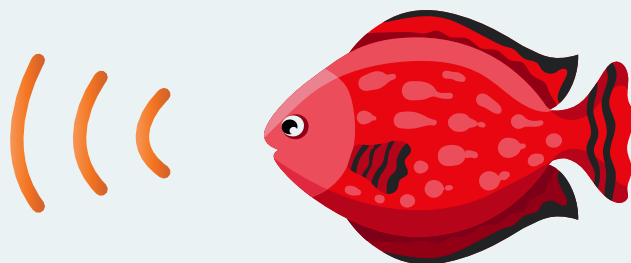




◎ 莫顯蕎

魚的叫聲

你知道魚會呼朋引伴嗎？牠們怎麼呼叫的？
關於魚類，除了可以是餐桌上美味的料理外，
其實還有許多有趣的知識哦！



魚類發出聲音通常是為了生存所需，如吸引異性以達到生殖目的、發出危險的警告訊息、保持群體的聚集等。

在眾多的動物聲音中，魚類的聲音似乎很少聽到。但 1989 年《紐約時報》曾報導住在舊金山金門大橋附近的居民，在夏夜裡會被雄鱸魚的求偶叫聲擾得不能成眠。另北美的湖鱸在生殖季時會發出基頻 5 ~ 8 赫茲的諧音，由於生殖行為是在淺水中進行的，因此聲音能穿透水面進入空氣，使得附近的人會聽到陣陣微弱的低頻聲音，人們稱為「鱸之雷聲」。除此之外，就很少有其他魚類的聲音被民眾注意或記錄到了。

魚為什麼要發出聲音

據文獻記載，在超過 500 科三萬多種的魚類中，至少有 43 科中的八百多種會為了某種目的而發聲。由於軟骨魚類沒有硬骨也無鰓，因此儘管有通訊及防衛的需求，也無法以聲音溝通。目前所知的軟骨性魚類中，只有軟骨硬鱗魚類中的鱸會發聲。而骨鰓魚類（超過 6,700 種）雖然聽覺十分靈敏，但僅有鯉形目和鯰形目中幾個科的種類會發聲。

魚類發出聲音通常是為了生存所需，如吸引異性以達到生殖目的、發出危險的警告訊息、保持群體的聚集等。例如鰕虎魚在生殖季時性成熟的雄魚會占據小塊空間作為生殖領域，並不時發出「啾啾啾」的聲音吸引雌魚；雀鯛雌魚則利用聲音辨識同種雄魚，並找到雄魚的位置；至於隱魚會寄住在大型的海參、貝類或海綿等體內，夜間牠們會在宿主體內發出多種類型的聲音，頻率在 100 到 1,000 赫茲的範圍，以之為鑑識和引起其他個體的注意。

魚類沒有聲帶，須運用身體某些部位的震動發出聲音，其方法可分為摩擦發音、震動發聲、產生水流或氣泡發聲等數種。



經過肌肉透明及骨骼染色的化學處理後可清晰看到雀鯛的骨骼構造



角鱗魨

魚如何發出聲音

魚類沒有聲帶，須運用身體某些部位的震動發出聲音，其方法可分為摩擦發音、震動發聲、產生水流或氣泡發聲等數種。

硬骨間的摩擦（例如海馬的頭部骨骼、海鯰的胸鰭基部和胸帶骨間的摩擦、雀鯛牙齒間的碰撞），或硬骨和韌帶或胸鰭基旁特化鱗片與下方魚鰓間（例如鱗魨）的摩擦都可發聲，硬骨間摩擦聲音頻率範圍頗廣（約在 1,000 至 4,000 赫茲）。由牙齒碰擊的聲音往往是因驚嚇反應或作為領域展示用。鱗魨可發出成串的脈衝聲，其聲音



