# 魚類的感官世界

# 談魚兒感知環境訊號的方法

文/圖

嚴宏洋一中央研究院研究員(退休)、海牛館特聘講座

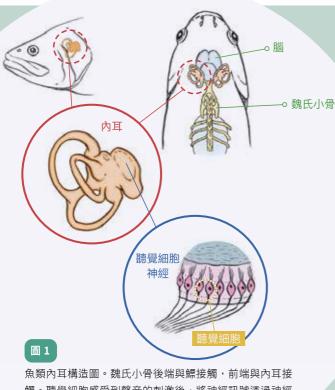
**魚類在全球水域的分布非常廣,即使是** 整年冰天雪地的南北極洋區、高達四千多公 尺的高山溪流或深達五千公尺的漆黑深海, 都可觀察到魚類的蹤影。這些棲地環境大不 相同,有些地方特別寒冷、有些地方特別黑 暗…,也因此,魚類們必須要因應不同的環 境而各自演化出特異功能,才能應付大自然 所給予的壓力。究竟魚類是如何感知環境中 的訊號呢?我們可以從魚類的聽覺、視覺、 嗅覺與電覺能力等方面來細說。

#### 魚類有聽覺嗎?

**魚類雖然沒有所謂的外耳,但還是有** 內耳,因而是有聽覺能力的!魚類生活在水 中,水體密度高,因而聲音在水下傳遞速度 更快,每秒中可以達1450公尺(約是在空氣 中的4.5倍);也因此波長也相對更寬(波長 =音速/頻率)。舉例說,水下音速為1450公 尺,若音頻剛好是1450赫茲(Hz,周波的單 位)時,那波長就是1公尺(1450/1450=1)。

也就是說當聲音在水下前進時,若物 件(例如礁石)的截面直徑小於1公尺以下, 聲音就不會被擋住,而可以繞過這物件繼續 前進。因為這物理特性,聲音在水下不容易 被阻擋。對大部份的魚類而言,魚體相對於 聲音是透明的,聲音會以近似穿透的方式通 過截面距離比聲音波長小的魚體,並經由頭 骨直接傳導,進而刺激內耳裡的聽覺感受細 胞, 啟動聽覺神經訊號並傳遞到腦區進行聲 音訊號的解讀,所以魚類不需要有特化的外 耳和中耳來收集聲音。

從過去約一百多年的研究成果,科學 家們發現魚類的聽覺能力,可以分成兩大 類型。「聽覺普通型」的魚類們例如吳郭 魚、石斑魚牠們所能聽到的聲音的,音頻範 圍低於1500赫茲,且音壓至少要90分貝以 上。而大多數的魚類都是屬於這一型的,也 就是說牠們的聽覺能力不是很好(可以想像 一下,現行法規,車輛噪音達86-90分貝以 上就會被開罰單,但此時牠們可能還聽不



觸。聽覺細胞感受到聲音的刺激後,將神經訊號透過神經 元上傳到腦區,進行解析。

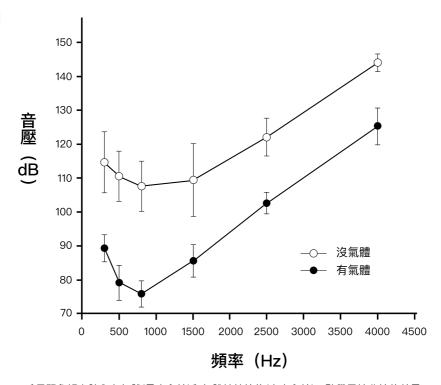
鬥魚科魚類的鰓上腔構造。氣泡可以存 圖 2 在迷器內。氣泡被水中的聲音壓縮後, 會將音壓的變化直接傳到藏在迷器內的 內耳,使得內耳感受到音壓的變化。



到)。「聽覺特化型」的魚類牠們的聽覺音 頻範圍可高達5000赫茲、最敏感的音壓只要 60分貝。為什麼他們聽覺更敏銳呢?因為鯉 科與鯰科魚類的脊椎骨前三節演化形成特化 的魏氏小骨,後端與體腔內的鰾連接,而最 前端的那一節,則插入內耳。當音波通過魚 體時,會壓縮魚鰾內的空氣,這些壓力的變 化,會經由這三片特化的脊椎骨(魏氏小骨) 傳遞放大淮入內耳, 然後刺激內耳裡的感覺 細胞神經元,將訊號傳往腦部解析訊號。 (見圖1)

因為能解讀音壓的變化,所以這些「聽 覺特化型」魚類的聽覺頻率範圍較寬,所能 感受的音壓也較普通型的低。我的實驗室曾 將金魚鰾內的空氣抽掉後再測聽力,結果發 現牠們聽覺音壓的靈敏度就降低了,這證明 了金魚和鯰魚的「鰾」能扮演助聽器的角 色!此外,好鬥成性的鬥魚科魚類有個共同 特性就是牠們在防衛領域時,會發出「吼 叫聲」。為了要精確的解讀對方的聲音訊 號,牠們的聽覺音頻可高達4000赫茲,感 受音壓為75分貝。但是牠們的鰾與內耳並 沒有特化的連結構造,那牠們是如何能聽到 這些聲音呢?以「毛足鬥魚(Trichopodus trichopterus)」為例,牠們的鰓部有一特化 的空腔,稱之為「鰓上腔(suprabranchial chamber)」(見圖2)。



