

А.О. Касумян

**ЗВУКИ
И ЗВУКОГЕНЕРАЦИЯ
У РЫБ**



Издательство Московского университета

2008

Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова

Биологический факультет

Кафедра ихтиологии

А.О. Касумян

ЗВУКИ

И ЗВУКОГЕНЕРАЦИЯ

У РЫБ

Учебное пособие к курсу лекций

«Физиология рыб»

Издательство Московского университета

2008

УДК 597
ББК 28.693.32
К28

Издание осуществлено в авторской редакции при финансовой поддержке Программы
“Ведущие научные школы” (проект № НШ-2104.2008.4)
и Программы «Университеты России» (тема УР.07.03.011).

*Автор выражает свою искреннюю признательность Д.С.Павлову,
Е.В.Романенко, Е.А.Марусову и В.В.Махотину, высказавшим ценные советы по
тексту рукописи, Т.В.Головкиной и Л.С.Алексеевой за помощь в оформлении
пособия. Автор благодарен коллегам, откликнувшимся на просьбу прислать
копии публикаций – W.N.Tavolga, M.C.P.Amorim, A.H.Bass, M.A.Connaughton,
M.L.Fine, F.Ladich, T.C.Tricas, E.Parmentier, M.Lugli, J.D.Crawford, D.J.Colson,
A.Onuki.*

Рекомендовано к изданию Ученым Советом биологического факультета
Московского государственного университета им.М.В.Ломоносова

Касумян А.О.

К28 Звуки и звукогенерация у рыб. Учебное пособие. – М.:
Издательство Московского университета, 2008. – 118 с.
ISBN 978-5-211-05617-6

В пособии приведены основные сведения о звуках и звукогенерации у рыб. Рассмотрены существующие классификации звуков, распространение специализированной звукогенерации среди рыб различной систематики и образа жизни. Разбирается анатомия органов звукогенерации и механизмы производства звуков – стридуляционных, барабанных, «кавитационных», гидродинамических, пневматических, струнных, ударных и респираторных. Даны краткая характеристика акустических параметров различных типов звуков. Приведены современные данные об анатомии и морфологии барабанных мышц, их иннервации, физиологии мышечных сокращений, половом диморфизме и сезонных изменениях, роли в производстве звуков плавательного пузыря и боковых туловищных каналов. Прослежена динамика формирования звукогенераторных органов и способности к звукопроизводству в онтогенезе рыб.

Учебное пособие предназначено для студентов биологических факультетов университетов, ихтиологов, физиологов, экологов.

ISBN 978-5-211-05617-6

**УДК 597
ББК 28.693.32
© Касумян А.О., 2008**

ОГЛАВЛЕНИЕ

1. ВВЕДЕНИЕ	6
2. СТРУКТУРА И ОСНОВНЫЕ АКУСТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗВУКОВ РЫБ	9
3. КЛАССИФИКАЦИЯ ЗВУКОВ РЫБ	17
4. РАСПРОСТРАНЕНИЕ СПЕЦИАЛИЗИРОВАННОЙ ЗВУКОГЕНЕРАЦИИ У РЫБ	21
5. ОРГАНЫ И МЕХАНИЗМЫ ЗВУКОГЕНЕРАЦИИ РЫБ	25
5.1. Стридуляционный механизм	26
5.1.1. Зубы	26
5.1.2. Кости черепа	28
5.1.3. Лучи плавников	30
5.1.4. Стридуляционные звуки	37
5.2. Барабанный механизм	37
5.2.1. Анатомия барабанных мышц и барабанного звукогенераторного аппарата	39
5.2.2. Структура барабанных мышц	48
5.2.3. Иннервация и нервные центры	50
5.2.4. Физиология мышечных сокращений	59
5.2.5. Синхронные и альтернативные сокращения	62
5.2.6. Половой диморфизм и сезонные изменения	66
5.2.7. Плавательный пузырь	72
5.2.8. Боковые тулowiщные каналы	76
5.2.9. Барабанные звуки	76
5.3. Струнный механизм	79
5.4. «Кавитационный» механизм	82
5.5. Гидродинамический механизм	82
5.6. Пневматический механизм	84
5.7. Респираторный механизм	86

5.8.	Ударный механизм	87
6.	ФОРМИРОВАНИЕ ЗВУКОГЕНЕРАЦИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ	88
7.	ЗАКЛЮЧЕНИЕ	97
8.	РЕКОМЕНДОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА	102
9.	ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА	102
10.	ПРИЛОЖЕНИЕ	104

1. ВВЕДЕНИЕ

Рыбы обладают развитой слуховой рецепцией, позволяющей им воспринимать и различать звуки, близкие по частотно-амплитудным и иным акустическим характеристикам, определять направление на источник звука и, по-видимому, расстояние до него. Благодаря большей плотности и меньшей упругости, чем у воздуха, вода создает благоприятные условия для распространения звуков. В воде звуки затухают медленнее и имеют более высокую скорость распространения, что приводит к созданию более протяженных акустических полей. Генерация акустических колебаний равного звукового давления в воде требует гораздо меньше энергетических затрат, чем в воздухе. Эти и некоторые другие особенности создают очевидные преимущества в получении информации об окружающей обстановке по слуховому сенсорному каналу. Однако водная среда накладывает и определенные ограничения на возможности акустической коммуникации. Эти ограничения наиболее выражены в мелководных водоемах или в прибрежной зоне морей и океанов. Связаны они с большим акустическим шумом, возникающим в результате многократного отражения и наложения звуковых волн друг на друга (реверберация), а также с тем, что распространение относительно низкочастотных звуковых колебаний, на восприятие которых настроена слуховая система рыб, в условиях небольших глубин невелико.

Первые исследования, посвященные звукам рыб, известны с 19-го века. Однако систематическое изучение звуков и механизмов звукогенерации у рыб начали проводиться позднее, лишь с середины 20 века. Фактически они были инициированы военной практикой, когда возникла острая необходимость в разработке способов обнаружения подводных лодок противника. Предложенный метод звукопеленгации требовал надежного распознавания искусственных шумов, что оказалось непростой проблемой. Уже первые

подводные акустические наблюдения, выполненные с применением специальной гидроакустической аппаратуры, обнаружили, что «безмолвные» воды буквально насыщены разнообразными звуками, интенсивность и спектральные характеристики которых существенно различаются не только в разных районах морей и океанов, но и в разное время года и суток, при разных погодных условиях и т.п.¹ Необходимость идентификации подводных звуков и выяснения закономерностей их возникновения и связей с различными внешними факторами и с характером деятельности животных, изучение способов и условий производства звуков, привели к возникновению биогидроакустики – нового направления, граничного между биологией гидробионтов, рыб в частности, и акустикой. Интенсивные исследования первых лет позволили уже спустя короткое время получить многочисленные данные о звуках рыб, каталогизировать эти звуки и выпустить в 1953 году первый альбом звуков рыб. Однако временем возникновения биогидроакустики принято считать 1963 год, когда на Багамских островах был проведен первый симпозиум по морской биоакустике. Труды этого симпозиума были опубликованы в 1964 году под редакцией известного исследователя Уильяма Таволги². Эта замечательная книга сыграла большую роль в развитии биоакустики рыб, она до сих пор не потеряла своего значения несмотря на прошедшие более чем 40 лет. Большим событием стала также публикация в 1970 году книги американских исследователей М.Фиш и У.Моубрей, в которой были приведены сонограммы звуков и дана краткая характеристика механизма их генерации для 153 видов рыб Северо-Западной Атлантики³.

¹ Подводные звуки «непонятного» происхождения были иногда настолько сильными, что могли заглушать шумы крупных военных и торговых судов или приводить к срабатыванию акустических мин. Последнее привело к длительной задержке широкого использования акустических мин для защиты портов и других объектов.

² Marine bio-acoustics. V. 1. Ed. by W.Tavolga. New York: Pergamon Press. 413 p. Частично эта книга была переведена на русский язык: Морская биоакустика. 1969. У.Н. Таволга (ред.). Ленинград: Изд-во «Судостроение». 424 с.

³ Fish M.P., Mowbray W.H. 1970. Sound of Western North Atlantic fishes: a reference file of biological underwater sounds. Baltimore: Johns Hopkins Press, 207 p.

Примерно в это же время, в начале 60-х годов, в СССР выходят обзорные статьи Г.А.Малюкиной, В.Р.Протасова, Е.В.Романенко о роли слуха и звуков в поведении рыб, публикуется первая монография по биоакустике рыб, написанная В.Р.Протасовым (1965). Большое внимание звукам рыб уделено и в более поздней книге Протасова «Поведение рыб» (1978). Публикуются научно-популярные книги о звуках и звуковом общении рыб (1969), выходит атлас звуков рыб (1968) и пластинка с записями звуков рыб (1980)⁴. Появление этих изданий совпадает по времени с периодом, когда исследования в области слуха и биоакустики рыб в нашей стране интенсивно развивались. Основными центрами проведения фундаментальных исследований был Институт эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР (сейчас – Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н.Северцова) и Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова. Развитию биоакустики рыб способствовало внимание со стороны практиков промышленного рыболовства, заинтересованных в создании новых способов обнаружения промысловых скоплений рыб и идентификации их видовой принадлежности.

Исследования по биоакустике основываются на глубоких знаниях слуховых возможностей рыб, устройства и функциональных параметров слуховой системы. Эти вопросы подробно освещены во многих вышедших ранее обзорных публикациях. В настоящем пособии излагаются основные сведения о звуках и механизмах производства звуков у рыб. Акустическая коммуникация и использование рыбами звуковых сигналов в различных формах поведения в пособии не рассматриваются.

⁴ Малюкина Г.А., Протасов В.Р. 1960. «Слух», «голос» и реакция рыб на звуки // Успехи соврем. биол. Т. 50. Вып. 2(5). С. 229-242; Протасов В.Р., Романенко Е.В. 1962. Звуки, издаваемые некоторыми рыбами и их сигнальное значение // Зоол. журн. Т. 41. Вып. 10. С. 1516-1528; Протасов В.Р. 1965. Биоакустика рыб. М.: Наука. 206 с.; Протасов В.Р. 1978. Поведение рыб. Механизмы ориентации рыб и их использование в рыболовстве. М.: Пищ. пром-сть. 295 с.; Протасов В.Р., Никольский И.Д. 1969. Голоса в мире безмолвия. М.: Пищ. пром-сть. 143 с.; Никольский И.Д., Протасов В.Р., Романенко Е.В., Шишкова Е.В. 1968. Звуки рыб. Атлас. М: Наука. 94 с.; Басов Б., Никольский И., Шишкова Е. 1980. Звуковые и биоэлектрические сигналы рыб. Всес. студия грамзаписи «Мелодия».

2. СТРУКТУРА И ОСНОВНЫЕ АКУСТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗВУКОВ РЫБ

Звуки рыб состоят из элементарных единиц – звуковых импульсов, возникающих либо при сокращении барабанных мышц, либо при трении костных или иных структур о сложную по микрорельефу поверхность, либо иным путем в соответствие с конкретным механизмом звукогенерации. Каждый звуковой импульс представляет собой несколько последовательных циклических изменений амплитуды звуковой волны с хорошо выраженным максимумом. Звуковые импульсы различаются по амплитуде, длительности и по акустической частоте (рис. 1).

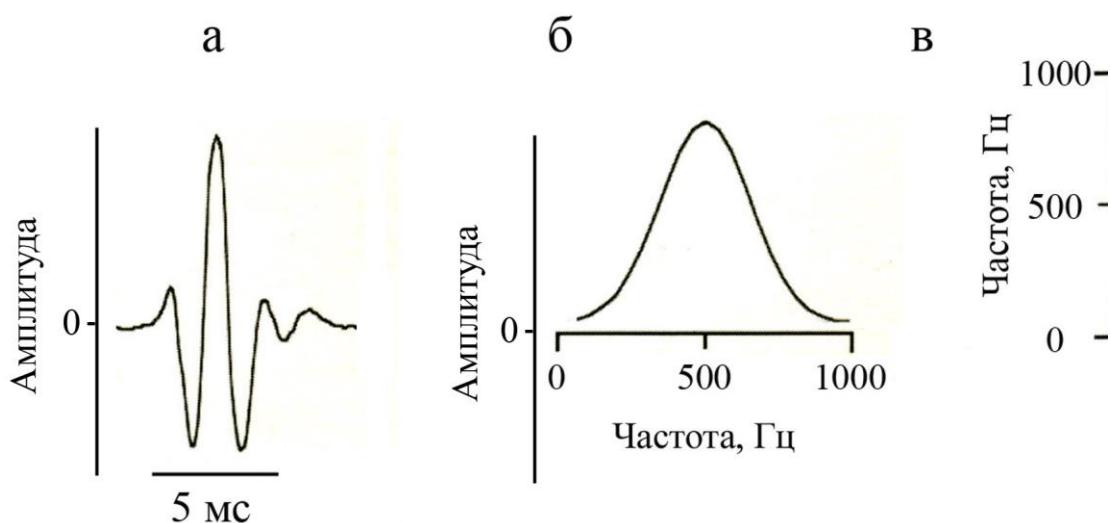


Рисунок 1. Осциллограмма отдельного звукового импульса, состоящего из 3 последовательных циклов изменений амплитуды звука (а), его частотный спектр с доминирующей частотой около 500 Гц (б) и сонограмма (в).

Следуя друг за другом, импульсы образуют простые звуки, представляющие собой обычно серии из нескольких или нескольких десятков импульсов. Для характеристики простых звуков используют такие показатели,

как длительность звука, т.е. длительность серии, число импульсов в звуке, частота их следования и межимпульсный интервал, за который принимают время между максимумами амплитуды соседних импульсов. Для характеристики звука используют также такие показатели, как пиковая или доминирующая частота, т.е. частота, при которой наблюдается максимальная амплитуда звука, максимальная и минимальная частота звука и некоторые другие параметры, приводят сонограмму звука, т.е. изменение частоты звука от времени (рис. 2).

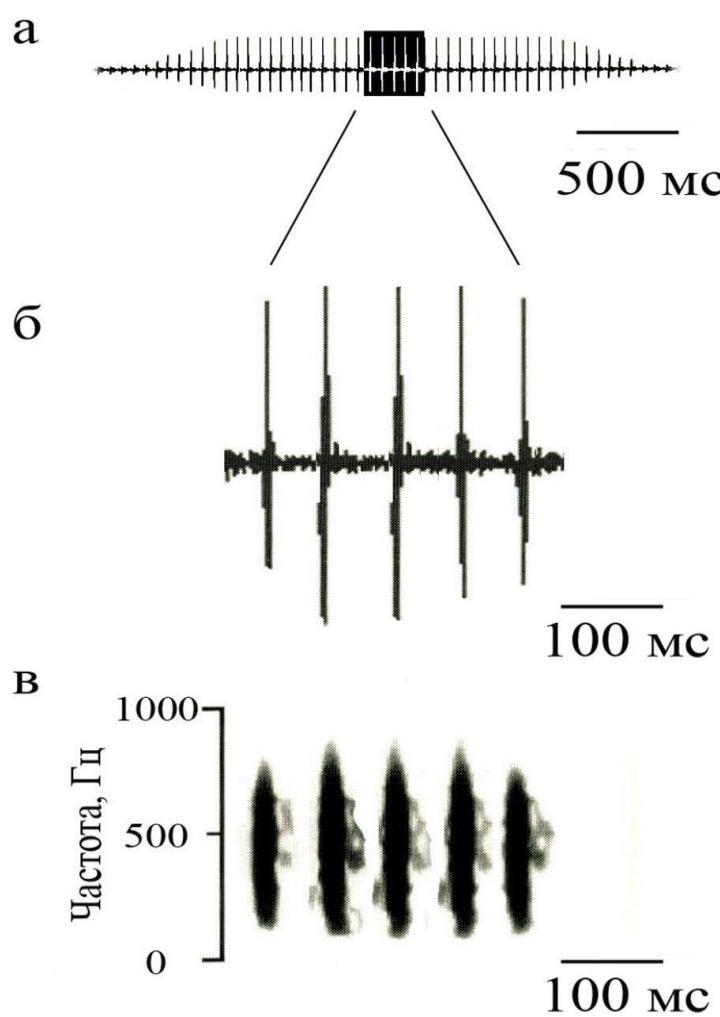


Рисунок 2. Осциллограмма отдельного звукового импульса, состоящего из 3 последовательных циклов изменений амплитуды звука (а), его частотный спектр с доминирующей частотой около 500 Гц (б) и сонограмма (в).

Амплитуда, продолжительность и несущая частота отдельных импульсов, а также интервал между импульсами в пределах серии могут различаться. Длительность простых звуков, число и частота следования в них импульсов, пикивая частота, максимальная и минимальная частоты, несмотря на очевидную простоту структуры и часто небольшую продолжительность простых звуков, могут варьировать. Например, у атлантической трески *Gadus morhua*⁵ длительность импульсов закономерно увеличивается к концу звука более чем в 1.5 раза. В звуках самцов бычка *Padogobius nigricans* варьирует амплитуда импульсов: в начале серии, состоящей в среднем из 26 импульсов, амплитуда закономерно возрастает и после достижения максимума плавно снижается к концу серии (рис. 3). У некоторых рыб параметры звуков отличаются высокой стабильностью: у ошибня *Ophidion marginatum* коэффициент вариации межимпульсного интервала в сериях из 16-27 импульсов составляет менее 3%.

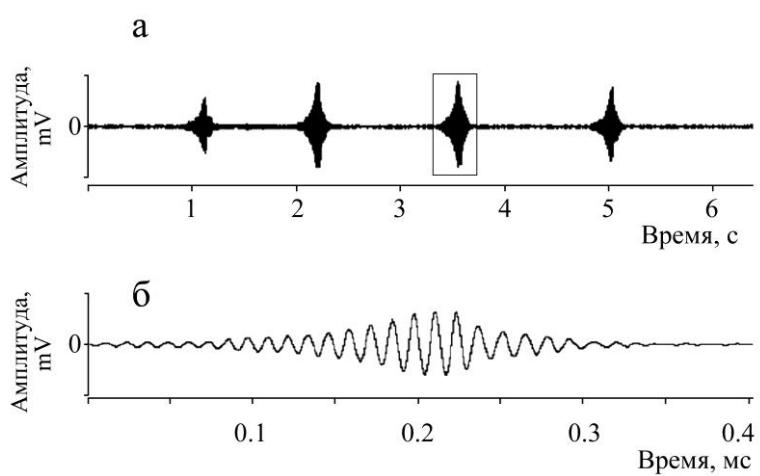


Рисунок 3. Осциллограмма серии нерестовых звуков самцов *Padogobius nigricans* (а) и отдельного звука этой серии (б) (выделен прямоугольником) (Lugli et al., 1996).

⁵ Полный список упоминаемых в тексте рыб, с указанием русских и латинских названий вида, семейства и отряда приведен в Приложении, таблица I.

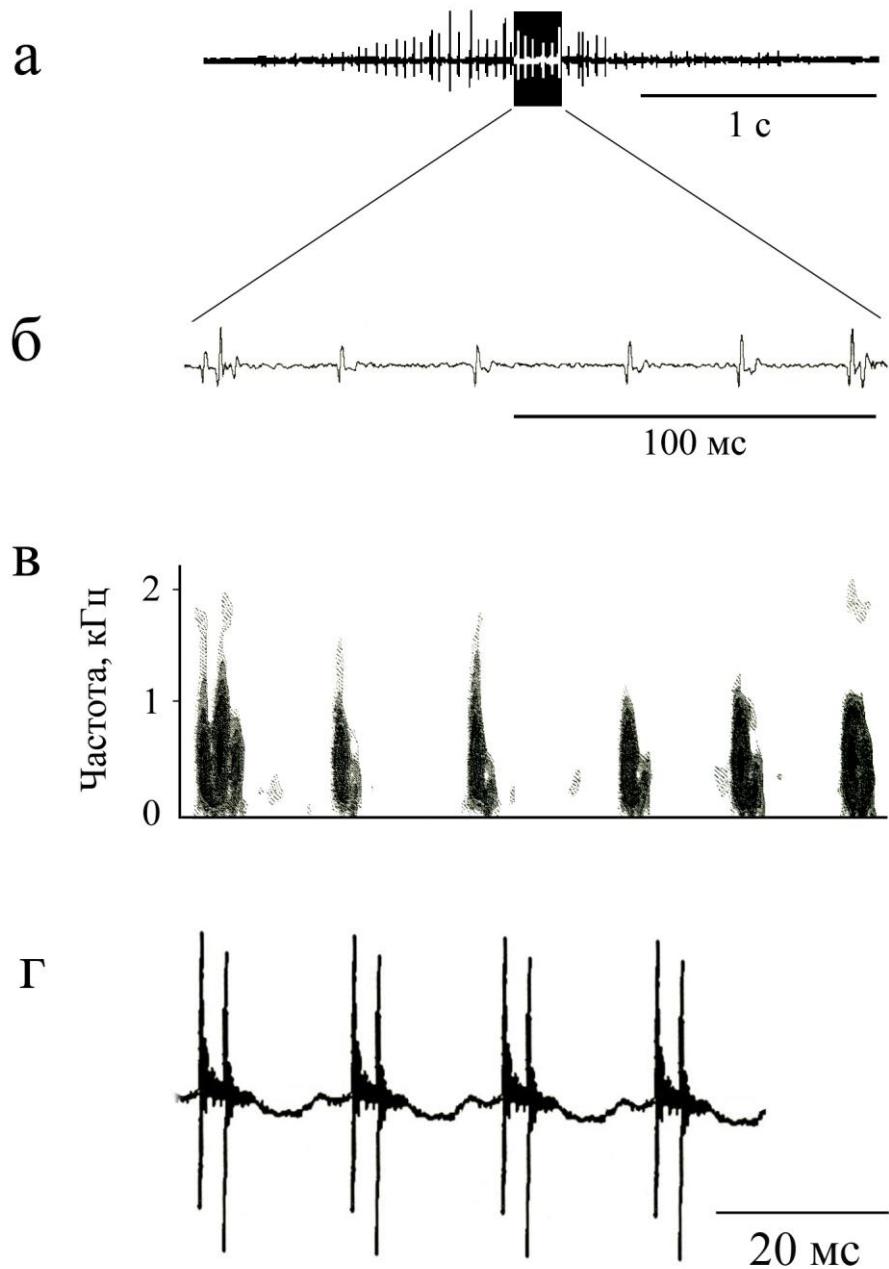


Рисунок 4. Осциллографмма звука типа “growl”, издаваемого полосатым морским петухом *Trigloporus lastoviza* при проявлении конкурентного пищевого поведения (а), фрагмент осциллографммы (б) и сонограммы (в) этого звука, состоящий из 6 последовательных групп импульсов; каждая группа содержит от 1 до 3 импульсов (Amorim, Hawkins, 2000). Фрагмент осциллографммы струнного звука самца ворчащего гурами *Trichopsis vittata*, состоящий из 4 двойных (парных) импульсов (г) (Henglmüller, Ladich, 1999).

Простые звуки рыб могут представлять собой не только серии из отдельных импульсов, но и из групп импульсов. Группы импульсов в таких сериях обычно состоят из небольшого числа отдельных импульсов, как, например, двойные (парные) импульсы в струнных звуках ворчащего гурами *Trichopsis vittata* или группы из 2-3 импульсов в звуках типа “ворчание” (growl), издаваемых полосатым морским петухом *Triglopodus lastoviza*. Для характеристики таких звуков, кроме перечисленных выше характеристик, используют дополнительный параметр – продолжительность интервала между группами импульсов. Максимальная амплитуда, также как и продолжительность импульсов, могут быть разными в группе или в разных группах, как у полосатого морского петуха или мозамбикской тиляпии *Oreochromis mossambicus*, или быть устойчивыми характеристиками, как в струнных звуках ворчащего гурами (рис. 4). В барабанных звуках рыб наличие двойных импульсов иногда рассматривают как признак асинхронности работы правой и левой барабанных мышц.

Чем большее число импульсов или групп импульсов образуют звук, тем он продолжительнее. Эта зависимость хорошо выражена у многих видов рыб и, по-видимому, проявляется во всех типах звуков, в частности, в стридуляционных и барабанных (рис. 5). Простые звуки, представляющие собой серии импульсов, могут быть единичными, но могут следовать и сериями. Для характеристики последних используют такие показатели, как длительность и число простых звуков в серии, длительность интервалов между простыми звуками. Простые звуки в сериях обычно похожи, но отличаются по числу, амплитуде и длительности слагающих их импульсов (рис. 6).

Простые звуки, имеющие узкий диапазон частот, относят к так называемым тональным звукам. Обычно они более длительные, в них возникают гармоники, частота которых кратна так называемой основной частоте тонального звука. В барабанных звуках основная частота соответствует частоте сокращений барабанных мышц. Простые импульсные звуки более короткие, они имеют широкий частотный спектр. Простые тональные и

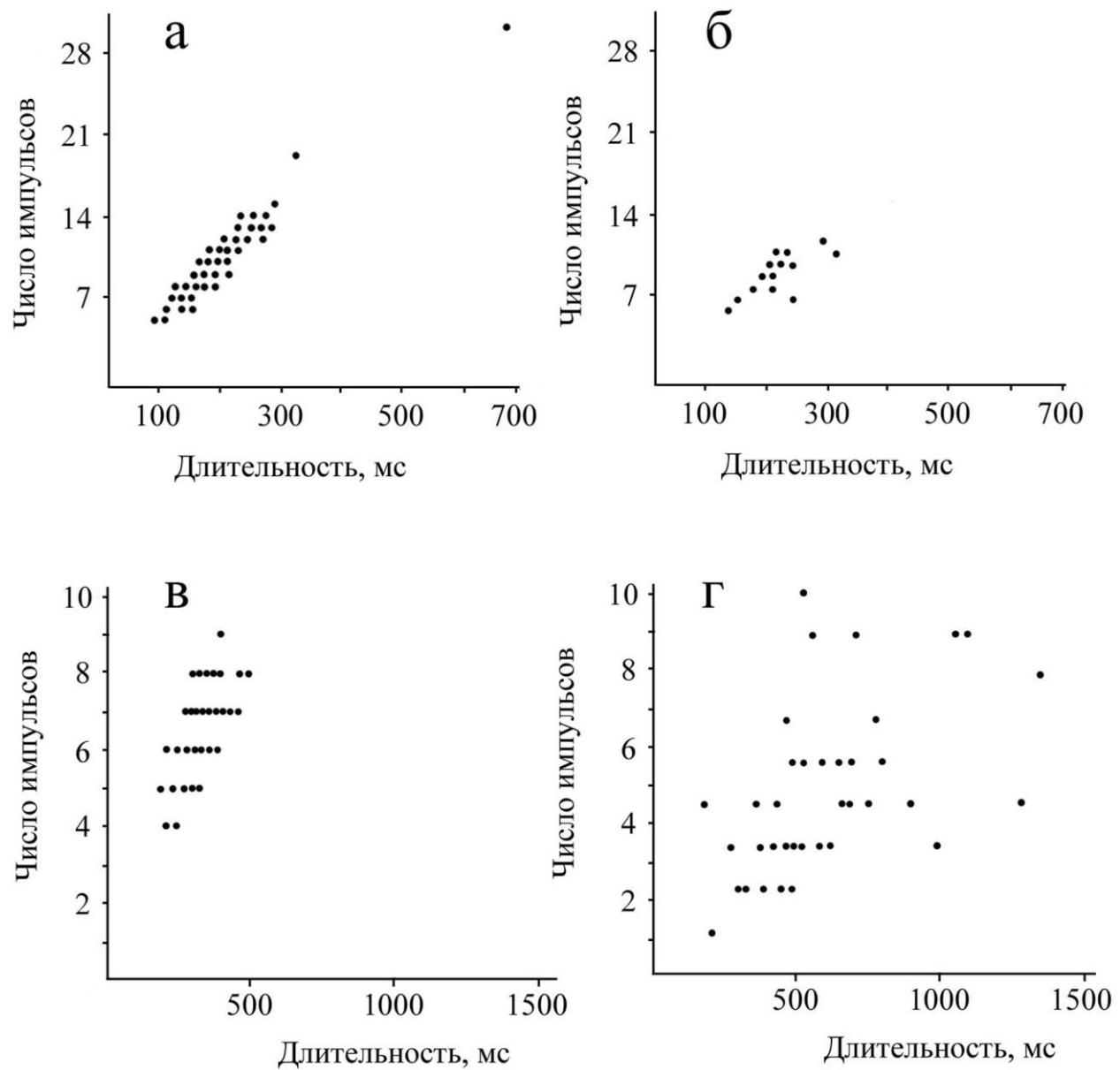


Рисунок 5. Зависимость длительности звука от числа импульсов в стридуляционных звуках цихловых рыб (а и б) и в барабанных звуках помацентровых рыб (в и г): а – копидахромис *Copadichromis conophorous*, б – трамитихромис *Tramitichromis intermedius*, в – дасцилл *Dascyllus albisella*, г – абудефдуф *Abudefdup sordidus* (Rice, Lobel, 2003).

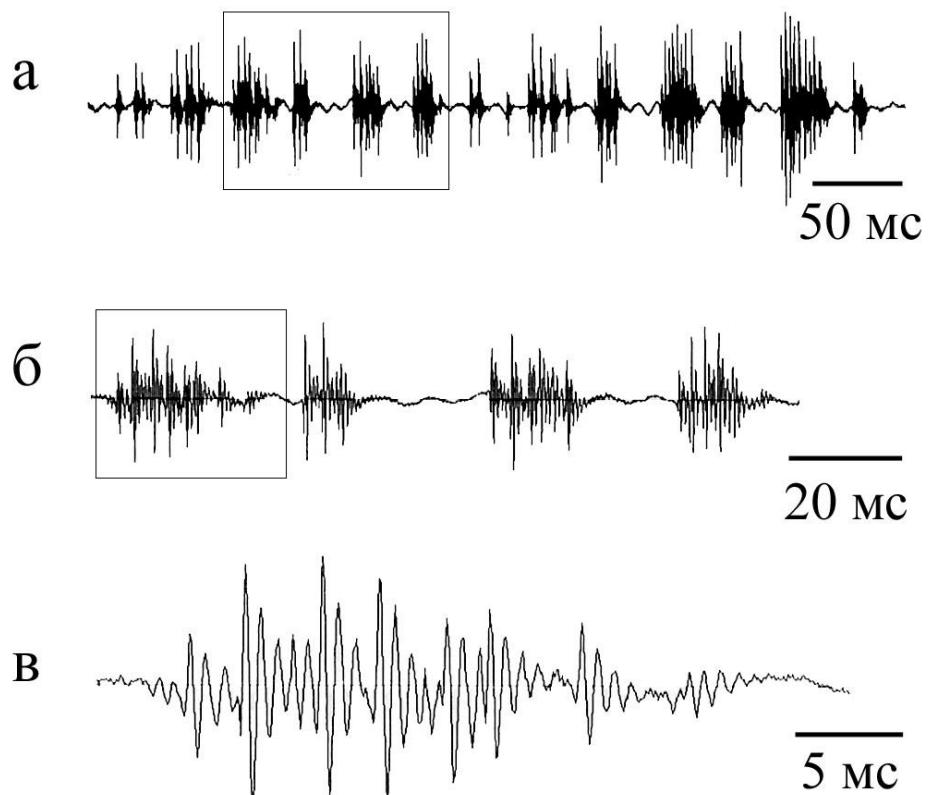


Рисунок 6. Осциллограмма звука, производимого самцом крапчатого сомика *Corydoras paleatus* при ухаживании за самкой, состоящего из серии простых звуков (а), фрагмент осциллограммы с 4 последовательными простыми звуками (б) и осциллограмма одного из простых звуков фрагмента (в). Прямоугольниками выделены соответствующие участки осциллограммы (Pruzinszky, Ladich, 1998).

импульсные звуки могут возникать на основе одного и того же генераторного механизма, например, барабанного.

Рыбы издают не только простые, но и сложные звуки, представляющие собой последовательность из нескольких простых звуков, разных по акустическим параметрам или по природе возникновения (рис. 7). Разнообразие простых звуков, слагающих сложные звуки, их число и порядок следования, амплитудно-частотные и временные характеристики отличаются не только у далеких, но и у близкородственных видов.

