

Ю. П. САПОЖНИКОВА

И рыбы уши имеют

С озером Байкал связано много легенд, порожденных таинственными, странными звуками, которые иногда нарушают озерное безмолвие. Поговаривают, что в давние времена в самые темные ночи местные жители даже пускали по воде плоты с подношениями, чтобы умилостивить неведомое, но громогласное и грозное божество. И в наше время старожилы Байкала любят поговорить о том, как по ночам из озерных вод появляется чудовище, издающее типичные шипящие звуки, переходящие в бульканье. Нового «лохнесского» монстра на Байкале так и не нашли, но ученые смогли разгадать загадку этих звуков и узнать много нового о настоящих обитателях подводных глубин – говорливых и с хорошим слухом.

Ключевые слова:

слух рыб, волосковые клетки, озеро Байкал, подкаменщиковые рыбы, голомянки, сиговые рыбы, байкальский омуль, шумовое загрязнение.

Key words: fish hearing, hair cells, Lake Baikal, sculpin fishes, oilfish, whitefishes, Baikal omul, noise pollution

«Изучение эволюции в царстве животных показывает, что ухо — самый поздний из органов чувств и, несомненно, самый тонкий и самый удивительный».

Д. Х. Джинс,
британский физик-теоретик,
астроном и философ

Еще не так давно водные пространства считались «миром безмолвия»: уверенность в неспособности подавляющего большинства водных организмов издавать звуки даже породила известную народную поговорку «нем, как рыба». В действительности это, конечно же, не так. Не говоря уже о таких водных млекопитающих, как тюлени, которые весьма словоохотливы, даже на первый взгляд действительно «немые» океанические рыбы способны общаться посредством ультразвука, посылая сигналы через подводный акустический канал.

Непосредственным доказательством существенной роли акустической коммуникации в жизни рыб являются известные с незапамятных времен способы ловли на звуковую «приманку» (Buerkle, 1968; Кузнецов, Кузнецов, 2007). Звуки, аналогичные тем, которые рыбы издают при питании, движении, трении о различные поверхности, нападении и обороне, создают акустические поля, и на них рыбы отвечают устойчивыми поведенческими реакциями.

В 1986 г. знаменитый американский саксофонист и основоположник экологического джаза Пол Уинтер, заинтригованный мистическими звуками Байкала, приехал в Сибирь, чтобы записать их в самых труднодоступных уголках озера. На фото справа: Уинтер с поэтом Евгением Евтушенко. Фото из архива П. Уинтера

Слева вверху – Байкал и знаменитый байкальский омуль (*Coregonus migratorius*). Фото С. Дидоренко



САПОЖНИКОВА Юлия Павловна – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории ихтиологии Лимнологического института СО РАН (Иркутск). Член Всероссийского гидробиологического общества и Общества рыбного промысла Британских островов. Автор и соавтор 31 научной работы

© Ю. П. Сапожникова, 2018





Современная биологическая гидроакустика накопила огромное количество фактического материала относительно «звучания» различных гидробионтов и биологического значения этого феномена. Возникла эта наука в период Второй мировой войны в связи с массовым применением техники подводной шумопеленгации, которую использовали для обнаружения вражеских судов, в том числе подводных лодок. Именно тогда было обнаружено большое число водных организмов (ракообразных, рыб, млекопитающих), способных издавать разнообразные интенсивные звуки (Протасов, 1965).

В наши дни биоакустика рыб приобретает особую значимость в связи с развитием рационального рыболовства и рыбководства. Совершенствование методов разведки рыбных запасов, разработка новых приемов вылова, автоматизация трудоемких процессов по звуковому управлению движением рыб в гидротехнических сооружениях невозможны без знания закономерностей акустического поведения этих водных организмов.

Разговор на ультразвуке

Диапазон слухового восприятия человека достаточно широк – между 16 Гц и 20 кГц, хотя с возрастом наша чувствительность к высоким частотам снижается. Максимально же человек восприимчив к так называемым «речевым частотам», 1–3 кГц.