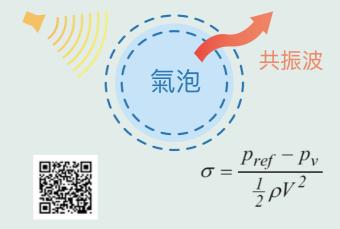


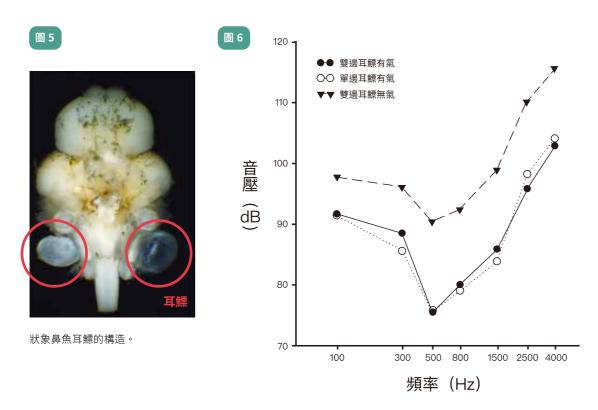
毛足鬥魚鰓上腔內有氣體(黑實心線)和氣體被抽掉後(白虛心線),聽覺靈敏曲線的差異。

牠們會浮到水面,用口吞嚥空氣,並 將空氣儲藏在空腔內(鰓上腔的迷器處), 一方面可以進行呼吸作用。儲藏在鰓上腔 迷器處的空氣,功能很像是金魚的鰾。由 於這氣泡是隔著很薄的顱骨,又緊貼著內 耳,因而我們提出了個假說,認為這氣泡 有助聽的功能。為了測試這個假說,我們 用水灌入鰓上腔,將氣泡趕出後,然後使 用「聽覺腦幹激發腦波測量法(auditory brainstem response, ABR)」測試,發現 牠們能感受聲音的音壓閾值上升(圖3), 聽力變差了。這證明了鰓上腔內的氣泡, 確實具有放大聲音訊號的重要功能。

# 圖 4

The Rayleigh-Plesset 方程式可解釋氣泡被聲音撞擊後產 生的共振波,會將壓力的變化向各方送出。有興趣的讀者 可掃碼看更多關於此公式的解釋。





壯象鼻魚耳鰾兩邊有氣(黑圈實線)、單邊被抽氣(白圈虛線)、兩邊被抽氣(倒三角) 時的聽覺 靈敏曲線差異。由圖表可看出耳鰾氣泡對魚聽力的影響,只有一邊氣泡內的氣體被抽走時 並不會影響聽力(白圈虛線),但若兩邊氣泡內的氣體都被抽走(倒三角)聽力就會被受影響。

另外還有一個氣泡影響聽覺的例 子,有一種會釋放弱電流的「壯象鼻魚 (Brienomyrus brachyistius)」在求偶時, 會發出音頻高達4000赫茲、而音壓約是75 分貝的求偶叫聲。牠頭顱內的最大特徵是在 兩邊的內耳上各附有一個大氣泡,稱之為 「耳鰾(otic gasbladder)」(圖5)。

遠在1938年時,德國的研究者卡爾: 馮·弗里希(Karl von Frisch, 1973年諾貝爾 生理或醫學獎得主之一),就假設這氣泡是 有助聽的功能。在2000年時,我的實驗室將

此魚耳鰾內的氣體用注射針桶進行單邊抽氣 後,發現並未影響聽力。但是當兩邊耳鰾 內的氣體都被抽掉後,感受音壓的閾值就 顯著升高且聽力變差了。因為所有的動物 在一邊的耳朵接受聲音訊號後,會透過神 經網路系統,將訊號傳給另一邊的耳朵, 以便進行訊號的對比。這可以用來判別聲 音所來的方向。因此當只有一邊的氣泡被 損害時,不會影響整體的聽覺能力;但是 當兩邊的氣泡被「消風」後,感受音壓的 能力很明顯就變差了,整體的聽覺閾值就 顯著的提高(圖6)。

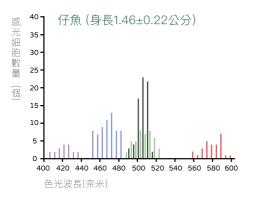
# 虱目魚對光的反應

#### 虱目魚

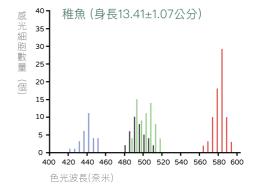


我對色光的靈敏度會隨著成長而不一樣,在 仔魚階段,我的視錐細胞可以感受到紫光, 但長成稚魚時,就感受不到紫光了。

- 視桿細胞
- 紫視錐細胞(感受紫色)
- 藍視錐細胞 (感受藍色)
- 綠視錐細胞(感受綠色)
- 紅視錐細胞(感受紅色)



仔魚棲息在能照到陽光的表水層, 靠著紫光的對比來捕捉浮游動物。



稚魚往深水層活動,轉為濾食藻類,喪 失對紫光的靈敏度。也因水漸深,對短 光波逐漸敏感,稱為「藍位移」。

實驗結果來源為本文作者 嚴宏洋 老師 | 重新製表:劉晏余

圖 7 虱目魚在成長過程中,視網膜細胞對不同波長色光敏感度的變化。X軸:不同波長的色光。Y軸:感光細胞數量。

#### 隨年紀改變的視覺功能

魚兒在水下生活,其視覺功能也會因分 布的水域深度而有不同演化。

太陽光照設到水體後,長波長的光, 如:紅光,因為所含的能量較低,很容易的 就被水分子所吸收。因而水下約十公尺以 深,紅光就無法到達了。藍光因為波長短、 能量高,因而能穿透到約一百公尺以深的水 域。光的透射不但會影響魚的視覺,也會影 響到魚的體色。比如官蘭大溪漁港因為漁獲 來自200公尺以深,因此在漁港看到的魚多 是紅色的,那是因為深海沒有紅光,若體色 為紅色就不會反光而被發現,因此能順利躲 避天敵。

這裡出現一個有趣的問題:若是同一種 **魚**,在不同生活史階段有棲息深度分佈上的 差異時,那牠對不同波長的色光會有不一樣 的感覺嗎?也就是說同一種魚小時候與長大 後是住在不同「深度」的水中,那牠眼睛所 能辨識的光譜是否相同?我指導的研究生張 家豪(目前是東海大學助理教授),就以虱目 魚(Chanos chanos)為材料,研究牠們在成長 過程中對不同波長的色光感受上的差異。

