

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОЙ СИГНАЛИЗАЦИИ И ГЕНЕРАЦИИ ЗВУКОВ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СТАЙНЫХ ОТКРЫТОПУЗЫРНЫХ РЫБ

© 2009 г. М. Ю. Кузнецов

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр

690950 Владивосток, пер. Шевченко 4

E-mail: nav@tinro.ru

Поступила в редакцию 14.05.08 г.

Обсуждаются результаты экспериментальных исследований акустической активности стайных открытопузырных рыб на примере кеты, горбуши, тихоокеанской сельди и сардины. Установлено, что динамические спектры большинства исследованных звуков сосредоточены в двух поддиапазонах частот, соответственно каждому виду рыб. Показано прямое участие плавательного пузыря в звукообразовании у исследуемых рыб. Рассматриваются морфологические особенности строения звукопроизводящих органов лососей и сельдей. Проанализированы механизмы генерации сигналов открытопузырных рыб с участием мышечного сфинктера и плавательного пузыря.

PACS: 43.30.Sf, 43.80.Ka, 43.64.Tk

Интерес к изучению звуков рыб связан с возможностью их использования в целях шумопеленгации и идентификации скоплений рыб по издаваемым ими звукам [1, 2] или акустической стимуляции рыб их сигналами в целях повышения эффективности рыболовства [3].

В настоящее время наиболее хорошо изучено акустическое поведение хищных китообразных [4, 5, 6], а также парных рыб и групп рыб, ведущих семейно-территориальный образ жизни [7, 8, 9]. Звуковая активность и механизмы звукообразования стайных промысловых рыб исследовались эпизодически и явно недостаточно. Существует распространенное мнение, что стайные рыбы вообще имеют слабую акустическую активность и, что наибольшее количество акустических сигналов присуще парным рыбам, а наименьшее — стайным [10, 11].

Механизмы звукообразования рыб и дельфинов исследованы в ряде работ [12, 13, 14, 15, 5]. При всем своем разнообразии исследования посвящены, в основном, рыбам, имеющим сильно развитые звуковые (барабанные) мышцы, прикрепленные непосредственно к плавательному пузырю (или являющиеся частью плавательного пузыря рыб) и специально приспособленные для его эффективных пульсаций [16, 17, 18]. Сокращения этих мышц изменяют объем плавательного пузыря и давление в нем и, таким образом, поверхность плавательного пузыря пульсирует, создавая в воде звуки различной частоты и интенсивности [14].

Сельди (*clupeidae*) и лососи (*salmonidae*) — типично стайные объекты, относятся к открытопузырным рыбам, т.е. имеющим связь плавательного пузыря с кишечником, а у многих видов (*clupea*, *sardina*, *oncorhynchus* и др.) — непосредственно с внешней средой, так что рыбы могут пополнять плавательный пузырь, заглатывая воздух с поверхности, и удалять лишний воздух при погружении [19].

Звуки сельди, напоминающие “чириканье воробьев”, были впервые обнаружены А.К. Токаревым [20]. Он сделал предположение, что благодаря этим звукам нагульная сельдь, рассеивающаяся вдоль поверхности в вечерние часы и скапливающаяся у дна в утренние часы, сохраняет свои ранее сформированные стаи по возрастному и размерному принципу. При этом излучение характерных звуковых сигналов сопровождается массовым выделением пузырьков воздуха. Возможным источником “чирикающих” звуков сельди предполагаются резонансные колебания выходящих наружу воздушных пузырьков [21].

Звуки лососей были описаны А.Ю. Непрошным [22]. Он и другие авторы указывают на высокую звуковую активность тихоокеанских лососей только в период нереста [23]. Большую часть сигналов лососей на конечном этапе нерестовой миграции составляют высокочастотные и низкочастотные барабанные стуки, которые, предположительно, служат для внутривидовой сигнализации и производятся с помощью плавательного пузыря. В качестве источника барабанных звуков лососей в репродуктивный период предла-

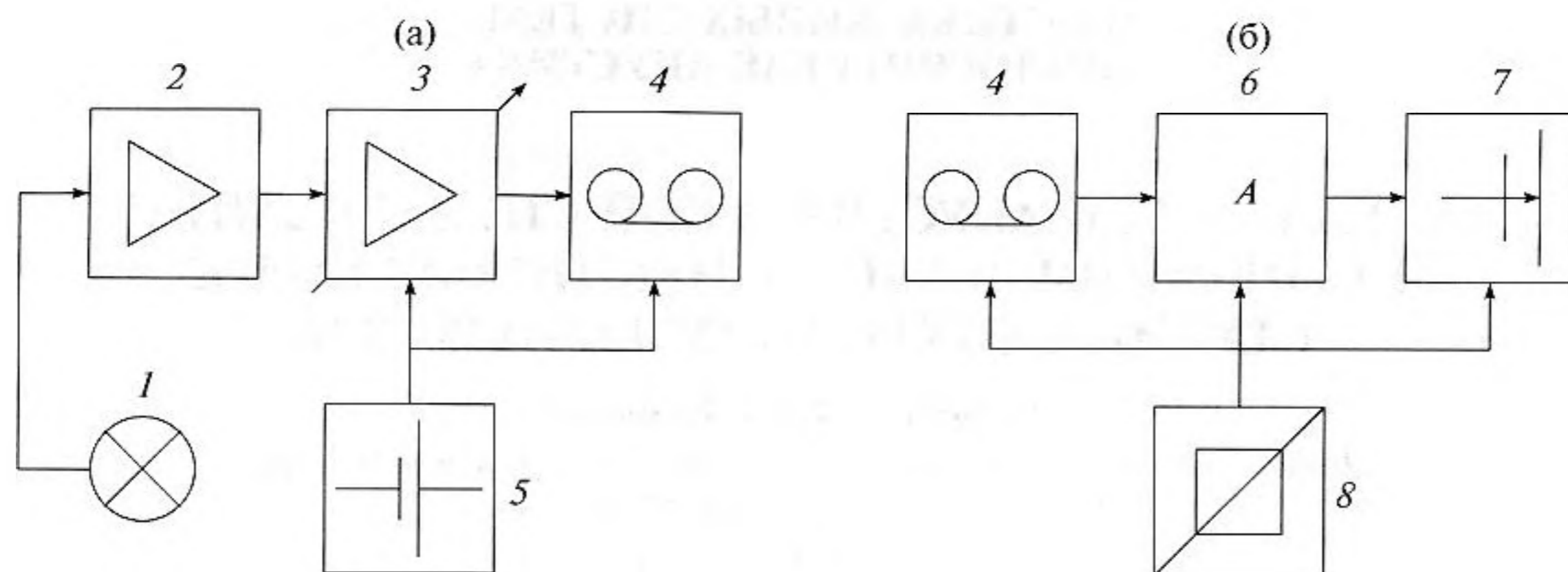


Рис. 1. Схема тракта регистрации (а) и анализа (б) акустических сигналов.

гаются резонансные колебания плавательного пузыря, возбуждаемые резким сокращением мышц, обжимающих пузырь [2].

Настоящая работа посвящена изучению акустического поведения стайных открытопузырных рыб и характеристик излучаемых ими звуков, особенностей строения звукоформирующих органов открытопузырных рыб, а также попытке исследования физических процессов, протекающих в этих органах во время излучения.

