

知識天地

烏賊和章魚能聽到什麼聲音呢？

嚴宏洋研究員(細胞與個體生物學研究所)

摘要

烏賊和章魚因為產量多、分佈廣，被人類大量食用，是頭足類動物中最為人熟知的代表種類。尤其是章魚有很高的學習能力，長久以來一直是研究動物行為發展的好材料。我們的研究使用一種非侵入性的<<聲音誘發腦波記錄方法，auditory brainstem response, ABR>>，來量測這兩種動物的聽覺能力。結果發現到烏賊的聽覺音頻範圍在 400 到 1500 Hz；而章魚最高只能聽到 1000Hz。兩種動物最好的聽覺能力都是在 600Hz，但是整體而言，烏賊顯然比章魚有較好的聽覺能力。當我們以真黴素注射到平衡石腔內後，會造成聽覺電位的喪失。這項證據顯示，頭足類的平衡石就像甲殼類的平衡石一樣，除了能負責平衡的感覺外，也可接收音波的訊號。

我們人類具有聽覺、視覺、嗅覺、味覺這四大感覺系統。因為這些感覺系統的運作，讓我們得以感知周遭環境中同種和異種間訊號以作為偵測和溝通上的需要。但有許多水生動物除了具有上述的感覺系統外，則又發展出獨特的側線和電覺系統，用以感知環境中水波的震動和電流的訊號。聽覺主要是用來感受音波的機械性訊號。由於水的密度高，因而聲音在水底下的傳播速度可達每秒 1500 公尺，而訊號的衰減較在空氣中小，因而可傳達相當遠的距離。也因為水下音速快，相對的波長也較寬，因而水下的聲音在傳播過程中若遇到障礙，都可以繞射的方式繼續傳播而不受到阻隔。也因此聽覺幾乎是水下游動性動物必備的感覺系統。烏賊和章魚是我們日常食物中常見的水產動物，牠們的種類繁多，在世界海洋中都有分佈，是許多臨海國家的重要的漁業資源。這些動物除了供人們直接攝食外，也有不少種類可被加工製成烏賊粉，被加到水產養殖用的飼料中做為誘引劑，以增進被餵食的魚、蝦對這些人工飼料的嗜食性，可使得飼料在投入水中後可立即被攝食，從而縮減飼料在水中的溶失，也可減少金錢上的損失。就深度而言，從沿岸的表層水域或著珊瑚礁區到數千米深的深海，都可以發現到牠們的蹤跡。牠們如此成功的分佈於各種環境下而能大量滋生，可以見接的反應出牠們一定有相當好的感覺系統，使得牠們在嚴酷的天擇淘汰機制下，得以成功的逃避天敵，而也能成長和生殖而生活於各種海域。最特別的是烏賊和章魚能在瞬間變換體色，而引起科學家們的注意。也因此，牠們的視覺能力是被研究的最透徹的。再者，章魚已被證明是無脊椎動物中具有<<觀察學習>>能力的少數動物之一，也因此章魚長久以來已被許多研究者拿來作為研究動物學習行為的模式動物。但是有關牠們的聽覺能力，我們幾乎是一無所知。

我們的研究團隊包括了胡永安(國科會候鳥計畫回國參加研究的台裔德籍子弟。目前是德國 Kiel 大學研究生)、鍾文松(先前是我實驗室助理。目前是澳洲昆士蘭大學博士班研究生)、蕭仁傑(先前是黃鵬鵬研究員的博士後研究員。目前是台灣大學海洋研究所助理教授)和黃鵬鵬(中研院細生所研究員)和我等五位成員。我們以盛產於台灣產的來氏擬烏賊(*Sepiotheutis lessoniana*)和真章魚(*Octopus vulgaris*)為材料，使用我的實驗室所開發出來的<<聲音誘發腦波記錄方法，auditory brainstem response, ABR>>，量測這兩種頭足類動物聽覺能力上的差異。聲音誘發腦波記錄方法是一種非侵入性的電生理反應記錄方法。只要先對被測試的動物給予簡單的肌肉麻醉，然後將記錄銀電極置放在聽覺器官，另一支參考電極則放置在頭部附近。然後將動物置放於水箱中，而聲音訊號則經由電腦產生後，經過放大器由懸置於動物上方的喇叭播從空氣中播放傳入水中。當受測試的動物聽到特定的音頻時會產生<<受聲音激發的誘導腦波(acoustically evoked potentials, AEPs)>>(見圖 1：來氏擬烏賊接受 1000Hz 聲波刺激後所產生的激發腦波)。