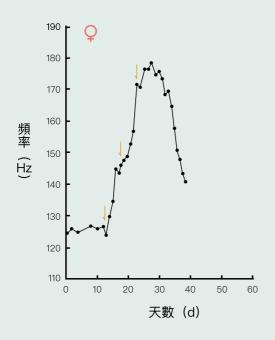
他對體長1.46公分的仔魚和13.4公分的稚 魚視網膜上的柱狀和錐狀感光細胞,用「顯 微分光光譜儀(microspectrophotometer, MSP)」去瞭解牠們最靈敏的吸收光波長。 結果顯示:在仔魚階段時,牠們的錐狀感光 細胞,能看到紫光(波長405-430 nm)、藍 光(455-485 nm)、綠光(490-525 nm)和紅 光(560-600 nm)。而柱狀細胞的感光範圍 是490-515 nm。但是長到13.4公分時,吸 光能力則變成看不到紫色光,可看到藍光的 波長範圍也向較短的波長方向位移(425-440 nm)、綠光為485-520 nm、而紅光為565-595 nm。而柱狀細胞仍然是保持在490-515 nm之間,沒有顯著的變化。

整體而,隨著虱目魚的成長,對色光的 靈敏度,有向波長較短的色光方向移動的趨 勢。這種現象稱之為「藍位移(blue shift)」 (圖7)。生態上的意義是:隨著虱目魚的成 長,原先魚苗是棲息存在表層水域靠著紫光 的高對比,來搜尋捕食小小的浮游動物。但 隨著成長而向較深的水域活動時,這魚會改 變成以濾食方式攝取藻類,因而喪失了對紫光 的靈敏度。而感光波長也因水的深度的增加,而 變成對短波長的光比較敏感。

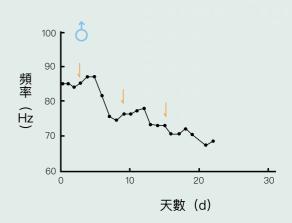
#### 會發電的「弱電魚」

原產於南美洲和非洲的弱電魚,主要是 依靠分佈於尾柄區域的特化肌肉細胞,稱之 為「放電細胞(electrocyte)」。在接受到來 自腦部的動作神經元的指令後,開始放出電 流訊號,藉著這些電流,可在魚的身體周圍

₿ 8



# ↓注射人類胎盤絨毛激素(hCG)時間點



大尾線鰭弱電魚被注射人類胎盤絨毛激素(hCG)後,放電頻率的變化。(左邊:雌魚;右邊:雄魚。)

形成一個隱形的電場。當魚體在游動時,若 周圍有導電物,例如:昆蟲或其它動物時, 電場會受到干擾而變形。若是不導電的物 質,例如:岩礁、樹幹,電場就不會受到 影響。

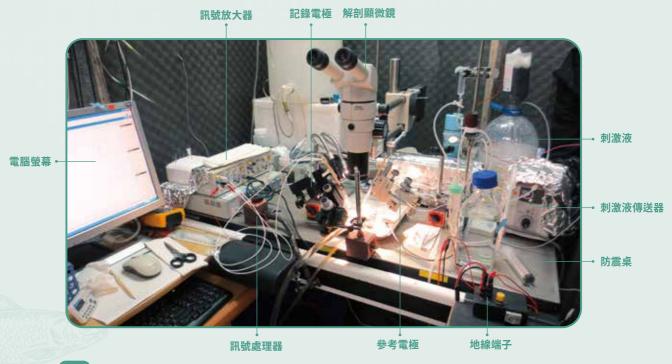
弱電魚可以藉由分佈在全身體表的「電 感受器(electroreceptor)」,感知電場的相 對變化,從而知道環境中的訊號所代表的意 義,例如:同種魚之間同性或異性甚至不同 種魚所發出的訊號。過去的研究知道,弱電 魚的放電頻率是有雌、雄雙性的差異。一般 而言,雄魚的放電頻率較低;而雌魚的頻率 則較高。我們推測,這應該是受到性腺激素 的影響。

為了要證實推測,我們對還未顯示性 成熟的「大尾線鰭弱電魚(Sternopygus macrurus)」注射「人類胎盤絨毛激素 (hCG)」,這會刺激性腺快速成熟。結果發 現有些魚的放電頻率隨著注射激素後逐漸增 加,而有些則是減少(圖8)。實驗結束後,對 這些魚體加以解剖,確認了放電頻率上升的 是雌魚,而下降的則是雄魚。這項簡單的實



## 想知道要如何幫魚測聽力嗎?掃描QRcode閱讀 《奧秘海洋》95期〈魚的感官科學研究-嚴宏洋老師專訪〉





測量魚類嗅覺電生理反應時所使用的「電嗅圖記錄儀」裝置(由筆者自行構築)。

驗,確認了放電頻率在雌、雄魚上的差異, 的確是由性腺激素在調控的。我們後續的研 究,確認是因為性腺激素改變了腦區內「節 拍器(pacemaker)」,細胞膜上離子通道的 通透性,而導致了雌、雄魚間放電頻率次數 上的差異。

#### 用嗅覺偵測水中的訊號

魚類生活在水體裡,要感知溶於水中的 化學訊號,主要是依靠位於吻端左、右的一 對鼻孔內的嗅覺感受細胞。鼻孔前、後各一 個開口,或是只有單一開孔,但有一肉瓣,在

中間將其分為前、後兩半。水隨著魚體的游 泳,而由前端開口進入鼻腔內再由後鼻孔流 出。溶於水中的化學分子,可以與嗅覺感知 細胞結合而被感知。

過去的研究,已經知道魚類的嗅覺的功能 包括偵測獵物、躲避獵食者、尋找交配的對象、 洄游到原來出生的母川與尋找食物等。我的實 驗室自行構築了魚類「電嗅圖記錄儀(electroolfactogram, EOG)」(圖9),可以精準以電生 理方法測量當化學分子與嗅覺感受細胞結合 時,所產生的電牛理反應。