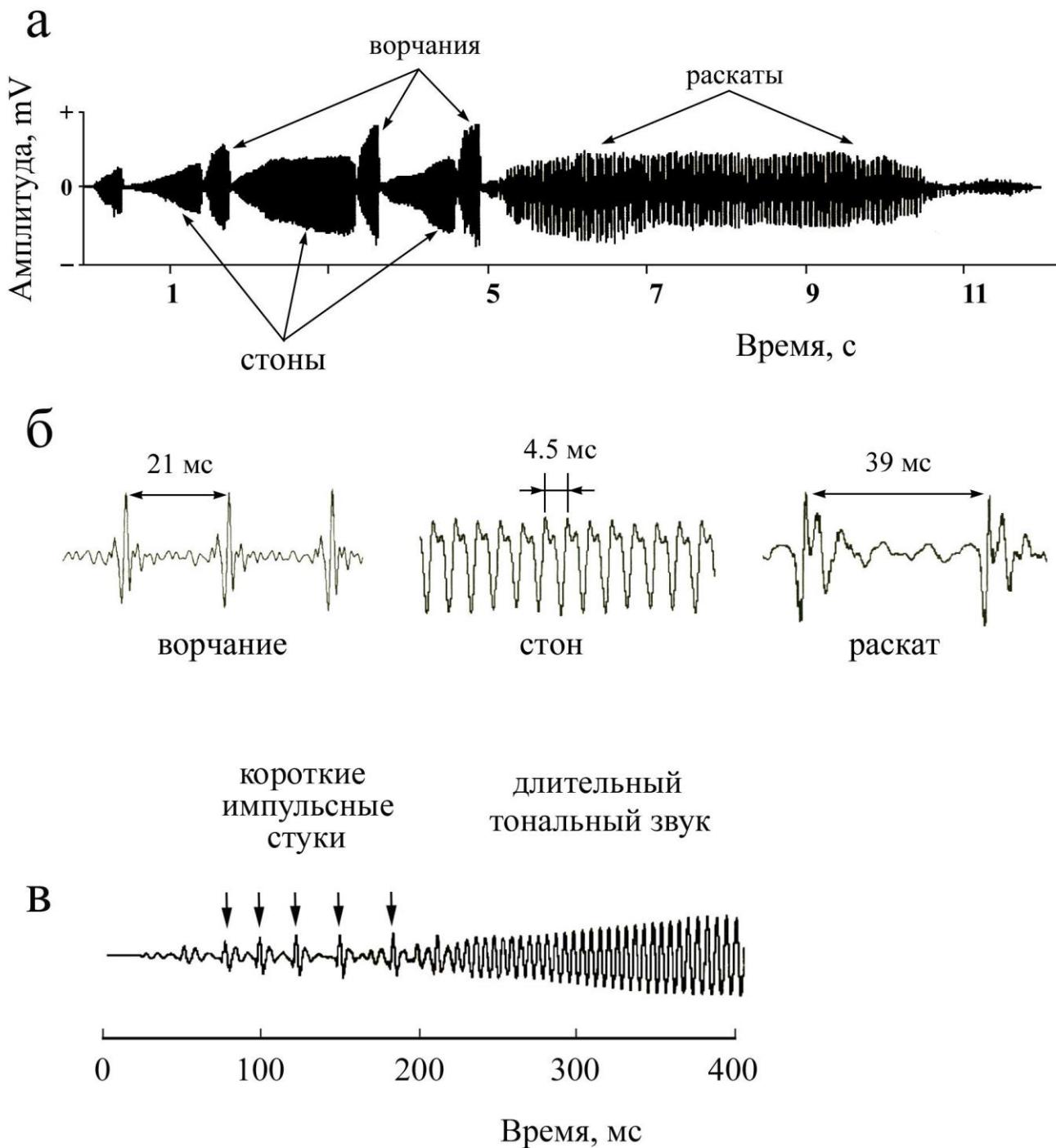


Рисунок 7. Осциллограмма сложного звука, издаваемого самцами *Pollimyrus adspersus* в нерестовый период для привлечения самок (а), и отдельных его компонентов (б); осциллограмма сложного звука, издаваемого самцами бычка *Padogobius martensi* при появлении в гнезде самки (в) (а и б – Crawford, 1997; в – Lugli et al., 1997).

3. КЛАССИФИКАЦИЯ ЗВУКОВ РЫБ

Звуки рыб различаются по своим акустическим характеристикам, однако, в целом, они все же не столь разнообразны, как звуки наземных животных, например, птиц или млекопитающих, и в подавляющем числе случаев представляют собой относительно низкочастотные звуковые колебания. Частота звуков рыб редко превышает 1 кГц, по крайней мере, в области максимальных амплитуд. Низкоамплитудные компоненты звуков рыб могут иметь частоту в 3-4 кГц и выше. Некоторые звуки рыб имеют относительно узкий частотный диапазон, у других звуков он намного шире. Значительно варьирует и амплитуда акустических колебаний, генерируемых рыбами. Уровень звукового давления некоторых звуков достаточен для того, чтобы звук был слышен в воздухе над водой несмотря на то, что 99.9% энергии колебаний теряется при прохождении звуковой волной границы между двумя средами, водной и воздушной.

Существует несколько принципов систематизации звуков рыб. Наиболее распространена классификация в соответствие с механизмами или способами генерации звуков. Звуки, образующиеся при трении подвижных костных элементов (например, костей челюстного аппарата или глоточных зубов, костей жаберного аппарата, лучей в грудном или спинном плавниках), называют фрикционными, или стридуляционными звуками. Барабанные звуки генерируются благодаря быстрым сокращениям барабанных мышц, прикрепленных к наружной стенке плавательного пузыря. Так называемые струнные звуки образуются у некоторых рыб при вибрации натянутых сухожилий плавников. Звуки, сопровождающие плавание рыб, называют гидродинамическими. При прохождении воздуха по воздушному каналу из плавательного пузыря в кишечник (*ductus pneumaticus*) у открытопузирных рыб или при высвобождении воздуха из пищеварительного тракта наружу возникают пневматические звуки. Звуки, возникающие при резком раскрытии

рыбами рта после создания в нем отрицательного давления, могут быть отнесены, с некоторой долей условности, к «кавитационным» звукам. Респираторные звуки сопровождают дыхание рыб и образуются во время ритмичных движений жаберными крышками. Во время ритуала привлечения самки к гнезду и ухаживания за ней самцы некоторых рыб касаются или ударяют телом или плавниками о грунт, что вызывает ударные звуки, распространяющиеся в субстрате. В литературе часто упоминаются звуки питания, которые иногда разделяют на звуки схватывания и звуки разжевывания, последние включают звуки, возникающие не только при разжевывании, но и при перемещении пищи в ротовой и глоточной полостях. По-существу, звуки питания представляют собой сочетание «кавитационных» и стридуляционных звуков.

Если звуки возникают непроизвольно, вследствие обычной деятельности рыб, сопровождая ее, то их называют неспециализированными или непроизвольными. К ним относят гидродинамические, пневматические, респираторные звуки и, в большинстве случаев, стридуляционные и «кавитационные» звуки, возникающие при питании. Неспециализированные звуки издают все без исключения рыбы. В некоторых случаях неспециализированные звуки могут осуществлять сигнальную функцию. Если же звуки возникают преднамеренно, в связи с определенным поведением или в определенных ситуациях, то такие звуки называют специализированными. Для производства специализированных звуков используются органы и структуры, предназначенные для звукогенерации, или используются специальные приемы звукопроизводства. Такие звуки несут биологически значимую информацию для партнеров по виду или по биотопу и используются для сигнализации и общения, для звукового камуфляжа. Для неспециализированных звуков такая функция в большинстве случаев не характерна.

Известны попытки делить звуки на типы или категории в соответствии с физическими параметрами звуков. Так, предлагалось разделять звуки на слабые, средние и сильные. Использование такого подхода позволило,

например, классифицировать звуки 83 видов рыб Северной Атлантики как слабые, звуки рыб 37 видов отнести к средним по громкости и звуки 47 видов – к сильным. Однако без строгой стандартизации условий регистрации звуков, прежде всего расстояния до источника, такое разделение весьма условно, поэтому этот принцип не получил распространения.

Предлагалось классифицировать звуки в соответствие с их акустической структурой. Согласно этой системе, в звуках 1-ой категории продолжительность интервалов между звуковыми импульсами варьирует, в звуках 2-ой категории интервалы между импульсами имеют одинаковую продолжительность. В звуках 3-ей и 4-ой категорий варьирует либо продолжительность звуковых импульсов, либо продолжительность серии импульсов, т.е. самого звука. К звукам 5-ой категории предлагаю относить гармонические сигналы. В основу еще одной классификации положены непосредственные причины возникновения звуков. В соответствие с этим принципом выделяют экзогенно стимулируемые звуки, побуждаемые внешними причинами, и звуки, вызываемые изменениями внутреннего состояния рыб – эндогенно стимулируемые звуки. Примером последней категории можно считать «трубные» звуки самцов рыбы-жабы *Opsanus tau* и нерестовые звуки многих других рыб. Разделение звуков по двум этим категориям не всегда бывает возможным, поскольку во многих случаях причины или условия генерации звука неясны.

Несмотря на попытки внедрить те или иные системы классификации звуков, в научной литературе по-прежнему обычен ономатопейский подход⁶, в соответствии с которым звуки получают название на основании их сходства с хорошо известными звуками других животных, с бытовыми или производственными звуками и шумами, с возникающими слуховыми ассоциациями. Обычными являются такие названия звуков рыб, как кудахтанье,

⁶ Ономатопея (греч. ονοματοροΐα — словотворчество, от ὄνομα — имя и ροΐό — делаю, творю), звукоподражание, в лингвистике звукоподражательные слова, возникшие на основе фонетического уподобления неречевым звукокомплексам (Большая советская энциклопедия, 1972).

кваканье, чириканье, всхлипывание, воркование, стрекотание, мычание, мурлыкание, жужжание, шипение, пыхтение, бубнение, бренчание, цокание, ворчание, рычание, щелкание, звон, лязг, скрип, скрежет, треск, стук, стон, шепот, уханье, аханье, оханье, храп, хрип, визг, гогот, свист, лай, барабанный бой, завывание выюги, быстрые удары молотка о полый деревянный чурбан, скрипение деревянных петель, звук пневматической дрели, сверлящей бетон, звук лопнувшего стакана, жужжание пчелиного роя, шум лодочного мотора и др. Многие из этих названий имеют настолько близкий или неопределенный смысл, что по ним не всегда удается понять, чем и насколько сильно звуки отличаются друг от друга. Тем не менее, некоторые из этих названий прочно закрепились и стали общепринятыми, как это произошло, например, со звуком, издаваемым самцами рыб-жаб в период размножения – «пароходный гудок» (boatwhistle). Этот звук передают в виде условной словесной имитации «бу-у-п». Такой способ используется иногда для имитации и других звуков рыб – «ж-ж-ж-ж», «ух-ух-ух», «бр-р-р-р», «трек-трек», «хряп-хряп», «trys-trys-trys» и т.п. Часто для передачи впечатления о регистрируемых звуках исследователи используют эмоционально окрашенные определения типа «пронзительное хрюканье», «пронзительное горестное хрюканье», «рыдание», «всхлипывание». В некоторых публикациях, особенно ранних, встречаются образные, и даже лирические, описания звуков рыб. Так, одновременное звучание сотен и тысяч сомиков-галеихтов *Galeichthys felis* сравнивается с «кипение гигантского кофейника». О звуках морских сомов *Arius milberti*, обитающих у побережья Мексиканского залива, один из исследователей (N.T. Lupton) написал: «этот шум, когда кругом все спокойно, очень надоедает, и я провел не одну бессонную ночь, слушая хор, создаваемый множеством рыб, плавающих под моей лодкой». Передавая впечатления о звуках неизвестных морских рыб Китая и Японии, другой исследователь (T.Yamada) отмечал, что «звук попеременно напоминает кваканье одной или двух лягушек... постепенно он становится

быстрее... и, наконец... похожим на звук поезда, проходящего далеко по мосту на открытом месте, или на звук сильного ветра в бамбуковой роще»⁷.

4. РАСПРОСТРАНЕНИЕ СПЕЦИАЛИЗИРОВАННОЙ ЗВУКОГЕНЕРАЦИИ У РЫБ

Если неспециализированные звуки сопровождают жизнь всех рыб, то способность генерировать специализированные звуки в строго определенных ситуациях присуща далеко не всем видам. К настоящему времени специализированная звукогенерация выявлена у менее чем 1000 видов из 109 семейств костистых рыб (Teleostei). Наличие среди «звучящих» рыб как близкородственных, так и филогенетически далеких, делает вполне обоснованным вывод о независимом возникновении специализированной звукогенерации. Способность производить специализированные звуки присуща не только костистым рыбам, но и представителям древних групп, в частности хрящевым ганоидам (Chondrostei).

Существует ли связь между уровнем развития у рыб слуховой рецепции и способностью к звукогенерации? Известно, что слуховая чувствительность развита у рыб неодинаково. Она выше у так называемых слуховых специалистов, обладающих дополнительными (аксессорными) слуховыми структурами, повышающими слуховые возможности. У слуховых генералистов, не обладающих такими структурами, спектр воспринимаемых акустических колебаний уже, а чувствительность к ним ниже. Казалось бы, что способность рыб производить звуки и обмениваться акустическими сигналами с другими партнерами по виду должна быть присуща, прежде всего, слуховым специалистам. Однако такая связь во многих случаях не прослеживается. Парадоксально, но некоторые рыбы, чей слух развит необычайно хорошо, не

⁷ Наиболее часто встречающиеся в научной литературе названия звуков рыб и их краткая характеристика приведены в Приложении, таблица II.

производят, по-видимому, специализированных звуков и полностью оправдывают поговорку «нем как рыба». Примером может быть золотая рыбка *Carassius auratus*, у которой имеется Веберов аппарат и которая служит одним из классических объектов выяснения слуховых характеристик у рыб. Золотая рыбка и другие представители *Ostariophysi* потенциально способны получать разнообразную информацию с помощью слуховой рецепции, но многие из них используют иные сенсорные каналы для сигнализации или обмена информацией. В отряде карпообразных (*Cypriniformes*), к которому принадлежит золотая рыбка, не все рыбы немые. Среди этого многочисленного отряда есть виды, в том числе из семейства карповых (*Cyprinidae*), которые производят специализированные звуки и используют их в репродуктивном и агонистическом поведении, например, североамериканские карповые рыбы родов *Pimephales*, *Cyprinella* (*Notropis*), *Codoma*. Механизм звукогенерации у карповых до настоящего времени неизвестен. Интересно, что у сомообразных (*Siluriformes*) и харацинообразных (*Characiformes*), входящих вместе с карпообразными в группу *Ostariophysi*, органы специализированной звукогенерации хорошо изучены. Среди лабиринтовидных (*Anabantoidei*) – еще одной группы слуховых специалистов, включающей лабиринтовых (*Anabantidae*), гурамиевых (*Osphronemidae*) и другие семейства, также встречаются виды, издающие специализированные звуки, как, например, карликовые гурами *Trichopsis*, но число таких видов среди лабиринтовых рыб, по-видимому, невелико.

Корреляция между уровнем развития слуховой системы и акустической коммуникацией у некоторых групп видов рыб все же прослеживается. Так, в результате сравнительных исследований средиземноморских видов обнаружено, что у неброских по окраске рыб из семейств ворчуновых (*Haemulidae*) и горбылевых (*Sciaenidae*), в которые входят многие хорошо известные звучащие рыбы, сагитта (отолит в саккулярной камере лабиринта) на много крупнее, чем у губановых (*Labridae*) и спаровых (*Sparidae*) с ярко окрашенными и контрастными пятнами и полосами на теле, указывающими на

важную роль зрительной сигнализации в их жизни. Среди спаровых, взятых в качестве примера, обратная связь между яркостью и броскостью окраски тела и размерами сагитты также очевидна, что, как полагают, свидетельствует о более заметной роли звуковых сигналов в поведении рыб, имеющих однотонную окраску (рис. 8).

Важно отметить, что расположение, плотность и ориентация волосковых клеток в слуховых макулах у издающих и у неиздающих звуки близкородственных рыб не отличаются. Полагают, что функциональное

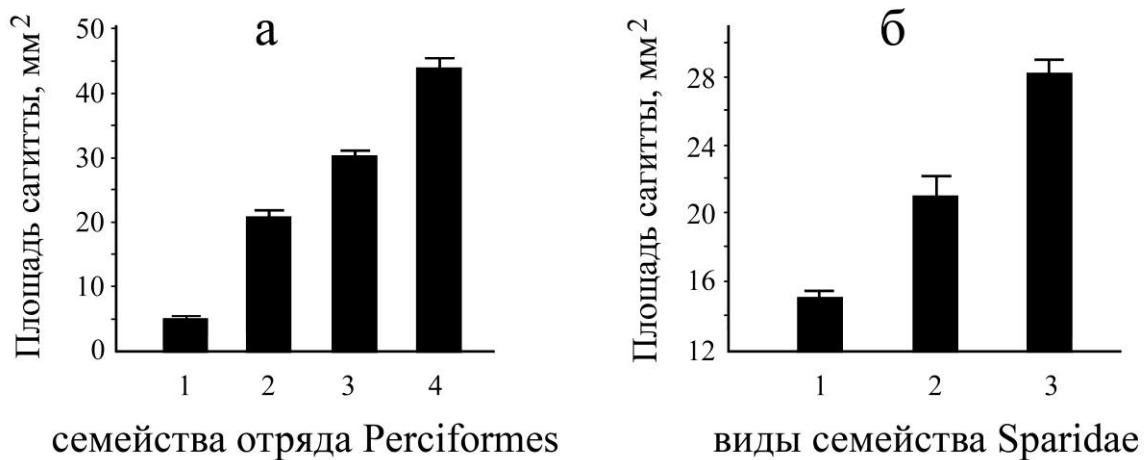


Рисунок 8. Связь между площадью проекции сагитты и окраской тела у рыб разных семейств отряда Perciformes (а: 1 – Labridae, 2 – Sparidae, 3 – Haemulidae, 4 – Sciaenidae) и у рыб семейства Sparidae (б: 1 – рыбы с контрастными пятнами и поперечными полосами на теле, ласкирь *Diplodus annularis*, обычный зубарик *D. punctazzo*, белый саргус *D. sargus*, клюворыл *D. vulgaris*, атлантический землерой *Lithognathus mormyrus*; 2 – рыбы с небольшим числом некрупных контрастных пятен и поперечных полос на теле, серебристый пагель *Pagellus acarne*, дорада *Sparus aurata*, карась-многозуб *Spondyliosoma cantharus*; 3 – рыбы без пятен и полос на теле, красный пагель *Pagellus erythrinus*, обыкновенный пагр *Pagrus pagrus*). Длина тела рыб 20 см (Cruz, Lombarte, 2004).

развитие слуховой рецепции не является лимитирующим фактором для акустической коммуникации, а эволюционное формирование такого способа общения рыб не обусловливало или не влияло на развитие слуховой рецепции. Контрааргументами такому взгляду могут быть данные, показывающие, что у многих рыб частотный диапазон генерируемых звуковых сигналов обычно располагается в зоне максимальной слуховой чувствительности. Эта особенность указывает на эволюционную сопряженность или взаимосвязанность формирования слуха и звукопроизводства. Однако у некоторых видов соответствие между частотными характеристиками звуковых сигналов и зон максимальной слуховой чувствительности не столь очевидно. Этот аспект биоакустики рыб требует дальнейшего уточнения.

Связана ли способность к звукогенерации с образом жизни рыб, с обитанием в биотопах, где условия для распространения акустических сигналов наиболее благоприятны? В мелководных сложно структурированных биотопах низкочастотные акустические колебания имеют ограниченную зону распространения, а отражение звуков от многочисленных подводных предметов делает акустический фон крайне сложным. В отличие от прибрежья, в открытых пространствах морей и океанов, особенно в батипелагиали, условия для акустической коммуникации если не идеальные, то весьма благоприятные. Однако среди обитателей таких вод рыбы с развитыми вокальными способностями встречаются редко. Возможно, это противоречие связано с недостаточной изученностью глубоководных рыб. Чаще всего издающие звуки рыбы населяют прибрежные мелководные биотопы либо постоянно (цихловые Cichlidae, ушастые окунь Centrarchidae, бычковые Gobiidae, ворчуновые), либо мигрируют сюда в период максимальной акустической активности (рыбы-жабы Batrachoididae, горбылевые). Недостаточное развитие у многих из них слуховой чувствительности компенсируется силой издаваемых звуков или небольшим расстоянием между партнерами, обменивающимися звуковыми сигналами.

Можно предположить, что звукогенерация и возникающая на ее основе акустическая коммуникация является эволюционным приобретением чаще

всего рыб, населяющих такие биотопы или ведущих такой образ жизни, когда коммуникация на основе зрения, обоняния или других сенсорных систем затруднена или мало эффективна из-за недостаточной скорости обмена соответствующими сигналами или из-за невысокой точности определения рыбами источника сигналов. Возможно, в таких условиях для повышения надежности коммуникационных связей требуется полисенсорное обеспечение поведения, участие в его обслуживании слуховой рецепции совместно с другими органами чувств.

5. ОРГАНЫ И МЕХАНИЗМЫ ЗВУКОГЕНЕРАЦИИ РЫБ

Рыбы обладают разнообразными органами и механизмами звукопроизводства, что отличает их от других позвоночных животных, издающих звуки с помощью высокоспециализированных структур – гортани и нижней гортани. Однако органы звукопроизводства рыб не могут быть признаны столь же высоко специализированными. Многие рыбы производят звуки каким-либо одним способом, другие виды обладают несколькими механизмами звукогенерации одновременно, как, например, сомообразные из семейств пимелодовых (Pimelodidae), ариевых (Ariidae), броняковых (Doradidae) и перистоусых (Mochokidae), производящие не только стридуляционные, но и барабанные звуки. Необходимо подчеркнуть, что способ производства звуков и соответствующие структуры у многих звучащих рыб остаются либо неустановленными, либо имеются лишь предположения об используемых ими механизмах звукогенерации. Выяснение таких механизмов требует трудоемких исследований, что объясняет совершенно очевидное отставание в разработке этих вопросов по сравнению с быстрым накоплением знаний о рыбах, способных к звукогенерации и об акустических параметрах звуков рыб.

5.1. Стридуляционный механизм

Стридуляционные звуки возникают при трении зубов, костей черепа, челюстного и жаберного аппаратов, лучей плавников, позвонков. Специализированные стридуляционные звуки производят сомообразные, ворчуновые, ушастые окуньи, цихловые и многие другие. Неспециализированные стридуляционные звуки издают практически все рыбы. Стридуляционные звукогенераторные механизмы рыб и насекомых похожие.

5.1.1. Зубы

Трение зубов приводит к возникновению звуков, как правило, во время питания рыб при внутроротовой обработке пищевых объектов – разжевывании, перетирании и перемещении пищи к глотке. Потенциально такие звуки могут производить большинство рыб, особенно если схватываемые жертвы имеют относительно крупные размеры и происходит хотя бы частичное их разрушение. Эти звуки возникают непреднамеренно и поэтому относятся к неспециализированным звукам, хотя в некоторых случаях они могут выполнять сигнальную роль. За счет трения зубов звуки могут образовываться и у непитающихся рыб, преднамеренно.

Особенно громкие звуки зубного скрежета издают рыбы, имеющие мощные зубы и питающиеся животными с твердым панцирем. Это наблюдается, например, при питании многих спаровых, использующих в пищу моллюсков, ракообразных и иглокожих, или у сростночелюстных (*Tetraodontiformes*), таких как спинороговые (*Balistidae*) и единороговые (*Monacanthidae*), которые своими сильными зубами способны дробить не только раковины моллюсков и панцири крабов и других ракообразных, но и откусывать и перемалывать кораллы.

Стридуляционные звуки могут возникать при трении не только челюстных зубов, но и зубов, расположенных в глоточной полости, так называемых глоточных зубов. У многих окунеобразных (Perciformes), таких как губановые, ворчуновые, помацентровые (Pomacentridae), ножезубые (Oplegnathidae), ставридовые (Carangidae), цихловые и некоторых других, глоточные зубы хорошо развиты. Располагаются они в глубине ротовой полости между жаберными дугами на верхней и нижней костных пластинках, образуя своеобразные глоточные челюсти⁸. Нижняя костная пластина образована в результате слияния (диартроза) правой и левой цератобранхией 5-ой жаберной дуги. Основное назначение глоточных челюстей – разрушение и перетирание пищи. Считается, что появление этих структур у цихловых, губановых, помацентровых и других групп рыб послужило основной причиной их эволюционного прогресса и разнообразия.

Глоточные челюсти приводятся в движение благодаря собственному мышечному аппарату. Как выяснено, метаболические возможности мышц этого аппарата различаются у непроизводящих звуки самок и у проявляющих высокую акустическую активность в репродуктивный период самцов цихлиды *Tramitichromis intermedius*. Степень озубления глоточных челюстей, по-видимому, не влияет на способность рыб производить звуки, по крайней мере, сравнение по этому признаку слабо и сильно вокализирующих рыб-клоунов (*Amphiprion*) не выявило хорошо заметных отличий. Вместе с тем, анатомические и морфологические особенности глоточных челюстей могут влиять на акустические параметры звуков. Полагают, что звуки усиливаются благодаря близко расположенному плавательному пузырю, действующему в качестве резонатора. На примере цихлиды *T.intermedius* и мозамбикской тиляпии показано, что неспециализированные звуки зубного скрежета, сопровождающие питание, сходны с аналогичными специализированными звуками, которые производят непитающиеся особи того же вида во время проявления территориального поведения или поведения ухаживания. У

⁸ Рыб, обладающих глоточными челюстями, ранее объединяли в группу Pharyngognathi.

карповых рыб глоточные зубы располагаются на 5-ой жаберной дуге в 1-3 ряда и прилегают к твердой роговой подушке – жерновку, у многих видов они хорошо развиты и используются не только для удержания, но и для перетирания пищи. Сведения о возникающих при этом звуках практически отсутствуют.

5.1.2. Кости черепа

Генерация звуков за счет трения костей черепа друг о друга встречается у рыб редко. Такой способ звукопроизводства был установлен относительно недавно у морских коньков рода *Hippocampus*, хотя способность этих рыб издавать щелкающие звуки при схватывании планктонных жертв и в некоторых других ситуациях была известна и раньше. Предполагалось, что звуки возникают либо при смещении относительно друг друга двух непарных костей черепа – верхнезатылочной (supraoccipitale) и короны (coronet), либо причиной звука может быть гидравлическая кавитация и разрывы микропузырьков, образующихся при резком снижении давления в ротовой полости рыб в момент прицельного схватывания жертвы. Для проверки первой гипотезы, казавшейся более реалистичной, было выполнено специальное исследование на двух видах морских коньков – *H. zosterae* и *H. erectus*. В качестве признаков, которые позволяли регистрировать смещения верхнезатылочной кости и короны относительно друг друга, была взята величина углов, образующихся при пересечении прямой, проходящей через вершину рострума и вершину верхнезатылочной кости и прямой, проходящей через вершину рострума и вершину короны, с линией, паралельной продольной оси тела (рис. 9а, 9б).

Верхнезатылочная кость и корона шарнирно сочленены друг с другом, к ним крепятся эпаксиальные мышцы. По дорсальной поверхности верхнезатылочной кости проходит медиальный гребень, задний участок которого входит в медиальную ямку на передней поверхности короны. Во

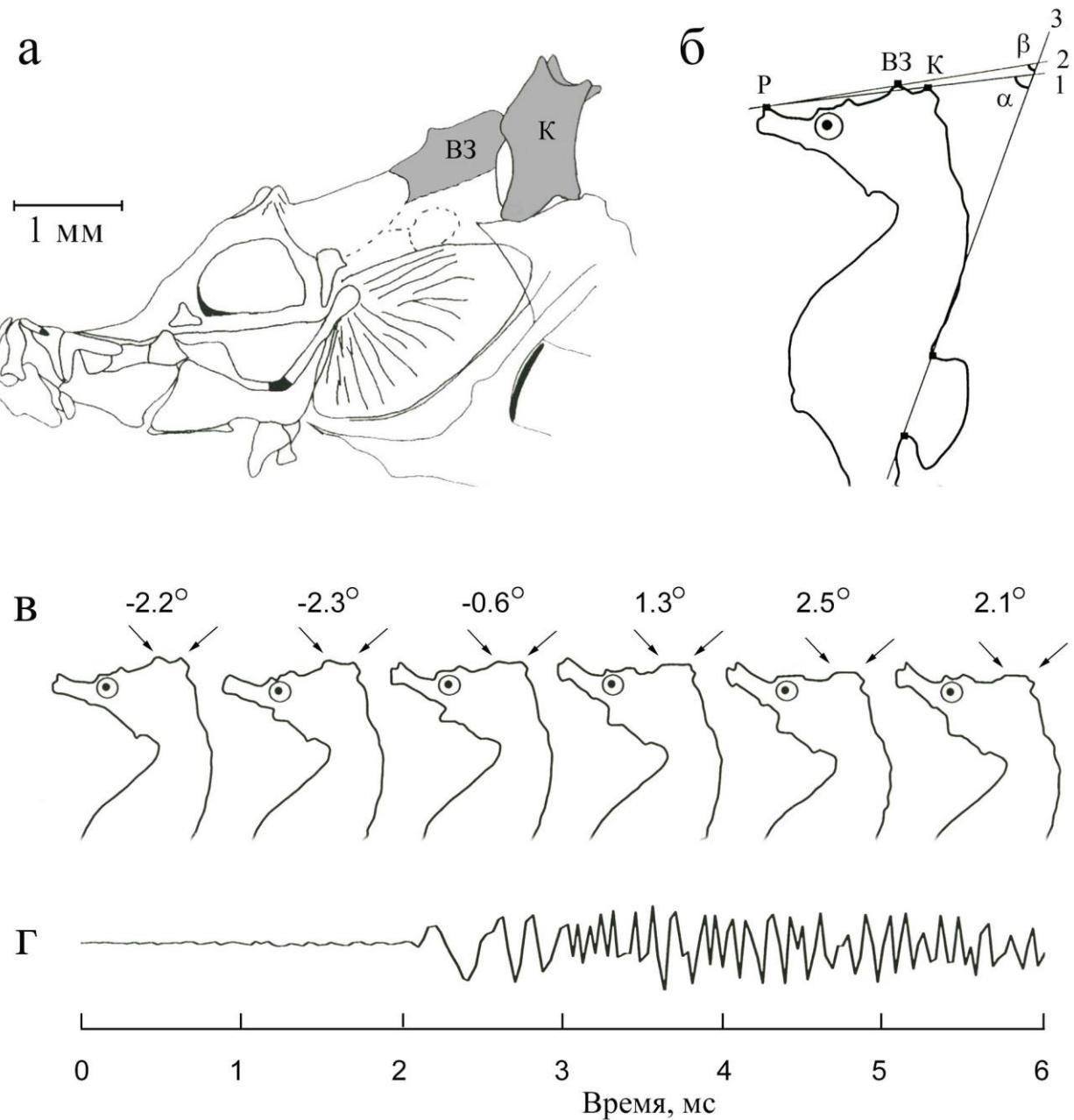


Рисунок 9. Череп *Hippocampus zosterae* (а), признаки, используемые для регистрации смещений костей черепа у морских коньков *Hippocampus* (б), последовательные смещения костей черепа (в) и осциллограмма возникающего щелкающего звука (г) у морского конька *H. erectus* во время схватывания жертвы. Затенены шарнирно сочлененные верхнезатылочная кость (ВЗ) и корона (К); α – угол, образованный линией 3, проходящей параллельно продольной оси тела, и линией 1, соединяющей вершину рострума (Р) и вершину короны; β – угол, образованный линией 3 и линией 2, соединяющей вершину рострума и вершину верхнезатылочной кости. Стрелки показывают

расположение верхнезатылочной кости и короны; градусы означают разность между углами α и β ; при смещении верхнезатылочной кости вниз относительно короны угол β уменьшается, а разность между углами α и β увеличивается (по Colson et al., 1998).

