

А.О. Касумян

***ЗВУКОВАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ
У РЫБ***

Издательство Московского университета

2009

Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова

Биологический факультет

Кафедра ихтиологии

А.О. Касумян

ЗВУКОВАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ У РЫБ

Учебное пособие к курсу лекций

«Физиология рыб»

Издательство Московского университета

2009

УДК 597
ББК 28.693.32
К28

Издание осуществлено в авторской редакции при финансовой поддержке Программы “Ведущие научные школы” (проект № НШ-2104.2008.4), ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (Госконтракт №02.740.11.0280), Программы «Университеты России» (тема УР.07.03.011) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект 07-04-00793)

Автор выражает свою искреннюю признательность коллегам по кафедре ихтиологии Московского государственного университета Д.С. Павлову и Е.А. Марусову, высказавшим ценные советы по тексту рукописи, Т.В. Головкиной и Л.С. Алексеевой за помощь в оформлении рукописи. Автор благодарен зарубежным коллегам – W.N. Tavalga, A.D. Hawkins, M.C.P. Amorim, A.H. Bass, J.D. Crawford, M.A. Connaughton, M.L. Fine, F. Ladich, T.C. Tricas, E. Parmentier, M. Lugli, S. Malavasi, D.A. Mann, R. Rountree, откликнувшимся на просьбу прислать копии своих публикаций.

Рекомендовано к опубликованию решением Ученого и Учебно-методического советов биологического факультета Московского государственного университета им.М.В. Ломоносова

Касумян А.О.

К28 Звуковая сигнализация у рыб. Учебное пособие. – М.: Издательство Московского университета, 2009. – 157 с.
ISBN 978-5-211-05790-6

В пособии систематизированы современные сведения о роли звуков в поведении рыб. Рассмотрено участие звуковой сигнализации в регуляции репродуктивного, территориального, агонистического, агрессивного, социального и пищевого поведения у рыб, различающихся по систематике и образу жизни. Разбирается видовая и популяционная специфичность и индивидуальная вариабельность звуков рыб, суточная и сезонная цикличность звуковой активности, поведение, сопровождающее звуковую сигнализацию, влияние на нее различных внешних факторов. Приведены сведения о формировании звуковой сигнализации в онтогенезе рыб, обсуждается дистантность звуковой сигнализации и соответствие между звуковыми спектрами и слуховой чувствительностью. Анализируются возможные прикладные аспекты результатов исследования биоакустики рыб.

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

ISBN 978-5-211-05790-6

УДК 597
ББК 28.693.32
© Касумян А.О., 2009

ОГЛАВЛЕНИЕ

1.	ВВЕДЕНИЕ	5
2.	РОЛЬ ЗВУКОВ В ПОВЕДЕНИИ РЫБ	6
2.1.	Репродуктивное поведение	8
2.1.1.	Нерестовые звуки у территориальных немигрирующих к местам размножения рыб	9
2.1.2.	Нерестовые звуки у территориальных рыб, мигрирующих к местам размножения	19
2.1.3.	Нерестовые звуки у рыб, временно переходящих к территориальному образу жизни на период размножения	27
2.1.4.	Нерестовые звуки у нетерриториальных оседлых рыб	35
2.1.5.	Нерестовые звуки у нетерриториальных кочевых рыб	38
2.1.6.	Нерестовые звуки у нетерриториальных мигрирующих рыб	45
2.2.	Территориальное поведение	51
2.2.1.	Звуки рыб в период размножения	51
2.2.2.	Звуки рыб вне периода размножения	60
2.2.3.	Сравнение звуков территориального поведения и нерестовых звуков	67
2.3.	Защитное поведение	70
2.4.	Групповое и стайное поведение	75
2.5.	Пищевое поведение	76
3.	СПЕЦИФИЧНОСТЬ ЗВУКОВ РЫБ	84
3.1.	Видовые различия	84
3.2.	Популяционные различия	92
3.3.	Индивидуальные особенности	93
4.	ПОВЕДЕНИЕ, СОПРОВОЖДАЮЩЕЕ ЗВУКОГЕНЕРАЦИЮ	94
5.	РИТМЫ ЗВУКОВОЙ АКТИВНОСТИ РЫБ	96

5.1.	Суточные ритмы	96
5.2.	Сезонные ритмы	102
5.3.	Лунные и иные ритмы и циклы	106
6.	ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ	107
7.	ФОРМИРОВАНИЕ ЗВУКОВОЙ СИГНАЛИЗАЦИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ РЫБ	114
8.	ДИСТАНТОСТЬ ЗВУКОВОЙ КОММУНИКАЦИИ	120
9.	СООТВЕТСТВИЕ ЗВУКОВЫХ СПЕКТРОВ И СЛУХА	123
10.	ЗВУКИ И ПОЛИМОДАЛЬНАЯ КОММУНИКАЦИЯ	124
11.	ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ	126
12.	ЗАКЛЮЧЕНИЕ	132
13.	РЕКОМЕНДОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА	136
14.	ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА	136
15.	ПРИЛОЖЕНИЕ	138

1. ВВЕДЕНИЕ

Область зоологии, целью которой служит изучение акустической ориентации животных и их способности получать или обмениваться звуковыми сигналами, носит название биоакустики. Поскольку акустические свойства водной и воздушной среды существенно различаются, звуковую сигнализацию рыб и остальных водных животных, беспозвоночных и позвоночных, часто объединяют термином биогидроакустика. В современной ихтиологии биоакустика рыб имеет относительно непродолжительную историю, несмотря на то, что еще великие философы и ученые древности, такие как Аристотель (384-322 до н. э.) и Плиний Старший (23-79 н.э.) отмечали способность рыб производить звуки¹, а великий изобретатель и живописец Леонардо да Винчи (1452-1519) предлагал слушать рыб, приложив ухо к опущенному в воду веслу. Однако в течение многих столетий не только генерация звуков, но и наличие у рыб слуховой чувствительности в целом отрицалось. Взгляды на эту проблему кардинальным образом изменились лишь в начале 20 века, когда в результате специальных исследований удалось показать наличие у рыб хорошо развитой слуховой рецепции. Основополагающую роль в этом сыграли работы выдающегося немецкого исследователя Карла фон Фриша (1886-1982). В последующие годы, особенно начиная со второй половины 20 века, был получен большой массив экспериментальных данных и многочисленные результаты натурных наблюдений, убедительно подтверждающие наличие у рыб хорошо развитых слуховых возможностей и разнообразных способов генерации звуков и использование ими звуковых сигналов во внутривидовых взаимодействиях. Заметный прогресс в последние годы в создании новых более совершенных технических средств регистрации и анализа подводных звуков

¹ Аристотель в своем трактате «История животных» (*Historia Animalium*) указывает на несколько видов рыб, издающих звуки, и приводит краткую характеристику этих звуков. Впоследствии, основываясь на приводимом Аристотелем описании рыб, немецкий исследователь И. Мюллер предположил, что наиболее вероятно в трактате упоминаются: один из видов горбылевых рыб (*Sciaenidae*), 2 разных представителя морских петухов (*Triglidae*), средиземноморский долгопер *Dactylopterus volitans*, обыкновенный солнечник *Zeus faber* и, возможно, вьюн *Misgurnus fossilis*.

существенно расширил знания об акустическом репертуаре рыб и регуляции с помощью звуков многих важнейших форм поведения.

В настоящем учебном пособии систематизированы современные данные и представления о звуковом общении и ориентации рыб, о способах обмена биологически важной информацией, содержащейся в производимых звуках, о многообразии форм поведения рыб, регулируемых посредством звуков. Основное внимание в пособии, которое продолжает серию аналогичных изданий автора по механорецепции (Касумян, 2003, 2004, 2005, 2008), уделено данным, полученным в области звуковой сигнализации рыб в последние годы. Более ранние сведения довольно детально изложены известным российским исследователем В.Р.Протасовым (1927-1991) в его книге «Биоакустика рыб», вышедшей в 1965 году и являющейся первой монографией в мире, посвященной звукам рыб.

2. РОЛЬ ЗВУКОВ В ПОВЕДЕНИИ РЫБ

Рыбы издают звуки в разнообразных ситуациях и в связи с проявлением различных форм поведения – при агонистических взаимодействиях и при агрессивных контактах, во время поведения ухаживания и при нересте, при угрозе нападения хищника, испуге и при питании. Звуки возникают и при плавании. В большинстве случаев рыбы издают звуки преднамеренно, т.е. в связи с определенным поведением или в определенных ситуациях. Именно такие звуки, которые называют специализированными, используются ими в коммуникативных целях, как правило, для регуляции внутривидовых взаимоотношений. Сигнальная функция большинства звуков рыб стала очевидной для исследователей уже в самом начале специальных работ в области подводной биоакустики. В последующем справедливость этого заключения была подтверждена многочисленными примерами, показывающими, что звуковая активность либо предшествует проявлению

рыбами тех или иных поведенческих реакций, либо такие реакции сопровождаются специализированными звуками или генерация звуков используется для сигнализации, например, для предупреждения об опасности или о наличии пищи. У некоторых рыб издание специализированных звуков² может быть обязательным элементом их сложных поведенческих репертуаров. Искусственно вызванная потеря способности рыб к звукогенерации в таких случаях приводит к блокированию определенного поведения или делает его ущербным и не позволяет рыбам реализовать в полной мере ту или иную жизненную функцию, например, охрану собственного участка, соперничество за самку и привлечение ее к гнезду, нерест и т.п.

По сравнению с другими видами коммуникации, передача информации с помощью звуковых сигналов обладает рядом несомненных преимуществ, таких как большая быстрота распространения и дистантность действия. Благодаря направленной (дирекционной) слуховой чувствительности у рыб имеется возможность определять местонахождение источника сигнала, что делает звуковую коммуникацию эффективной. К существенным ограничениям ее возможностей можно отнести сложный звуковой фон и многократное отражение акустических сигналов в большинстве биотопов, прежде всего в прибрежных, где обитают большинство из тех примерно 1000 видов рыб, которые согласно имеющимся данным способны генерировать звуки. Из-за небольшой глубины в прибрежных участках морей и океанов, а также во многих мелководных пресноводных водоемах излучаемые рыбами звуки имеют ограниченную зону распространения. Поэтому в таких условиях слуховая рецепция, обеспечивающая возможность общения рыб с помощью звуков, может рассматриваться в качестве сенсорной системы с невысокой дистантностью. Совершенно иные условия для звуковой коммуникации складываются в морской пелагиали и на больших глубинах. Однако сведения о том, реализуются ли обитающими здесь рыбами эти возможности остаются

² Специализированные звуки генерируются рыбами преднамеренно в связи с определенным поведением или в определенных ситуациях. Такие звуки производятся предназначенными для этого органами или структурами.

крайне ограниченными и до настоящего времени скорее позволяют лишь полагать, чем утверждать, что глубоководные рыбы или рыбы открытой океанической пелагиали действительно широко используют звуки для общения.

2.1. Репродуктивное поведение

Производство звуков в период размножения – характерная особенность биологии большинства рыб, способных к звукогенерации. Многие из рыб, издающих звуки, вокализируют именно во время нереста, в другие же периоды жизненного цикла рыбы звуков либо не производят, либо делают это крайне редко. Между звуковой активностью таких рыб и сроками и местами их нереста обычно наблюдается тесная взаимосвязь. Эмиссия звуков может быть связана с разными фазами периода размножения – от ранних преднерестовых контактов между особями разного пола, когда самцы рыб образуют скопления или распределяются по индивидуальным нерестовым участкам, проявляют агрессивность по отношению к конкурентам за территорию или за самку, до поздних фаз, непосредственно предшествующих нересту, таких как привлечение самцом самки и проявление ухаживания, стимуляция к нересту и собственно нерест. Нерестовые звуки рыб относятся к категории специализированных, по механизму генерации они чаще всего могут быть либо барабанными, либо стридуляционными³.

Наиболее сложно репродуктивное поведение и связанная с ним звуковая коммуникация развиты у территориальных рыб или рыб, переходящих к территориальному образу жизни временно, с наступлением сезона размножения. Такие рыбы обычно чередуют звуки, адресованные самкам и регулирующие нерестовое поведение, со звуками, которые предназначаются соседям по территории или случайно приближающимся рыбам других видов.

³ Барабанные звуки создаются за счет быстрых сокращений специализированных барабанных мышц, крепящихся у большинства видов рыб одним или обоими концами к стенкам плавательного пузыря.

Последний тип звуков имеет отношение к регуляции агонистических взаимоотношений или прямых агрессивных проявлений и будет рассмотрен ниже (см. разделы 2.2 и 2.3). Нерестовые звуки характерны и для рыб, у которых территориальное поведение либо выражено неотчетливо, либо не проявляется вовсе.

2.1.1. Нерестовые звуки у территориальных немигрирующих к местам размножения рыб

К числу оседлых рыб, не совершающих значительных перемещений и большую часть времени проводящих в пределах собственных участков и использующих звуки для сигнализации при размножении, относятся мелкие рыбы коралловых рифов из семейства помацентровых (Pomacentridae). Некоторые из них живут небольшими колониями. В таких колониях каждый самец имеет собственный участок, который он защищает от других рыб и куда он пытается привлечь самку для нереста. Для привлечения на свою территорию готовых для нереста самок самцы леопольдит рода *Pomacentrus* (= *Stegastes*), дасцилла *Dascyllus albisella*, абудефдуфа *Abudefduf sordidus*, морской ласточки *Chromis chromis* совершают быстрые подъемы в толщу воды и столь же быстрые уходы вниз – так называемые сигнальные прыжки (signal jumps) и ныряния (dips), демонстрация которых сопровождается издаванием звуков. Сигнальное значение прыжков и ныряний подчеркивает тот факт, что они совершаются с поразительной частотой. Самцы дасцилла *Dascyllus albisella*, например, производят до 3000 сигнальных прыжков в течение дня. Полагают, что такие прыжки могут служить также и своеобразным индикатором готовности самца к нересту и использоваться самками при выборе партнера для нереста. Во время прыжков скорость этих мелких рыб (длина тела не превышает 10-13 см) составляет в среднем 80 см/с (максимум – 120 см/с), время

Стридуляционные звуки возникают при трении друг о друга зубов или костей черепа, челюстного и жаберного аппаратов, лучей плавников, позвонков.

прыжка – 0.425 с, средний пройденный путь – около 34 см. Самец колонии, первым заметивший приблизившуюся самку, повышает частоту сигнальных прыжков и ныряний. Его действия стимулируют аналогичное поведение и у соседних, конкурирующих с ним, самцов. Совершая прыжки и ныряния, самец дасцилла издает характерный звук, напоминающий щебетанье или чирикание (chirps). Этот звук представляет собой небольшую серию в среднем из 5-6 импульсов, каждый из которых длится около 13 мс, межимпульсный интервал равен 38 мс, частота звука – около 370 Гц. Генерация звука происходит в течение большей части времени, затрачиваемой самцом на прыжок и ныряние (около 60%), причем параметры звука (частота звука и его длительность, число импульсов и длительность межимпульсного интервала) не зависят ни от скорости рыб, ни от длины прыжка. Акустические характеристики звуков разных помацентровых рыб, часто населяющих одни и те же участки кораллового рифа, отличаются.

У помацентровых рыб нерестовое поведение и связанная с ним звукогенерация хорошо изучена у ряда видов, в частности у леопольдиты *Pomacentrus* (= *Stegastes*) *partitus*. В колониях леопольдит, состоящих из нескольких особей разного пола и возраста, звуки (щебетания) регистрируют в среднем до 20-25 раз в минуту. Самцы производят их во время ныряния – быстрого ухода вертикально вниз с высоты в 0.5-1.0 м. После нескольких ныряний и прыжков самец леопольдиты, прежде чем в очередной раз стремительно уйти вниз, проплывает небольшой путь по горизонтали, наклоняясь на бок на 20-45° то в правую, то в левую стороны (tilts) (рис. 1). Такие наклоны являются началом поведения ухаживания за самкой. После боковых наклонов и следующего за ними ныряния самец леопольдиты, завлекший самку на свою территорию, наклонив голову вниз и расставив грудные плавники, быстро подплывает к самке и, иногда слегка подталкивая ее (nudge) и совершая быстрые скользящие проплывы над дном, ведет самку к гнезду. Самка дасцилла *Dascyllus albisella*, откликнувшаяся на ухаживание самца, и сопровождающий ее самец, подплывают к гнезду и совершают

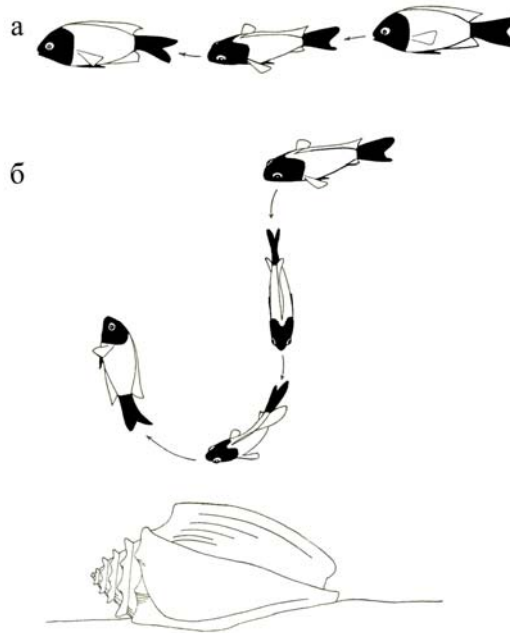


Рисунок 1. Нерестовое поведение самцов леопольдиты *Pomacentrus partitus*: а – наклоны в сторону, б – ныряния (Myrberg, Spires, 1972).

несколько проходов над ним. Лишь после нескольких таких предварительных проходов происходит нерест. И во время предварительных проходов над гнездом и во время нереста самец производит звуки, более короткие, чем щебетанья, которые состоят в среднем из 2-3 импульсов. Если сигнальные прыжки и соответствующие звуки обеспечивают дальнюю сигнализацию, то более короткие преднерестовые звуки обеспечивают коммуникацию между самцом и самкой, когда они находятся вблизи друг друга. Самцы помацентровой рыбы *Abudefduf abdominalis* производят характерные звуки во время подготовки гнезда – очистки небольшого участка субстрата на своей территории. Эти звуки состоят из последовательных звуковых импульсов длительностью около 55 мс, каждый из которых возникает при склевывании рыбой с поверхности грунта. Межимпульсные интервалы в этих звуках

длительные, свыше 200 мс, частота звука – 280 Гц. Рыб, зашедших на территорию и приблизившихся к гнезду, независимо от их видовой принадлежности самец изгоняет. Во время преследования он издает звуки агрессии. Для привлечения самок или для сигнализации соседям о занятости территории *A.abdominalis* не совершают сигнальных прыжков. Чтобы завлечь приблизившуюся самку самец, который обычно держится перед гнездом, начинает энергично плавать по петлеобразным или зигзагообразным траекториям, стараясь увлечь самку за собой (рис. 2). Если самка откликается на ухаживания и следует за ним, самец начинает издавать продолжительные звуки, средней длительностью около 2 с и представляющие собой серии из 3-26 импульсов двух разных типов, с частотой 120-130 Гц и гармониками вплоть до 1000 Гц. Такие же звуки самец продолжает издавать и позже, когда они вместе с самкой находятся в гнезде. Громкость этих звуков такова, что они могут восприниматься самкой на расстоянии в 1-2 длины тела.

Представители другой хорошо изученной группы рыб – бычковые (Gobiidae) – также принадлежат к территориальным рыбам. Большинство этих небольших по размерам рыб, населяющих морские прибрежные вода или небольшие реки, ведут одиночный образ жизни вблизи укрытий на собственных участках и не совершают значительных перемещений. В отличие от помацентровых, образование колоний для бычковых не свойственно. Звуки у бычковых, также как и поведение, связанное со звукогенерацией, хорошо исследованы, однако механизм генерации звуков до настоящего времени остается не изученным. В период нереста у бычковых, за редкими исключениями, вокализируют только самцы, которые могут быть представлены двумя разными формами или морфотипами – крупными самцами I типа и более мелкими самцами II типа. Обычно участвуют в нересте самцы всех морфотипов, но отличаются они по поведению и использованию звуков для сигнализации.

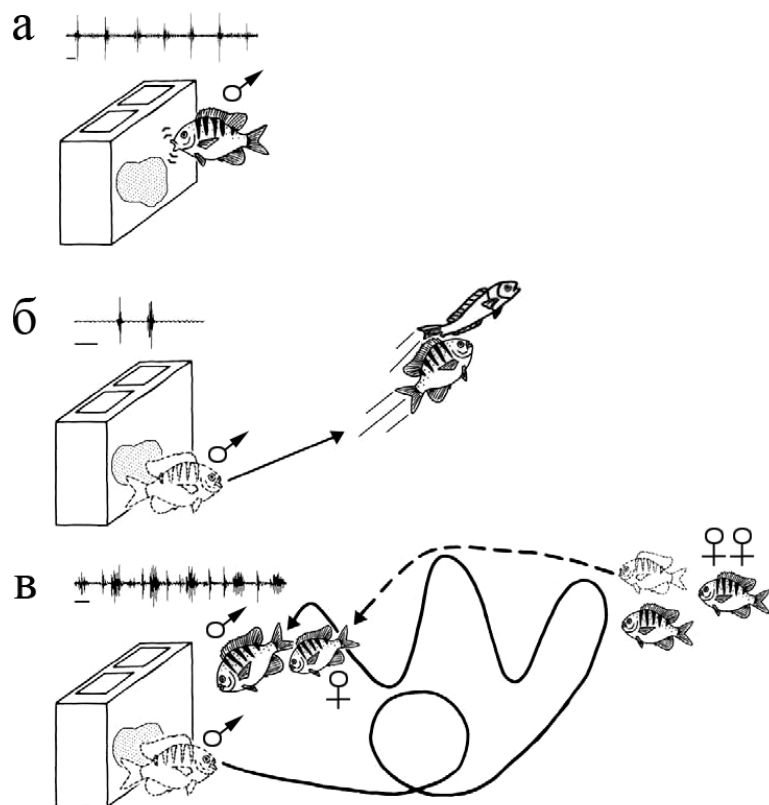


Рисунок 2. Сопровождаемое вокализацией нерестовое поведение у самцов абудефдуфа *Abudefduf abdominalis* (Pomacentridae): а – очистка самцом небольшого участка на своей территории; б – атака и преследование приблизившихся к гнезду особей своего вида или рыб других видов (Labridae, Chaetodontidae, Scaridae, Acanthuridae и др.); в – привлечение самки к гнезду путем энергичного плавания самца по петлеобразным или зигзагообразным траекториям и попытки увлечь самку за собой. Самец издает продолжительные звуки, если самка откликается на его ухаживания и следует за ним. Такие же звуки самец продолжает издавать и позже, когда они вместе с самкой находятся

в гнезде. Контур самца, выполненный пунктирной линией, означает его первоначальное положение, сплошной линией – завершающее положение. На рисунке приведены осциллограммы звуков, длина горизонтальной линии соответствует 100 мс (Maruska et al., 2007).

У бычка-травяника *Zosterisessor ophiocephalus*, обитающего среди зарослей морских водорослей в прибрежье Черного и Средиземного морей, самцы I типа не только крупнее, но и отличаются удлинёнными лучами во втором спинном плавнике. Самцы I типа у бычка-травяника с наступлением сезона размножения устраивают гнезда-убежища, обычно в виде норки в грунте, и для привлечения самок издают звуки, напоминающие ворчание (grunts). Самцы II типа также способны производить эти же звуки, но гнезд не строят; самки звуков не генерируют. В момент эмиссии звука самцы отводят в стороны жаберные крышки и мелко вибрируют головой. Звуки самцов I и II типа имеют сходную продолжительность (около 300 мс), в них близкое число импульсов, следующих в сериях с одинаковой частотой. Однако у самцов I типа звуки ниже по частоте и выше по амплитуде, чем у самцов II типа. Это хорошо согласуется с общей для рыб зависимостью частоты и амплитуды звука от размеров тела особи. В эксперименте, в отсутствие самца I типа, самцы II типа занимают его убежище, проявляют поведение ухаживания и издают привлекающие самок звуки, т.е. проявляют поведенчески-акустический стереотип в полной мере. Это отличает бычка-травяника от северной рыбомичмана (см. ниже).

Самцы бычков *Padogobius martensii* и *P. nigricans* начинают издавать звуки, когда самка, приблизившись вплотную к гнезду, замирает на какое-то время у входа в непосредственной близости от находящегося в гнезде самца. Самцы этих бычков продолжают издавать звуки и вне гнезда, когда они выходят из него для ухаживания за приблизившейся самкой. У самца

P. martensii звуковой репертуар более разнообразный и включает 3 разных звука, но только один из них, тональный, издается вне гнезда, причем с относительно низкой частотой, 5-8 раз в минуту. После того как самец возвращается в гнездо, звуки раздаются чаще (15-20 раз в минуту) и еще с большей частотой они производятся, когда следовавшая за самцом самка нерешительно задерживается перед входом в гнездо (30-40 звуков в минуту). В такой момент самцы производят и дополнительные шумы, стимулирующие самку – быстрые и частые удары головой и грудными плавниками о субстрат. С появлением самки в гнезде тональный звук становится все реже и реже и постепенно исчезает, но почти сразу же самец начинает производить 2 новых звука: комплексный звук, состоящий из нескольких барабанных стуков, переходящих в длинный тональный компонент, и звук, напоминающий длительную барабанную дробь. Темп генерации этих звуков возрастает и достигает максимума к моменту вымета самкой первых икринок, а затем быстро снижается (рис. 3). Нерест обычно продолжается несколько десятков минут или свыше часа. При вымете икры самка переворачивается брюшком кверху и приклеивает к своду гнезда икринку за икринкой. До тех пор пока самка находится в обычном положении, темп генерации звуков сохраняется высоким. Но как только самка поворачивается брюшком вверх и начинает откладывать икру, генерация звуков постепенно замедляется. Во время осеменения, когда самец поворачивается брюшком кверху, он может замолкать на несколько минут. После окончания нереста самка на некоторое время остается неподвижной, затем принимает нормальное положение и уходит из гнезда.

У самцов *P. nigricans* звуковой репертуар состоит лишь из одного звука, его продолжительность в среднем 330 мс, частота 60-100 Гц, среднее число импульсов в звуке - 26. Как и у *P. martensii*, приближение самки к гнезду вызывает резкое усиление темпа производства звуков, с 40-80 до 90 раз в минуту. Если самка по какой-либо причине покидает гнездо, вокализация продолжается еще в течение нескольких минут. Разукрашенный бычок-бубырь

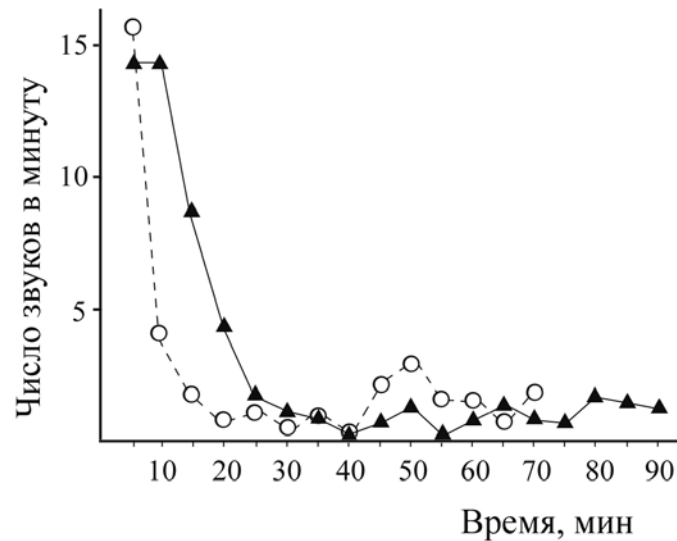


Рисунок 3. Звуковая активность (число звуков в минуту) двух самцов бычка *Padogobius martensii* в течение последовательных 5-минутных интервалов от момента начала нереста (откладки самкой первых икринок) и до его завершения (уход самки из гнезда). Сплошной и пунктирной линией обозначена звуковая активность двух разных самцов (Lugli et al., 1997).

Pomatoschistus pictus в своем нерестовом репертуаре имеет 2 звука: короткие низкочастотные глухие стуки (thump-like sounds) и более длительные и высокочастотные барабанные звуки. Глухие стуки, длительностью около 80 мс и частотой ниже 100 Гц, самец бычка издает чаще всего, когда находится в гнезде один или когда сопровождает самку у гнезда. Барабанные звуки, длительностью в сотни миллисекунд и частотой около 300 Гц, удается зарегистрировать намного реже, обычно когда самец вне гнезда, расправив плавники, неподвижно стоит рядом с самкой. Другие виды бычков (бычок *Knipowitschia punctatissima*, малый бычок *K. panizae*, малый бычок-буберь

Pomatoschistus minutus, мраморный бычок-бубырь *P.marmoratus*, бычок-бубырь *P.canestrini*) никогда не производят звуков вне гнезда, даже если они замечают самку и начинают проявлять к ней интерес. Эмиссия звуков у них начинается только после того, как самка входит внутрь гнезда, и в целом имеет ту же динамику, что и у других бычков. Бычки исследованных видов, продолжительность жизни которых составляет около 1 года, имеют небольшие размеры, длина их тела редко превышает 10 см. Звуки удается регистрировать лишь в непосредственной близости от рыбы, и уже в нескольких сантиметрах от нее уровень звукового давления становится очень низким, по-видимому, ниже порогового. В связи с этим существует точка зрения, согласно которой звуки, издаваемые самцами этих видов бычков внутри гнезда, служат не для стимуляции самки, а используются самцом для сигнализации о готовности приступить к нересту и, возможно, о его репродуктивном потенциале. В пользу такого предположения указывают не только небольшие размеры создаваемого самцами акустического поля, границы которого вряд ли выходят за пределы гнезда, но и резко возрастающая звуковая активность самцов во время нахождения самки в гнезде, а также часто наблюдаемые случаи ухода самки из гнезда до начала нереста. Полагают, что быстрая оценка потенциала самца является типичной чертой поведения самок бычков при выборе брачного партнера. Для привлечения самок к гнезду издает звуки самец черноротого бычка *Neogobius melanostomus*. Эти звуки, напоминающие кваканье или скрипы, привлекают самок, которые собираются вокруг гнезда. Самец выбирает одну из них, бьет около нее хвостом и старается направить в гнездо. Интересно, что готовая к нересту самка не только принимает определенную позу (прижатые к телу плавники, поднятая голова), но и издает слабые резкие писк. Сильный аттрактивный эффект на самок оказывают и записи звуков самцов, проигрываемые в местах естественного нереста этих рыб. Для самих самцов звуки, издаваемые находящимися по близости другими самцами, являются малоэффективными стимулами и практически не влияют на их поведение. Намного более сильными раздражителями для них служат стимулы,

исходящие от самок, такие как половые феромоны. Запах зрелых самок активизирует самцов, усиливает демонстрацию ими поведения ухаживания и звукогенерацию. Зрительный образ зрелой самки стимулирующего эффекта на поведение самцов не оказывает. Механизм генерации звуков бычками, некоторые из которых не имеют плавательного пузыря, неизвестен.

Еще одной группой вокализирующих рыб с резко выраженной территориальностью в период нереста являются цихлидовые рыбы (Cichlidae). Призывные звуки, по-видимому, стридуляционные по своей природе и напоминающие ворчание, производят территориальные самцы цихлидовых рыб. У цихлиды *Tramitichromis intermedius*, обитающей в великих африканских озерах, вокализация самцов приурочена к периоду размножения и всегда наблюдается в связи с нерестовым поведением, протекающим сходным образом у многих рыб этого семейства: территориальный самец изгибает хвостовой стебель в сторону, противоположную от самки, поворачивается к ней боком, мелко вибрирует телом (quivering), расправляет непарные плавники, быстро и прерывисто взмахивает грудными плавниками, медленно двигает хвостовым плавником в момент выброса порции спермы. Длительность звуков самцов *Tramitichromis intermedius* составляет около 120-170 мс с примерно 10 импульсами в серии, доминирующая частота 320-510 Гц. Важно подчеркнуть, что звуки слышны только тогда, когда самец демонстрирует именно такое поведение (во всех из 1370 зарегистрированных случаях эмиссии рыбами звука!), однако оно не всегда имеет звуковое сопровождение, например, если его производят нетерриториальные самцы. Это интересное наблюдение может указывать на преднамеренную звукогенерацию цихлидами стридуляционных звуков, производимых за счет трения глоточных зубов. Между частотой проявления элементов репродуктивного поведения и генерацией звуков наблюдается хорошо выраженная позитивная связь, как это показывают наблюдения за территориальными самцами мозамбикской тиляпии *Oreochromis mossambicus*. Наличие или отсутствие поблизости готовых к размножению самок ни как не влияет на звукопродукцию таких самцов, они издадут звуки,

даже если самка в аквариуме отсутствует. Как выяснено на примере видов рода *Pseudotropheus* самцы цихлид издают тихие и короткие тональные звуки, напоминающие стоны (moans), когда они, сопровождая самку, проявившую взаимность в ответ на ухаживания, плывут рядом с ней. Стоны предваряют ворчания и более решительное поведение самца. Амплитуда стонов снижается к концу этого звука, что указывает на способность рыб модулировать громкость.

2.1.2. Нерестовые звуки у территориальных рыб, мигрирующих к местам размножения

В отличие от помацентровых рыб, которые либо ведут территориальный образ жизни, либо мало перемещаются в пределах определенного участка рифа или побережья, некоторые рыбы формируют собственные нерестовые участки в новых для них биотопах, куда они попадают, совершая разные по протяженности миграции. Важным атрибутом активности территориальных самцов таких рыб может быть вокализация, с помощью которой они сигнализируют о занятости участка. Приближение к территории или заход на нее готовой к нересту самки или других рыб резко усиливает эмиссию самцом звуковых сигналов, а также вызывает у него определенный стереотип поведения, зависящий от конкретной ситуации.