При выборе объектов исследований принималось во внимание то, что исследуемые рыбы должны быть стайными и иметь общее морфологическое сходство (связь плавательного пузыря с внешней средой). С учетом этого отобраны следующие виды: кета (*Oncorhynchus keta*), горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*), тихоокеанская сельдь (*Clupea pallasii*) и дальневосточная сардина (*Sardinops sagax melanosticta*). Средние линейные размеры рыб: кета — 600–650 мм; горбуша — 450–500 мм; сельдь — 320–350 мм; сардина — 240–260 мм.

Исследования по регистрации звуков проводили в садках размером $7 \times 2.5 \times 3$ м и $10 \times 4 \times 7$ м при глубине моря 7 м, а также в открытых водоемах в местах наибольшего скопления исследуемых рыб — в заливе Петра Великого Приморского края, в районе острова Кунашир и в заливе Анива Сахалинской области. При проведении измерений в садках отсаженные объекты предварительно выдерживали в течение 4–6 часов для адаптации. Гидрофон устанавливали посередине садка. В естественных условиях в месте регистрации устанавливали контрольный буй, к которому привязывали шлюпку с источником автономного питания и аппаратурой регистрации. Цикличность замеров акустического фона в садках и в естественных условиях была принята следующей: время записи — 2 мин через 30 мин в течение суток. Всего было выполнено не менее трех суточных станций для каждого вида рыб в садках и в естественных условиях открытого водоема. По

результатам суточных наблюдений строили усредненные диаграммы суточной акустической активности исследуемых рыб в садке и естественных условиях. Наиболее часто встречающиеся сигналы объединяли в фонетические группы для удобства анализа и идентификации в процессе обработки.

Регистрацию биосигналов рыб осуществляли измерительным комплексом, структурная схема которого показана на рис. 1а. Гидрофон (1) с согласующим усилителем (2) соединен кабелем с регулируемым усилителем (3), выход которого подключен к измерительному магнитофону (4). Поскольку комплекс во время измерений располагался в шлюпке, его питание осуществлялось от аккумуляторной батареи (5). Диапазон измеряемых частот тракта звукозаписи 10–10000 Гц; чувствительность гидрофона — 200 мкВ/Па.

Для анализа фонограмм (рис. 1б) использовали измерительный магнитофон (4), соединенный с анализатором спектра (6). Анализатор спектра, реализующий алгоритм быстрого преобразования Фурье, применялся для отображения и оперативной оценки текущего спектра сигнала. Результат экспресс-анализа выводился на графопостроителе (7). Питание приборов осуществлялось через стабилизатор напряжения (8).

При постпроцессорной обработке сигналов рыб использовали измерительный магнитофон и низкочастотный усилитель. Ввод информации в компьютер осуществлялся через 8-разрядный аналогово-цифровой преобразователь с момента начала сигнала, зафиксированного по счетчику магнитофона. В эксперименте были выбраны частоты дискретизации акустических сигналов кеты и горбуши 2000 Гц, сигналов сельди и сардины — 6250 Гц. Введенные в компьютер сигналы длиной реализаций от 3 до 1.36 с, воспроизводились на графическом дисплее в аналоговом виде и участки с исследуемым биосигналом анализировались по программам быстрого преобразования Фурье.

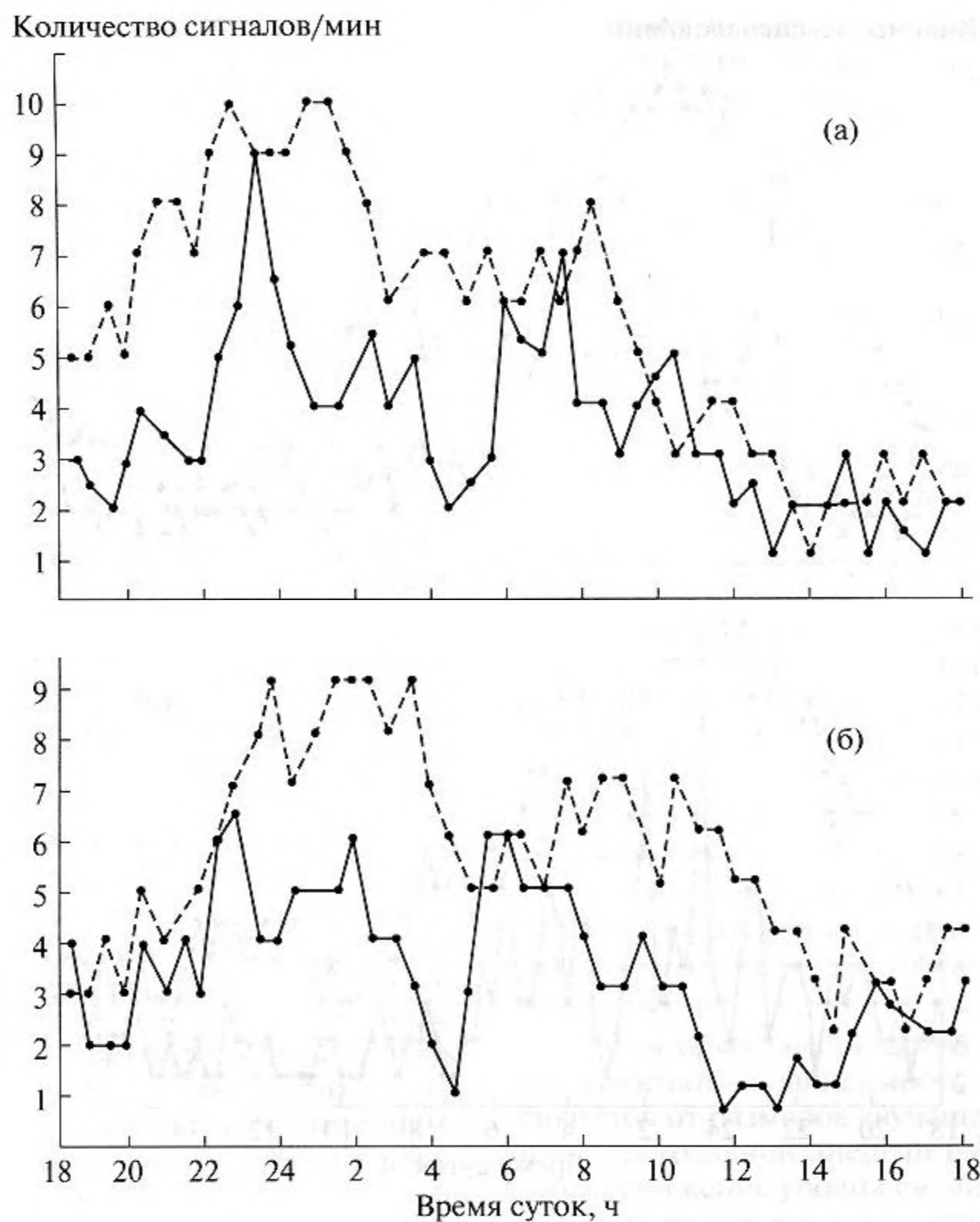


Рис. 2. Изменение акустической активности горбуши (а) и кеты (б) в течение суток: — при нахождении объекта наблюдения в садке; - - - при нахождении объекта наблюдения в открытом водоеме.

Аналоговые выходы сигналов и их частотно-энергетические спектры имеют следующую размерность: амплитуда аналоговых сигналов (A) в милливольтгах по выходу сигнала, а время в секундах; для спектров по оси абсцисс отложена частота (F) в герцах, по оси ординат — энергетические уровни исследуемых сигналов (P) в децибелах относительно 2×10^{-5} Па. Спектральный анализ биосигналов производился в частотных поддиапазонах: до 1000 Гц для кеты и горбуши и до 3125 Гц для сельди и сардины. С целью выявления изменчивости частотных составляющих биосигналов во времени построены динамические спектры с шагом 125 и 512 мс.