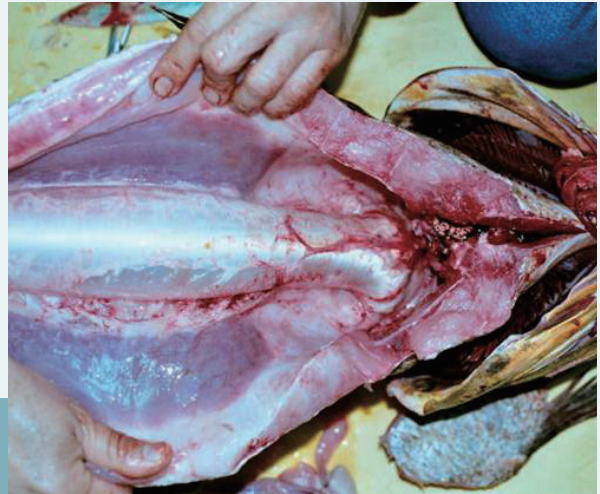
附在黑鼓魚鰾兩側的內生型發音肌

是由胸鰭交替撥動時推動鰭基三片稜鱗去擠壓鰾的鼓膜而產生的。

震動發聲是以發音肌振動魚體其他構造以產生聲音，這些構造包括胸帶骨、胸鰭鰭基骨、胸鰭肌腱及鰾。如鰕虎魚靠胸鰭肌肉的活動，引起其胸鰭鰭基骨的振動而發出聲音；攀鱸亞目的篋尾鱸亞科則是在胸鰭附近的發音肌收縮時會牽引兩片擴大的胸鰭肌腱，把胸鰭肌腱向外張以發出聲音，稱為胸肌腱提升機制。至於海馬在受到外界干擾時，身體及頰部會產生振動，而發出 200 赫茲左右的低沉聲音。另外，雄海馬在求偶時育兒袋的收縮放鬆會產生啾啾的聲音，甚為有趣。

一個完整的發聲系統包括振源及放大器。發聲魚類的鰾大多是蘿蔔型或心型的單一空腔，也有連接的前後兩個腔室，甚至有分離為左右兩個橢圓形氣囊。鰾可以經由內生型發音肌（附生在鰾壁上，例如蟾魚、海魴和黑鼓魚）或由外生型發音肌（起源於頭骨、脊椎骨橫突，另一端接附在鰾上，例如食人魚、花身雞魚，或經過骨片和腱而間接連到鰾上或整片肌肉附生在腹腔內壁上）的活動，導致鰾產生振動發出聲音。

鰾主要的功能是通過控制鰾內氣體的體積來調節浮力，它也可以把環境的壓力訊息經由鰾的支管伸至內耳附近提升聽覺。



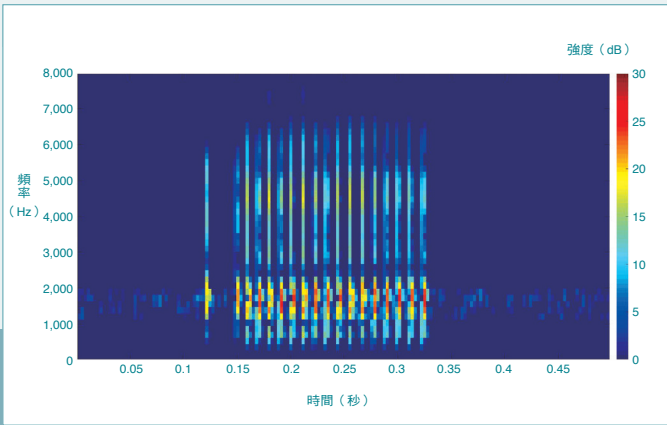
雙棘原始黃姑魚的魚鰾及附生在體腔兩側的一對外生型發音肌

在硬骨魚類中，少數種類的鰾會配合其他構造發展出擴音的功能。由於魚鰾的彈性及減震性質，科學家認為鰾在發音的功能上並不適於共鳴作用，因為共鳴會放大某特定的頻率，但大多數魚類的聲音頻率分布廣，並不像是由魚鰾產生的共鳴。

發音肌是脊椎動物中收縮最快的肌肉，震動幅度愈大，聲音也愈大。例如金鱗魚及一種蟾魚 *Porichthys notatus* 的收縮速度可達 100 赫茲（即每秒可收縮放鬆 100 次），另一種蟾魚 *Opsanus tau* 甚至達 400 赫茲而不至痙攣。