время быстрого броска и схватывания жертвы голова рыбы отклоняется вверх, а верхнезатылочная кость смещается относительно короны вниз в среднем на 3.9° (рис. 9в). В тех случаях, когда смещение недостаточно, щелкающий звук не возникает. В среднем максимальное отклонение головы от исходного положения происходит через 4 мс, а щелкающий звук возникает спустя 2 мс после начала броска и продолжается от 5 до 20 мс (рис. 9г). Такие же звуки, как при питании, морские коньки производят и во время соперничества за самку при пощипываниях самцами друг друга, при стрессе, вызванном помещением в новый аквариум или выниманием рыб из воды. После хирургического удаления сочленения между верхнезатылочной костью и короной звуки не возникают. Вполне очевидно, что акустические сигналы могут играть важную роль в жизни морских коньков, проявляющих сложный репродуктивный поведенческий репертуар и моногамию. Однако точное сигнальное значение щелкающих звуков в поведении морских коньков до настоящего времени остается неясным.

5.1.3. Лучи плавников

Производство стридуляционных звуков за счет плавниковых лучей наиболее часто встречается у представителей отряда сомообразных – многочисленной группы, объединяющей почти 10% всех известных рыб (свыше 2400 видов). Обычно для звукопроизводства используется 1-й луч грудного плавника. У сомов этот луч мощный, заостренный, слегка загнутый

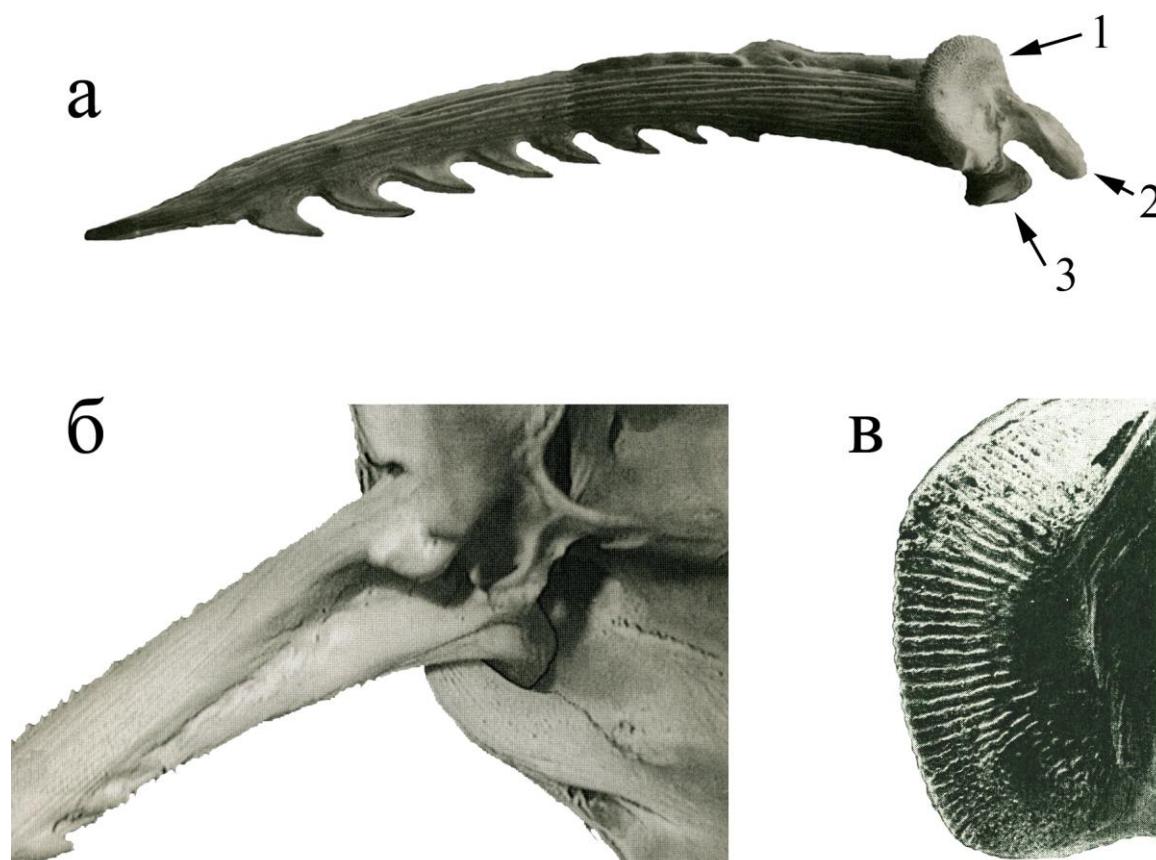


Рисунок 10. Передний колючий луч грудного плавника (а) с верхним (1), передним (2) и нижним (3) отростками основания луча; общий вид запирающего механизма (б) и латеральная поверхность дорзального отростка основания луча с гребнями (в) у канального сома *Ictalurus punctatus* (а и в – Fine, Ladich, 2003; б – Vance, 2000).

назад и у большинства видов имеет зазубрины по заднему краю (рис. 10). Луч служит средством пассивной защиты, у некоторых видов он снабжен ядовитыми железами. Основание луча расшириено, в нем выделяют верхний, передний и нижний отростки, при помощи которых луч сочленяется с тесно слившимися костями плечевого пояса – кляйтрумом, скапулой и коракоидом. Эти кости формируют мощную платформу, на которой первый луч при определенном положении жестко фиксируется (запирается). В этом положении, как это продемонстрировано экспериментально, луч выдерживает большие

механические нагрузки⁹. Располагаясь перпендикулярно к телу рыбы, он зрячательно увеличивает ее размеры, что предположительно может снижать риск нападения хищников. Однако экспериментальные данные не подтверждают это предположение: малоротый окунь *Micropterus salmoides* одинаково часто схватывает как интактных канальных сомов *Ictalurus punctatus*, так и с удаленными колючими лучами в грудных плавниках. После схватывания интактные особи отвергаются хищником чаще, по сравнению с оперированными. Острый конец луча представляет опасность и может наносить хищникам серьезные раны при схватывании или заглатывании жертвы.

Запирание луча происходит в два последовательных этапа – захвата луча и собственно запирания. Захват наблюдается при любом положении луча и происходит при перемещении основания луча по дуге в анtero-центральном направлении таким образом, чтобы его крупный верхний отросток вошел в специальное углубление на платформе, получившее название спинальной ямки (spinal fossa), а передний отросток – в углубление под нависающим козырьком (apron). Перемещение основания луча происходит за счет сокращений плавниковых мышц. В момент полного расправления грудного плавника, когда колючий луч максимально выдвигается вперед и образует прямой угол с поверхностью тела, происходит запирание: верхний отросток луча перемещается по сужающейся спинальной ямке, его передний отросток сдвигается вперед и попадает в запирающую ямку (*locking fossa*). Высвобождение (отпирание) луча происходит при смещении основания луча по дуге в каудально-дорсальном направлении и одновременном смещении луча назад, что приводит к выходу переднего отростка из запирающей ямки.

На латеральной поверхности верхнего отростка имеются гребни, число, размеры, форма и расположение которых различаются у разных видов сомов. У канального сома таких радиально расходящихся гребней около 40 (рис. 10в).

⁹ Механическое воздействие на запертый луч сомов (Loricariidae) заканчивается разрушением костей плечевого пояса, но не самого луча, если усилие приложено в дорсовентральном направлении. Усилие, имеющее медиальное направление, приводит к разрушению луча или плечевого пояса с равной вероятностью.

Звук возникает при скольжении плотно прижатой ребристой поверхности верхнего отростка по неровной верхней поверхности спинальной ямки, которая, как полагают, служит неспециализированным отражателем звука. Удар каждого ребра о неровность приводит, как полагают, к возникновению отдельного импульса в звуке. С возрастом расстояние между гребнями становится больше, и поэтому частота возникновения импульсов снижается. Кроме того, гребни частично истираются, их вершина становится более округлой, на некоторых участках они могут исчезать полностью, что также отражается на параметрах звука.

Движение луча вперед происходит при раскрытии рыбами плавника, движение назад – при прижимании плавника к телу. Интересно, что у разных представителей многочисленного отряда сомообразных производство стридуляционных звуков связано с разными движениями плавника: перистоусых, броняковых, косатковых (*Bagridae*), аспредовых (*Asprediidae*) и некоторых других сомов звук возникает при движении луча в обоих направлениях – и вперед и назад, т.е. при раскрытии плавника и при его прижимании к туловищу. У ариевых, пимелодовых, панцирных (*Callichthyidae*), икталуровых (*Ictaluridae*) и лорикариевых (*Loricariidae*) звук возникает при движении луча вперед и не возникает при движении назад. В пределах одного и того же семейства общему правилу подчиняются не все виды, а в пределах вида – не все особи или не во всех ситуациях. Одиночные серии звуковых импульсов рыбы производят за счет разового (однократного) распахивания или прижимания плавника к телу. Быстрые повторяющиеся серии звуков возникают при поочередных взмахах правым и левым плавниками. В использовании рыбами правого или левого плавников для производства звуков может наблюдаться функциональная асимметрия: у единственного исследованного в этом отношении вида, канального сома, соотношение особей, использующих преимущественно правый или левый плавники равно 9 : 1. Звук, получаемый искусственно трением луча грудного плавника, очищенного от тканей, о кости

грудного пояса, совпадает с натуральным звуком, генерируемым самими рыбами.

Морфология звукогенераторного комплекса «передний колючий луч – плечевой пояс» и запирающего механизма является консервативным признаком, она одинакова у всех сомообразных.

Большинство видов отряда сомообразных имеют крупный колючий луч также и в спинном плавнике. Спинная колючка, являющаяся вторым лучом спинного плавника, образует запирающий механизм вместе с небольшим первым лучом. Способность издавать звуки с помощью спинной колючки на настоящий момент известна среди этих рыб лишь у представителей родов *Sisor*, *Nangra* и *Gagata* из семейства багариевых (Sisoridae), детально этот аппарат изучен у одного вида – *Sisor rhabdophorus*. Остистые отростки 2-4-го позвонков у этого сома сливаются и образуют тонкую пластинку, соединяющуюся спереди с непарной верхнезатылочной костью (supraoccipitale). Задний конец пластинки раздваивается и охватывает поддерживающую kostochku в основании луча (interspinale). На внутренней поверхности раздвоенного участка пластинки и на поверхности interspinale имеются гребни. Трение этих поверхностей друг о друга происходит при движении плавника, а вместе с ним и луча и связанной с ним interspinale, вперед-вверх и вниз-назад в вертикальной плоскости. Движениями крупного колючего луча спинного плавника издают звуки спинороговые.

Звуки, возникающие при движении лучей в плавниках, напоминают хрюканье, карканье, кваканье, тяжелые удары, писки, скрежет и т.п., их частота редко превышает 1000 Гц. Издаваемый угревидным сомом *Plotosus anguillaris* звук напоминает шум перекатывающейся гальки. Впервые он был зарегистрирован в годы второй мировой войны, однако его происхождение удалось выяснить значительно позже. Наиболее хорошо исследованы стридуляционные звуки у канального сома. Звук у них возникает при движении луча вперед, когда рыба расправляет плавник. По одним данным, звуки канального сома состоят из 7-15 импульсов, в среднем из 11.5, по другим – их

число варьирует от 3 до 23. Число импульсов в звуке зависит от возраста рыб, а также от того, насколько полно раскрывает грудной плавник рыба, т.е. от длины пути, который проходит основание луча по дну спинальной ямки. От этого же зависит и продолжительность звука, поэтому между продолжительностью звука и числом импульсов наблюдается хорошо выраженная прямая связь. В звуках небольшой длительности импульсы, число

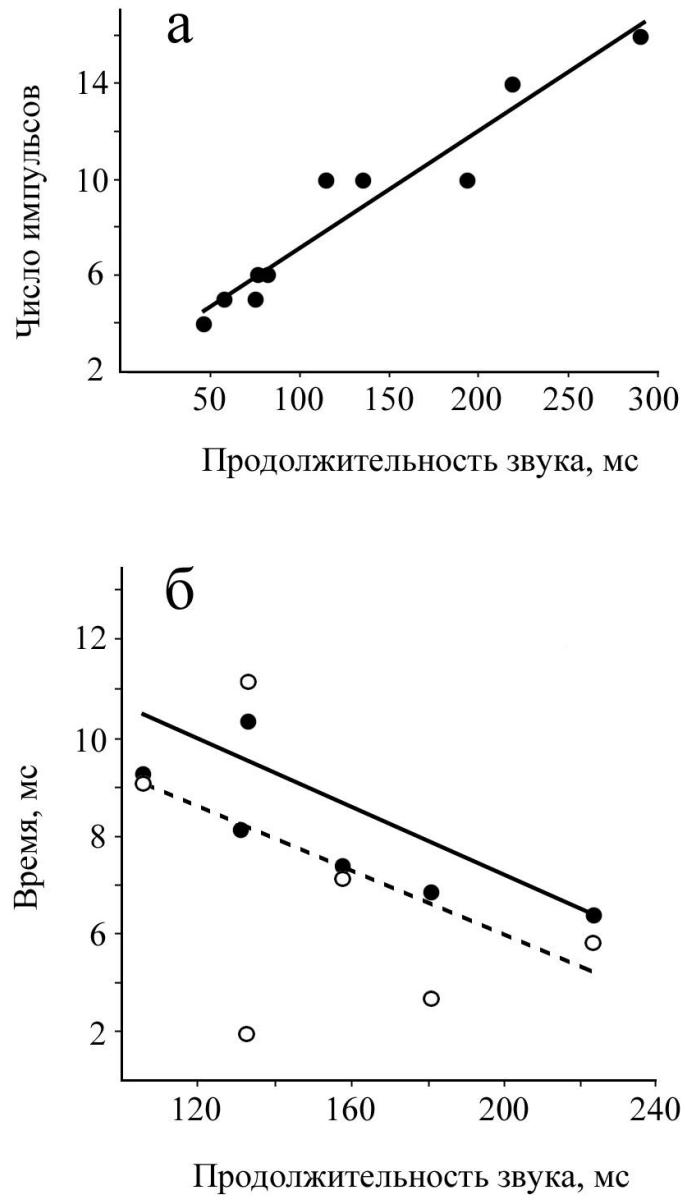


Рисунок 11. Зависимость числа импульсов (а) и длительности импульса и межимпульсного интервала (б) от продолжительности стридуляционного звука, возникающего при раскрытии грудного плавника у канального сома *Ictalurus punctatus* (Vance, 2000). 1 – импульс, 2 – межимпульсный интервал.

которых невелико, намного продолжительнее, а интервалы между ними более длительные (рис. 11). Чем звук продолжительнее, тем больше в нем импульсов и тем короче длительность импульсов и межимпульсных интервалом. Таким образом, при коротких и медленных взмахах грудных плавников возникают небольшие по продолжительности звуки, а для возникновения длительных звуков требуются полные и быстрые раскрытия плавников. Продолжительность импульсов и интервалов между ними определяется длительностью скольжения основания луча по неровностям спинальной ямки, т.е. скорости раскрытия плавника. Интересно, что в конце взмаха скорость плавника быстро падает и продолжительность межимпульсных интервалов увеличивается (рис. 12). Полагают, что возможность генерировать разные по длительности и характеристике звуки используется рыбами для сигнализации.

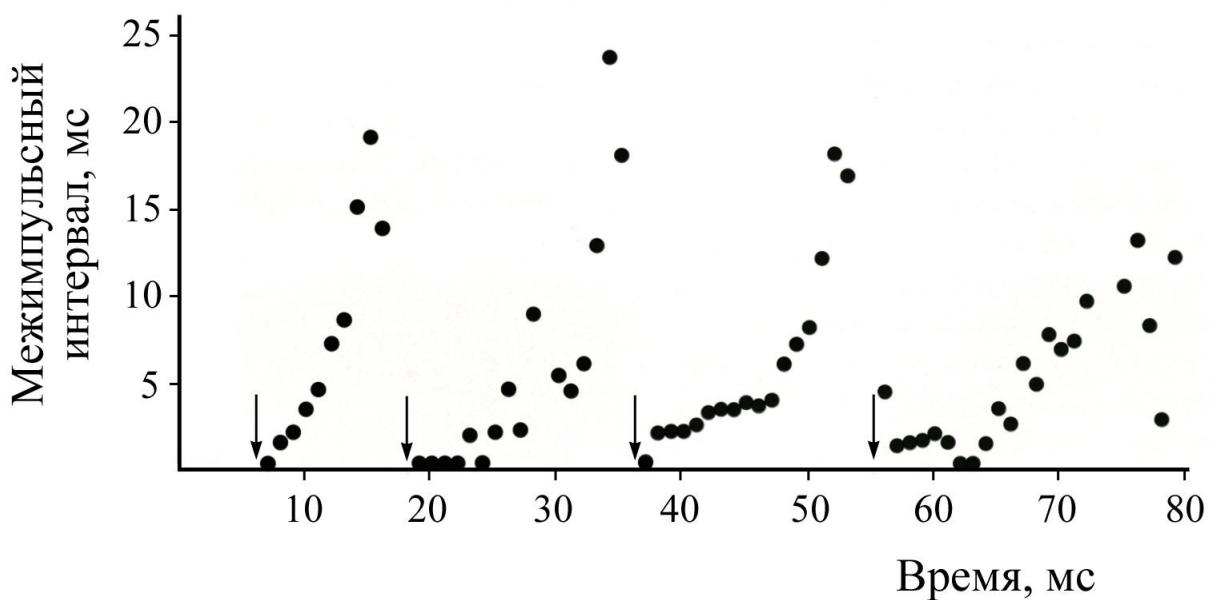


Рисунок 12. Динамика продолжительности межимпульсных интервалов в стридуляционных звуках канального сома *Ictalurus punctatus* (стрелками указано начало звука, т.е. начало движения грудного плавника вперед) (Vance, 2000).

5.1.4. Стридуляционные звуки

Стридуляционные звуки представляют собой негармонические импульсные сигналы с широким сплошным частотным спектром – от нескольких десятков до нескольких тысяч герц, по некоторым оценкам – до 8-12 кГц. Область, в которой амплитуда этих звуков наиболее высока, чаще всего ограничена 1-2 кГц. Продолжительность стридуляционных звуков сильно варьирует. При прослушивании звуки чаще всего напоминают скрипты, скрежет, скрип, щелчки, шарканье, хрюканье, карканье, чириканье, писк, кваканье, тяжелые удары и т.п. Их громкость снижается при удалении воздуха из плавательного пузыря, но частота звуков не изменяется. Стридуляционные звуки могут быть специализированными и неспециализированными, последние, однако, в определенных ситуациях приобретают сигнальное значение, например, когда у хищников они ассоциируются с питающимися жертвами.

5.2. Барабанный механизм

Барабанный механизм генерации звуков по существу представляет собой звукопроизводящий комплекс, объединяющий высоко специализированные барабанные мышцы (*musculi sonifici*) и плавательный пузырь. Сокращаясь и расслабляясь с большой частотой, барабанные мышцы вызывают быстрые изменения объема плавательного пузыря, его пульсацию, т.е. фактически вибрацию его стенок. Благодаря этому и возникает звук. Иммобилизация барабанных мышц путем местной анестезии приводит к тому, что рыбы теряют способность производить звуковые сигналы, искусственная стимуляция сокращений барабанных мышц электрическим током позволяет извлекать звуки даже у изолированного препарата плавательного пузыря. На долю барабанных мышц у некоторых рыб приходится до 1% массы тела (самцы рыбы-жабы

O.tau). Считается, что всех рыб, обладающих барабанными мышцами, a priori можно относить к рыбам, способным к специализированной звукогенерации.

Барабанный звукогенераторный комплекс крайне разнообразен по своему устройству. Это может быть продемонстрировано на примере семейства горбылевых, многочисленные представители которого отличаются между собой степенью развития и местом прикрепления барабанных мышц. У одних горбылевых барабанные мышцы имеются только у самцов, у других – и у самцов и у самок, у третьих барабанные мышцы отсутствуют у обоих полов. Крайне разнообразны горбылевые по форме и размерам плавательного пузыря¹⁰: у большинства видов он хорошо развит, однако у некоторых видов он редуцирован или отсутствует вовсе, и такие рыбы звуков не производят (роды королевские горбыли *Menticirrhus*, длинноперые горбыли *Lonchiurus*). У некоторых из горбылевых (белая нибяя *Nibea albiflora*, белая пеннахия *Pennahia argentata*) звук, как полагают, возникает не за счет вибрации стенок плавательного пузыря, а вибрации брюшины. Уникальный барабанный механизм генерации звуков имеется у длинношипого керчака *Myoxocephalus octodecimspinosis* из семейства рогатковых (Cottidae). В отличие от остальных рыб, обладающих барабанными мышцами, в частности от представителей близкородственного семейства морских петухов (Triglidae), входящего вместе с рогатковыми в отряд скорпенообразных (Scorpaeniformes), у длинношипого керчака нет плавательного пузыря, однако звуки он генерировать способен. Звук у него возникает за счет вибрации костей плечевого пояса, к которому в месте соединения cleithrum и supraclavicle крепятся барабанные мышцы, отходящие от затылочной части черепа. Происхождение и иннервация барабанных мышц у длинношипого керчака и других скорпенообразных совпадают.

Барабанный звукопроизводящий комплекс работает весьма эффективно. Из-за физических особенностей воды (высокая упругость) производство звуков

¹⁰ Форма и размеры плавательного пузыря служат основными диагностическими признаками, используемыми в систематике и определении видовой принадлежности горбылевых рыб.

сопряжено у рыб с небольшими затратами энергии. Многие рыбы издают настолько мощные звуки, что они отчетливо слышны над поверхностью воды. Наличие барабанных мышц не связано с систематической принадлежностью рыб, они могут присутствовать у рыб далеких по систематическому положению и отсутствовать у близкородственных видов.

5.2.1. Анатомия барабанных мышц и барабанного звукогенераторного аппарата

Барабанные мышцы – это парные образования, располагающиеся симметрично относительно длинной оси тела рыб и плавательного пузыря. По своему происхождению они могут представлять собой преобразованные эпаксиальные, гипаксиальные или затылочные мышцы. У большинства исследованных рыб имеется одна пара барабанных мышц, но у некоторых видов их может быть больше. Например, у атлантической трески, у некоторых ошибнеообразных (*Ophidiiformes*) имеются 3 пары барабанных мышц. В зависимости от места, к которому крепятся барабанные мышцы, их делят на внутренние, или собственные барабанные мышцы и на внешние барабанные мышцы. Внутренние барабанные мышцы крепятся к стенкам плавательного пузыря обоими концами. Внешние барабанные мышцы прикреплены к стенкам плавательного пузыря, прямо или опосредованно, лишь одним своим концом, проксимальным. Дистальный конец внешних барабанных мышц крепится к какой-либо из прилегающих к плавательному пузырю структур – к костям черепа или плечевого пояса, к позвоночнику или к боковой гипаксиальной мускулатуре. Если внешние барабанные мышцы непосредственно крепятся к стенкам плавательного пузыря, их называют мышцами прямого типа. Если связь с плавательным пузырем осуществляется через костные элементы осевого скелета, тесно соединенные с плавательным пузырем посредством связок, то в этом случае внешние барабанные мышцы относят к мышцам непрямого, или опосредованного типа. Полагают, что эволюция внешних барабанных мышц

привела к появлению собственных барабанных мышц, которые в силу своей меньшей длины обладают низкой инерцией и способностью производить сокращения с более высокой частотой.

Среди исследованных видов рыбы, обладающие собственными барабанными мышцами, относительно немногочисленны. К таким рыбам относятся рыбы-жабы, морские петухи, долгоперовые (Dactylopteridae), некоторые тресковые (Gadidae), скорпеновые (Scorpaenidae), солнечниковые (Zeidae), макрурусовые (Macrouridae) и другие. Барабанные мышцы у многих из этих рыб формируют на поверхности плавательного пузыря мощную мышечную оболочку с дорсо-вентральной ориентацией мышечных волокон. У налима *Lota lota*, минтая *Theragra chalcogramma* или солнечника *Zeus faber* барабанные мышцы покрывают небольшую площадь боковой поверхности плавательного пузыря в передней его части. У северной рыбы-мичмана *Porichthys notatus* барабанными мышцами покрыта практически вся боковую поверхность плавательного пузыря. У рыб-жаб рода *Opsanus*, близких к северной рыбке-мичману, барабанные мышцы плотно закрывают не только всю боковую, но и заднюю поверхность плавательного пузыря, который у них имеет сердцевидную форму с направленной назад закругленной вершиной. Примерно таким же образом расположены барабанные мышцы и у морских петухов (рис. 13 и 14). У северной рыбы-мичмана плавательный пузырь имеет внутреннюю неполную продольную перегородку, в плавательном пузыре рыбы-жабы *O. tau* имеется поперечная перегородка с небольшим отверстием в центре (рис. 14). У морских петухов родов *Trigla* и *Prionotus* плавательный пузырь разделен вдоль на два отдела, идущих параллельно друг другу и соединяющихся в средней части. Латеральную поверхность отделов закрывают собственные барабанные мышцы.

Внешние барабанные мышцы имеют многие рыбы – горбылевые, карапусовые (Carapidae), ошибневые (Ophidiidae), ариевые, броняковые, перистоусые, пимелодовые, морские окуньки (Sebastidae), каменные окуньки (Serranidae), рыбы-белки (Holocentridae), терапоновые (Terapontidae) и

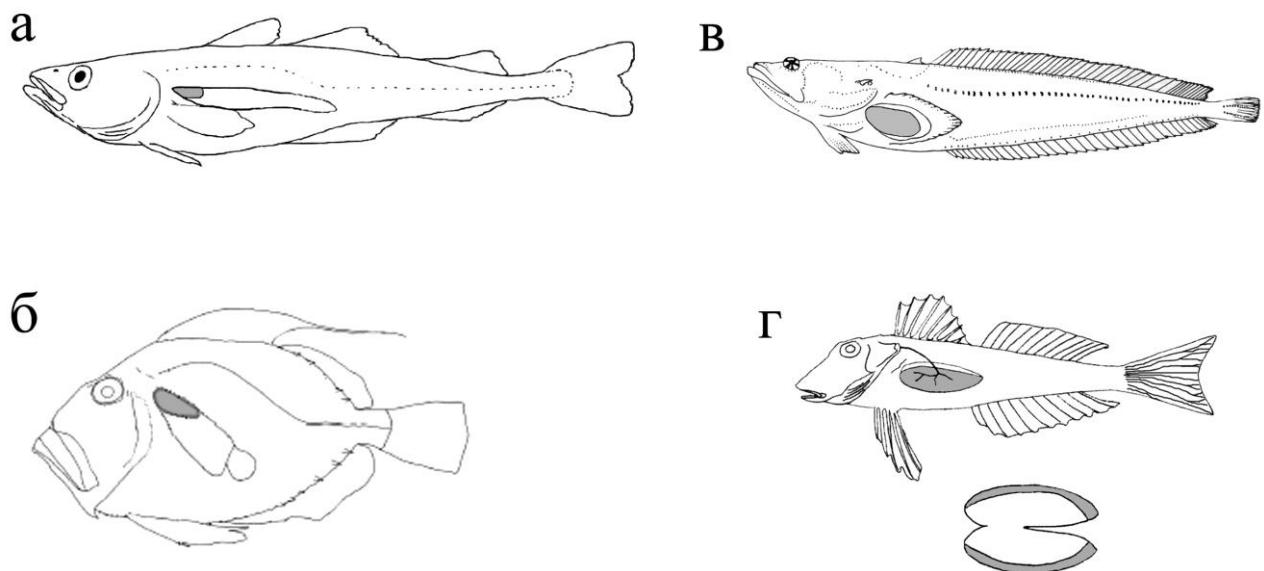


Рисунок 13. Расположение и относительная площадь плавательного пузыря, покрытая внутренними барабанными мышцами (затененная область), у некоторых видов рыб: а – минтай *Theragra chalcogramma* (Gadidae), б – обыкновенный солнечник *Zeus faber* (Zeidae), в – северная рыба-мичман *Porichthys notatus* (Batrachoididae), г – каролинский морской петух *Prionotus carolinus* (Triglidae) и его плавательный пузырь, вид сверху. Затененная область – барабанные мышцы (а – Onuki Somiya, 2006; б – Onuki, Somiya, 2004; в – Bass, 1996; г – Connaughton, 2004).

представители ряда других систематических групп. Необходимо подчеркнуть, что в пределах одного и того же семейства не все виды рыб подчиняются общему правилу. Так, среди горбылевых, насчитывающих около 270 видов, большинство из которых обладают внешними барабанными мышцами, имеются виды, например, бородатый темный горбыль *Pogonias cromis*, у которого барабанные мышцы собственного типа. Разный тип барабанных мышц имеют минтай (внутренние барабанные мышцы) и атлантическая треска (наружные барабанные мышцы), относящиеся к одному семейству тресковых. У принадлежащего к этому же семейству средиземноморского налима

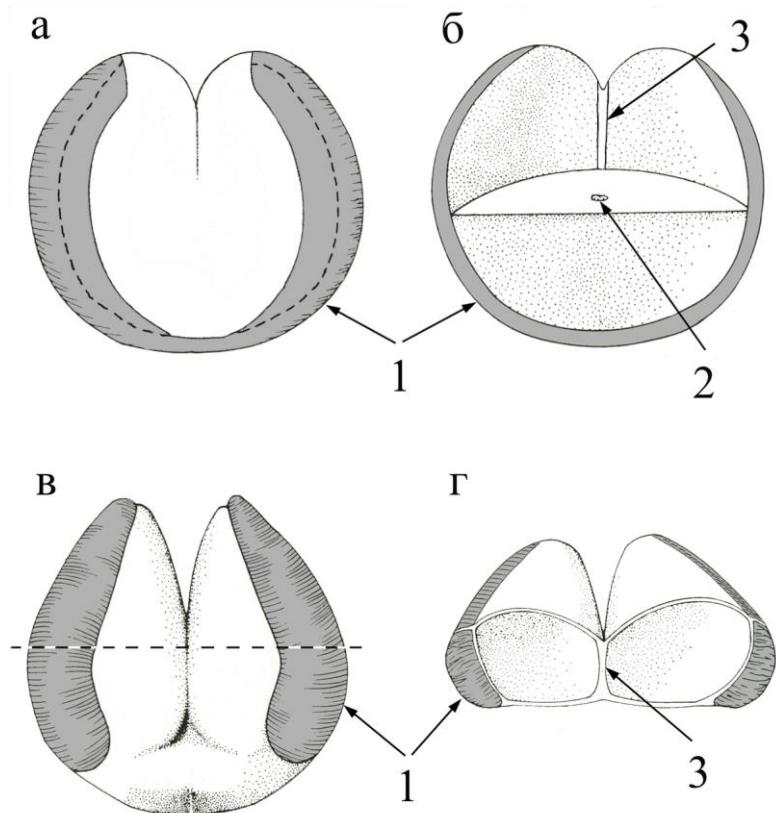


Рисунок 14. Плавательный пузырь у Batrachoididae – у рыбы-жабы *Opsanus tau* (а, б) и северной рыбы-мичман *Porichthys notatus* (в, г): а - расположение и граница барабанных мышц, вид с дорзальной (сплошная линия) и вентральной (пунктирная линия) стороны, б – горизонтальный срез плавательного пузыря; в – вид с вентральной стороны, пунктирная линия указывает место поперечного сечения, г – поперечное сечение. 1 – барабанные мышцы, 2 – продольная перегородка с отверстием, 3 – поперечная перегородка (а и б – Tower, 1908 и Barimo, Fine, 1998; в и г – Greene, 1924).