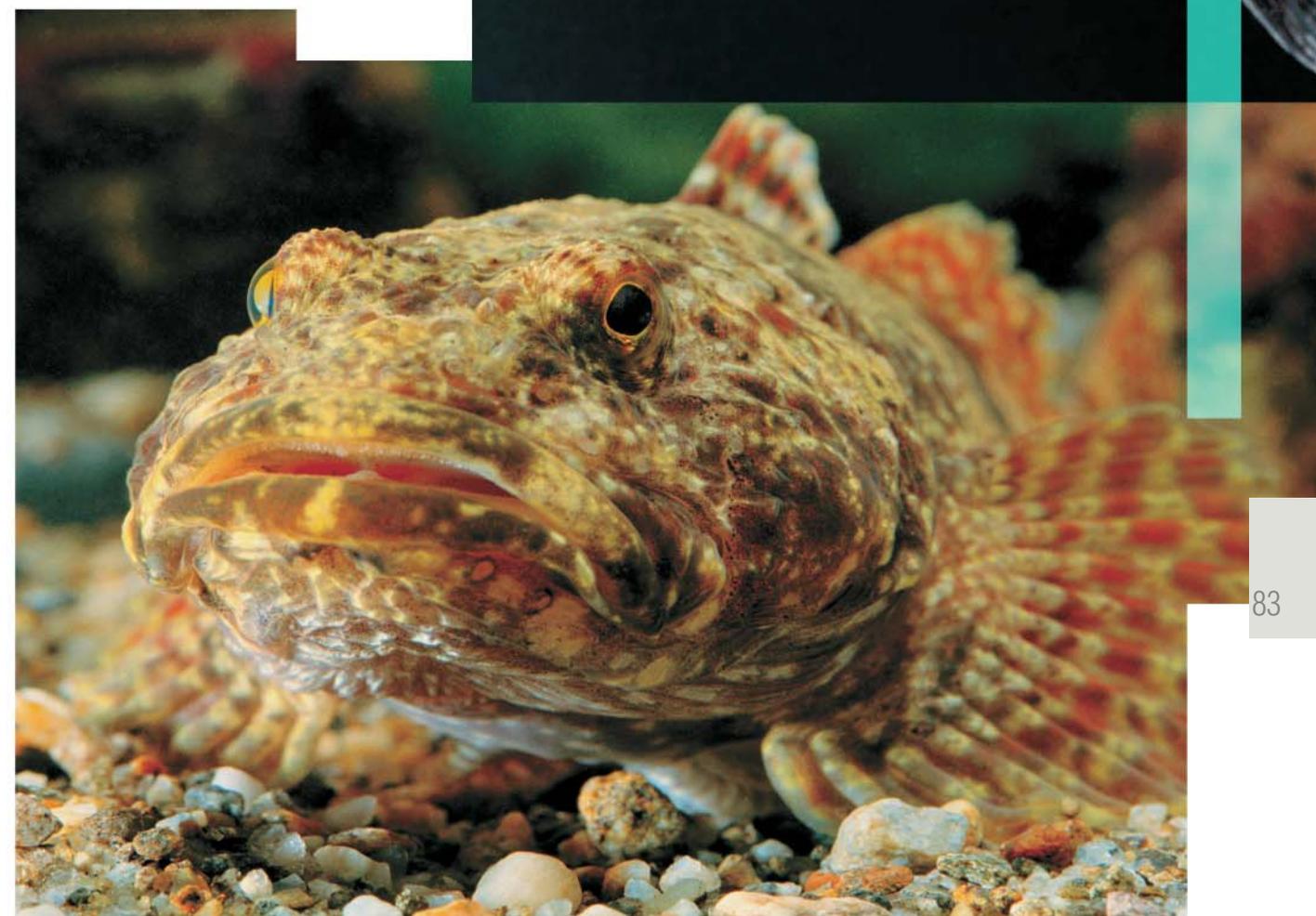
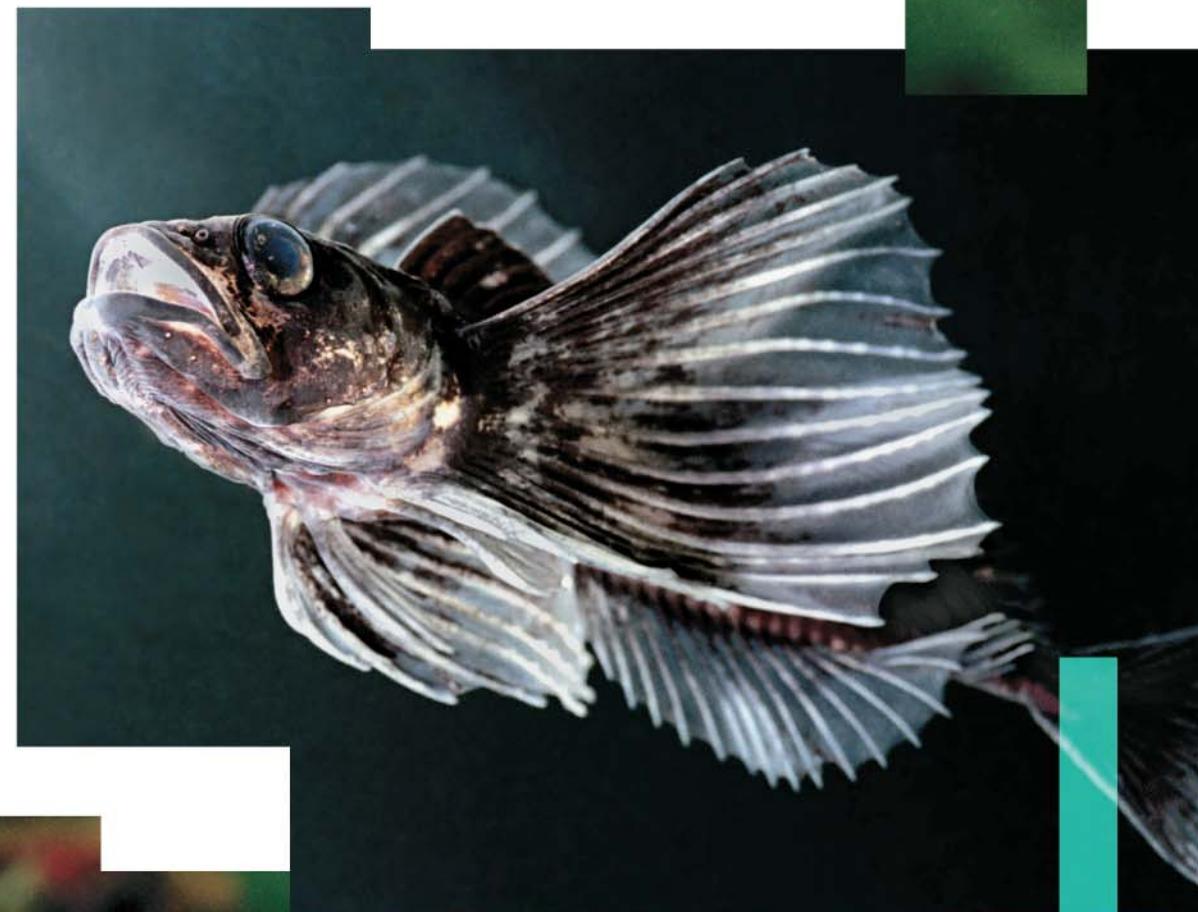
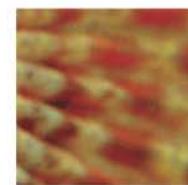
Большинство рыб чувствительны к звукам в более узкой и сдвинутой ближе к низким частотам области: в диапазоне от сотен герц до 5–6 кГц (Smith *et al.*, 2011).