Рассмотрим результаты исследования суточной акустической активности рыб. На рис. 2 представлены диаграммы изменения акустической активности лососей (горбуши и кеты) в течение суток. Суточное распределение звуков подчиняется определенной цикличности. Как видно

из графиков, максимальное количество звуков лососей зарегистрировано в сумеречно-ночное время суток. Причем наблюдается два пика акустической активности кеты и горбуши: в вечерние часы с 22 до 2 часов с некоторым ослаблением в середине ночи и на рассвете с 6 до 10 часов утра. Дифазное суточное распределение звуков лососей устойчиво во времени и повторяется независимо от места наблюдения.

Максимум акустической активности сельди и сардины также приходится на темное время суток (рис. 3). В отличие от лососей, отмечается монофазный тип суточного распределения звуков и более интенсивное звучание объектов, которое определяется, очевидно, большей плотностью рыб в месте регистрации. Количество излучаемых звуков растет с наступлением сумерек. При этом движения сельди и сардины в садке, отличающиеся четкой координацией всех особей в стае днем, становятся хаотичными, часто наблюдаются вы-

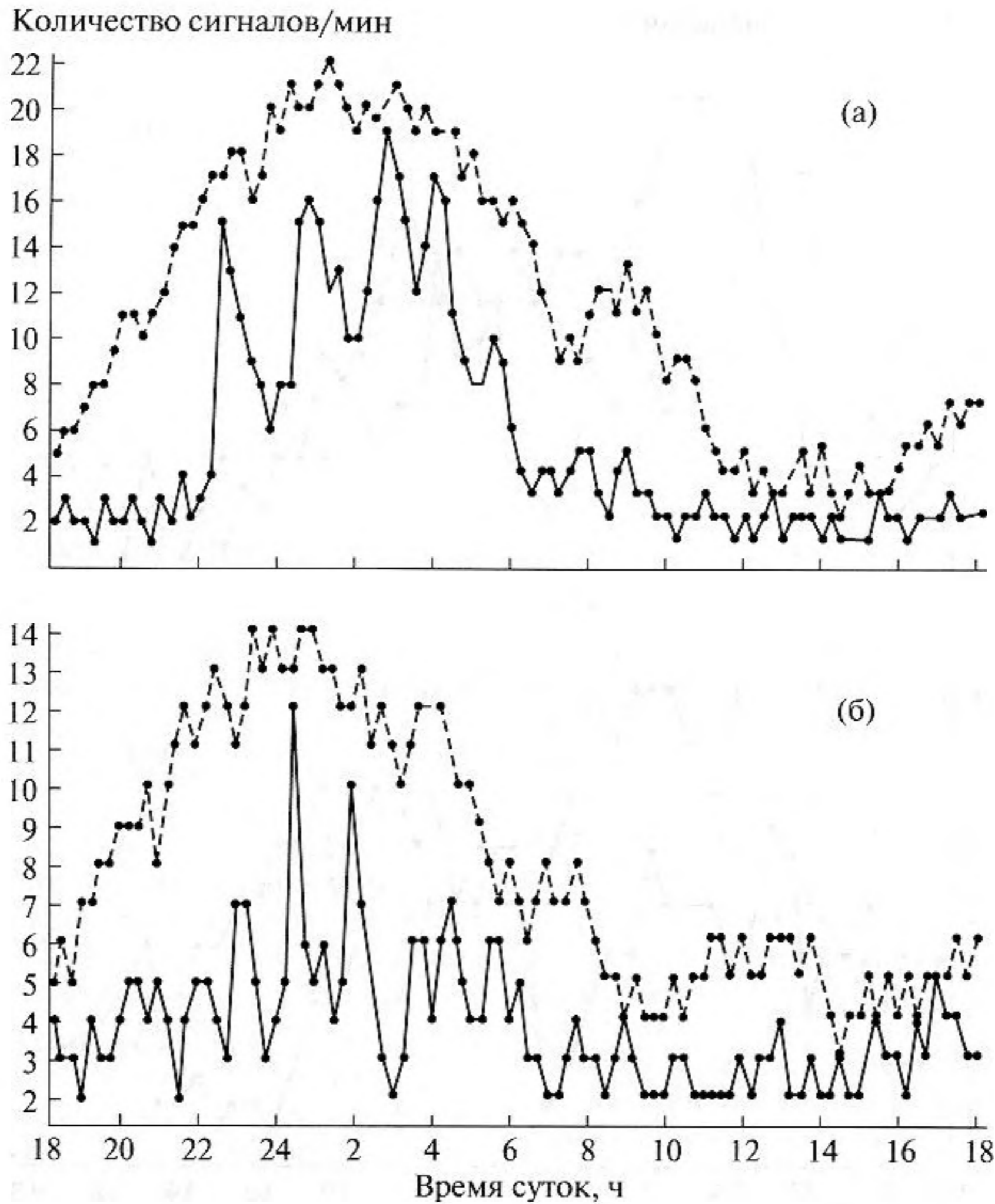


Рис. 3. Изменение акустической активности сардины (а) и сельди (б) в течение суток: — при нахождении объекта наблюдения в садке; - - - при нахождении объекта наблюдения в открытом водоеме.

бросы рыб на поверхность. Шумовые сигналы, возникающие при движении рыб, нами не учитывались.

К середине ночи акустическая активность достигает максимума и затем плавно убывает с небольшим подъемом в утренние часы. В периоды максимальной активности сигналы, интенсивно излучаемые скоплением рыб, накладываясь, время от времени перерастают в сплошной шум. Высокая акустическая активность сардины и сельди продолжается в течение ночи, периодически стихая и нарастая вновь. Цикличность суточной звуковой активности сардины и сельди прослеживается как при содержании рыб в садке, так и в естественных условиях открытого водоема.

Полученные данные указывают на связь интенсивности звучания рыб с определенным периодом времени суток, которому соответствует определенное биологическое состояние рыб. Несмотря на то, что всплески активности иногда наблюдаются днем, основная масса звуков у всех

исследованных рыб приходится на сумеречно-ночное время. Учитывая высокую специализацию отдельных каналов восприятия информации и механизмов ориентации рыб, можно предположить, что при смене дня и ночи (или других состояниях угнетения зрительного восприятия) у исследуемых видов рыб происходит усиление функции слуховых органов (рецепторов), обеспечивающих поддержание стайного контакта, и, как следствие, существенное увеличение акустической активности рыб. Таким образом, акустический канал и излучаемые рыбами звуки становятся основным средством поддержания связи и ориентации между особями в стае и между стаями одного вида в темное время суток (когда зрительный контакт отсутствует). В светлое время суток происходит обратное перераспределение нагрузки на рецепторы: с увеличением дальности видимости рыб функция слуховых органов внутри стаи ослабляется, но при этом акустический канал остается, видимо, единственным средством

поддержания межстайного контакта рыб в отсутствие их зрительного восприятия (когда расстояние между соседними стаями больше зоны видимости этих рыб).

На рис. 4 приведены амплитудно-временные и спектрально-энергетические характеристики некоторых сигналов рыб.