Среди территориальных рыб, мигрирующих к местам нереста, наиболее изученными являются рыбы-жабы (Batrachoididae). Самцы рыб-жаб рода *Opsanus* весной перед наступлением нерестового периода мигрируют в побережье и распределяются по индивидуальным убежищам под мелкими обломками скал, под камнями и другими предметами. Самцы здесь проводят несколько недель – привлекают самок для нереста, охраняют икру, а затем и раннюю молодь. Заняв такое убежище, самцы начинают интенсивно вокализовать, особенно с наступлением вечерних сумерек. Сильные

характерные звуки самцов рыб-жаб рода *Opsanus* напоминают пароходный гудок («бу-у-п»), такие звуки известны в англоязычной литературе именно под таким названием – «boatwhistle». Звук «boatwhistle» характеризуется высокой стереотипностью и низким уровнем вариабельности основных акустических характеристик. Производится он с помощью хорошо развитых у рыб-жаб барабанных мышц. Самцы рыб-жаб используют звуки для привлечения самок, поднимающихся в прибрежье на нерест несколько позже самцов. Этот же звук выполняет функцию агонистического сигнала, с помощью которого самцы указывают другим самцам на то, что данная территория уже занята – самцам, еще не нашедшим свободный участок для нереста или самцам, расположившимся по соседству. Интересно, что проигрывание записей таких звуков или искусственных акустических имитаций не только привлекает самок к источнику звука, но и стимулируют у самцов ответную вокализацию. Исследование этого интересного феномена, усиление ответной вокализации, показало, что чем выше ритм искусственной стимуляции самцов звуками «boatwhistle», тем выше ритм их ответной вокализации. Интересно и другое: ответные звуки самцов почти всегда (в 90% случаев) возникают в интервалах между стимуляциями. Проигрывание записей, в которых звуки «boatwhistle» следуют один за другим без интервала, полностью подавляет звуковую активность самцов. Таким образом, использование звуковых сигналов у рыб может осуществляться так, чтобы предотвращать или минимизировать наложение звуков отдельных совместно вокализирующих особей. Подобная стратегия звуковой коммуникации характерна и для других позвоночных животных.

Призывные звуки самцов рыб-жаб рода *Opsanus* по своей структуре относятся к сложным звукам, т.е. к звукам, состоящим из последовательности нескольких простых звуков. У рыбы-жабы *O. beta* каждый звук «boatwhistle» начинается с одного, реже 2-3-х звуков, напоминающих ворчание (grunt) и представляющих собой короткие серии импульсов. Ворчания имеют частоту от 90-110 до 155 Гц и не относятся к тональным звукам, т.е. не образуют

гармоник. Этот компонент предваряет основную составляющую сложного звука, собственно звук «boatwhistle», тональный по своей природе. Короткие ворчания рассматривают в качестве предупреждающего сигнала о том, что вслед за ними вскоре (с интервалом в среднем около 36 мс) последует основной компонент звука – пароходный гудок, образующий несколько гармоник. Таких тональных компонентов, следующих друг за другом, может быть, как и ворчаний, несколько, как у рыбы-жабы *O. beta* или только один, как у другой рыбы-жабы *O. tau*. Длительность следующих друг за другом тональных компонентов варьирует, обычно первый намного продолжительнее последующих. В целом для тональных компонентов характерно удивительно высокое постоянство частоты звука, которая варьирует в пределах 1 Гц (низкая модуляция), при этом у разных особей частота тональных компонентов отличается существеннее, но в целом остается в диапазоне от 270 до 290 Гц (табл. 1).

Таблица 1. Основные акустические характеристики ($M \pm m$) звуков, издаваемых самцами рыбы-жабы *Opsanus tau* (Barimo, Fine, 1998)

Звук	Уровень звукового давления, дБ	Основная частота, Гц	Длительность, мс
Пароходные гудки (boatwhistles)	126 ± 1.2	249 ± 5.2	286 ± 15.3
Ворчание, или хрюканье (grunts)	123 ± 2.3	155 ± 5.9	71 ± 2.5

Примечание. Уровень звукового давления измерен на расстоянии 1 м от рыбы; дБ указаны относительно 1 μ Па. $M \pm m$ – среднее значение показателя и его ошибка.

Ворчания могут возникать не только как сигналы, упреждающие призывный звук самца, но и изолированно, их могут генерировать и самцы и самки. Такие изолированные ворчания рассматривают в качестве второго типа звуков из репертуара рыб-жаб. Наблюдаются изолированные ворчания в основном при стрессе, вызванном, например, испугом. Звуки эти также отличаются высокой стереотипностью и низким уровнем варибельности основных акустических характеристик (табл. 1). Изолированные ворчания самцы рыб-жаб могут производить и в ответ на усиление темпа вокализации одного из находящихся поблизости самцов-конкурентов за самку. В этом случае, самец как бы прикрепляет своеобразный акустический ярлык или метку к призывному звуку самца-соседа, располагая ее по времени генерации в пределах первого тонального компонента его звука. Такое поведение получило название акустического мечения (acoustic tagging) и встречается почти в трети всех звуков, регистрируемых на нерестилищах в период максимальной вокализации самцов рыб-жаб (вечерние сумерки). Поскольку каждый из самцов на каком-то ограниченном участке нерестилища имеет свои индивидуальные акустические особенности, всегда удастся определить, кто из них произвел мечение звука конкурента.

Близким образом протекает размножение у другого хорошо изученного представителя семейства рыб-жаб (Batrachoididae) – северной рыбы-мичмана *Porichthys notatus*. Встречается северная рыба-мичман в Тихом океане у берегов Северной Америки. Способность этих рыб производить звуки хорошо известна, что даже нашло отражение в ее местных названиях – калифорнийская поющая рыбы, рыба-канарейка, болтливая рыба. Половозрелые особи северной рыбы-мичмана с наступлением сезона размножения (конец весны и все лето), как и рыбы-жабы рода *Opsanus*, поднимаются с глубины на литораль, где более крупные самцы (длина около 15 см), которых принято называть самцами I типа, выкапывают под камнями небольшие гнезда-убежища. В эти гнезда для нереста они привлекают самок (длина около 12 см), которые приклеивают крупную икру (диаметр около 5 мм) к своду или к боковым стенкам убежища. Самка

небольшими порциями выметывает всю икру сразу (около 200 шт.), самец же последовательно нерестится с несколькими самками и общее число икринок в одном гнезде может превышать 1000. На литорали во время размножения присутствуют и более мелкие самцы рыбы-мичмана. Их длина почти в 2 раза меньше (около 9 см), чем у крупных самцов, но они имеют более развитые гонады и значительно более высокий (почти в 10 раз) гонадосоматический индекс. Собственных гнезд мелкие самцы (самцы II типа) не имеют, численность их невелика, около 10% от всех самцов на нерестилище. Таких самцов иногда называют также воришками или пронырами (sneakers) из-за того, что они стремятся незаметно проникнуть к крупному самцу в гнездо, когда в него входит самка, и принять участие в нересте. Довольно часто такое поведение приносит успех.

Нерестовая активность самцов северной рыбы-мичмана I типа начинается с заходом солнца. Самцы подходят к выходу из своего гнезда и, выглядывая из него, начинают издавать звук, напоминающий монотонное жужжание (hum) (частота около 100 Гц) (рис. 4). Характерная особенность жужжаний самцов – это их необычайно большая длительность. Отдельные жужжания продолжаются без перерыва свыше 10 мин, а с небольшими перерывами – до 1 ч! Частота и амплитуда дыхательных движений жаберными крышками у самцов в эти моменты заметно увеличивается. С помощью таких звуков самцы привлекают к гнезду самок, что хорошо подтверждают наблюдения за реакцией самок на проигрывание записей жужжаний самца: самки быстро собираются у источника такого звука, кружатся вокруг него, кусают. Подошедшая к гнезду самка либо сама заходит в него, либо это происходит после настойчивых подталкиваний самца во время перерывов между жужжаниями. Как только самка заходит в гнездо или в течение первой минуты после ее захода самец прекращает жужжание и блокирует собой выход из гнезда. Прижимая самку к стенке гнезда, самец производит ритмичные, раз в 1-3 с, стереотипные удары или толчки головой по туловищу или хвостовому стеблю самки, принуждая ее к нересту. Через несколько минут самка принимает характерную позу –

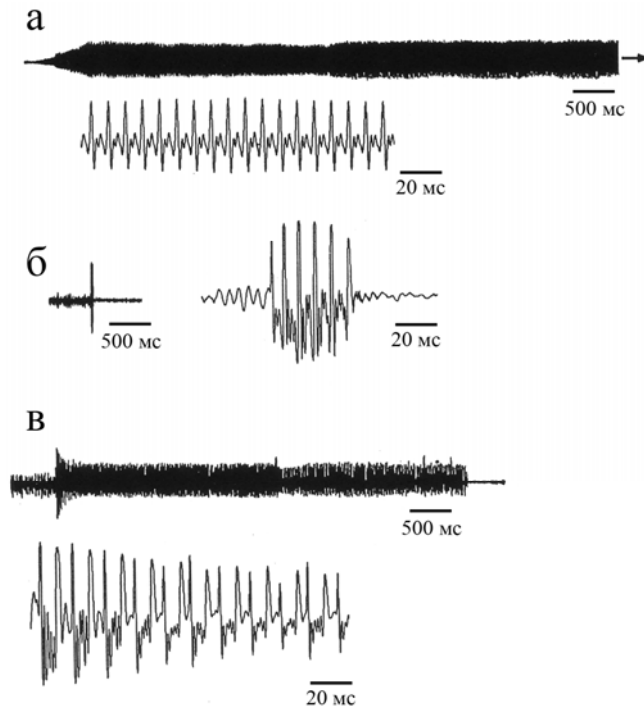


Рисунок 4. Осциллограммы звуков северной рыбы-мичмана *Porichthys notatus*: а – жужжания (hums), б – ворчания (grunts), в – раскаты (growls). Осциллограммы представлены в двух временных масштабах (Bass et al., 1999).

разворачивается брюшком к стенке или к своду гнезда и начинает постепенно выметывать икру (рис. 5). Процесс нереста длительный и может продолжаться до 20 ч. Самка сразу же приклеивает икру, прижимая ее к субстрату, самец каждые несколько минут, отталкивая самку в сторону, переворачивается и, мелко подрагивая (quivering), выпускает порцию спермы. Выметав таким способом всю икру, самка, перевернувшись брюшком вверх, застывает неподвижно, что служит сигналом для самца об окончании нереста. Самец

вытесняет самку из гнезда и остается охранять отложенную икру. Перед заходом в гнездо и в течение всего нереста самки каких-либо звуков не производят.

Происходящий нерест привлекает к гнезду самцов II типа. Они пытаются незаметно проникнуть в гнездо и, если одному из них это удастся, он либо имитирует нерестовое поведение самки и, перевернувшись, прижимается к стенкам гнезда брюшком, либо зарывается в грунт в малодоступном углу. При обследовании гнезд самцов I типа после того, как в него заходит самка и начинается нерест, этих мелких самцов обнаруживают часто, в 20-40% случаев. Самцы II типа не только по поведению, но и по размерам, по окраске и форме тела (увеличенному брюшку) напоминают самок. Такая мимикрия затрудняет его распознавание. Но если самец I типа все же замечает нежелательного конкурента, он изгоняет его. Если же самцу II типа не удастся проникнуть в гнездо или он был из него изгнан, то он избирает иную тактику: медленно пятась хвостом вперед, он пытается незаметно подобраться как можно ближе к входу в гнездо или даже частично проникнуть в него хвостом, а затем направить в гнездо созданный движениями плавников поток воды и, вместе с ней, периодически выбрасываемую в этот момент сперму. Такое поведение совпадает по времени с выметом икры самкой⁴. Заметив конкурента, самец I типа немедленно атакует проныру. Если этого не происходит, то самец II типа остается у входа в гнездо на протяжении всего времени, пока идет нерест (часы). При любой из тактик участия в нересте самцы II типа за самкой не ухаживают и привлекающих звуков не производят, даже когда самца I типа из гнезда принудительно удаляют. Хотя успешный нерест в таких искусственно созданных условиях может происходить. Охраной икры и появившейся молоди самцы II типа никогда не занимаются. Даже если они заходят в пустующее гнездо, они остаются в нем ненадолго и предпочитают большую часть времени проводить, как и самки, зарывшись в грунт.

⁴ По-видимому, сигналами о начале нереста, привлекающими самцов II типа к гнезду, служат половые феромоны, попадающие в воду у многих рыб вместе с половыми продуктами. К сожалению, какие-либо сведения о половых феромонах у северной рыбы-мичмана в литературе отсутствуют.

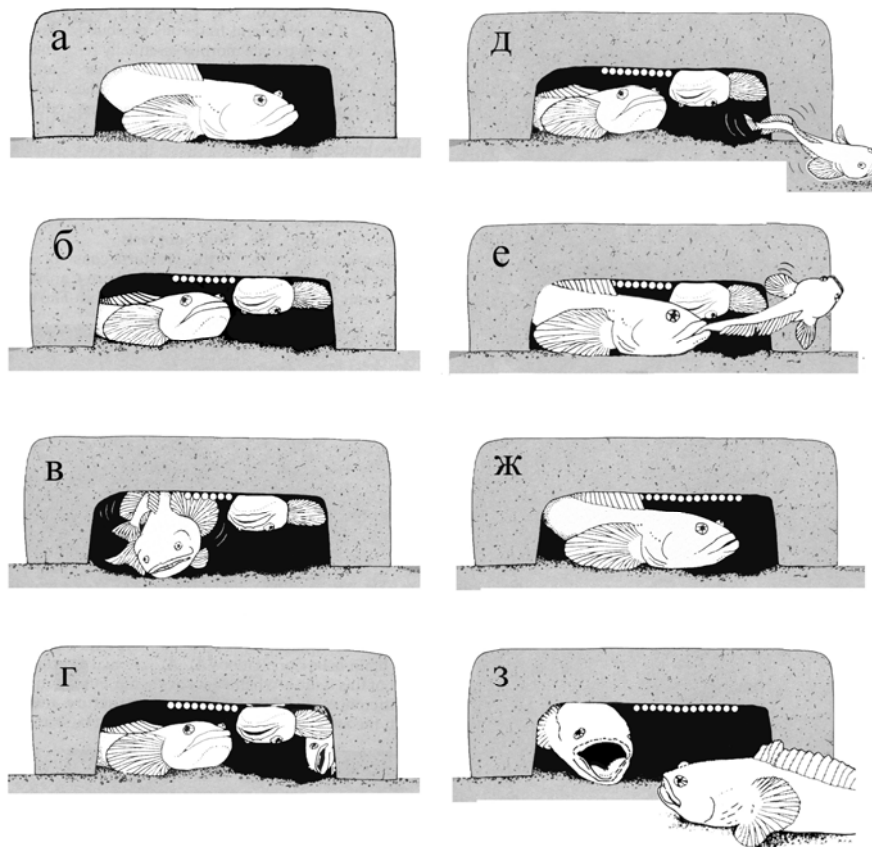


Рисунок 5. Нерестовое поведение северной рыбы-мичмана *Porichthys notatus*: а – самец типа I в гнезде, с наступлением ночи он производит сильные призывные глухие низкочастотные звуки, напоминающие жужжание или мурлыканье (hums); б – самка откладывает икру на поверхность свода гнезда, самец типа I замолкает сразу же после захода самки в гнездо; в – вращаясь и мелко подрагивая, самец типа I осеменяет икру; г – самец типа II, украдкой проникший в гнездо, осеменяет икру; д – расположившийся перед входом в гнездо самец типа II направляет поток воды внутрь гнезда и выпускает порции спермы; е – самец типа I отгоняет самца типа II от гнезда; ж – самец типа I

охраняет кладку икры, с наступлением следующей ночи он вновь начинает издавать призывные звуки и процесс нереста может повториться; 3 – самец типа I широко раскрывает рот и издает угрожающее ворчание (grunt) при приближении к гнезду другого самца типа I (Brantley, Bass, 1994; Bass, 1996).

Если длительные жужжания самцы I типа производят исключительно для привлечения к гнезду самок, то другие звуки, ворчания (grunts), значительно более короткие (от 50 до 200 мс), они издают во время агонистических проявлений – при проникновении в гнездо самца II типа или если к гнезду приближается или заходит в него другой самец I типа, которого хозяин обычно довольно быстро изгоняет (рис. 4). Издавая ворчания, самец I типа демонстрирует угрозу – широко раскрытый рот, обращенный навстречу противнику (рис. 5).

2.1.3. Нерестовые звуки у рыб, временно переходящих к территориальному образу жизни на период размножения

Переход к территориальности характерен и для рыб, которые вне репродуктивного периода являются обитателями пелагиали и открытых пространств крупных водоемов, могут вести типично стайный образ жизни, свободно перемещаться на большие расстояния и не иметь собственных участков. К числу таких рыб можно отнести представителей семейства тресковых (Gadidae), например, атлантическую треску *Gadus morhua*, самцы которой в преднерестовый период и период нереста (февраль-март) издают приглушенные ворчащие звуки (grunts). Самки трески, несмотря на наличие у них барабанных мышц, сохраняют молчание на всех фазах репродуктивного поведения, но вне нерестового сезона спорадически звуки могут издавать и они.

Звук ворчания у трески имеет длительность около 200 мс и основную частоту около 50 Гц. В искусственных условиях, к которым взрослые особи трески легко привыкают и где они могут нереститься, самцы длиной 50-70 см издают звуки, которые человек может слышать за несколько метров от бассейна. В дневное время звуки слышны редко, но с наступлением сумерек их регистрируют значительно чаще, особенно, если в бассейне происходит нерест. Включение искусственного освещения снижает частоту вокализации, после выключения она вновь усиливается. Нерестовое поведение самца инициирует готовая к вымету икры самка, когда она медленно и безбоязненно заплывает на территорию, охраняемую самцом от других самцов и незрелых самок (рис. 6). Заметив зрелую самку, самец приближается к ней с высоко поднятыми непарными плавниками и ведет ее вглубь своей территории, плывя рядом или вокруг нее по извилистой траектории, совершая многочисленные круги и резкие повороты. В это время слышны глухие ворчания самца, на каждый из которых самка сразу же отвечает повышением скорости плавания, поворотом в сторону самца или расправлением спинных плавников. На короткое время самец может замирать перед самкой, располагаясь боком перпендикулярно направлению ее движения (латеральная демонстрация). Эффект таких демонстраций усиливается, когда они сопровождаются опусканиями первого или первого и второго спинных плавников и первого анального плавника и затем их резким расправлением. Если самка замирает у дна, самец подплывает под нее и слегка толкает ее головой в брюхо, сопровождая толчки громким ворчанием. В ответ на такие действия самка, сопровождаемая самцом, поднимается к поверхности воды, где вскоре и происходит нерест. В момент синхронного вымета половых продуктов самец находится под самкой, перевернувшись спиной вниз и прижавшись к брюху самки (рис. 6). На завершающих фазах нерестового поведения, когда рыбы поднимаются к поверхности воды, звуки не генерируются. Число успешных нерестов у самцов трески тесно коррелирует с размерами (массой) барабанных мышц и не связано с длиной их тела, упитанностью или размерами плавников. Замечено, что

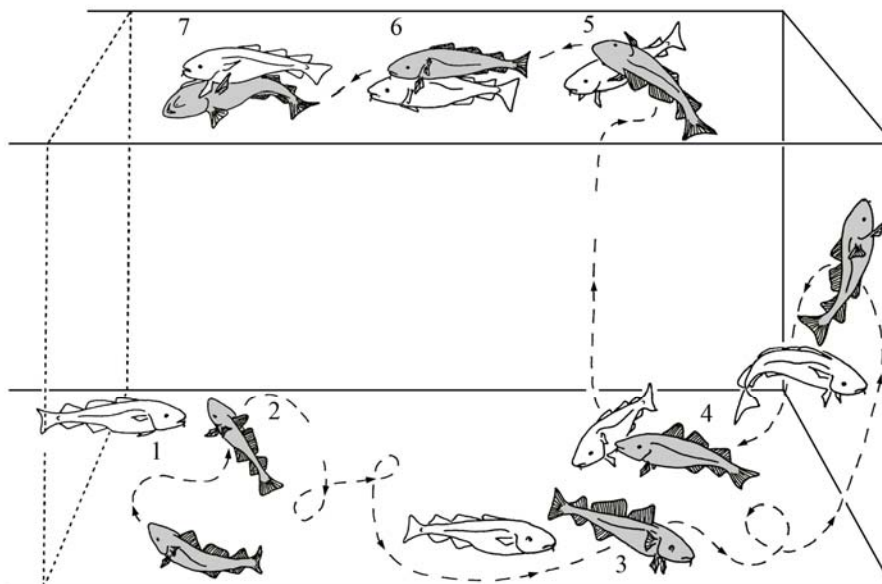


Рисунок 6. Нерестовое поведение атлантической трески *Gadus morhua*: 1 – самка входит на территорию самца; 2 – самец быстро приближается к самке с высоко расправленными непарными плавниками, плавает перед ней по сложной траектории (демонстрационное поведение); 3 – самец уводит самку вглубь своей территории, самка следует за самцом; 4 – длительный период, в течение которого самец уводит самку вверх, затем вновь опускается с ней ко дну, продолжает демонстрационное поведение, издает ворчащие звуки, слегка ударяет самку в бок и в брюхо; 5 – самка вслед за самцом поднимается вверх и застывает неподвижно у поверхности воды, самец прижимает самку сверху; 6 – самец лежит на самке сверху, рыбы медленно перемещаются у поверхности воды; 7 – самец подплывает под самку и прижимается к ней брюхом, нерест. Силуэт самца затенен; пунктирной линией отмечена граница, отделяющая территорию самца от остальной части бассейна, где находятся несколько зрелых самцов и самок трески (по Brawn, 1961a).

эмиссия звука самцом трески прекращает направленное на него нерестовое поведение другого самца. Если территориальный самец ошибочно проявляет поведение ухаживания по отношению к незрелой самке или к самке с выметанный икрой, то оно прерывается сразу же после начала эмиссии самцом звуков, которые вызывают у самки быстрый уход. На нерестилищах трески (Лофотенские острова) в период нереста голоса многих рыб сливаются в единый рокот (rumble), который хорошо слышен при помощи гидрофонов, вне нерестового сезона звуки в местах скопления трески не обнаруживаются. Звуковой репертуар трески, используемый ею в природе, может, как полагают, не ограничиваться лишь одним звуком ворчания, а быть более разнообразным.

Звуковая сигнализация во время нереста присуща не только треске, но и другим представителям этого семейства – минтаю *Theragra chalcogramma*, люру *Pollachius pollachius*. Но наиболее сложную звуковую сигнализацию среди исследованных тресковых рыб имеет, по-видимому, пикша *Melanogrammus aeglefinus*. Репертуар самцов пикши содержит 5 разных звуков, значительно различающихся по числу двойных импульсов в звуке, частоте следования двойных импульсов и по продолжительности звуков. При этом продолжительность каждого из двойных импульсов и интервала между импульсами, а также значения пиковой (доминирующей) частоты этих звуков различаются слабо (табл. 2). Для человека эти звуки воспринимаются как постукивания (knocks), которые у пикши, в зависимости от ситуации, меняются от относительно коротких и медленных постукиваний до быстрых и длительных. Звук, в котором постукивания следуют с очень высокой частотой (каждые 30 мс), напоминает гул или жужжание (humming). Нерестовое поведение пикши некоторыми элементами напоминает поведение трески, однако звуковое сопровождение этого поведения различается значительно сильнее. При содержании в искусственных условиях готовые к размножению самцы пикши периодически опускаются на дно бассейна и начинают плавать по круговым или S-образным траекториям с небольшим радиусом. В этот момент у них может меняться пигментация – на боковой поверхности могут появляться

Таблица 2. Основные акустические характеристики звуков самцов пикши *Melanogrammus aeglefinus*
(Hawkins, Amorim, 2000)

Звук	Длительность звука, с	Число двойных импульсов в звуке	Длительность двойного импульса, мс	Интервал между двойными импульсами, мс	Интервал между импульсами, мс	Доминирующая 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

два дополнительных пигментных пятна сзади от обычного, характерного для пикши (рис. 7). Такое плавание трактуется как проявление самцом пикши территориального поведения⁵ и носит название «демонстрация одиночества» (solitary display). Демонстрация одиночества сопровождается эмиссией звуков – длительных быстрых и медленных серий постукиваний, которые, как полагают, служат сигналом готовности самца к нересту и по которым самки выбирают самца на нерестилище. Существование неслучайного, селективного подбора половых партнеров у тресковых рыб подтверждается генетическими исследованиями.

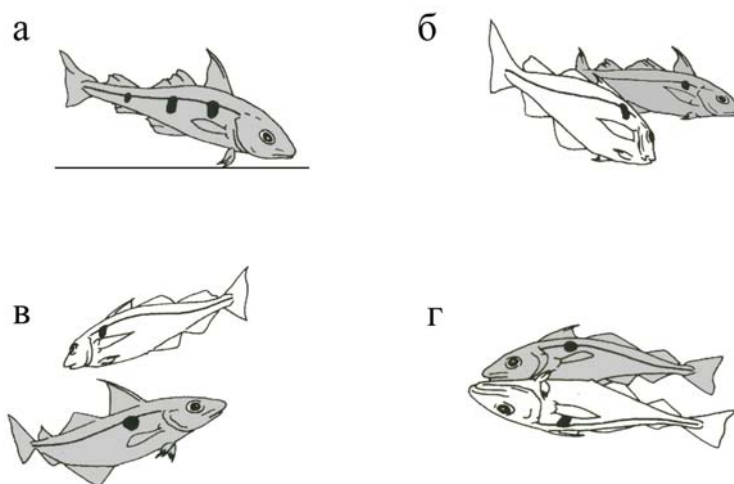


Рисунок 7. Элементы нерестового поведения пикши *Melanogrammus aeglefinus*: а – демонстрация одиночества (solitary display); б – резкие раскрытия и опускания непарных плавников самцом, ставшим перпендикулярно на пути самки (flicking); в – латеральная демонстрация (lateral display); г – нерестовые объятия (mating embrace). Силуэт самца затенен (Hawkins, Amorim, 2000).

⁵ у самцов пикши, однако, какого-либо поведения, прямо связанного с защитой территории от других рыб, не обнаружено. Это могут подтверждать и результаты акустических съемок на нерестилищах пикши, согласно которым в светлое время суток пикша образует скопления, которые держатся над дном. С наступлением ночи рыбы опускаются на дно и скопления распадаются.

Если поблизости самка пикши отсутствует, то самец может вернуться к более или менее спокойному плаванию в толще воды или более медленному плаванию по дну, касаясь его рострумом и концами грудных плавников (поза tripod). Если же самка откликается на призыв самца и подходит к нему, то самец направляется к ней и, следуя за ней на небольшом расстоянии (около одной длины тела) (following), совершает несколько так называемых латеральных демонстраций с высоко поднятыми непарными плавниками, сопровождая демонстрации эмиссией практически всего набора звуков. Если самка не уходит и продолжает оставаться с самцом, то это инициирует у него дальнейшее развитие поведения ухаживания: самец становится перпендикулярно на пути самки и начинает резко опускать и поднимать спинные плавники (flicking). В это время на теле самца могут появляться дополнительные пигментные пятна, такие же как и при демонстрации одиночества. Частота постукиваний в звуках, которые издает самец в это время, еще больше возрастает и может достигать максимального уровня. Затем самец вновь следует за самкой, находясь рядом с ней, подталкивая ее рострумом и кружа вокруг нее. Такие действия обычно заканчиваются тем, что самец и самка, поднявшись вверх, располагаются горизонтально и тесно прижимаются друг к другу брюшками с переплетенными брюшными плавниками. Это положение получило название брачные или нерестовые объятия (mating embrace) (рис. 7). Именно в этот момент и происходит нерест – одновременный вымет икры и спермы. Он сопровождается генерацией самцом звуков, состоящих из очень быстрых постукиваний. После выпуска спермы эмиссия звуков сразу же прекращается. Таким образом, по мере развития нерестового поведения самец производит звуки все чаще и чаще и максимум звукогенерации достигается к моменту высвобождения половых продуктов. Звуки с максимальной частотой постукиваний у пикши имеют и наибольшую среднюю продолжительность – до 10 минут (!). Звуки самцы пикши производят и днем и ночью, но только в том случае, если вместе с ними в бассейне присутствует и зрелая самка. При одиночном содержании самцы звуков не

генерируют, что может указывать на отсутствие у них конкуренции за территорию. В то же время, при подсаживании к нерестовой паре еще одного самца, звукогенерация усиливается (продолжительность звуков возрастает в 2-4 раза), что не позволяет исключать наличие конкуренции между самцами пикши за самку. По-видимому, у пикши, как и родственной ей трески, лидирующая роль самца-доминанта в борьбе за самку выражена сильнее в больших по численности группах рыб, тогда как в небольших группах в нересте могут одновременно участвовать несколько конкурирующих между собой самцов. Необходимо подчеркнуть, что во всех этих работах наблюдения за размножением проведены в условиях неволи, где недостаток пространства и длительное совместное содержание подопытных рыб могли исказить их поведение. В целом, роль звуковой сигнализации в нерестовом поведении пикши и других представителей семейства тресковых подчеркивает то, что размножение многих из этих рыб происходит в зимнее время ночью на относительно большой глубине (более чем 100 м) в северных широтах, т.е. в условиях, где возможности для зрительной рецепции существенно ограничены. Размеры барабанных мышц у этих рыб к сезону размножения увеличиваются более, чем в два раза.

К числу рыб, которые вне репродуктивного сезона ведут кочевой образ жизни относится большинство карповых (Cyprinidae). Многие из них не проявляют территориальное поведение и в период размножения. Однако имеются карповые рыбы, самцы которых в это время переходят к типично территориальному поведению, например, североамериканские карповые рыбы *Cyprinella galctura*, *Codoma ornate* и тупоносый толстоголов *Pimephales notatus*. Самцы именно таких карповых рыб производят звуки в нерестовый период. В аквариуме самцы *Codoma ornate* издают звуки, напоминающие взрывы или разрывы (burst). Издают их самцы во время ухаживания, когда они пытаются своим плаванием перед входом в расщелину-убежище привлечь в него самку. Эти же звуки слышны и при нересте. Механизм генерации таких звуков неизвестен. Самки каких-либо звуков не производят.

Территориальные самцы североамериканских рыб, относящихся к семейству окуневых (Percidae) – этеостом *Etheostoma nigripinne* и *E. crossopetrum* издают звуки, похожие на постукивания (knocks), мурлакание (purrs) и барабанный стук (drums). Эти звуки возникают только в связи с размножением и слышны при агрессивных стычках самцов с конкурентами, при привлечении самок к гнезду и при нересте. Наиболее обычны звуки типа drums (табл. 3). Звуки возникают независимо от того, находятся ли рыбы в гнезде или вне гнезда. При нересте звуки возникают либо непосредственно перед выметом икры самкой, либо в момент вымета. Самцы молчат в интервалах между стычками и в отсутствие поблизости самки, возбуждающей поведение ухаживания. Генерация звуков самками не установлена. Также как у *Codoma ornate*, однотипные звуки у этеостом при проявлении разных форм поведения отличаются по частоте и длительности, что указывает на наличие у рыб способности модулировать акустические параметры звука в зависимости от конкретного контекста поведения (табл. 3). Такая особенность представляется чрезвычайно важной для звуковой коммуникации и обмена звуковыми сигналами, имеющими точную адресную и ситуационную настроенность.

2.1.4. Нерестовые звуки у нетерриториальных оседлых рыб

Звуки, связанные с нерестовым сезоном, производят не только рыбы территориальные или временно переходящие к территориальности на этот период, но рыбы, не придерживающиеся определенных участков даже если их перемещения и не столь значительны. К числу таких рыб принадлежит ошибень *Ophidion marginatum* – небольшая морская рыба, обитающая вблизи берегов и проводящая светлую часть времени суток, зарывшись в грунт. Звуковая коммуникация у ошибня весьма своеобразна. Самцы ошибня начинают издавать звуки (серии из 1-27 звуковых импульсов частотой от 500 до

Таблица 3. Акустические параметры звуков, производимых территориальными самцами *Etheostoma nigripinne* и *E. crossopterum* при агрессивных контактах, во время ухаживания за самкой и нересте (Johnston, Johnston, 2000a)

Тип звука и форма поведения	Параметры звука			Параметры импульсов звука		
	встречаемость, %	доминирующая частота, Гц	длительность, мс	число	частота импульсов, с	длительность, мс
<i>E. nigripinne</i>						
Барабанный бой						
ухаживание	77	129 ± 35	740 ± 420	-	-	-
агрессия	87	146 ± 28	580 ± 260	-	-	-
суммарно	83	139 ± 32	640 ± 340	-	-	-
Постукивания, суммарно	10	104 ± 32	380 ± 310	1.9 ± 1.3	5.6 ± 1.0	230 ± 100
Мурлыкания, суммарно	7	89 ± 62	350 ± 220	6.4 ± 3.1	19.1 ± 5.1	60 ± 20
<i>E. crossopterum</i>						
Барабанный бой						
ухаживание	72	77 ± 9	960 ± 310	-	-	-
агрессия	83	90 ± 9	660 ± 310	-	-	-
нерест	74	93 ± 16	740 ± 340	-	-	-
суммарно	78	89 ± 13	730 ± 330	-	-	-
Постукивания						
ухаживание	28	100 ± 20	600 ± 510	-	-	-
агрессия	17	95 ± 20	460 ± 160	-	-	-
нерест	26	99 ± 15	570 ± 400	-	-	-
суммарно	22	98 ± 18	530 ± 350	1.9 ± 0.9	4.4 ± 1.8	270 ± 110
Гибрид <i>E. nigripinne</i> × <i>E. crossopterum</i>						
Барабанный бой, суммарно	92	102 ± 19	690 ± 470	-	-	-
Постукивания, суммарно	8	105 ± 22	480 ± 250	1.3 ± 0.5	2.3 ± 0.9	390 ± 100

1800 Гц), еще находясь в грунте, перед наступлением сумерек. С выходом из грунта вокализация усиливается и быстро достигает максимума. Самки в ответ на звуки самцов тоже начинают выходить из грунта, начинают плавать все активнее и активнее и, перемещаясь кругами, пытаются определить источник звука. Период, в течение которого самцы издаются звуки, относительно короткий, он начинается примерно за 40 мин до нереста, включает момент вымета половых продуктов и заканчивается через 15-20 мин после него. У самцов генерация звука сопровождается мелкой дрожью головы, а у самок – вибрацией грудных плавников. Регистрируя звуки, удастся обнаруживать места обитания этих малозаметных рыб, вести мониторинг состояния их популяций, разрабатывать мероприятия по охране и восстановлению численности.

Другим примером рыб, также как и ошибень использующих звуковую сигнализацию в условиях, когда возможности зрительной рецепции ограничены, могут быть слабозлектрические африканские рыбы семейства клюворыловых (Mormyridae). Клюворыловые имеют так называемый слуховой или тимпанический пузырек, плотно примыкающий к саккулярному мешку, и принадлежат к группе слуховых специалистов. Нерестятся клюворыловые, в частности, поллимиры рода *Pollimyrus* (*P. marianne*, *P. adspersus*, *P. isidori*) в темное время суток, период размножения приходится на сезон дождей, когда мутность воды становится высокой. Это ограничивает функцию не только зрения, но и других систем. Для нереста самцы поллимиров строят из растительного материала гнезда, обычно у дна в укрытиях. С наступлением периода размножения звуковая активность поллимиров, направленная на привлечение к гнезду самок, последовательно усиливается и достигает максимума в ночь нереста, а затем, во время охраны кладки и после появления личинок, снижается и прекращается после того, как молодь покидает гнездо и начинает самостоятельно плавать и питаться. В течение сезона у поллимиров происходит несколько последовательных нерестовых циклов, поэтому самцы через некоторое время вновь начинают вокализовать. Звуки самцов поллимиров относятся к категории сложных, они состоят из нескольких

простых звуков, следующих в разном порядке у разных видов и имеющих разные акустические характеристики (рис. 8) (табл. 4). В отсутствие поблизости самки или других рыб самцы поллимиров (*P.isidori*) спорадически издают стоны. Когда же к гнезду приближается самка, то самец на ее электрические разряды отвечает длительными стонами и накладывающимися на них ворчаниями. В эксперименте, чтобы вызвать у самца призывные звуки, достаточно, имитируя присутствие самки, воспроизвести ее электрические сигналы. Такая стимуляция приводит не только к ответной вокализации, но и сопровождается характерным поведением. Вне сезона размножения при приближении других рыб самцы производят стоны и редкие ворчания, отличающиеся по акустическим характеристикам от звуков, издаваемых ими в период нереста при ухаживании за самкой.