Gaidropsarus mediterraneus барабанные мышцы отсутствуют вовсе. У рогатой рыбы-солдата *Sargocentron cornutum* внешние барабанные мышцы прямого типа, у рыжей рыбы-белки *Holocentrus rufus* из того же семейства рыб-белок они непрямого типа. У скорпенообразных – каролинского морского петуха *Prionotus carolinus* (морские петухи), крылаток *Pterois* (скорпеновые) и апистов *Apistus* (апистовые Apistidae) имеются одновременно собственные и внешние

барабанные мышцы, назначение последних у этих рыб остается неясным. Несколько пар (2-3) внешних барабанных мышц имеют некоторые ошибнеообразные, атлантическая треска.

Расположение и размеры внешних барабанных мышц и их связь с плавательным пузырем широко варьируют, что создает высокое разнообразие звукогенераторных барабанных механизмов у таких рыб. У большинства видов внешние барабанные мышцы прямого типа, одним концом они крепятся к плавательному пузырю, обычно к его передней или боковой поверхности. Однако у скачущего поллимира *Pollimyrus adspersus* они охватывают каудальный участок плавательного пузыря (рис. 15). Различается ориентация внешних барабанных мышц. У серого горбыля *Cynoscion regalis*, обыкновенного серебристого горбыля *Argyrosomus regius*, обыкновенного крокера *Micropogon undulatus* и *Leiostomus xanthururus* (горбылевые) барабанные мышцы ориентированы дорсовентрально. Барабанные мышцы у этих рыб тянутся от гипаксиальных мышц вверх вдоль брюшной стенки, от которой они отделены тонким слоем соединительной ткани. Другим своим концом барабанные мышцы подходят к плавательному пузырю и крепятся к апоневрозу – широкой соединительнотканной пластинке, состоящей из плотных

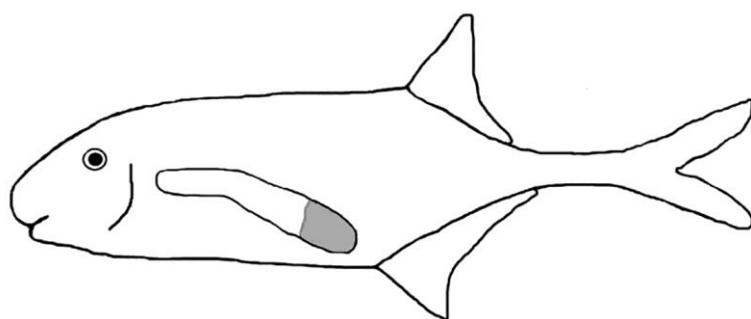


Рисунок 15. Расположение и относительная площадь плавательного пузыря, покрытая внешними барабанными мышцами прямого типа (затененная область), у скачущего поллимира *Pollimyrus adspersus* (Mormyridae) (Crawford, Huang, 1999).

коллагеновых и эластичных волокон и располагающейся на дорсальной поверхности плавательного пузыря (рис. 16). Внешние барабанные мышцы отходят от разных структур, их дистальный конец прикреплен обычно не к мышцам, как у горбылевых, а к костным элементам – к различным участкам черепа (скорпенообразные, некоторые сомообразные, рыбы-белки, ошибневые), к костям плечевого пояса терапоновые (Terapontidae), к позвонкам, парапофизам или ребрам (харацинообразные, некоторые сомообразные и трескообразные).

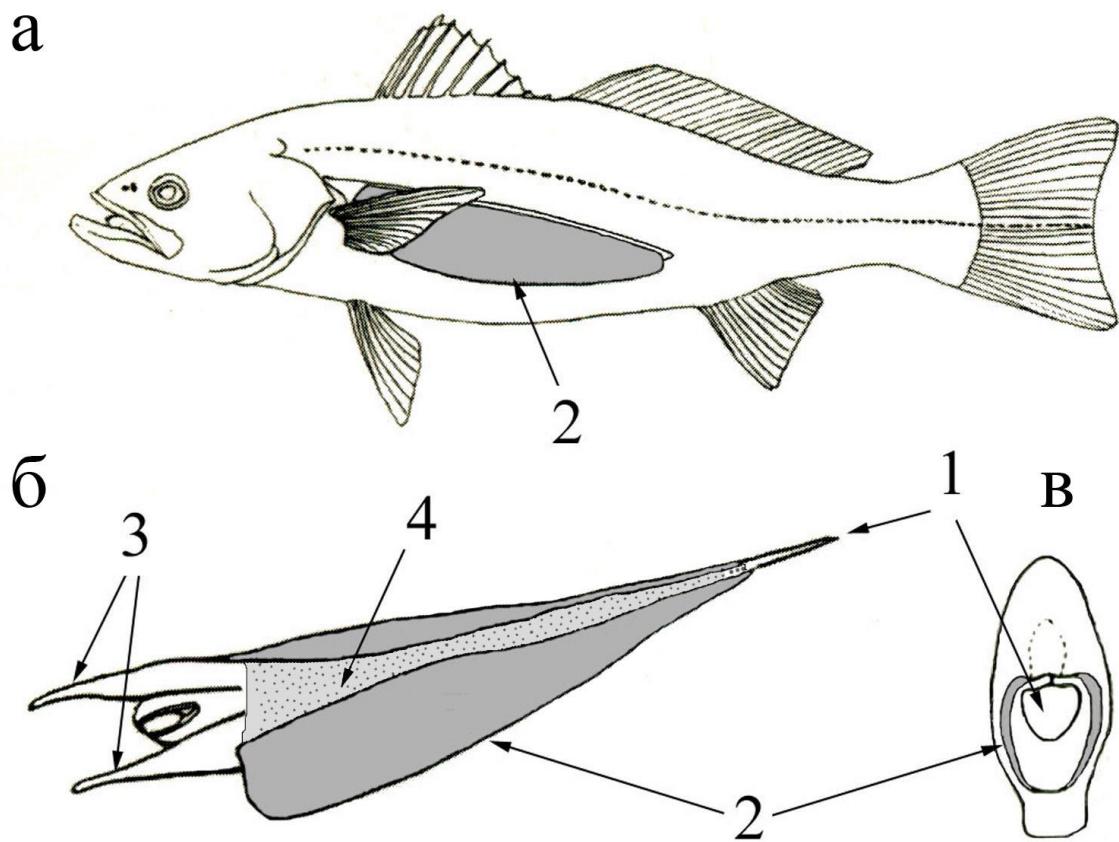


Рисунок 16. Плавательный пузырь (1), внешние барабанные мышцы прямого типа (2), парные ростральные отростки плавательного пузыря (3) и апоневроз (4) у самца серого горбыля *Cynscion regalis* (Sciaenidae); а – общий вид, б – вид на плавательный пузырь сверху и сбоку, в – поперечное сечение (Connaughton et al., 2002b).

Рыбы, близкие по систематике, могут иметь внешние барабанные мышцы разного типа. У пимелодовых сомов¹¹ барабанные мышцы прямого типа, тогда как у большинства других представителей отряда сомообразных они непрямого типа. Барабанные мышцы непрямого типа у многих сомообразных своим проксимальным концом крепятся к тонким и гибким направленным вперед придаткам поперечных отростков (парапофизов) 4-го позвонка. Их называют придатками Мюллера¹² (*ramus Mülleri*), или, чаще, в англоязычной литературе, упругими пружинами (*elastic springs*), они соединены связками с плавательным пузырем. Отростки благодаря своей эластичности и упругости ускоряют возвращение барабанных мышц в исходное состояние после каждого мышечного сокращения. В пределах отряда сомообразных звукогенераторный аппарат, в состав которого входят придатки Мюллера, возникал независимо несколько раз, он присутствует у Doradidae, Auchenipteridae, Mochokidae, Malapteruridae, Ariidae, Cranoglanididae, у некоторых видов Pangasiidae и Pimelodidae. Придатки Мюллера различаются своей формой, упругостью и размерами, особенностями крепления к ним барабанных мышц и связок. Аналогичный механизм описан у группера *Epinephelus striatus* (Serranidae) и рыжей рыбы-белки *Holocentrus rufus* (Holocentridae). У этих рыб барабанные мышцы крепятся к затылочной части черепа и подходят к первым нескольким парам ребер, имеющим уплощенную форму и плотно соединенным со стенками плавательного пузыря.

Такие рыбы, как карапусовые (Carapidae), имеют прямые и непрямые внешние барабанные мышцы одновременно, что делает конструкцию звукогенераторного аппарата более сложной, чем у других видов. Длинные барабанные мышцы прямого типа у видов рода *Carapus* и у некоторых других карапусовых отходят от дорсальной поверхности глазницы и от лобных костей, тянутся вдоль вентральной поверхности нейрокраниума и крепятся к передней

¹¹ У некоторых сомов из семейства Pimelodidae плавательный пузырь атрофирован или отсутствует. У таких видов барабанные мышцы отсутствуют.

¹² Название дано в честь немецкого исследователя И.Мюллера (J.Müller), впервые описавшего эту структуру у рыб в 1842 году.

поверхности плавательного пузыря перед участками с утонченными стенками. На этих участках имеется лишь внутренняя оболочка плавательного пузыря (*tunica interna*), внешняя оболочка (*tunica externa*) отсутствует. Оба утонченных участков находятся на передне-боковой поверхности плавательного пузыря, сверху их разделяет узкий дорсальный мостик. Вытянутый в длину однокамерный плавательный пузырь крепится связками к телам позвонков и к ребрам. Первые 4 позвонка несут шарнирно прикрепленные межмускульные кости (*epipleurale*). Крупные и уплощенные межмускульные кости третьего позвонка своей широкой поверхностью полностью закрывают утонченные участки латеральной поверхности плавательного пузыря и предохраняют ее от воздействий со стороны окружающей боковой мускулатуры. По периметру межмускульные кости тесно прикреплены к стенкам плавательного пузыря связками, оставляя участок с утонченными стенками относительно свободными (рис. 17). В звукогенераторном механизме *Carapis* имеются также 2 пары непрямых внешних барабанных мышц. Они отходят от одной из ушных костей черепа (*epiotic*) и крепятся к ребрам двух первых позвонков, которые, в свою очередь, соединены связками с плавательным пузырем. Передний отдел плавательного пузыря у карапусовых защищен первой парой крупных парапофизов. У видов рода *Onuxodon* обнаружена небольшая, расположенная непосредственно перед плавательным пузырем, подвижная кость-балансир, которая, как полагают, ударяя по стенке переднего отдела плавательного пузыря, вызывает звуки (рис. 17).

Если у остальных рыб быстрые сокращения барабанных мышц приводят к вибрации стенок всего плавательного пузыря, то у карапусовых механизм возникновения звука сложнее. Быстрые сокращения барабанных мышц прямого типа, прикрепленных к передней стенке плавательного пузыря, вызывают резкое натяжение латеральных утонченных участков и их вибрацию, тогда как задняя часть плавательного пузыря остается неподвижной. Накрывающие утонченные участки межмускульные кости снижают демпфирование и увеличивают амплитуду звука. Полагают, что дополнительные возможности

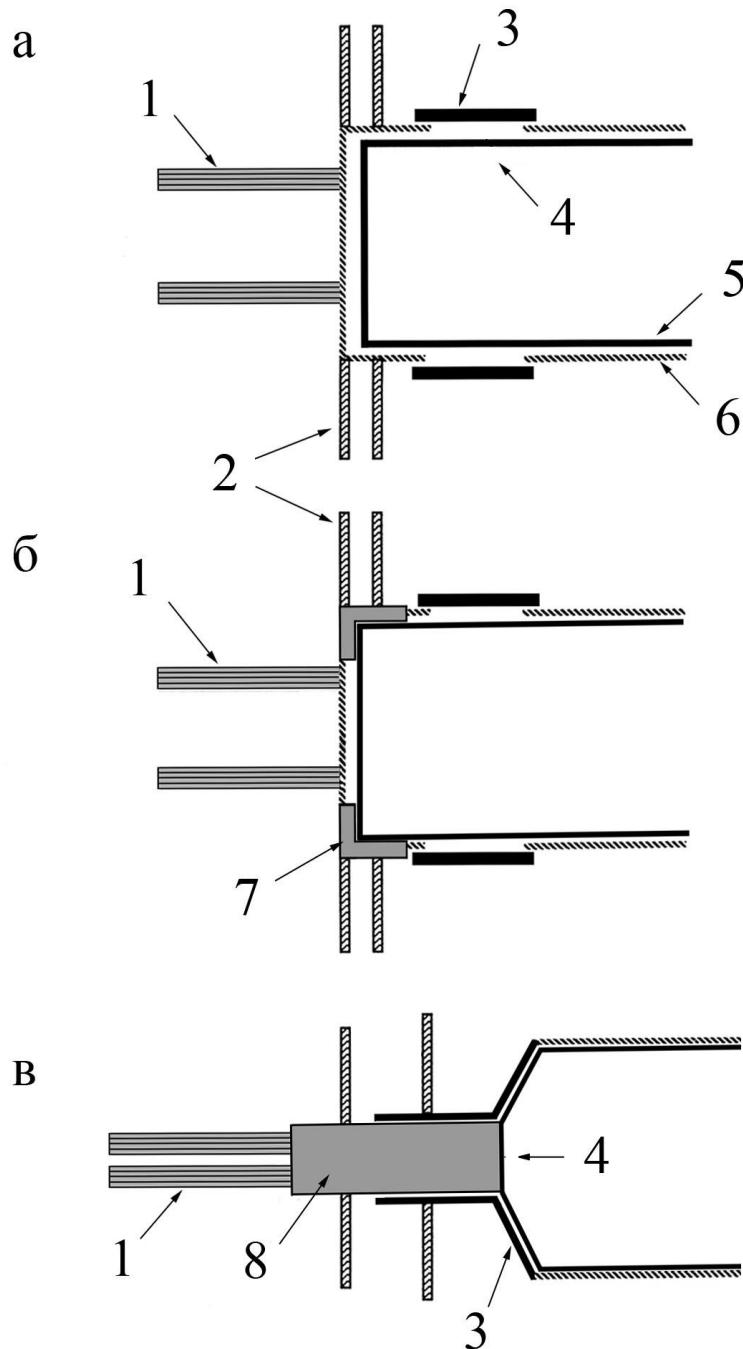


Рисунок 17. Звукогенераторный аппарат у карапусовых рыб (Carapidae) (Parmentier, Diogo, 2006): а - *Carapus boraboreensis*, б – *Echiodon cryomargarites*, в – *Onuxodon fowleri*. 1 – барабанные мышцы, 2 – связки, 3 – ребро 3-го позвонка, 4 – участок плавательного пузыря с утонченной стенкой, 5 – внутренняя оболочка плавательного пузыря, 6 – внешняя оболочка плавательного пузыря, 7 – склерифицированный участок плавательного пузыря, 8 – подвижная кость-балансир (Parmentier, Diogo, 2006).

для усиления звука важны для карапусовых, живущих внутри голотурий, морских звезд и моллюсков. Некоторые из карапусовых не покидают своих хозяев (*Encheliophis*), другие (*Carapis* и *Onixodon*) выходят наружу лишь на короткое время для питания. Покидающие хозяев карапусовые издают звуки только в том случае, когда они собираются вернуться внутрь хозяина и только если внутри хозяина находятся другие особи. Наружный скелет голотурий, морских звезд или моллюсков частично экранирует звуки, поэтому, как полагают, звукогенераторный аппарат карапусовых позволяет производить более сильные звуки, которые будут услышаны рыбами, находящимися внутри голотурий или морских звезд. Возможно, также, что способность производить звуки высокой амплитуды вызвана тем, что межмускульные кости отчасти препятствуют распространению звуковых волн. Барабанные мышцы непрямого типа усиливают натяжение стенок плавательного пузыря и облегчают вибрацию участков с утонченными стенками. Меняя натяжение стенок плавательного пузыря, барабанные мышцы непрямого типа также модулируют частоту возникающих колебаний, выполняя таким образом дополнительную, но очень важную функцию в процессе звукопроизводства у карапусовых. Аналогичный механизм выявлен и у других рыб. Считается, что участие в звукогенерации барабанных мышц непрямого типа может расширять звуковой репертуар рыб или поддерживать стабильной частоту звука при изменении гидростатического давления из-за перемещений рыб по вертикали и смены глубины нахождения.

5.2.2. Структура барабанных мышц

Барабанные мышцы относятся к поперечно-полосатым мышцам, но значительно отличаются от них многими структурными особенностями. Диаметр мышечных волокон в барабанных мышцах в несколько раз, у некоторых видов – почти на порядок, меньше, чем в белых мышцах рыб,

намного ниже и вариабельность размеров мышечных волокон. В центре волокна, в отличие от волокон в других типах мышц, находится относительно широкая зона саркоплазмы, ее окружает саркоплазматическая сеть и радиально расходящиеся миофибриллы. Миофибриллы в поперечном сечении имеют полигональную форму. Саркоплазматическая сеть в барабанных мышцах развита в несколько раз сильнее, чем в белых мышцах, в саркоплазме барабанных мышц в несколько раз выше содержание ионов кальция. Хорошо развитая саркоплазматическая сеть значительно увеличивает общую поверхность для метаболических процессов и позволяет иметь большие количества необходимых для работы мышц веществ. Каждую миозиновую нить в миофибриллах окружают 6 актиновых нитей. Внешний слой саркоплазмы в волокнах барабанных мышц широкий, в белых мышцах он практически не выражен. Высокая васкуляризация барабанных мышц придает им интенсивно красный цвет.

На примере средиземноморского карапуса *Carapis acus* установлено, что если в центральной части мышечного волокна миофибриллы прямые и тянутся параллельно длине волокна, то чем ближе они к периферии волокна, тем более спиралевидной становится их форма (рис. 18). Спиралевидная форма миофибрилл позволяет расположить большее число саркомеров, что в свою очередь увеличивает число актин-миозиновых связей и, следовательно, возможность развивать более высокое мышечное напряжение. Полагают также, что в спиралевидных миофибриллах сокращение саркомеров происходит не одновременно, а с неким отставанием по времени для прогрессивного усиления натяжения стенки плавательного пузыря. Спиралевидная форма миофибрилл может придавать им свойства пружины, что может быть важным для быстрого восстановления мышцами исходного положения после снятия мышечного напряжения. В барабанном механизме карапусовых отсутствуют мышцы-антагонисты, поэтому возврат стенки плавательного пузыря может происходить только за счет ее эластичности, внутреннего давления газа в пузыре, упругости

стенок брюшной полости или за счет упругости окружающих плавательный пузырь костных элементов.

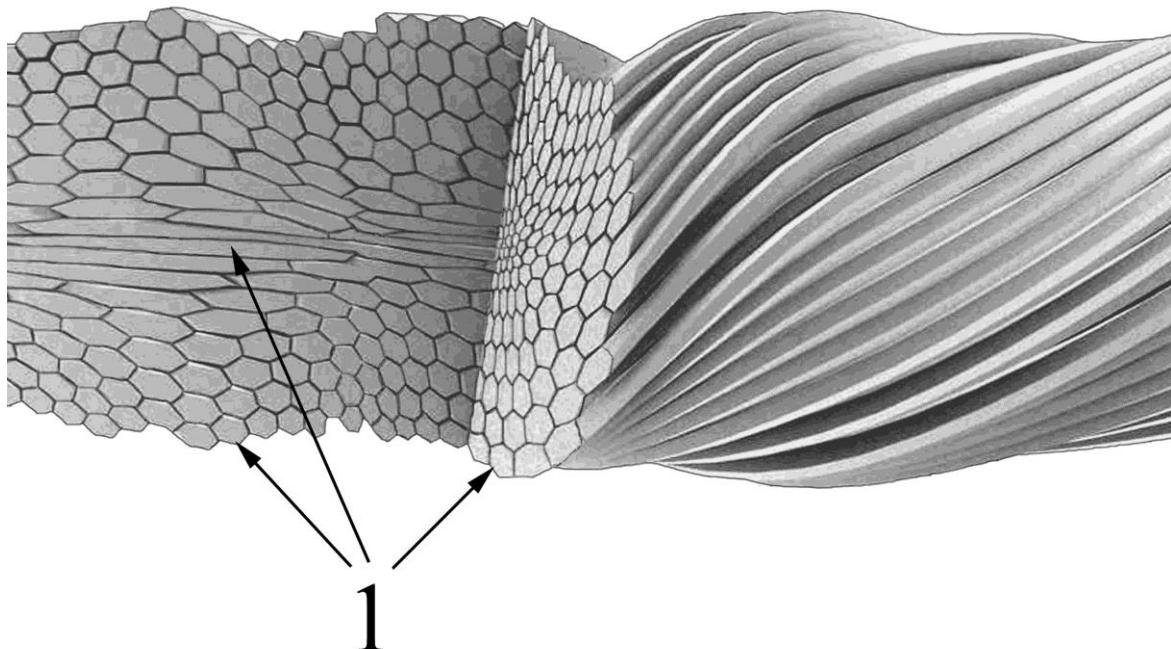


Рисунок 18. Продольное и поперечное сечение мышечного волокна барабанных мышц *Carapus acus*: 1 - миофибриллы (Parmentier et al., 2003b).

5.2.3. Иннервация и нервные центры

Иннервация барабанных мышц у разных видов рыб осуществляется разными нервами – затылочным (n. occipitalis), спинномозговыми (n.n. spinalis) или, как у некоторых рыб, блуждающим нервом (n. vagus) (рис. 19). Ветви этих нервов, подходящие к барабанным мышцам, называют звуковыми нервами (sonic nerve – анг.).

У рыб-жаб, шишечниковых (Monocentridae, отряд Bergyiformes – бериксообразные), рыб-белок, скорпеновых, морских петухов, рогатковых,

большеглазовых (Pempherididae), терапоновых, у разных семейств сомообразных иннервация мышц осуществляется одной или двумя парами миелинизированных затылочных нервов, гомологичных нижнеглоточному нерву (n. hypoglossus). Затылочные нервы иннервируют барабанные мышцы, в частности, у сомиков-галеихтов *Galeichthys* и вымпельных сомов *Bagre* (ариевые), у колючего платидора *Platydoras costatus* (броняковые), рыбы-жабы *Opsanus tau* и северной рыбы-мичмана *Porichthys notatus* (рыбы-жабы), рогатой рыбы-солдата *Sargocentron cornutum* (рыбы-белки), большеглаза-швенки *Pempheris schwenkii* (большеглазовые), мраморного морского окунька *Sebasticus marmoratus* (скорпеновые).

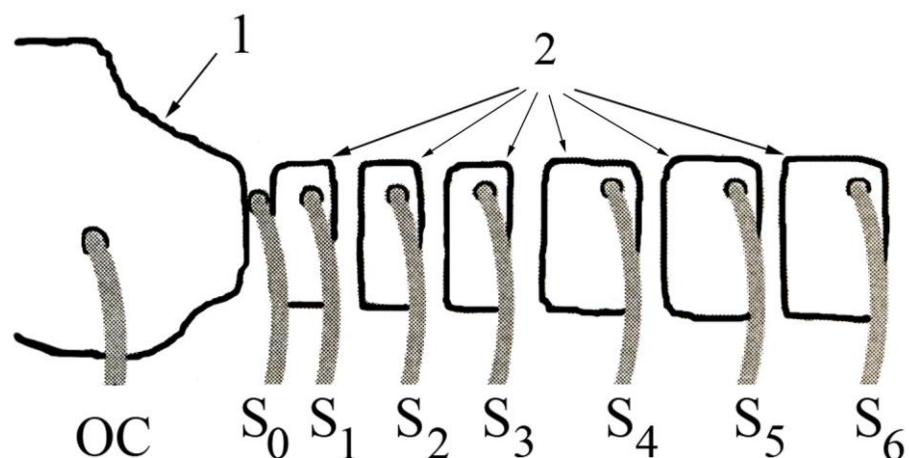


Рисунок 19. Нервы, иннервирующие барабанные мышцы рыб: ОС – затылочный нерв; $S_0, S_1, S_2, S_3, S_4, S_5, S_6$ – спинномозговые нервы нулевой, первый, второй и т.д.; 1 – череп, 2 – позвонки (Onuki, Somiya, 2007).

У харациновых, горбылевых, тресковых, солнечниковых и некоторых других рыб иннервация барабанных мышц осуществляется истинными спинномозговыми нервами, отходящими от спинного мозга через отверстия в позвонках. В иннервации участвуют не все, а лишь одна из ветвей спинномозговых нервов, которую, как и в случае с аналогичной ветвью

затылочного нерва, называют звуковым нервом. У горбылевых это нижняя ветвь спинномозгового нерва. У этих рыб звуковой нерв идет вдоль ребра соответствующего позвонка, а затем проходит через соединительнотканную оболочку, отделяющую внешние барабанные мышцы от гипоксиальной мускулатуры и тянется вниз по латеральной поверхности барабанных мышц (рис. 20). У пираньи *Pygocentrus nattereri* (харациновые) спинномозговые нервы проходят по стенке плавательного пузыря, а отходящий от них звуковой нерв ветвится и входит в мышцы с медиальной стороны (рис. 21).

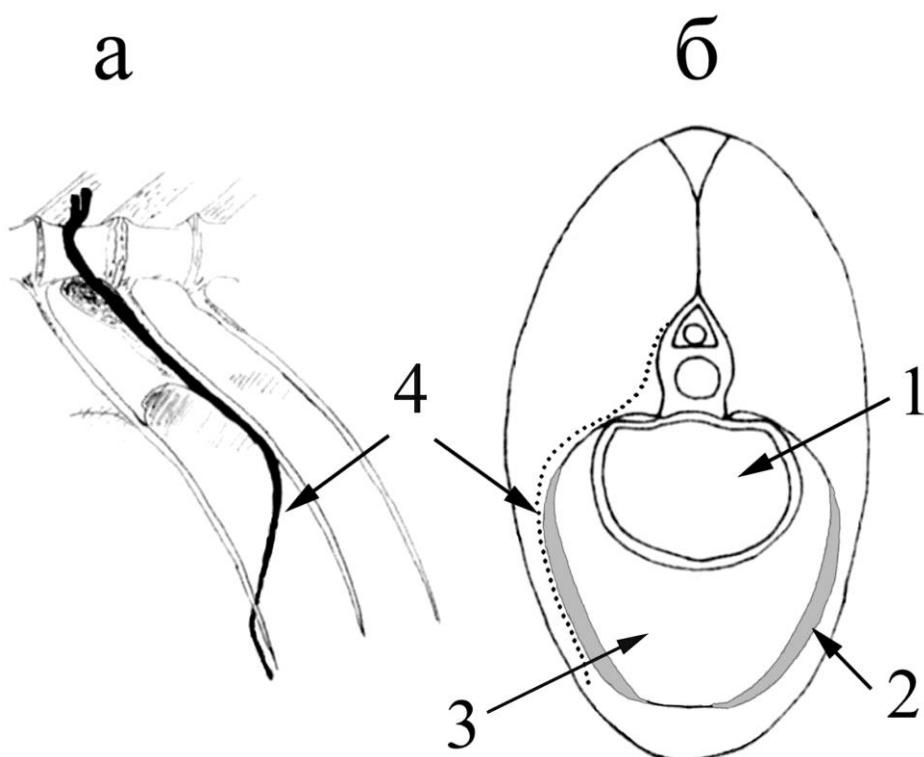


Рисунок 20. Звуковой нерв (нижняя ветвь спинномозговых нервов, иннервирующих барабанные мышцы) у обыкновенного крокера *Micropogon undulatus*: а – схема прохождения звукового нерва; б – схема прохождения звукового нерва на поперечном срезе. 1 – плавательный пузырь, 2 – барабанные мышцы, 3 – полость тела, 4 – место, где нерв проходит через соединительнотканную оболочку (фасцию), отделяющую гипоксиальную мускулатуру от барабанных мышц (Vance et al., 2002).

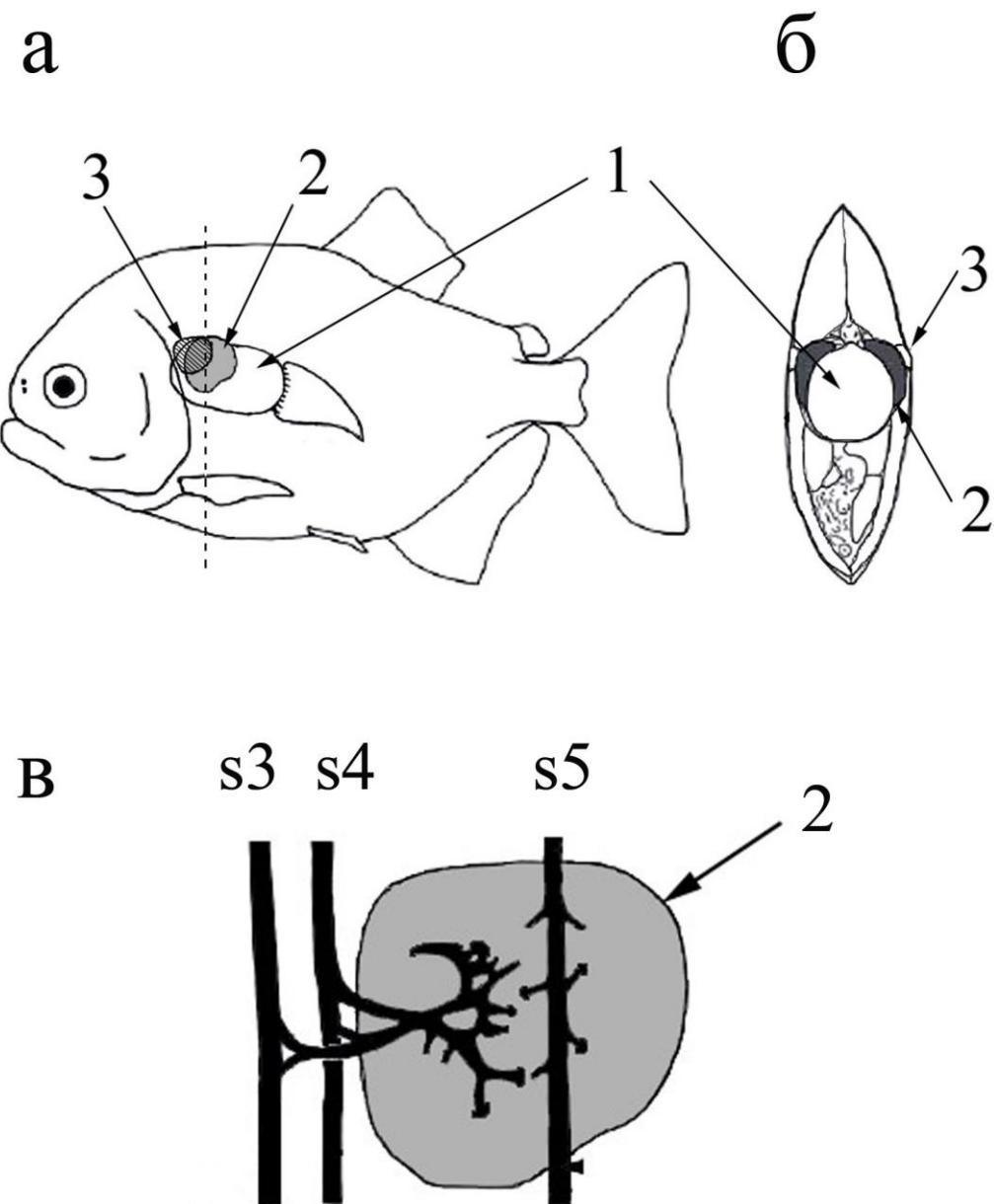


Рисунок 21. Расположение плавательного пузыря (1), барабанных мышц (2), бокового тулowiщного канала (3) и 3-го, 4-го и 5-го спинномозговых нервов (s_3 , s_4 s_5) у пираньи *Pygocentrus nattereri*: а – вид сбоку, б – поперечное сечение (пунктиром отмечено место поперечного сечения), в – вид на медиальную поверхность правой барабанной мышцы (Onuki et al., 2006).