Кета. Длительность сигналов кеты по аналоговому выводу варьирует в широких пределах: 250–1750 мс. Спектральный анализ сигналов показал, что большинство зарегистрированных звуков, независимо от формы сигнала, характеризуются наличием двух явно выраженных максимумов спектральной энергии. Основная энергия сигналов сосредоточена в двух частотных поддиапазонах 100–330 Гц и 450–740 Гц. Возможно перераспределение энергии от начала к концу сигнала по частоте в пределах этих поддиапазонов. Наблюдается амплитудная модуляция сигналов частотой 6–14 Гц. Аналоговый вид и динамический спектр одного из сигналов кеты представлен на рис. 4а.

Горбуша. Длительность биосигналов по аналоговому выводу составляет 420–800 мс. Присутствует амплитудная модуляция сигналов частотой 24–40 Гц. Спектры сигналов горбуши содержат, как правило, два максимума энергии в поддиапазонах частот 200–400 Гц и 420–950 Гц. Динамические спектры некоторых сигналов горбуши характеризуются смещением энергетика в этих частотных поддиапазонах, их слиянием и разделением в течение одного сигнала. Пример такого сигнала горбуши приведен на рис. 4б.

Тихоокеанская сельдь. Звуки сельди имеют широкополосные и динамичные спектры. Основная энергия большинства сигналов сосредоточена в поддиапазонах частот 320–800 Гц и 1000–1800 Гц. Динамика спектров характеризуется в основном перераспределением энергии второго частотного поддиапазона сигналов различных фонетических групп. Длительность сигналов 650–980 мс. Частота амплитудной модуляции биосигналов 35–55 Гц. Аналоговый вид и динамический спектр характерного сигнала сельди показан на рис. 4в.

Дальневосточная сардина. Амплитудно-временные и спектральные характеристики сигналов сардины и сельди в основном сходны. Длительность сигналов по аналоговому выводу – 600–1200 мс. Амплитудная модуляция составляет 45–55 Гц. Спектры имеют развитую динамичную структуру с наиболее интенсивными составляющими в поддиапазонах частот 380–850 Гц и 800–2000 Гц. Динамика поведения спектров некоторых сигналов сардины имеет довольно сложную структуру. На рис. 4г приведены амплитудно-временная характеристика и динамический спектр такого сигнала. Спектр на начальном участке сигнала имеет широкополосные дискретные ряды с

центральными частотами 210 Гц (68 дБ), 880 Гц (70 дБ), 1470 Гц (70 дБ) и 1880 Гц (72 дБ). На других участках сигнала происходит перераспределение спектральной энергии в поддиапазоны частот 360–850 Гц и 1100–2200 Гц с максимальной энергией на центральных частотах: 470 Гц (82 дБ) и 1440 Гц (75 дБ).

В результате обработки данных акустических измерений получены обобщенные спектральные характеристики сигналов рыб (рис. 5). Как видно, спектральный состав сигналов различен и зависит от видовой принадлежности звучащего объекта. Наблюдается явно выраженная зависимость распределения спектральной энергии и уровня излучаемых сигналов от размеров (вида) рыб. Динамические спектры звуков сосредоточены в двух поддиапазонах частот, соответственно каждому виду рыб: кета – 100–200 Гц и 450–700 Гц (98 ± 4 дБ/20мкПа/1м); горбуша – 250–350 Гц и 600–900 Гц (92 ± 2 дБ); сельдь – 350–500 Гц и 800–1200 Гц (82 ± 2 дБ); сардина – 400–550 Гц и 1000–1400 Гц (78 ± 3 дБ). Можно выделить следующие закономерности формирования акустических сигналов у исследуемых открытопузырных рыб:

– во-первых, это низкочастотные колебания до 2 кГц с явно выраженными частотными составляющими в соответствующих каждому объекту зонах спектра;

– во-вторых, это сходство определенной формы спектров и зависимость частотного состава сигналов от размеров звучащего объекта (смещение спектральной энергии в область высших частот и снижение уровня сигналов с уменьшением размерного состава рыб), а также частотная модуляция в соответствующих зонах спектра от начала к концу сигнала;

– в третьих, высокие уровни звукового давления на доминирующих частотах (до 8 Па/1 м) и характерная импульсная структура сигналов с экспоненциальным спадом амплитуды в импульсах.

Акустические колебания с такими параметрами может излучать в воде только воздушная полость, возбуждаемая на резонансной частоте собственных колебаний. Наличие частотной модуляции, вероятно, означает изменение размера (объема) воздушной полости во время излучения сигнала.

В работе [21] источником звуков, сопровождающих испускание воздуха из плавательного пузыря сельди, считаются резонансные колебания воздушных пузырьков в момент их выхода из отверстия воздушного протока, связывающего плавательный пузырь с внешней средой. Предлагается модель воспроизводства чирикающих импульсных сигналов сельди, согласно которой каждая порция воздуха, поступающего из плавательного пузыря, вынуждает пузырек, присоединенный поверхностным натяжением к отверстию