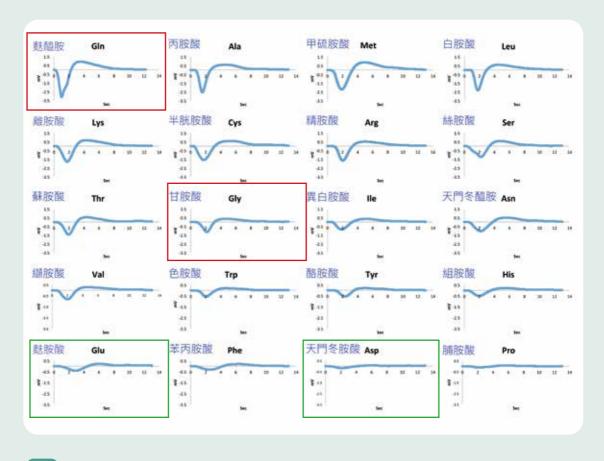


圖 10 點帶石斑魚對20種胺基酸的嗅覺電位反應,一般稱為「嗅覺指紋圖」。每一種魚都有各自獨特的「嗅覺指 紋圖」。曲線中向下呈負值時,意味在那時段,嗅覺細胞的細胞膜外面因生理反應,有較多的負電價離子 的存在因而有向下的曲線。mV:毫伏特(電壓值)。以圖中框列舉例,紅框屬於動物性蛋白胺基酸,綠框屬 植物性蛋白胺基酸,點帶石斑魚對動物性蛋白胺基酸反應較明顯。

在研究每一種魚的嗅覺生理時,我 們會先製備已知的20種胺基酸溶液,然 後用滴管送到點帶石斑魚(Epinephelus coioides)的鼻腔內。透過置放在感受細胞 上的電極,記錄牠們的嗅覺反應(圖10)。 這就能產生該種魚的「嗅覺指紋圖」。我 們發現肉食性的魚類,例如:鯛科魚類或 石斑魚,對動物性蛋白胺基酸,例如麩醯 胺(glutamine)、甘胺酸(glycine) 的嗅覺 反應,就會比植物性蛋白胺基酸,例如 麩胺酸(glutamic acid)和天門冬胺酸 (aspartic acid)來得強烈;而草食性的魚 類,例如草魚或虱目魚,則是對植物性蛋 白胺基酸的反應比較強。

結語

透過對魚類感覺神經牛理的研究,我 們可以瞭解到牠們的感覺系統有普遍性, 例如:聽覺和嗅覺。但有些魚種會有特化 的結構,使得牠們聽覺頻率比較寬、音壓 比較低;有些魚種會因為成長過程中棲所

魚類們對食性的偏好也會因為先天性 基因的決定,而對不同性質的胺基酸產生 不同的差別反應; 那些「弱電魚」的共同 特徵是:牠們都是夜行性,居住的水域能 見度差,因此依靠感測電場被擾動與否, 就可使牠們游動自如,而不需要視覺的幫 助。但在同一棲所內的其它種魚類,並不 會全部演化出能發出弱電,或是有有電覺 的感受能力。這就意味著魚類種類歧異度 很高,即使在同一棲所內,卻都各自演 化出獨特的感覺能力,從而佔有牠特殊的 「生態區位(niche)」,減少不同種間的相 万競爭。

現牛魚類約有3萬3千多種左右,但 有被詳細研究的魚種只佔了5百種。很顯 然,我們對魚類感覺牛理的瞭解還處於瞎 子摸象的階段,離真正全盤解讀的境界仍 有段很長的距離,因而需要年輕的一代 來加入。■





專 題 報 導

# 狗兒汪汪汪,貓兒喵喵喵

# 你有聽過魚兒的叫聲嗎?

文/圖

莫顯蕎一國立中山大學榮譽退休教授、海生館特聘講座

1980年代初期,位於美國加州舊金山 灣區的索薩利托市(Sausalito)曾發牛過一樁 「奇案」……

每到夏天夜晚,這個港灣小城的當地居 民便會聽到一陣類似船笛的低鳴聲,這惱人 的聲響常持續整晚,使當地居民非常困擾。 低鳴聲每年變得越來越大聲,讓當地居民夜 不能寐,嚴重地影響他們的生活。人們對於 噪音的來源有許多揣測,有人認為是來自附 近的柴油發電機,也有人認為是陸軍工程部 門在附近進行秘密實驗,更有人認為是來地 球渦暑假的外星生命……,一時之間謠言與 陰謀論在這地區盛傳。

最後是來自舊金山斯坦哈特水族館 (Steinhart Aquarium)的學者協助破案,找 出這擾人安寧的聲音來源。原來罪魁禍首 是雄性的斑光蟾魚(Plainfin midshipman toadfish),每到夏天,牠們便會聚集在海灣 與港口,一但牠們找到適合築巢的地方,這 些單身漢們便會透過魚鳔上發音肌快速的收 縮和放鬆震動魚鰾來發出求偶聲音,水下聲 壓級約在154-161分貝之間。牠們築巢的地 點也會隨時間變動,有時候牠們靠近岩石, 有時則較靠近當地居民的船屋,蟾魚們的愛 之曲就是讓當地居民多年來苦不堪言的真相。



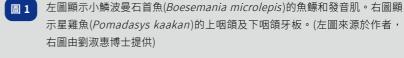
## 你知道魚兒也會「說話」嗎?