Стридуляционные щелкающие звуки издают морские коньки *Hippocampus* при проявлении ухаживания и при копуляции, основная частота этих звуков охватывает диапазон 400-800 Гц.

2.1.5. Нерестовые звуки у нетерриториальных кочевых рыб

К числу наиболее известных вокализирующих рыб, не проявляющих территориальности и сохраняющих кочевой образ жизни в течение всего онтогенеза, относятся горбылевые (Sciaenidae). Их звуковая активность также связана с периодом размножения. Так, серый горбыль *Cynoscion regalis* в это время (май-июль) формирует плотные нерестовые скопления вблизи берегов у атлантического побережья Северной Америки. В это же время и именно в прибрежье, а не в открытом море, регистрируются и барабанные звуки, издаваемые самцами этих рыб. Максимум звучания приходится на пик нереста, когда в уловах доля особей с текучими половыми продуктами наиболее велика. Совпадает и суточная циклика звуковой активности и нереста. Вне нерестового сезона самцы серого горбыля барабанных звуков не издают.

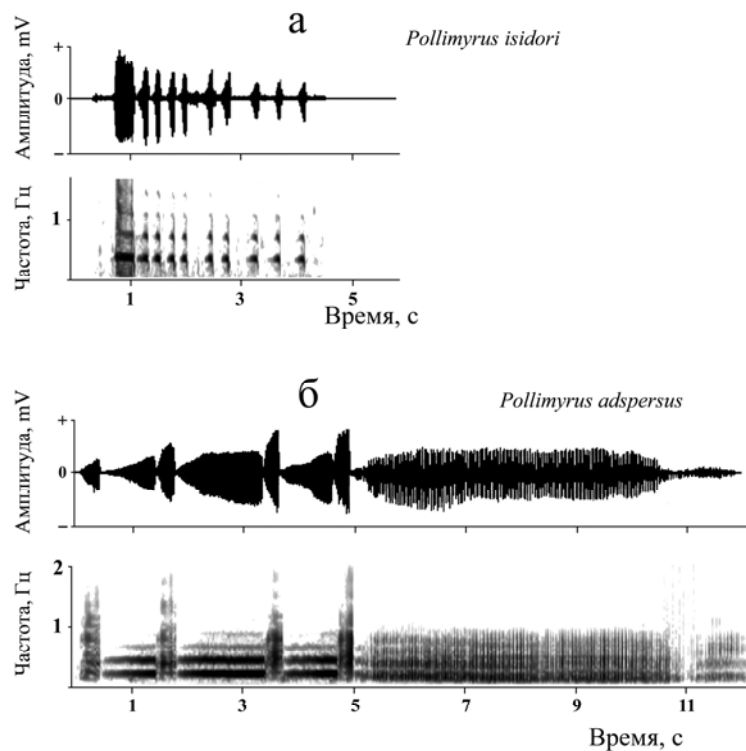


Рисунок 8. Осциллограмма (вверху) и сонограмма (внизу) сложных звуков, издаваемых в нерестовый период для привлечения самок самцами поллимиров *Pollimyrus isidori* (а) и *P. adspersus* (б) (по Crawford, Huang, 1999; Lamml, Kramer, 2005).

С наступлением сезона нереста поведение самцов горбылевых изменяется, однако перехода к истинной территориальности, к выбору индивидуальных территорий и их защите, не происходит. Аудио и видео наблюдения в бассейнах показывают, что готовые к нересту самцы серого

Таблица 4. Некоторые акустические характеристики простых звуков типа стон (moan) и ворчание (grunt) у самцов рода *Pollimyrus* (по Crawford et al., 1997a)

Вид	Стон		Ворчание			Источник информации
	длительность, мс	пиковая частота, Гц	длительность, мс	пиковая частота, Гц	частота следования импульсов, Гц	
<i>P. marianne</i>	1897	175	561	1076	34	Lamml, Kramer, 2005
<i>P. adspersus</i>	812	240	229	-	56	Crawford et al., 1997a
<i>P. isidori</i>	121	332	268	-	44	-"-

горбыля с наступлением вечерних сумерек, когда происходит нерест, стоят неподвижно над дном и, практически не умолкая, производят барабанные звуки. Какие-либо конкурентные отношения между самцами отсутствуют. Как только вблизи появляется самка, самец замолкает, подплывает к ней, подталкивает и следует за ней вверх к поверхности, где происходит парный нерест, длящийся всего несколько секунд. Во время вымета половых продуктов какие-либо звуки рыбами не производятся. После нереста самец вновь опускается на дно на случайно выбранное место и начинается новый цикл. Общее время вокализации и нереста колеблется в среднем от 2 до 3 ч. В естественной обстановке близко расположенные недалеко друг от друга самцы серого горбыля производят звуки, по-видимому, поочередно. Таким же образом ведут себя и самцы других видов семейства Sciaenidae (красный горбыль *Sciaenops ocellatus*, обыкновенный серебристый горбыль *Argyrosomus regius* и обыкновенный крокер *Micropogonias undulatus*). Самцы горбылевых издают звуки, как полагают, для образования нерестовых скоплений и привлечения самок. Поскольку акустические особенности звуков зависят от размера тела вокализирующего самца, вполне вероятно, что самки избирают самцов по их звукам и отдают предпочтение тем самцам, которые производят звуки более высокие по амплитуде и низкие по частоте. Звуки могут помогать образовывать нерестовые скопления и другим рыбам.

Нерестовые звуки горбылевых производятся с помощью барабанных мышц и охватывают интервал частот от 100 до 1000 Гц с максимальной амплитудой в диапазоне 250-600 Гц. Гармоники в них, в отличие от барабанных звуков многих других рыб, отсутствуют. Звуки у горбылевых довольно продолжительные – у серого горбыля их длительность достигает 500 мс. У обыкновенного серебристого горбыля *Argyrosomus regius* нерестовые ворчащие звуки еще более длительные – от 0.6 до 2.5 с, они представляют собой длинные серии из 30-110 импульсов, их частотный диапазон 340-445 Гц. Самцы серебристого горбыля производят такие звуки в среднем 12-13 раз в минуту, их своеобразное пение прекращается сразу же после короткого ворчания

продолжительностью менее 100 мс, регистрируемое при приближении самки. Кто производит этот короткий звуковой сигнал, самец или самка горбыля, не ясно. Полагают, что его может производить либо самец, когда он бросается к подошедшей к нему самке, либо самка, сигнализируя таким способом о готовности к нересту и подзывая к себе самца.

Территориальное поведение не только в связи с размножением, но и в другие периоды жизни не проявляют и такие вокализирующие рыбы как крапчатый сомик *Corydoras paleatus*. В ухаживании за самкой одновременно могут участвовать несколько самцов крапчатого сомика, при этом агонистические или очевидно агрессивные проявления между самцами отсутствуют. Ухаживание самцов выражается в следованиях за зрелой самкой и в периодическом издании ими стридуляционных звуков. Ухаживание заканчивается фиксацией одним из самцов самки в так называемой Т-позиции – для этого он зажимает усы самки грудным плавником и удерживает ее в таком положении нескольких секунд (13 ± 0.3 с), в течение которых и происходит вымет половых продуктов (рис. 9). У крапчатого сомика момент эмиссии стридуляционных звуков хорошо идентифицируется по характерным быстрым движениям последовательно правым и левым грудными плавниками. Каждое движение плавника вперед (абдукция) приводит к генерации одного простого звука, следующие друг за другом простые звуки образуют серии. В среднем, длительность одного простого звука в серии составляет около 17 мс, интервал между звуками – 33.5 мс, число звуков в серии – около 30, длительность всей серии – около 1.25 с (рис. 10). Самки сомиков во время поведения ухаживания и при нересте звуков не производят.

К числу рыб, не проявляющих явной территориальности, принадлежат и некоторые рыбы коралловых рифов, выметывающие икру не на субстрат, а рассеивающие ее в толще воды. Их нерестовое поведение также может сопровождаться эмиссией звуков, регулирующих поведение и синхронизирующих нерест. Сложной и интересной такая сигнализация выглядит у синхронного гермафродита *Hypoplectrus unicolor* (Serranidae),

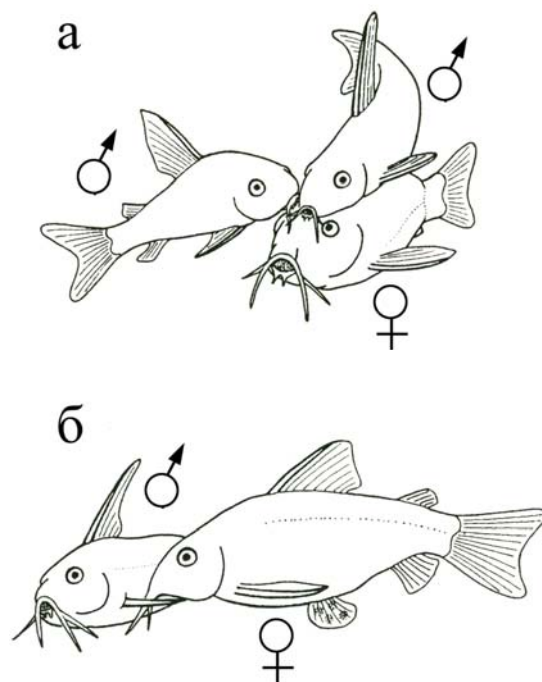


Рисунок 9. Последовательные фазы нерестового поведения у крапчатого сомика *Corydoras paleatus*: а – два самца (♂) преследуют более крупную по размерам самку (♀), самец, расположенный над самкой, вокализирует; б – самец удерживает самку, зажав ее максиллярные усы грудным плавником, у самки в сложенных брюшных плавниках выметанная порция икры (Pruzsinszky, Ladich, 1998).

относящегося к моногамным рыбам: особи, образующие пару, последовательно с небольшим интервалом участвуют в нересте то в роли самки, выметывая порцию икры, то в роли самца, осеменяя выметанную икру. Звуки генерируют обе рыбы, т.е. и «самец» и «самка», но издают они звуки разного типа и в разные моменты нереста. Рыба, выступающая в роли самца, производит звук с

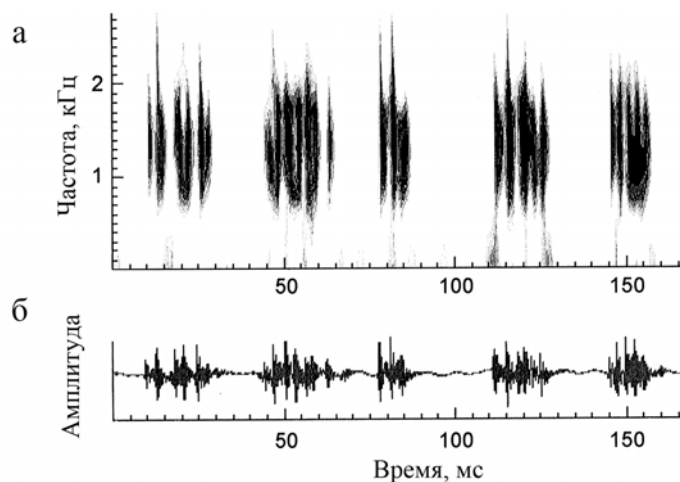


Рисунок 10. Сонограмма (а) и осциллограмма (б) звуков, издаваемых самцами крапчатого сомика *Corydoras paleatus* при ухаживании за самкой (Pruzsinszky, Ladich, 1998).

частотой около 500 Гц и продолжительностью 0.2-1.5 с на завершающей фазе поведения ухаживания за несколько секунд до собственно нереста – в момент, когда «самец» плотно обвивает партнера, выполняющего в данном цикле роль самки. В момент собственно нереста, т.е. при высвобождении икры, звук производит «самка», трепеща при этом грудными плавниками. Рыбы в это время обращены в противоположные стороны, что, как полагают, снижает вероятность схватывания их хищниками, у которых в вечерние часы, когда происходит нерест, наблюдается максимум пищевой активности. Звук «самки» продолжается около 1.5 с и имеет своеобразную структуру. Первая часть звука короткая, длится около 0.15 с. В течение этого времени частота звука уменьшается с 600 до 200 Гц, а затем после небольшого перерыва следует значительно более продолжительная и широкая по частоте вторая часть звука

(350-1650 Гц). Первую часть звука рассматривают в качестве сигнала, посылаемого «самкой» «самцу» о начале вымета икры и предназначенного для синхронизации нереста. Вторая часть звука, по-видимому, не несет сигнальную функцию и возникает в связи с двигательной активностью самки в момент нереста – с трепещущими взмахами грудных плавников и с частыми сокращениями брюшной мускулатуры. Сразу после вымета половых продуктов рыбы резко расходятся в противоположные стороны и уходят вниз к рифу. Такие нерестовые циклы могут повторяться многократно с периодичностью в несколько минут.

Нерест у другой нетерриториальной рыбы коралловых рифов – стайной рыбы-попугая *Scarus iserti* (Scaridae) – групповой, одновременно в нем могут участвовать до нескольких десятков особей. Непосредственно перед нерестом рыбы, собравшись в плотную группу, практически одновременно совершают стремительный бросок на несколько метров вверх и, достигнув верхней точки броска, выметывают половые продукты, а затем мгновенно возвращаются обратно. Покадровый анализ записей нереста показывает, что бросок совершается этими небольшими рыбами (максимальная длина тела 30-35 см) со скоростью около 12 м/с! Путь вверх к точке нереста занимает от 200 до 400 мс, столько же времени требуется рыбам и для возвращения вниз к рифу, на весь цикл уходит около 1 с. Путь рыб вверх и вниз сопровождает широкополосный звук (350-1650 Гц), который имеет, по-видимому, гидродинамическую природу. Сигнальная функция этого звука кажется сомнительной. Неясно также, каким образом достигается столь высокая согласованность стремительно протекающего нерестового поведения у рыб-попугаев.

2.1.6. Нерестовые звуки у нетерриториальных мигрирующих рыб

К нетерриториальным рыбам, совершающим протяженные нерестовые миграции, принадлежат осетровые (Acipenseridae), являющиеся

представителями хрящевых ганоидов (*Chondrostei*) – древней группы костных рыб (*Osteichthyes*). Эти рыбы начинают издавать звуки перед началом икрометания, когда они, преодолев значительные расстояния за время своей нерестовой миграции, скапливаются на нерестилищах. В остальное время года осетровые звуков не генерируют. У белого лопатоноса *Scaphirhynchus albus* и обыкновенного лопатоноса *S. platyrhynchus* звуки в нерестовый период производят не только зрелые самцы, но и самки. Амплитуда этих звуков достаточна для того, чтобы они были слышны в воздухе над бассейнами с рыбами. Интересно, что звуки у этих, как считается, асоциальных рыб возникают в том случае, если для наблюдений в бассейн помещают одновременно нескольких подопытных особей. Звуки у одиночных рыб удается обнаруживать крайне редко. Всего выделены 4 основных типа звуков, которые присущи особям обоего пола в равной мере. В более половины случаев встречается звук типа «писк» (squeak), причем у двух видов лопатоносов этот звук различается по доминирующей частоте, длительности и числу гармоник (табл. 5). Предполагается, что «писк» и другой высокочастотный звук, «щебетанье» (chirp), могут использоваться этими рыбами на коротких дистанциях при выборе полового партнера или для индивидуального распознавания особей на нерестилищах. Низкочастотные звуки типа «стук» (knock) и «стон» (moan), лучше распространяющиеся в воде, могут использоваться для дальней коммуникации, например, для привлечения зрелых особей своего вида к местам нереста. Способ генерации звуков осетрами остается неизвестным. Наличие гармоник в звуке типа «писк» может указывать на участие барабанного механизма в его генерации, хотя сведения о наличии барабанных мышц у осетровых отсутствуют.

Издает звуки во время нереста и другой североамериканский осетр – озерный *Acipenser fulvescens*, нерестовое поведение которого в природе подробно описано. Нерест этих рыб протекает в прибрежье небольших быстрых рек. В момент нереста один из самцов (их может быть несколько) располагается чуть впереди самки так, чтобы его хвостовой плавник касался

Таблица 5. Звуки белого лопатоноса *Scaphirhynchus albus* и обыкновенного лопатоноса *S. platyrhynchus*, издаваемые в репродуктивный период (средние значения) (по Johnston, Phillips, 2003)

Звук	Белый лопатонос				Обыкновенный лопатонос			
	доминирующая частота, кГц	длительность, мс	число гармоник	доля от всех звуков, %	доминирующая частота, кГц	длительность, мс	число гармоник	доля от всех звуков, %
Писк (squeak)	0.92	211.1	3.2	51	1.3	112.3	3.9	54
Щебетанье (chirp)	2.0	71.2	2.0	17	2.1	57.6	2.3	37
Стук (knock)	0.16	196.6	нет	24.5	0.09	230.9	нет	8
Стон (moan)	0.37	210.8	нет	7.5	0.26	100.0	нет	1

снизу брюха самки или был к нему очень близок. Быстрыми взмахами хвостового плавника (4-5 раз в секунду) самец стимулирует самку к вымету икры. В такт с ударами хвоста над водой слышны характерные глухие звуки, напоминающие отдаленные громовые раскаты или хлопанье крыльями крупных птиц, таких как гуси или куropатки. По звучанию эти звуки напоминают слово “wumps”. Человек, стоящий на берегу рядом с нерестящимися рыбами, вместе со звуками отчетливо ощущает передающуюся через грунт вибрацию. Нерестовые звуки сразу же привлекают других самцов, находящихся ниже по течению, которые быстро подплывают к месту нереста с расстояния в 3-5 м⁶. Такие же звуки производят и самцы, когда они располагаются отдельно от нерестующих рыб, на некотором от них расстоянии, и как бы имитируют нерест характерными движениями хвостового плавника и выбросом порции спермы. Акустические характеристики самцов озёрного осетра остаются не исследованными.

В литературе упоминается о способности издавать звуки у зрелых особей и других осетровых рыб – русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*, атлантического осетра *A. sturio*, белуги *Huso huso* и некоторых других. Сообщается о генерации ими звуков типа «свист», частота которых, согласно имеющимся данным, необычайно высока, до 18-20 кГц, что значительно выше, чем у звуков почти всех остальных исследованных рыб. Механизм генерации «свистов» осетровыми остается непонятным.

Таким образом, вокализация, приуроченная к периоду размножения, присуща рыбам разным по систематике, образу жизни и поведению. Среди рыб, производящих нерестовые звуки, наибольшее число видов относятся либо к истинно территориальным, либо к рыбам, проявляющим территориальность только в период размножения. Число видов нетерриториальных рыб, издающих звуки в связи с нерестом, невелико. Тесная связь между территориальностью и способностью производить нерестовые звуки, несомненно, подчеркивает

⁶ Нельзя исключать и того, что привлечение самцов к месту нереста стимулируется не звуками самцов, а половыми феромонами, выделяемыми самками в воду вместе с овариальной жидкостью и икрой.

важность звуковой сигнализации в сохранении рыбами собственных участков, укрытий или убежищ и располагающихся здесь гнезд и подготовленных для откладки икры участков субстрата. Дистантная сигнализация с помощью звуков позволяет территориальным рыбам, перманентно находящимся на собственных участках и занятым отстаиванием своих прав на него, не только информировать конспецификов-конкурентов о своем присутствии и занятости территории, но и сообщать особям противоположного пола о готовности к размножению и о собственном репродуктивном потенциале. Только при наличии эффективной дистантной сигнализации территориальные рыбы могут быть успешными в размножении, в передаче собственного генетического материала следующему поколению.

Нерестовые звуки характерны в большинстве случаев только для самцов. У большинства видов самки в период размножения, так же как и в остальные сезоны года, сохраняют молчание. В этом правиле имеется лишь небольшое число исключений, таких как, например, черноротый бычок *Neogobius melanostomus*, у которого самка отвечает слабыми звуками на ухаживания самца, или синхронный гермафродит *Hypoplectrus unicolor*, у которого звуковые сигналы издают оба брачных партнера – и выступающий в качестве самца, и выступающий в качестве самки. Призывные звуки или звуки, издаваемые самцами при ухаживании, обычно редко вызывают у самок сильные или специфические поведенческие ответы. Если звуковые сигналы предъявляют изолированно, в отсутствие самца, то у большинства видов самки оказываются к таким звукам полностью безразличными, как, например, у леопольдиты *Pomacentrus partitus*. Одно из немногих исключений – батигобиус *Bathygobius soporator*, для самок которого достаточно одной лишь звуковой стимуляции, чтобы вызвать у них ответы, проявляемые при ухаживании самца.

Звуки самцов предназначены главным образом для привлечения самок и для их стимуляции к нересту во время ухаживания. Непосредственно перед нерестом или в момент вымета половых продуктов, когда требуется синхронизация действий партнеров по нересту, производство звуков выявлено

лишь у относительно небольшого числа видов, например, у ошибня *Ophidion marginatum*, у *Hypoplectrus unicolor* и некоторых других рыб. У пикши в ходе репродуктивного поведения происходит последовательное усиление звукогенерации с максимумом в точке нереста, что указывает на особое значение звуков в поведении рыб этого вида. Важно отметить, что это не является правилом, общим для всех близкородственных видов, поскольку у атлантической трески наблюдается иная, чем у пикши динамика звукогенерации. У осетровых рыб, имеющих плохо развитую зрительную рецепцию, звукогенерация наблюдается, по-видимому, либо только в момент нереста, либо достигает к этому времени заметного уровня. У рыб, у которых непосредственно перед нерестом или в момент вымета половых продуктов, генерация звуков не происходит, синхронизация действий брачных партнеров достигается, по-видимому, за счет сигналов иной природы – зрительных, запаховых, тактильных или воспринимаемых сенсорными органами боковой линии или электрорецепторными органами.

Сложные формы поведения, каким является репродуктивное, не могут основываться на информации, поступающей лишь по одному сенсорному каналу. Сигналы, регулирующие сложные формы поведения, имеют разную природу и их восприятие связано с работой разных органов чувств. Роль и значение отдельных сенсорных систем в регуляции размножения различается у разных рыб и зависит от особенностей их образа жизни и поведения. Регулирующая роль сенсорных систем зависит и от конкретной фазы репродуктивного поведения и определяется их дистантностью. Так, нерестовые звуки во многих случаях осуществляют дальнюю сигнализацию, тогда как на близких расстояниях основное значение в регуляции поведения рыб может переходить к сигналам, воспринимаемым, например, зрением и/или боковой линией (боковые демонстрации, плавание самца вокруг самки по сложной извилистой траектории, складывание и раскрытие плавников). У самцов атлантической трески, у которых использование таких сигналов хорошо

выражено, наблюдается положительная корреляция между размерами непарных плавников и величиной сперматокрита.

2.2. Территориальное поведение

Территориальное поведение регулирует пространственные отношения между животными, их распределение по территории. Эта форма поведения обычно сопровождается выбором или захватом животными собственных участков, их охраной от конкурентов. В большинстве случаев такая деятельность сопровождается демонстрацией или эмиссией хозяином участка различного рода предупреждающих сигналов о занятости территории (агонистические сигналы) или прямыми конфликтами между хозяином и претендентом на участок (агрессия). Агонистические и агрессивные проявления служат характерными чертами поведения территориальных животных. У многих рыб территориальность и, соответственно, агонистическое и агрессивное поведение резко обостряются в период размножения. Способность формировать собственные участки и отстаивать их от конкурентов позволяет таким рыбам не только выживать, но и быть успешными в размножении. В связи с этим в настоящем разделе статьи роль звуков в территориальном поведении рыб рассматривается преимущественно на примере рыб в период их размножения.

2.2.1. Звуки рыб в период размножения

У территориальных рыб, живущих колониями в тропиках, и у которых нерестовый сезон охватывает значительную или большую часть года, взаимодействия между особями представляют собой постоянную смену типов поведения, когда агонистические или агрессивные проявления быстро

сменяются демонстрацией поведения ухаживания, и наоборот. К числу таких рыб, обладающих сложным территориальным и нерестовым поведением и использующих звуковую сигнализацию, относятся помацентровые рыбы (Pomacentridae). Наблюдения и эксперименты, выполненные в колониях помацентровой рыбы леопольдиты *Pomacentrus partitus*, показывают важность звуковой сигнализации в территориальном поведении этих мелких коралловых рыб. Оказалось, что если удалить хозяина территории, то она уже через нескольких минут захватывается соседями. Но если на неохраняемой территории воспроизводить звуки ее прежнего хозяина, то в этом случае проникновение других самцов происходит значительно позже, чем при отсутствии звуков. Согласно лабораторным экспериментам, территория, лишенная хозяина, на много быстрее захватывается, если транслировать звуки не ее прежнего хозяина, а других самцов колонии, что указывает и на индивидуальный звуковой почерк у рыб, и на их способность запоминать такие особенности звуковых сигналов. Наиболее сложным для вторженцев-соседей при проникновении на чужую территорию является принятие решения на пересечение границы: пройдя этот рубеж, новый самец затрачивает примерно одно и то же время на то, чтобы достичь укрытия прежнего самца как при трансляции звуков, так и без нее. Возвращенный на прежнее место хозяин полностью восстанавливает свои права в течение 2 мин. Если хозяина оставляют на его участке в стеклянной емкости, препятствующей распространению звуков, то захват территории чужаками происходит редко. Таким образом, визуальное присутствие хозяина имеет на много большее значение, чем акустическое. Однако длительное сохранение собственного участка не возможно без одновременно и визуальной и звуковой сигнализации. Еще одним свидетельством важности звуков в конкуренции рыб за территорию служат эксперименты, выполненные на боции *Botia horae* (Cobitidae). Боции, искусственно лишенные способности производить звуки, не могут оградить свое убежище от вторжения других рыб несмотря на проявление

агонистического поведения, тогда как интактные или ложнооперированные особи легко изгоняют пришельца.

У помацентровой рыбы дасцилла *Dascyllus albisella* звуки издают и самцы и самки. Если самки у дасциллов это делают только при проявлении агрессии (преследование неполовозрелых особей), то самцы вокализируют в более разнообразных ситуациях – при проявлении агрессии, при очистке субстрата для нереста, при привлечении и ухаживании за самкой, во время нереста. В целом, репертуар самцов дасцилла необычайно широк для рыб, он включает до 6 звуков, различающихся числом импульсов, их длительностью и амплитудой (рис. 11). Звуки агрессии у самцов дасцилла двух типов – короткие, состоящие из 1-2 импульсов и напоминающие отрывистый треск, шлепки или хлопки (pops), и более продолжительные щебетанья (chirps), состоящие в среднем из 5-6 импульсов. Отрывистый треск, шлепки или хлопки (pops) самцы чаще издают, когда на их территорию проникают рыбы других видов (*Cheilinus unifasciatus*, большеротый губан *Epibulus insidiator*, *Chaetodon lunulatus*, *Forcipiger flavissimus*, белопятнистый кузовок *Ostracion meleagris*, *Ctenochaetus strigosus*), многие из которых могут представлять непосредственную опасность либо для самих самцов, либо для охраняемой ими кладки икры. Интересно, что такие же звуки самцы производят даже при приближении аквалангиста, наблюдающего за рыбами. Более продолжительные звуки chirps обычно слышны, когда вблизи оказывается самец своего вида – непосредственный соперник за территорию. Необходимо подчеркнуть, что успешная охрана самцом своей территории достигается не только и не столько за счет генерации предупреждающих звуков, сколько благодаря зрительной сигнализации. Такие специфические элементы поведения самцов помацентровых, как сигнальные прыжки и ныряния, служат, как полагают, элементами не только репродуктивного поведения, но и агонистического, поскольку они наблюдаются и когда самцы пытаются привлечь к себе появившуюся самку, и когда самки в поле зрения самца отсутствуют. Самцы совершают сигнальные прыжки и ныряния и вне нерестового сезона. Отмечается, что при

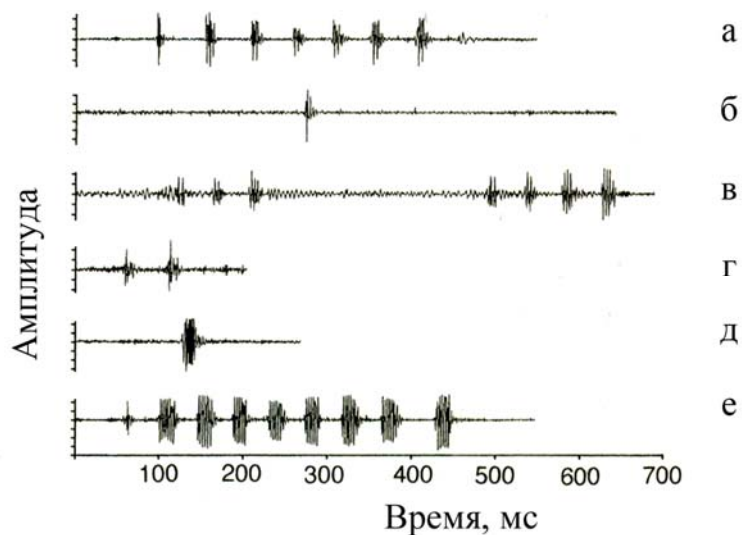


Рисунок 11. Осциллограммы звуков, издаваемых самцами дасцилла *Dascyllus albisella* при проявлении агрессивного и репродуктивного поведения: сигнальных прыжков (а), очистке гнездового субстрата (б), при заходе на территорию самки (в), во время нереста (г), при проявлении агрессии по отношению к рыбам других видов и издании «хлопков» (д) и при агрессии по отношению к особям своего вида и издании «чириканий» (е) (Mann, Lobel, 1998).

территориальных контактах или конфликтах между участниками таких взаимоотношений могут происходить своеобразные звуковые диалоги. Так, при проникновении белопятнистого кузовка *O. meleagris* на территорию, охраняемую самцом дасцилла, слышны не только короткие и отрывистые звуки рорс, издаваемые хозяином территории, но и ответные звуки, похожие на гул или жужжания (buzz), производимые вторженцем.

Высокой агрессивностью отличаются самцы еще одной помацентровой рыбы – абудефдуфа *Abudefduf luridus*. Они яростно атакуют любых рыб, приблизившихся к границам их территории – других самцов своего вида и рыб других видов (талассома *Thalassoma pavo*, сальпа *Sarpa salpo*, центролабрус *Centrolabrus trutta*, осторылый иглобрюх *Canthigaster rostrata*, кефали *Mugil spp.*). В большинстве случаев самцы абудефдуфа издают звуки агрессии в момент броска на вторженца. Когда самец *A. luridus* бьет, кусает или преследует удирающего противника, звуков он не производит. Эмиссия звуков всегда сопровождается характерным зигзагообразным плаванием самца. Звуки возникают и в отсутствие реального противника, когда самец абудефдуфа патрулирует охраняемую им территорию, размеры которой обычно невелики (радиус около 1м). У самок и неполовозрелых особей *A. luridus* звукогенерация не выявлена. Звуки самцов представляют небольшие серии из 2-5 двойных (парных) импульсов, где второй импульс всегда сильнее первого (рис. 12). Основная частота звука в среднем составляет 400 Гц с гармониками до 2500 Гц, длительность звука составляет около 2-3 с. Наличие гармоник указывает на барабанный механизм звукогенерации, хотя барабанные мышцы у помацентровых рыб не обнаружены. Звуки, которые самцы *A. luridus* производят в природе или при содержании в искусственных условиях, при внутривидовой агрессии или при атаках на заплывающих на территорию рыб других видов, имеют одинаковые акустические характеристики. Самцы другого вида абудефдуфов, *A. abdominalis*, издают звуки агрессии постоянно – когда патрулируют свой участок, очищают субстрат для гнезда и даже когда пытаются привлечь самку к гнезду. Звуки часто слышны во время броска на противника (особи своего вида, различные виды Labridae, Chaetodontidae, Scaridae, Acanthuridae и др.) и при его преследовании (см. рис. 2). Звуки агрессии у *A. abdominalis* представляют либо 1-2 коротких импульса или серии продолжительностью около 1000 мс, состоящие в среднем из 5 импульсов. Доминирующая частота таких звуков располагается в диапазоне 120-250 Гц. Производя эти звуки, самцы широко расправляют все свои плавники.

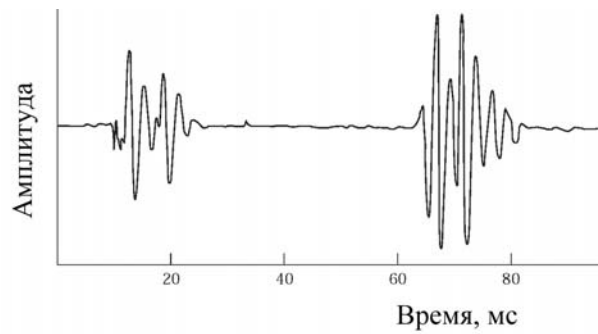


Рисунок 12. Осциллограмма парных импульсов в звуках самцов абудефдуфа *Abudegduf luridus* (Santiago, Castro, 1997).

Охраняющие свои участки самцы другой помацентровой рыбы, морской ласточки *Chromis chromis*, производят резкие и очень короткие одиночные щелчки или хлопки частотой 250-320 Гц. Другой близкий вид хромисов, *Chromis viridis*, во время агонистических проявлений (погона за противником) издает серии в среднем из 12 щелчков с доминирующей частотой около 700 Гц. Звуки типа хлопков (pops) производит плектроглифидидон *Plectroglyphidodon lacrymatus* при проявлении территориальной агрессии в отношении даже приближающегося к аквариуму человека. Охраняющая свою территорию рыба ориентируется на вторженца, широко расправляет грудные плавники и издает хлопки, представляющие собой серии из 2-5 отдельных звуковых импульсов, длительностью 50-60 мс, следующих с интервалами в 180 мс. Частота звука охватывает диапазон от 100 до 1000 Гц с максимумом амплитуды при 330 Гц. Длительность таких хлопков варьирует от 200 до 700 мс. При проявлении агонистического поведения хлопки издает живущий вместе с плектроглифидидоном зебровидный дасцилл *Dascyllus aruanus*, однако его звуки имеют иные акустические параметры. Хлопки (pops), щебетанье (chirps)

или щелчки (clicks) издают многие виды рыб-клоунов *Amphiprion*, также принадлежащие к семейству Pomacentridae.