以圖 1 為例子，很顯然的當音壓為 149.4 dB 時，所激發的腦波強度遠高於 144.4 dB 所能激發的。而當音波強度

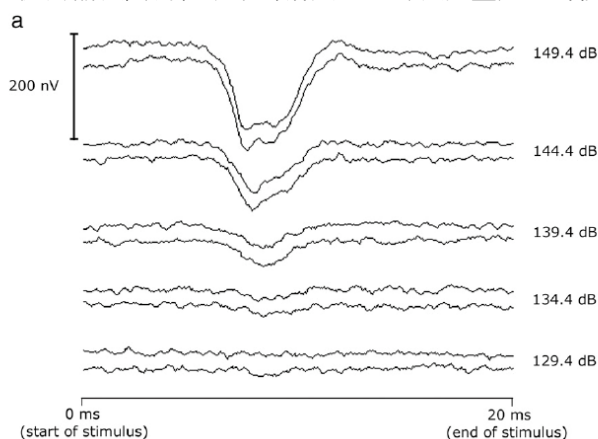


圖 1. 來氏擬烏賊在接受 1000Hz 音頻不同音壓(149.4 dB~129.4 dB)的刺激時，所產生的誘導聽覺腦波。134.4 dB 的腦波因有再現性，因而被定義為 1000Hz 時的聽覺閾值。

為 129.4 dB 時，所激發的腦波則失去了再現性。換句話說，在這 129.4 dB 音波強度時，來氏擬烏賊已無法聽到 1000Hz 的純音波，因而所展現的腦波，是對噪音的反應，不會再有相同的腦波出現。學理上把這種現象，定義為沒有再現性。反之對包含 134.4 dB 以上音壓的反應，因為聽的到這音頻的訊號，所以激發腦波有再現性。研究上我們就將 134.4 dB 定義為這個個體在 1000 Hz 時的<<閾值(threshold)>>。經由電腦程式的控制，我們逐一的對 400, 500, 600, 800, 1000, 1200, 1500 Hz 的音頻給予測試，就可得到每一組音頻的閾值。然後將這些數據，以頻率為橫軸，閾值音壓為縱軸，連結這些閾值就可得到受測試動物的<<聽覺靈敏曲線(audiogram)>>(圖 2)。

當比較烏賊和章魚的聽覺靈敏曲線時，可以發現到這兩種頭足類間聽覺生理上的幾項差異。烏賊的聽覺音頻從 400 到 1500Hz，而真章魚最高只能聽到 1000Hz 的聲音。也就是說，來氏擬烏賊比起真章魚來有較寬廣的音頻範圍。當比較聽覺閾值時，則可以發現到兩種動物在 400 Hz、500 Hz 這兩個音頻上，閾值是沒有差異。但是在其他的音頻，來氏擬烏賊很顯然的比真章魚有較低的閾值。由於這兩種動物的<<受聲音激發的誘導腦波>> 波型上有顯著的差異，就意味者兩種動物之間，負責傳輸和解析聽覺訊號的神經網路系統有結構上的差異。但是這只是跟據過去在