文學中有許多富含詩意的詞句來形容 大自然,例如啾啾蟲鳴、蛩音輕吟、鳥鳴嚶 嚶、蛙鳴蟬噪、鯨詠等巧妙地描述各種動物 的聲音,但水中游魚的聲音卻鮮有文辭描 述,顯然很少人注意到魚會發出聲音。也許 是魚與人水陸相隔,或因魚聲輕微,即使人 在水中也不易覺察。其實魚不只會發出聲 音,而且聲音還有重要功能。

聲音的傳播速度與介質的密度成正比, 因此聲音在水中的速度是在空氣中的四倍。 既然聲音在水中可以快速向四面八方傳送, 魚類們也利用它來互通訊息。

其實會「發聲」的魚比你想像的還要 多! 全球約有30816種現生的硬骨魚類,分 類為大約489個科,其中就有39科、800種 以上的魚會發出具有功能的叫聲。其中種類

和族群數量較多、漁業經濟 價值較高和被研究較透徹的 有二十四科,包括:鯡科、 海鯰科、鱈科、蛇鳚科、隱 魚科、蟾魚科、金鱗魚科、 的鯛科、海龍魚科、飛角鲽 魚科、鮋科、鮨科、 大眼 鯛科、鰏科、笛鯛科、石鱸 科、石首魚科、擬金眼鯛 科、葉鯛科、蝴蝶魚科、慈 鯛科、鰕虎魚科、鱗魨科與 箱魨科。而大家耳熟能詳的 年菜「大黃魚」就是石首魚 中的一種,是會叫的魚喔!







## 魚兒們是如何發出聲音的?

魚類中只有「硬骨魚 類 | 會發音,但魚類沒有聲 帶,牠們的發聲原理主要可 分為:一、利用牠堅硬的骨 骼構造(例如咽頜齒、骨骼、 鰭棘)間摩擦或撞擊;二、胸 鰭的活動引發骨骼和相鄰之 肌腱或特化鳞片間的摩擦; 三、發音肌的快速收縮引起 魚鰾或韌帶振動而產牛聲 音;四、魚鰾亦可放大聲音 或產牛共振進而改變聲音 的特徵(圖1)。

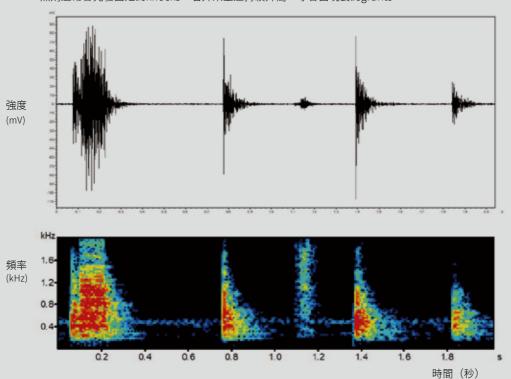


聽石首魚的聲音▶

如同人類聲量高低有不同含意一樣,魚類的聲音特徵 因其產牛之機制及功用而異。典型的魚類聲音是由一連串 的脈衝波所組成。利用摩擦發聲的主要頻率約在1000和 4000赫茲間,能量分佈廣。其他發聲機制產生的聲音頻率 多在1000赫兹以下,魚類諧音(Harmonic sound)的情形並 不普遍。聲音依據其音頻等特徵也有專屬的英文名稱來描 述:包括purr、moan、hum (50~100赫茲,由短至長); burst、thump (100~200 赫茲); chirp、knock、drum、 growl、grunt (200~500赫茲); click、rattle、creak (1000赫茲及更高的頻率)(圖2)。

魚類主動發出的聲音是為了物種識別、防禦、敵對 行為展示、求偶、生殖、群體維繫等目的。在這些相關的 行為互動過程中,除了聲音之外,往往還同步配搭各式動 作、甚至改變體色與體型構造等元素,以求達到有效地傳 遞正確訊息。

莎姆氏金鳞魚兩種聲音的波形圖及時頻圖,第一個聲音是grunt,後四個為knock 。經初步觀察發現, 在受到外來壓迫(如其他捕食者靠近)時,小的莎姆金鱗魚會發出較長的grunt,作為防禦或警告;但成 魚則通常會先發出短的knocks,若外來壓迫持續升高,才會出現長的grunts。



#### 你聽得到我說話嗎?

魚類發出的聲音真有通訊功能嗎?要回 答這個問題,我們需要先了解「通訊」的定 義。當動物發出的聲音被對方聽到之後,收 音者若因而改變牠的行為,且對發音者(或群 體)是有利的結果,這因果關係就符合了「通 訊功能」的定義。但若行為之改變只對發音 者有害的話,那就稱為「截聽」。

比如當在實驗中播放同種的聲音時,長 刺真鰃(longspine squirrelfish, Holocentrus rufus)的行為及喚叫活動沒有顯著的改變, 但播放海豚的聲音時,長刺真鰃變得很安

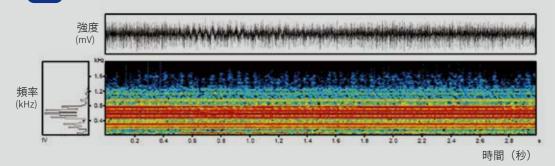
靜,以減低被海豚發現而被捕食的風險,這 是一個海豚聲音被長刺真鰃截聽的例子。

不過「子非魚,安知魚之樂?」,在 實驗室的科學家們要如何證明魚類以聲音 互通訊息呢?我們可以在聲音發生時觀察 相關個體間的行為互動及其結果,但是這 種方法可能會遇到一些困擾,因為外觀上 往往無法得知聲音源自哪一個體。因此科 學家會先錄好某種魚類的聲音,在大型水 缸中播給魚聽,如果牠們出現重複且可預 測的行為反應,那麼我們就知道發出的聲 音具有通訊的功用。