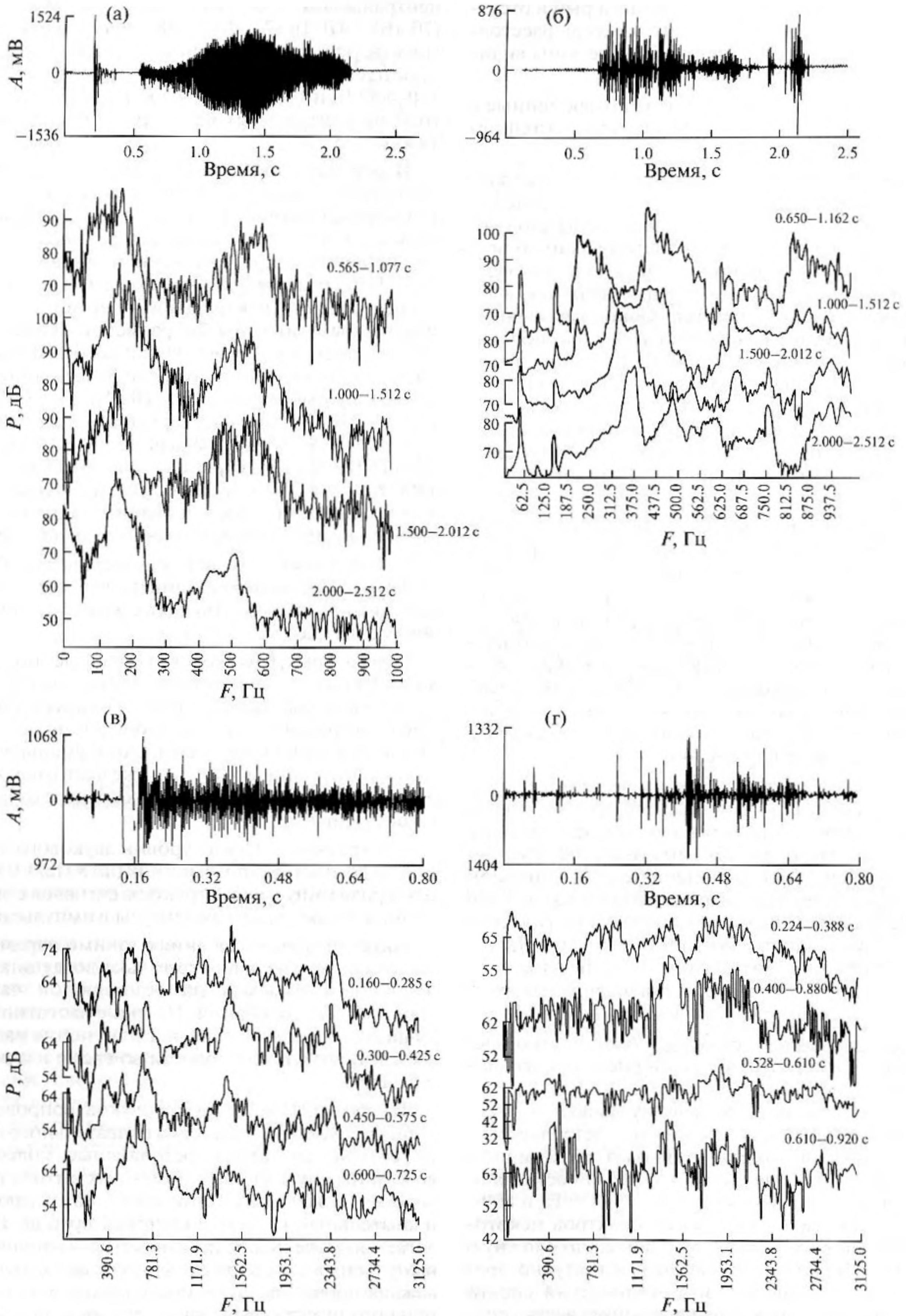


Рис. 4. Аналоговый вид и динамический спектр сигнала: а – кеты; б – горбуши; в – сельди; г – сардины.

протока, колебаться на частоте резонанса, определяемой его размерам и окружающим давлением. Одновременно порции воздуха, вдуваемые в пузырек, последовательно увеличивают его объем и снижают резонансную частоту пузырька вплоть до его отделения от отверстия протока. В результате следующие друг за другом серии импульсов и резонансных колебаний пузырьков создают чирикающие сигналы сельди со спадающей частотой излучения в пределах каждой серии импульсов.

Данная модель справедлива для воздушных пузырьков малого радиуса (0.5–1.5 мм) и, соответственно, воспроизводства звуков частотой выше 2 кГц, поскольку затруднительно представить воздушный пузырек на выходе из отверстия *ostium genitale* сельди размером около 1 см. Именно таким должен быть пузырек, чтобы создавать вблизи поверхности моря звук на доминирующей частоте 400–450 Гц, как это следует из обобщенного спектра сигналов сельди (рис. 5). Кроме этого, анализ спектров сигналов исследуемых рыб показал, что сдвиг доминирующих частот во время излучения может происходить как в сторону увеличения, так и уменьшения. Предложенная модель допускает только снижение частоты сигнала по мере роста пузырька. И, наконец, как показали визуальные наблюдения, сельди и лососи могут производить такие звуки не выпуская воздух наружу вообще.

Предположим, что в качестве источника звука у исследуемых рыб используется плавательный пузырь. Рассмотрим в связи с этим резонансные колебания плавательного пузыря рыб на основе резонанса наполненного воздухом пузырька. Упрощенная формула для собственной частоты пульсаций воздушного пузырька радиусом более 10 мкм имеет вид [24]:

$$f_p = \frac{1}{2\pi R} \left(\frac{3\gamma P}{\rho} \right)^{1/2}, \quad (1)$$

где γ – отношение удельных теплоемкостей газа, заполняющего пузырек (для воздуха $\gamma = 1.4$); P – внешнее гидростатическое давление, $P = (1 + 0.1 H) \times 10^5$ Па, H – глубина в метрах; ρ – плотность среды; R – радиус резонансного пузыря. Форма плавательных пузырей (ПП) у исследуемых рыб представляет собой вытянутый эллипсоид. Поскольку длина звуковой волны при резонансе намного больше размеров ПП, его заменяют сферой того же объема. Радиус эквивалентной сферы:

$$R_{\dot{V}} = \left(\frac{3V_{\dot{V}}}{4\pi} \right)^{1/3},$$

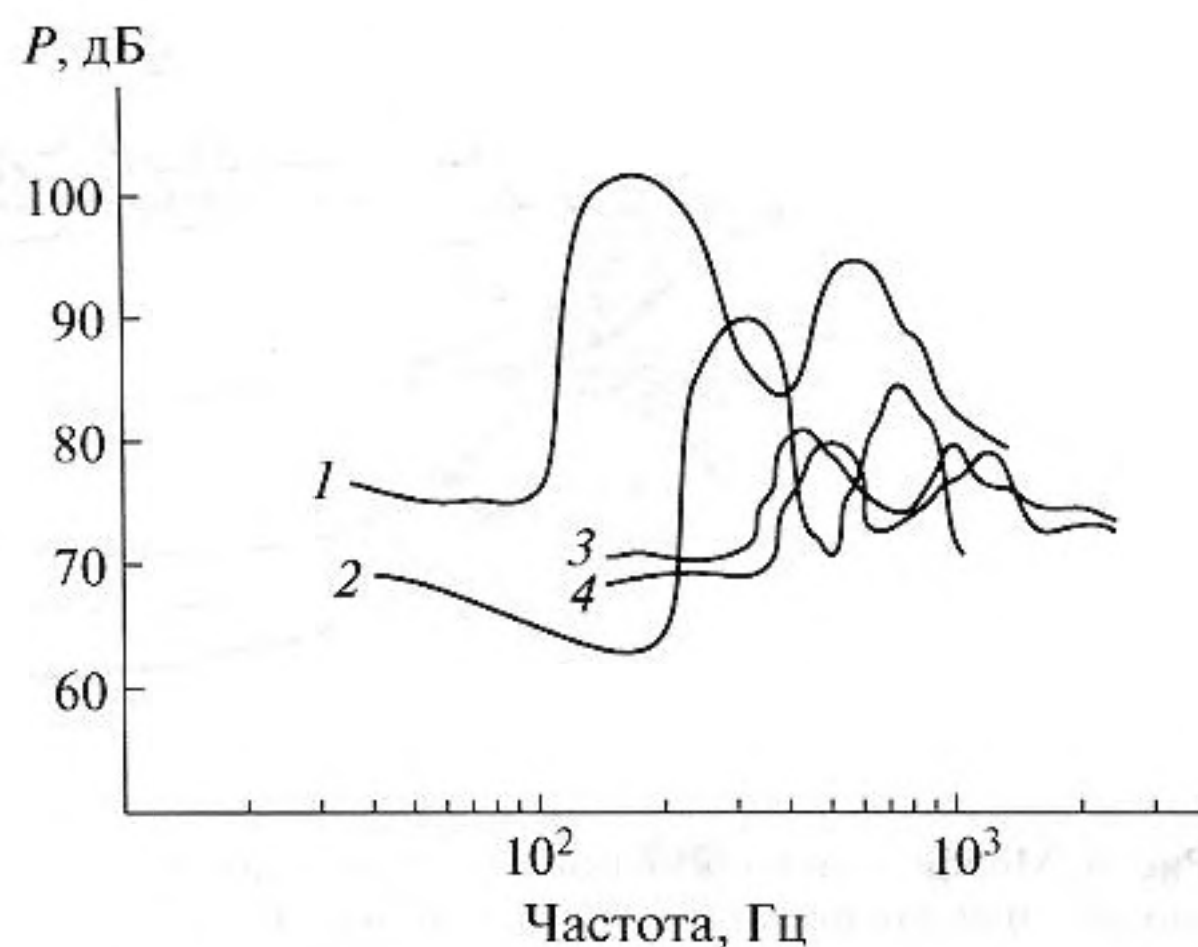


Рис. 5. Обобщенные спектрально-энергетические характеристики сигналов открытопузырных рыб: 1 – кеты; 2 – горбуши; 3 – сельди; 4 – сардины.