Говорливые обитатели Байкала: *вверху* – байкальская нерпа (*Pusa sibirica*), *справа* – длиннокрылая широколобка (*Cottocomephorus inermis*) и большеголовая широколобка (*Batrachocottus baicalensis*). Фото С. Дидоренко

Но у ряда других водных позвоночных диапазон частот, воспринимаемых слуховым аппаратом, расширяется в ультразвуковую область, например, у *открытопузырных рыб*, у которых слуховой аппарат соединен тремя парами подвижно соединенных косточек с *плавательным пузырьком* – выростом передней части кишечника, заполненным газом.

В частности, атлантическая сельдь способна воспринимать и издавать ультразвук частотой до 180 кГц (!), причем выходит он из анального отверстия рыбы вместе с воздухом (Mann *et al.*, 1998; Plachta *et al.*, 2004). Дельфин, основной потребитель сельди, также способен издавать и улавливать звук подобной частоты, хотя природа звукоизвлечения у него менее причудлива. Именно по ультразвуковым сигналам этот хищник определяет месторасположение своей добычи. Сельдь же, в свою

Обыкновенная и всем хорошо знакомая атлантическая сельдь способна издавать и воспринимать ультразвук в килогерцовом (до 180 кГц) диапазоне! При этом считается, что у человека ультразвук на высоких частотах может вызывать перегрев внутренних органов, ожоги и обезвоживание тканей и их микроразрывы в результате кавитации (образования газовых пузырьков)





На поверхности туловища этого представителя байкальских широколобок отчетливо видны каналы сейсмочувствительной системы. Фото С. Дидоренко

очередь, способна распознать приближающегося дельфина по звуковым сигналам, которые он издает при охоте, и, проявив оборонительную реакцию, уйти от опасности.