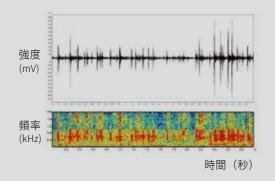
■聲音由作者轉錄於此並自行 分析,掃碼聽蟾魚唱情歌

圖 3 雄性成熟蟾魚在水族箱內發出之諧音性求偶聲(boatwhistle)的波形圖、時頻圖及頻譜圖。



在實驗進行之前科學家們也需要知道這種魚的聽力音頻範圍。在一項研究中,當播放雄性斑光蟾魚(Porichthys notatus)的求偶聲音時(圖3),73%進行測試的成熟雌魚會沿直線或稍為彎曲的路線游近聲源,這結果證明求偶聲具有通訊功用。

圖 4 擬金眼鯛群集時發出連串叫聲(pops) 的波形圖 及時頻圖。









聽鰕虎魚唱情歌▲

# 用聲音找到小夥伴們!

防禦對生存至為重要,魚類在防禦過程驅趕對手時大多發出單一或數個短暫的敲擊聲(knock)。聲音的另一個功用是宣示發聲者所在的位置,它不但可以在生殖季節時吸引異性的注意,對群聚性的魚類也可以保持彼此適當的距離,易於維持群體基本的結構。

不過發聲的同時也會增加被獵食者發現的風險。例如群聚性的壯擬金眼鯛 ( $Pempheris\ adspersa$ )白天成群停留在隱密的地方,夜間才會到空曠處活動,牠們發出似爆米花時發的聲音 (pops),包括1及2~7個成串的pop聲 (@4),聲壓級(在離聲源一公尺處量測到的數值)為115分貝re  $1\mu Pa^{\pm 1}$ ,該值相對低於其他魚種的平均值,使别的個體在5~10公尺處內還可以聽到。

Pascal (Pa) - 帕斯卡; 壓力單位; 1 Pa=1牛頓/平方公尺。 μPa (micro Pascal); 1Pa=106μPa。

註1 分貝re 1μPa意指以1μPa為參考值的分貝值。

而這距離的遠近取决於聲源聲壓級的高低,春季滿月時聲音最大,夏季新月時最弱。此外研究也發現如升高正在播放的珊瑚礁背景聲(以鎗蝦的聲音為主)的音量,魚群聚集之密度也隨之升高,並降低其發聲活動,但若播放同種魚的聲音,魚群聚集密度及聲音出現數量都升高,顯示播放同種之聲音有聯繫個體,維持群體成員不至散失的功用。笛鯛也是群居性發音魚類,9~12毫米的灰笛鯛(gray snapper, Lutjanus griseus)魚苗和成魚都會發出敲擊的聲音(knocks),但魚苗只有在夜間才發出6~10個成串的聲音,而且前後相鄰兩個敲擊聲的間隔較成魚長,在黑暗的情况下敲擊聲有維繫魚苗群體聚集的功用。

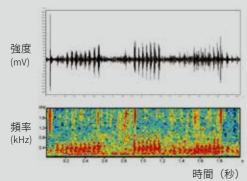
## 小姐,妳願意跟我喝杯咖啡嗎?

正如文章開頭所提到的故事,有些雄 魚會藉由「唱情歌」來吸引雌魚的注意。 事實上,聲音在生物求偶上扮演重要的角 色,不過通常只有雄魚發出求偶的聲音。 雄雀鲷為了吸引雌魚的注意,會游往水 面,然後快速地向下衝,同時發出含有多 個短暫脈衝的叫聲(chirp),這動作稱為訊 號跳躍(signal jump) (下頁圖5),有些雀 鲷甚至每天做上幾百次。不少研究顯示動 物求偶和其他生殖活動的聲音,其時間與 頻率有種別的特有特徵,能與其他種類 區隔。

科學家們在分析來自在不同海域(族群)的四種圓雀鯛(Dascyllus)雄魚之求偶聲音發現,聲音的長度有種間差別,而同種不同族群個體的聲音則是「脈衝間的時間相隔長度(與脈衝重複率相關)」有明



圓雀鯛展示訊號跳躍時發出三個脈衝性叫聲 圖 5 (chirp)的波形圖及時頻圖。



顯的差異。住在相同區域(同域)的圓雀鯛種 類,其種內個體間聲音的變異度會降低,使 得種間的發聲特徵差異變大,求偶聲訊才不 至混淆,進而降低雜交的機率。雖然如此, 種間聲音特徵仍有部分重疊之處,因此雌魚 在擇偶時除了多聽雄魚的聲音,也要配合雄 魚其他的外形與行為特徵(如訊號跳躍型式) 作為線索,才能做出適當的選擇。

除了發聲特徵之外,不同種類雀鲷 的「喚叫活動」量也不同,同域的兩種 高身雀鯛(longfin damselfish, Stegastes diencaeus及dusky damselfish, Stegastes adustus)都產生三類聲音(chirp, pop,

pulse train), 但是dusky damselfish會經常 發出聲音,而且比longfin damselfish花更 多時候在喚叫。

在求偶過程中或產卵前,雄魚靠近雌 魚並會發出聲音來吸引雌魚。鰕虎魚科的 (naked goby, Gobiosoma bosci)在生殖季 節雄魚會變得很兇,但却會發出一連串 「的 的」(click)聲吸引雌魚到牠的領域產卵。

魚類聲音頻率的高低和體長呈負相關, 愈大的魚的聲音頻率愈低,此外大魚的聲壓 級也較高,叫聲也可能更長。喚叫頻率密度 和雄魚的生理狀况有關,雌魚可以從聲音特 徵中萃取與雄魚生理有關的訊息來評估其優 劣以做擇偶之决定。研究顯示,雌雀鯛偏好 常常發出聲音的雄魚。

上述資料清楚顯示,良好的聲音溝通對 **魚類非常重要,但人類活動所造成的水下噪** 音污染,已干擾牠們的聽覺和通訊,對魚類 的牛殖活動、群體緊密性,甚至牛存造成巨 大的影響和危害,因此應該積極降低水下的 噪音污染。■