Эмиссия предупредительных звуковых сигналов для защиты своего участка характерна для рыб многих систематических групп. Такие звуки, например, издают краснотелый бычок *Gobius cruentatus* (Gobiidae), донцелла *Halichoeres bivittatus* (Labridae), мраморный морской окунек *Sebasticus marmoratus* (Scorpaenidae). Звуки самцов изменчивого карпозубика *Cyprinodon variegatus* (Cyprinodontidae) в большинстве случаев слышны во время патрулирования территории, реже – когда самец стоит в центре своего участка, когда преследует противника, ухаживает за самкой или при нересте. Территориальные самцы полосатого карпозубика *Cyprinodon bifasciatus* издают короткие (50-60 мс) одноимпульсные звуки во время преследования приблизившихся к ним других самцов своего вида или других рыб (цихлазома *Cichlasoma minckleyi*).

Яростно защищает свое гнездо судак *Stizostedion lucioperca* (Percidae): при приближении врага он принимает угрожающую позу (расправляет спинной плавник, оттопыривает жаберные крышки), издает сильные ударные звуки и бросается на противника. Не менее воинственны и самцы черноротого бычка *Neogobius melanostomus* (Gobiidae). Охраняя свое гнездо, они, расправив непарные плавники и оттопырив жаберные крышки, бесстрашно бросаются на приближающихся крабов, на рыб, таких как черноморская атерина *Atherina tohon pontica* или судак, и даже на аквалангиста-наблюдателя. Одновременно самец издает хриплые отрывистые звуки, напоминающие рычание, длительностью около 1.0-1.5 с и частотой около 200 Гц. Предупреждающие звуки производят бычки *Padogobius martensii*, когда атакуют или преследуют вторженцев.

Нерестовому самцу атлантической трески при содержании в искусственных условиях бывает достаточно издать характерное ворчание (grunts), чтобы вызвать испуг у появившегося на охраняемой территории нежелательного вторженца. Обычно резидент производит такой звук, когда

дистанция между ним и вторгшейся на его территорию рыбой сокращается до 10-15 см и менее. Для рыб, находящихся на расстоянии 60-80 см и более, звуки резидента безразличны. Ворчащие звуки при агонистических взаимоотношениях с другими самцами или с неготовыми к нересту самками своего вида или с рыбами других видов издают также самцы других тресковых рыб – пикши *Melanogrammus aeglefinus*, минтая *Theragra chalcogramma*, люра *Pollachius pollachius*. Подсаживание к сидящей в бассейне нерестовой паре пикши дополнительного самца приводит к достоверному увеличению продолжительности звуков, что может быть вызвано конкуренцией между самцами.

У цихлазомы *Cichlasoma centrarchus* (Cichlidae) в нерестовый период звуки самцов подавляют агрессивность других самцов и снижают у них стремление проникнуть на занятые участки и вступать в конфликтные отношения с владельцами территории. У цихлазомы звуки агрессии производят и самцы и самки, причем интенсивность звукогенерации у них прямо связана с агрессивностью: до откладки икры наиболее интенсивно вокализируют самцы, которые в это время активно защищают собственную территорию и устанавливают свое доминирование над самкой. Самки усиливают звукогенерацию после нереста, когда их возрастающая агрессивность связана с защитой потомства. У другой цихлидовой рыбы, мозамбикской тиляпии *Oreochromis mossambicus*, в начале периода формирования внутригрупповой иерархии, когда постепенно снижается число симметричных агрессивных контактов (столкновения, в которых подвергшийся нападению самец отвечает противнику активными действиями), а число асимметричных контактов возрастает, звуки отсутствуют. В это время все агрессивные контакты и взаимодействия, связанные с оценкой противниками друг друга и выбором территории, производятся молчащими самцами. Впервые звуки удается зарегистрировать только после появления среди рыб территориального самца-доминанта, изменившего окраску с обычной на черную и активно занимающегося строительством гнезда, а затем и его охраной. Звуки чаще всего

ассоциируются с такими элементами поведения самца-доминанта, как неподвижное расположение на дне гнезда с прижатыми непарными плавниками (still in the nest) (обычно после действий по углублению гнезда и кружения над ним), слабое помахивание хвостовым плавником (tail wagging) и принятие наклонной позы. В звуке имеются 2 максимума при 38 и 350 Гц, длительность звука варьирует от 0.1 до почти 3.0 с, в среднем около 0.7 с. Параметры звука у самцов мозамбикской тилипии меняются после взаимодействий с другими самцами. Сразу после стычки самец-победитель не только быстрее приступает к ухаживанию за самкой и более интенсивно и дольше ухаживает за ней, но и чаще производит звуки, в которых импульсы продолжительнее, а доминирующая частота ниже, чем у самцов, недавно проигравших схватку. Полагают, что эти изменения вызываются сдвигами содержания моноаминов и кортизола в организме у рыб после стресса, вызванного неудачной схваткой. Механизм генерации звуков у мозамбикской тилипии как и у других цихлидовых рыб остается неизвестным. Предполагается, что звуки у этих рыб возникают при трении глоточных зубов.

Звуки в период размножения производят самцы некоторых карповых рыб (Cyprinidae), переходящих на это время к территориальному образу жизни. Так, самцы *Codoma ornate* в аквариуме занимают подходящие укрытия между крупными предметами и отгоняют приближающихся к ним других самцов. Наиболее агрессивные контакты между самцами выражаются в латеральных демонстрациях, тесных кружениях друг за другом и взаимных преследованиях. При приближении к занятому участку агрессивно настроенного самца, хозяин производит предупреждающий звуковой сигнал — относительно низкочастотный негармонический звук, напоминающий пулеметную очередь (burst). Во время агрессивных взаимодействий окраска самцов меняется с однотонно серой на черную с серебристыми отметинами на жаберных крышках. Такую же окраску самцы принимают и при ухаживании за самкой, выражающемся в плавании перед входом в расщелину-убежище, и во время собственно нереста, когда также слышны звуки типа «burst». Механизм

генерации таких звуков неизвестен. Самки каких-либо звуков не издают. Похожим образом ведут себя и самцы другой североамериканской рыбы, тупоногого толстоголова *Pimephales notatus*, которые в сезон размножения также охраняют собственные участки и проявляют заботу о потомстве. Звуки производят только нерестовые самцы, главным образом при агонистических контактах с другими самцами. В репертуаре самцов 4 негармонических звука, отличающихся по продолжительности, периодичности генерации и по частоте, которая у этих мелких рыб (около 10 см) необычно низкая – в среднем от 60 до 80 Гц.

2.2.2. Звуки рыб вне периода размножения

Звуки, имеющие отношение к территориальному поведению, многие рыбы, охраняющие свои участки, издают и вне репродуктивного сезона. В течение всего года агонистические звуковые сигналы производит европейский обыкновенный подкаменщик *Cottus gobio* (Cottidae), причем как самцы, так и самки. Звуковой репертуар этих рыб состоит из двух типов звуков – стуков (knocks), одиночных или производимых сериями, и ворчаний (growls). Чаще всего подкаменщик издает одиночные стуки (в более чем 90% случаев), длительностью около 48 мс и с широкой полосой доминирующей частоты (от 50 до 500 Гц). Звуки генерируются, когда один из подкаменщиков замечает приближение другого, когда проявляет угрозу или преследует противника, но не в момент прямого столкновения и борьбы. При угрозе подкаменщик широко отводит жаберные крышки и жаберную перепонку, раскрывает и выдвигает рот, опускает голову на грунт, совершает кивки, усиливает пигментацию и издает звуки. У его противника звуки могут вызывать ответную демонстрацию угрозы и приближение к их источнику (рис. 13). Сходное поведение, в частности касания и толчки или удары о дно головой или телом, характерно и для других Cottidae при агонистических контактах и при привлечении самцом самки – для

подкаменщика *Cottus bairdi*, длинношипого керчака *Myoxocephalus octodecimspinosus*, каменной широколобки *Paracottus kneiri* и желтокрылки *Cottocomephorus grewinkii*. Удары головой и шлепки тела о грунт у подкаменщика *Cottus bairdi* достаточно интенсивные и поднимают в воду облако взвеси. Возникающие таким образом звуки напоминают одиночные стуки, реже серии из двух или более стуков. Частота звука низкая (32-105 Гц). В результате таких действий возникают акустические колебания, которые в субстрате затухают намного медленнее, чем в воде. Звуки, генерируемые лежащими на дне рыбами с помощью специальных органов, также могут проникать и распространяться в донном субстрате. Такой способ звуковой сигнализации «через грунт» может быть весьма эффективным и важным для коммуникации донных рыб, особенно с сумеречным или ночным типом активности.

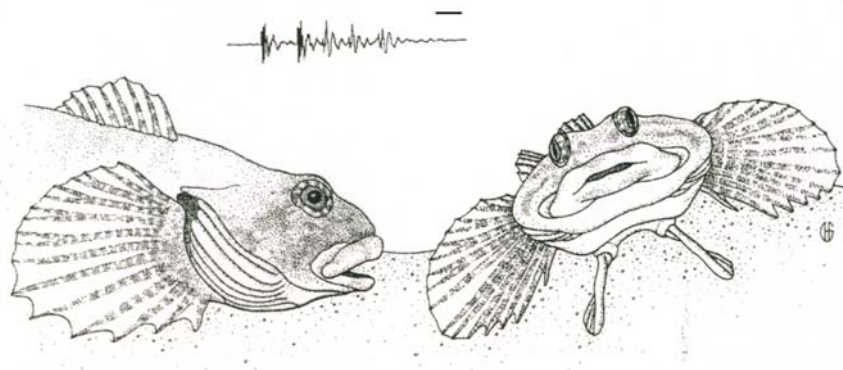


Рисунок 13. Акустическая сигнализация у европейского обыкновенного подкаменщика *Cottus gobio* при агрессивных взаимодействиях: левый самец, атакующий пришельца, издает ворчащие звуки (growls), он сильнее пигментирован, жаберные крышки широко расставлены; на осциллограмме приведена серия из 5 импульсов, длина горизонтального отрезка соответствует 50 мс (Ladich, Myrberg, 2006).

Звуковая сигнализация вне сезона размножения характерна, по-видимому, для территориального поведения многих рыб, особенно тех, которые входят в состав многовидовых сообществ в донных или физически сложно структурированных биотопках, таких как, например, коралловые рифы или другие зоны морского побережья. К числу таких хорошо изученных рыб относятся, в частности, рыбы-бабочки рода *Chaetodon* (Chaetodontidae), имеющие развитые аксессуарные слуховые структуры, что позволяет относить этих рыб к слуховым специалистам. Рыбы-бабочки характеризуются сложным социальным поведением, связанным с их моногамностью и защитой относительно больших по площади собственных участков, на которых охраняющая их пара откармливается и размножается и где она может постоянно пребывать на протяжении многих лет. Долгое время считалось, что способность к звукогенерации у этих рыб отсутствует. Однако наблюдения и интересные эксперименты, выполненные непосредственно в природе, показали, что территориальное поведение рыб-бабочек сопровождается генерацией разнообразных звуков, адресованных как для конспецификов-вторженцев, так и для партнера по территории. Помещенная в центр участка (50-100 м²), охраняемого парой рыб-бабочек *Chaetodon multicinctus*, прозрачный пластиковый контейнер с другой рыбой этого вида уже через 10 с обнаруживается хозяевами территории и подвергается атаке. Наиболее часто звуки слышны, когда после нескольких латеральных демонстраций рыба-бабочка медленно направляется к вторженцу, а затем разворачивается и совершает резкий удар-шлепок хвостовым плавником (рис. 14). Такой удар-шлепок длится менее 200 мс и вызывает протяженный и низкочастотный гидродинамический импульс (150 мс, 50-110 Гц) и короткий высокочастотный шелчок (10 мс, 3400 Гц). Хозяин территории может подплывать к вторженцу, и они могут обмениваться характерными движениями брюшных плавников – быстрыми их подъемами и медленными опусканиями. Обе рыбы при этом издают короткие (17 мс) звуки частотой около 230 Гц. Значительно реже

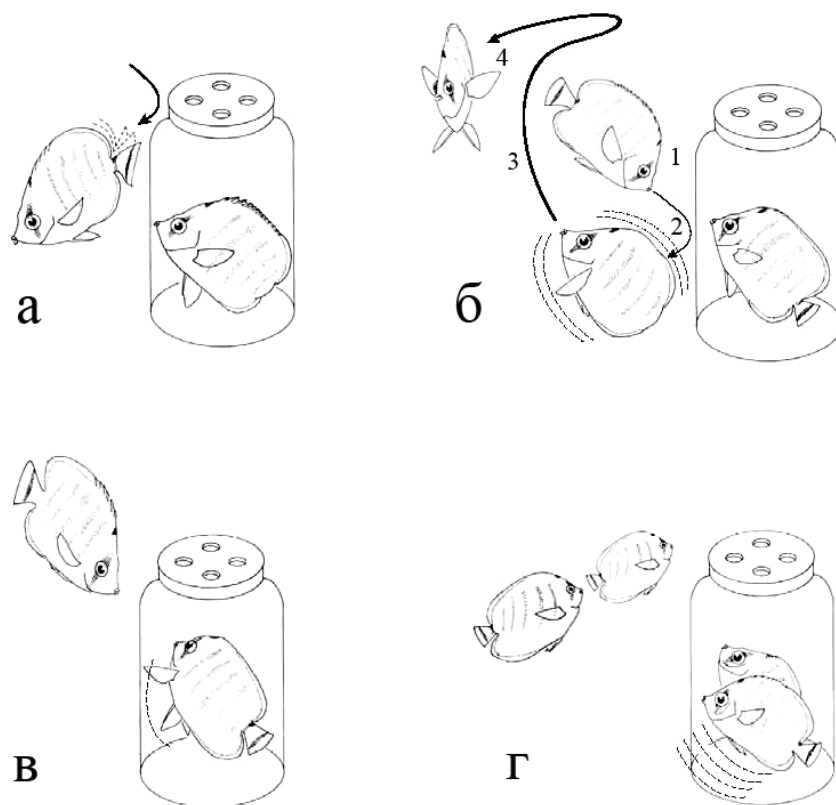


Рисунок 14. Сопровождаемое генерацией звуков поведение у рыбы-бабочки *Chaetodon multicinctus*: а – медленное приближение хозяина территории к незнакомой рыбе-вторженцу, быстрый разворот и резкий удар-шлепок хвостовым плавником; б – медленное приближение хозяина территории и разглядывание незнакомца (1), быстрый разворот на 180° (2), уход вверх по наклонной (3) и латеральные демонстрации (4); в – взаимный обмен хозяина территории и незнакомой рыбы характерными визуальными демонстрациями – быстрыми подъемами и медленными опусканиями брюшных плавников; г – генерация одним из незнакомцев предупреждающего звука о появлении хозяев территории (Tricas et al., 2006).

наблюдаются характерные прыжки хозяина, когда он прямо приближается к контейнеру с заключенным в ней вторженцем, затем резко разворачивается на 180°, удаляется по наклонной вверх на 0.5 м и начинает интенсивные латеральные демонстрации – плавание с частично расправленными плавниками боком к вторженцу, отвернувшись от него в сторону. В этот момент слышна серия из нескольких коротких звуков. При нахождении в пластиковом контейнере пары рыб-вторженцев часто регистрируется характерный звук-ворчание, представляющий собой серию из отдельных импульсов, следующих с периодичностью 3 импульса в секунду. Этот звук имеет базовую частоту 163 Гц и несколько гармоник. Длительность таких ворчаний в среднем около 6 с, генерирует такой звук одна из рыб, возникает он при появлении хозяев еще на удалении до 3 м и трактуется как сигнал-предупреждение для партнера о возникшей опасности.

Звуки – щелчки и удары – издает неполовозрелая зеленая боция *Botia* (= *Yasuhikotakia*) *modesta* (Cobitidae). Продолжительные предупреждающие щелчки слышны, когда физический контакт между взаимодействующими рыбами отсутствует – во время приближения конкурента, при латеральных демонстрациях и кружениях. Более быстрые и громкие ударные звуки возникают при кружениях, когда одна из рыб толкает головой в хвост другую. Оба звука сильные настолько, что человек их легко слышит, находясь за несколько метров от аквариума. При преследовании рыбы звуков не производят. Звуковая генерация сопровождает агрессию у гурами рода *Trichopsis* (Osphronemidae). Ворчащие гурами *T.vittata* начинают производить звуки сразу же, как только удаляют перегородку в аквариуме, отделяющую одного самца от другого и противники начинают демонстрировать взаимные угрозы (латеральные и фронтальные демонстрации), кружиться друг за другом, совершать короткие стычки или длительные поединки, преследовать удирающего (рис. 15). Звуки у гурами можно слышать даже на удалении от аквариума с рыбами. Производят звуки не только самцы, но и самки, их звуки похожи. Механизм генерации звуков у гурами струнный, сами звуки

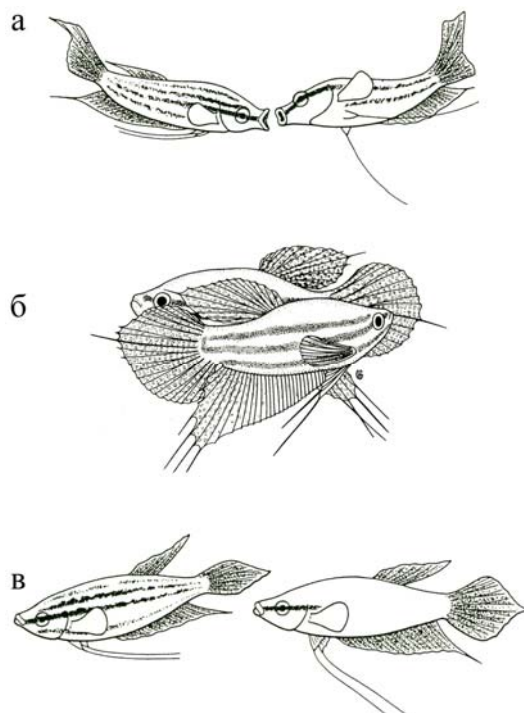


Рисунок 15. Агрессивное поведение ворчащего гурами *Trichopsis vittatus*, сопровождаемое эмиссией звуков: а – фронтальная демонстрация, б – поединок (оба противника производят звуки), в – преследование. Во время фронтальных демонстраций и поединка у обоих противников хорошо видны горизонтальные черные полосы на голове и на теле, во время преследования окраска победителя светлая, черные полосы исчезают (а и в - по Henglmüller, Ladich, 1999, б – по Ladich, 2004).

представляют собой серии двойных импульсов, возникающих в такт с движениями грудных плавников. Особи, искусственно лишённые способности производить звуки, становятся победителями в схватках реже, чем такие же по размерам интактные рыбы. Этот пример подчеркивает важность звуков угрозы

в агрессивном поведении рыб и формировании у них внутригрупповой иерархии. Интересно, что агрессивное поведение и вокализация у разных представителей этого рода различаются. Так, фронтальные демонстрации характерны только для *T.vittata*, сильное биение хвостовым плавником одновременно с вокализацией, наибольшее расстояние между кружащимися противниками и небольшое число атак – для *T.pumila*, наибольшая продолжительность стычек, числа кружений и издаваемых звуков – для *T.schalleri*. Слабые и редкие звуки при стычках издают близкие к гурами обыкновенный макропод *Macropodus opercularis* и лялиус *Colisa lalia* (Osphronemidae).

У средиземноморского налима *Gaidropsarus mediterraneus* звуки, напоминающие глухие удары, возникают в ситуации, когда меньшая по размерам особь, случайно приблизившаяся или проникнувшая в занятое укрытие, подвергается нападению более крупного хозяина, который яростно бросается на пришельца, схватывает и удерживает его челюстями до нескольких секунд, преследует и изгоняет. Звуки имеют среднюю продолжительность около 80 мс и частоту от 50 до 750 Гц с максимальной амплитудой при 150 Гц. Барабанные мышцы у средиземноморского налима, в отличие от других издающих звуки тресковых рыб, не обнаружены, поэтому механизм генерации звуков остается неясным. Не ясно также кто из двух рыб, резидент или пришелец, издает звуки, т.е. являются ли они звуками угрозы или звуками поражения. Также как и налим постоянно живет в укрытиях под камнями или среди других предметов на дне краснотелый бычок *Gobius cruentatus* (Gobiidae). Краснотелый бычок отличается необычно широким набором производимых звуков, включающим тональный звук с хорошо различимыми гармониками, шумовой тональный звук, в котором гармоника отсутствуют, звук, состоящий из серии отдельных импульсов и сложный звук, состоящий из продолжительного тонального компонента и следующей за ним более короткой по времени серии отдельных импульсов. Обычно звуки производит хозяин убежища (94%) и лишь изредка (6%) приблизившийся к

занятой территории другой бычок, причем эти сигналы имеют предупредительный характер и почти всегда слышны до момента прямого физического контакта между рыбами и никогда при проявлении вторженцем поведения покорности.

Генерацией звуков сопровождается агрессия у форелеокуня *Micropterus coosae* (Centrarchidae), вызванная подсаживанием в аквариум к одиночной особи другого форелеокуня. Звуки регистрируются при преследовании резидентом противника, толчках и ударах, латеральных демонстрациях и кружениях, а также после стычки, как полагают, победителем, когда противники расходятся и замирают. Звуки производят и самцы и самки форелеокуня. Доминирующая частота звука около 170 Гц, средняя продолжительность звука 1.25 с, он может содержать от 1 до 41 импульсов. Во время агрессивных взаимодействий издает звуки обыкновенный сом *Silurus glanis* (Siluridae) – короткие сигналы со средней частотой 300 Гц, длительностью 35 мс, с интервалами в 2-6 с и с мгновенным нарастанием амплитуды. Издают звуки территориальные самцы полосатой морской собачки *Chasmodes bosquianus*.

2.2.3. Сравнение звуков территориального поведения и нерестовых звуков

В сезон размножения звуки, связанные с проявлением агрессии или конкуренции за территорию, генерируются практически одновременно с нерестовыми звуками. Эти звуки у одних видов могут различаться, у других быть похожими. Так, самцы леопольдиты *Pomacentrus partitus*, способные издавать разнообразные звуки, производят один и тот же звук, напоминающий щебетанье (chirps), и в ранние утренние часы, когда они ухаживают за самкой и происходит нерест, и на протяжении всей оставшейся части дня, когда самцы заняты исключительно охраной собственного участка. У других рыб самцы, охраняющие свои гнездовые участки, используют одни звуки для привлечения

самок, другие – в качестве предупреждающих сигналов. У северной рыбы-мичмана *Porichthys notatus* крупные территориальные самцы для привлечения самок издают продолжительные монотонные жужжания (hums), а при агонистических контактах короткие ворчания (grunts) или более длительные ворчания или раскаты (growls) (см. рис. 4). Предупреждающие ворчания издают и рыбы-жабы *Opsanus tau*. В отличие от громких призывных «пароходных гудков», издаваемых самцами, ворчания производят и самцы и самки рыб-жаб. Ворчания более короткие, имеют более широкую частотную полосу и предназначаются, как считают, для регуляции агонистических контактов между особями обоего пола. Ворчания у рыб-жаб бывают нескольких типов, они возникают в течение всего года, однако наиболее часто ворчания слышны в период размножения. Звуки, привлекающие самок, у рыбы-жабы и у северной рыбы-мичмана издают только самцы и только в период размножения, тогда как предупредительные звуки слышны в течение всех сезонов, их могут генерировать и самцы и самки, причем не только в связи с агонистическими контактами, но и при испуге и стрессе, например, при хэндлинге. Звуки эти характеризуются низкой вариабельностью основных акустических характеристик (см. табл. 1). Карповая рыба *Codoma ornate* при агрессии, во время ухаживания за самкой и при нересте издает звуки «burst», различающиеся своими акустическими характеристиками (табл. 6).

Таким образом, нерестовое и территориальное поведение может регулироваться у одних рыб с помощью разных звуков, у других – в разных поведенческих ситуациях может использоваться один и тот же звук. Возможно, это определяется тем, насколько хорошо развит звукогенераторный аппарат, насколько специализирована звуковая сигнализация и насколько хорошо развиты другие формы коммуникации у рыб конкретного вида. Так, у самца трески звуки, предназначенные зрелой самке похожи на звуки агрессии, генерируемые им при проникновении на территорию другого самца. У пикши, имеющий намного более разнообразный спектр звуков, агонистические звуки и звуки, возникающие при взаимоотношениях с самкой, различаются: первые

Таблица 6. Частота производства и акустические характеристики звуков, издаваемых самцами *Codoma ornate* при разных проявлениях агрессивного и репродуктивного поведения (Johnston, Vives, 2003)

Поведение	Частота производства звуков, %	Длительность звука, с	Доминирующая частота, Гц	Субдоминирующая частота, Гц
Преследование противника	11	0.55	60	191
Боковые демонстрации	57	2.79	84	173
Кружение	99	7.77	54	157
Ухаживание за самкой	78	6.60	62	251
Нерест	100	4.93	82	209

представляют собой серии медленных постукиваний, вторые – значительно более быстрых постукиваний.

Во время агонистических или агрессивных проявлений далеко не все рыбы издают звуки. Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae) при ссаживании двух особей вместе обычно демонстрирует преследования, кружения, удары хвостом, однако какие-либо звуки в это время в аквариуме зарегистрировать не удастся. Звуки, исходно безразличные для рыб, могут приобретать сигнальное значение за счет обучения, когда их предъявление сочетается с действием безусловного стимула. У черного толстоголова *Pimephales promelas* (Cyprinidae) и пылающей тетры *Hemigrammus erythrozonus* (Characidae) такой рефлекс образуется уже после однократного совместного

предъявления рыбам инертного звукового стимула с феромоном тревоги – естественного химического сигнала опасности, содержащегося в коже рыб.

Существующие в литературе данные позволяют прийти к заключению, что звукопроизводство является характерной чертой биологии многих типично территориальных рыб, которые проводят большую часть жизни на собственных участках и охраняют их от конкурентов. Хозяин территории генерирует звуки для сигнализации о занятости участка, издает предупреждающие звуки, когда замечает приближающихся других рыб или когда угрожает им, может издавать звуки во время атаки, схватки и при преследовании чужаков. Издание таких звуков помогает рыбам сохранять свои права на собственный участок, что особенно важно в репродуктивный период, поскольку многие из таких рыб не только откладывают здесь икру, но и охраняют ее и появившуюся молодь. Использование звуковой сигнализации для защиты собственных участков характерно, прежде всего, для самцов, но у ряда рыб разных по систематике такой способностью обладают и самки, например, дасцилл *Dascyllus albisella* (Pomacentridae), цихлазома *Cichlasoma centrarchus* (Cichlidae), европейский обыкновенный подкаменщик *Cottus gobio* (Cottidae), ворчащий гурами *Trichopsis vittata* (Osphronemidae), форелеокунь *Micropterus coosae* (Centrarchidae). Генерация звуков агрессии у самок рыб происходит преимущественно вне сезона размножения.

2.3. Защитное поведение

Для многих рыб характерно производство звуков при проявлении защитного (оборонительного) поведения в ответ на стимулы, вызывающие у рыб испуг или стресс – механические воздействия, удары электрическим током, хэндинг, вид хищника или сигналы, имитирующие его присутствие и т.п. Изучение звуков, возникающих именно в стрессовых ситуациях, доминировало в ранних работах по биоакустике рыб.

При испуге, когда рыб на короткое время вынимают из воды, издают звуки самцы и самки большеглаза-швенки *Pempheris schwenkii* – серию из 2-7 импульсов, продолжительностью 56 мс, основной частотой 100 Гц и двумя гармониками. В такой же ситуации издает звуки обыкновенный солнечник *Zeus faber* – чаще всего звук типа «лай» (barks) и намного реже второй звук, похожий на рычание (growls). Эти звуки отличаются амплитудой, продолжительностью и частотой: «лай» представляет собой последовательность из 4-14 импульсов, ворчание состоит из одного импульса той же средней продолжительности (рис. 16). Ясные представления о значении этих звуков в поведении солнечника до настоящего времени отсутствуют. Характерное жужжание издает выловленный на крючок и поднятый над водой европейский керчак *Myoxocephalus scorpius* (личные наблюдения), которого, как пишет русский натуралист Н.Зограф в своем замечательном очерке «Музыка водных обитателей» (1890), в России беломорские рыбаки называли «ревцом» или «рявчей», а в Германии жители балтийского побережья – «ворчащим петушком» (Knurrhahn). Н.Зограф приводит и собственные наблюдения за близким к керчаку европейским обыкновенным подкаменщиком *Cottus gobio*. Согласно этим наблюдениям подкаменщик при стрессе (на воздухе) производит звук, напоминающий удары молоточка о деревянную пластинку и соответствующий ноте «си бемоль» фортепиано.

Издание ворчащего звука при испуге, вызванном удержанием рыб в сачке на воздухе, характерно для самцов и самок рыбы-жабы *Opsanus tau*. Ворчания при испуге более протяженные и более высокочастотные, чем ворчания, которые рыба-жаба издает при агонистических контактах. При испуге, когда вынимают из воды, издает звук крапчатый сомик *Corydoras paleatus*, причем эти звуки, генерируемые за счет работы грудных плавников, отличаются от тех, которые самцы сомиков производят во время ухаживания за самкой в репродуктивный период. Звуки испуга состоят из простого звука, возникающего при взмахе одним из грудных плавников, и отличаются от нерестовых звуков, представляющих серии из нескольких простых звуков. Чем

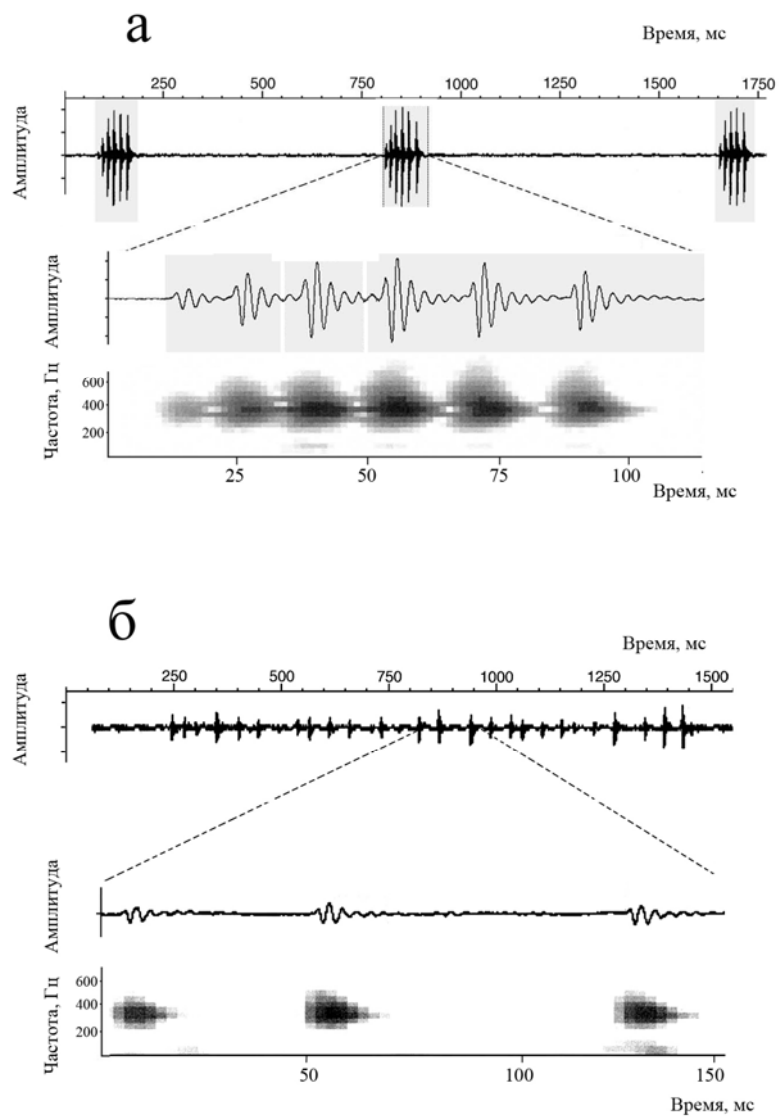


Рисунок 16. Осциллограмма, ее отдельный участок и соответствующая этому участку сонограмма звуков типа «лай» (bark) (а) и «рычание», или «хрюкание» (growl) (б), издаваемых обыкновенным солнечником *Zeus faber* при сильном стрессе (Onuki, Somiya, 2004).

больше относительные размеры первого луча грудного плавника, тем продолжительнее звук, который у самцов длится в среднем около 20 мс, у самок – около 16 мс и около 13.5 мс у неполовозрелых рыб. Звуки при испуге генерируют и самцы, и самки, и неполовозрелые особи, тогда как во время нереста вокализируют только самцы. Производить стридуляционные звуки при испуге свойственно и для других представителей Siluriformes, например, для китайской касатки-скрипуна *Pseudobagrus fulvidraco*. Уходя в другую часть аквариума, испуганные касатки-скрипуны издают характерные резкие скрипы, которые служат сигналом опасности и для остальных особей этого вида, находящихся в аквариуме, но оставляют равнодушными к этим звукам других рыб. О сильных звуках, производимых этими сомами при ловле их неводом, хорошо известно рыбакам, по наблюдениям которых это отпугивает остальных касаток от места лова.

Стресс, вызванный пересадкой в другой аквариум, сопровождается генерацией характерных щелкающих звуков у морских коньков *Hippocampus*.

Серьезным стрессовым фактором для рыб является неожиданное появление крупного хищника. В такой ситуации резкие звуки, напоминающие хрюканье (grunts), производит желтый морской петух *Trigla lucerna*. Генерация звука сопровождается зрительной сигнализацией – подниманием спинного плавника и расправлением больших и ярко окрашенных грудных плавников. Все это, как полагают, направлено на то, чтобы отпугнуть хищника, а также вызвать беспокойство и аналогичную реакцию и у других рыб. Издает звуки и аналогичным образом проявляет беспокойство каролинский морской петух *Prionotus carolinus*. Полагают, что такое поведение у этих рыб может быть связано и с внутрigrupповыми отношениями. При встрече с крупным хищником, таким как атлантический конгер *Conger conger*, атлантическая треска *Gadus morhua* издает ворчащие звуки. Такие же звуки у трески возникают и при испуге, вызванном атакой территориального самца. В ответ на сильный стресс от встречи с хищными морскими млекопитающими треска может издавать щелчки – более громкие и более высокочастотные (4-8 кГц)

звуки, чем ворчания. Короткие и отрывистые звуки (staccato) и ворчания (grunts) издает рыжая рыба-белка *Holocentrus rufus* при виде хищника или его приближении. Многопер *Polypterus retropinnis* издает звук типа мычания (moans), когда испуган или когда быстро уплывает после неожиданной встречи с другим представителем своего вида.