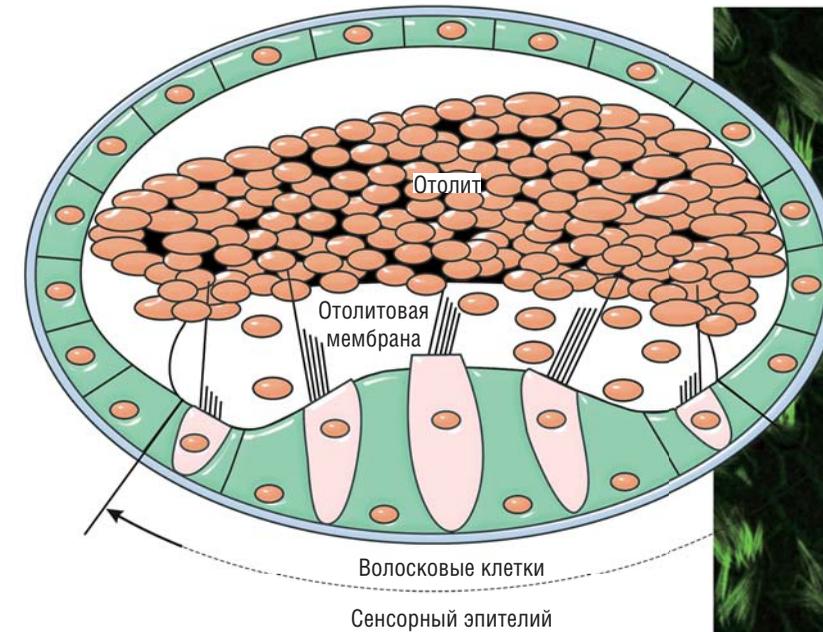
Схожие примеры акустического поведения можно найти и среди байкальских эндемиков – уникальных обитателей пресноводного «моря». Сейчас особое внимание уделяется изучению акустического поведения байкальских нерп. Фактически эти ластоногие воспринимают звуки от низких (около 100 Гц) частот до ультразвуковых 30 кГц (Kastak, Schusterman, 1998; Cunningham, Reichmuth, 2016).

Слуховые способности эндемичных байкальских рыб во многом определяются наличием или отсутствием у них плавательного пузыря (Sapozhnikova *et al.*, 2016, 2017). Так, все байкальские бычки-подкаменщики из подотряда *рогогатковидных рыб* (Cottoidei), включая широко известную голомянку, не имеют плавательного пузыря, что указывает на их происхождение от донных форм. Максимум их слуховой чувствительности лежит в более низкочастотном (300–700 Гц) диапазоне

по сравнению с пузырными *сиговыми рыбами* из семейства Coregonidae (например, байкальским омулем) со слуховым диапазоном 400–1500 Гц.

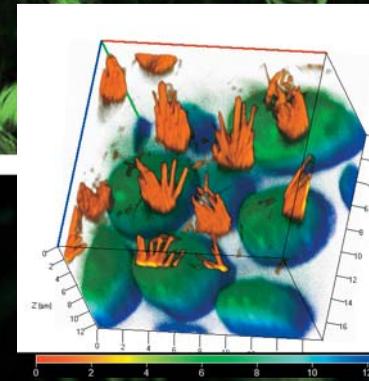
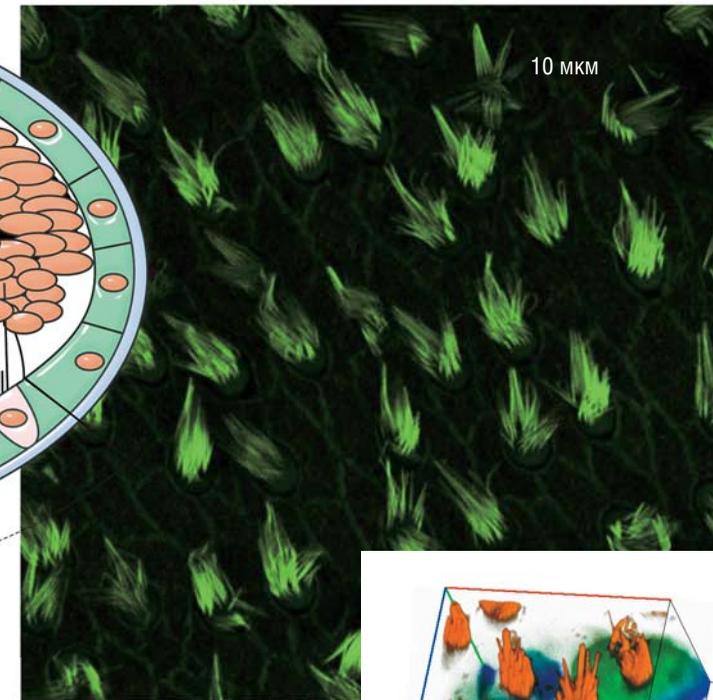
Видообразование байкальских сиговых и рогогатковидных рыб представляет собой уникальный пример разных эволюционных механизмов, которые «работали» в одном водоеме с весьма различающимися экологическими условиями. Сиговые характеризуются небольшим видовым разнообразием (всего три вида), зато внутри них можно выделить разные популяции, субпопуляции и морфо-экологические группы (прибрежные, пелагические, глубоководные), каждый – с соответствующими адаптациями к обитанию в определенных условиях среды. Рогогатковидные же рыбы адаптировались к жизни в Байкале путем формирования целого «букета» из трех-четырёх десятков видов, отличающихся узкой специализацией.