網紋圓雀鯛

專 題 報

# 小白鯨的溝通之道

文/圖

蔡明安—國立屏東科技大學 獸醫學系 助理教授 黃群淳-國立東華大學 「海洋生物研究所」碩士班學生



國立海洋生物博物館裡的三隻小白鯨天 使、鯨寶與巴布是海牛館裡的大明星,許多 人到了海生館都會迫不及待地與牠們互動。 白鯨是遠道而來的貴客,牠們原來棲地是在 北極和亞北極海域,大約在北緯50度到北 緯80度之間,其棲地水溫約在攝氏0℃-16℃ 間。目前國際自然保護聯盟(IUCN) 估計全球 白鯨數量約有136,000頭,被列為近危物種 (Near Threatened),是需要關注及保育的動 物。白鯨是喜愛群居的生物,也熱愛社交, 不知道大家有沒有想過,牠們彼此間是怎麼 溝涌的呢?

#### 白鯨的回聲定位系統

小白鯨的活動範圍雖然以水面下20-40 公尺內的水域為主,但有時能潛水到超過 1000公尺的水深,且在北極海域多半的時間 都是昏暗不明的,因此光靠視覺並無法滿足 牠們的需求。白鯨也因此發展出獨特的聽覺 系統來「看」水下世界。

白鯨這類的齒鯨會利用回聲定位來探測 環境與尋找獵物,其原理是透過發出實頻的 答聲或脈衝聲,並接收接觸物體反彈回來的 聲波,透過兩者時間差和強度來計算與物體 的距離及「看見」周圍的環境。

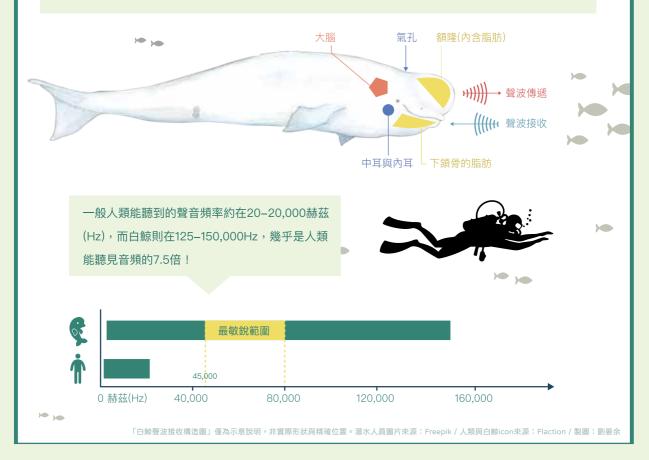
與陸生哺乳動物的聽覺系統不同的是, 白鯨雖然仍保有耳孔但已無聽覺功能,聲音 的接收則是透過下頷骨內的油脂通道將聲波 傳到耳骨與大腦。除此之外,白鯨聽覺靈 敏曲線(聽力閾值)與陸生哺乳動物也有所差 異。以人類與白鯨為例,一般人類能聽到的 頻率約在20-20,000赫茲(Hz),而白鯨則在 125-150,000 Hz之間,幾乎是人類能聽到音 頻的7.5倍,而白鯨聽力在45-80千赫茲(kHz) 間的範圍最為敏銳,聽力敏感度則在80 kHz 以上或45 kHz以下的範圍逐漸下降。

# 海上金絲雀其實沒有聲帶?白鯨發聲方法與 人類大不同

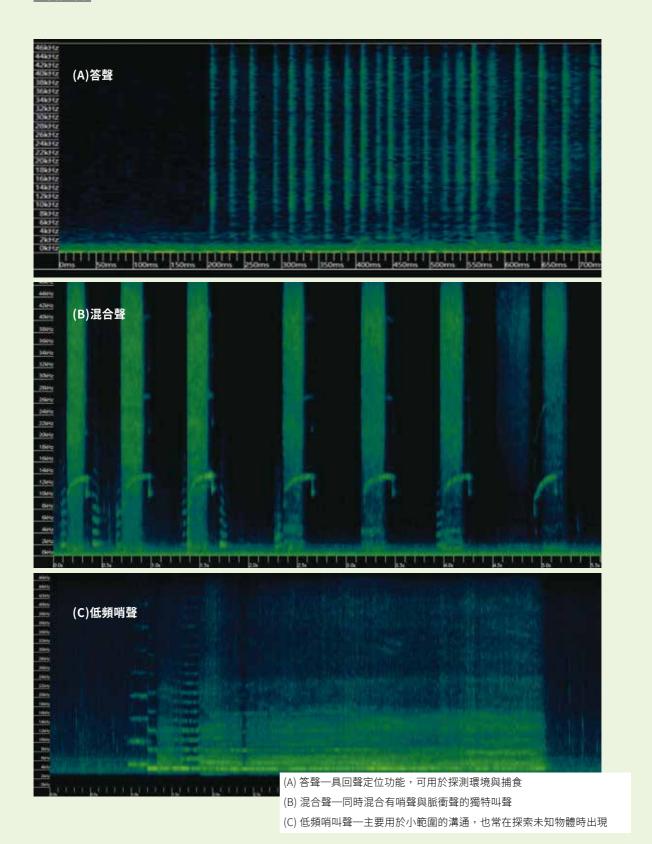
據說法國探險家雅克·卡提爾(Jacques Catier) 航行到加拿大的聖勞倫斯河時,突然 出現一群白鯨,在探險船的周遭載歌載舞, 並發出美妙的聲音, 因此船員們就送給這些 親人的白鯨「海上金絲雀」的稱號。