但也有些魚類發音肌收縮速度並不快（屬慢速肌肉），但放鬆時會因其他機制而快速放鬆，如發音肌纖維因有適應高速活動的形態、生化與生物物理的特徵（包括多神經分支控制、大體積的肌漿網及含大量鈣離子），得以加快肌細胞的活動速度。一般而言，受發音肌收縮速度的限制，通常能引發的聲音頻率都較低，大多在 1,000 赫茲以下，基頻常在 60 到 300 赫茲間。

產生水流發音是以口腔內的壓力迫使水流出細小的鰓孔或鰓裂，氣泡發音則是由肛門排出氣泡，氣泡破裂時就發出聲音。群聚性鯪魚（沙町魚）的鰾有小管分別和消化道和肛門連接，當魚受到驚嚇或向上



脈衝型魚類聲音的聲紋圖

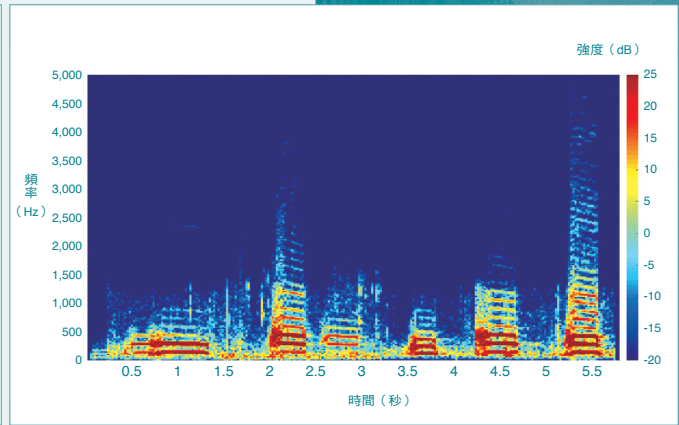
游動時會把氣體由肛門排出。由於排氣不必先做吞空氣的動作，因此氣體可能來自消化系統或鰾。

氣泡出現時會產生連串的廣頻（中心頻率是 3.0 ~ 4.1 千赫茲）脈衝聲。由於頻率高於 2 千赫茲已超過一般捕食性硬骨魚的聽覺範圍（約 1 千赫茲），因此獵食者不易聽到這些獵物的所在，但沙町魚鰾有支管伸到內耳附近令牠們能聽到 1 千赫茲以上的聲音，可確保其安全聯繫。

道高一尺魔高一丈，海豚卻可以偵測到這些聲音而追捕。當實驗室的水箱內沙町魚愈多時，牠們排出的氣泡會愈多，夜間排氣情況更是熱烈。由於這些聲音多在夜間發出，推測可能是因暗夜看不到群內的魚伴，因此牠們改用高頻訊號達到保持群體連繫的目的。

魚類聲音的特徵

聲音特徵可分時間和頻率。國外研究魚類聲音的專家依其頻率高低及時間長短以英語加以描述，50 ~ 100 赫茲者用 purr、moan、hum（時間由短至長），100 ~ 200 赫茲者用 burst、thump，200 ~ 500 赫茲者用 chirp、knock、drum、growl、grunt，而 1,000 赫茲及以上者用 click、rattle、creak。魚類聲音又可區分為脈衝型和諧音型，多數魚類聲音是由成串的脈衝型廣頻聲音組成，



諧音型魚類聲音的聲紋圖

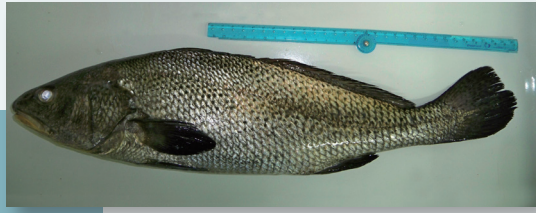
這些特徵常見於外生型的發音肌，內生型發音肌的聲音則多是諧音。

在時間域中，若屬脈衝型聲音，一次連續肌肉活動產生一個脈衝，休止時至下一次肌肉活動開始的時間是脈衝間距。脈衝長度及脈衝間距都是聲音參數，由於時間域的特徵不會隨距離而改變，因此是通訊的主要特徵。當脈衝型聲音末段的脈衝間距增長，顯示發音肌可能已經疲乏了。