Основная нагрузка при адаптации к определенной экологической нише ложится на сенсорные системы, которые контактируют с внешней средой и должны реагировать на малейшие ее изменения. И благодаря



На схеме внутреннего уха рыбы показано строение отолита и слухового эпителия, в состав которого входят чувствительные клетки с волосками разной длины. По: (Сапожникова и др., 2007)

Справа – микрофотографии клеток слухового эпителия байкальских сиговых рыб с хорошо заметными на поверхности сенсорными волосками, а также его 3D-компьютерная модель. Фото автора

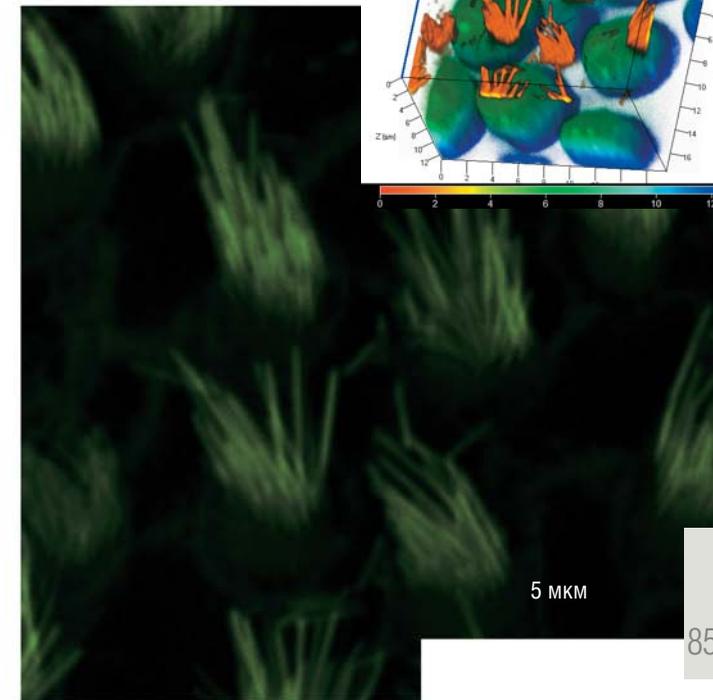


своему экологическому сходству байкальские рыбы служат прекрасным объектом при поиске морфологических коррелятов сенсорной чувствительности, а также для сравнительных исследований адаптации слуховой системы.

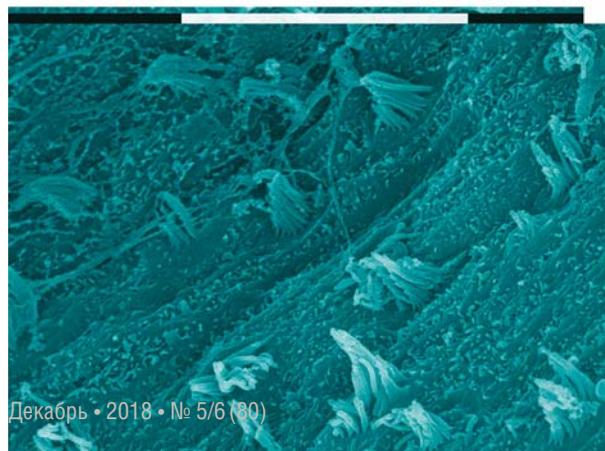
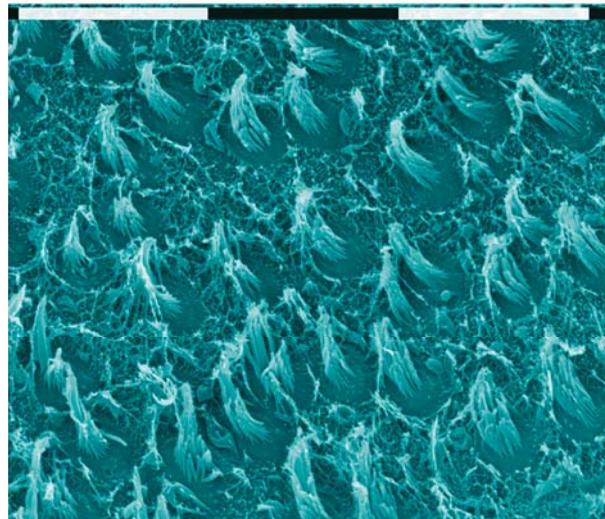
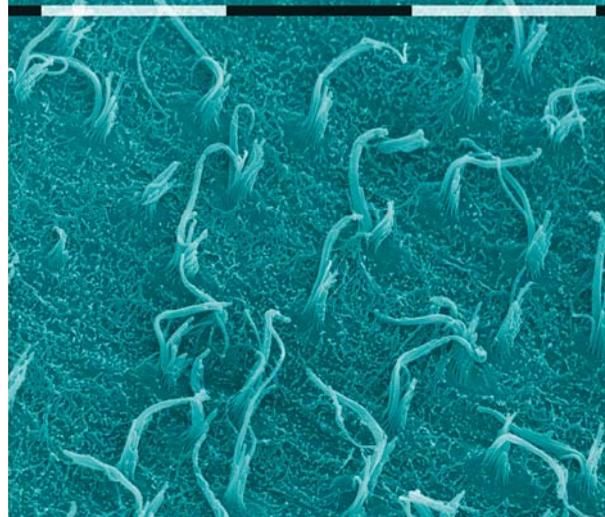
«Ухо от селедки»