# 白鯨怎麼發聲?

白鯨有時會游到光照不到的深海,因此牠們發展出特別的「聽覺系統」來「看」水下世界——透過發 聲與回聲之間的時差與強度差,來計算物體與自己的距離。聲音是透過氣孔附近的「猴唇」以及「鼻 囊」與空氣作用來產生,再改變充滿脂肪的「額隆」形狀來集音與控制方向;接收聲音則透過「下頷 骨內的脂肪通道」將聲波傳到中耳與內耳,再到大腦。



雖然白鯨有多種叫聲,但與人類發聲 原理不同,牠們並不通過聲帶震動說話,而 是通過頭上的鼻子(氣孔)來發聲。牠們可以 通過氣孔下方的「猴唇」構造震動或擠壓空 氣通過氣孔旁邊的「鼻囊」產生聲音,並改 變額隆形狀來控制發聲的方向。白鯨是熱 愛社交的「派對動物」,同伴間彼此的溝 通顯得十分重要,其中最主要就是依靠叫 聲來進行溝通。白鯨叫聲可概分為4大類, 分別為:哨聲(tonal sounds/ whistle)、 脈衝聲 (pulsed tones) 、回聲定位答聲 (echolocation clicks)與混合聲(combined calls),其中除了答聲之外,脈衝聲亦具有 回聲定位 (echolocation) 的作用。此外,脈 衝聲與哨聲都具有溝通的功能, 而前者曾於 圈養瓶鼻海豚進行威嚇或攻擊時被觀察到。



混合聲則是同時混合有哨聲與脈衝聲的獨特 叫聲,雖然其發聲機制仍不全然明瞭,但一般 認為應該是由不同部位同時發出的混合聲音。

#### 白鯨語言大不同

為了解密白鯨的語言,科學家將白鯨的 叫聲分類並與行為關聯性進行研究,以期能 更瞭解不同叫聲所代表的行為涵義,然而直 至今日我們所知仍相當有限。

在一些研究中發現哨聲主要作為鯨豚個 體間的溝通,而哨聲類型或頻率等特徵可能 如同人類方言或地方口音般,會隨著各個不 同地區或白鯨族群而有所差異,某些海豚被 發現具有個體獨特的識別哨聲,如同名字般 可做為身分識別,而在白鯨相關研究中則指 出某些脈衝聲可能具有識別聲的功能。

由於許多白鯨族群會隨著季節進行遷 移,遷移過程中同伴間就須靠著頻繁溝通來 維繫族群的一致行動,科學家發現白鯨涌常 喜好利用較高頻率的哨聲進行較遠距離範圍 的溝通,這與我們所認知低頻率的聲音比高 頻率聲音能傳遞較遠似平有所牴觸,但也可 能是白鯨對高頻率的聲音較為敏感,所以所 以使用高頻哨音來進行遠距溝通。

連續性高頻的哨聲常出現在目標性的移 動或在較大的海域所發出大範圍的信號,有 協調群體行動的功能。而其他種類的哨聲如 低頻率哨聲則不僅在小節圍溝涌中扮演重要 角色,當在探索未知物體時也常出現,例如 吱吱聲(Squeaks) 被認為具有在群體中表達 情感或進行個體間聯繫的用涂,因此在有目 的性的移動、休息或捕食等行為當下較常出 現此類叫聲。另一種白鯨常見的溝通叫聲 為脈衝聲, 是較寬頻的叫聲, 主要在近距 離的互動時出現,也被認為是情感表現的 叫聲種類,因此常在白鯨進行頻繁社交互 動時被觀察到。



訓練師利用哨音與手勢與白鯨溝通與下達指令



各種叫聲

#### 白鯨也會偷偷學「外語」?

另外,白鯨不僅能在同類間溝通,甚 至也有模仿不同鯨豚的案例。

在東歐克里米亞的科克捷別利海豚水 族館(Dolphinarium Koktebel)內,館方將 一頭人工飼養四歲的白鯨與4頭瓶鼻海豚移 入在同個池子裡生活近兩個月,之後發現 白鯨不但和海豚們融合相處在一起,也開 始改說牠們的語言(白鯨減少自已原有的 叫聲並模仿海豚專屬的識別哨聲)。科學家 推測白鯨會發出這種哨聲是為了想融入海 豚們的群體,畢竟在這群體中自已是唯一 的異類。

另外一個例子則是在美國水族館的白 鯨「諾克」,被發現好幾次對潛水員發出 「out」的聲音,而讓潛水員誤以為是有人 叫他離開,後來才發現原來是白鯨諾克的 叫聲。由於白鯨要發出人聲並不是件容易



的事情,因此科學家推測白鯨諾克可能是 想要和人類進行溝通與交流因而模仿學習 人聲,這也顯示出白鯨的高智商與模仿聲 音的天分。

為了與圈養白鯨溝通,訓練師主要透 過吹哨音、碰觸、手勢與肢體語言等方式.<br/> 與白鯨互動,當白鯨由水下浮出水面時, 藉由特殊的水晶體和角膜構造能調整近視 的現象,因此白鯨在水面上下都有很好的 視力來觀察訓練師所下的指令,因此肢體 動作也是另一種人與白鯨間溝涌的方式。

#### 認識白鯨,就到海生館!

無論是在野外族群或圈養白鯨間溝涌 叫聲的涵義仍持續被研究中。若能破解白 鯨的語言系統,不僅能讓我們更加認識白 鯨與其習性,對於野外白鯨的保育也將有 莫大助益!此外透過白鯨聲學研究也有 助於了解圈養白鯨的需求,並讓訓練師 或獸醫師來依此改善圈養環境,藉以提 升動物福利。

由於白鯨是珍稀動物,能夠研究牠 們的基礎生物學是非常難得的機會,因此 海生館持續積極投入進行圈養白鯨的相關 聲學等研究,希望能一點一滴累積研究成 果,逐漸揭開白鯨語言的神秘面紗。下次 來到海生館觀看白鯨時,除了可與白鯨進 行肢體互動外,也不妨靜靜地佇立在白鯨 隊道裏,聽聽白鯨捎來的訊息。■