Единичные ворчания при стрессе производит северная рыба-мичман. Звуки, напоминающие скрип или карканье издает обыкновенный пескарь *Gobio gobio* при возбуждении и при испуге, а также в ответ на касания или толчки близко проплывающей особи или при быстром приближении к отдыхающему на дне другому пескарю. Каких-либо явных ответных реакций у партнеров по стае у пескарей не замечено, за исключением кратковременной, на несколько секунд, приостановки остальными рыбами поиска корма в грунте.

Звуки, возникающие при испуге или при появлении реальной опасности, обычно короткие и отрывистые, что позволяет предположить, что они используются в качестве предупреждающих или отпугивающих сигналов. Однако прямые экспериментальные подтверждения такого предположения отсутствуют. У рыб с ограниченным звуковым репертуаром одни и те же звуки могут использоваться, по-видимому, в разных ситуациях, как, например, происходит у самцов серого горбыля *Cynoscion regalis*, которые при стрессе, когда их вынимают из воды, издают короткие барабанные звуки беспокойства, напоминающие звуки, генерируемые самцами в период размножения. Однако у крапчатого сомика *Corydoras paleatus* нерестовые звуки и звуки стресса отличаются.

Защитное поведение не только может сопровождаться эмиссией звуков, но и вызываться звуками, источником которых могут быть не сами рыбы, а другие водные обитатели. Так, для сельдевых рыб рода *Alosa* характерна защитная реакция на ультразвуки (80-150 кГц), которые производят хищные китообразные при лоцировании добычи. Акустические колебания частотой до 10 Гц, возникающие при плавании крупных хищных рыб, также могут служить репеллентными сигналами для потенциальных жертв.

2.4. Групповое и стайное поведение

Данных, указывающих на использование рыбами звуков для регуляции внутригрупповых взаимоотношений или внутрисклассных контактов, крайне мало. Известно, что у карапусов, обладающих хорошо развитым звукогенераторным барабанным аппаратом, эмиссия звуков наблюдается только во время проникновения рыбы внутрь голотурии-хозяина, в которой уже находятся несколько особей того же вида. При приближении к голотурии, в которой рыб нет или непосредственно перед проникновением в нее карапусы звуков не производят. Не издают они звуков и когда находятся внутри голотурии. Несомненно, что звуки, которые карапусы производят в том случае, когда они подходят к голотурии с другими карапусами внутри, могут иметь отношение к социальному поведению карапусов. Однако, каким образом карапусам удастся определить присутствие не издающих звуки внутри в голотурии других карапусов остается непонятным. Не в полной мере ясно также и значение звуковых сигналов, подаваемых карапусами перед заходом в голотурию с уже находящимися в ней другими рыбами. Возможно, такие сигналы каким-то образом влияют на поведение сидящих в голотурии рыб и готовят их к появлению нового соседа.

Звуки, как полагают, могут служить сигналами покорности мелких рыб с низким иерархическим рангом и адресоваться более крупным и сильным партнерам по группе. Такая сигнализация существует, по-видимому, у американского сомика *Ictalurus nebulosus*. Звукогенерация характерна для многоперов *Polypterus* (Polypteridae), отличающихся высокой агрессивностью, но не проявляющих явных признаков территориальности. При совместном содержании в одном аквариуме двух разных видов этих рыб, *P. retropinnis* и *P. senegalus*, глухие удары (thumps) слышны только при встрече рыб-конспецификов, причем темп эмиссии звуков достигает максимума (до 3 звуков

в секунду) при наиболее тесном контакте особей и резко снижается после того как они удаляются друг от друга.

Некоторые стайные рыбы, такие как обыкновенный пескарь *Gobio gobio*, издают специализированные звуки, основное назначение которых, как полагают, связано с поддержанием определенной дистанции между особями, что особенно важно при питании этих рыб. Звуки обыкновенный пескарь издает только при совместном содержании нескольких особей, когда они стаяей перемещаются по аквариуму, главным образом в поисках корма (копание, или рытье в донном грунте). У рассаженных по-одиночке рыб звуки не регистрируются. Предполагают, что социальные контакты у сельдей *Clupea harengus* и *C. palassi* могут поддерживаться с помощью пневматических звуков. Сельди производят эти звуки в основном в темное время суток, когда возможности для зрительной сигнализации отсутствуют. Производство звуков усиливается при создании более плотных посадок рыб. Неспециализированные гидродинамические звуки, которые создают плывущие стаи рыб, особенно в момент резкого усиления скорости плавания или при неожиданных и быстрых маневрах, вряд ли помогают рыбам сохранять стаю или синхронизировать перемещения отдельных особей. Возможно, однако, что характерные низкочастотные негармонические звуки плывущей стаи могут служить ориентирами для отбившихся рыб и облегчают им возвращение в стаю.

2.5. Пищевое поведение

Процесс питания, когда рыбы схватывают обнаруженную добычу и подвергают ее внутриротовой обработке, неизбежно сопровождается звуками, которые часто называют звуками питания. Такие звуки обычны при акустическом мониторинге естественных водоемов. Усиление звукового фона, наблюдаемое в водоемах с наступлением вечерних сумерек, связывают именно с такими звуками рыб. Эти звуки в большинстве случаев являются

неспециализированными, они возникают произвольно и сопутствуют схватыванию и обработке пищи.

У крупных рыб-ихтиофагов (щука *Esox lucius*, судак *Stizostedion lucioperca*, обыкновенный змеёголов *Ophiocephalus (Channa) argus* и др.) захват пищи сопровождается характерным хлопком или ударом, при питании различных мелких рыб слышны причмокивания, цоканье, удары. Звуки треска или трения возникают при разжевывании пищи. Две категории звуков, пулеметная дробь (bursts) и треск или хлопки (pops), регистрируются при питании прибрежной морской тропической рыбы – белой ронки *Haemulon album* (Haemulidae=Pomadasyidae). Звук, напоминающий пулеметную дробь, слышен во время питания этих рыб со дна, когда вместе с кормом схватывается и субстрат, который затем перетирается и выбрасывается через жаберные отверстия. Звуки, похожие на треск или хлопки, возникают при схватывании планктонных жертв. Щелкающие звуки (clicks) с основной частотой 400-800 Гц издают питающиеся морские коньки. Звуки, сопровождающие питание, описаны у донцелла *Halichoeres bivittatus* и рябчика *Labrus viridis*, у карпа *Cyprinus carpio* и гольяна *Phoxinus phoxinus*, у радужной форели *Oncorhynchus mykiss*, у цихлиды *Tramitichromis intermedius*. У карпа, гольяна, цихлиды *T. intermedius* и тюрбо *Scophthalmus maximus* эти звуки относительно короткие, около 75, 25, 9 и 5 мс соответственно, тогда как у радужной форели они достигают длительности 1000 мс. В эксперименте ответные реакции на изолированное предъявление рыбам записей таких звуков наблюдаются редко, что, как полагают, связано с отсутствием дополнительной стимуляции по другим сенсорным каналам. Отмечается, что радужная форель реагирует на звуки питания только при наличии зрительного контакта с другими питающимися рыбами. У многих рыб легко вырабатывается условный рефлекс на неспециализированные звуки питания. Такие звуки вызывают ориентировочную реакцию или привлечение к их источнику. Видимо этим объясняется хорошо выраженное привлекающее действие на акул звуков питания, а также и других звуков, издаваемых рифовыми рыбами.

Интенсивность ответа на звук резко усиливается при сочетании звуков питания со зрительной или запаховой стимуляцией.

Звуки, издаваемые рыбами при питании разной пищей, различаются. При скормливании амурскому чебачку *Pseudorasbora parva* олигохет *Tubifex sp.* или личинок комаров Chironomidae слышны довольно длительные звуки жевания, которые отсутствуют при скормливании чебачку хлопьев искусственного корма. При питании чебачка любым из этих кормов хорошо слышны звуки схватывания (feeding strike sounds), эти звуки более чем в 3 раза короче, когда рыбы потребляют естественный корм. Во всех случаях, звуки питания имеют широкий частотный диапазон с максимальными амплитудами в зоне от 100 до 800 Гц, причем наиболее слышимы звуки захвата рыбами хлопьев искусственного корма (даже невооруженным ухом). Существует гипотеза, что высокая слуховая чувствительность, которая присуща так называемым слуховым специалистам, в частности, карповым рыбам и другим Ostariophysi, является адаптацией, позволяющей этим рыбам, у многих из которых звуковая коммуникация не выявлена, улавливать звуки, производимые другими рыбами и водными животными, в том числе и звуки питания.

Специализированных звуков, производимых рыбами целенаправленно для регуляции пищевого поведения, известно мало, детально они изучены лишь на примере полосатого морского петуха *Trigloporus lastoviza* и обыкновенного морского петуха *Eutrigla gurnardus* – донных прибрежных рыб, обитающих на глубинах от 20 до 160 м в Средиземном море и в Восточной Атлантике. Эти рыбы ведут нетерриториальный групповой образ жизни и питаются совместно на одном участке. Как и у других представителей семейства Triglidae, у полосатого морского петуха и обыкновенного морского петуха имеется крупный плавательный пузырь и хорошо развитые собственные барабанные мышцы. Звуковая сигнализация морских петухов направлена на снижение пищевой конкуренции между совместно питающимися особями, когда они вынуждены конкурировать между собой за ограниченное количество корма (конкурентное питание). В эксперименте, при кормлении содержащихся в

одном бассейне рыб, полосатый морской петух производит хорошо слышимые звуки (growls), которые напоминают рычание, ворчание, грохот, раскаты или гул. Частота этих звуков не превышает 2000 Гц, максимальная амплитуда колебаний в среднем располагается в диапазоне 600-700 Гц. Каждый отдельный звук продолжается в среднем около 3 с и состоит из серии следующих с определенным интервалом групп из 1-3 импульсов (в среднем 37 групп импульсов в звуке). Звуковой репертуар обыкновенного морского петуха намного богаче, он состоит не только из звуков типа growls, но и звуков, напоминающих ворчание или хрюканье (grunts) и постукивания (knocks). Все эти звуки представляют собой серии из групп коротких и низкочастотных звуковых импульсов, отличающиеся между собой числом групп в серии и, соответственно, длительностью звука (рис. 17). Постукивания наименее продолжительные (12 мс) и обычно состоят из 1-2 групп импульсов. Звуки типа grunts более длительные (около 70 мс) и представляют собой серии в среднем из 6 групп импульсов. Звуки типа growls наиболее длительные, их средняя продолжительность около 264 мс (40 групп импульсов), что, однако, более чем в 10 раз меньше, чем длительность аналогичных звуков полосатого морского петуха. Максимальная амплитуда колебаний всех трех типов звуков наблюдается при частоте около 500 Гц. Чаще всего при питании обыкновенного морского петуха слышны звуки типа knocks (10 звуков в минуту), реже – звуки grunts (4.5 звуков в минуту). Звуки типа growls (0.3 звука в минуту) наиболее редкие и регистрируются преимущественно в конце звука grunts.

Вне периода питания, когда в бассейне корм отсутствует, триглы обоих видов издают звуки редко и большую часть времени либо находятся на грунте неподвижно, либо медленно перемещаются по нему, используя для этого свободные лучи грудных плавников. Ситуация меняется существенно при внесении в бассейн небольшой порции корма. Если кусочек корма опускается на дно вблизи одиночно стоящей рыбы, она спокойно схватывает его и отходит с ним в более изолированное место. Совершенно иная картина наблюдается, когда корм появляется вблизи 2-3 рыб. В такой ситуации появившийся корм

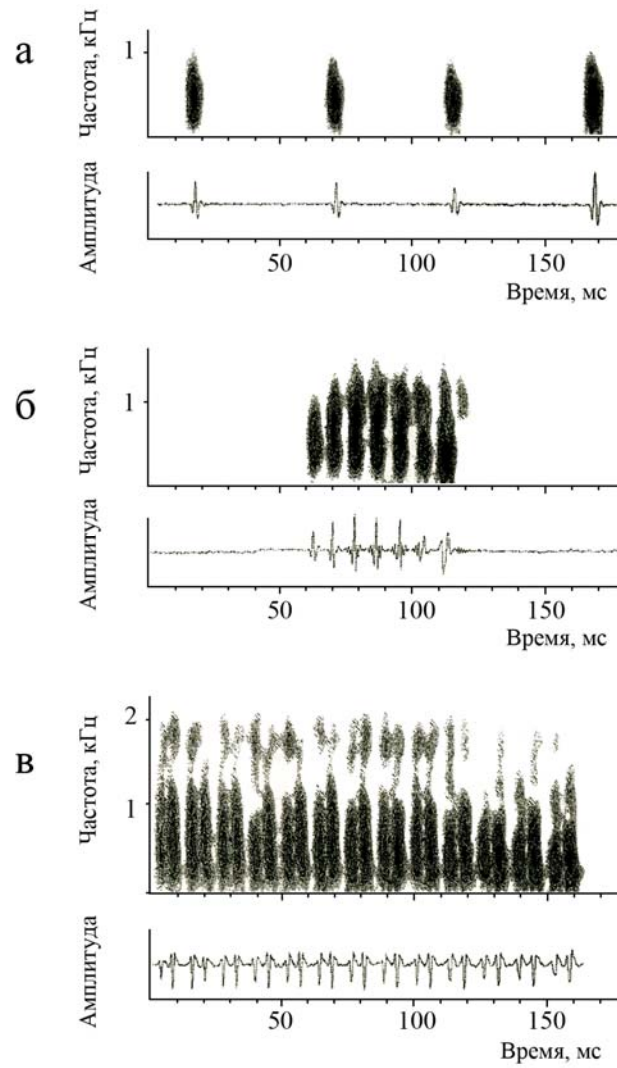


Рисунок 17. Сонограммы (вверху) и осциллограммы (внизу) звуков, издаваемых *Eutrigla gurnardus* при конкурентном питании: а – постукивания (knocks), б – свист или хрюканье (grunts), в – ворчание, раскаты или гул (growls) (Amorim et al., 2004b).

инициирует у расположенных недалеко от него рыб конкурентное поведение, в котором выделяют до 8-9 различных элементов. В начале рыбы совершают рывок к корму, пытаясь опередить конкурентов, но схватывание корма сразу же после опускания его на дно бассейна происходит редко. Рыбы могут кружить вблизи корма без попыток схватить его, проявлять ненаправленный пищевой поиск, ориентацию на конкурента, подходить к конкуренту по дну или во время плавания, расправлять грудные и спинные плавники и располагаться на грунте таким образом, чтобы голова была нацелена на голову конкурента (фронтальная демонстрация). Такое поведение может повторяться несколько раз и обычно какое-то время удерживает конкурентов от попыток схватить корм. У обыкновенного морского петуха фронтальная демонстрация предшествует схватыванию корма в 40% случаев (рис. 18).

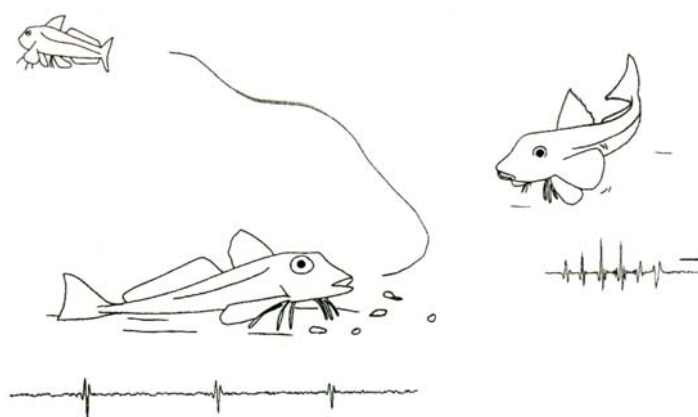


Рисунок 18. Акустическая сигнализация у обыкновенного морского петуха *Eutrigla gurnardus* при конкурентном питании: рыба слева издает постукивания (knocks) во время схватывания добычи и последующего бегства, рыба справа издает свист или хрюканье (grunts) при фронтальной демонстрации. На осциллограммах приведены звуки, издаваемые взаимодействующими особями, длина горизонтального отрезка соответствует 10 мс (Amorim, 1996; Ladich, Myrberg, 2006).

Эмиссия звуков у тригл в значительной степени связана именно с проявлением конкурентного поведения, однако прямая связь между частотой, с которой взаимодействующие особи проявляют это поведение, и генерацией звуков отсутствует. Нет связи и между частотой звукогенераций и числом взаимодействующих конкурентов. У полосатого морского петуха эмиссия звуков наиболее часто наблюдается при схватывании рыбой корма, причем даже в тех случаях, когда схватывания с поверхности грунта происходят в отсутствие реального корма (рис. 19). Звуки часто возникают и во время кружения рыбы вблизи корма и вблизи конкурентов, причем если рыба в это время издает звук, то вслед за ним с большей вероятностью следует быстрое схватывание корма. Кружение молчащей рыбы обычно не приводит к схватыванию корма. У обыкновенного морского петуха, производящего 3 разных типа звуков, knocks (постукивания) наиболее характерны для случаев, когда рыба схватывает корм, когда она быстро подходит к корму, но не схватывает его и когда она кружится вблизи корма. Звуки типа grunts (ворчания) наблюдаются чаще всего при агонистических проявлениях, таких как фронтальные демонстрации. Полагают, что звук knocks может отражать пищевое возбуждение рыб, вызванное видом пищи, а также служить предупреждающим или отпугивающим сигналом для конкурентов. Звук типа grunts, сопровождающий фронтальные демонстрации, сигнализирует об агрессивных намерениях издающей звук особи. С возрастом агрессивность у тригл снижается, поэтому более крупные особи реже производят ворчания и чаще – постукивания. Вокализация, связанная с питанием, характерна и для других видов Triglidae – каролинского морского петуха *Prionotus carolinus* и южной полосатой американской триглы *Prionotus evolans*.

Звуки, ассоциированные преимущественно с пищевым поведением, довольно полно изучены у обыкновенного пескаря *Gobio gobio* – пресноводной стайной карповой рыбы, которая, как и морские петухи, большую часть времени занята поиском пищи на дне или в донном грунте. Звуки обыкновенного пескаря напоминают треск (creack) или карканье (croack) и

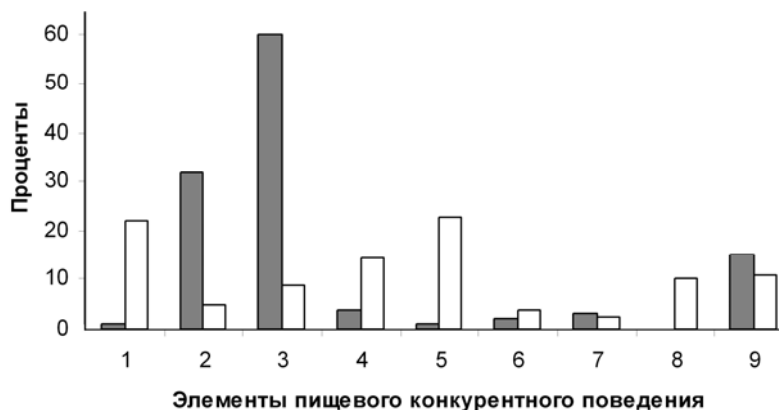


Рисунок 19. Частота проявления (в %) элементов конкурентного пищевого поведения (светлые столбики) и звукогенерации (темные столбики) у полосатого морского петуха *Trigloporus lastoviza*. 1 – свободное плавание и ненаправленный пищевой поиск; 2 – кружение вблизи корма и конкурентов; 3 – схватывание корма; 4 – удерживание и заглатывание схваченного корма; 5 – ориентация по направлению к конкуренту; 6 – приближение к конкуренту по дну или во время плавания; 7 – фронтальная демонстрация (расправление грудных и спинного плавника и расположение на грунте таким образом, чтобы голова была нацелена на голову конкурента); 8 – касание конкурента свободными лучами грудных плавников, рострумом или туловищем; 9 – быстрый уход от конкурента (по данным Amorim, Hawkins, 2000).

представляют собой в большинстве случаев (60%) одиночные серии из 1-11 звуковых импульсов (в среднем 5 импульсов), длительность каждого из них равна 2 мс. Доминирующая частота звуков варьирует от 1 до 2 кГц. В целом, длительность одиночной серии составляет около 20 мс. Реже одна за другой следуют 2-5 таких серий (в 30% случаев) и более 6 (10% случаев). Звуки обыкновенный пескарь издает в разных ситуациях, но только находясь в стае. В половине случаев генерация звука является ответной реакцией особи, заметившей поблизости от себя роющегося в грунте другого партнера по стае.

Вид такой рыбы вызывает не только посыл звукового сигнала, но и поведенческий ответ – ориентацию на занятую поиском пищи рыбу, подход или плавание вокруг нее, или инициирует собственный пищевой поиск в грунте (подражание). Считают, что с помощью звуков у стайных рыб, таких как обыкновенный пескарь, может поддерживаться определенная дистанция между особями в стае, особенно в момент их кормежки. Известно, что у рыб пищевая конкуренция в пределах стаи хорошо выражена. У другой стайной рыбы, атлантической трески *Gadus morhua*, в условиях конкурентного питания усиление звукогенерации не происходит, однако звучание рыб может возрастать спустя некоторое время после кормления, как полагают, в связи повышением общего уровня возбуждения и агрессивности рыб, вызванным самим процессом питания. Звуки (удары) во время пищевого возбуждения издает голодный крупный речной окунь *Perca fluviatilis*, когда замечает схватывание корма более удачливым другим окунем. Издавая звук, окунь приподнимает спинной плавник, а затем может начинать преследование конкурента. Полагают, что звуки питания крупных рыб-ихтиофагов могут служить акустическими репеллентами для мирных мелких рыб.

3. СПЕЦИФИЧНОСТЬ ЗВУКОВ РЫБ

3.1. Видовые различия

Звуки, издаваемые рыбами разных видов, обычно хорошо различаются. Видовая специфичность звуков рыб, относящихся к одному семейству или роду, занимающих сходные экологические ниши и имеющих перекрывающиеся ареалы, продемонстрирована к настоящему времени на многих примерах. Показано, что близкородственные виды имеют разные звуковые репертуары, в которых однотипные звуки различаются по акустическим параметрам. Так, среди горбылевых рыб имеются виды, характеризующиеся широким

разнообразием издаваемых звуков (пятнистый судачий горбыль *Cynoscion nebulosus*), и виды, которые в разных ситуациях способны генерировать звук лишь одного типа (серый горбыль *Cynoscion regalis*). Хорошо различимы по продолжительности и частоте следования импульсов звуки тресковых рыб – атлантической трески, пикши и люра. Территориальные самцы двух пресноводных северо-американских окуневых рыб *Etheostoma nigripinne* и *E.crossopterum* в репродуктивный период производят звуки 3 типов: постукивание (knock), мурлыканье (purrr) и барабанный бой (drum). Звук барабанного боя имеет гармоническую структуру, постукивание и мурлыканье (последний звук производят только самцы *E.nigripinne*) относятся к импульсным звукам негармонической природы. Однотипные звуки самцов *E.nigripinne* и *E.crossopterum* отличаются по числу импульсов и по частоте следования импульсов в сериях, а также по продолжительности звуков. Звуки естественных гибридов между этими видами имеют по ряду параметров промежуточные значения относительно звуков родительских видов (см. табл. 3).

Самцы симпатричных видов рода *Pomacentrus* (*P.partitus*, *P.fuscus*, *P.leucostictus*, *P.planifrons*, *P.variabilis*), населяющих коралловые рифы, издают во время поведения ухаживания и при охране собственных участков в пределах небольших колоний короткие звуки, напоминающие щебетания или чириканья (chirps). Акустические характеристики и структура этих звуков у всех исследованных видов *Pomacentrus* близкие (серии из 3 импульсов, длительность импульсов и серий соответственно 7-15 и 40-60 мс, максимальная амплитуда в диапазоне частот от 250 до 1000 Гц). Звуки обладают межвидовым действием, однако наибольшая эффективность в стимулировании у самцов поведения ухаживания наблюдается все же в ответ на собственные звуки. Это ясно указывает на способность этих близкородственных симпатричных рыб отличать друг друга по звуковым сигналам. Звуки морской ласточки *Chromis chromis* напоминают сигналы, издаваемые близким видом – хромисом *Chromis viridis*, но имеют более узкий частотный диапазон и меньшую основную

частоту. Сравнение звуков агрессии у 14 видов рыб-клоунов рода *Amphiprion* и других рыб семейства Pomacentridae показывает, что их звуковые сигналы отличаются по доминирующей частоте, числу щелчков или тресков в сериях, по числу и длительности отдельных звуковых импульсов, слагающих щелчки и трески.

Легко различимы по своей структуре звуки близких видов. У карапусов *Carapus boraborensis*, *Carapus homei* и изящный энхелиофис *Encheiliophis gracilis* они отличаются по числу стуков (звуковых импульсов) в серии и по продолжительности интервалов между стуками, а также по частоте (рис. 20).

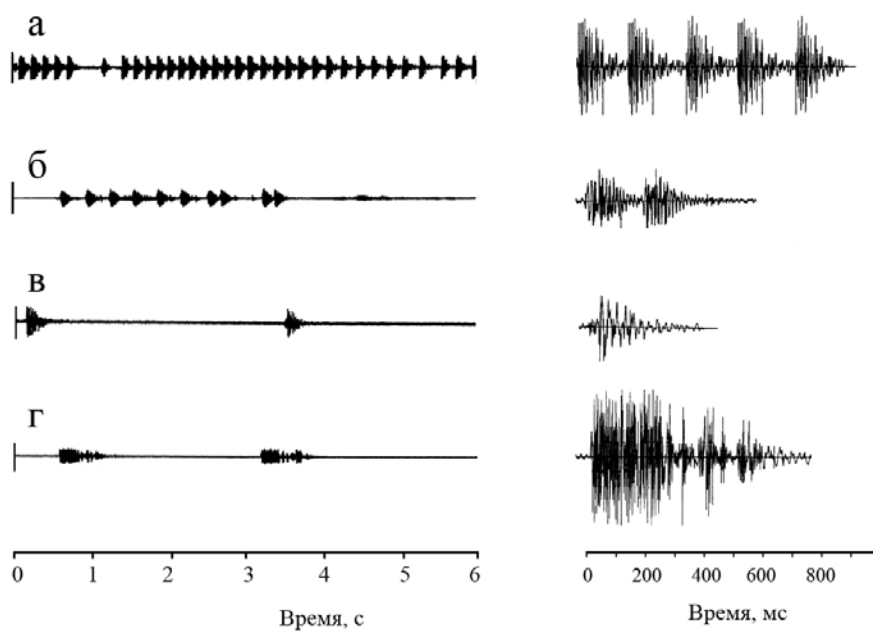


Рисунок 20. Осциллограммы звуков 3 видов Carapidae в двух разных шкалах времени (Parmentier et al., 2003): а – *Carapus boraborensis*; б – *C. homei*; в, г – изящный энхелиофис *Encheiliophis gracilis*.

Аналогичные выводы следуют и из сравнения звуков некоторых других близкородственных видов, в том числе и симпатричных, а также рыб, не только встречающихся совместно, но и дивергенция которых в самостоятельные виды возможно еще не завершена. Таким примером служат цихлидовые рыбы озера Малави, где по разным оценкам обитают от 450 до 650 видов, образовавшихся в результате стремительно прогрессирующей адаптивной радиации. Выяснено, что самцы разных видов рода *Pseudotropheus* из озера Малави во время ухаживания за самкой генерируют низкочастотные звуки, которые несмотря на значительное межвидовое сходство, тем не менее, достоверно различаются по таким параметрам, как доминирующая частота, число и продолжительность импульсов в звуке. Среди исследованных видов этого рода наиболее выраженные различия по акустическим параметрам звуков обнаружены у совместно обитающих в одном из участков озера *P. emmiltos* и *P. fazilberi*. Примечательно, что именно рыбы этих двух видов очень близки по цвету и особенностям рисунка на теле. Полагают, что звуковая сигнализация вместе со зрительной, и, возможно, обонятельной может обеспечивать распознавание друг друга этими совместно обитающими рыбами.

Различаются звуки у двух хорошо изученных видов рыб-жаб, *Opsanus tau* и *O. beta*, ареалы которых частично перекрываются. Призывные звуки самцов *O. tau* относительно простые, они состоят из одного тонального элемента и длятся в среднем около 300 мс. Звуки самцов *O. beta* значительно сложнее, они содержат предваряющий элемент (grunt), за которым следуют несколько тональных элементов, а общая длительность звука обычно значительно превышает 1000 мс. Основная частота звука этих видов также различается – около 200 Гц у *O. tau* и почти 300 Гц у *O. beta*. Среди рыб-жаб наиболее широкий набор издаваемых в нерестовый сезон звуков имеет средиземноморская рыба-жаба *Halobatrachus didactylus*. Ее звуковой репертуар кроме звуков типа «boatwhistle» и «grunt» включает разнообразные короткие звуки типа «карканья» и «двойные карканья» и смешанные звуки, состоящие из свистов и карканий (рис. 21). Звук типа пароходный гудок начинается и

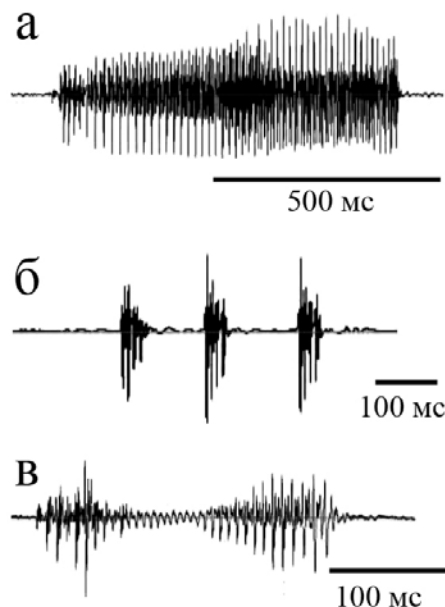


Рисунок 21. Осциллограммы звуков средиземноморской рыбы-жабы *Halobatrachus didactylus*: а – пароходный гудок (boatwhistle), б – ворчание (grunt), в – двойное карканье (double croak) (Amorim et al., 2006).

заканчивается ворчаниями, имеет продолжительный тональный элемент, длительностью в среднем около 800 мс, базовой частотой около 60 Гц и многочисленными гармониками, среди которых доминируют 2 или 4. Ворчания следуют сериями в среднем по 8 элементов, каждый из которых имеет длительность менее 100 мс с доминирующей частотой около 300 Гц. Доминирующая частота одиночных и двойных карканий составляет около 650 Гц и 500 Гц соответственно. Короткие звуки, карканье и двойное карканье, производятся и вне репродуктивного периода и, как полагают, могут иметь отношение к регулированию агонистических взаимоотношений у этого вида

рыб-жаб. Различаются звуки у двух видов многоперов – *Polypterus senegalus* и *P. retropinnis*, причем и по своим характеристикам и по разнообразию. Многопер *P. retropinnis* издает звуки двух типов – относительно продолжительные стоны (moans), длительностью около 290 мс и доминирующей частотой 50-150 Гц, и короткие глухие удары (thumps), длительностью 67.4 мс и доминирующей частотой 100-200 Гц. Другой многопер, *P. senegalus*, производит только глухие удары, причем более протяженные (81.5 мс), чем у *P. retropinnis*.

Показателен в этом отношении пример с видами рода *Pollimyrus*, часто встречающимися в одних и тех же водоемах в Западной Африке. Самцы поллимиров в период нереста издают призывные звуки для привлечения самок к своим гнездовым территориям. Звуки самцов сложные по структуре и представляют собой чередование 3 простых звуков – стонов (moans), ворчаний (grunts) и раскатов (growls). Порядок следования простых звуков, их число и длительность, частота и межимпульсные интервалы специфичны для каждого из исследованных видов поллимиров. В звуках *P. adspersus* стоны и ворчания чередуются друг за другом, иногда за такой чередой следует долгий раскат, в звуках *P. isidori* за однократным ворчанием следуют несколько стонов. В звуках *P. marianne* присутствуют либо только стоны и нет ворчаний (средняя продолжительность 1.9 с), либо и стон и ворчание раздаются одновременно, либо длительный стон с несколькими совпадающими с ним по времени и следующими друг за другом ворчаниями (средняя продолжительность 14.9 с). Последнее указывает на возможность использования рыбами двух разных механизмов звукогенерации одновременно. Значительно (почти в 2 раза) различается частота следования импульсов в звуках одного типа. Так, в ворчаниях *P. marianne* импульсы следуют с частотой 34 Гц, у *P. isidori* – с частотой 44 Гц, а в ворчаниях *P. adspersus* – с частотой 56 Гц. Раскаты или гул, встречающиеся в звуках *P. adspersus*, у *P. isidori* и *P. marianne* отсутствуют. Акустические характеристики стонов и ворчаний всех трех видов поллимиров также отличаются (см. рис. 8; табл. 4). Все это позволяет безошибочно

идентифицировать видовую принадлежность поллимиров по осциллограмме их звуков. Различия акустических характеристик стонов и ворчаний выявлены и при сравнении двух парapatричных видов поллимиров - *P.marianne* и *P.castelnaui*, ареалы которых не пересекаются, но близки друг к другу. Интересно, что звуки (стоны) рыб, выловленных в зоне ограниченного контакта ареалов этих двух видов, по продолжительности и некоторым другим временным параметрам сходны со звуками *P.marianne*, а по другим (частотным) напоминают звуки *P.castelnaui*.

Сопоставление звуков поллимиров показывает, что видовая специфичность сложных звуков рыб достигается за счет различий по временным характеристикам – частоте следования импульсов и интервалу между ними в простых звуках, разной последовательности и продолжительности простых звуков, а также за счет различий по частотно-амплитудным характеристикам. Поллимиры, как и морминовые рыбы в целом, принадлежат к так называемым слуховым специалистам, характеризующимся высокими слуховыми возможностями. Диапазон частот, в котором наблюдаются наилучшие параметры слуха у поллимиров, совпадает с частотой, доминирующей в производимых ими звуках. Особенности продуцируемых звуков, их соответствие слуховым возможностям рыб, образ жизни и нереста этих рыб указывают на, несомненно, важную роль акустической сигнализации не только в регуляции нерестового поведения поллимиров, но и в обеспечении репродуктивной изоляции этих рыб, часто встречающихся совместно в одних и тех же водоемах и населяющих в них сходные биотопы.

Способность рыб различать звуки, часто лишь незначительно отличающиеся своими акустическими характеристиками, находится в соответствии с данными о функциональных возможностях слуховой системы рыб, в частности, возможностью дифференцированно реагировать на звуки с предельно короткими межимпульсными интервалами (длительностью до 1.5 мс). Во вторичных слуховых центрах, расположенных в промежуточном мозге (*torus semicircularis*), обнаружены слуховые нейроны, проявляющие

необычайно высокую специфичность к звуковым сигналам со строго определенными межимпульсными интервалами. Считается, что именно временные характеристики звуков – длительность межимпульсных интервалов и длительность самих импульсов, а также число импульсов в звуке и длительность самого звука служат основными признаками, по которым рыбы могут распознавать близкие слуховые сигналы.