Порядковые номера и число спинномозговых нервов, подходящих к барабанным мышцам, не совпадают у рыб разных семейств. У минтая *Theragra chalcogramma* (тресковые) в иннервации участают 6 пар спинномозговых нервов, с 3-ей по 8-ю, у обыкновенного солнечника *Zeus faber* (солнечниковые) – первые 4 пары, у пираньи *P. nattereri* (харациновые) – 3 пары, с 3-ей по 5-ю. Различия наблюдаются даже у близкородственных видов, например, среди горбылевых: у *Leiostomus xanthururus* барабанные мышцы иннервируют 4-5 пар спинномозговых нервов (с 4-5 по 9), у обыкновенного крокера *Micropogon undulatus* – 6-8 пар (с 3, 4-5 по 9-10), у серого горбыля *C. regalis* – 8-10 пар (с 3-4 по 11-12) (рис. 22). Межвидовая вариабельность числа спинномозговых нервов, иннервирующих барабанные мышцы у горбылевых, коррелирует с пропорциями тела рыб, размерами плавательного пузыря и зоны, покрытой барабанными мышцами. Внутривидовая вариабельность не связана с длиной или полом рыб, отсутствует также и осевая асимметрия этого признака.

У таких рыб, как чернобрюхий перистоусый сомик *Synodontis nigriventris* (перистоусые) и плоскоголовый сом-пимелодус *Pimelodus blochii* (пимелодовые), в иннервации барабанных мышц участвуют и затылочные нервы, и первые пары спинномозговых нервов. У скачущего бриеномира *Brienomyrus sp.* из клюворылых (Mormyridae) барабанные мышцы иннервирует блуждающий нерв.

Полагают, что разная иннервация барабанных мышц, за счет затылочных или спинномозговых нервов, связана с их происхождением. Если барабанные мышцы исходно принадлежат к аксиальной мускулатуре, они иннервируются спинномозговыми нервами. Если же барабанные мышцы представляют собой преобразованные мышцы плечевого пояса или мышцы головы, то в этих случаях их иннервация осуществляется за счет затылочных нервов. В целом, нельзя исключать и того, что иннервация барабанных мышц у всех рыб осуществляется, фактически, одними и теми же или близкими нервами. В разное время взгляды исследователей на то, что следует понимать под затылочными нервами, не совпадали. Так, согласно представлениям,

изложенным в классической работе Херрика по иннервации у костистых рыб¹³, первый спинномозговой нерв проходит через отверстие в затылочной части черепа и смешиается со спинно-затылочным и шейным нервами. Другие исследователи предлагают называть нервы, выходящие из затылочного отверстия, спинно-затылочными, либо затылочными, а выходящие из отверстий в позвонках – спинномозговыми (см. рис. 19).

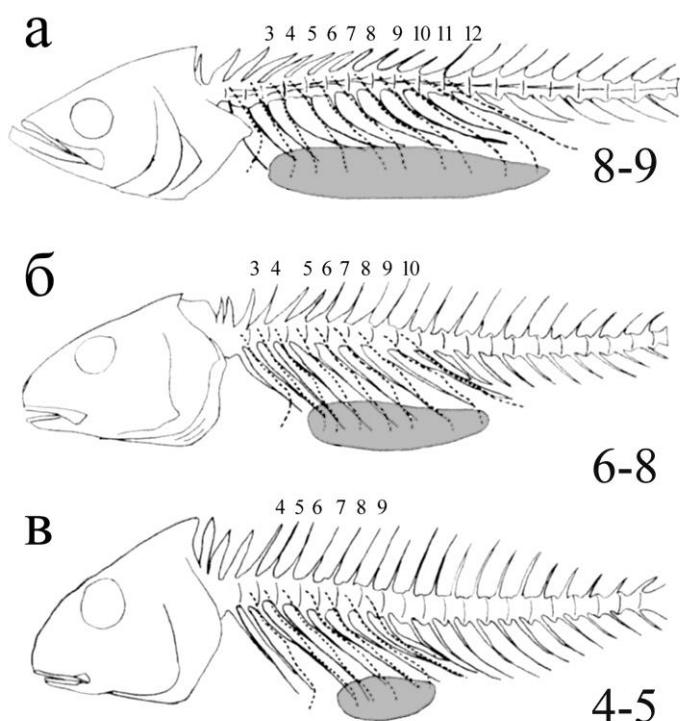


Рисунок 22. Иннервация барабанных мышц спинномозговыми нервами у горбылевых (Sciaenidae) с разными размерами барабанных мышц: а – серый горбыль *Cynoscion regalis*, б – обыкновенный крокер *Micropogon undulatus*, в – *Leiostomus xanthururus*. Затененная область – зона, плавательного пузыря, покрытая барабанными мышцами; мелкими цифрами отмечены пары спинномозговых нервов, которые могут участвовать в иннервации барабанных мышц; крупными цифрами указано общее число спинномозговых нервов, иннервирующих барабанные мышцы (Vance et al., 2002).

¹³ Herrick C.J. 1899. The cranial and first spinal nerves of menidia: a contribution upon the nerve components of the bony fishes // J. Comp. Neurol. V. 9. P. 153-455.

Звуковые нервы состоят из аксонов мотонейронов, тела которых формируют звуковые моторные ядра. Звуковые ядра у большинства рыб представляют собой парные структуры удлиненной формы, вытянутые в ростро-каудальном направлении. Располагаются звуковые ядра в каудальной части продолговатого мозга, если иннервация барабанных мышц происходит за счет затылочных нервов. У рыб-жаб звуковое моторное ядро непарное, располагается в продолговатом мозге на медиальной линии и частично простирается в начало спинного мозга. Если иннервация барабанных мышц осуществляется спинномозговыми нервами, то ядра располагаются симметрично в центральных рогах спинного мозга, занимая пространство между корешками соответствующих спинномозговых нервов или слегка выходя за эти границы. Так, у пираньи *P.nattereri* звуковые моторные ядра занимают пространство между корешками 2-й и 6-й пар спинномозговых нервов, тогда как иннервация барабанных мышц происходит за счет 3-5 пар спинномозговых нервов.

Иннервация барабанных мышц ипсилатеральная, т.е. правая и левая барабанные мышцы иннервируются соответственно за счет мотонейронов правого и левого звуковых ядер. У подавляющего числа исследованных видов рыб возбуждение мотонейронов происходит синхронно, что приводит к одновременному сокращению обеих барабанных мышц. Определенный режим работы мотонейронов обеспечивается управляющими сигналами, поступающими от расположенных рядом со звуковыми моторными ядрами пейсмекерных нейронов. От каждого из пейсмекерных нейронов аксоны подходят одновременно к мотонейронам правого и левого ядер, ритм активности пейсмекерных нейронов поддерживается постоянным благодаря нейронам центрального медуллярного ядра, расположенного впереди от звуковых моторных ядер (рис. 23). Вторичные слуховые центры (*torus semicircularis*) расположены в промежуточном мозге, где имеются нейроны, проявляющие необычайно высокую специфичность к звуковым сигналам со строго определенными межимпульсными интервалами. В спинном мозге работа

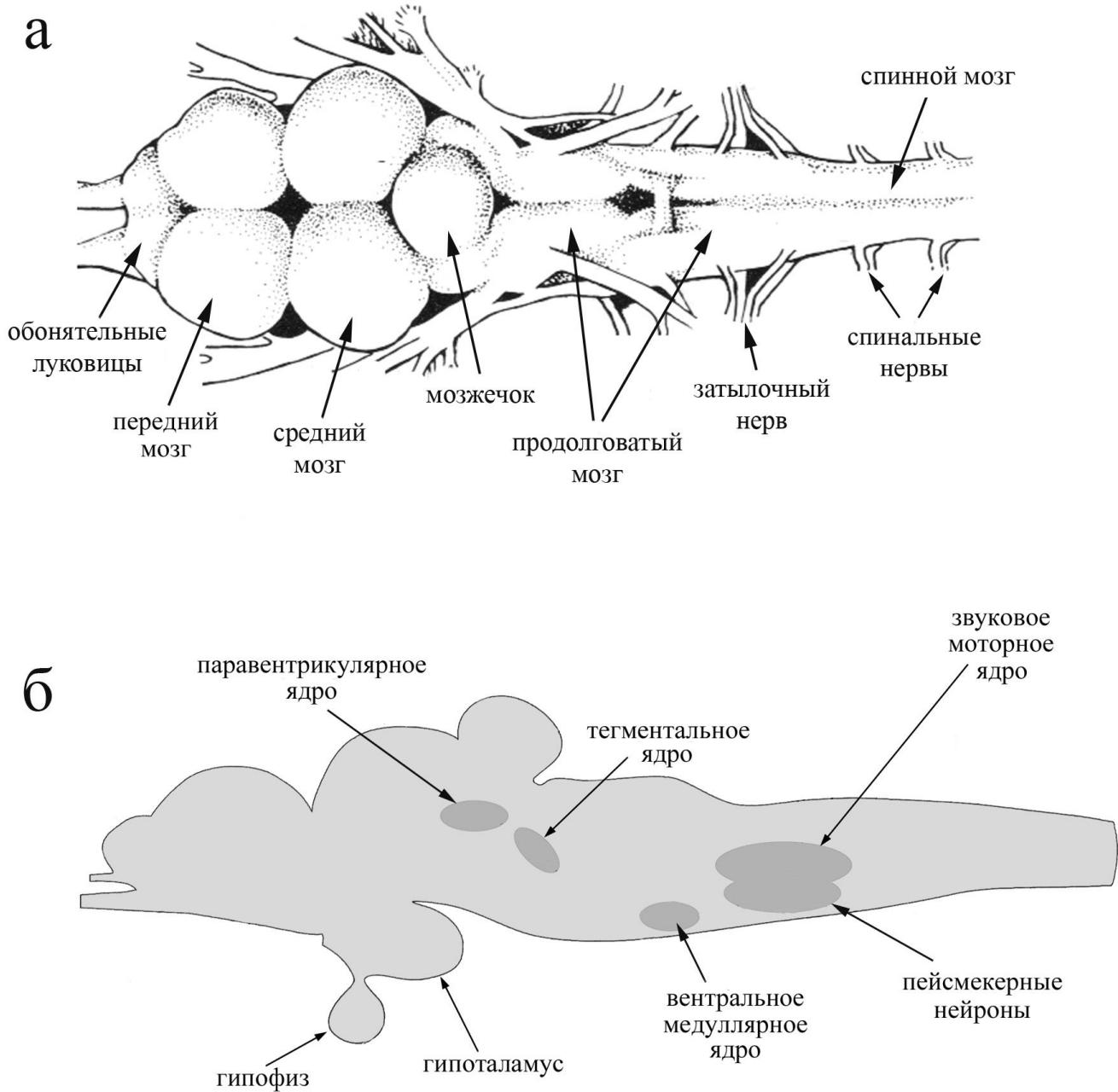


Рисунок 23. Головной мозг северной рыбы-мичмана *Porichthys notatus*: а – вид сверху, б – схема расположения первичных и вторичных звуковых центров (Bass, 1990, 1996).

располагающихся здесь двух симметричных, но прямо не связанных между собой звуковых моторных ядер регулируется премоторными нейронами, идущими от вышележащих центров. Регуляция работы моторных ядер необходима для синхронизации сокращений правой и левой барабанных мышц.

У рыб с непарным звуковым ядром (рыбы-жабы) синхронность работы барабанных мышц обеспечивается близостью мотонейронов друг к другу. Они фактически образуют единое звуковое ядро, связь между нейронами которого и обеспечивает синхронизацию сокращений барабанных мышц.

Общее число мотонейронов, миелинизированные аксоны которых иннервируют барабанные мышцы, различается у рыб разных семейств: у обыкновенного солнечника *Z.faber* (солнечниковые) число нервных волокон приближается к 1700, у мраморного морского окунька *Sebasticus marmoratus* (скорпеновые) их почти в 3 раза меньше – около 600, еще меньше у пираньи *P.nattereri* (харациновые) – около 150. Барабанные мышцы значительно отличаются от других мышц рыб по соотношению между числом мотонейронов и мышечных волокон. Так, у рыб-жаб в барабанных мышцах на 1 мотонейрон приходится в среднем около 340 мышечных волокон, тогда как в аксиальной мускулатуре у акул это соотношение составляет 1 : 60 для красных мышц и 1 : 30 для белых. Полагают, что каждая мышечная клетка в барабанных мышцах одновременно иннервируется аксонами нескольких моторных нервов и что, по-видимому, именно благодаря такой полинейронной иннервации становится возможной работа барабанных мышц с высокой частотой, когда последовательные мышечные сокращения вызываются нервыми импульсами, поступающими поочередно по разным звуковым нервам.

Проходя вдоль мышечных волокон, аксоны образуют с ними многочисленные синаптические контакты холинэргической природы, так называемые двигательные бляшки, или концевые пластинки, в среднем через каждые 100 $\mu\text{м}$ или меньше. Благодаря стремительно распространяющемуся по нервному волокну электрическому импульсу (потенциалу действия) (скорость около 7 м/с) происходит активация двигательных бляшек¹⁴ практически одновременно по всей длине мышечного волокна и синхронное сокращение всех его саркомеров.

¹⁴ Двигательная бляшка (концевая пластинка) – нервно-мышечное соединение на мышечном волокне в месте окончания аксона, функционирует как синапс с химической передачей.

5.2.4. Физиология мышечных сокращений

Барабанные мышцы способны к необычайно быстрым сокращениям. По этому показателю барабанные мышцы превосходят не только другие типы мышц рыб, но и мышцы остальных позвоночных животных. У рыбы-жабы *O.tai*, например, барабанные мышцы в норме совершают около 100 циклов в секунду, тогда как белые мышцы сокращаются с частотой не выше 12 Гц, красные мышцы – не выше 2.2 Гц. При таком ритме работы продолжительность одного мышечного цикла барабанных мышц у рыбы-жабы составляет около 10 мс. У серого горбыля *C.regalis* продолжительность сокращения барабанных мышц составляет около 3.5 мс, у поллимира *Pollimyrus isidori*, производящего звук частотой 330-400 Гц, продолжительность отдельного мышечного сокращения составляет рекордно малое время – от 3.0 до 2.5 мс. В мышечном цикле продолжительность сокращения всегда меньше, чем время расслабления мышцы. Например, у рыжей рыбы-белки *H.rufus* время сокращения и расслабления барабанных мышц составляет 5 мс и 12 мс.

Барабанные мышцы значительно лучше, чем другие мышцы, сохраняют способность к работе при повышенном ритме стимуляции. Судороги у них наступают при значительно более высоких частотах, чем у красных или белых мышц. У морского вымпельного сома *Bagre marinus* барабанные мышцы выдерживают сокращения с частотой в 150 Гц в течение 12 с и с частотой в 200 Гц в течение 3 с. У обыкновенной рыбы-белки *Holocentrus ascensionis* и групера *Epinephelus guttatus* судороги появляются при искусственной стимуляции мышц с частотой 150-170 Гц. При предельно высоких частотах барабанные мышцы начинают отзываться лишь на каждый второй импульс электрического тока или сокращаются нерегулярно, у каролинского морского петуха *P.carolinus* такая картина наблюдается при частотах свыше 400 Гц.

Каждое сокращение барабанных мышц приводит к возникновению отдельного звукового импульса. Это подтверждается при сравнении звука, генерируемого рыбами, и регистрируемой в этот момент электромиограммы

барабанных мышц. Звуковой импульс возникает примерно на 2.0 мс позже электрического потенциала действия, вызывающего мышечное сокращение. Все волокна в барабанной мышце сокращаются одновременно, т.е. пропуски циклов отдельными волокнами отсутствуют. Усилия, которые создаются в результате сокращений барабанных мышц, не велики, они почти на порядок ниже, чем у белых или красных мышц рыб. Например, у рыбы-жабы *O.tau* белые и красные мышцы создают усилия в 244 и 192 кН/м², а барабанные мышцы только 24 кН/м².

Способность барабанных мышц поддерживать высокую частоту сокращений в течение длительного времени обеспечивается за счет целого ряда структурных и физиологических адаптаций, повышающих скорость внутриклеточных потоков ионов кальция, регулирующих процессы сокращения и расслабления мышечного волокна. Быстрый обмен ионов кальция обеспечивается необычайно хорошо развитой саркоплазматической сетью – сложной системой пузырьков, трубочек и цистерн. На долю саркоплазматической сети приходится около 1/3 общего клеточного объема волокна. Одна часть этой системы ориентирована вдоль миофибрилл и сходна с эндоплазматической сетью в клетках других типов, другая часть ориентирована поперек мышечного волокна и образует так называемую Т-систему, обеспечивающую быстрое проведение ионов кальция с поверхности в глубь мышечного волокна. По сравнению с волокнами белых мышц Т-система в барабанных мышцах сильнее проникает в глубь мышечного волокна. Наличие развитой саркоплазматической сети делает возможным поддержание высокого уровня метаболизма клетки, повышает транспорт ионов кальция, скорость их выхода из саркоплазматической сети в саркоплазму и скорость их обратного потока из саркоплазмы в саркоплазматическую сеть. Скорость транспорта ионов кальция в барабанных мышцах на много выше, чем в любых других мышцах позвоночных животных.

Быстрая работа барабанных мышц возможна также благодаря присутствию в мышечных клетках большого количества глобуллярных пептидов

небольшой молекулярной массы (около 12 кДа) – парвальбуминов. Парвальбумины обладают высокой емкостью ионов кальция. В саркоплазме барабанных мышц находится большое число митохондрий, их доля может составлять до 4% объема мышечной клетки. Митохондрии образуют скопления вокруг миофибрилл и вблизи сарколеммы – клеточной оболочки, к которой подходят кровеносные капилляры. Высокое содержание гликогена и большое число митохондрий делают барабанные мышцы выносливыми и повышают их устойчивость к утомляемости. Самцы рыбы-жабы *O.tau* в период максимальной звуковой активности способны издавать призывные звуки типа «пароходный гудок» с частотой 10-12 звуков в минуту на протяжении нескольких часов, при этом длительность одного гудка составляет около 300 мс. Интенсивная работа барабанных мышц может приводить к истощению запаса ионов кальция в саркоплазме и к развитию признаков утомления – последовательному снижению усилия, создаваемого работающей мышечной клеткой, и, соответственно, к уменьшению амплитуды звуковых импульсов (рис. 24).

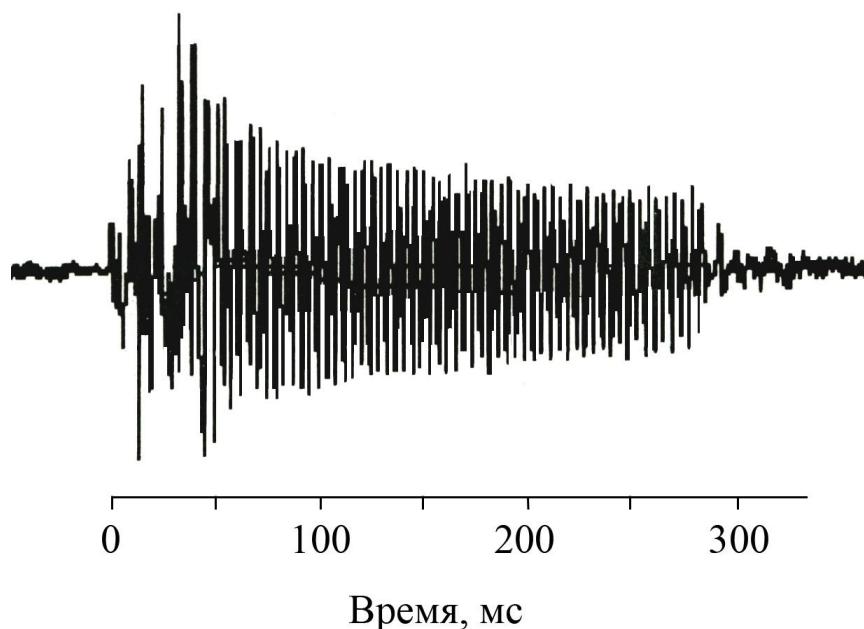


Рисунок 24. Осциллограмма призывного звука самца рыбы-жабы *Opsanus tau* (Barimo, Fine, 1998).

Энергетические затраты, связанные со звукопроизводством, у рыб относительно невелики. В эксперименте трудно обнаружить достоверное усиление потребления рыбами кислорода в момент генерации звука, по крайней мере, когда для производства звука используется барабанный механизм. У наземных животных уровень метаболизма во время вокализации возрастает многократно, в 10-20 раз, как, например, у некоторых насекомых и амфибий.

В целом, барабанные мышцы по своим биохимическим характеристикам совмещают в себе некоторые свойства белых и красных мышц рыб. Как и белые мышцы, способные к быстрым сокращениям и работающие в анаэробном режиме, барабанные мышцы обладают высокой АТФ-азной активностью и щелочной стабильностью, но отличаются от белых мышц высоким содержанием гликогена и большим числом митохондрий. Барабанные мышцы и красные мышцы похожи по содержанию гликогена и количеству митохондрий, однако в красных мышцах, выдерживающих длительный режим работы с небольшой нагрузкой, активность АТФ-азы невысокая, и этот фермент устойчив к низкому рН.

5.2.5. Синхронные и альтернативные сокращения

Обе барабанные мышцы, правая и левая, сокращаются одновременно практически у всех исследованных видов рыб, относящихся к разным систематическим группам – у северной рыбы-мичмана *P. notatus* и рыбы-жабы *O. tau* (рыбы-жабы), конгиопода *Congiopodus leucopaecilus* (конгиоподовые – Congiopodidae), у морского вымпельного сома *Bagre marinus* и галеихта *Galeichthys felis* (ариевые). В случае тональных звуков и синхронной работы барабанных мышц основная частота звука равна частоте сокращений мышц. У некоторых рыб наблюдается небольшое отставание или опережение сокращения одной из мышц относительно другой, что является причиной двойных (парных) импульсов, как, например, в звуках, издаваемых самцами

пикши *Melanogrammus aeglefinus* (тресковые) во время нереста (рис. 25). Несмотря на то, что интервал между двойными импульсами в звуках, издаваемых самцами на разных фазах нерестового поведения, может различаться почти в 10 раз, продолжительность двойного импульса и продолжительность интервала между отдельными импульсами в паре остаются постоянными (табл. 1).

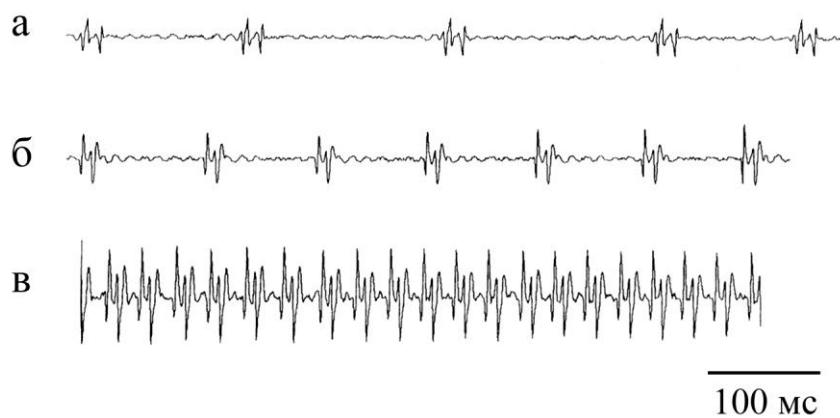


Рисунок 25. Осцилограммы нерестовых звуков самца пикши *Melanogrammus aeglefinus*: а – короткий медленный звук, б – длинный быстрый звук, в - гудение (Hawkins, Amorim, 2000).

Таблица 1. Основные акустические характеристики нерестовых звуков самца пикши *Melanogrammus aeglefinus* (Hawkins, Amorim, 2000).

Звук	Длительность звука, с	Число двойных (парных) импульсов в звуке	Длительность двойного импульса, мс	Интервал между двойными импульсами, мс	Интервал между импульсами, мс	Пиковая частота, Гц
Короткий медленный	0.8	3.8	25.5	397	13.5	253.5
Короткий быстрый	1.3	12.6	25.2	105.5	12.6	203.7
Длинный медленный	3.1	14.5	26.3	217.7	13.6	220.6
Длинный быстрый	9.0	58.5	24.9	87.7	12.0	197.2
Гудение	8.3	-	24.3	30.3	11.1	184.7

В совершенно ином, уникальном для рыб режиме работают барабанные мышцы у каролинского морского петуха *P.carolinus*. Правая и левая мышцы у каролинского морского петуха сокращаются не синхронно, а попеременно при этом средняя частота сокращений каждой из мышц совпадает. Это приводит к тому, что основная частота возникающего звука в 2 раза превышает частоту сокращений барабанных мышц. Так, во время генерации звука беспокойства каждая из мышц сокращается с частотой около 105 Гц, а частота звука равна 210 Гц. Звуки рыбы-жабы *O.tau* и конгиопода *C.leucophaeetus* имеют такую же основную частоту, что и звуки каролинского морского петуха, но она достигается за счет в 2 раза более высокого ритма синхронных сокращений правой и левой барабанных мышц. Интересно, что у обыкновенного морского петуха *Eutrigla gurnardus*, близкородственного каролинскому морскому петуху, обе барабанные мышцы сокращаются одновременно.

Синхронное сокращение обеих мышц позволяет рыбам создавать более высокие уровни звукового давления. При последовательных сокращениях мышц уровень звукового давления ниже. Это нежелательное следствие попеременной работы барабанных мышц – ослабление звука, компенсируется у каролинского морского петуха большими размерами барабанных мышц: у самцов их масса составляет 2% массы тела, а толщина – около 1.8% длины тела. Для сравнения, у самцов обыкновенного крокера *M.undulatus* доля барабанных мышц составляет 1.8% массы тела, у северной рыбы-мичмана *P.notatus* – 1.5% и у рыбы-жабы *O.tau* – около 1.3%. Однако у самцов серого горбыля *C.regalis* относительная масса барабанных мышц еще выше (3.2%), чем у каролинского морского петуха.

Возникновение звуковых импульсов детально прослежено с использованием лазерной и звукорегистрирующей техники. Сокращение и наступающее затем расслабление барабанной мышцы вызывает появление двух последовательных волновых циклов акустического давления, отличающихся своей структурой (рис. 26). В начале первого цикла, когда барабанная мышца

начинает сокращаться, боковые стенки плавательного пузыря смещаются внутрь, что создает повышенное давление внутри пузыря и отрицательное снаружи. Это приводит к формированию первого отрицательного пика на осциллограмме звукового импульса. Давление внутри плавательного пузыря вызывает движение вентральной стенки вниз и повышение внешнего давления, что на осциллограмме выглядит как первый основной пик, совпадающий по времени с максимумом скорости сокращения мышцы. Снижение скорости сокращения приводит к снижению амплитуды импульса, которая достигает нулевого уровня к моменту окончания мышечного сокращения. На этом первый цикл колебания звукового давления завершается.

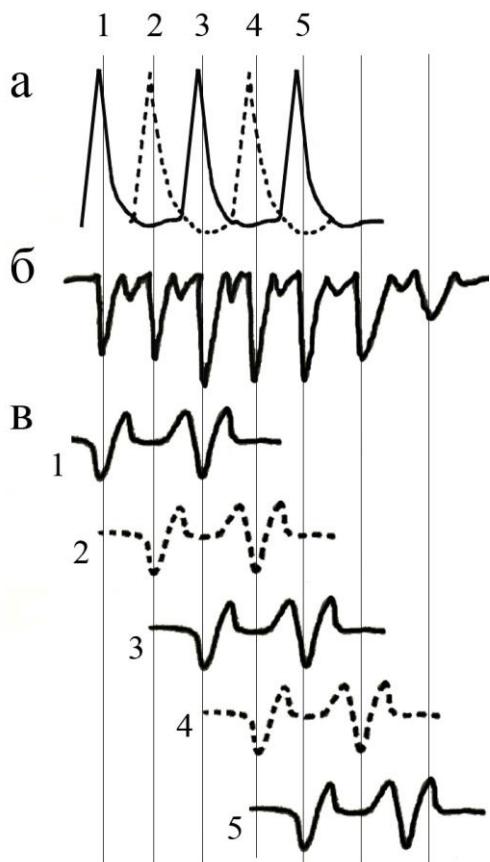


Рисунок 26. Схема изменения звукового давления и возникновения звуковых импульсов в результате последовательных сокращений правой (сплошная линия) и левой (пунктирная линия) барабанных мышц у каролинского морского петуха *Prionotus carolinus*: а – электромиограмма; б – осциллограмма, отражающая только снижение звукового давления; в – изменения звукового давления при

однократном сокращении и расслаблении барабанных мышц. 1, 2, 3, 4 и 5 – последовательные сокращения барабанных мышц (Connaughton, 2004).

После короткого периода стабильного состояния начинается второй цикл, связанный с расслаблением барабанной мышцы. Релаксация мышц приводит к обратным процессам: боковые стенки плавательного пузыря отклоняются наружу, что вызывает рост звукового давления. Затем из-за смещения нижней стенки плавательного пузыря вверх к исходному положению звуковое давление начинает снижаться. После остановки нижней стенки плавательного пузыря с небольшим отставанием по времени завершается движение боковой стенки наружу, что объясняет наличие на осциллограмме завершающего положительного максимума звука давления. Падение и рост звукового давления, происходящие во время второго цикла, совпадают по времени с падением и ростом звукового давления, происходящим во время первого цикла следующего сокращения этой же барабанной мышцы. При сопоставлении процессов роста и падения звукового давления, связанных с работой правой и левой барабанных мышц, не наблюдается одновременного развития полуциклов противоположного знака. Все это свидетельствует о хорошей согласованности работы правой и левой барабанных мышц. Такая скоординированность позволяет каролинскому морскому петуху генерировать звуковые импульсы максимальной амплитуды. Приведенная на рисунке 26 схема объясняет также последовательное увеличение амплитуды первых звуковых импульсов в серии и снижение амплитуды у последних импульсов.

5.2.6. Половой диморфизм и сезонные изменения

Барабанные мышцы у многих рыб имеют особи обоего пола, но у самцов они, как правило, развиты значительно лучше, чем у самок. У самцов атлантической трески масса барабанных мышц больше, чем у самок в 1.5 раза,

у большеглаза-швенки *Pempheris schwenkii* в 3 раза. У самцов скачущего поллимира *P.adspersus* барабанные мышцы больше, чем у самок в 5 раз по объему и в 2.5 раза по диаметру мышечных волокон. У рыбы-жабы *O.tau* мышечные волокна крупнее у самок, но у самцов в саркоплазме мышечных волокон в 3 раза больше митохондрий. У ошибия *Ophidion marginatum* половой диморфизм выражается в разном числе барабанных мышц – у самок их три пары, у самцов – две пары.

У большинства видов горбылевых рыб барабанные мышцы присутствуют только у самцов (серый горбыль *C.regalis*, спот *Leiostomus xanthurus*, красный горбыль *Sciaenops ocellatus*, звездчатый стеллифер *Stellifer lanceolatus*, серебристая бэрдиелла *Bardiella chrysoura*). Однако у некоторых видов этого семейства барабанные мышцы имеются и у самцов и у самок (обыкновенный крокер *M.indulatus*, белая пеннахия *Pennahia argentata*, белая нибяя *Nibea albiflora*, обыкновенный серебристый горбыль *Argyrosomus regius*, серебристый горбыль *A.argentatus*). У принадлежащих к семейству горбылевых королевских горбылей *Menticirrhus spp.* барабанные мышцы отсутствуют и у самок и у самцов, плавательный пузырь у них либо сильно редуцирован, либо отсутствует.

Половой диморфизм по размеру барабанных мышц выражен наиболее сильно в том случае, если способность к вокализации присуща особям лишь одного пола, обычно самцам. Если звуки генерируют и самцы и самки, то различия менее заметны. Так, у каролинского морского петуха самцы и самки издают одинаковые по акустическим характеристикам звуки, поэтому барабанные мышцы у них близки по относительным размерам: у самцов на их долю приходится около 2.0% массы тела, у самок – 1.7%.

Размеры и состояние барабанных мышц не остаются постоянными в течение года, для них характерна хорошо выраженная сезонная динамика. Например, у самцов серого горбыля *C.regalis* с приближением нерестового периода происходит гипертрофия барабанных мышц: толщина мышц увеличивается в 2 раза, масса – в 3, ширина и длина мышц не изменяются.