Каким же образом рыбы воспринимают звук? Когда мы говорили о слухе рыб, мы немного лукавили. У рыб, помимо «настоящих» ушей, имеется так называемая *боковая линия*, или *сейсмочувствительная система*. И хотя некоторые полагают, что рыбы воспринимают звуковые сигналы в воде исключительно посредством этого органа, это далеко не так: они используют его лишь в ближнем звуковом поле, т. е. на расстоянии нескольких сантиметров от источника звука, и в достаточно узком диапазоне частот.

Широкий спектр звуков с дальнего расстояния рыбы воспринимают с помощью *внутреннего уха*, наружное, представленное привычными для нас ушными



Польская поговорка «достать ухо от сельди», в переводе на русский означающая «остаться с носом», стала популярной благодаря криминальной комедии «Ва-банк» Ю. Махульского. «Ухо от селедки» стало синонимом невозможного. Но в лице селедки незаслуженно обогнали всех рыб, у которых хотя и нет наружных ушных раковин, зато имеется хорошо «оборудованное» внутреннее, а у некоторых – даже среднее ухо



раковинами, у них отсутствует. Для некоторых пузырных рыб характерно наличие также *среднего уха*, состоящего из привычных слуховых косточек: молоточка, наковальни и стремечка (Касумян, 2005).

В структурном отношении внутреннее ухо рыб представлено так называемыми *отолитовыми органами*, довольно сложно устроенными парными образованиями, где располагаются *отолиты* – большие слуховые камешки карбонатной природы. Кстати сказать, по ним, как по спилу дерева или чешуе, можно определить возраст особи (Чугунова, 1959; Chilton and Beamish, 1982; Сапожникова и др., 2010).

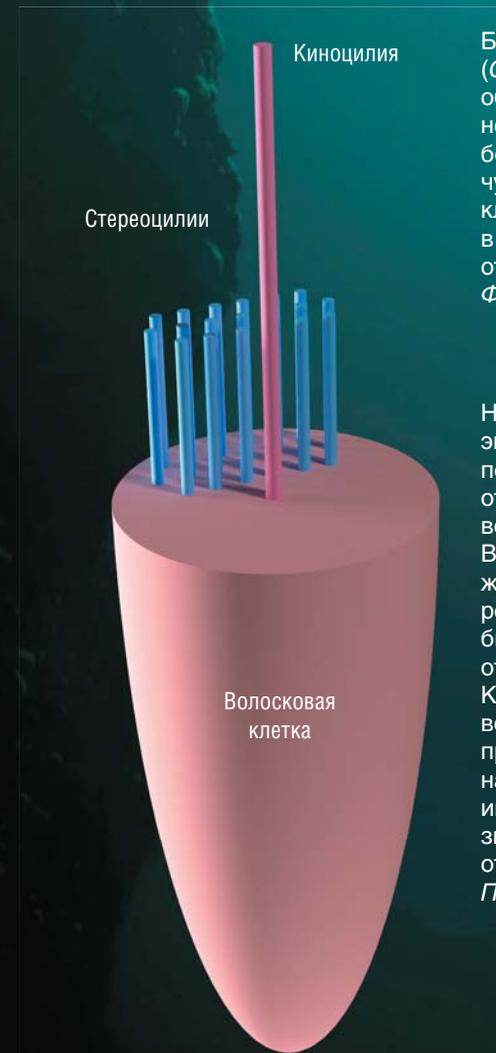
В непосредственной близости к отолитам находится *слуховой эпителий*. В его состав входят *волосковые клетки*, которые воспринимают колебания отолита над отолитовой мембраной и играют главную роль в восприятии звука. Общее число их составляет от нескольких тысяч до миллионов у разных рыб (Сапожникова и др., 2007; Sapozhnikova *et al.*, 2016, 2017).