Несомненно, что видовые особенности звуков облегчают взаимодействие между конспецификами, что в свою очередь снижает вероятность межвидовой гибридизации между близкородственными видами, особенно в тех случаях, когда они населяют одни и те же водоемы, занимают в них сходные биотопы и близки по проявлению репродуктивного поведения. Следует, однако, отметить, что отличия между звуками близкородственных видов, если их ареалы не пересекаются, могут быть слабо выраженными или даже отсутствовать. Например, звуки, издаваемые во время сигнальных прыжков самцами двух аллопатричных видов из рода *Dascyllus* – *D.albisella* и *D.trimaculatus* – не отличаются ни по числу импульсов, ни по межимпульсному интервалу. При инвазиях, когда зоны распространения двух ранее изолированных близкородственных видов перекрываются, между ними наблюдается скрещивание, как, например, в случае эндемика Гавайских островов *Abudefduf abdominalis* и проникшего сюда индо-тихоокеанского абудефдуфа *A.vaigiensis*. Звуки близкородственных видов могут иметь и общие черты. Так, при сравнении звуков 4 североамериканских видов из рода *Cyprinella* было обнаружено, что звуки, издаваемые самцами при агрессии и ухаживании за самкой, наиболее похожи у *C.gibbsi* и *C.trichroistia* – сестринских видов, встречающихся в близлежащих водоемах. Звуки самцов *C.galactura* и *C.callisema* отличаются сильнее, причем не только по акустическим характеристикам, но и по тем поведенческим ситуациям, в которых они генерируются самцами. Эти результаты указывают на определенную взаимосвязь между сходством звуков и филогенетической близостью рыб.

Неспециализированные звуки рыб, такие, как звуки питания, отличаются от специализированных звуков менее выраженной видовой специфичностью.

3.2. Популяционные различия

Сравнительных данных о звуках, производимых особями, относящимися к разным географически удаленным или изолированным популяциям, известно мало. Сведения, полученные для пикши *Melanogrammus aeglefinus* Северо-Западной Атлантики и Северного моря, позволяют прийти к заключению, что заметные популяционные отличия рыб по разнообразию их звукового репертуара и по акустической характеристике звуков, по-видимому, либо отсутствуют, либо эти отличия незначительны. Аналогичные результаты получены и при сравнении звуков, издаваемых самцами дасцилла *Dascyllus albisella* во время сигнальных прыжков. Каких-либо существенных отличий между звуками, записанными в колониях этих рыб у Гавайских островов и у располагающегося в 1000 км от них атолла Джонстона (Johnston Atoll) не обнаружено. Отличия по основной частоте, найденные при сравнении призывных звуков самцов рыбы-жабы *Opsanus tau* из северных и южных популяций (прибрежье штатов Делавэр, Виржиния и Южная Каролина, США), незначительны и могут быть вызваны разными температурными условиями и разным гормональным статусом рыб в период наблюдений. Однако у пестроногого ампифриона *Amphiprion akallopisos* географическая вариабельность параметров звуков обнаружена, что может указывать на специализацию звукогенерации рыб к их конкретным условиям существования. Аналогичные результаты получены и при сравнении звуков агрессии и ухаживания за самкой у самцов *Cyprinella galactura*.

3.3. Индивидуальные особенности

Имеющиеся наблюдения показывают, что рыбы обладают индивидуальным звуковым почерком. Так, у разных самцов двух видов поллимиров, *Pollimyrus adspersus* и *P. isidori*, частота следования импульсов и доминирующая частота в призывных звуках не совпадают, причем эти индивидуальные акустические особенности стабильны во времени. Выполненные электрофизиологические исследования показывают, что даже небольшие различия в звуках улавливаются слуховой системой. У скачущего поллимира *P. adspersus* частотная дифференциальная чувствительность в диапазоне наибольшей чувствительности к тональным звукам (100-500 Гц) составляет около 9 Гц. Хорошо развита также и способность различать малейшие изменения межимпульсного интервала. В звуках с межимпульсным интервалом около 10 мс рыбы распознают его увеличение или уменьшение всего на 0.3 мс, при межимпульсных интервалах около 40 мс значимыми являются изменения на 3 мс. Учитывая высокие слуховые способности этих рыб, предполагается, что самки могут различать и оценивать самцов по их индивидуальному звуковому почерку и использовать эту способность для ориентации и при выборе нерестового партнера. Согласно полевым наблюдениям плотность распределения самцов в местах нереста довольно высокая, и самка может слышать одновременно сигналы 4-5 самцов. В искусственных условиях при совместном содержании зрелых скачущих поллимиров отмечен многократный нерест самки с одним и тем же избранным ею самцом.

Возможность распознавания особей по звукам выявлена и у других рыб. В колониях леопольдиты *Pomacentrus partitus* территория, освободившаяся после удаления самца-хозяина, захватывается соседями по колонии на много быстрее, если транслируются записи звуков, принадлежащих другим самцам, а не бывшему хозяину территории. Индивидуальные отличия по продолжительности звуков обнаружены у обыкновенного серебристого

горбыля *Argyrosomus regius*, частота генерирования звуковых серий каждой особью поддерживается постоянной на протяжении десятков минут. Индивидуальная вариабельность звукогенерации хорошо заметна на фоне высокой стабильности акустических характеристик звуков особи. Например, у самцов бычка-травяника *Zosterisessor ophiocephalus* частота следования импульсов в звуках варьирует от 21.8 до 68.3 в секунду, при этом в звуках каждого из самцов они следуют со строгой регулярностью. Наименее вариабельны в призывных звуках самцов рыбы-жабы *Opsanus beta* частота и амплитуда звука, менее стабильна продолжительность звука. По длительности звуков и некоторым их частотным характеристикам хорошо различимы между собой самцы средиземноморской рыбы-жабы *Halobatrachus didactylus*. Вариабельность звуков, производимых разными самцами была всегда выше, чем отличия между звуками, издаваемыми одними и теми же самцами. Индивидуальный звуковой почерк рыбы сохраняют, по-видимому, в течение всей жизни. По крайней мере, самцов рыбы-жабы *Opsanus beta* с одними и теми же параметрами звука удавалось обнаруживать на нерестилищах не только в разные периоды нерестового сезона, но и в разные годы.

4. ПОВЕДЕНИЕ, СОПРОВОЖДАЮЩЕЕ ЗВУКОГЕНЕРАЦИЮ

В момент генерации звука многие рыбы совершают определенные движения или принимают характерные позы, которые в ряде случаев связаны с работой соответствующего звукогенераторного механизма. Морской конек *Hippocampus erectus*, издавая щелкающий звук, приподнимает голову. Такое движение необходимо, чтобы соприкасающиеся кости затылочной части черепа сместились относительно друг друга и вызвали появление стридуляционного звука. У многоперов *Polypterus retropinnis* и *P. senegalus* в момент эмиссии звуков наблюдается расправление спинных плавников и вибрация стенок туловища, покрывающих длинный плавательный пузырь, используемый этими

рыбами для воздушного дыхания – брюшной стенки между грудными и брюшными плавниками и боковой стенки от брюшных плавников до хвостового. Вибрация стенок происходит в такт со звуками thumps, которые могут генерироваться поодиночке или сериями с максимальной скоростью до 3 звуков в секунду на протяжении минуты и более. Издавая звук, речной окунь *Perca fluviatilis* приподнимает спинной плавник. У большеглаза-швенки *Pempheris schwenkii* в момент генерации расправление плавников не происходит, но становится хорошо заметной вибрация стенок брюшной полости в области плавательного пузыря. Во время генерации звука у ошибня *Ophidion marginatum* заметна слабая вибрация головы. Такие движения служат внешним проявлением работы барабанных мышц у этих рыб. У цихловых рыб, у которых барабанные мышцы не обнаружены, вокализация обычно (но не всегда) также сопровождается подергиванием (дрожью) брюшной стенки. Самцы *Padogobius nigricans* во время генерации звуков опускают жаберную перепонку, отводят в стороны жаберные крышки, трепещут грудными плавниками. Обыкновенный пескарь *Gobio gobio* при издании звуков приподнимает спинной плавник и поворачивает голову и переднюю часть туловища вправо и влево. Такие повороты следуют в такт с сериями звуковых импульсов, в момент поворота плывущая рыба меняет направление движения, а отдыхающая на дне – смещается. Европейский обыкновенный подкаменщик *Cottus gobio* в момент генерации агонистического звука – одиночного стука, производит характерный кивок головой и за счет специальной и хорошо развитой мускулатуры быстро подтягивает жаберную перепонку и жаберные крышки и, вместе с ними, крупные брюшные плавники. Такие движения следуют одно за другим, если рыба издает серию стуков. Зеленая боция *Botia* (= *Yasuhikotakia*) *modesta* во время издания предупредительных щелчков слегка сдвигается вперед и быстро открывает и закрывает рот.

Внешне момент звукогенерации у рыб может и не проявляться, однако рыбы в это время могут принимать определенные позы. Обыкновенный солнечник *Zeus faber* в момент издания звуков расправляет спинной и анальный

плавники, причем это происходит не только в воде, но и когда рыбу извлекают из воды и держат в руках. Возникновение звука у солнечника не является следствием движений плавниками, а связано с работой барабанного звукогенераторного аппарата. Самцы рыбы-жабы *Opsanus tau* для производства призывных звуков слегка сдвигаются вперед по направлению к выходу из гнездового укрытия. Поза и расположение самца в укрытии весьма характерны: самец остается в гнезде, но располагается в нем так, что голова до линии глаз выступает за границы укрытия. В момент генерации звука самец неподвижен. При производстве звуков сохраняют неподвижность самцы этеостом *Etheostoma nigripinne* и *E. crossopterygion* (Percidae).

5. РИТМЫ ЗВУКОВОЙ АКТИВНОСТИ РЫБ

То, что звуковая деятельность рыб не остается постоянной, а возникает, исчезает или изменяется на протяжении суток или в течение годового цикла, было замечено уже в самом начале изучения биоакустики рыб. С развитием этих исследований и накоплением данных существование хорошо выраженной суточной и сезонной ритмики звукопроизводства у рыб стало еще более очевидным.

5.1. Суточные ритмы

У многих исследованных рыб максимум звуковой активности приходится на сумеречное или темное время суток, и намного реже производство звуков приходится на дневные часы. Такой суточный ритм характерен для представителей многочисленного семейства горбылевых (Sciaenidae). Так, обитающие у берегов Калифорнии ронкадор *Roncador stearnsi*, умбрина *Umbrina roncadore* и горбыль *Sciaenops ocellatus* начинают издавать звуки

регулярно каждый день после захода солнца, но вокализация у этих рыб продолжается относительно недолго – всего лишь около 2.5 ч. Столь же короткий период вокализации и у малоглазого групера *Epinephelus itajara* (Serranidae) – с 1 до 3 ч ночи. Звуки этих крупных рыб, достигающих длины 2.5 м и массы тела свыше 400 кг, имеют относительно низкую частоту – около 60 Гц. У серого горбыля *Cynoscion regalis* в период размножения звуковая активность поддерживается на высоком уровне в течение большей части суток, но снижается до минимума в середине дня. С наступлением вечерних сумерек генерация барабанных звуков самцами быстро достигает максимума и остается такой до поздней ночи. Максимум генерации барабанных звуков несколько опережает по времени собственно нерест серого горбыля, что указывает на то, что звуки, по-видимому, способствуют формированию нерестовых скоплений. По небольшим сдвигам времени наступления максимальной звуковой активности рыб в прибрежье и на удалении от него удастся проследить перемещения нерестовых скоплений в течение суток. Таким же образом изменяется звуковая активность и у других представителей многочисленного семейства горбылевых – желтоперого горбыля *Cynoscion xanthulus*, пятнистого судачьего горбыля *C. nebulosus*, бородатого темного горбыля *Pogonias cromis*, белой нибей *Nibeia albiflora*, серебристого горбыля *Argyrosomus argentatus* и др.

Самцы ошибня *Ophidion marginatum*, проводящие дневные часы в грунте, начинают вокализовать перед заходом солнца, еще до выхода из грунта. Неторопливый выход из грунта у этих рыб занимает около 20 мин. В течение этого времени и в последующие минуты вокализация усиливается, достигает максимума спустя час после захода солнца и затем быстро снижается. Регулярно каждый день после захода солнца начинает издавать звуки черная каталина *Anisotremus davidsoni* (Haemulidae). Четкую приуроченность вокализации к темному времени суток проявляют поллимиры *Pollimyrus marianne*. Эмиссия любых звуков у этих рыб начинается сразу же с заходом солнца и полностью прекращается с восходом (рис. 22). Частота генерации

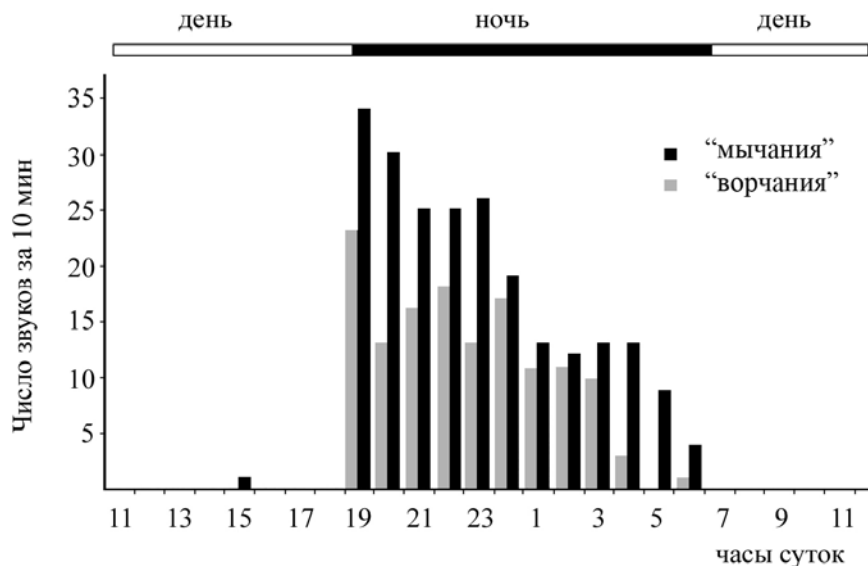


Рисунок 22. Суточная динамика эмиссии звуков типа мычание (moan) и (grunt) у самцов *Pollimyrus marianne* (Lamml, Kramer, 2005).

звуков резко усиливается с наступлением вечерних сумерек у рыб-жаб. Если до захода солнца самцы этих рыб издают призывные звуки редко, в среднем один звук каждые 7.5 мин, то сразу после захода солнца звуки раздаются каждые 2 мин, а еще через полчаса уже по 2 звука в минуту. Вместе с увеличением частоты эмиссии звуков резко снижается их длительность и число повторяющихся тональных элементов (boops), составляющих сложные звуки самцов рыб-жаб (рис. 23). В часы максимальной звуковой активности на нерестилищах рыб-жаб и многих других рыб (Sciaenidae, Haemulidae и др.) обычным является так называемое «хоровое пение», когда звуки разных особей одного вида перекрываются полностью или частично. Хоровое пение по

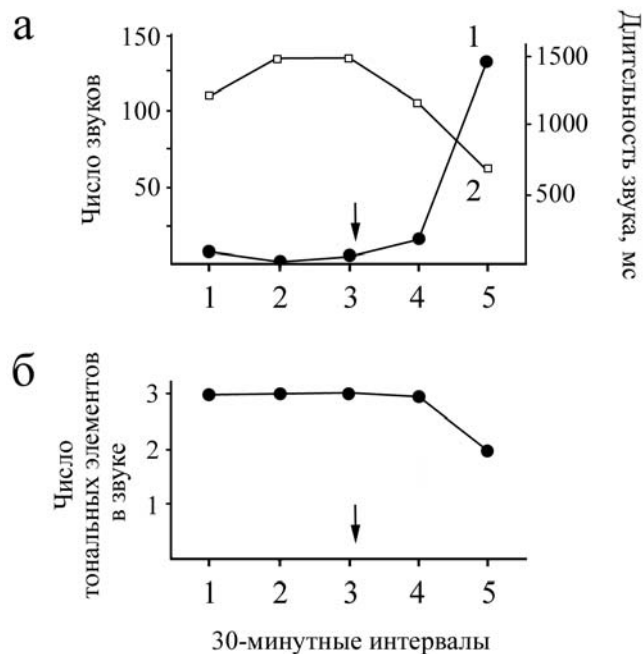


Рисунок 23. Призывные звуки самцов рыбы-жабы *Opasanus beta* в 30-минутные интервалы до и после наступления вечерних сумерек: а – частота эмиссии (1) и длительность звуков (2), б – число тональных элементов в звуках. Стрелка указывает время захода солнца (Thorson, Fine, 2002a).

времени обычно значительно короче периода суток, в течение которого можно слышать звуки рыб данного вида. Интересно, что при совместном обитании разных видов рыб их суточные максимумы звуковой активности, когда наблюдается хоровое пение, не совпадают (рис. 24).

Усиление вокализации в вечерние или утренние часы сумеречной освещенности характерно для морских и пресноводных рыб разной систематики – для мраморного морского окунька *Sebasticus marmoratus*

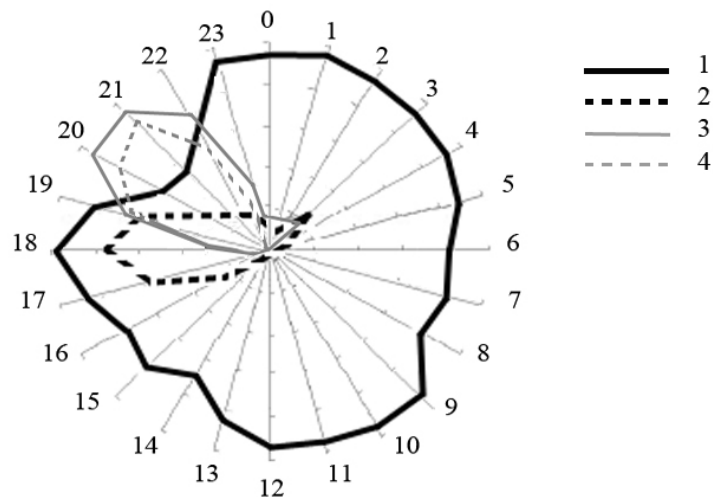


Рисунок 24. Диаграмма звуковой активности самцов рыбы-жабы *Opsanus beta* (1 и 2) и серебристой бэрдиеелы *Bairdiella chrysoura* (3 и 4) в бухте Аллигатор (Флорида) в течение 1 суток наблюдений. 1 и 3 – одиночные звуки, 2 и 4 – «хоровое» пение. Длина радиуса соответствует 100% встречаемости звуков в аудиозаписях; цифры соответствуют часам суток (по Русук, 2007, с изменениями).

(Scorpaenidae), сомика-галеихта *Galeichthys felis* (Ariidae), рыжей рыбы-белки *Holocentrus rufus* (Holocentridae), боции *Botia berdmorei* (Cobitidae), обычного зубарика *Puntazzo puntazzo* (Sparidae). Такую же суточную ритмику звукогенерации проявляют и высоко агрессивные самцы абудефдуфа *Abudefduf luridus* и других помацентровых рыб (Pomacentridae), в поведении которых доминирующую роль играет зрительная рецепция (рис. 25).

Примеров, когда максимум звуковой активности рыб приходится на светлое время суток, меньше. Такой ритм вокализации отмечен у нотрописа *Notropis analostanus*, а также у атлантической трески, у которой звуковая

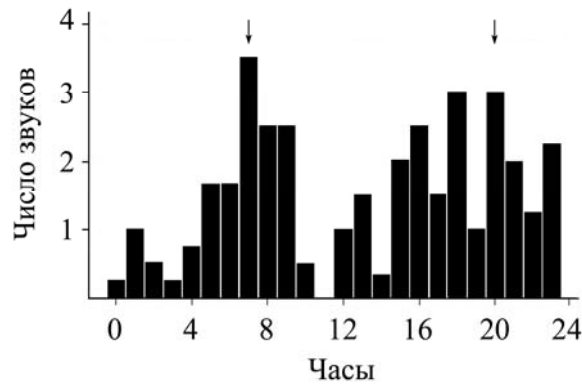


Рисунок 25. Суточная динамика акустической активности самцов абудефдуфа *Abudefduf luridus*, охраняющих свои территории (суммарно для 4 самцов). Стрелки указывают на время восхода и захода солнца (Santiago, Castro, 1997).

активность значительно выше в дневные часы, чем ночью. В светлое время суток и в утренние и вечерние сумерки в основном вокализируют самцы пикши *Melanogrammus aeglefinus*, ночью эти рыбы издают звуки редко, хотя репертуар в целом сохраняет свое разнообразие. Строгая приуроченность звукопроизводства к дневным часам суток наблюдается у рябчика *Labrus viridis*, зеленушки *Crenilabrus greseus* и обыкновенной ставриды *Trachurus trachurus*, у обыкновенного морского петуха *Eutrigla gurnardus*, являющегося типично дневной рыбой (рис. 26). В темное время суток у этих рыб затухает не только звукопроизводство, но и снижается двигательная активность и проявление различных социальных (внутригрупповых) и иных контактов. Однако у других близкородственных видов из семейства Triglidae максимум звуковой активности отмечается после захода солнца при сумеречной освещенности. Таким образом, суточный ритм генерации звуков отличается даже у близкородственных рыб и тесно связан с их суточной ритмикой поведения. Отсутствие выраженных суточных колебаний в производстве звуков отмечено лишь у небольшого числа видов.

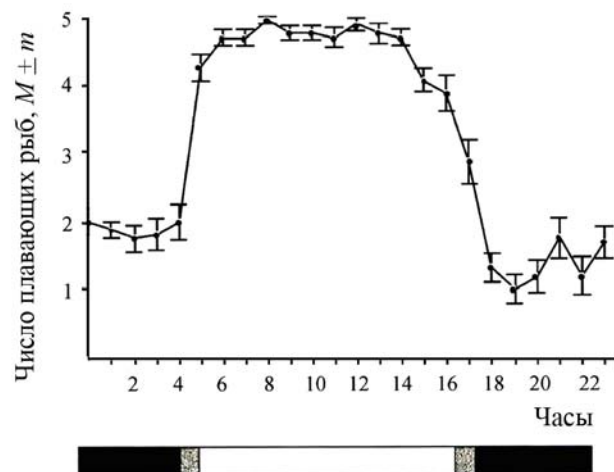


Рисунок 26. Суточная динамика двигательной активности обыкновенного морского петуха *Eutrigla gurnardus*. По вертикальной оси – среднее число перемещающихся особей из 5 рыб, одновременно находящихся в бассейне. Темный, серый и светлый секторы на горизонтальной диаграмме отражают темное, сумеречное и светлое время суток (Amorim, 2005).

5.2. Сезонные ритмы

Сезонная цикличность звуковой активности у большинства издающих звуки рыб выражена отчетливо. В течение года максимум вокализации обычно приходится на период размножения, когда у многих рыб происходят глубокие изменения в физиологии и в поведении. Некоторые из рыб производят звуки только в это время и молчат оставшуюся часть года. Их звуковая активность довольно строго совпадает со сроками нереста и может служить своеобразным индикатором начала сезона размножения. Например, ошибень *Ophidion marginatum* (Ophidiidae) производит звуки только в период размножения, что

используется не только для определения сроков и продолжительности нереста, но и мест распространения этих скрытых и трудно обнаруживаемых рыб. Строгую сезонность в звукогенерации демонстрируют многие горбылевые рыбы, например, хорошо исследованный серый горбыль *Cynoscion regalis*, обитающий у атлантического побережья Северной Америки. В местах нереста серый горбыль начинает издавать характерные барабанные звуки весной, их интенсивность быстро достигает максимума к середине мая, а к концу июля вокализация практически полностью прекращается (рис. 27). Динамика звуковой активности очень хорошо совпадает с состоянием гонад рыб в уловах и с размерами барабанных мышц, которые у самцов к этому времени увеличиваются почти в 3 раза. Максимум генерации другого звука, который

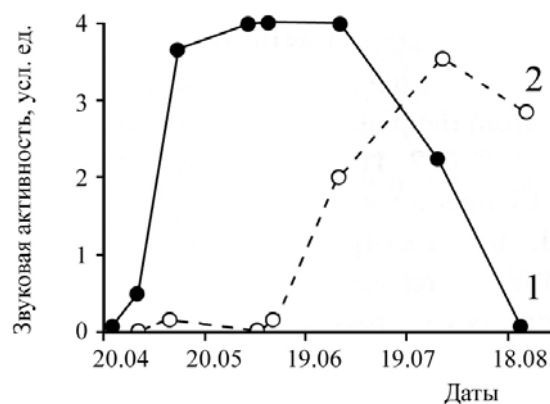


Рисунок 27. Звуковая активность самцов серого горбыля *Cynoscion regalis* в прибрежье залива Делавэр в нерестовый период: 1 – барабанные звуки, 2 – щелбета, журчание, или дребезжание. Условные единицы: 0 – отсутствие звуков, 1 – менее 30 звуков в минуту, 2 – 30-50 звуков в минуту, 3 – непрерывная эмиссия нескольких индивидуумов, 4 – непрерывная эмиссия многих рыб (Connaughton, Taylor, 1995).

приписывают серому горбылю – щебетание, журчание, или дребезжание (chattering) – сдвинут на более поздние сроки и наступает к моменту окончания нереста. Точное предназначение этого звука, возникающего при трении глоточных зубов, остается невыясненным. Возможно, дребезжание связано с началом посленерестового откорма рыб. Нельзя исключать и того, что звук «chattering» производит не серый горбыль, а какие-то другие рыбы.

Интересные данные о сезонной вариации звукопроизводства получены для средиземноморской рыбы-жабы *Halobatrachus didactylus*, звуковой репертуар которой отличается большой широтой и включает звуки 4 типов: пароходный гудок (boatwhistle), ворчание (grunt), одиночное карканье (croak) и двойное карканье (double croak) (см. рис. 21). Проведенные круглогодичные наблюдения позволили установить, что звук типа пароходный гудок рыбы издают исключительно в период размножения, с мая по середину июля. Другие 3 типа звуков рыбы производят в течение всего года, однако частота генерирования ворчаний и двойных карканий в сезон размножения резко возрастает и этот пик совпадает со временем издания звуков типа пароходный гудок. Производство средиземноморской рыбой-жабой одиночных карканий не претерпевает каких-либо выраженных сезонных колебаний и поддерживается на одинаково низком уровне в течение всего года (рис. 28). Призывные звуки типа пароходный гудок самцы рыбы-жабы *Opsanus tau* также производят весной сразу после выхода на мелководья и распределения по убежищам. Интенсивная вокализация самцов, подзывающих самок, ограничена всего 5-6 неделями, вне нерестового сезона эти характерные звуки слышны крайне редко. Самки рыбы-жабы, обладающие, как и самцы, барабанными мышцами, подобных звуков не производят, хотя потенциальная способность к их генерированию имеется, поскольку такие звуки удастся вызывать у самок в эксперименте при электрической стимуляции нейронов моторного звукового ядра. Только в период нереста издают звуки северная рыба-мичман, осетровые рыбы, североамериканские карповые рыбы и многие другие. Начало и интенсивность вокализации рыб в нерестовый сезон связаны с вызванными

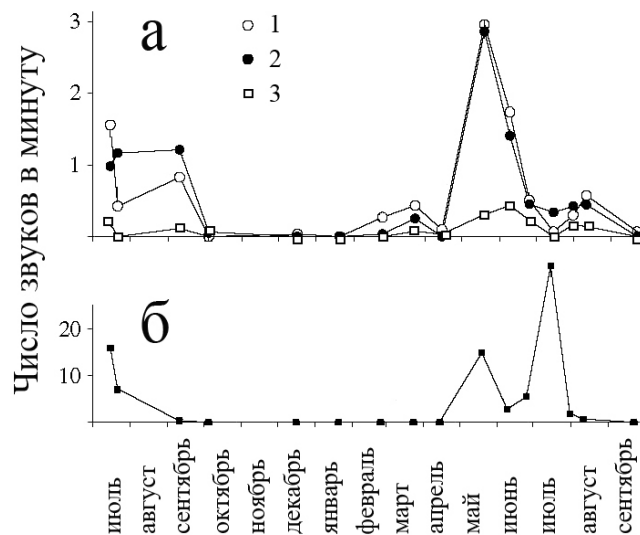


Рисунок 28. Сезонная динамика генерации звуков средиземноморской рыбы-жабы *Halobatrachus didactylus*: а – ворчания (1), карканья (2) и двойные карканья (3), б – пароходные гудки (Amorim et al., 2006).

гормональным всплеском серьезными сдвигами в состоянии звукогенераторных мышц, что прямо отражается на способности рыб поддерживать высокую звуковую активность в период размножения. Акустические параметры производимых рыбами звуков, за исключением уровня звукового давления, сохраняются прежними, что свидетельствует о локализации происходящих перестроек на уровне периферии звукогенераторного механизма, а не его управляющих центров.

5.3. Лунные и иные ритмы и циклы

Исследования последних лет показывают, что интенсивность звукогенерации у рыб может зависеть и от лунной циклики. У рыбы-жабы *Opsanus tau* генерация агонистических звуков (ворчаний) усиливается каждые 14-15 дней с наступлением полнолуния и новолуния. Лунная циклика в звукогенерации прослеживается и у других рыб. Интересно, что связь между звуковой активностью рыб и фазами Луны может быть иной, чем у рыб-жаб. Так, у группера *Epinephelus itajara* (Serranidae) интенсивность вокализации за несколько дней до наступления полнолуния заметно снижается и вновь восстанавливается до нормального уровня через несколько дней после полнолуния (рис. 29).

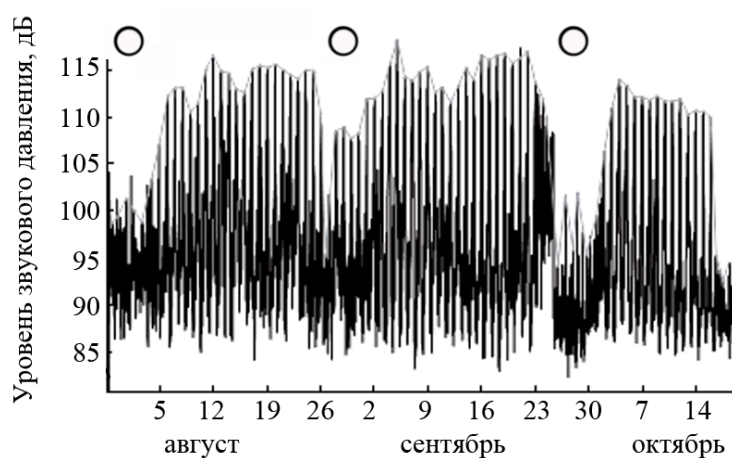


Рисунок 29. Лунная ритмика генерации звуков у группера *Epinephelus itajara*. Кружком обозначена фаза полной луны. Уровень звукового давления выражен в дБ относительно 1 μ Па (Mann et al., 2009).

Интенсивность звукопроизводства может варьировать, например, в связи с циклическими изменениями физиологического состояния у рыб с многократным нерестом. У дасцилла *Dascyllus albisella*, период размножения которого продолжается в течение нескольких месяцев, максимум вокализации самцов наступает за день до нереста и в день откладки икры. Затем в последующие несколько дней, когда самец занят проявлением заботы о кладке, интенсивность звукогенерации снижается, но производство звуков вновь начинает резко усиливаться сразу же после вылупления молоди, когда самец вновь готов к размножению. Аналогичные внутрисезонные колебания звуковой активности выявлены и у других рыб.

6. ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ

Как и большинство других процессов и функций рыб, звукопроизводство зависит от такого мощного абиотического фактора как температура воды. С повышением температуры воды возрастает скорость обмена ионов кальция в барабанных мышцах, ответственных за звукогенерацию, и, как следствие, существенно изменяется режим их работы, что, в свою очередь, отражается на большинстве параметров производимых рыбами звуков. У поллимиров *Pollimyrus marianne* и *P. adspersus* коэффициент Q_{10} близок к 2.0^7 для амплитуды звука типа стон (moan) и для длительности и частоты следования импульсов в звуках ворчания (grunt). У серого горбыля *Cynoscion regalis* в интервале температур 12-23° С частота следования импульсов в звуке беспокойства, возникающем когда рыб вынимают на короткое время из воды, также увеличивается почти в 2 раза – с 13.4 до 24.3 импульсов в секунду. Четко выраженную положительную линейную зависимость от температуры проявляет

⁷ Коэффициент Q_{10} означает изменение физиологического или иного параметра при изменении температуры воды на 10 °С.

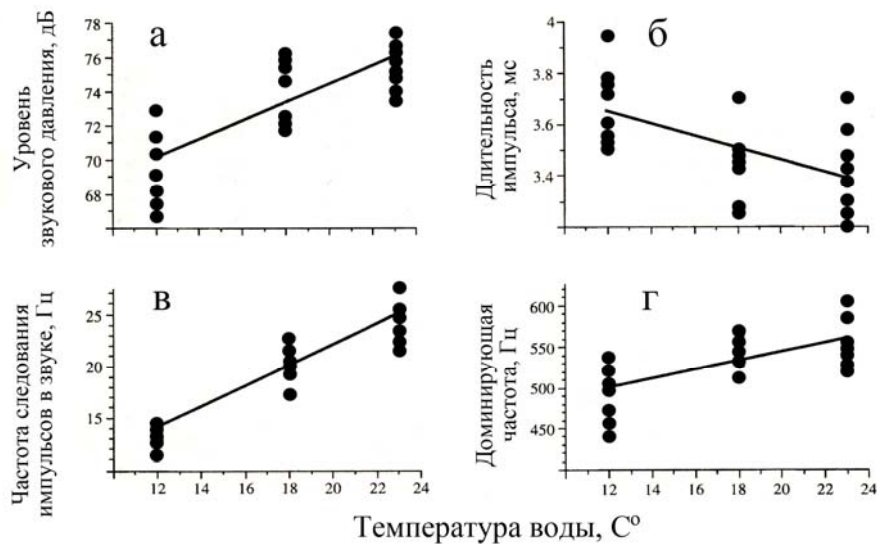


Рисунок 30. Влияние температуры воды на уровень звукового давления (а), длительность звуковых импульсов (б), частоту следования импульсов (в) и доминирующую частоту (г) звука беспокойства у серого горбыля *Synoscion regalis*. Уровень звукового давления выражен в дБ относительно 1 μ Па (Connaughton et al., 2000).