Поперечный диаметр каждого мышечного волокна увеличивается почти в 2 раза за счет увеличения размера миофибрилл, саркоплазматической сети, центральной и периферической саркоплазмы. После завершения нереста мышцы постепенно атрофируются (рис. 27). Вместе с размерами мышц изменяется их окраска: из темно-красных при максимальных размерах они вначале становятся темно-розовыми, затем последовательно приобретают светло-розовую и темно-желтую окраску и, наконец, становятся полупрозрачными.

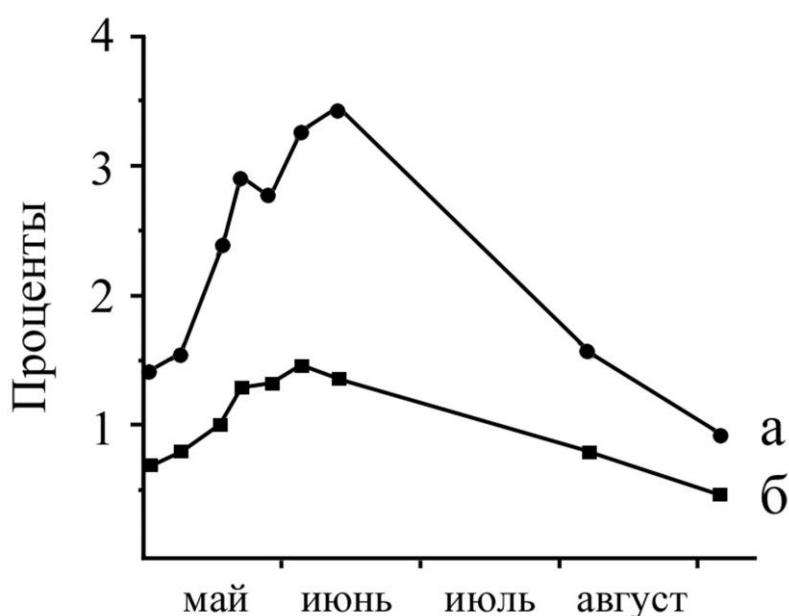


Рисунок 27. Сезонные изменения относительной массы (1, % массы тела) и толщины (2, % общей длины тела, TL) барабанных мышц у самцов серого горбыля *Cynoscion regalis* (Sciaenidae) (Connaughton, Taylor, 1994).

Похожие по характеру сезонные изменения барабанных мышц происходят у многих видов рыб. У самцов пикши *M.aeglefinus* барабанные мышцы увеличиваются более чем в 2 раза к началу нерестового сезона. Гипертрофия мышц происходит из-за повышения уровня андрогенов, вызываемого, в свою очередь, сезонными изменениями фотопериода и

температуры воды. Введение тестостерона (импланты) самцам серого горбыля, находящимся вне репродуктивного периода, вызывает изменения барабанных мышц, аналогичные преднерестовым – увеличение размеров почти в 2.5 раза в течение 3 недель. Таким же способом удается вызвать длительную задержку (на 4 месяца) атрофии барабанных мышц, которая в норме наступает уже в конце периода размножения.

У северной рыбы-мичмана *P. notatus* размеры плавательного пузыря и барабанных мышц к началу репродуктивного периода увеличиваются только у самцов, охраняющих свои гнездовые участки и генерирующих длительные призывные звуки, тогда как у нетерриториальных самцов и у самок размеры барабанных мышц не изменяются. У территориальных самцов относительная масса барабанных мышц становится в 6 раз больше, чем у самок, а абсолютная масса – в 25 раз. Такой рост барабанных мышц вызывает 11-кетотестостерон, повышенный уровень которого в начале репродуктивного периода наблюдается только у территориальных самцов. У нетерриториальных самцов и самок удается обнаружить лишь следовые количества этого гормона. У территориальных самцов барабанные мышцы не только крупнее по массе, но в них в 4 раза больше мышечных волокон, которые в 5 раз крупнее по диаметру, чем у самок и нетерриториальных самцов, генерирующих лишь относительно короткие и низкоамплитудные звуки. Миофибриллы барабанных мышц территориальных самцов становятся тоньше, а доля клеточного объема, приходящегося на саркоплазму, возрастает; в миофибриллах расширяется почти в 20 раз так называемая Z-зона, где крепятся нити сократительного белка актина, становится необычайно большим количество митохондрий. В несколько раз увеличивается разветвленность подходящих к волокнам аксонов, в несколько раз становятся крупнее тела у мотонейронов, управляющих работой барабанных мышц. Глубокие структурные изменения в звукогенераторном аппарате территориальных самцов связаны с каскадом преобразований в гормональной системе рыб: высвобождением гонадотропин-релизинг гормона нейросекреторными клетками в преоптической области

переднего мозга, секрецией гонадотропинов в гипофизе и тестостерона в гонадах. У самок и у быстро достигающих половой зрелости нетерриториальных самцов подобные изменения не происходят, после созревания такие самцы сохраняют свой морфотип в течение всего онтогенеза. Аналогичные изменения мышечных волокон происходят и у самцов рыб-жабы *O.tau*, серого горбыля *C.regalis*. Параллельно с ростом размеров барабанных мышц изменяется и их биохимический состав. В них повышается концентрация протеинов и резко снижается содержание основных энергетических компонентов клетки – липидов и гликогена, быстро расходуемых в это время в связи с интенсивной звукогенерацией.

Благодаря перечисленным структурным и биохимическим изменениям барабанные мышцы способны работать в напряженном режиме в период, когда звуковая активность рыб достигает максимума. Увеличение размера барабанных мышц, в частности, размера мышечных волокон, позволяет мышцам развивать большие усилия, а рыбам производить более сильные звуки (рис. 28, табл. 2). Полагают, что благодаря утончению миофibrилл и

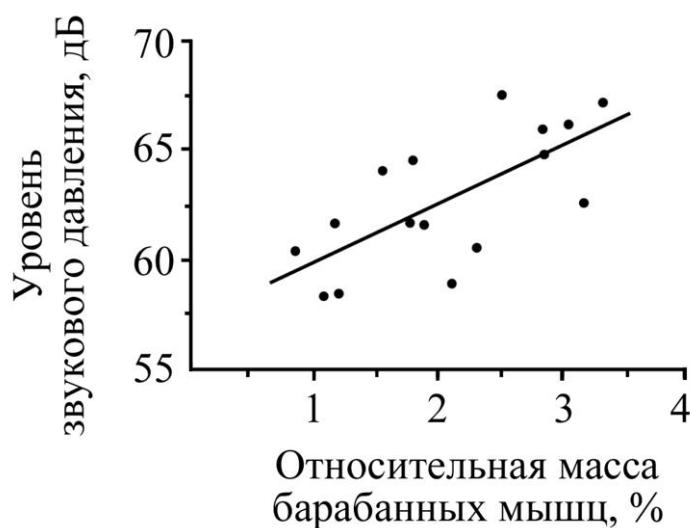


Рисунок 28. Зависимость уровня звукового давления звуков (в дБ относительно 20 μ Па) от массы барабанных мышц (% массы тела) у самцов серого горбыля *Cynoscion regalis* (Connaughton et al., 1997).

увеличению за счет этого относительной поверхности соприкосновения с саркоплазмой достигается не только большая скорость мышечных сокращений, но и их меньшая утомляемость за счет лучшего обеспечения глюкозой и кислородом и вывода молочной кислоты и углекислоты. Кроме того, относительно большой объем саркоплазмы позволяет иметь большее число митохондрий, обеспечивающих высокие энергетические потребности интенсивно работающих мышц.

Таблица 2. Влияние размера рыб, сезонных изменений размера барабанных мышц и температуры воды на акустические параметры звука беспокойства у серого горбыля *C. regalis*.

Действующий фактор	Частота импульсов в звуке	Уровень звукового давления	Доминирующая частота	Длительность импульса
Увеличение размера рыб	не изменяется	возрастает	снижается	возрастает
Увеличение размера барабанных мышц	не изменяется	возрастает	не изменяется	возрастает слабо
Повышение температуры воды	возрастает	возрастает	возрастает	снижается

Важно подчеркнуть, что, несмотря на гипертрофию барабанных мышц, такие акустические характеристики издаваемых рыбами звуков, как интервал между импульсами, число импульсов в звуке и доминирующая частота, не изменяются (табл. 2). Таким образом, преобразования, связанные с нерестовым периодом, затрагивают в основном периферию аппарата звукогенерации, а не центральные отделы, регулирующие его работу.

5.2.7. Плавательный пузырь

Плавательный пузырь представляет собой полифункциональную структуру, он имеет непосредственное отношение не только к звукопроизводству, но и к регуляции плавучести рыб, к дыханию, слуховой рецепции. Плавательный пузырь может быть довольно крупным, у скачущего поллимира *P.adspersus*, например, на его долю приходится около 5% объема тела, причем относительная величина плавательного пузыря одинакова и у самцов и самок, несмотря на резкие различия между полами по степени развития барабанных мышц. Относительный объем плавательного пузыря по мере роста рыб сохраняется постоянным, но изменяется в результате сокращений барабанных мышц – увеличивается, если сокращаются внешние барабанные мышцы и уменьшается при сокращении внутренних барабанных мышц. Заметное изменение объема плавательного пузыря за счет создающих небольшие усилия барабанных мышц достигается благодаря тому, что внутреннее давление газа в плавательном пузыре не на много превышает окружающее гидростатическое давление. После расслабления внешние барабанные мышцы возвращаются в исходное состояние за счет пружинного эффекта ребер, отростков позвонков или других структур, к которым эти мышцы крепятся. Внутренние барабанные мышцы после снятия напряжения принимают исходное состояние за счет эластичности стенок плавательного пузыря.

Форма и размеры плавательного пузыря у рыб широко варьируют, даже у близкородственных видов¹⁵. У рыб многих видов плавательный пузырь имеет выросты и внутренние перегородки, или диафрагмы (мембранны), образуемые за счет внутренней оболочки пузыря и разделяющие плавательный пузырь на две или большее число камер или отделов. По центру перегородок обычно имеется небольшое окруженное гладкой мускулатурой отверстие, через которое

¹⁵ Межвидовая вариабельность морфологии плавательного пузыря сильно выражена, у горбылевых, например, она используется для систематики этой группы.

наполняющий плавательный пузырь газ может переходить из одного отсека в другой (см. рис. 14). Существовало предположение, опровергнутое в последствии экспериментально, что звуки у рыб с таким пузырем возникают при прохождении газа через это отверстие при сокращениях барабанных мышц и быстрых изменениях объема соответствующего отдела плавательного пузыря.

Общепринятой в настоящее время является точка зрения, согласно которой звук возникает за счет вибрации (колебаний) стенок плавательного пузыря, вызываемой сокращениями барабанных мышц. Плавательный пузырь как колебательная система имеет и собственные колебания, частота которых коррелирует с его размерами. Длительное время считалось, что возникающий звук усиливается за счет резонанса, наступающего при приближении частоты вынужденных колебаний, вызываемых барабанными мышцами, к собственной частоте плавательного пузыря. Однако утверждение о функционировании плавательного пузыря в качестве резонатора звука является спорным, справедливость такого утверждения подвергается сомнению на том основании, что плавательный пузырь представляет собой высоко демпфированную структуру¹⁶, обладающую очень слабыми возможностями для усиления звука за счет резонанса и длительного поддержания вибрации стенок. Параллельная регистрация электромиограммы и осцилограммы звука показывает, что генерация звукового импульса происходит лишь при быстрых движениях стенок плавательного пузыря. Считается, что именно высокая демпфированность плавательного пузыря послужила причиной, вызвавшей появление мышц, совершающих необычайно быстрые сокращения. Такое свойство плавательного пузыря делает барабанный звукогенераторный комплекс более управляемым, способным почти мгновенно отзываться на управляющие сигналы звуковых центров, регулирующих работу барабанных мышц. Если бы плавательный пузырь представлял собой низко демпфированную структуру, то звукогенераторная система была бы

¹⁶ Демпфирование – подавление акустических колебаний, приводящее к их быстрому затуханию. Демпфирующие свойства плавательного пузыря, предотвращающие длительную вибрацию его стенок, обеспечиваются главным образом окружающими пузырь тканями.

инерционной и из-за высокой латентности была бы неспособной к быстрым изменениям режима своей работы.

Экспериментальные данные, полученные на примере пресноводного бычка *Padogobius martensi*, показывают, что после удаления воздуха из плавательного пузыря рыб основные спектральные характеристики звука не изменяются, но амплитуда звука несколько снижается. Интересно, что бычки, не имеющие плавательного пузыря, например, *P. nigricans*, производят звуки, близкие по структуре и по интенсивности звукам бычков *P. martensi*, у которых плавательный пузырь присутствует. У рыб-жаб удаление воздуха из плавательного пузыря делает звуки более глухими и низкими по амплитуде, но слышимыми даже после полного удаления воздуха.

Форма плавательного пузыря и место расположения или прикрепления к нему барабанных мышц влияет на распространение звуков. Эта важная особенность была установлена на примере рыбы-жабы *O.tau*, у которой плавательный пузырь имеет своеобразную, близкую к сердцевидной форме. Две доли пузыря обращены вперед и смыкаются друг с другом в средней его части (см. рис. 14). Латеральную и вентральную поверхность плавательного пузыря охватывают барабанные мышцы, которые соединяются сзади по каудальной линии. Ростро-медиальная поверхность плавательного пузыря свободна от мышц, нет мышц и на медиальном участке дорсальной и вентральной поверхности плавательного пузыря. Измерения, выполненные в природных условиях, показали, что производимый самцами рыбы-жабы звук типа «пароходный гудок» распространяется не равномерно, а частично фокусируется, что создает вокруг рыбы направленное назад билатерально симметричное звуковое поле. На расстоянии 1 м перед рыбой давление звука на несколько децибел ниже, чем за ней (отличие на 6 дБ означает 2-кратную разницу абсолютных величин звукового давления) (рис. 29). Предполагается, что при таком направлении звука близко расположенные к плавательному пузырю слуховые рецепторы саккулярного отолитового органа лучше защищены от функциональных перегрузок, вызываемых громкими звуками

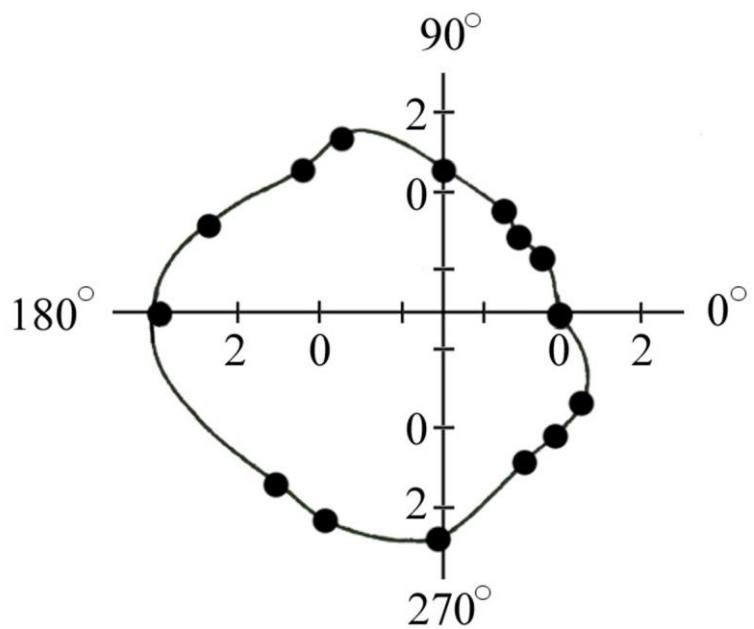


Рисунок 29. Форма акустического поля, создаваемого вокруг самца рыбы-жабы *Opsanus tau*, издающего призывные звуки типа «пароходный гудок». Точками показан уровень звукового давления на расстоянии 1 м от рыбы в горизонтальной плоскости, условно за 0 дБ принят уровень звукового давления на расстоянии в 1 м перед рыбой. 0°, 180°, 90° и 270° – соответственно впереди, сзади, слева и справа от рыбы (Barimo, Fine, 1998).

рыб. Расположение барабанных мышц на плавательном пузыре рыбы-жабы указывает также на то, что сокращение мышц и распространение звука происходит преимущественно в горизонтальной плоскости, что важно для акустической коммуникации этих донных рыб, располагающихся в прибрежье приблизительно на одном и том же горизонте. Согласно наблюдениям некоторых исследователей рыбы-жабы во время вокализации усиливают наполняемость плавательного пузыря газом, что повышает его жесткость и влияет на распространение звуков.

5.2.8. Боковые туловищные каналы

Акустические колебания, возникающие в результате вибрации стенок плавательного пузыря, с некоторыми потерями передаются через тело рыб в воду. Снижение потерь излучаемой энергии у ряда видов рыб достигается за счет прохождения колебаний по двум боковым туловищным каналам, обладающим особыми акустическими свойствами. Каналы образуют своеобразные «звуковые окна», которые облегчают выход акустических колебаний в окружающее рыб пространство. У обыкновенного солнечника *Z.faber* и у пираньи *P.nattereri* боковые туловищные каналы отходят к поверхности тела от рострального участка плавательного пузыря, покрытого барабанными мышцами (см. рис. 21). Если здесь удалить кожу, а затем и заполняющую канал жироподобную ткань, то на дне его обнажаются темно-красные барабанные мышцы. У обыкновенного солнечника боковые туловищные каналы имеют треугольное сечение.

5.2.9. Барабанные звуки

Звуки, издаваемые с помощью барабанных мышц, отличаются от других звуков рыб тем, что они могут быть тоническими, когда кроме основной частоты имеются несколько кратных ей по частоте узкополосных гармоник. Их возникновение, как полагают, скорее связано с внешними факторами, чем со структурой или иными особенностями плавательного пузыря. Амплитуда гармоник обычно слабее, однако в барабанных звуках некоторых рыб максимальная энергия второй или третьей гармоники выше, чем у основной частоты. Основная частота в тонических барабанных звуках небольшая, от нескольких десятков герц до нескольких сотен герц, она определяется частотой сокращений барабанных мышц. У атлантической трески и черного каменного окуня *Centropsis striata* она равна 100-200 Гц, несколько выше у рыбы-жабы

O.tai и средиземноморской рыбы-жабы *Halobatrachus didactylus* – до 250-300 Гц. Барабанные звуки с более высокой основной частотой встречаются редко. Частота гармоник обычно не превышает 500-800 Гц, их число варьирует от одной до 3-4, иногда больше. Так, звуки беспокойства, издаваемые самцами и самками каролинского морского петуха, имеют основную частоту около 205 Гц и две гармоники с частотами приблизительно в 400 и 600 Гц, у пираньи *P.nattereri* число гармоник в звуке достигает 5 (рис. 30). В сложном звуке обыкновенной американской рыбы-жабы *O.beta* тональный компонент, имеющий 2 гармоники и напоминающий уханье (hoots), следует за ворчанием (grunts) – негармоническим и более широкополосным компонентом. В барабанных звуках горбылевых рыб гармоники отсутствуют, частота звуков охватывает интервал от 100 до 1000 Гц с максимальной амплитудой в диапазоне 250-600 Гц. Частота негармонических барабанных звуков не соответствует той частоте, с которой сокращаются барабанные мышцы у горбылевых рыб (25-50 Гц) и определяется, как считают, длительностью мышечного сокращения.

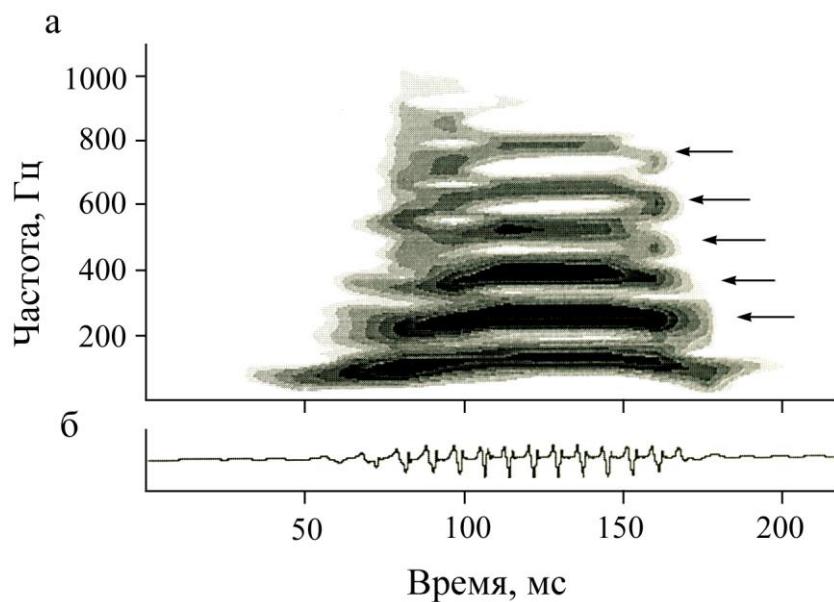


Рисунок 30. Сонограмма (а) и осциллограмма (б) барабанного звука, издаваемого пираньей *Serrasalmus nattereri*. Стрелками указаны гармоники (Ladich, 1999).

У большинства видов рыб барабанные звуки представляют собой серии из нескольких до нескольких десятков звуковых импульсов, амплитуда которых закономерно увеличивается и достигает максимальной величины обычно к 4-6 импульсу. Продолжительность барабанных звуков варьирует от нескольких десятков до нескольких сотен миллисекунд. У каролинского морского петуха барабанные звуки относительно короткие, в среднем около 63 мс, у рыбы-жабы *O.tai* они делятся от 175 до 410 мс, у серого горбыля – до 500 мс. Барабанные звуки северной рыбы-мичмана имеют максимальную длительность – до нескольких минут и даже до нескольких десятков минут. Продолжительность звуков служит для рыб важной характеристикой. Например, проигрывание записи нормального по продолжительности призывного звука самца рыбы-жабы привлекает к источнику готовых к нересту самок и вызывает ответную вокализацию у располагающихся поблизости других самцов. Звуки, искусственно укороченные до 200 мс, ответных реакций у рыб не вызывают. Частота испускания звуков у рыбы-жабы в период максимальной звуковой активности равна 15 звукам в минуту, что при средней продолжительности звука в 300 мс составляет суммарную продолжительность вокализации около 4.5 с/мин. Большую часть времени рыбы-жабы издают звуки намного реже, 1-2 раза в минуту.

Барабанные звуки у многих рыб сильные и могут быть слышны даже над водой. Так, звуки сомика *Doras* человек может услышать на расстоянии в несколько десятков метров (100 футов) от аквариума. Уровень звукового давления в воде в 1 м от вокализирующего самца рыбы-жабы составляет в среднем около 130 дБ (относительно 1 μ Pa). Уровень звукового давления в 10 см от самца серого горбыля составляет 74 дБ (относительно 20 μ Pa). Именно благодаря силе барабанных звуков способность рыб звучать была известна еще в античные времена, а некоторые из этих рыб получили свои названия – барабанщики, крокеры, ворчуны.

В целом, барабанные звуки по своим спектральным или времененным характеристикам близки у рыб с внутренними, внешними, прямыми или

непрямыми барабанными мышцами. Отличия связаны главным образом с видовой принадлежностью рыб. Звуки рыб разных видов отличаются по основной частоте, числу импульсов и числу гармоник, по продолжительности и амплитуде. Человеку они чаще всего напоминают барабанный бой или грохот, иногда быстрые удары молотка, скрип петель, визг дрели, шипение, мурлыканье, свист, кваканье и т.п. Звуки рыбы-жабы сравнивают с пароходной сиреной. Обычная в тихоокеанских прибрежных водах у берегов Северной Америки северная рыба-мичман *P.notatus*, так же как и рыба-жаба *O.tau* относящаяся к семейству рыб-жаб, издает характерное жужжение или гудение. Самцы серого горбыля *C.regalis* при беспокойстве производят стаккато, напоминающее пулеметную очередь (bursts) – звук, представляющий собой последовательность в среднем из 6-10 звуковых импульсов продолжительностью по 3.5 мс и пиковой частотой около 540 Гц, повторяющихся с частотой около 20 Гц.

Большинство рыб неспособны изменять частоту барабанных звуков, однако у некоторых видов частотная модуляция звука наблюдается, например, у броняковых и пимелодовых сомов, у пикши *M.aeglefinus*. Поллимир *Pollimyrus isidori* способен модулировать звук типа “стоны” (moans) как в сторону увеличения, так и уменьшения частоты.

5.3. Струнный механизм

Этим редким способом генерации звука обладают рыбы, принадлежащие к семейству гурамиевых (Osphronemidae). Наиболее исследована генерация звуков у видов рода карликовые гурами *Trichopsis* – ворчащего гурами *T.vittata*, карликового гурами *T.rumilla*, *T.schalleri*. В плечевом поясе гурами имеется хорошо развитая поверхностная приводящая мышца (*musculus superficialis adductor*), идущая от кляйтрума к 4-му и 5-му лучам грудного плавника. Задняя часть мышцы переходит в пару крупных сухожилий, проходящих рядом с

выступами на основаниях 2-го и 3-го лучей. Сокращение поверхностной приводящей мышцы вместе с другими мышцами плавника вызывает движение плавника вперед, во время которого основания плавниковых лучей отклоняют натянутые сухожилия в сторону. За несколько мгновений до того, как лопасть плавника достигнет максимально возможного рострального положения, оба сухожилия срываются с расширенных оснований. Вибрация сухожилий вызывает характерный двойной широкополосный звуковой импульс (рис. 31).

Гурами издают звуки во время поочередных взмахов грудными плавниками, в это время частота биения плавниками увеличивается в 3 раза, наблюдается вибрация тела. В результате быстрых биений грудными плавниками возникает серия из нескольких двойных импульсов. У взрослых ворчащих гурами одиночные импульсы возникают редко. При перерезке обоих сухожилий в одном из плавников звук возникает только при движениях неоперированного плавника или после регенерации поврежденного сухожилия. Перерезка одного из увеличенных сухожилий в плавниках приводит к тому, что рыбы производят звуки, состоящие только из одиночных звуковых импульсов.

Звук гурами напоминает «карканье» или «ворчание» (croaks) и объясняет название этих рыб. Звуки уразных гурами отличаются по числу двойных импульсов, длительности межимпульсного интервала и амплитуде, а также по числу производимых серий и их продолжительности. Так, звуки лялиуса *Colisa lalia* намного короче, чем у представителей рода *Trichopsis*. Звуки гурами, в частности ворчащего гурами, различимы невооруженным ухом человека. Наиболее сильные звуки, превышающие на 8-9 дБ звуки других гурами, издает карликовый гурами *T. rutila*.

Эксперименты с интактными и оперированными самцами гурами показывают, что генерация звуков повышает вероятность победы самца над близким по размерам соперником. Замечено также, что звуки часто предваряют собственно стычку между противниками, что дает основание считать, что, обмениваясь звуками, соперники могут оценивать потенциальные возможности друг друга. Возможно, это объясняет кажущуюся необоснованно высокой

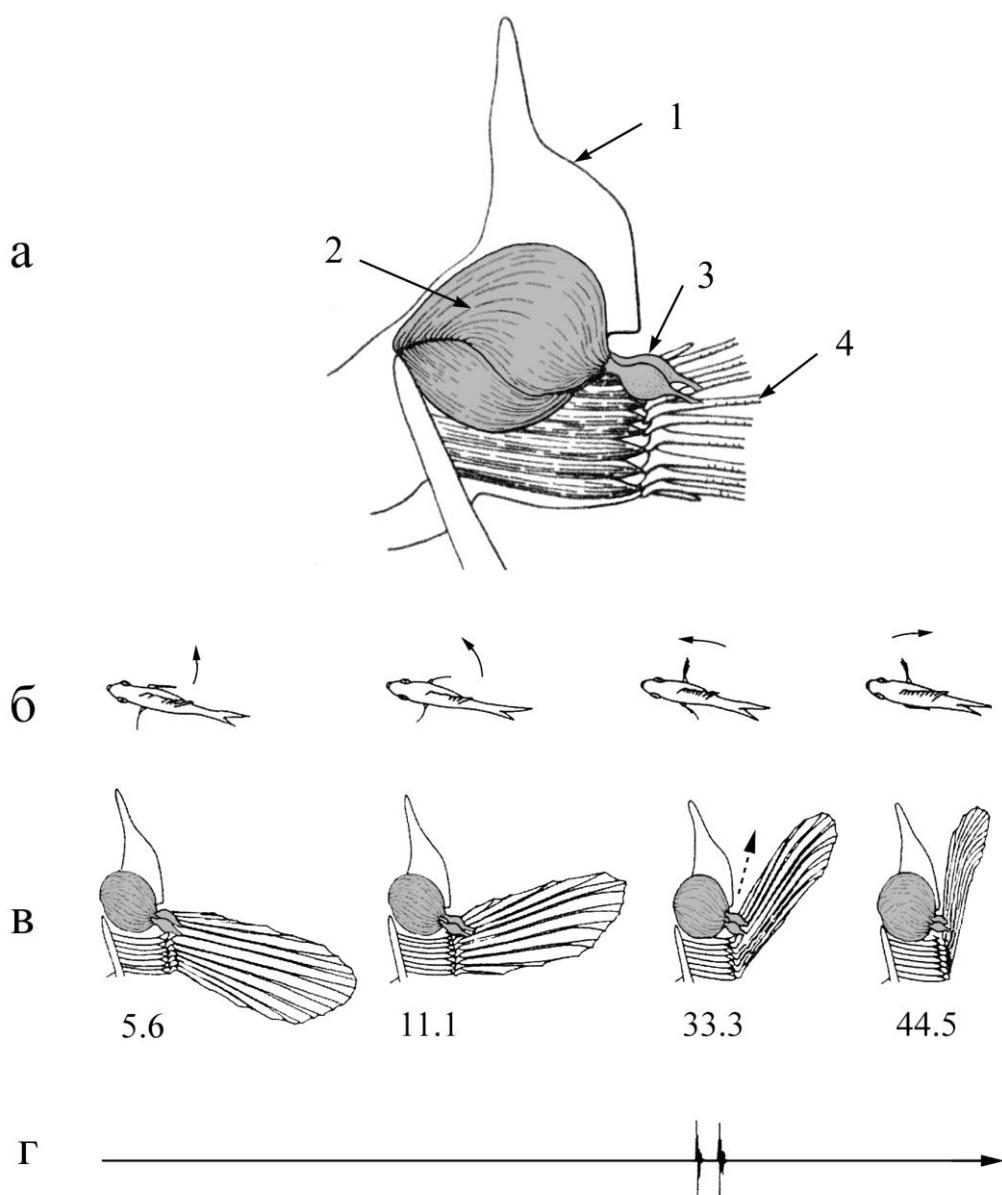


Рисунок 31. Генерирование звуков ворчащим гурами *Trichopsis vittatus*: а – струнный механизм грудного плавника (1 – кляйтрум, 2 – поверхностная грудная приводящая мышца, 3 –увеличенные сухожилия 4-го и 5-го лучей грудного плавника, 4 – плавниковые лучи); б – асинхронные движения грудных плавников (стрелки указывают направление движение правого плавника); в – положение грудного плавника, парных сухожилий, поверхностной приводящей грудной мышцы и костей плечевого пояса при движении плавника в ростральном направлении (цифры означают время (мс) от начала движения плавника, пунктирная стрелка указывает направление смещения парных сухожилий); г – осциллографма, показывающая момент возникновения звука (Ladich, Fine, 2006, с изменениями; Kratochvil, 1978, 1985).

амплитуду звука, издаваемого находящимися близко друг к другу конфликтующими самцами: для гурами, обладающих хорошо развитым слухом, сильные звуки требуются не для обеспечения надежности звуковой коммуникации, а для определения силы и возможностей противника в отстаивании территории или иерархического статуса в группе. Интересно, что звуки у гурами генерируют не только самцы, но и самки.

5.4. «Кавитационный» механизм

Так называемые «кавитационные» звуки образуются при поштучном питании рыб, когда при резком раскрытии рыбами рта после создания в нем отрицательного давления происходит прицельное схватывание (всасывание) жертвы. Быстрое падение давления в ротовой полости может приводить к появлению мелких кавитационных пузырьков. Сокращение их объема происходит с большой скоростью и сопровождается звуковым импульсом. Образующиеся таким путем звуки относятся к неспециализированным звукам.