Волосковые клетки различаются по наличию на их внешней поверхности *сенсорных волосков* разной длины (нескольких коротких – *стереоцилий*, и одного длинного – *киноцилия*). Стимуляция этих клеток происходит за счет движения слухового камешка, в результате чего сенсорные волоски на поверхности каждой клетки наклоняются (Винников, 1982; Popper *et al.*, 2005).

Как показано на золотой рыбке, в разных участках слухового эпителия, отличающихся длиной сенсорных волосков, звуковые сигналы вызывают разные электрофизиологические ответы (Sugihara, Furukawa, 1989). Известно также, что у четвероногих позвоночных клетки с более короткими волосками более восприимчивы к высокочастотным колебаниям (Enger, 1981; Saunders, Dear, 1983). Таким образом, можно сделать вывод, что диапазон слухового восприятия большинства рыб непосредственно зависит от расположения чувствительных клеток в составе слухового эпителия и длины сенсорных волосков: чем они длиннее, тем лучше рыбы будут «слышать» низкочастотные звуки.

В слуховом органе конкретного вида рыб обычно присутствуют клетки разных типов (Popper *et al.*, 2005), и их число и соотношение может определяться экологической специализацией. Примером могут служить

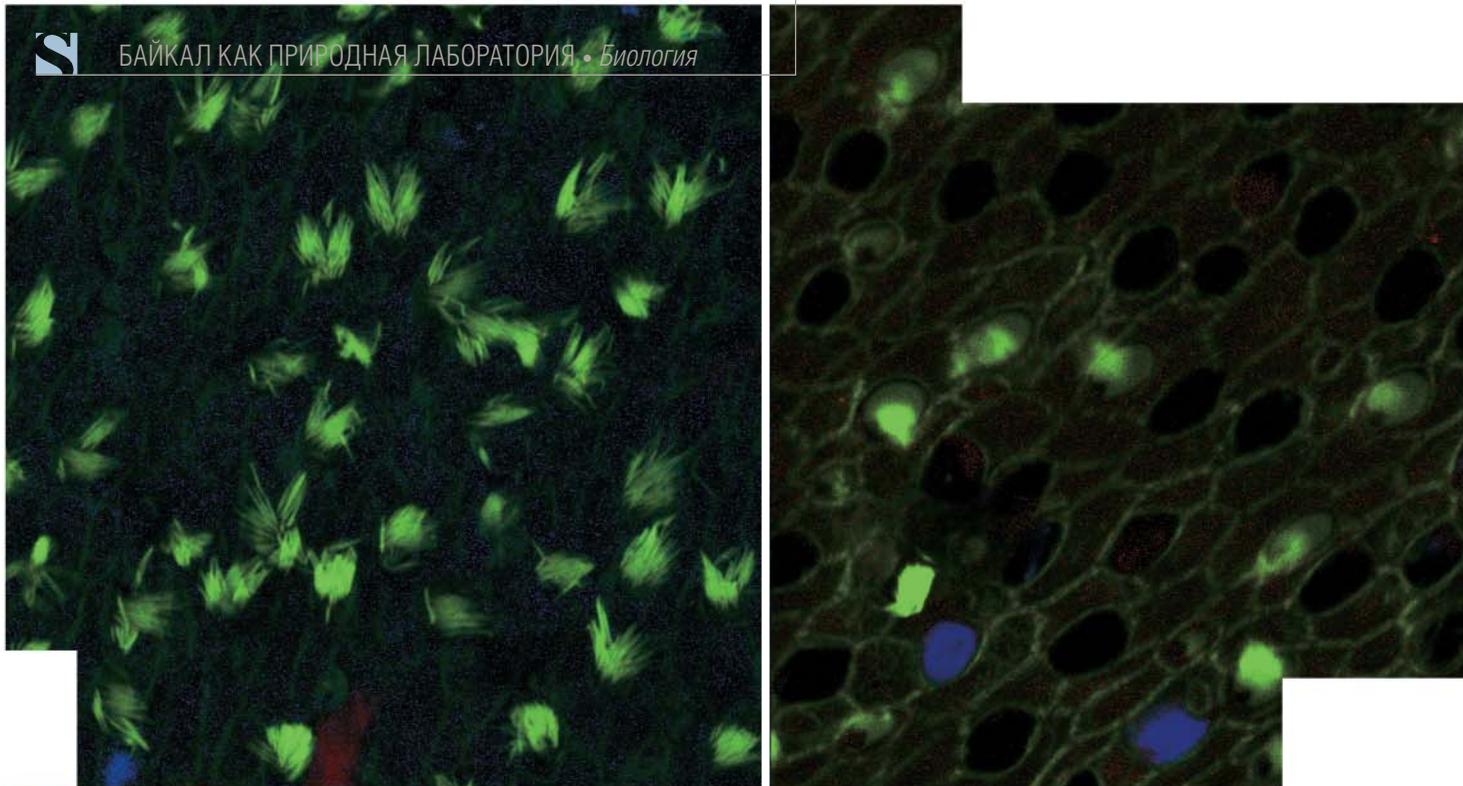
Волосковые клетки подразделяют на типы в зависимости от длины самого длинного волоска (киноцилии) и максимальной длины коротких волосков (стереоцилий), число которых на поверхности сенсорной клетки у байкальских рыб варьирует от 10 до 30 штук (Sapozhnikova *et al.*, 2016, 2017). Слева – разные типы волоскового эпителия у сиговых рыб Байкала (байкальского омуля, сига и пыжьяна)