также и уровень звукового давления звуков беспокойства и их доминирующая частота, тогда как длительность импульсов с ростом температуры последовательно снижается (рис. 30). Таким же образом зависит от температуры воды основная (базовая) частота звука самцов северной рыбомичмана *Porichthys notatus*, у рыбы-жабы *Opsanus tau*, у средиземноморской рыбы-жабы *Halobatrachus didactylus* (рис. 31). У каролинского морского петуха *Prionotus carolinus* основная частота увеличивается на 43 Гц с повышением температуры на 2.5°C (рис. 32). У обыкновенного морского петуха *Eutrigla*

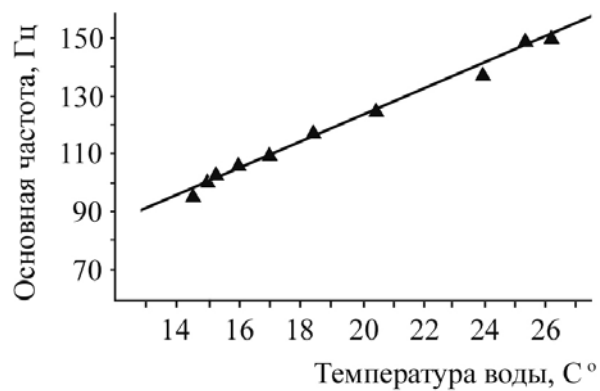


Рисунок 31. Зависимость основной частоты призывного звука самцов северной рыбы-мичмана *Porichthys notatus* от температуры воды (Brantley, Bass, 1994).

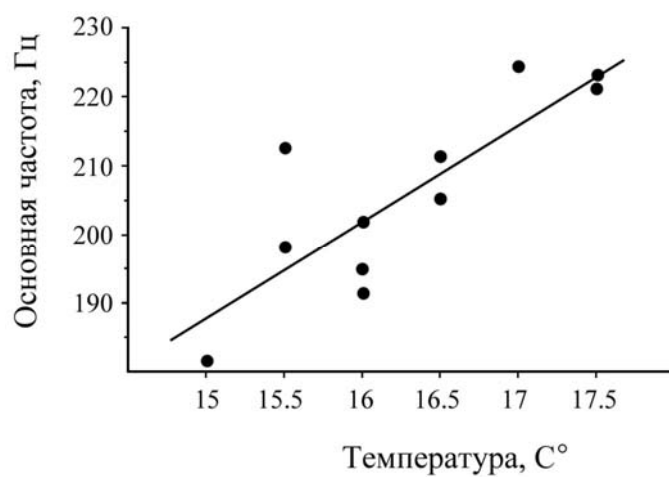


Рисунок 32. Зависимость основной частоты звуков беспокойства от температуры воды у каролинского морского петуха *Prionotus carolinus* (по Connaughton, 2004).

gurnardus с сезонным ростом температуры воды особенно заметно сокращается длительность импульсов в звуках типа «grunt».

Уменьшение длительности звуковых импульсов, увеличение темпа их генерации, повышение частоты звука и уровня звукового давления, сопровождающие рост температуры воды, выявлены у многих рыб. Природа этих изменений связана с влиянием температуры на работу центра регуляции звуковой активности и является общей для всех рыб. Усиление звукогенерации с ростом температуры воды происходит вместе с возрастанием общей поведенческой активности рыб.

Важным биотическим фактором, влияющим на звуковую активность рыб, может быть присутствие рядом хищника. Как выяснено относительно недавно, звуки, издаваемые при охоте афалиной *Tursiops truncatus* резко подавляют вокализацию у рыбы-жабы *Opsanus beta*. Призывные звуки, издаваемые самцами рыбы-жабы, демаскируют рыб и привлекают хищника. Рыбы, способные к звукопроизводству, в питании афалины составляют до 80%, из них свыше 10% приходится на долю рыбы-жабы. Во время охоты афалина генерирует не только ультразвуковые щелчки (clicks), которые недоступны для восприятия рыбе-жабе, но и соответствующие ее слуховому восприятию низкочастотные хлопки (pops) в диапазоне 400-4500 Гц. Такой же эффект звуки питающейся афалины оказывают и на вокализацию некоторых других рыб.

Шумовой фон, который всегда присутствует в хорошо проводящей акустические колебания водной среде, также является одним из внешних факторов, влияющих на способность рыб улавливать полезные звуковые сигналы и поддерживать звуковую коммуникацию. Наиболее сильным низкочастотный шумовой фон бывает в зонах турбулентии, например, в морском побережье или в реках, особенно вблизи порогов и перекатов. Некоторые из рыб, в частности, карповые, весьма чувствительны к этому фактору и могут проявлять в полной мере свои высокие слуховые возможности лишь при низком окружающем шуме, например, в водоемах со стоячей водой. На фоне шума, присутствующего в текучих водах, способность карповых рыб

вычленять полезный сигнал резко падает. Показано, что рыбы, в том числе и карповые, плотва *Rutilus rutilus* и красноперка *Scardinius erythrophthalmus* стараются уходить из тех мест в водоеме, где наблюдается повышенный уровень акустического загрязнения. Североамериканский подкаменщик *Cottus bairdi*, а также, скорее всего, и многие другие представители семейства Cottidae для звуковой сигнализации используют звуки, распространяющиеся не в воде, а в донном субстрате. Такой способ сигнализации имеет определенные преимущества не только из-за более медленного затухания акустических колебаний в грунте, но благодаря незначительному проникновению различных внешних шумов в донный субстрат. Это преимущество особенно ощутимо для рыб, живущих в условиях потока, особенно в зонах высокой турбуленции, например, вблизи речных порогов и перекатов. Рыбы, населяющие биотопы, где из-за высокой турбуленции потока создается большой шумовой фон, могут использовать и иную стратегию для того, чтобы повысить эффективность общения с помощью звуков. Как было выяснено, у небольших по размеру пресноводных бычков, населяющих небольшие быстрые каменистые реки Италии, *Padogobius martensii* и *P. nigricans*, частотный диапазон наибольшей слуховой чувствительности и максимальных амплитуд издаваемых звуков соответствует области, в которой уровень акустических шумов в реке наименьший. Измерения шумов в разных местах обитания бычков (вблизи небольших водопадов, на перекатах и в более спокойных местах реки) показали, что так называемое «акустическое окно» – диапазон частот, в котором уровень шума низкий, располагается вблизи 100 Гц, т.е. между низкочастотными шумами, связанными с турбуленцией воды, и зоной более высокочастотных шумов, вызываемых разрывами воздушных пузырьков. Уровень звукового давления акустического шума в реке, даже вблизи перекатов и водопадов, в среднем на 30 дБ ниже порога слуховой чувствительности рыб в соответствующем частотном диапазоне (рис. 33), что предохраняет слуховую систему от функциональных перегрузок и повреждения рецепторных клеток. О том, что условия даже в самых шумных участках реки вполне подходящие для

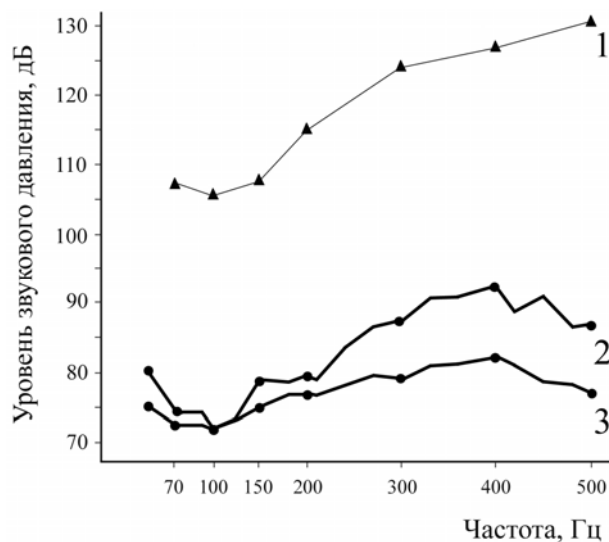


Рисунок 33. Аудиограмма бычка *Padogobius martensii* (1) и спектр акустического шума вблизи небольших водопадов и перекатов (2) и в более спокойных местах (3) небольшой реки Stirone (средняя глубина 0.5 м, каменистое дно, северо-восток Италии) (Lugli et al., 2003).

нереста бычков, свидетельствует большое число их гнезд и вблизи водопадов и на удалении от них. Близость спектральных зон максимумов слуховой чувствительности и максимумов амплитуды производимых звуков к зоне минимальных по интенсивности внешних шумов существенно повышает соотношение полезный сигнал/шум. Стратегия, направленная на увеличение соотношения полезный сигнал/шум за счет генерации сигналов, попадающих в «акустическое окно» характерна и для звуковой коммуникации наземных животных, в частности, птиц и млекопитающих.

Шумы и различного рода другие физические явления, сопровождающие мощные атмосферные процессы, такие, как сильные ураганы, практически не

оказывают влияние на звуковую активность рыб. Наблюдения, выполненные в природе, показывают, что звуковая активность рыб (уровень звукового давления производимых звуков, сроки начала и завершения звукопроизводства и общая продолжительность этого периода в течение суток) в момент прохождения центра урагана над водоемом сохраняется практически такой же как и в предыдущие дни.

Шумы могут иметь и искусственное происхождение. Источниками антропогенного шумового загрязнения водоемов является главным образом судоходство, а также сейсмическая разведка, использование различных подводных сонаров, подводные работы, в частности, бурение скважин для нефте- и газодобычи, и наконец, это военные действия. Как шумы могут влиять на жизнь рыб и других подводных обитателей в большинстве случаев остается невыясненным, и четкие представления о последствиях шумового загрязнения для рыб отсутствуют. Известно, что при высоких уровнях и большой длительности шумов рыбы могут временно терять слух, а значит и возможности для звуковой коммуникации. Более низкие по интенсивности шумовые воздействия могут вызывать различные поведенческие ответы у рыб. Обыкновенный тунец *Thunnus thynnus* в ответ на звук движущегося судна меняет направление, горизонт и скорость плавания, стая становится более рыхлой, скоординированность движений рыб снижается, могут наблюдаться редкие агонистические проявления между особями стаи (демонстрация атаки). Рыбы чувствуют шум быстроходных моторных лодок за 300 м, такие шумы являются для них потенциальными стрессорами, вызывающими повышение уровня кортизола. Наиболее опасным повышенный шумовой фон, возникающий при прохождении судов, может быть для рыб, производящих собственные звуки. Как показывают исследования, частотный диапазон таких шумов совпадает с зоной максимальной слуховой чувствительности рыб, что приводит к значительному повышению порога восприятия звуков, особенно в низкочастотной области, и, как следствие, к уменьшению дистанции, на которой возможна звуковая коммуникация рыб. Усиление ворчаний как

ответная стресс-реакция на отдаленные подводные взрывы наблюдается у рыб-жаб *Opsanus tau*.

7. ФОРМИРОВАНИЕ ЗВУКОВОЙ СИГНАЛИЗАЦИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ РЫБ

О возрасте, когда звуковые сигналы начинают реально использоваться молодью для регуляции поведенческих взаимоотношений, пока можно лишь предполагать. Известно, что неполовозрелые особи некоторых рыб способны генерировать звуки. Например, крупная молодь боции *Botia horae* производит щелкающие звуки (clicks) во время защиты собственной территории. Щелкающие звуки издает молодь нильского слоника *Gnathonemus petersi* (clicks), молодь трехполосого терапона *Terapon jarbua* издает барабанные звуки (drumming). Способна генерировать звуки молодь дасцилла *Dascyllus albisella*. Каким образом частотные и иные параметры звуков молоди рыб соответствуют их слуховым возможностям, долгое время оставалось неясным. Такие оценки были выполнены лишь в последние годы на примере двух видов – ворчащего гурами *Trichopsis vittata*, относящегося к слуховым специалистам, и средиземноморской рыбы-жабы *Halobatrachus didactylus*, не имеющей аксессуарных слуховых структур.

Данные, полученные на ворчащем гурами, позволяют считать, что звуковая коммуникация в агонистическом поведении возникает намного позже появления у молоди слуховой чувствительности и способности производить звуки. У ранней молоди звуки имеют невысокую амплитуду и не могут быть восприняты еще слабо развитой слуховой системой. В течение первых 10 дней жизни молодь не проявляет каких-либо социальных отношений. Начиная с 11-го дня у молоди наблюдаются взаимоотношения типа приближений (approach) и бегства (flight), на 18-й день отмечены первые боковые демонстрации с занятием так называемой Т-позы, на 27-й день – преследования. К возрасту 52 дня отмечены быстрые биения грудными плавниками – движения, которые у

взрослых рыб связаны с производством звуков. Впервые звуки отмечены на 57-й день, они возникают во время боковых демонстраций двух конфликтующих особей и биения грудными плавниками, другие элементы агонистического репертуара (фронтальные демонстрации, покусывания губ противника) возникают позже (табл. 7). В течение последующих 30 дней звуки удается регистрировать лишь в одной из трех подобных ситуаций, однако с 3-х месячного возраста уже каждый такой контакт рыб сопровождается эмиссией звуков. Частота проявления агонистического поведения и его общая продолжительность с возрастом молоди быстро увеличиваются, разрыв между функциональными параметрами звукогенераторного аппарата и слуховой рецепции исчезает и постепенно возникает возможность для звуковой коммуникации.

Близкие по смыслу результаты получены при изучении формирования слуховой чувствительности и акустических характеристик звуков у средиземноморской рыбы-жабы. Сравнительный анализ показывает, что слуховая чувствительность молоди длиной тела 2.8-3.8, 5.4-6.6 и 8.0-10.2 см еще не позволяет ей воспринимать собственные звуки, которые недостаточно высоки по амплитуде. Такая возможность появляется у более крупной молоди (12.4-15.3 см) и у впервые созревающих рыб (20.2-31.8 см), звуки которых становятся еще громче и уже превышают пороговый уровень слуха (рис. 34). С увеличением возраста у рыб закономерно снижается частота звука, увеличивается его амплитуда и продолжительность звуковых импульсов, но уменьшается число импульсов в звуке (рис. 35). Агонистическое поведение (раскрытие рта, расправление грудных плавников при столкновениях близких по размерам особей) территориальная молодь средиземноморской рыбы-жабы начинает проявлять при достижении длины тела около 8 см, что соответствует возрасту 1-2 года. Звуковая коммуникация в этом возрасте, несмотря на имеющуюся у молоди способность производить звуки и воспринимать их, вряд ли может реально осуществляться. Ориентация и привлечение к источнику звука позволяет, как полагают, пелагическим личинкам коралловых рыб

Таблица 7. Время проявления первых элементов агонистического поведения в онтогенезе ворчащего гурами *Trichopsis vittatus* (по Henglmüller, Ladich, 1999)

Поведение	Возраст молоди, сут. после вылупления
Приближение (рыба плывет с расправленными и слегка приподнятыми непарными плавниками по направлению к другой особи)	11
Бегство (уход в противоположную сторону от противника)	11
Латеральные демонстрации (рыба, широко расправив непарные плавники, стоит рядом с противником либо головой перпендикулярно к его туловищу – так называемая Т-поза, либо рыбы располагаются параллельно друг другу в одном или в противоположных направлениях)	18
Преследования (следование за уходящим противником)	27
Биения грудными плавниками (быстрые биения грудными плавниками, часто во время латеральных демонстраций)	52
Эмиссия звуков	57
Фронтальные демонстрации и покусывания противника (противники располагаются друг против друга, раскрыв рты и обычно наклонившись на бок и слегка изогнувшись, спорадически одна из рыб совершает резкий бросок и пытается укусить противника за губы)	72
Отступление (рыба уходит от противника, слегка наклонившись вниз и прижав все плавники к телу)	72

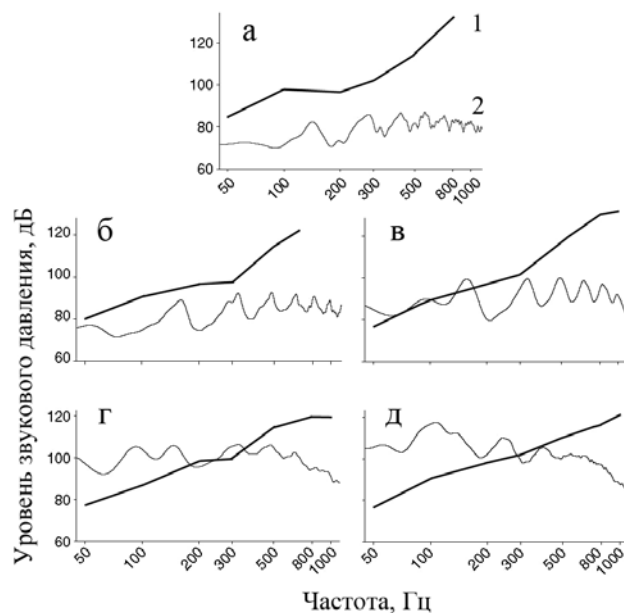


Рисунок 34. Соотношение аудиограммы (1) и спектра звуков ворчания (2) у разных размерных групп средиземноморской рыбы-жабы *Halobatrachus didactylus*: а – 2.8-3.8 см; б – 5.4-6.6 см; в – 8.0-10.2 см; г – 12.4-15.3 см; д – 20.2-31.8 см. Уровень звукового давления выражен в дБ относительно 1 $\mu\text{Па}$ (Vasconcelos, Ladich, 2008).

мигрировать из открытого океана к рифу и находить здесь подходящие места для оседания, где они проведут оставшуюся часть жизни. Достигается ли эта способность за счет восприятия личинками именно звуковых сигналов или это поведение регулируют также и стимулы другой природы, например, обонятельные, окончательно не установлено.

У атлантической трески *Gadus morhua* способность к звукопроизводству появляется поздно, к возрасту полового созревания при достижении длины тела 25-37 см. У цихлиды *Tramitichromis intermedius* генерация звуков начинается

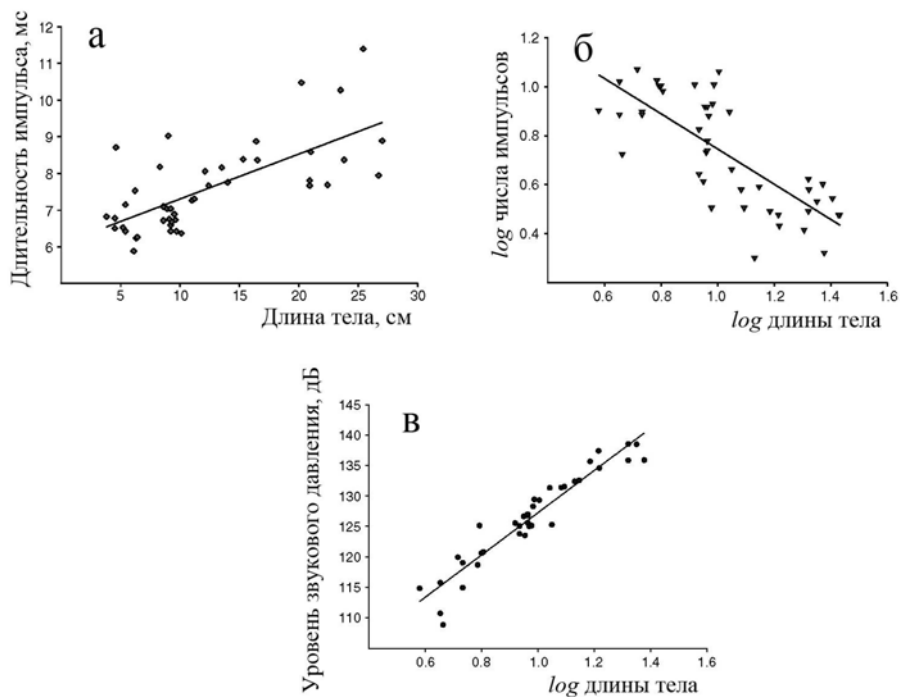


Рисунок 35. Зависимость от длины тела рыб длительности (а) и числа звуковых импульсов (б) и уровня звукового давления (в) в агонистическом звуке «grunt» у средиземноморской рыбы-жабы *Halobatrachus didactylus*. Уровень звукового давления выражен в дБ относительно 1 μ Па (Vasconcelos, Ladich, 2008).

только у взрослых особей. Прослеживание звуковой активности с периодичностью в 4-5 дней примерно с месячного возраста, когда молодь начинает плавать самостоятельно, показало, что самцы начинают генерировать звуки лишь примерно за 2-3 дня до первого нереста в возрасте около 7 месяцев и с каждым последующим днем их звуковая активность возрастает почти в 2 раза (рис. 36). Первые звуки возникают в то же время, что и первые проявления созревающими самцами специфического поведения, наблюдаемого у многих

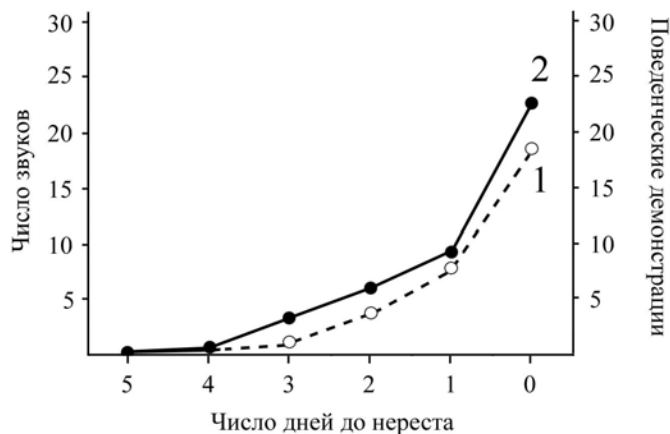


Рисунок 36. Изменение акустической активности (1) и интенсивности поведения ухаживания (2) в течение 20 мин у самцов *Tramitichromis intermedius* в преднерестовый период (Ripley, Lobel, 2004).

цихлидовых рыб в момент генерации – принятие самцом определенной позы, расправление непарных плавников, прерывистые быстрые взмахи грудными плавниками, интенсивные ундулирующие движения хвостовым стеблем и взмахи хвостовым плавником. Самки у этих рыб звуков не производят. Сравнение звуков, издаваемых дикими особями, отловленными в природе, и искусственно выращенными рыбами не выявило каких-либо значимых отличий. Это позволяет прийти к важному выводу, что способность рыб производить звуки с определенными (специфическими для конкретного вида рыб характеристиками) имеет врожденную основу.

Видовой звуковой паттерн также имеет врожденный характер и формируется независимо от условий содержания рыб во время эмбрионального и последующих периодов развития. Звуки выращенной в полной изоляции от икры до взрослого состояния карповой рыбы *Codoma ornata* были по своим

акустическим параметрам такими же, как и особей, выловленных в природе, и возникали при одних и тех же поведенческих ситуациях (агрессия, ухаживание).

8. ДИСТАНТОСТЬ ЗВУКОВОЙ КОММУНИКАЦИИ

В силу особенностей среды звуки в воде потенциально могут распространяться на большие расстояния. Однако в мелководных водоемах или в прибрежье, где живут многие издающие звуки рыбы, низкочастотные звуковые сигналы затухают намного быстрее и имеют ограниченную зону распространения. Дистантность звуковых сигналов рыб зависит не только от глубины, но и от характера донного грунта и физической структурированности биотопа, наличия в нем крупных камней и скал, коряг, растительности и т.п., которые не только препятствуют распространению звуковых волн, но и, отражая их, резко усложняют распознавание полезного сигнала⁸. Безусловно, предельное расстояние, на котором возможно получение или обмен звуковыми сигналами, в большой степени зависит от силы звука (уровня звукового давления) и от чувствительности слуховой системы реципиента.

Существуют немногочисленные данные о распространении звуков рыб в природных условиях. Установлено, что уровень звукового давления звуков рыб-белок *Myripristis violaceus* и *M. pralinus* (частота 225 Гц) при глубине водоема 5 м снижается на 10 дБ уже через 40 см. Наблюдения за реакцией этих рыб на звуки, транслируемые в воду, показывают, что ориентация на источник звука (подводный громкоговоритель) не происходит при его удалении более чем на 3 м. Расчеты, выполненные для ушастых окуней, показывают, что на глубине до 1 м звуки этих рыб распространяются не более чем на 3-4 м. Звуки

⁸ Отражение звуковой волны на мелководье происходит также от поверхности воды и дна.

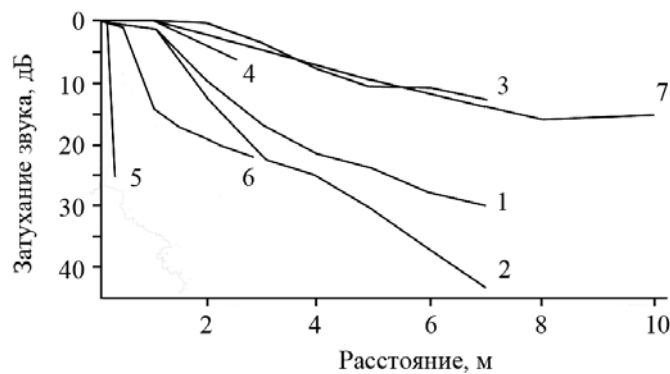


Рисунок 37. Скорость затухания в воде искусственных звуков частотой 200, 400 и 800 Гц (1, 2 и 3) и звуков самцов некоторых видов рыб: поллимиров *Pollimyrus* (4), бычков *Padogobius* (5), северной рыбы-мичмана *Porichthys notatus* (6) и дасцилла *Dascyllus albisella* (7) (Mann, 2006).

самцов дасцилла *Dascyllus albisella* теряют свое сигнальное значение для самок и других особей того же вида на удалении свыше 11-12 м (рис. 37).

Наиболее громкие звуки (типа «пароходный гудок») среди рыб издают самцы рыб-жаб. По некоторым ранним оценкам эти сильные звуки полностью затухают на удалении 10 м. При средней глубине воды около 1 м уровень звукового давления призывных звуков самцов рыбы-жабы *Opsanus tau* снижается на 18 дБ уже на расстоянии 5 м от источника звука⁹ (коэффициент поглощения варьирует от 3 до 9 дБ/м, что на 6 порядков больше, чем в толще океана), что ограничивает звуковую коммуникацию лишь несколькими метрами и объясняет невысокое развитие у этих рыб слуховой чувствительности. Звуки boatwhistle, издаваемые самцами средиземноморской рыбы-жабы *Halobatrachus didactylus* становятся мало различимыми на

⁹ Наиболее значительное снижение уровня звукового давления происходит в первые 1-2 м от источника звука.

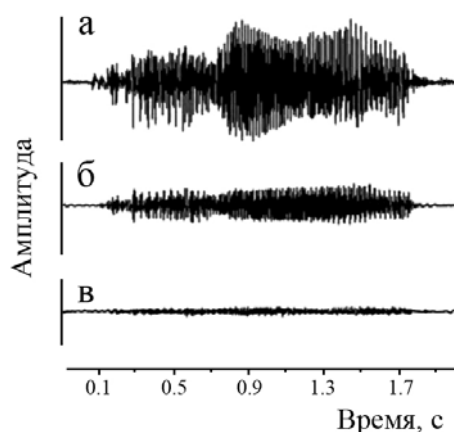


Рисунок 38. Осциллограмма записи призывного звука типа «пароходный гудок» (boatwhistle), издаваемого самцами средиземноморской рыбы-жабы Lusitanian toadfish *Halobatrachus didactylus*, регистрируемая на разном расстоянии от подводного источника звука: а – 0.5 м; б – 1.5 м; в – 4.0 м (Amorim, Vasconcelos, 2008).

расстоянии около 4 м (рис. 38). Звуки самцов этих рыб не только привлекают самок к гнезду, но и сигнализируют другим самцам о занятости участка. Поскольку гнезда соседних самцов могут располагаться близко друг к другу (0.5 м и менее), очевидно, что столь сильные звуки требуются, прежде всего, для привлечения самок. Возможно, с этим связано и своеобразное хоровое пение самцов, когда призывные звуки разных самцов, располагающихся недалеко друг от друга, следуют один за другим до 30 раз в минуту. Хоровое пение значительно повышает общий звуковой фон на нерестилищах рыб-жаб.

Учитывая сезонную и суточную динамику звукогенерации и возникновение дополнительных различного рода внешних шумов, связанных с волнением моря, ветром или дождем, приведенные оценки дистантности

звуковой коммуникации могут изменяться. В целом, звуковая коммуникация у рыб имеет небольшую дистантность. Акустическое поле, создаваемое вокруг вокализирующих рыб в прибрежье или в неглубоких водоемах, ограничивается радиусом в несколько метров. В ряде случаев, например, у самцов *Pseudotropheus* при ухаживании за самкой, это расстояние, по-видимому, не превышает нескольких сантиметров или 10-20 сантиметров. Несомненно, что далеко расходящиеся звуки могут демаскировать рыб, привлекать хищников и таким образом быть контрадаптивными. Возможно поэтому большинство рыб, которые способны производить специализированные звуки и использовать их для коммуникации, встречаются главным образом там, где распространение звуков ограничено. В пелагиали, где условия для распространения звуков оптимальны, таких рыб крайне мало.

9. СООТВЕТСТВИЕ ЗВУКОВЫХ СПЕКТРОВ И СЛУХА

Связь между способностью к производству звуков и развитием слуховой чувствительности у рыб выражена в разной степени. У одних видов, например, у многих *Otophysi*, эти две функции слабо коррелируют, что дает основание предполагать их независимое эволюционное развитие. У других рыб, прежде всего тех, у которых нет аксессуарных слуховых структур и которых нельзя отнести к слуховым специалистам, соответствие между звуковыми спектрами и спектрами слуховой чувствительности хорошо выражено. К числу таких рыб относятся рыбы-жабы *Batrachoididae*, бычковые *Gobiidae*, помацентровые *Pomacentridae*, цихлидовые *Cichlidae* и др. Так, у цихлиды *Tramitichromis intermedius*, звуки самцов при ухаживании за самкой ограничены частотным диапазоном от 179 до 478 Гц, который точно соответствует диапазону частот максимальной слуховой чувствительности этих рыб – 200-500 Гц. Столь же хорошее совпадение характеристик слуховой чувствительности и собственных звуков наблюдается и у помацентровых, мормировых и лабиринтовых рыб,

использующих звуки при сложных репродуктивных и территориальных взаимодействиях. Например, у абудефдуфа *Abudefduf abdominalis* максимальная амплитуда звуков агрессии и звуков, связанных с поведением ухаживания, располагается в зоне от 100 до 400 Гц, а зона наилучшей чувствительности к звукам – в диапазоне от 95 до 240 Гц. Эти данные указывают на коадаптацию звукогенерации и звуковосприятия, в результате которой рыбы способны эффективно взаимодействовать друг с другом с помощью звуковых сигналов. В целом, из-за отсутствия у ряда рыб очевидного соответствия между частотными характеристиками звуковых сигналов и зон максимальной слуховой чувствительности вопрос о корреляции между развитием слуха и способностью к звукопроизводству и широтой звукового репертуара, несомненно, требует изучения.

10. ЗВУКИ И ПОЛИМОДАЛЬНАЯ КОММУНИКАЦИЯ

Внутривидовые коммуникации у рыб осуществляются благодаря сигналам самой различной природы. Регуляция сложных форм поведения у рыб, как правило, обеспечивается не одним, а несколькими стимулами, воспринимаемыми разными сенсорными системами. Например, у мормировых рыб, во взаимоотношениях между особями противоположного пола в период нереста важную роль играют хорошо развитые у этих рыб электрорецепторная и слуховая системы. Электрические сигналы, генерируемые этими рыбами во время нереста, отличаются не только у разных видов, но и у зрелых самок и самцов. Коммуникативная функция электрических сигналов рыб очевидна. В ответ на электрические разряды самки самцы мормировых рыб проявляют поведение ухаживания и издают звуковые сигналы, также отличающиеся видовой и половой спецификой своих структурных и частотно-амплитудных характеристик. Энергетические затраты рыб, связанные с генерацией звуковых сигналов многократно выше, чем электрических. В чем заключается

необходимость или биологический смысл производства звуков в дополнение к специфичным и, следовательно, высокоинформативным электрическим сигналам? Высказывалось предположение, что электрические сигналы, из-за крайне небольшой продолжительности (менее 100 мкс) трудно распознаются рыбами. Однако согласиться с такой гипотезой трудно. Более обоснованным и правдоподобным выглядит предположение, что звуковые сигналы несут в себе дополнительную информацию о физическом состоянии и размерах самцов, поскольку в основе звукогенерации лежат принципы механики. Благодаря звуковым сигналам самки могут осуществлять выбор более крупных и сильных самцов среди многих претендентов.

Проигрывание рыбам записей их собственных звуков часто заканчивается отсутствием какой-либо реакции на эти стимулы до тех пор, пока звуковой сигнал не сопровождается одновременным предъявлением дополнительного раздражителя иной природы, например, визуального. Другим примером, хорошо иллюстрирующим важность полисенсорного обеспечения коммуникаций, служат результаты экспериментов, выполненные на колонияльной помацентровой рыбе леопольдите *Pomacentrus partitus*. Успешная защита собственной территории возможна только при генерации хозяином предупреждающих зрительных и звуковых сигналов. Бликирование одного из этих коммуникационных каналов неизбежно приводит к потере участка.

Вместе со слуховыми, электрическими или зрительными стимулами в регуляции сложных форм поведения участвуют боковая линия, тактильное чувство и, несомненно, обонятельные раздражители. В репродуктивном поведении, например, с помощью половых запахов, образующих комплекс из пре- и постовуляторных феромонов праймерного и релизерного типа, обеспечивается тонкая регуляция последовательных звеньев репродуктивного поведения у всех без исключения исследованных в этом отношении рыб. Интересны результаты сравнительного анализа агрессивного поведения и связанной с ним звукогенерации у макроподов (*Macropodus*) и карликовых

гурами (*Trichopsis*). На примере этих близкородственных рыб установлено, что чем более заметна, разнообразна и энергична демонстрация зрительных сигналов угрозы во время стычек, тем слабее и реже рыбами используются звуковые стимулы (обыкновенный макропод *Macropodus opercularis*). У рыб, у которых звуковая сигнализация является обязательным и хорошо развитым элементом внутривидовых схваток, зрительные демонстрации угрозы менее выражены. Таким образом, относительное значение стимулов разной модальности в регуляции сложных форм поведения различается, причем даже у рыб сходных по систематике и поведению.

11. ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ

Способность издавать звуки выявлена почти у 1000 видов рыб, в том числе и у многих коммерчески ценных – тресковых, сельдевых, горбылевых и других. Звуки, издаваемые некоторыми из них в период звуковой активности, настолько сильные, что могут быть слышимыми для невооруженного уха человека. Эта особенность издавна использовалась рыбаками для обнаружения скоплений таких рыб, например, как обыкновенный серебристый горбыль *Argyrosomus regius* – крупной рыбы, распространенной вдоль восточного побережья Атлантики. Чтобы обнаружить места концентрации горбыля рыбаки, прикладывая ухо к корпусу лодки, пытались уловить звуки этих рыб и по их силе выбрать перспективное место лова. Такая же практика применялась при лове горбылевых рыбаками Японии и Китая. В современных условиях, при наличии соответствующей звукорегистрирующей техники, этот способ обнаружения рыб, получивший название пассивной гидроакустики¹⁰, имеет большие перспективы для применения в практике промышленного рыболовства.

¹⁰ В.Р.Протасов (1965) предлагал называть этот способ звуковой диагностикой, имея ввиду идентификацию видовой принадлежности рыб по издаваемым ими звукам, а способ обнаружения и определения места расположения скопления рыб по их звукам – шумопеленгацией.