где $V_{\dot{V}} = \frac{4\pi ab^2}{3}$, a и b – полуоси эллипсоида. Уравнение (1) не учитывает поправки на неадиабатичность пульсаций газа и поверхностное натяжение ПП, поскольку для воздушных пузырьков с радиусом более 80 мкм у поверхности моря эти поправки в значительной степени взаимно уничтожаются и их влиянием можно пренебречь [24].

На небольших глубинах, где обитает большая часть стайных открытопузырных рыб, более ощутимы эффекты, связанные со сдвиговой упругостью тканей, окружающих ПП. Поправка определена при изучении вибрации сферической резиноподобной оболочки [25] и учитывается в виде дополнительного члена в выражении (1):

$$f_p \approx \frac{1}{2\pi R_{\dot{V}}} \left(\frac{3\gamma P_n + 12\mu t / R_{\dot{V}}}{\rho} \right)^{1/2},$$

где t – толщина ткани ПП; μ – действительная часть комплексного модуля сдвига оболочки ПП; P_n – эффективное давление внутри ПП. В этой формуле слагаемое с μ членом отражает тенденцию сил упругости тканей ПП сохранять деформацию, возникающую при его колебаниях. Сила, необходимая для растяжения ПП, создает внутри воздушной полости эффективное давление, которое увеличивает резонансную частоту пузыря.

Для расчета резонансных частот ПП у всех исследуемых видов рыб предварительно произвели обмер ПП (не менее 50 особей каждого вида). Получены следующие значения резонансных частот ПП ($H = 5$ м): кета $f_p = 120$ – 180 Гц, горбуша $f_p = 250$ – 320 Гц, сельдь $f_p = 350$ – 420 Гц, сардина $f_p = 450$ – 510 Гц. Границы вычисленных значений резонансных частот соответствуют максимальным и минимальным размерам ПП, измеренным у рыб. Данные расчетов резонансных частот ПП

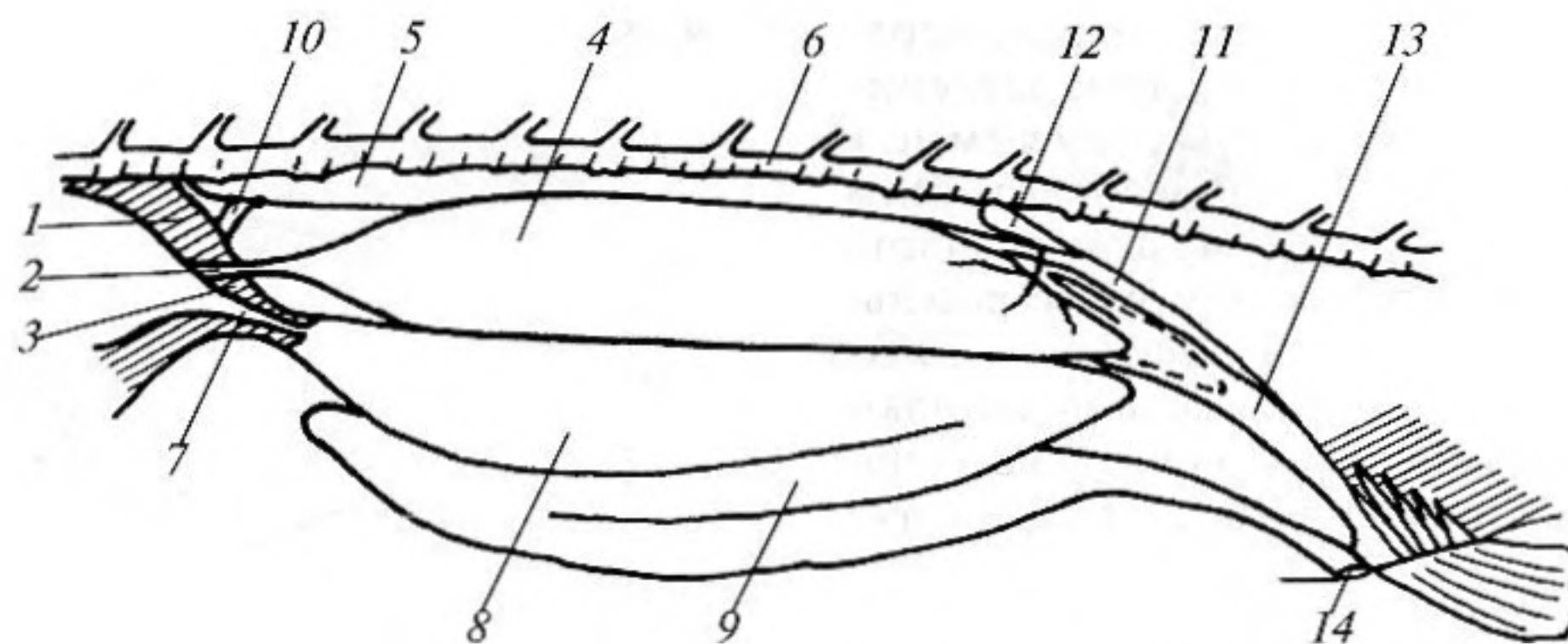


Рис. 6. Морфология внутренних органов лососевых рыб: 1 — глотка; 2 — сфинктер *ductus pneumaticus*; 3 — *ductus pneumaticus*; 4 — плавательный пузырь; 5 — почка; 6 — позвонок; 7 — пищевод; 8 — желудок; 9 — кишечник; 10 — эластичные связки; 11 — задняя часть плавательного пузыря; 12 — нерв и кровеносная система; 13 — тяж; 14 — анальное отверстие.

хорошо согласуются с результатами экспериментальных исследований сигналов рыб. Вычисленные значения собственных колебаний ПП соответствуют первому частотному поддиапазону с максимальной энергией спектра (рис. 5), что подтверждает прямое участие ПП в звукообразовании у исследуемых рыб.

Рассмотрим морфологические особенности строения звукоформирующих органов лососей и сельдей. У высших рыб, к которым относятся исследуемые виды, ПП развивается в дорсальном мизентерии в области пищевода и желудка и имеет связь с внешней средой [19].

Структура внутренних органов у лососевых рыб представлена на рис. 6. ПП лососей имеет значительные размеры (до 200 мл) и расположен под позвоночником и почками над желудком. По форме он имеет вид продолговатой трубки с утолщением в средней части и открытым входом со стороны головы. В этом месте он переходит в тонкую трубку диаметром 1,5–2 мм длиной 2–3 см, при помощи которой соединяется с мышцами глотки и заканчивается протоком *ductus pneumaticus*, окруженным мышцами сфинктера *ductus pneumaticus*. Задняя часть ПП охвачена мышечным тяжем, который переходит в сухожилие и крепится к анальному плавнику. Здесь же к пузырю дорсально подходят кровеносные сосуды и ветви симпатического и блуждающего нервов (рис. 6). Стенки пузыря состоят из трех слоев: 1) внутренний однослойный эпителий; 2) соединительная ткань с эластичными волокнами и гладкими мышцами; 3) наружный слой — рыхлая соединительная ткань и поперечно-полосатые мышечные структуры, придающие пузырю вид гофрированной трубки и усиливающиеся в области *ductus pneumaticus* и заднего конца ПП.