5.5. Гидродинамический механизм

Гидродинамические звуки обнаружены и идентифицированы одними из первых при проведении систематических исследований подводных звуков биологического происхождения. Они возникают при плавании рыб. Некоторые исследователи предлагают называть их звуками плавания, поскольку их образование может происходить не только за счет движения воды относительно внешней поверхности рыб, но и благодаря движению внутренних структур рыб. Гидродинамические звуки достигают высокой интенсивности, когда рыбы совершают резкие ускорения или неожиданно меняют направление плавания. При синхронных изменениях направления и скорости плавания многих

десятков, сотен или тысяч особей, как это наблюдается у стайных пелагических рыб, звуки суммируются и достигают большой силы. Они представляют собой, в основном, низкочастотные негармонические колебания с частотой ниже 100 Гц, хотя в них могут присутствовать и высокочастотные компоненты до 1-2 кГц. Низкочастотные звуки (до 10 Гц) производят, по-видимому, крупные хищные рыбы. Амплитуда и частотные характеристики гидродинамических звуков зависят от формы тела рыбы, скорости и траектории движения и других особенностей плавания. Быстро плывущая стая рыб производит звук, напоминающий рев, гул или шелест. При резком броске стаи рыб в сторону, например, при уходе от хищника, возникают звуки, похожие на звук продувки воздуха аквалангистом (blast). Такие звуки слышны при броске стаи белых ронок *Haemulon album* при испуге, при резкой смене стаей каранков *Caranx* sp. или анчовеллы *Anchoviella* направления движения. Возможно, к гидродинамическим принадлежат звуки, издаваемые батигобиусом *Bathygobius soporator* путем резкого выброса воды через жаберные щели.

Звуки, связанные с плаванием рыб, возникают не только за счет собственно перемещения (скольжения) рыб в толще воды, но и благодаря волнобразным колебаниям тела, прежде всего хвостового стебля и хвостового плавника. Существует гипотеза, согласно которой способ плавания большинства пелагических рыб за счет колебаний в горизонтальной плоскости, а таких донных рыб, как камбалы и скаты, в вертикальной плоскости не случаен и представляет собой эволюционно сформировавшуюся адаптацию, снижающую уровень звука и соответственно размеры акустического поля. Как известно, эффективность излучения звука и особенности его распространения в воде зависят от ориентации плоскости колебаний и от положения источника колебаний относительно границ раздела сред, т.е. поверхности воды и дна. Для рыб, плавающих в верхних слоях, такой ближайшей границей является поверхность воды, отделяющая более плотную среду (воду) от менее плотной (воздуха). Расчеты показывают, что рыбы с горизонтальной плоскостью колебаний, плавающие в верхних слоях воды, излучают значительно меньше

звука, чем рыбы, которые плавали бы здесь же, но за счет вертикальных колебаний. Вблизи дна будет наблюдаться обратная картина: излучение звука будет более интенсивным у рыб с горизонтальной плоскостью колебаний, чем у рыб, плавающих за счет вертикальных колебаний тела. Эти обстоятельства, как полагают, могли оказаться решающими в выработке рыбами способа плавания.

5.6. Пневматический механизм

У открытопузырных рыб пневматические звуки могут возникать при прохождении газа из плавательного пузыря в кишечник или при выходе газа из пищеварительного тракта наружу. Подобный способ образования звуков известен у сельдевых (Clupeidae) и угревых (Anguillidae), у сомообразных и карпообразных. У угря *Anguilla anguilla*, например, при выходе газа из плавательного пузыря возникают звуки, напоминающие писк или хлопки. Писки производит вьюн *Misgurnus fossilis* и щиповка *Cobitis* sp. Пневматические звуки рыб изучены слабо, существующие сведения касаются в основном сельдевых. У рыб этого семейства (*Clupea*, *Sprattus*, *Sardina*) вытянутый по форме плавательный пузырь имеет двойное сообщение с наружной средой. От средней части плавательного пузыря отходит воздушный проток, который открывается в желудок, в заднюю часть так называемого слепого мешка желудка сельдевых рыб. Второе отверстие, которым плавательный пузырь открывается наружу, располагается позади ануса и урогенитального сосочка. К отверстию подходит канал, представляющий собой постепенно сужающийся и вытянутый назад плавательный пузырь.

Через воздушный проток воздух попадает внутрь плавательного пузыря, когда сельди схватывают и заглатывают атмосферный воздух. Этот способ заполнения плавательного пузыря газом некоторые авторы считают единственным у сельди. Другие исследователи предполагают, что, поскольку сельдь может оставаться на больших глубинах и не подниматься к поверхности

длительное время, плавательный пузырь может заполняться и за счет секреции газов. Быстрое высвобождение воздуха происходит через задний канал плавательного пузыря в виде большого числа мелких пузырьков. У рыб в стае, как полагают, высвобождение воздуха происходит сразу у всех особей. Облако из поднимающихся вверх многочисленных пузырьков хорошо заметно на экранах эхолотов; на спокойной поверхности воды лопающиеся воздушные пузырьки образуют пену.

Наблюдения за атлантической сельдью *Clupea harengus* и тихоокеанской сельдью *C.palassi* в аквариумах и в барокамерах позволили обнаружить у них способность издавать звуки, напоминающие чириканье или щебетание (chirps). Каждый звук представляет собой серию из нескольких десятков или сотен импульсов, звук совпадает с появлением воздушного пузырька на выходном отверстии заднего канала плавательного пузыря. Радиус пузырьков у рыб длиной около 20 см составляет 0.5-1.5 мм. Продолжительность звука колеблется от нескольких десятков или сотен миллисекунд до 10 и более секунд, частота звука варьирует от 3 до 5 кГц, по другим данным – от 1.7 до 22 кГц, что существенно превышает верхнюю частотную границу звуков других исследованных рыб. Отсутствие относительно низкочастотных компонентов и присутствие высокочастотных делает звуки сельди легко отличимыми. Выход воздуха у сельдей происходит в ответ на различные стрессирующие воздействия (хищники, орудия лова), когда испуганная стая стремится уйти на глубину. Крупное облако из воздушных пузырьков высотой 20-30 м, снижает освещенность, дезориентирует хищников (касатка *Orcinus orca*, сайда *Pollachius virens*, атлантическая треска и др.), зрительно и акустически изолирует уходящую от опасности стаю. Высвобождение воздуха происходит и у атакуемой хищниками сельди, плавающей у поверхности воды и не имеющей возможности уйти на глубину. Появление пузырьков воздуха сопровождает также подъем рыб вверх во время суточных вертикальных миграций.

Сельдевые обладают хорошо развитой слуховой рецепцией, в том числе и в относительно высокочастотном диапазоне. Они способны улавливать звуки

на расстоянии, значительно превышающем среднюю дистанцию между соседними особями в стаях при атаках хищников. Поэтому вполне вероятно, что производимые звуки могут использоваться для внутривидовой сигнализации. Замечено, что сельдь издает звуки, находясь в относительно небольших по высоте бассейнах, где перемещения рыб не связаны с большими изменениями давления и где отсутствуют пугающие рыб стимулы. Генерация звуков значительно усиливается в темное время суток, когда затруднена или невозможна зрительная сигнализация, и практически полностью прекращается днем, когда поддержание контактов у этих высоко социальных рыб облегчено. Все это указывает на возможную роль звуков в регуляции у сельди социальных контактов. Однако прямых доказательств такого предположения еще не получено. Собственные звуки, однако, могут быть для сельди не только полезными, но и, по-видимому, опасными, поскольку они могут служить важными ориентирами для питающихся сельдью хищников и привлекать их с больших расстояний к потенциальным местам откорма. В пище афалины *Tursiops truncates* производящие звуки рыбы составляют до 80%. По характерным звукам предлагается обнаруживать промысловые скопления сельди.

Возможно, к пневматическим могут быть отнесены негармонические звуки, слышимые во время поведения ухаживания у голубой тетры *Glandulocauda inaequalis* и связанные с ритмическими захватами воздуха и вибрацией жаберных тычинок.

5.7. Респираторный механизм

Звуки, возникающие при движениях жаберных крышечек и сопровождающие дыхание рыб, исследованы слабо. Такие звуки напоминают хлопки и стуки. В подавляющем числе случаев они относятся к неспециализированным звукам. Однако у боции *Botia horaе* громкие звуки,

издаваемые, как полагают, за счет оперкулярных движений, слышны во время агонистических контактов. Блокирование оперкулярных движений путем фиксации жаберных крышечек приводит к тому, что способность издавать звуки теряется.

5.8. Ударный механизм

Рыбы, проводящие большую часть времени на дне, могут использовать для коммуникации звуки, распространяющиеся в грунте. В поведенческий репертуар многих таких рыб входят элементы, которые приводят к возникновению так называемых ударных звуков – удары и шлепки о субстрат, постукивания по грунту плавниками и т.п. К числу таких рыб относятся бычки и подкаменщики, в частности, подкаменщик *Cottus bairdi* – небольшая донная рыба с ночным пиком активности, населяющая озера и быстрые реки Северной Америки. Самцы подкаменщика, чтобы привлечь самок, демонстрируют перед входом в располагающееся под камнем убежище-гнездо поведение ухаживания – кивки, мелкие подрагивания головой, шлепки о грунт, прыжки вперед, биение грудными плавниками и др. Откликнувшись на такие ухаживания, самка заходит в гнездо и вскоре откладывает икру на нижнюю поверхность камня. С помощью геофонов – специальных датчиков вибраций субстрата, обнаружено, что касания, удары и шлепки о грунт и прыжки рыб приводят к возникновению коротких и низкочастотных звуков (32-105 Гц). Эмиссия звуков резко усиливается с приближением к гнезду самки (свыше 20 звуков в течение нескольких секунд). Распространяясь в субстрате, звуки затухают намного медленнее, чем в воде и даже вблизи перекатов они значительно превышают шумовой фон воды. Предполагают, что ударные звуки служат самкам важным информационным ресурсом для оценки и выбора нерестового партнера. Такая сигнализация может, по-видимому, использоваться самцами в конфликтных ситуациях. Замечено, что приближающийся короткими бросками к чужой

территории самец периодически опускает голову на грунт, как бы прислушиваясь к звукам хозяина участка.

6. ФОРМИРОВАНИЕ ЗВУКОГЕНЕРАЦИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Число исследований, посвященных формированию звукогенераторного аппарата и звукопроизводства в онтогенезе рыб, невелико. В основном они представляют собой разрозненные данные или предположения о способности молоди рыб генерировать звуки. Например, как полагают, атлантическая треска начинает производить звуки лишь по достижении длины тела 25-37 см. Подобные сведения не позволяют судить о возрасте и темпах развития звукогенерации, о возрастных изменениях звуков, о возможностях ранней молоди общаться с помощью звуковых сигналов. Основные результаты, касающиеся этих особенностей, получены относительно недавно на ворчащем гурами, оказавшимся удачным модельным объектом для подобного рода исследований.

Производить звуки молодь ворчащего гурами начинает в возрасте около 57 дней при длине 17 мм (*SL*) и массе тела более 0.1 г, т.е. тогда же когда молодь приобретает способность реагировать на звуки. За несколько дней до этого времени молодь начинает проявлять быстрые биения грудными плавниками – движения, которые у взрослых рыб связаны с производством звуков (рис. 32). Звуки возникают во время так называемых латеральных демонстраций – первых агрессивных проявлений, которые молодь начинает демонстрировать в возрасте 18 дней, т.е. значительно раньше, чем возникает звукогенерация. Вначале звуки слышны редко, в среднем один раз из 3-4 латеральных демонстрации, в дальнейшем они возникают чаще и с 3-месячного возраста регистрируются уже при каждом агрессивном контакте, причем не только при латеральных демонстрациях, но и во время фронтальных демонстраций и пощипываний соперника (средний возраст появления

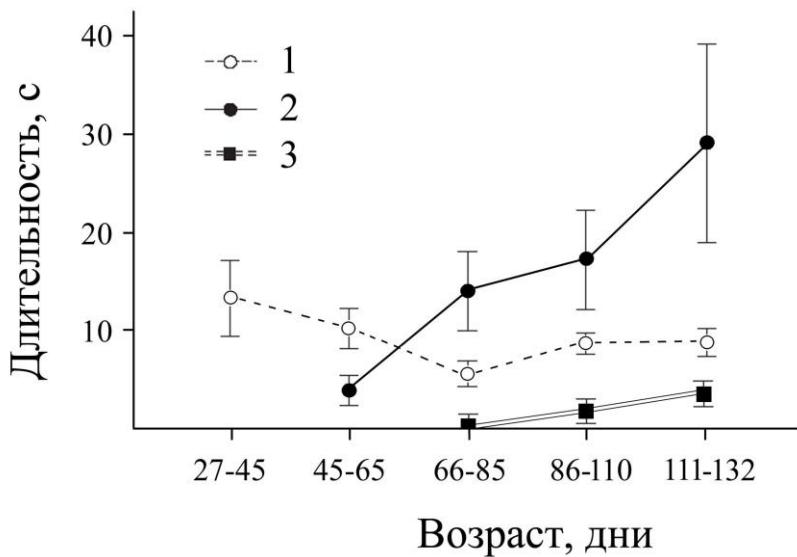


Рисунок 32. Возникновение и изменение продолжительности латеральных демонстраций (1), сопровождающихся генерацией струнных звуков (2), и фронтальных демонстраций (3) в онтогенезе ворчащего гурами *Trichopsis vittatus* (Henglmüller, Ladich, 1999).

фронтальных демонстраций 72 дня). Первые звуки представляют собой небольшие серии коротких и, как правило, одиночных, широкополосных импульсов, производимых попеременно левым и правым грудными плавниками. Доля одиночных импульсов в звуках по мере роста молоди уменьшается почти в 10 раз, и соответственно доля сдвоенных импульсов рыб закономерно увеличивается. У старших рыб одиночные импульсы практически не встречаются. Такая последовательность изменений свидетельствует о том, что увеличенные сухожилия в грудных плавниках развиваются не одновременно, а последовательно – вначале одно из них, и лишь затем второе. Первые звуки у ворчащего гурами короткие, но постепенно за счет увеличения числа сдвоенных импульсов и интервала между ними звуки становятся продолжительнее (рис. 33). Такая же зависимость продолжительности звуков от возраста или размеров рыб отмечена и для других рыб (дасцилл *Dascyllus albisella*).

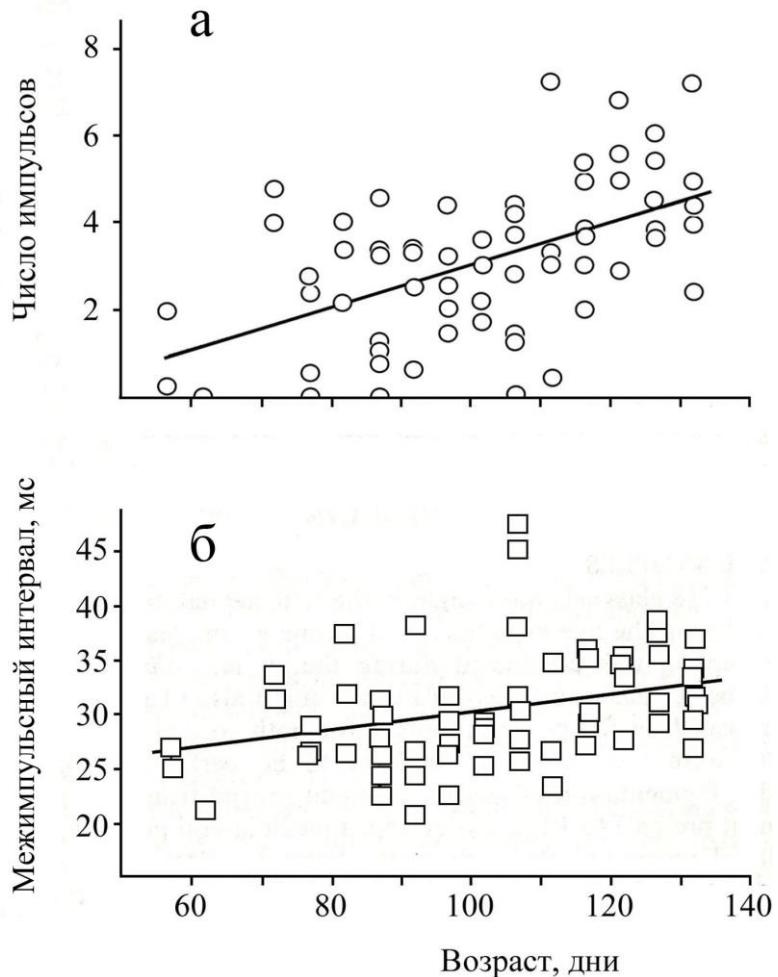


Рисунок 33. Увеличение числа сдвоенных звуковых импульсов (а) и межимпульсного интервала (б) в звуках, производимых молодью ворчащего гурами *Trichopsis vittatus* при агрессивных взаимодействиях (Henglmüller, Ladich, 1999).

Формирование звукогенераторного аппарата может проходить в разные сроки, даже у близкородственных видов. Так, у горбылевых рыб внешние барабанные мышцы, представляющие собой, по-видимому, измененные гипаксиальные мышцы, у большинства видов начинают развиваться в онтогенезе поздно, во время созревания рыб. У обыкновенного крокера *M.undulatus*, спота *L.xanthurus*, серого горбыля *C.regalis* барабанные мышцы становятся заметными вдоль апоневроза на дорсальной стороне плавательного

пузыря у молоди длиной 45 мм (возраст около 4-5 месяцев), 106 мм (около 6-7 месяцев) и 119 мм (около года) соответственно. К этому времени первые два вида еще не достигают половой зрелости, которая наступает у них в 2-3 летнем возрасте, тогда как у самцов серого горбыля в этом возрасте наблюдается сперматогенез. В самом начале формирования барабанные мышцы у горбылевых выглядят как тонкие образования на дорсальной поверхности плавательного пузыря. Разрастаясь вниз вдоль брюшной стенки, барабанные мышцы у одних видов сходятся внизу, у других видов – нет, но и в том и другом случае они крепятся к стенкам брюшной полости. Постепенно изменяется цвет мышц – от полупрозрачного к молочно белому, слабо розовому и затем к темно-красному. У рыб-жаб, обладающих внутренними барабанными мышцами, формирование барабанного механизма происходит раньше, чем у горбылевых, в эмбриональном периоде. Зачатки барабанных мышц у рыб-жаб появляются в затылочной области и лишь затем перемещаются к плавательному пузырю. Иннервация затылочными нервами происходит на много раньше (рыбы-жабы), чем спинномозговыми нервами (горбылевые).

С возрастом за счет увеличения числа мышечных волокон и их диаметра масса барабанных мышц и их толщина многократно возрастают. У рыбы-жабы *O.tai* число мышечных волокон в барабанных мышцах возрастает почти в 16 раз, с 31000 у молоди массой 6 г до 490000 у взрослых самцов массой 560 г, средний диаметр мышечных волокон увеличивается почти в 3 раза – с 11.5 до 28.6 мкм соответственно. Наращивание мышечного слоя происходит по латеральной (внешней) стороне барабанных мышц. Образование новых мышечных клеток у молоди идет преимущественно за счет недифференцированных сателлитных клеток, у более старших по возрасту рыб – путем деления старых крупных клеток и появления на их основе меньших по диаметру новых мышечных клеток. В барабанных мышцах растет доля мышечных волокон, в которых имеется центральная саркоплазматическая зона,

характерная для взрослых рыб. Увеличиваются абсолютные размеры плавательного пузыря.

Звуковое соматомоторное ядро у рыб-жаб начинает формироваться в конце эмбрионального периода. Рост числа мотонейронов происходит в соответствии с изменениями размеров мышечных волокон, а не их количества и завершается только после достижения рыбами возраста 7-8 лет. У молоди на один мотонейрон в среднем приходится около 80 мышечных волокон, тогда как у взрослых рыб в 4 раза больше, около 340, что, возможно, компенсируется множественными контактами аксонов мотонейронов с мышечными волокнами. У рыб, у которых наблюдается половой диморфизм в размерах барабанных мышц, у самцов рост барабанных мышц происходит намного быстрее, чем у самок (рис. 34).

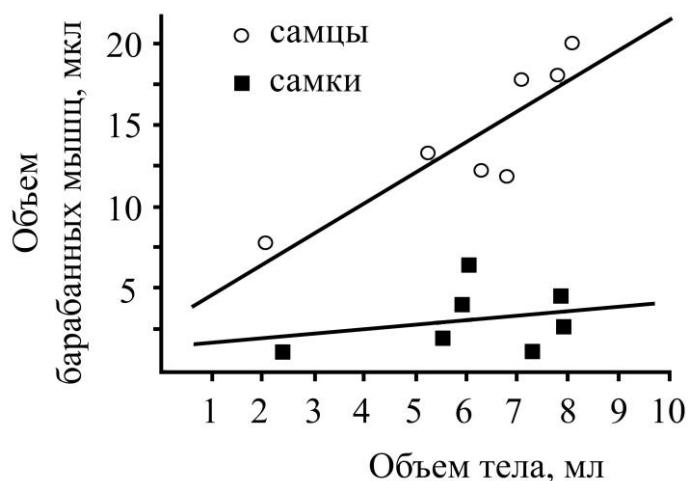


Рисунок 34. Изменение объема барабанных мышц в зависимости от объема тела у самок и самцов скачущего поллимира *Pollimyrus adspersus* (Crawford, Huang, 1999).

Вместе с изменениями в морфологии звукогенераторного аппарата, изменяются и акустические параметры звуков, производимых молодью. Прежде всего, с увеличением размеров тела заметно снижается частота звука. У

самцов скачущего поллимира с увеличением массы тела на 1 г частота звука снижается в среднем на 72 Гц, у серого горбыля при увеличении длины тела рыб с 25 до 36 см частота звука снижается почти на 100 Гц. У бычка-травяника *Zosterisessor ophiocephalus*, механизм генерации звука у которого, как и у остальных представителей Gobiidae, неизвестен, увеличение длины тела на 1 см (в диапазоне 10-20 см) приводит к снижению частоты звука в среднем на 23 Гц, у леопольдиты *Pomatozentrus partitus*, имеющей меньшие размеры тела, – в среднем на 200 Гц. Снижение частоты звука с увеличением размеров тела наблюдается и у многих других видов рыб, это правило справедливо, по-видимому, для импульсных звуков независимо от механизма их генерации – барабанных, стридуляционных, струнных и др. (табл. 3, рис. 35).

Таблица 3. Доминирующая частота и уровень звукового давления (относительно 1 $\mu\text{Па}$) струнных звуков, производимых ворчащим гурами *Trichopsis vittatus* разной массой тела (Wysocki, Ladich, 2001)

Масса тела, г	Доминирующая частота, Гц	Уровень звукового давления, дБ
0.10-0.17	3000	81.0
0.18-0.30	2500	93.5
0.31-0.65	2000	104.5
0.66-1.0	1500	112.8
Более 1.0 (взрослые)	1500	124.3

Подобные изменения происходят в онтогенезе и у других позвоночных – амфибий, птиц, приматов. Возрастная зависимость для барабанных звуков объясняется тем, что барабанные мышцы у крупных особей имеют большую

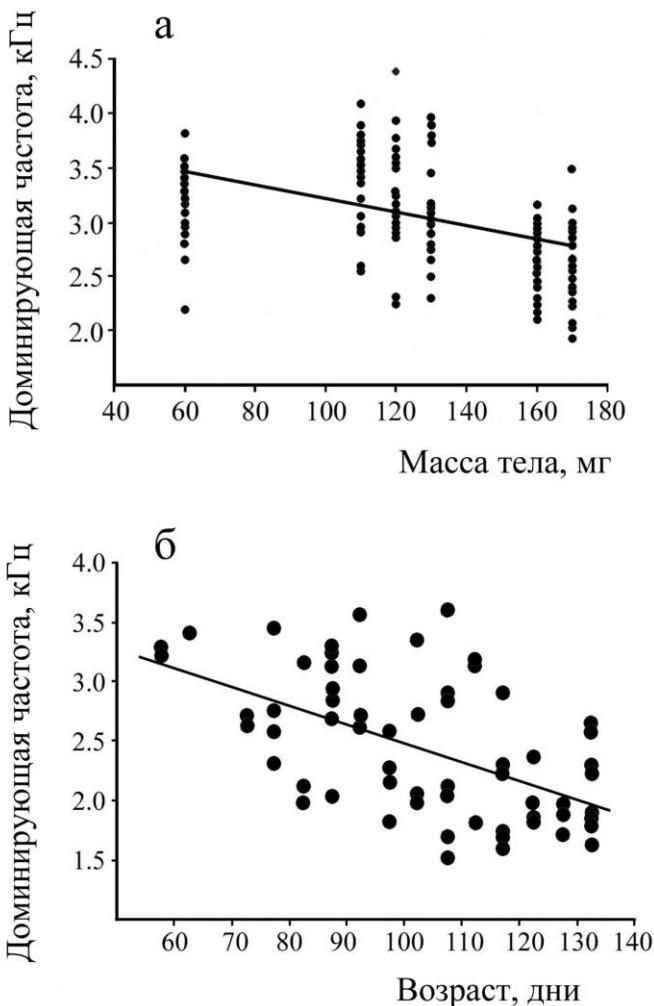


Рисунок 35. Зависимость доминирующей частоты щелкающего звука, производимого морским коньком *Hippocampus zosterae* при питании, от размеров рыб (а) и зависимость доминирующей частоты струнных звуков, возникающих при конфликтных взаимодействиях у ворчащего гурами *Trichopsis vittatus*, от возраста рыб (б) (а – Colson et al., 1998; б – Hengmüller, Ladich, 1999).

длину и поэтому для их сокращения требуется большее время. Снижение частоты звука может быть связано также и с увеличением размеров (объема) плавательного пузыря, имеющего непосредственное отношение к производству звука у рыб (рис. 36). Снижение частоты звука по мере роста рыб наблюдается

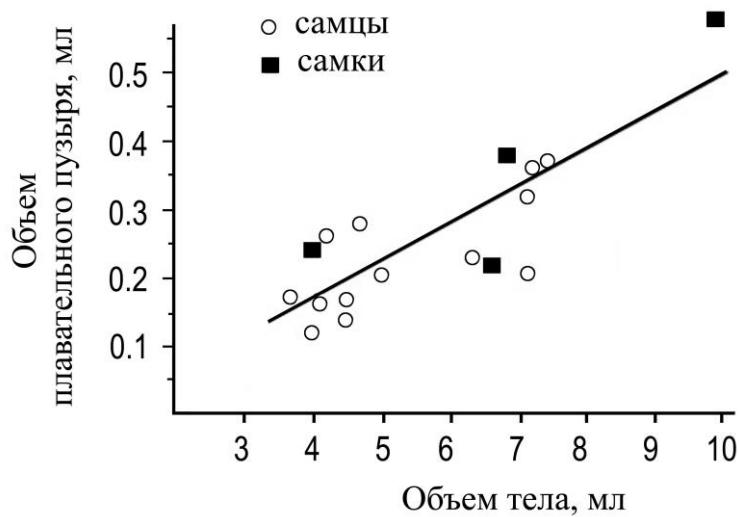


Рисунок 36. Зависимость объема плавательного пузыря от объема тела у самок и самцов скакуна поллимира *Pollimyrus adspersus* (Crawford, Huang, 1999).

не только у ранней молоди, но и у взрослых рыб и продолжается, по-видимому, в течение всего их линейного роста (рис. 37г).

Снижение частоты звуков приводит, соответственно, к увеличению длительности отдельных звуковых импульсов в звуках. Однако частота следования звуковых импульсов, контролируемая звуковыми центрами, остается неизменной по мере роста рыб, что указывает на раннее формирование в онтогенезе центральных механизмов регуляции звуковой активности (рис. 37, б и в). У более крупных рыб становится больше не только продолжительность импульсов, но и число импульсов в сериях, что приводит к росту продолжительности звуков. Для тональных звуков связь между размерами рыб и частотой звуков не прослеживается.

С увеличением размеров рыб производимые ими звуки становятся сильнее. У серого горбыля при увеличении длины тела на 11 см (с 25 до 36 см) уровень звукового давления звуков беспокойства возрастает с 65.6 до 75.3 дБ, т.е. на 9.7 дБ¹⁷ (рис. 37а). В онтогенезе ворчащего гурами уровень звукового

¹⁷ Увеличение уровня звукового давления на 6 дБ соответствует увеличению амплитуды звука в 2 раза.

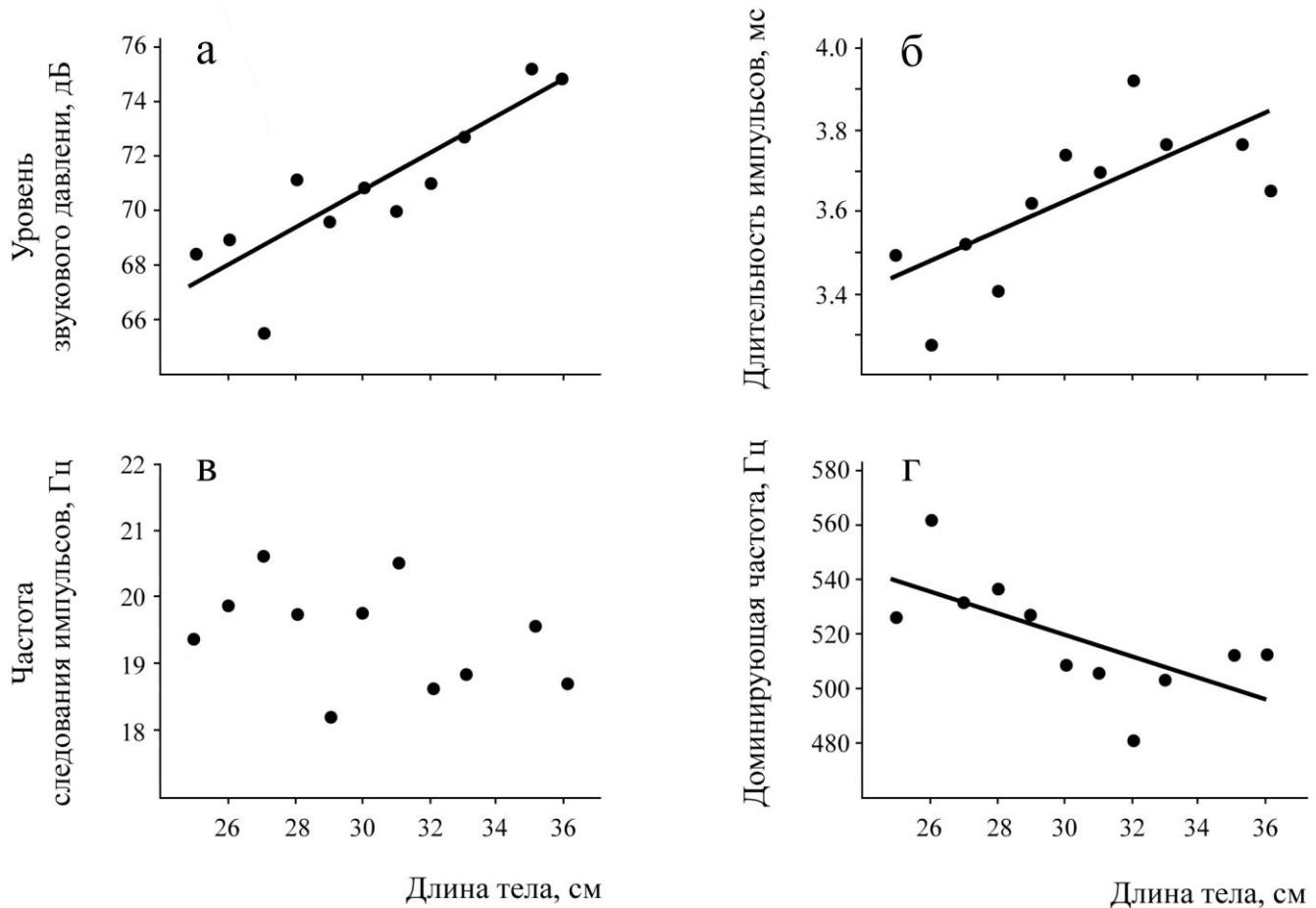


Рисунок 37. Влияние размеров тела рыб на уровень звукового давления (а), длительность импульсов (б), частоту следования импульсов (в) и доминирующую частоту (г) барабанных звуков беспокойства у самцов серого горбыля *Cynoscion regalis* (Connaughton et al., 2000).