Благодаря многим неоспоримым достоинствам метод пассивной акустики привлекает большое внимание для решения различных других задач – и прикладных, и научных. Этот интерес вызван тем, что потенциально звучащие рыбы благодаря видовой специфичности производимых ими звуков могут быть обнаружены и отслежены. Возможна идентификация не только видовой принадлежности, но даже опознание отдельных индивидуумов. Безусловно, такой способ слежения за рыбами или за отдельными особями является наименее деструктивным с точки зрения воздействия на рыб и на их среду обитания. Его применение не ограничено, например, условиями освещенности или прозрачности воды, как это присуще методам визуальной или видеорегистрации. Распространение звуков на большие расстояния позволяет осуществлять удаленное слежение за рыбами, что сводит к минимуму нежелательное воздействие на них. Подводная звукозаписывающая аппаратура относительно простая и дешевая, что также служит достоинством пассивной гидроакустики. Применение этого метода не связано с большими затратами времени, позволяет получать необходимые сведения достаточно быстро и осуществлять мониторинг на больших акваториях, в том числе и в автономном режиме.

В последние два десятилетия пассивная гидроакустика претерпела значительное развитие. Применение этого подхода, например, для обнаружения или уточнения мест распространения рыб, присутствие которых иными методами выявить трудно, особенно в крупных водоемах, имеет большие перспективы. В этом отношении интересен пример с ошибнем *Ophidion marginatum*. Долгое время считалось, что эта мелкая прибрежная морская рыба, ведущая ночной образ жизни и проводящая светлое время суток в грунте, многочисленна в водах Атлантики южнее широты Нью-Йорка. Однако, как выяснилось, это не так, и этот вид обычен и в более северных водах. Этот вывод был сделан на основании подводных прослушиваний и обнаружения характерных нерестовых звуков самцов ошибня в районах, где ранее этот вид отмечен не был. Регистрацию звуковой активности рыб, динамика которой

совпадает у многих видов с периодом размножения, используют для определения времени наступления и завершения нерестового сезона, для обнаружения нерестовых скоплений и выяснения мест нереста. Так, применение пассивной гидроакустики позволило установить, что пикша *Melanogrammus aeglefinus*, может образовывать крупные нерестовые скопления не только в открытом море, где, как считалось, и происходит ее нерест, но также и в прибрежной зоне. Картирование районов нереста горбылевых рыб в эстуарии реки Саванна, проведенное по результатам подводных прослушиваний звуков, дало возможность не только проложить в этом месте судоходный путь с минимальным ущербом для рыб, но и оценить влияние дноуглубительных работ на размножение горбылевых в этом районе. С помощью подводного прослушивания выяснено распределение черного горбыля *Sciaena umbra* в заливе Триеста в Адриатике и установлено, что эти относительно редкие рыбы, избегающие, как считалось ранее, участков побережья, где они могут быть потревожены человеком, чаще всего обнаруживаются в каменистых нагромождениях у берегозащитных сооружений, у молов и причалов в портах. Несмотря на интенсивное судоходство рыбы предпочитают селиться в таких местах из-за большого числа подходящих для них укрытий.

Новые типы гидрофонов, звукозаписывающей аппаратуры и программного обеспечения для анализа записей звуков рыб резко повысили возможности пассивной гидроакустики в последние годы. Благодаря современной аппаратуре удастся регистрировать в природе звуки отдельных особей на расстоянии до нескольких сотен метров (*Bairdiella chrysoura*). Скопления вокализирующих рыб, таких как *Bairdiella chrysoura* и серый горбыль и некоторых других, регистрировали на расстоянии до 1-2 км, а звук скоплений обыкновенного терапона *Terapon theraps* – за 5-8 км. В Норвегии для мониторинга звуковой активности рыб разработаны автономные стационарные видеоакустические платформы, которые, в частности, применяют для исследования нерестового поведения атлантической трески *Gadus morhua* и

ряда других видов рыб. Эти возможности открывают новые перспективы для разнообразных исследований биологии рыб – поведения, распределения, миграций, численности, мест размножения, мониторинга за состоянием популяций и т.п.

Одна из основных проблем, сдерживающих развитие пассивной гидроакустики, – недостаточный объем накопленных достоверных сведений о звуках рыб, отсутствие систематизированных и доступных для широкого круга пользователей каталогов цифровых записей подводных звуков. В распоряжении исследователей по-прежнему имеются лишь 2 возможных подхода к получению данных о видовых звуковых репертуарах: запись звуков, генерируемых рыбами в искусственных условиях, или запись таких звуков в естественной среде обитания, *in situ*. И тот и другой подходы имеют много очевидных ограничений, и их использование не гарантирует от получения неадекватных результатов, например, из-за искажения звуков и сложного звукового фона в аквариумах и бассейнах или из-за трудностей с соотношением регистрируемого звука в природе с его конкретным источником или с условиями его возникновения. Использование обоих подходов одновременно дает возможность получать более надежные результаты. Важно также стандартизировать номенклатуру (классификацию) звуков и их названий, хотя добиться этого весьма сложно из-за широкого спектра смысловых ассоциаций и их оттенков, возникающих у исследователей при прослушивании звуков.

Знание звуков рыб и тех поведенческих ситуаций, в которых они генерируются, или реакций рыб на звуки дает возможность решать практические задачи, связанные с аквакультурой. На рыбоводных фермах визуальное наблюдение за пищевой активностью выращиваемых рыб часто осложняется высокой плотностью посадки, глубиной или мутностью воды. Как установлено, между питанием и интенсивностью производимых рыбами звуков прослеживается хорошо выраженная связь, поэтому существует возможность оценивать и контролировать пищевую активность рыб, анализируя акустическую картину в бассейнах с выращиваемыми рыбами. Для этих целей

разрабатываются и предлагаются специальные акустические устройства. Сообщается курьезный факт, что достоверное стимулирование роста рыб (кои *Cyprinus carpio*) может происходить при транслировании в бассейны с выращиваемой рыбой музыки.

Звуки могут быть эффективными аттрактантами и репеллентами для рыб, что уже издавна используется человеком. В России не одно столетие рыбаками применяется способ лова обыкновенного сома *Silurus glanis* на «квок»: ритмичными ударами по воде этим простым деревянным приспособлением извлекаются звуки, которыми привлекают сомов к месту лова. Этот метод лова до сих пор остается популярным среди рыбаков-любителей. Согласно издавна существующей точке зрения, аттрактивный эффект звуков «квока» объясняется тем, что они похожи на звуки лягушек – одного из излюбленных объектов питания сома. Звуки «квока», как показал их анализ, представляют собой импульсы продолжительностью около 130 мс и максимальной частотой в области 270 Гц и по частоте, ритму импульсов и общему рисунку напоминают звуки, производимые сомами при агрессивно-оборонительных взаимодействиях. Результаты других исследований указывают на сходство звуков «квока» со звуками, возникающими при питании сома. Звуки, издаваемые «квоком» настолько сильно возбуждают сома, что он может выскакивать на поверхность воды вблизи лодки. Справедливость вывода, что привлекающее действие звуков «квока» основано на имитации звуков питания, подтверждают данные о максимальной эффективности такого способа лова сомов летом, тогда как нерест у этих рыб, когда могут обостряться конкурентные и агрессивные взаимодействия, проходит весной.

Существуют разнообразные народные способы приманивания рыб звуками, например, налима *Lota lota*, речного окуня *Perca fluviatilis* и других. Некоторые из таких приемов, применяемые или применявшиеся рыбаками разных стран, приводятся в монографии В.Р.Протасова «Биоакустика рыб». В последние годы создаются современные акустические аттрактанты, в том числе для любительского рыболовства, представляющие собой устройства,

транслирующие в воду привлекающие рыб звуки. Для целей пастбищного выращивания разрабатывались методы, основанные на условных пищевых рефлексах на звуки, вырабатывавшихся у рыб перед выпуском на нагул в естественные водоемы.

Перспективны для использования в различных целях и акустические репелленты. Известно, что резкие звуки, интенсивность которых в несколько раз превышает фоновый уровень, вызывают испуг и бегство у многих акул. Крупные акулы менее восприимчивы к таким звукам. Реакция некоторых видов акул (шелковая акула *Carcharinus falciformis*) на резкий звук достаточно стабильна и может повторяться при многократных повторных стимуляциях, тогда как у акул других видов (длиннокрылая акула *C. longimanus*) испуг вызывают лишь первые 1-2 предъявления. Акула-молот *Sphyrna lewini* обычно избегает даже звуков воздушных пузырьков, выдыхаемых аквалангистами. К неожиданным и сильным звукам некоторые рыбы необычайно чувствительны и реагируют на них резкими бросками или прыжками, как например, белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* или лобан *Mugil cephalus*. Такая особенность поведения лобана использовалась раньше черноморскими рыбаками для его обнаружения и лова. При лове пресноводных рыб рыбаками применялись «ботала» – деревянные шесты с укрепленной на конце пустой металлической банкой, обращенной вниз. Резкие звуки, возникающие при вертикальных ударах «боталом» по воде, пугали рыб, что делало сетной лов более результативным. Делаются попытки создания искусственных акустических репеллентов, имитирующие инфразвуки, возникающие при плавании крупных хищников и вызывающие у рыб реакцию избегания. Перспективность использования генераторов таких низкочастотных звуков для управления поведением рыб (атлантический лосось *Salmo salar*, чавыча *Oncorhynchus tshawytscha*, радужная форель *O. mykiss*, угорь *Anguilla anguilla*) показана не только при испытании в аквариумах и бассейнах, но и в природных водоемах.

12. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Звуковая сигнализация играет важную роль в поведении многих рыб. С ее помощью рыбы могут находить участки, свободные для размножения, и равномерно распределяться по нерестилищам, определять присутствие готовых к нересту партнеров и выбирать среди них имеющих наиболее высокий репродуктивный потенциал. Благодаря издаваемым звукам самцы рыб не только привлекают к себе самок, но и более эффективно защищают собственную территорию. Видовая специфичность звуковых сигналов и отличия рыб по тем поведенческим ситуациям, в которых звуки генерируются, способствует репродуктивной изоляции совместно обитающих близкородственных рыб. Звуковая сигнализация позволяет синхронизировать вымет половых продуктов, что особенно важно для рыб, затрачивающих на нерестовый акт не более нескольких секунд. У колониальных рыб генерация индивидуально распознаваемых звуков дает возможность не только сохранять собственный участок, но и поддерживать целостность колонии.

В последние годы наблюдается очевидное и быстрое развитие исследований звуков и звуковой коммуникации у рыб. Неоспоримым свидетельством такого прогресса служит не только значительное число частных и обобщающих публикаций, вышедших в последние годы, но и появление обзорных работ, касающихся уже не рыб в целом, а отдельных отрядов или семейств этой наиболее многочисленной группы позвоночных животных. В книгах, посвященных сенсорным системам, поведению и коммуникациям рыб разделы, касающиеся слуха, звуков и биоакустики, занимают заметное место. Однако другие животные – насекомые, птицы, млекопитающие – остаются исследованными в этом отношении гораздо полнее. Такое отставание обусловлено рядом причин, главная из которых – технические сложности в регистрации и анализе звуков в водной среде, особенно в небольших по объему аквариумах и бассейнах. Сложный акустический фон и

искажение звуков, наблюдающиеся в таких условиях, долгое время служили серьезным препятствием в исследовании биоакустики рыб и их слуховых характеристик. Эти особенности звуков продолжают сдерживать развитие таких работ и в настоящее время. Генерация рыбами звуков, как это было показано выше на многочисленных примерах, происходит лишь в определенных ситуациях, связанных с репродукцией или сложными внутригрупповыми взаимоотношениями. Создание условий, позволяющих рыбам проявить соответствующее поведение в искусственной обстановке, или наблюдая за рыбами и регистрация их активности в природных водоемах сопряжены в большинстве случаев с существенно большими усилиями, чем это требуется при изучении звуков наземных животных.

По-прежнему наблюдается хорошо заметный дисбаланс между изученностью звукогенераторного аппарата и данными о характере производимых рыбами звуков и их назначении. Так, для горбылевых, морских петухов и рыб-жаб – наиболее известных групп звучащих рыб, звукогенераторный аппарат которых хорошо изучен, по-прежнему мало сведений о роли звуков в поведении несмотря на вековую историю исследований звукогенерации у этих рыб. Немногочисленны исследования, в которых достаточно отчетливо раскрыто сигнальное значение генерируемых рыбами звуков, особенно в тех случаях, когда звуковой репертуар не ограничивается лишь одним типом звука. Для многих рыб, у которых обнаружены барабанные мышцы, данные о издаваемых ими звуках полностью отсутствуют. В то же время, для больших групп рыб, например, для бычковых, известно уже достаточно много о параметрах генерируемых ими звуков и в связи с чем звуки производятся, но механизм звукогенерации остается невыясненным. У рыб, издающих звуки, но не имеющих барабанных мышц, как правило, предполагают наличие стридуляционного способа производства звуков. Однако строгие доказательства справедливости такого предположения или описание конкретного стридуляционного механизма в большинстве

случаев отсутствуют. Для получения таких доказательств требуются специальные исследования.

Звуки, производимые рыбами, составляют основу естественного звукового фона в водоемах. Как показывают исследования, выполненные в районе Большого Барьерного рифа, рыбы могут вызывать значительное повышение звукового фона в море (на 35 дБ). Барабанные звуки, производимые желтоперым горбылем *Synoscion xanthulus*, повышают уровень шума на 50 дБ. Показательно, что уверенно идентифицировать подводные звуки удается в исключительных случаях. Так, среди большого числа подводных звуков, зарегистрированных в районе Большого Барьерного рифа, «видовая» принадлежность источника звука определена только для одного из них – им оказался обыкновенный терапон *Therapon theraps*. При подводном прослушивании звуков в разных участках реки Гудзон зарегистрированы 62 типа звуков, из которых происхождение только четырех звуков не вызвало сомнений, их источниками были ошибень *Ophidion marginatum*, рыба-жаба *Opsanus tau*, американский сомик *Ictalurus nebulosus* и канальный сомик *I. nebulosus*. Среди всех звуков 21 тип был признан биологическим по происхождению и еще 32 звука также могли иметь такое происхождение. Из-за слабой изученности видовых звуковых репертуаров рыб при идентификации звуков могут возникать ошибки. Так, звуки типа “staccato”, долгое время считавшиеся принадлежащими каролинскому морскому петуху *Prionotus carolinus* и южной полосатой морской тригле *P. evolans*, на самом деле, как было установлено относительно недавно, издает ошибень *Ophidion marginatum*. Определенную путаницу вносит различие в терминологии, используемой разными исследователями при описании звуков рыб.

Безусловно, слабо разработанными остаются существующие представления об эволюции звукогенерации и звуковой коммуникации, о движущих причинах их возникновения, о связи звукогенерации и наличием у рыб слуховых аксессуарных структур, повышающих слуховую чувствительность. Всегда ли возникновение у рыб звукогенерации и

повышение слуховых возможностей представляют собой два независимых или слабо связанных между собой эволюционных процесса? Требуются новые исследования и анализ имеющихся данных с тем, чтобы получить ответ на этот интересный и важный вопрос.

Не меньшее значение имеет вопрос о том, какую роль, основную или вспомогательную, выполняют звуки в поведении рыб при размножении, защите территории, питании и т.п. Несомненно, что такие сложные формы поведения должны иметь мультисенсорное обеспечение, в котором значение и биологический смысл информации, поступающей по разным сенсорным каналам, будет разным, но взаимодополняющим. Он будет разным у рыб, отличающихся образом жизни и систематикой, у особей разного возраста или находящихся в разном мотивационном состоянии. Таких исследований еще крайне мало, но они указывают на важность, например, запаховых и зрительных стимулов, когда они действуют на рыб вместе со звуковыми сигналами.

Недостаточно разработанным остается вопрос о дистантности звуковых сигналов, о размерах создаваемого вокруг их источника акустического биологического поля. Становится все более и более очевидным, что у большинства звучащих рыб информация, заключенная в звуковых сигналах, передается на относительно небольшое расстояние. Связаны ли небольшие размеры акустического биологического поля с теми ограничениями на распространение акустических колебаний, которые существуют в прибрежье или на небольших глубинах, где преимущественно обитают рыбы, издающие звуки? Известно, что звуки демаскируют рыб и привлекают к ним хищников, делают таких рыб более уязвимыми. Показано, например, что дельфин афалина *Tursiops truncatus*, питающийся рыбой, в частности рыбами-жабами, находит по звукам места их нерестовых скоплений, а затем легко отыскивает отдельных вокализирующих жертв с расстояния нескольких десятков метров. В этом отношении крайне интригующими остаются до сих пор неизвестные особенности звуковой сигнализации у рыб, населяющих пелагиаль океана,

особенно мезо- и батипелагиаль, где распространение звуков на много порядков выше, чем на мелководье.

Дальнейший прогресс в изучении звуков и звуковой сигнализации не только позволит получить новые знания о биологии рыб, их поведении и коммуникации, но и позволит создавать новые методы и подходы в изучении рыб, решить прикладные задачи, касающиеся рыболовства и культивирования, охраны и мониторинга состояния естественных популяций.

13. РЕКОМЕНДОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

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

Касумян А.О. 2008. Звуки и звукогенерация у рыб. Учебное пособие. М.: Издательство Московского университета, 117 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.

14. ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

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

Биоакустика. 1975. В.Д.Ильичев (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. 3. 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.

*** *** ***

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.

15. ПРИЛОЖЕНИЕ

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

Латинское название	Русское название	Семейство	Отряд
<i>Abudefduf abdominalis</i>	абудефдуж	Pomacentridae – помацентровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Abudefduf luridus</i>	-	Pomacentridae – помацентровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Abudefduf vaigiensis</i>	-	Pomacentridae – помацентровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Abudefduf sordidus</i>	-	Pomacentridae – помацентровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Acipenser fulvescens</i>	озерный осетр	Acipenseridae – осетровые	Acipenseriformes – осетрообразные
<i>Acipenser gueldenstaedtii</i>	русский осетр	Acipenseridae – осетровые	Acipenseriformes – осетрообразные
<i>Acipenser sturio</i>	атлантический осетр	Acipenseridae – осетровые	Acipenseriformes – осетрообразные
<i>Amphiprion akallopisos</i>	пестроносый амфиприон	Pomacentridae – помацентровые	Perciformes – окунеобразные

<i>Anguilla anguilla</i>	обыкновенный угорь	Anguillidae – угревые	Anguilliformes – угреобразные
<i>Anisotremus davidsoni</i>	черная каталина	Haemulidae (Pomadasyidae) – ворчуновые (помадазиевые)	Perciformes – окунеобразные
<i>Argyrosomus argentatus</i>	серебристый горбыль	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Argyrosomus regius</i>	обыкновенный серебристый горбыль	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Atherina mohon pontica</i>	черноморская атерина	Atherinidae – атериновые	Atheriniformes – атеринообразные
<i>Bardiella chrysoura</i>	серебристая бэрдиелла	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Bathygobius soporator</i>	батигобиус	Gobiidae – бычковые	Perciformes – окунеобразные
<i>Botia berdmorei</i>	боция	Cobitidae – вьюновые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Botia horae</i>	зеленая боция	Cobitidae – вьюновые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Botia modesta</i>	-	Cobitidae – вьюновые	Cypriniformes –

			карпообразные
<i>Canthigaster rostrata</i>	острорылый иглобрюх	Tetraodontidae – четырехзубые	Tetraodontiformes - иглобрюхообразные
<i>Carapus boraborensis</i>	-	Carapidae – карапусовые	Ophidiiformes – ошибнеообразные
<i>Carapus homei</i>	-	Carapidae – карапусовые	Ophidiiformes – ошибнеообразные
<i>Centrolabrus trutta</i>	центролабрус	Labridae – губановые	Perciformes – окунеобразные
<i>Chaetodon lunulatus</i>	-	Chaetodontidae – щетинозубые	Perciformes – окунеобразные
<i>Chaetodon multicinctus</i>	рыба-бабочка	Chaetodontidae – щетинозубые	Perciformes – окунеобразные
<i>Carcharinus falciformis</i>	шелковая акула	Carcharinidae – серые акулы	Carchariniformes – кархаринообразные
<i>Carcharinus longimanus</i>	длиннокрылая акула	Carcharinidae – серые акулы	Carchariniformes – кархаринообразные
<i>Chasmodes bosquianus</i>	полосатая морская собачка	Blenniidae – собачковые	Perciformes – окунеобразные

<i>Cheilinus unifasciatus</i>	-	Labridae – губановые	Perciformes – окунеобразные
<i>Chromis chromis</i>	морская ласточка	Pomacentridae – помацентровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Chromis viridis</i>	-	Pomacentridae – помацентровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Cichlasoma centrarchus</i>	cichlasoma	Cichlidae – цихлиды	Perciformes – окунеобразные
<i>Cichlasoma minckleyi</i>	cichlasoma	Cichlidae – цихлиды	Perciformes – окунеобразные
<i>Clupea harengus</i>	атлантическая сельдь	Clupeidae – сельдевые	Clupeiformes – сельдеобразные
<i>Clupea palassi</i>	тихоокеанская сельдь	Clupeidae – сельдевые	Clupeiformes – сельдеобразные
<i>Codoma ornate</i>	кодома	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Colisa lalia</i>	лялиус	Osphronemidae – гурамиевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Conger conger</i>	атлантический конгер	Congridae – морские угри	Anguilliformes –

			угреобразные
<i>Corydoras paleatus</i>	крапчатый сомик	Callichthyidae – панцирные сомы	Siluriformes – сомообразные
<i>Cottocomephorus grewinki</i>	желтокрылка	Cottocomephoridae – байкальские широколобки	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Cottus bairdi</i>	подкаменщик	Cottidae – рогатковые, или керчаковые	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Cottus gobio</i>	обыкновенный подкаменщик	Cottidae – рогатковые, или керчаковые	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Crenilabrus greseus</i>	зеленушка	Labridae – губановые	Perciformes – окунеобразные
<i>Ctenochaetus strigosus</i>	-	Acanthuridae – хирурговые	Perciformes – окунеобразные
<i>Cynoscion nebulosus</i>	пятнистый судачий горбыль	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Cynoscion regalis</i>	серый горбыль	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Cynoscion xanthulus</i>	желтоперый горбыль	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные

<i>Cyprinella callisema</i>	-	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Cyprinella galactura</i>	-	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Cyprinella gibbsi</i>	-	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Cyprinella trichroistia</i>	-	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Cyprinodon bifasciatus</i>	полосатый карпозубик	Cyprinodontidae – карпозубые	Cyprinodontiformes – карпозубообразные
<i>Cyprinodon variegates</i>	изменчивый карпозубик	Cyprinodontidae – карпозубые	Cyprinodontiformes – карпозубообразные
<i>Cyprinus carpio</i>	ка́рп	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Dactylopterus volitans</i>	средиземноморский долгопер	Dactylopteridae – долгоперовые	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Dascyllus albisella</i>	дасцилл	Pomacentridae – помацентровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Dascyllus aruanus</i>	зебровидный дасцилл	Pomacentridae – помацентровые	Perciformes –

			окунеобразные
<i>Dascyllus trimaculatus</i>	трехпятистый дасцилл	Pomacentridae – помацентровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Encheiliophis gracilis</i>	изящный энхелиофис	Carapodidae – караповые	Gadiformes – трескообразные
<i>Epibulus insidiator</i>	большеротый губан	Labridae – губановые	Perciformes – окунеобразные
<i>Epinephelus itajara</i>	малоглазый группер, гигантский окунь	Serranidae – каменные окуни	Perciformes – окунеобразные
<i>Esox lucius</i>	обыкновенная щука	Esocidae – щуковые	Esociformes – щукообразные
<i>Etheostoma crossopterus</i>	-	Percidae – окуневые	Perciformes – окунеобразные
<i>Etheostoma nigripinne</i>	-	Percidae – окуневые	Perciformes – окунеобразные
<i>Eutrigla gurnardus</i>	обыкновенный морской петух	Triglidae – морские петухи	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Forcipiger flavissimus</i>	желтая длиннокрылая рыба-бабочка	Chaetodontidae – щетинозубые	Perciformes – окунеобразные

<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 – сомообразные
<i>Gnahtonemus petersi</i>	нильский слоник	Mormyridae – клюворылые (мормировые)	Mormyriiformes – клюворылообразные
<i>Gobio gobio</i>	обыкновенный пескарь	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Gobius cruentatus</i>	красногубый бычок	Gobiidae – бычковые	Perciformes – окунеобразные
<i>Haemulon album</i>	белая ронка	Haemulidae – ворчуновые или, ронки	Perciformes – окунеобразные
<i>Halichoeres bivittatus</i>	донцелла	Labridae – губановые	Perciformes – окунеобразные
<i>Halobatrachus didactylus</i>	средиземноморская рыба-жаба	Batrachoididae – батраховые, или рыбы-жабы	Batrachoidiformes – жабообразные
<i>Hemigrammus</i>	пылающая тетра	Characidae – харационовые	Cypriniformes –

<i>erythrozonus</i>			карпообразные
<i>Hippocampus erectus</i>	морской конек	Syngnathidae – игловые	Syngnatiiformes – иглообразные
<i>Holocentrus rufus</i>	рыжая рыба-белка	Holocentridae – рыбы-белки, или голоцентровые	Beryciformes – бериксообразные
<i>Huso huso</i>	белуга	Acipenseridae – осетровые	Acipenseriformes – осетрообразные
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	белый толстолобик	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Hypoplectrus unicolor</i>	-	Serranidae – каменные окуни	Perciformes – окунеобразные
<i>Ictalurus nebulosus</i>	американский сомик	Ictaluridae – кошачьи сомы	Siluriformes – сомообразные
<i>Knipowitschia panizae</i>	малый бычок	Gobiidae – бычковые	Perciformes – окунеобразные
<i>Knipowitschia punctatissima</i>	бычок	Gobiidae – бычковые	Perciformes – окунеобразные
<i>Labrus viridis</i>	рябчик	Labridae – губановые	Perciformes – окунеобразные

<i>Macropodus opercularis</i>	обыкновенный макропод	Osphronemidae (Belontiidae) – гурамиевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	пикша	Gadidae – тресковые	Gadiformes – трескообразные
<i>Micropogon undulates</i>	обыкновенный крокер	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Micropterus coosae</i>	форелекунь	Centrarchidae – ушастые окуни	Perciformes – окунеобразные
<i>Misgurnus fossilis</i>	вьюн	Cobitidae – вьюновые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Mugil cephalus</i>	лобан	Mugilidae – кефалевые	Mugiliformes – кефалеобразные
<i>Mugil spp.</i>	кефаль	Mugilidae – кефалевые	Mugiliformes – кефалеобразные
<i>Myoxocephalus octodecimspinosus</i>	длинношипый керчак	Cottidae – рогатковые, или керчаковые	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Myoxocephalus scorpius</i>	европейский керчак	Cottidae – рогатковые, или керчаковые	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Myripristis pralinus</i>	рыба-белка	Holocentridae – рыбы-белки	Beryciformes –

			бериксообразные
<i>Myripristis violaceus</i>	рыба-белка	Holocentridae – рыбы-белки	Beryciformes – бериксообразные
<i>Neogobius melanostomus</i>	черноротый бычок	Gobiidae – бычковые	Perciformes – окунеобразные
<i>Nibeal albiflora</i>	белая нибя	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Notropis analostanus</i>	нотропис	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	радужная форель	Salmonidae – лососевые	Salmoniformes – лососеобразные
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	чавыча	Salmonidae – лососевые	Salmoniformes – лососеобразные
<i>Ophidion marginatum</i>	ошибень	Ophidiidae – ошибневые	Ophidiiformes – ошибнеобразные
<i>Ophiocephalus (Channa) argus</i>	обыкновенный змееголов	Channidae (Ophiocephalidae) - змееголовые	Perciformes – окунеобразные
<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 тилapia	Cichlidae – цихловые	Perciformes – окунеобразные
<i>Ostracion meleagris</i>	белопятнистый кузовок	Ostraciidae – кузовковые	Tetraodontiformes – иглобрюхообразные
<i>Padogobius martensii</i>	-	Gobiidae – бычковые	Perciformes – окунеобразные
<i>Padogobius nigricans</i>	-	Gobiidae – бычковые	Perciformes – окунеобразные
<i>Paracottus kneiri</i>	каменная широколобка	Cottocomphoridae – байкальские широколобки	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Pempheris schwenkii</i>	большеглаз-швенки	Pempherididae –большеглазовые	Perciformes – окунеобразные
<i>Perca fluviatilis</i>	речной окунь	Percidae – окуневые	Perciformes – окунеобразные
<i>Phoxinus phoxinus</i>	гольян	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Pimephales notatus</i>	тупоносый толстоголов	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes –

			карпообразные
<i>Pimephales promelas</i>	черный толстоголов	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Plectroglyphidion lacrymatus</i>	плектроглифидидон	Pomacentridae – помацентровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Pogonias cromis</i>	бородатый темный горбыль	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Pollachius pollachius</i>	люр	Gadidae – тресковые	Gadiformes – трескообразные
<i>Pollimyrus adspersus</i>	скачущий поллимир	Mormyridae – клюворылые	Mormyriiformes – клюворылообразные
<i>Pollimyrus castelnaui</i>	поллимир	Mormyridae – клюворылые	Mormyriiformes – клюворылообразные
<i>Pollimyrus isidori</i>	поллимир	Mormyridae – клюворылые	Mormyriiformes – клюворылообразные
<i>Pollimyrus marianne</i>	поллимир	Mormyridae – клюворылые	Mormyriiformes – клюворылообразные
<i>Polypterus retropinnis</i>	многопер	Polypteridae – многоперовые	Polypteriformes – многоперообразные

<i>Polypterus senegalus</i>	многопер	Polypteridae – многоперовые	Polypteriformes – многоперообразные
<i>Pomacentrus fuscus</i>	-	Pomacentridae – помацентровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Pomacentrus leucostictus</i>	-	Pomacentridae – помацентровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Pomacentrus partitus</i>	леопольдита	Pomacentridae – помацентровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Pomacentrus planifrons</i>	-	Pomacentridae – помацентровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Pomacentrus variabilis</i>	-	Pomacentridae – помацентровые	Perciformes – окунеобразные
<i>Pomatoschistus canestrini</i>	бычок-бубырь	Gobiidae – бычковые	Perciformes – окунеобразные
<i>Pomatoschistus marmoratus</i>	мраморный бычок-бубырь	Gobiidae – бычковые	Perciformes – окунеобразные
<i>Pomatoschistus minutus</i>	малый бычок-бубырь	Gobiidae – бычковые	Perciformes – окунеобразные
<i>Porichthys notatus</i>	северная рыба-мичман	Batrachoididae – батраховые,	Batrachoidiformes –

		или рыбы-жабы	жабообразные
<i>Prionotus carolinus</i>	каролинский морской петух	Triglidae – морские петухи	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Prionotus evolans</i>	южная полосатая американская тригла	Triglidae – морские петухи	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Pseudobagrus fulvidraco</i>	китайская касатка-скрипун	Bagridae – косатковые	Siluriformes – сомообразные
<i>Pseudorasbora parva</i>	амурский чебачок	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Pseudotropheus emmiltos</i>	-	Cichlidae – цихлиды	Perciformes – окунеобразные
<i>Pseudotropheus fazilberi</i>	-	Cichlidae – цихлиды	Perciformes – окунеобразные
<i>Puntazzo puntazzo</i>	обычный зубарик	Sparidae – спаровые (морские караси)	Perciformes – окунеобразные
<i>Roncador stearnsi</i>	ронкадор	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Rutilus rutilus</i>	плотва	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные

<i>Salmo salar</i>	атлантический лосось	Salmonidae – лососевые	Salmoniformes – лососеобразные
<i>Sarpa salpa</i>	сальпа	Sparidae – спаровые (морские караси)	Perciformes – окунеобразные
<i>Scaphirhynchus albus</i>	белый лопатонос	Acipenseridae – осетровые	Acipenseriformes – осетрообразные
<i>Scaphirhynchus platyrhynchus</i>	обыкновенный лопатонос	Acipenseridae – осетровые	Acipenseriformes – осетрообразные
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	красноперка	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Scarus iserti</i>	рыба-попугай	Scaridae – скаровые (рыбы-попугаи)	Perciformes – окунеобразные
<i>Sciaena saturna</i>	горбыль	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Sciaena umbra</i>	черный темный горбыль	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Sciaenops ocellatus</i>	красный горбыль	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Scophthalmus maximus</i>	тюрбо	Scophthalmidae – калкановые	Pleuronectiformes –

			камбалообразные
<i>Sebasticus marmoratus</i>	мраморный морской окунек	Scorpaenidae – скорпеновые	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Silurus glanis</i>	обыкновенный сом	Siluridae – сомовые	Siluriformes – сомообразные
<i>Sphyrna lewini</i>	бронзовая акула-молот	Sphyrnidae – молотоголовые акулы	Carchariniformes – кархаринообразные
<i>Stizostedion lucioperca</i>	судак	Percidae – окуневые	Perciformes – окунеобразные
<i>Terapon jarbua</i>	трехполосый терапон	Teraponidae – терапоновые	Perciformes – окунеобразные
<i>Therapon theraps</i>	обыкновенный терапон	Teraponidae – терапоновые	Perciformes – окунеобразные
<i>Thalassoma pavo</i>	талассома	Labridae – губановые	Perciformes – окунеобразные
<i>Theragra chalcogramma</i>	минтай	Gadidae – тресковые	Gadiformes – трескообразные
<i>Thunnus thynnus</i>	обыкновенный тунец	Scombridae – скумбриевые	Perciformes – окунеобразные

<i>Trachurus trachurus</i>	обыкновенная ставрида	Carangidae – ставридовые	Perciformes – окунеобразные
<i>Tramitichromis intermedius</i>	-	Cichlidae – цихловые	Perciformes – окунеобразные
<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>Trigla lucerna</i>	морской петух	Triglidae – морские петухи	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Trigloporus lastoviza</i>	полосатый морской петух	Triglidae – морские петухи	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Umbrina roncadore</i>	умбрина	Sciaenidae – горбылевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Zeus faber</i>	обыкновенный солнечник	Zeidae – солнечниковые	Zeiformes – солнечникообразные
<i>Zosterisessor</i>	бычок-травяник	Gobiidae – бычковые	Perciformes –

<i>ophiocephalus</i>			окунеобразные
----------------------	--	--	---------------

Учебное издание

Касумян Александр Ованесович

Звуковая сигнализация у рыб

Подписано в печать 13.11.2008 г.

Формат 60х84/16. 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 Московского университета

117234, Москва, Ленинские горы

Заказ № Тираж 200 экз.

Учебное издание

Касумян Александр Ованесович

Звуковая сигнализация у рыб

Подписано в печать 13.11.2008 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 МГУ

119991, ГСП-1, Ленинские горы, д. 1, стр. 15

Заказ № 4817 Тираж 200 экз.