想定し、その際の信号音の最適性状と有効距離について検討してみると、信号音の周波数では聴覚閾値が低く、背景雑音によるマスキングが小さい200～300Hzが適正であるといえる。また、持続時間に関しては連続音でもパルス音でも良いが、パルス音を用いる場合には持続時間が200ms以上あるほうが聴覚閾値が小さくなるため有効である。信号音の適正放声音圧に関しては、今回測定を行っていないが、一般的には放声音圧が大きいほど有効距離も長くなる。しかし、あるレベル以上になると威嚇作用が生じるようになることから放声音圧は威嚇レベル以下でなければならない。ニジマスの威嚇レベルがどの程度なのかは不明であるが、本研究では最大150dBで条件付けを行ったが、供試魚に驚愕した様子は観察されなかったこと、また、比較的聴覚閾値が似かよったマダイでは150～160dB以上で行動攪乱や摂餌への抑制的影響が現れ始める^{28)・29)}ことなどから、信号音の放声音圧は音源付近で150dB程度までが適正であると考えられる。

信号音の有効距離については、畠山²⁴⁾が信号音の距離減衰と魚類の聴覚特性をもとに、

R₁: 音源方向が角度弁別域で知覚できる限界距離。

R₂: 音源方向がおおまか（前後・左右）には知覚できる限界距離。

R₃: 信号音は聞こえるが音源方向は知覚できない限

*4 青木一郎，音刺激に対する定位運動の反応の条件付け。昭和60年度日本水産学会春季大会講演要旨集，125。

界距離。

を想定し、マダイを対象に考察した。同様の方法で、今回得られたニジマスの聴覚特性をもとに、周波数300Hz、持続時間200msの信号音を150dB（音源から1mの地点）で放声した場合の有効距離を求めると、 R_1 、 R_2 、 R_3 はそれぞれ89m、631m、1412mとなる。これら3つの限界距離のうち、位置的に任意の音源方向へ魚群を集めようとする場合の信号音の有効距離は、音源方向が大まかに弁別できる R_2 までであろう。それに対し、あらかじめ魚群に音源位置を学習させ、信号音が聞こえれば既に学習した音源位置付近へ集まるという条件付けを行った場合の有効距離は R_3 までであると考えられるが、この点に関しては音響学習についての詳しい調査が必要である。また、計算された R_1 、 R_2 、 R_3 は、背景雑音による信号音のマスキングがなく、伝搬中の距離減衰が球面拡散だけであるという状態での計算結果である。そのため、実用にあたっては現場の背景雑音の影響に配慮するとともに、飼育池のような狭い空間では信号音の反響についても検討が必要である。今回得られた基礎データを基に摂餌音による摂餌状況の数量的把握技術や音響学習させた魚群を水中のゲートを通させることにより飼育尾数や魚体の大きさを計測する技術の開発を進める。

謝 辞

本研究の遂行にあたり、マダイの聴覚閾値測定と心電採取法について御指導頂いた南西海区水産研究所石岡宏子博士に深謝の意を表します。

要 約

1) 信号音の放声と電気ショックを組み合わせた条件付けを行い、信号音放声時の心拍間隔の変化を音知覚の判定基準とする方法を用いて、ニジマスの聴覚特性を測定した。

2) ニジマスは調査した50~1000Hzで音知覚が可能でありそのオーディオグラムは200~300Hzに聴覚感度の良い領域をもつV型曲線を示した。

3) 最も感度が良かった300Hzでの聴覚閾値は 86.8 ± 3.4 dBで、codやマダイと同様、非骨鰾類としては比較的聴覚の優れたグループに分類された。

4) 聴覚にはエネルギー積分機能が認められ、信号音の持続時間が50~500msの範囲内では持続時間が長

くなるに従い聴覚閾値は小さくなった。

5) 時期を変えて測定された聴覚閾値には約17dBの差が認められ、聴覚に及ぼす水温の影響が考えられた。

6) 臨界比は100Hzで31.6dB、200Hzで34.0dB、300Hzで35.8dB、500Hzで51.2dBであった。また、300Hzでの臨界帯域幅は約1000Hzであり、ニジマスの聴覚が雑音に弱い特性をもつことを示した。

7) マスキングが発生し始める雑音スペクトラムレベルは約70dBであった。

8) 実際の飼育池でも注排水音を主因とする雑音が発生し、300Hz以下の周波数域では70dBを上回っており、飼育下のニジマスが雑音の影響下で生活している様子が伺えた。

9) 2本の側線管を切断したあとも音源方向の変化を知覚できたことからfar-fieldでの音源方向知覚が可能であると考えられた。

10) 鰾は音知覚及び音源方向知覚にほとんど関与していなかった。

11) 前後、左右の音源方向の変化を知覚するためには聴覚閾値より6.5dB高い音圧が必要であった。

12) 角度弁別域は37°であった。

13) 音響学習を利用して魚群を音源方向へ集めることを想定した場合、信号音の周波数は200~300Hz、持続時間は200ms以上、放声音圧は150dB以下であることが適正であると考えられた。