давления звука увеличивается более чем на 40 дБ, т.е. происходит многократное усиление звуков (табл. 3, рис. 38). Одновременно происходит формирование слуховой системы, и с определенного возраста слуховая чувствительность молоди становится выше уровня звукового давления звуков, производимых самой молодью (рис. 39).

Становление звукопроизводства имеет врожденную природу, значимые отличия между звуками диких рыб и рыб, выращенных в искусственных условиях (цихлида *Tramitichromis intermedius*, северо-американская карповая рыба кодома *Codoma ornata*), отсутствуют.

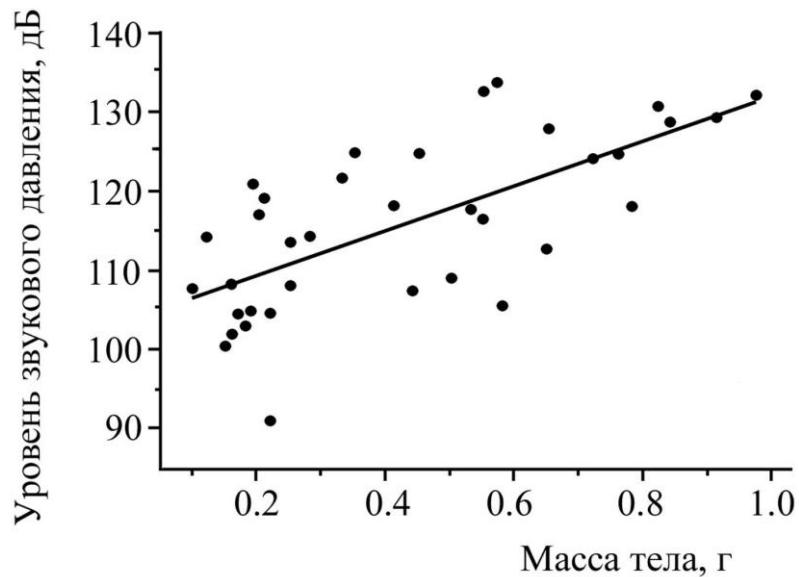


Рисунок 38. Влияние массы тела на уровень звукового давления (в дБ относительно 1 $\mu\text{Па}$) струнных звуков ворчащего гурами *Trichopsis vittatus* (Wysocki, Ladich, 2001).

7. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рыбы обладают многими способами звукогенерации, позволяющими производить разнообразные звуки – барабанные, стридуляционные, струнные, пневматические, гидродинамические, «кавитационные», ударные, респираторные. Однако, в целом, по широте спектра звуковых сигналов рыбы существенно уступают другим животным, прежде всего, из-за слабо выраженной способности модулировать частоту, амплитуду, продолжительность и другие параметры звуков. Все это ограничивает акустический репертуар рыб, который в основном формируется за счет разнообразия механизмов звукогенерации, видовых и возрастных особенностей, состояния и мотивации рыб, что вместе с вариабельностью временных параметров звуков создает основу для акустической коммуникации. По сравнению с наземными животными продолжительность вокализации в суточном бюджете времени у рыб составляет существенно меньшую долю.

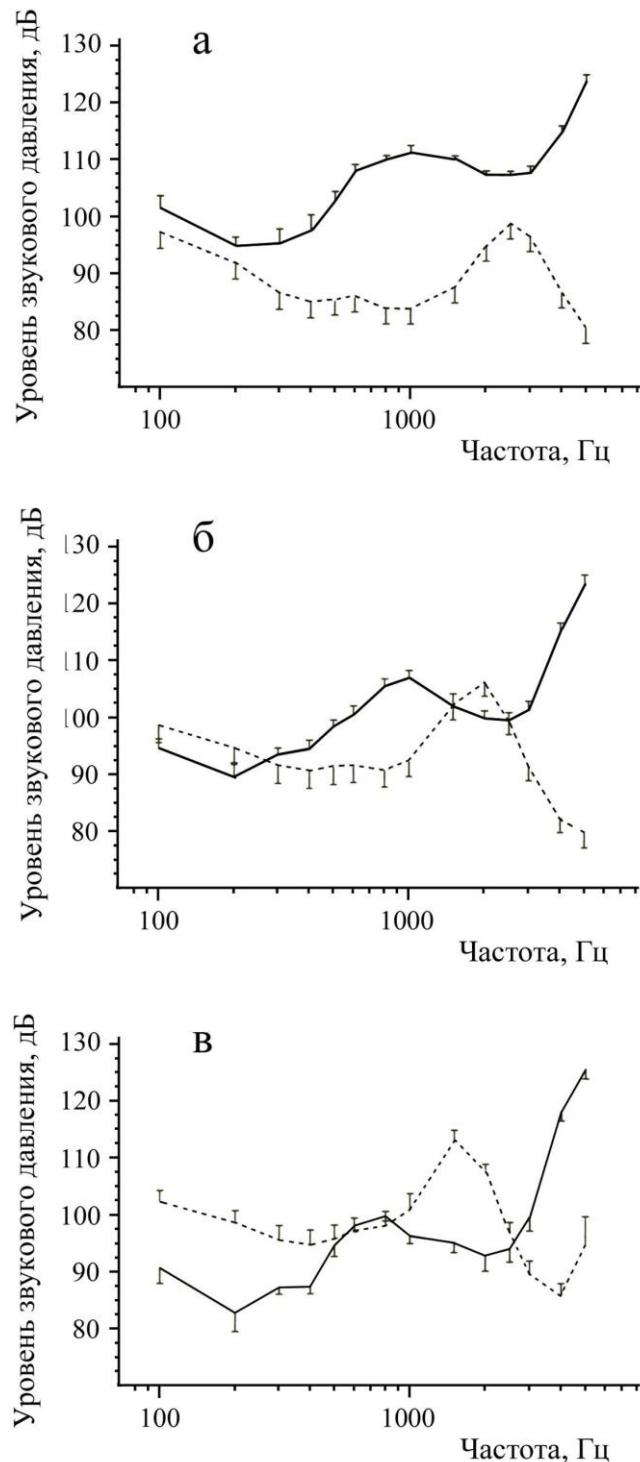


Рисунок 39. Аудиограмма (1) и уровень звукового давления струнных звуков (2) у ворчащего гурами *Trichopsis vittatus* разных размерных групп: а – 0.31-0.65 г, б – 0.66-1.0 г, в – более 1.0 г (половозрелые особи). Уровень звукового давления выражен в дБ относительно 1 μ Па и приведен для точки, удаленной от рыб на расстояние в 3 см (Wysocki, Ladich, 2001).

В последние годы наблюдается очевидный и быстрый прогресс в изучении звуков и звуковой сигнализации у рыб. Свидетельством большого внимания и интереса к этим проблемам служит значительное число частных и обзорных журнальных публикаций, разделы в книгах, посвященных сенсорным системам и поведению. Однако, несмотря на очевидный рост усилий и достижений в изучении звукопроизводства у рыб, другие животные – насекомые, птицы, млекопитающие – остаются исследованными в этом отношении гораздо полнее. Такое отставание обусловлено рядом причин, главная из которых связана со значительными техническими сложностями анализа звуков, регистрируемых в лабораторных условиях – небольших аквариумах и бассейнах. Сложный акустический фон и искажение звуков, наблюдающиеся в таких условиях, долгое время служили серьезным препятствием не только в изучении звуков, но и в исследованиях функциональных характеристик слуха рыб. Генерация рыбами звуков, как это показано на многочисленных примерах, происходит лишь в определенных ситуациях, главным образом в связи с репродукцией или сложными внутригрупповыми взаимоотношениями. Создать условия, позволяющие рыбам проявить соответствующее поведение в искусственной обстановке или наблюдать за рыбами и зарегистрировать их активность в природных водоемах требует больших усилий, чем это необходимо при изучении сигналов других модальностей. Так, например, звукогенерацию у коралловых рыб рода *Chaetodon* удалось обнаружить совсем недавно, несмотря на то, что их поведение и коммуникация хорошо изучены. У не менее хорошо изученной золотой рыбки, принадлежащей к группе слуховых специалистов, звукогенерация остается не выявленной.

К настоящему времени специализированная звукогенерация выявлена у более чем 800 видов рыб из 109 семейств, принадлежащих, за редкими исключениями, к костистым рыбам (Teleostei). Общее число видов, которые служили объектами подобных исследований, не намного превышает эти величины. Таким образом, для подавляющего числа видов современных

костистых рыб – более 95% (по самым сдержаненным оценкам), данные о звукогенерации отсутствуют. К ним принадлежат рыбы из почти 400 семейств. Отсутствуют сведения о способности к звукогенерации и способах производства звуков у многих некостистых рыб, таких как хрящевые (*Chondrichthyes*), двоякодышащие (*Dipnoi*), целокантообразные (*Coelacanthiformes*), амиеобразные (*Amiiformes*), панцирникообразные (*Lepisosteiformes*), крайне интересных с эволюционной точки зрения. Малочисленны данные о звукогенерации у осетрообразных (*Acipenseriformes*) и многопорообразных (*Polypteriformes*). Неизвестна способность генерировать звуки у рыбообразных – миксин (*Mixini*) и миног (*Petromyzontiformes*), обладающих органами слуха и слуховой чувствительностью.

Рыбы крайне разнообразны по своему образу жизни и условиям обитания. Однако практически все публикации о вокальных способностях и способах звукогенерации касаются обитателей прибрежья или пресноводных рыб. Рыбы открытых пространств морей и океанов, особенно батипелагиали, где условия для акустической коммуникации если не идеальные, то весьма благоприятные, исследованы крайне слабо. Лишь у отдельных видов рыб изучено строение уникальных по своим возможностям барабанных мышц, быстрота сокращений которых выше, чем у всех остальных мышц позвоночных животных.

Для многих рыб, способных издавать звуки, например, бычковых, карповых, цихловых, помацентровых и других, механизмы звукогенерации остаются либо неустановленными вовсе, либо о них имеются лишь смутные предположения. Выяснение таких механизмов требует трудоемких и длительных исследований. Проводятся они после обнаружения у рыб способности издавать звуки, т.е. получения данных, представляющих собой по существу лишь первый этап на пути к познанию механизмов звукогенерации и роли акустической коммуникации в поведении конкретного вида рыб. Этим и объясняется совершенно очевидное опережающее накопление знаний о рыбах, производящих звуки и об акустических параметрах звуков, по сравнению с небольшим ростом сведений о том, каким способом регистрируемые звуки

рыбами генерируются. Сравнительный анализ звуков рыб сдерживается отсутствием единого подхода при классификации звуков, отсутствием стандартных процедур и единых параметров для регистрации и характеристики звуков рыб.

К числу важных нерешенных вопросов относится участие плавательного пузыря в производстве звуков у рыб. Какое отношение имеет к звукопроизводству форма плавательного пузыря? Происходит ли усиление звука в плавательном пузыре за счет резонанса или его высокие демпфирующие свойства полностью препятствуют этому? Эти вопросы еще далеки до своего окончательного решения. Возможно, резонансное усиление звука в плавательном пузыре проявляется в разной мере у разных рыб или при производстве разных типов звуков или при использовании рыбами разных механизмов звукогенерации. Существующие по этому поводу близкие к полярным точки зрения требуют дополнительных экспериментальных проверок.

Коррелируют ли вокальные способности рыб с функциональными возможностями слуховой системы, обеспечивающей восприятие акустических сигналов? Ясные представления по этому поводу отсутствуют. У одних рыб частотный диапазон звуковых сигналов располагается в зоне максимума слуховой чувствительности, что дает основание считать, что эволюционное формирование слуха и звукогенерации происходило взаимосвязанно. С таким выводом плохо согласуются данные о рыбах, у которых зоны максимальной слуховой чувствительности не соответствуют частоте генерируемых звуков. Более того, специализированная звукогенерация не выявлена среди многих видов, принадлежащих к большой по численности группе так называемых слуховых специалистов. Аудиограммы рыб, способных производить звуки разных типов с разной пиковой частотой, не имеют совпадающих с этими частотами экстремумов слуховой чувствительности. Таким образом, возникновение звукогенерации и развитие слуховых возможностей может представлять у рыб два эволюционно независимых или слабо связанных между

собой процесса. Поскольку звукогенерация возникала параллельно у разных рыб, эволюционная взаимообусловленность этих процессов может быть разной в разных группах рыб.

8. РЕКОМЕНДОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

Касумян А.О. 2005. Структура и функция слуховой системы рыб. Учебное пособие. М.: Издательство Московского университета, 110 с.

Никольский И.Д., Протасов В.Р., Романенко Е.В., Шишкова Е.В. 1968. Звуки рыб. Атлас. М.: Наука. 94 с.

Протасов В.Р. 1965. Биоакустика рыб. М.: Наука. 206 с.

Протасов В.Р., Никольский И.Д. 1969. Голоса в мире безмолвия. М.: Пищ. промышленность. 143 с.

Collin S.P., Marshall N.J. (eds.). 2003. Sensory processing in aquatic environments. New York: Springer-Verlag, 446 p.

Ladich F., Collin S.P., Moller P., Kapoor B.G. (eds.). 2006. Communication in fishes. V. 1, 2. Enfield: Sci. Publ., 880 p.

9. ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

Басов Б., Никольский И., Шишкова Е. 1980. Звуковые и биоэлектрические сигналы рыб. Всес. студия грамзаписи «Мелодия».

Биоакустика. 1975. В.Д.Ильин (ред.). М.: Высшая школа. 257 с.

Винн Г. 1969. Биологическое значение звуков, издаваемых рыбами // Морская биоакустика. У.Н. Таволга (ред.). Ленинград: Изд-во «Судостроение». С. 239-261.

Зоограф Н. 1890. Музыка природы (естественно-исторические очерки).
Очерк второй. Музыка водных обитателей // Русское обозрение. Т. III. С. 765-781.

Протасов В.Р., Романенко Е.В. 1962. Звуки, издаваемые некоторыми рыбами и их сигнальное значение // Зоол. журн. Т.41. Вып.10. С.1516-1528.

Романенко Е.В. 2001. Гидродинамика рыб и дельфинов. М.: Изд-во КМК. 411 с.

Таволга У. 1969. Звуковые характеристики и звукопроизводящие механизмы морских рыб // Морская биоакустика. У.Н.Таволга (ред.). Ленинград: Изд-во «Судостроение». С.220-238.

Фииш М. 1969. Биологические источники непрерывных окружающих морских шумов // Морская биоакустика. У.Н.Таволга (ред.). Ленинград: Изд-во «Судостроение». С.198-219.

*** *** ***

Настоящее пособие составлено на основе обзорной статьи автора (Kasumyan A.O. "Sounds and sound production in fishes ", Journal of Ichthyology, 2008, v.48, Suppl. 2), в которой приводятся ссылки на публикации, содержащие оригинальные данные, сведения и представления о звуках и звукогенераторных механизмах у рыб.

10. ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица I.

Русские и латинские названия видов семейств и отрядов рыб, упоминаемых в пособии

Латинское название	Русское название	Семейство	Отряд
<i>Abudefduf sordidus</i>	абудефдуф	Pomacentridae – помацентровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Anguilla anguilla</i>	обыкновенный угорь	Anguillidae – угревые	Anguilliformes – угреобразные
<i>Argyrosomus argentatus</i>	серебристый горбыль	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Argyrosomus regius</i>	обыкновенный серебристый горбыль	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Arius milberti</i>	-	Ariidae – ариевые	Siluriformes – сомообразные
<i>Bagre marinus</i>	морской вымпельный сом	Ariidae – ариевые	Siluriformes – сомообразные
<i>Bardiella chrysoura</i>	серебристая бэрдиелла	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Bathygobius soporator</i>	батигобиус	Gobiidae – бычковые	Perciformes – окунеобразные
<i>Botia horae</i>	-	Cobitidae – выюновые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Brienomyrus sp.</i>	скачущий бриеномир	Mormyridae – клюворылые	Osteoglossiformes –

<i>Carapus acus</i>	средиземноморский карапус	Carapidae – карапусовые	араванообразные
<i>Carapus boraborensis</i>	-	Carapidae – карапусовые	Ophidiiformes – ошибнеообразные
<i>Carassius auratus</i>	золотая рыбка	Cyprinidae – карповые	Ophidiiformes – ошибнеообразные
<i>Centropsis striata</i>	черный каменный окунь	Serranidae – каменные окуни	Cypriniformes – карпообразные
<i>Clupea harengus</i>	атлантическая сельдь	Clupeidae – сельдевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Clupea palassi</i>	тихоокеанская сельдь	Clupeidae – сельдевые	Clupeiformes – сельдеобразные
<i>Codoma ornata</i>	кодома	Cyprinidae – карповые	Clupeiformes – сельдеобразные
<i>Colisa lalia</i>	лялиус	Osphronemidae – гурамиевые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Congiopodus leucopaecilus</i>	конгиопод	Congiopodidae – конгиоподовые	Perciformes – окунеобразные
<i>Copadichromis conophorous</i>	копадихромис	Cichlidae – цихловые	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Corydoras paleatus</i>	крапчатый сомик	Callichthyidae – панцирные сомы	Perciformes – окунеобразные
<i>Cottus bairdi</i>	-	Cottidae – рогатковые, или керчаковые	Siluriformes – сомообразные
			Scorpaeniformes – скорпенообразные

<i>Cynoscion regalis</i>	серый горбыль	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Dascyllus albisella</i>	дасцилл	Pomacentridae – помацентровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Diplodus annularis</i>	ласкирь	Sparidae – спаровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Diplodus puntazzo</i>	обычный зубарик	Sparidae – спаровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Diplodus sargus</i>	белый саргус	Sparidae – спаровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Diplodus vulgaris</i>	клюворыл	Sparidae – спаровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Echiodon cryomargarites</i>	-	Carapidae – карапусовые	Ophidiiformes – ошибнеобразные
<i>Epinephelus guttatus</i>	-	Serranidae – каменные окунь	Perciformes – окунеобразные
<i>Epinephelus striatus</i>	-	Serranidae – каменные окунь	Perciformes – окунеобразные
<i>Eutrigla gurnardus</i>	обыкновенный морской петух	Triglidae – морские петухи	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Gadus morhua</i>	атлантическая треска	Gadidae – тресковые	Gadiformes – трескообразные
<i>Gaidropsarus mediterraneus</i>	средиземноморский налим	Gadidae – тресковые	Gadiformes – трескообразные
<i>Galeichthys felis</i>	сомик-галеихт	Ariidae – ариевые	Siluriformes –

<i>Glandulocauda inaequalis</i>	голубая тетра	Characidae – харациновые	сомообразные Characiformes –
<i>Haemulon album</i>	белая ронка	Haemulidae – ворчуновые или, ронки	харацинообразные Perciformes –
<i>Halobatrachus didactylus</i>	средиземноморская рыба-жаба	Batrachoididae – батраховые, или рыбы-жабы	окунеобразные Batrachoidiformes –
<i>Hippocampus erectus</i>	-	Syngnathidae – игловые	жабообразные Syngnatiiformes –
<i>Hippocampus zosterae</i>	-	Syngnathidae – игловые	иглообразные Syngnatiiformes –
<i>Holocentrus ascensionis</i>	обыкновенная рыба-белка	Holocentridae – рыбы-белки, или голоцентровые	иглообразные Beryciformes –
<i>Holocentrus rufus</i>	рыжая рыба-белка	Holocentridae – рыбы-белки, или голоцентровые	бериксообразные Beryciformes –
<i>Ictalurus punctatus</i>	канальный сом	Ictaluridae – икталуровые	бериксообразные Siluriformes –
<i>Leiostomus xanthurus</i>	-	Sciaenidae – горбылевые	сомообразные Perciformes –
<i>Leiostomus xanthurus</i>	спот	Sciaenidae – горбылевые	окунеобразные Perciformes –
<i>Lithognathus mormyrus</i>	атлантический землерой	Pentapodidae – пентаподовые	окунеобразные Perciformes –
<i>Lota lota</i>	налим	Gadidae – тресковые	трескообразные Gadiformes –

<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	пикша	Gadidae – тресковые	Gadiformes – трескообразные
<i>Micropogon undulatus</i>	обыкновенный крокер	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Micropterus salmoides</i>	малоротый окунь	Centrarchidae – ушастые окуни	Perciformes – окунеобразные
<i>Misgurnus fossilis</i>	вьюн	Cobitidae – вьюновые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Myoxocephalus octodecimspinosis</i>	длинношипый керчак	Cottidae – рогатковые, или керчаковые	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Nibea albiflora</i>	белая нибеля	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Onuxodon fowleri</i>	-	Carapidae – карапусовые	Ophidiiformes – ошибнеообразные
<i>Ophidion marginatum</i>	ошибень	Ophidiidae – ошибневые	Ophidiiformes – ошибнеообразные
<i>Opsanus beta</i>	обыкновенная американская жаба-рыба	Batrachoididae – батраховые, или рыбы-жабы	Batrachoidiformes – жабообразные
<i>Opsanus tau</i>	рыба-жаба	Batrachoididae – батраховые, или рыбы-жабы	Batrachoidiformes – жабообразные
<i>Oreochromis mossambicus</i>	мозамбикская тиляпия	Cichlidae – цихловые	Perciformes – окунеобразные
<i>Padogobius martensi</i>	-	Gobiidae – бычковые	Perciformes – окунеобразные
<i>Padogobius nigricans</i>	-	Gobiidae – бычковые	Perciformes –

<i>Pagellus acarne</i>	серебристый пагель	Sparidae – спаровые	окунеобразные Perciformes –
<i>Pagellus erythrinus</i>	красный пагель	Sparidae – спаровые	окунеобразные Perciformes –
<i>Pagrus pagrus</i>	обыкновенный пагр	Sparidae – спаровые	окунеобразные Perciformes –
<i>Pempheris schwenkii</i>	большеглаз-швенки	Pempherididae – большеглазовые	окунеобразные Perciformes –
<i>Pennahia argentata</i>	белая пеннахия	Sciaenidae – горбылевые	окунеобразные Perciformes –
<i>Pimelodus blochii</i>	плоскоголовый сом-пимелодус	Pimelodidae – пимелодовые	окунеобразные Siluriformes –
<i>Platydoras costatus</i>	колючий платидор	Doradidae – броняковые	сомообразные Siluriformes –
<i>Plotosus anguillaris</i>	угревидный сом	Plotosidae – угрехвостые	сомообразные Siluriformes –
<i>Pogonias cromis</i>	бородатый темный горбыль	Sciaenidae – горбылевые	сомообразные Perciformes –
<i>Pollachius virens</i>	сайда	Gadidae – тресковые	трескообразные Gadiformes –
<i>Pollimyrus adspersus</i>	скачущий поллимир	Mormyridae – клюворылые	Osteoglossiformes –
<i>Pollimyrus isidori</i>	поллимир	Mormyridae – клюворылые	араванообразные Osteoglossiformes –

<i>Pomacentrus partitus</i>	леопольдита	Pomacentridae – помацентровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Porichthys notatus</i>	северная рыба-мичман	Batrachoididae – батраховые, или рыбы-жабы	Batrachoidiformes – жабообразные
<i>Prionotus carolinus</i>	каролинский морской петух	Triglidae – морские петухи	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Pygocentrus nattereri</i>	пиранья	Characidae – харациновые	Characiformes – харацинообразные
<i>Sargocentron cornutum</i>	рогатая рыба-солдат	Holocentridae – рыбы-белки, или голоцентровые	Beryciformes – бериксообразные
<i>Sciaenops ocellatus</i>	красный горбыль	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Sebasticus marmoratus</i>	мраморный морской окунек	Scorpaenidae – скорпеновые	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Sisor rhabdophorus</i>	-	Sisoridae –	Siluriformes – сомообразные
<i>Sparus aurata</i>	Дорада	Sparidae – спаровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Spondylliosoma cantharus</i>	карась-многозуб	Sparidae – спаровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Stellifer lanceolatus</i>	звездчатый стеллифер	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Synodontis nigriventris</i>	чернобрюхий перистоусый сомик	Mochokidae – перистоусые сомы	Siluriformes – сомообразные
<i>Theragra chalcogramma</i>	Минтай	Gadidae – тресковые	Gadiformes –

<i>Tramitichromis intermedius</i>	-	Cichlidae – цихловые	трескообразные
<i>Trichopsis pumilla</i>	карликовый гурами	Osphronemidae – гурамиевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Trichopsis schalleri</i>	-	Osphronemidae – гурамиевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Trichopsis vittata</i>	ворчащий гурами	Osphronemidae – гурамиевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Trigloporus lastoviza</i>	полосатый морской петух	Triglidae – морские петухи	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Zeus faber</i>	обыкновенный солнечник	Zeidae – солнечниковые	Zeiformes – солнечникообразные
<i>Zosterisessor ophiocephalus</i>	бычок-травяник	Gobiidae – бычковые	Perciformes – окунеобразные

Таблица II.

Английское и русское названия и краткая характеристика звуков рыб

Английское название звука	Русское название звука	Вид рыб	Частотный диапазон звука, Гц	Авторы
Bark	Лай	<i>Zeus faber</i> <i>Prionotus carolinus</i>	250-600	Onuki, Somiya, 2004 Fish, Mowbray, 1970
Blare	Звук трубы, рев		255-270	
Blast	Звук продувки	Внезапное движение стаи рыб при испуге	< 400	
Boatwhistle	Пароходный гудок (звук пароходной сирены)	<i>Opsanus tau</i>	150-400	Winn, 1964
Boop	Бу-у-п	<i>Opsanus beta</i>		Thorson, Fine, 2002
Br-r-r	Бр-р-р	<i>Haplochromis burtoni</i> <i>Tropheus spp.</i>	320 407-840	Nelissen, 1978
Bruk	бряканье		300-1400	
Burp	Звук отрыжки	<i>Porichthys notatus</i>		Brantley, Bass, 1994
Burst	Взрыв, разрыв,	<i>Haemulon album</i>	< 1400	Камингс и др., 1969

Buzz	пулеметная очередь Жужжание, визг, гул, бормотание	<i>Porichthys notatus</i> <i>Ostracion melagris</i>	98-108 215-270	Cohen, Winn, 1967; Ibara et al., 1983 Lobel, 1996 Венц, 1969
Carpenter	Звуки повторяющихся ударов молотка			
Chattering	Дребезжание, щебетание, стрекотание, журчание, шелест	<i>Cynoscion regalis</i>		Connaughton, Taylor, 1995
Chirp	Чириканье, щебетанье	<i>Scaphirhynchus albus</i> , <i>S.platorynchus</i> <i>Pomacentrus partitus</i> <i>Clupea pallasii</i>	2000-2100 600-1200	Johnston, Phillips, 2003 Myrberg, 1972 Wahlberg, Westerberg, 2003
Clicks	щелканье	<i>Gobiosoma boscii</i>	1000-5000	Mok, 1981
Cluck	кудахтанье или квохтанье		200-700	
Cork	Звук вылетающей пробки		400-600	
Creak	скрип	<i>Galeichthys felis</i> <i>Corydoras sp.</i>	2000-4000 600-800	Winn, 1964 Kaatz, Lobel, 1999

Croak	Карканье, кваканье, хриплый звук	<i>Glandulocauda inequalis</i>	>1000	Nelson, 1964
Drum	Барабанный стук	<i>Etheostoma nigripinne</i>	40-215	Johnston, Johnston, 2002a
		<i>Padogobius martensi</i>	70-200	Torricelli et al., 1990
		<i>Cynoscion regalis</i>		Connaughton, Taylor, 1996
Frogs	кваканье			
Groan	Стоны, тяжелые вздохи			
Growl	Рычание, ворчание, грохот, раскаты, гул, бр-р-р-р...	<i>Pollimyrus adspersus</i> <i>Zeu faber</i> <i>Cottus gobio</i> <i>Eutrigla gurnardus</i> <i>Pomacentrus partitus</i>	200-500	Crawford, 1996 Onuki, Somiya, 2004 Ladich, Myrberg, 2006 Amorim et al., 2004 Myrberg, 1972
Grunt	Ворчание, хрюканье, свист	<i>Eutrigla gurnardus</i> <i>Holocentrus rufus</i> <i>Zosterisessor ophiocephalus</i> <i>Pollimyrus adspersus</i> , <i>P.isidori</i> <i>Gadus morhua</i>	600-750 200-300	Amorim et al., 2004 Winn et al., 1964 Malavasi et al., 2003 Crawford, Huang, 1999 Brawn, 1961b; Hawkins, Rasmussen, 1978 Amorim, Hawkins, 2000;

		<i>Eutrigla gurnardus</i>		Amorim et al., 2004
Honk	Гоготание	<i>Zosterisessor ophiocephalus</i> <i>ниранья</i>	5-20	Malavasi et al., 2003 Kastberger, 1981a
Hoot	Уханье	<i>Pollymirus adspersus,</i> <i>Petrocephalus ballayi</i>		Crawford, 1997a
Horn	Звук рога, автомобильный гудок	<i>Opsanus beta</i>	150-200	Remage-Healey et al., 2005
Hum	Жужжание	<i>Porichthys notatus</i>		Brantley, Bass, 1994
Knocks	Постукивание	<i>Scaphirhynchus albus,</i> <i>S.platatorynchus</i>	90-160	Johnston, Phillips, 2003
		<i>Eutrigla gurnardus</i>		Amorim et al., 2004
		<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	<400	Hawkins, Chapman, 1966
Moan	Стон	<i>Scaphirhynchus albus,</i> <i>Scaphirhynchus</i> <i>platatorynchus</i>	260-370	Johnston, Phillips, 2003
		<i>Proterorhinus marmoratus</i>	70-130	Ladich, Kratochvil, 1989
Moo	Мычание		50-300	

Pop	Отрывистый треск или хлопки, шлепки	<i>Haemulon album</i> <i>Lepomis macrochirus</i>	< 500 < 1000	Камингс и др., 1969 Ballantyne, Colgan, 1978
Purr	Мурлыканье, урчание, ворчание	<i>Etheostoma nigripinne</i> <i>Cyprinella bifasciatus</i> <i>Trichopsis vittata</i>	900	Johnston, Johnston, 2002a Stout, 1975 Brittinger, 1991
Rapid knock	Быстрое постукивание		300-450	
Rasp	Скрежет, неприятный звук		< 1000	
Smashing noise	Шум разбивающихся вдребезги предметов			Венц, 1969
Snaps	Щелканье, треск			
Sobbing	Рыдания, всхлипывания	<i>Synodontis sp.</i>		
Squeak	Писк, визг	<i>Scaphirhynchus albus</i> , <i>S.platorynchus</i>	900-1300	Johnston, Phillips, 2003
Squawk	Треск, скрежет, вопль, пронзительный крик	<i>Prionotus carolinus</i>		Fish, 1954
Staccato	Стаккато, короткий и отрывистый звук	<i>Holocentrus rufus</i>		Winn et al., 1964
Thump	Глухие удары	<i>Gaidropsarus mediterraneus</i> <i>Chasmodes bosquianus</i>	50-750 80-180	Almada et al., 1996 Tavolga, 1958

Tuba	Низкий трубный звук	<i>Clupea harengus</i>	80-150	Fish, Mowbray, 1970
Whistle		<i>Clupea pallasii</i>		Schwarz, Greer 1984

Учебное издание

Касумян Александр Ованесович

Звуки и звукогенерация у рыб

Подписано в печать 18.11.2008 г.

Формат 60x84/16. Бумага офс. №1.

Печать Ризо. Усл. печ. л. 7.5

Ордена «Знак Почета» Издательство Московского университета.

125009, Москва, ул. Б.Никитская, 5/7.

Типография ордена «Знак Почета» издательства МГУ

117234, Москва, Ленинские горы

Заказ № 3099 Тираж 300 экз.