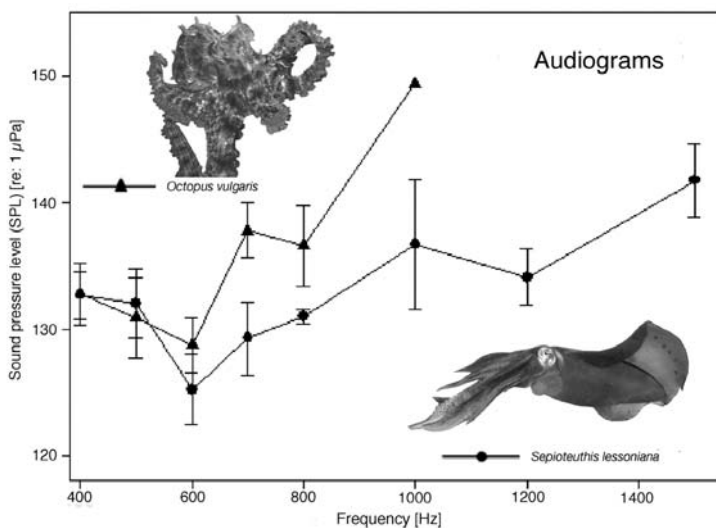


圖 2. 來氏擬烏賊與真章魚的聽覺靈敏曲線的比較。來氏擬烏賊的聽覺音頻上限為 1500Hz，顯然的比真章魚有較寬的音頻感受能力。就聽覺閾值而言，除了 400, 500Hz 兩者間沒有差異外，在其它音頻來氏擬烏賊的聽覺閾值都比真章魚的為低。整體而言，來氏擬烏賊的聽覺靈敏度比真章魚好。

我的實驗室先前對蝦類聽覺神經生理的研究，發現到牠們的平衡石除了控制在三度空間的平衡感之外，也扮演了接受聲音刺激的角色。為了證明來氏擬烏賊的平衡石，也有接受聽覺訊號的功能，我們對包有烏賊的平衡石囊腔注射 0.8 nM 的真黴素，然後觀察聽覺腦波是否會逐漸的消失。真黴素是已知的具有耳毒作用的抗生素中的一種。這類有耳毒作用的抗生素，若與負責聽覺的感受細胞直接接觸時，會干擾細胞膜上離子通道的開關機制，從而造成聽覺的感受細胞的功能受損，而無法接受聲音的訊號。我們的注射結果顯示，在 25-28 分鐘之後，即令我們給予聲音的刺激，而受測試的個體已無法被記錄到聽覺腦波。這也是科學研究上第一次證明，烏賊的平衡石也扮演了聽覺感受細胞的功能。

我們的研究團隊透過這項研究，知道了來氏擬烏賊和真章魚在聽覺能力上有所差異；我們也證明了平衡石在聽覺上所扮演的角色。我們下一步想瞭解的問題是：到底這兩種動物牠們是在聽什麼樣的聲音，以及聽覺在牠們生活中所扮演的角色。

(本文係根據下列報告撰寫：Marian Y. Hu, Hong Young Yan, Wen-Sung Chung, Jen-Chieh Shiao, Pung-Pung Hwang (2009). Acoustically evoked potentials in two cephalopods inferred using the auditory brainstem response (ABR) approach. Comparative Biochemistry and Physiology A. 本篇論文於 2009 年 3 月 9 日被 Faculty 1000 Biology 網路資料庫評選為 The Most Interesting Paper 而於同年 4 月 13 日被 Faculty 1000 Biology 排序為，下載次數第三名的學術論文。)

魚類所做的研究的結果所做的推測，這個論點有待日後以神經解剖方式，來驗證這個推論的正確性。而另一個有趣的發現是，兩種頭足類的最好聽覺音頻都是在 600 Hz。圖 2 的兩條聽覺靈敏曲線所能告訴我們的是：來氏擬烏賊的聽覺遠較真章魚來的好，因為相對之下來氏擬烏賊有較寬廣的音頻和較敏感的音壓。那麼這些生理特性的資料可以告訴我們有關牠們生態上的特性嗎？來氏擬烏賊是棲息表層水域的物種，因而有較寬廣的音頻聽覺範圍與較低的閾值，使得牠們可以偵測到環境中可能掠食牠們的動物，或牠們可以捕食的對象。對於真章魚而言，由於牠們主要是底

棲性的動物，高頻聲音不容易在底部傳遞。因而真章魚的聽覺音頻不高於 1000Hz，是與牠們棲所的特性有很好的相關性。至於牠們有較高的聽覺閾值，或許意味著聽覺能力對這種以視覺能力為主的動物而言，應該是扮演較次要的角色。