14) 信号音の有効距離を計算した結果、 R_1 、 R_2 、 R_3 はそれぞれ、89m、631m、1412mであった。

文 献

- 1) ニコルスキー (1965). 魚類生態学, たたら書房, 米子, pp. 47-49.
- 2) Takemura, A., T. Takita and Mizue (1978). Studies on the Underwater Sound-VII. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 44(1), 121-125.
- 3) A. Takemura (1984). Acoustical behavior of the freshwater Goby *Odontobutis obscura*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 50(4), 561-564.
- 4) 竹村 暁 (1984). 水族の発生音, 海洋科学, 16, 290-296.
- 5) 小長谷庸夫 (1980). 琵琶湖の音環境及び工事音の魚類に対する影響. 日水誌, 46(1), 129-132.
- 6) 間庭愛信 (1984). 海中生物の鳴音の例と水中音に対す

- る反応の実験と実用例. 海洋科学, 16, 285-290.
- 7) 畠山良己・石井憲・武富一 (1985). ベーリング海におけるイシイルカのサケ・マス流網への羅網の防止に関する音響的研究 (第1報). 水工研技法, 8, 113-139.
 - 8) 石井憲・畠山良己 (1986). CP-IB マリントランスポンダの試作. 水工研技法, 8, 113-139.
 - 9) 工藤勝宏・木本秀明 (1994). 大分県の海洋牧場に於ける漁業管理. 水産工学, 31, 121-126.
 - 10) 長崎県水産試験場 (1993). 平成4年度飼い付け型栽培漁場管理技術開発報告書, 1-16.
 - 11) 沖縄県水産試験場 (1993). 平成4年度栽培漁業技術開発事業調査報告書, 1-26.
 - 12) Ishioka, H., Y. Hatakeyama and S. Sakaguchi (1988). The hearing ability of the Red Sea Bream *Pagrus major*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 54(6), 947-951.
 - 13) Hawkins, A. D. (1981). The hearing abilities of fish, in "Hearing and Sound Communication in Fishes" (ed. by Tavolga, W. N., A. N. Popper, and R. R. Fay), Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berl, pp. 109-133.
 - 14) Kojima, T., T. Shimamura, K. Yoza, N. Okumoto, Y. Hatakeyama and H. Soeda (1992). W-Shaped auditory threshold curves of Masu Salmon *Oncorhynchus masou*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 58, 1447-1452.
 - 15) 藤枝繁・石野貴・新名肇・松野保久・山中有一・Yong-j in Chung (1995). ティラピアの聴覚閾値測定. 日水誌, 61(3), 320-325.
 - 16) 石崎宗周・平石智徳・山本勝太郎・梨本勝昭 (1992). クロソイの聴覚閾値について. 日水誌, 58(1), 55-61.
 - 17) 朴容石・飯田浩二・向井徹・桜井泰憲 (1995). スケトウダラの聴覚特性. 日水誌, 61(2), 159-163.
 - 18) Offut, G. C. (1967). Integration of the energy in repeated tone pulses by man and the goldfish. *J. Acoust. Soc. Am.*, 41, 13-19.
 - 19) 畠山良己 (1992). 魚の聴覚能力. 水産工学, 28, 111-119.
 - 20) Tavolga, W. N. (1974). Signal/noise ratio and the critical band in fishes. *J. Acoust. Soc. Am.*, 55, 1323-1333.
 - 21) Buerkle, U. (1968). Relation of pure tone thresholds to background noise level in the Atlantic Cod (*Gadus morhua*). *J. Fish Res. Bd. Canada*, 25, 1155-1160.
 - 22) Buerkle, U. (1969). Auditory masking and critical band in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *J. Fish Res. Bd. Canada*, 26, 1113-1119.
 - 23) Hawkins, A. D. and A. D. F. Johnstone (1978). The hearing of the Atlantic Salmon, *Salmo salar*. *J. Fish Biol.*, 13, 655-673.
 - 24) Hatakeyama, Y. (1989). Masking effect on the hearing of red sea bream, *Pagrus major*, by ambient noise. *Int. J. Aqu. Fish. Technol.*, 1, 271-277.
 - 25) Kuroki, T. (1967). Theoretical analysis of the role of the lateral line in directional hearing. in "Lateral line detectors" (ed. by Cahn, p.), Indiana Univ. Press, Bloomington, pp. 217-237.
 - 26) Schuijf, A. (1975). Directional hearing of cod under approximate free field conditions. *J. Comp. Physiol.*, 98, 307-332.
 - 27) Hawkins, A. D. and O. Sand (1977). Directional hearing in the median vertical plane by cod. *J. Comp. Physiol.*, 122, 1-8.
 - 28) Ishioka, H., Y. Hatakeyama, S. Sakaguchi and S. Yajima (1986). The effect of sound stimulus on the behavioral disturbance of Red Sea Bream, *Pagrus major*. *Bull. Nansei Reg. Fish. Res. Lab.*, (20), 59-71.
 - 29) Ishioka, H., Y. Hatakeyama and S. Sakaguchi (1986). Development of the startle response to the sound stimuli in the Red Sea Bream, *Pagrus major* TEMMINCK et SCHLEGL. *Bull. Nansei Reg. Fish. Res. Lab.*, (21), 17-23.