ПП сельдевых (рис. 7) имеет веретенообразную форму с расширенной средней частью и постепенно сужается к заднему концу [26]. Передний конец

пузыря разветвляется на две трубочки, направляющиеся к органам внутреннего уха рыбы. Задний конец ПП открывается наружу протоком *ostium genitale*, имеющим на конце мускульный сфинктер *ostium genitale*. Кроме того от расширенной части пузыря отходит узкий воздухоносный проток *ductus pneumaticus*, соединенный со слепым выростом желудка и пищеводом. Внутренняя поверхность ПП выстлана кубическим эпителием. Мышцы, окружающие пузырь, представлены только гладкой кольцевой мускулатурой; продольная и поперечно-полосатая отсутствуют.

Как показал морфологический анализ, ПП у лососей и сельдей не имеет специализированных мышечных структур для производства звуков. Поперечно-полосатые мышечные ткани, окружающие ПП, у лососей, и гладкая кольцевая мускулатура у сельдей слабо развиты и маловероятно, чтобы сокращением этих мышц возбуждались низкочастотные колебания с уровнем звукового давления до 8 Па/1 м.

С другой стороны, открытопузырные рыбы имеют упругие воздухоносные протоки и сфинктерные образования с развитой мускулатурой для периодического сообщения ПП с внешней средой (*ductus pneumaticus* — у лососей и *ostium genitale* — у сельдевых). Предположим, что при определенном давлении воздуха в ПП, регулируемом произвольно силой сжатия стенок пузыря туловищной мускулатурой и степенью запираения мышечного сфинктера, клапан приоткрывается и воздух по каналу протока выходит (точнее, выдавливается) наружу. В момент появления воздушного потока в канале, в соответствии с законом Бернулли, создается динамическое давление, а статическое давление падает. В результате силы, сжимающие стенки мышечного сфинктера, периодически блокируют канал протока, чем создают периодические изменения давления воздуха в ПП. Если частота прерывания воздушного потока того же

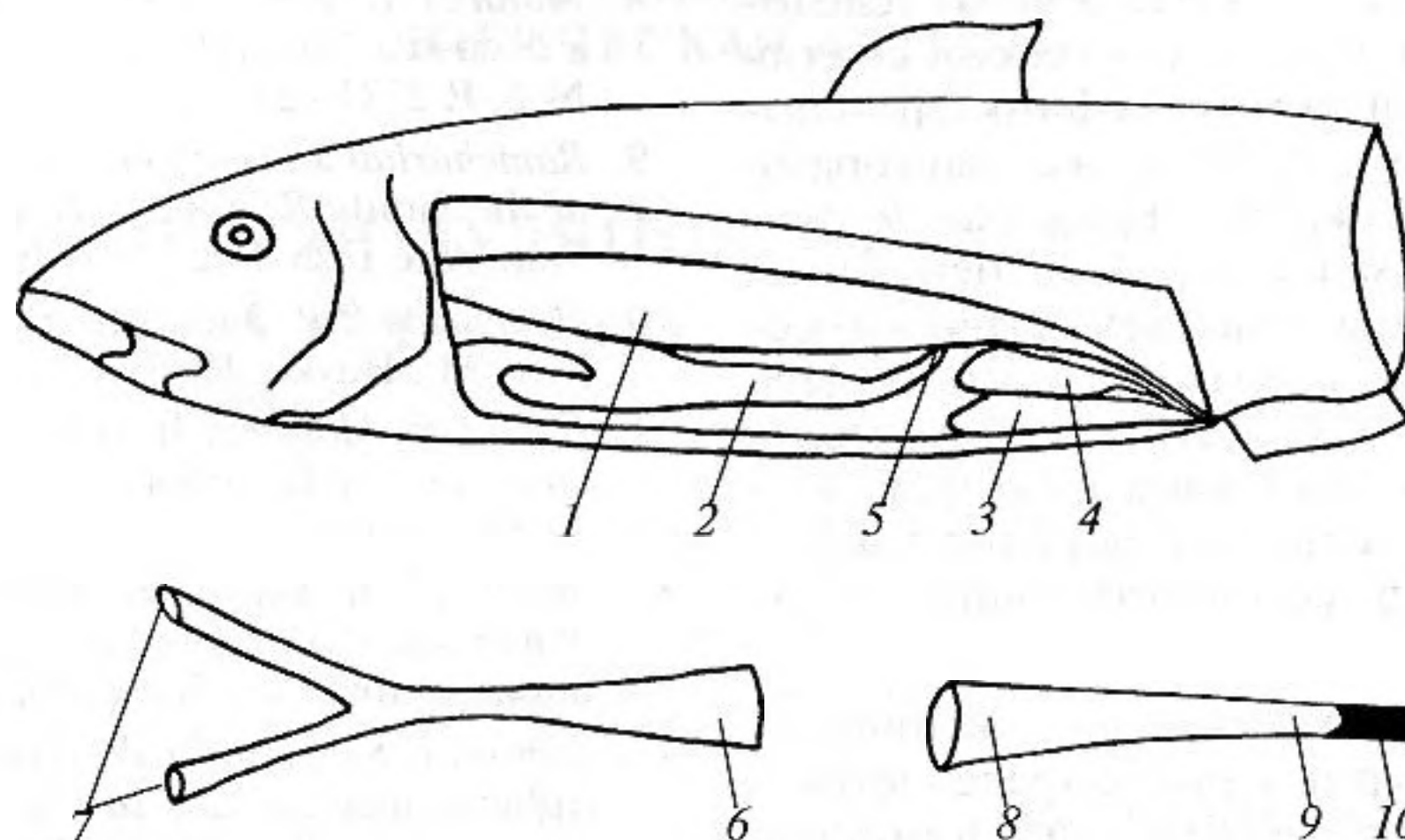


Рис. 7. Структура внутренних органов сельди: 1 – плавательный пузырь; 2 – желудок; 3 – кишечник; 4 – яичник; 5 – *ductus pneumaticus*; 6 – передний конец плавательного пузыря; 7 – выросты внутреннего уха; 8 – задний конец плавательного пузыря; 9 – *ostium genitale*; 10 – сфинктер *ostium genitale*.

порядка, что и собственная частота пузыря, то силы вызывают эффективные пульсации ПП на частоте, соответствующей его резонансным размерам и давлению воздуха в нем (первый частотный поддиапазон спектра, рис. 5). В результате в воде распространяется звуковая волна на частоте резонансных колебаний ПП рыбы.

При прохождении воздуха по каналу протока, из-за разности распределения скоростей потока воздуха в месте его непосредственного контакта со стенками протока, возникают две противоположные тенденции. Из них одна сила, аналогичная подъемной силе крыла летательного аппарата, вызывает смещение стенки протока в одну сторону, а сила упругости самой стенки – в другую. В совокупности с возникающими турбулентностями это вызывает нестационарность потока и колебания (вибрации) стенок протока подобно явлению флаттера в летательных аппаратах. Вибрации имеют резонансный характер, причем частота резонанса зависит от скорости потока и давления воздуха, втекающего в канал протока, регулируемых силой сжатия ПП и мышечного сфинктера. Другими словами, упругие стенки протока и окружающие его мышечные ткани модулируют воздушный поток с частотой, определяемой сечением канала и скоростью прохождения потока. Упругие колебания стенок протока передаются в воду с малыми потерями, так как окружающие ткани рыб, по существу, прозрачны для звука, а на спектре наблюдается увеличение уровня звукового давления на частоте модуляции воздушного потока (второй частотный поддиапазон с максимальной энергией спектра на рис. 5).