敵對、受干擾時和求偶的聲音由 1 至多個分離的脈衝所組成，前者脈衝數較少，聲音的時間也短。單一脈衝時間和接續的脈衝間距（兩者的時間總和稱為脈衝周期）在種間有相當的變異，而脈衝間距在同一聲音中也可能不同。受干擾和逃逸時的聲音往往短於 500 微秒，這類型聲音大多屬廣頻。若由發音肌發聲，聲音的主要頻率（最高能量的頻率）則由其收縮速度決定。

諧音型聲音僅出現在少數魚類（鯰、蟾魚、箱魷、黑鼓魚等）的求偶聲中，聲音連續且延續較長時間。諧音型聲音需要發音肌能長時間連續地縮放活動才能不出現脈衝間距的情況，因此這型聲音常發生在內生型發音肌、鰾分為前後腔室或摩擦鰾而發聲的情況。

小型沙鰕虎的聲壓強度（離聲源 1 公尺處測量到的強度）是 54 ~ 98 dB re 1 μ Pa（以 1 μ Pa 為參考值的分貝值），大型石首魚



石首魚科的雙棘原始黃姑魚



斑鰭白姑魚（石首魚科）魚鰾兩側向外伸出的附枝

科的黑鼓魚是 165 dB re 1 μ Pa，鱗鮪可發出一串短的鼓聲，在離魚 3 公分處平均是 136 dB re 1 μ Pa。至於魚類的聲音能傳多遠，取決於聲源強度、傳輸衰減、接受者的聽覺靈敏度等因素。例如鰕虎魚的距離很短，只能以公分計，但是蟾魚約 5 公尺，雙色雀鯛 10 公尺，黑鼓魚則長達 33 ~ 108 公尺。

同一種魚會因發音機制、性別及聲音功能而發出不同的聲音。例如鱒科的兩個屬 *Acipenser* 和 *Scaphirhynchus* 的魚種會在生殖時發出多達 4 種聲音，其中兩種是諧音。鯉科中的 *Pinephales notatus* 雄魚在生殖季防守領域時則可發出 4 種聲音，彼此間的脈衝長度和脈衝間距長度不同。雄魚可能發出單一的聲音、一串同型的聲音或一串幾種聲型的組合。海馬在餵食、求偶和受到打擾時產生 3 種聲音，餵食和求偶都是點擊聲，受到打擾時則產生低長的聲音。鱗鮪可發出一串短的鼓聲或成串的脈衝聲。

有些魚類的同一個體在環境因子壓迫下，隨壓迫程度改變，聲壓或長度會有所不同。不同年齡對相同刺激也可能產生不同反應，例如荷姆金鱗魚的幼魚在人為干擾時，會直接發出長而快速斷斷續續的聲音，成魚則先產生幾個敲擊聲，若環境干擾持續或再升高時，才會產生連續的快速斷續的聲音。圓雀鯛屬有 4 種魚，叫聲長度的中值在物種間也有差異。其中一種的 4 個族群分布相隔很遠，其族群間的脈衝間長度也有差異。

魚類何時發聲取決於發聲的功能，以石首魚為例，在生殖季（大多在夏天）會從黃昏開始發聲，直到深夜才沉寂下來。

魚的聲音蘊藏的訊息

珊瑚礁是生物多樣性最高的海洋生態系，不少發聲魚類（包括金鱗魚、蝶魚、雀鯛、擬金眼鯛、石鱸、鰕虎魚等）都住在珊瑚礁裡，因此那裡相當吵雜，各種雄魚的求偶聲要在這聲景中能凸顯出來而被同種雌魚分辨並非易事。在演化壓力下，各個魚種會發出不同的求偶聲，或在不同時間求偶。雌魚可以用雄魚叫聲的特徵作為她擇偶的依據，聲音主頻率、強度、脈衝數、脈衝周期等可以顯示雄魚的生理狀態，例如頻率愈低體型愈大，脈衝周期穩定代表發音肌沒有疲乏的情況，雌魚比較喜歡會發出較多聲音的雄魚。

此外，體長愈長聲音強度愈大，如鰕虎魚發出的鼓聲強度，3 到 4 公分的雄魚每增長 1 公分，強度升高約 30 dB，4 到 5 公分升高約 24 dB。25 到 36 公分的石首魚科的 *Cynoscion regalis* 每增長 11 公分，聲音強度升高約 10 dB。大多數發聲用於生殖的魚類，多是雄魚具發聲構造（例如發聲肌肉），而雌魚就算有，其體積會很小，且不發出聲音。