Наблюдения за лососями показали, что эти рыбы могут производить подобные звуки также путем захвата и перевода атмосферного воздуха в

ПП. Сельди также глотают воздух с поверхности и транспортируют его в ПП через пищевод и канал *ductus pneumaticus* (рис. 7). При этом механизм излучения сходен. Вследствие мышечного ослабления сфинктера *ductus pneumaticus* воздух по протоку проходит в полость ПП, вызывая его объемные колебания на собственной частоте, как было показано выше. Кроме того, звук может формироваться в результате внутреннего транспортирования воздуха между ПП и органами пищеварительного тракта рыб. В этом случае в производстве звуков участвуют ПП и воздушный проток, соединяющий ПП с желудком.

Такой “живой” механизм звукообразования представляет собой нечто иное, как автогенератор звука, в котором роль источника энергии выполняет модулированный поток сжатого воздуха, а колебательной системы – ПП, представляющий собой резонатор. Очевидно, что положительную обратную связь, необходимую для генерации незатухающих колебаний столь высокого уровня, осуществляют окружающие мышечные и костные ткани рыбы, которые механически связывают между собой колебательную систему и источник энергии. Посредством обратных связей колебательная система автоматически управляет поступлением энергии от источника. В результате во время излучения сигнала в системе при малых затратах биоэнергии устанавливаются незатухающие автоколебания.

Характерное распределение спектральной энергии сигналов в двух поддиапазонах частот, соответственно каждому виду исследуемых рыб (рис. 5), связано с одновременным участием в звукообразовании ПП и воздушного протока с мышечным сфинктером. Девиация частоты в пределах выделенных поддиапазонов спектра, характерная для большинства сигналов рыб, опре-

деляется тем, что давление воздуха в ПП (следовательно и его объем) зависит от степени сжатия (ослабления) запирающих мышц сфинктера и поэтому может различаться. Теми же факторами определяются сечение канала (протока) и скорость истечения воздуха из него. Изменение этих параметров на различных участках сигнала изменяет частоту пульсаций плавательного пузыря (первый частотный поддиапазон) и частоту модуляции воздушного потока в канале (второй поддиапазон), что обуславливает смещение частотных составляющих в соответствующих зонах спектра сигналов рыб.

Таким образом, акустическая активность стайных открытопузырных рыб определяется в основном звуками, производимыми с помощью резонансной воздушной полости — ПП рыб и воздушного протока с мышечным сфинктером, осуществляющих связь ПП с внешней средой. Посредством этих морфологических структур создаются автоколебания достаточно высокой амплитуды, требующие для своего производства небольших энергетических затрат рыб. Такое удачное сочетание высокой эффективности излучения биосигналов при их малой энергоёмкости, выработанное в процессе эволюции этих биологических объектов, указывает на целесообразность гидробионического и технического моделирования звукопроизводящих органов открытопузырных рыб. Это создает благоприятную перспективу для новых инженерных решений в промысловой гидроакустике и рыболовстве, связанных с разработкой акустических средств управления поведением рыб на промысле.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шишкова Е.В. Физические основы гидроакустики. М.: Пищевая промышленность, 1977. 240 с.
2. Непрошин А.Ю. Звукоиндикация и шумопеленгование рыб. М.: Пищевая промышленность, 1979. 158 с.
3. Кузнецов Ю.А. Новые достижения в разработках методов и средств промысловой биоакустики. М.: ВНИЭРХ, 1989. 91 с.
4. Белькович В.М., Крейчи С.А. Особенности гласно-подобных сигналов белухи // Акуст. журн. 2004. Т. 50. № 3. С. 349–356.
5. Романенко Е.В. Некоторые результаты исследования акустики черноморских дельфинов // Акуст. журн. 2007. Т. 50. № 3. С. 411–418.
6. Беликов Р.А., Белькович В.М. Свисты белух в репродуктивном скоплении у острова Соловецкий в Белом море // Акуст. журн. 2007. Т. 53. № 4. С. 601–608.
7. Zelick R., Mann D.A., Popper A.N. Acoustic communication in fishes and frogs // J. Comparative Hearing: Fish and Amphibians. New York. Springer, 1999. P. 363–411.
8. Mann D.A., Jarvis S.M. Potential sound production by a deep-sea fish // J. Acoust. Soc. Amer. 2004. V. 115. № 5. P. 2331–2333.
9. Ramcharitar J., Gannon D.P., Popper A.N. Bioacoustics of the family Sciaenidae (croakers and drumfishes) // Tran. Am. Fish. Soc. 2006. № 135. P. 1409–1431.
10. Протасов В.Р. Электрические и акустические поля рыб. М.: Наука, 1973. 231 с.
11. Fish M.P., Mowbray W.H. Sounds of Western North Atlantic Fishes. Baltimore and London. J. Hopkins press, 1970. 205 p.
12. Таволга У.Н. Звуковые характеристики и звукопроизводящие механизмы морских рыб // Морская биоакустика. Л.: Судостроение, 1969. С. 220–380.
13. Demski L.S., Gerald J.W., Popper A.N. Central and Peripheral mechanisms of teleost sound production // Amer. Zool. 1973. № 13. P. 1141–1167.
14. Протасов В.Р. Поведение рыб. М.: Пищевая промышленность, 1978. 295 с.
15. Дубровский Н.А., Гладилин А.В., Мель Б., Валберг М. Моделирование источника зондирующих импульсов у дельфина: влияние критических параметров // Акуст. журн. 2004. Т. 50. № 4. С. 543–549.
16. Sprague M.W. The single sonic muscle twitch model for the sound-production mechanism in the weakfish, *Cynoscion regalis* // J. Acoust. Soc. Amer. 2000. V. 108. № 5. P. 2430–2437.
17. Ladich F. Sound-generating and -detecting motor system in catfish: design of swim bladder muscles in doradids and pimelodids // Anat. Rec. 2001. V. 263. № 3. P. 297–306.
18. Parmentier E., Lagardere J.P., Braquegnier J.B., Vandewalle P., Fine M.L. Sound production mechanism in carapid fish: first example with a slow sonic muscle // J. Exp. Biol. 2006. V. 209. № 15. P. 2952–2960.
19. Строганов М.С. Экологическая физиология рыб. М.: МГУ, 1962. 444 с.
20. Токарев А.К. О биологических и гидродинамических звуках, издаваемых рыбами // Труды ВНИРО. 1958. Т. 36. С. 5–18.
21. Wahlberg M., Westerberg H. Sounds produced by herring (*Clupea harengus*) bubble release // J. Aquatic Living Resources. 2003. № 16. P. 271–275.
22. Непрошин А.Ю. Некоторые физические характеристики звуков тихоокеанских лососей // Зоол. журн. 1972. С. 1025–1030.
23. Непрошин А.Ю., Протасов В.Р., Кузнецов Ю.А. Физические характеристики звуков некоторых видов рыб Тихого океана // Вопр. судостроения. 1975. № 5. С. 95–99.
24. Клей К.С., Медвин Г. Акустическая океанография. Пер. с англ. М.: Мир, 1980. 580 с.
25. McCartney B.S., Stubbs A.R. Measurement of the Target Strength of Fish in the Dorsal Aspect, Including Swimbladder Resonance // Intern. Symposium on Biological Sound Scattering in the Ocean. Washington, 1970. P. 180–211.
26. Дородных Г.В. Морфологические особенности строения плавательного пузыря сельди как звукоформирующего аппарата // Изв. ТИНРО. 1975. Т. 94. С. 35–37.