聲音在生殖中常占有重要的地位，例如雄魚就是以聲音顯示牠的所在位置和生理狀態（如體型）。由於發音是很耗能量的，雄魚在非生殖季不必發音時，發音肌會縮細，等到

同一種魚會因發音機制、性別及聲音功能而發出不同的聲音，
有些魚類的同一個體隨環境因子壓迫程度的改變，聲壓或長度會有所不同。

魚類的聲音蘊藏著很多訊息，包括魚種別、性別、體型、行為、分布位置等，可用以推估魚類的生活狀況。

生殖季接近時，發音肌會因睪丸素升高而增加其質量，以配合生殖季時發聲的需要。在實驗中，研究人員發現若增加體內的睪丸素或雌二酮，無論雄魚或雌魚的魚鰾質量都會增加，後者則可提升雌魚對雄魚求偶聲的聽覺及行為反應。

環境對魚類發聲行為的影響

由於大部分魚類的發聲行為和個體間活動相關，因此發聲情況主要受接觸程度和活動頻繁度影響，環境的影響則視類別而異。根據一個水下長期錄音系統所得的資料顯示，當颱風經過附近海域時，當地石首魚類的叫聲活動並不受影響。如墨西哥灣曾經發生紅潮，而當地的蟾魚、紅石斑、蛇鰻等發聲魚類的喚叫活動並不受水質改變的影響。

但是魚類的發聲會受水溫的影響，水溫下降時，蟾魚的叫聲會變得低沉（頻率變低），且時間變長。此外，人類水上活動也會影響魚類的發聲行為，沿岸發聲魚類如石首魚在小艇或遊艇接近時會降低喚叫活動。石首魚是海豚的主要食物之一，研究顯示海豚捕食石首魚時會利用聲音找到牠們。另一方面，可能是一種禦敵反應，當有海豚的生物聲納出現時，石首魚會降低牠們的發聲活動。

蟾魚有發音的能力，卻要從深海回到淺海甚至潮間帶中以發聲活動促成生殖，住在大陸棚的新淵鰻種類，其雄魚的發音肌質量都較淺海大陸棚區的種類小，都說明聲訊在深海環境對牠們的生殖活動並不適合。

幾個尚待研究的問題

1、大多數的石首魚只有雄魚有外生型發音肌（附生在體腔壁）用以發聲，內生型發音肌或雌魚有發聲肌的很少。黑鼓魚既有內生型

發音肌，雌魚也有發音肌，在演化過程中內生型發音肌如何轉殖到鰾上的呢？雌魚和雄魚的聲音一樣嗎？兩性在求偶時的聲音和行為之間是如何配合的？為何只有少數魚種兩性都要發出聲音？內生型和外生型肌肉引發鰾振動所產生的聲音特徵一樣嗎？

2、巴西亞馬遜河的一種石首魚在生殖季節會發出像摩托車發動時的聲音，聲音長度變異度高。為什麼牠的聲音如此奇特，且在長度方面需要那麼高的變異度？

3、全球石首魚大約有 70 屬，分布在熱帶美洲的屬是較早分化出來的，印度太平洋的屬則是最後衍生的。原始的屬魚鰾兩側平滑，但後衍的屬魚鰾兩側有很多手掌狀的凸出附枝，這些附枝的功能是什麼？

4、大多數蟾魚的鰾呈心形，但其中小孔蟾魚鰾卻分成左右兩個，彼此分離，這種構造特徵有什麼好處呢？

5、箱魷身體被硬的外殼包裹著，角箱魷屬會發出高頻的聲音，那麼外殼對聲音的擴散有多大的影響呢？

6、在魚類中很少見到的諧音，這類聲音的特徵在通訊上有什麼優點？

至今科學家對魚類聲音的了解還是很少，有許多魚種的聲音和發聲行為尚待發現。魚類的聲音蘊藏著很多訊息（包括魚種別、性別、體型、行為、分布位置等），可用以推估魚類的生活狀況，利用這些知識可幫助我們進行資源管理及魚類產卵棲地的保護。

莫顯蕃

中山大學海洋科學系