Байкальские голомянки (*Corephorus* sp.) – типичные обитатели толщи вод, практически не связанные со дном. Поэтому большая часть волосков чувствительных слуховых клеток у этих рыб отклонена в горизонтальном направлении относительно оси тела рыбы. Фото С. Дидоренко

На поверхности слухового эпителия байкальских бычков-подкаменщиков (*Cottoidei*) отчетливо видны сенсорные волоски: стереоцилии и киноцилия. В зависимости от образа жизни и экологических условий рецепторный аппарат может быть ориентирован по-разному относительно оси тела рыбы. К примеру, у донных видов волоски ориентированы преимущественно в вертикальном направлении, что позволяет им лучше воспринимать звуковые сигналы, постоянно отражающиеся от дна. По (Sapozhnikova *et al.*, 2016)

Фото И. Ханаева



Как показали эксперименты на байкальских сиговых рыбах, стимуляция интенсивным однотональным звуком приводит к различным повреждениям их слухового эпителия: *слева* – эпителий рыб, выращенных в обычных условиях, *справа* – рыб, подвергшихся шумовому воздействию

рогатковидные и сиговые рыбы Байкала, о которых уже говорилось. Их виды и внутрипопуляционные группы, обитающие в различных экологических условиях, имеют разную площадь слухового эпителия и плотность расположения волосковых клеток, а также разные морфотипы и длину сенсорных волосков.

Так, для обитателей мелководной зоны характерно наличие клеток с преимущественно короткими стереоцилиями, воспринимающими более высокочастотные звуковые колебания, которые легче идентифицировать на фоне низкочастотного шума прибрежной зоны. У обитателей «открытой» воды, напротив, увеличивается площадь, занятая группировками клеток с удлиненными волосками, что, вероятно, способствует восприятию низкочастотных акустических волн.

Что касается способности рыб определять направление на источник акустических сигналов, то она зависит от еще одной важной характеристики слухового аппарата – *морфологической поляризации* волосковых клеток. Проще говоря, от того, как у этих клеток будет располагаться рецепторный аппарат (волоски) по отношению к оси тела рыбы: горизонтально или вертикально. Уникальность схем морфологической поляризации проявляется в неповторимом рисунке ориентации волосковых клеток для каждого вида рыб. Эти особенности связаны со стереотипами в плавательном поведении, которое, в свою очередь, определяется образом жизни особей.

Так, для донных видов байкальских рыб отмечено доминирование вертикальной ориентации волосковых клеток, что свидетельствует о высокой чувствительности к смещению отолита в вертикальном направлении. Подобную тенденцию демонстрирует и ряд других, ранее изученных донных рыб: пятнистый гурами, мормировые рыбы, золотая рыбка и бычок-буйвол (Popper, Coombs, 1982; Saidel *et al.*, 1995; Lovell *et al.*, 2005). У частично связанных с дном рыб, таких как озерный сиг, а также налимы и атлантическая треска, волоски чувствительных клеток располагаются как в вертикальном, так и в горизонтальном направлениях. Подобная ориентация свойственна и для морских мурен, угрей и некоторых других рыб, которые являются активными хищниками и большую часть времени проводят, затаившись в засаде (Popper, 1979; Buran *et al.*, 2005). Всем этим рыбам важно чувствовать малейшие колебания донных организмов и совершать рассчитанные движения в среде, где встречается много препятствий (Лычаков, 1994).

Зато у рыб, обитающих в толще воды, таких как байкальские голомянки, горизонтальная ориентация волосковых клеток превалирует над вертикальной. Голомянки, конечно, могут совершать и вертикальные миграции, но в целом ведут малоподвижный образ жизни, «паря» в воде, и потребность в анализе сильных рывковых ускорений у них небольшая (Кожова и др., 1979; Сиделева и др., 1992; Лычаков, 1994, 2002;

Мамонтов и др., 2004). Доминирование горизонтальной ориентации волосковых клеток было ранее обнаружено и у мезопелагических брегмацеровых и мерлузовых рыб, обитающих в глубокой «сумеречной» зоне (Popper, 1980; Lombarte *et al.*, 1992).

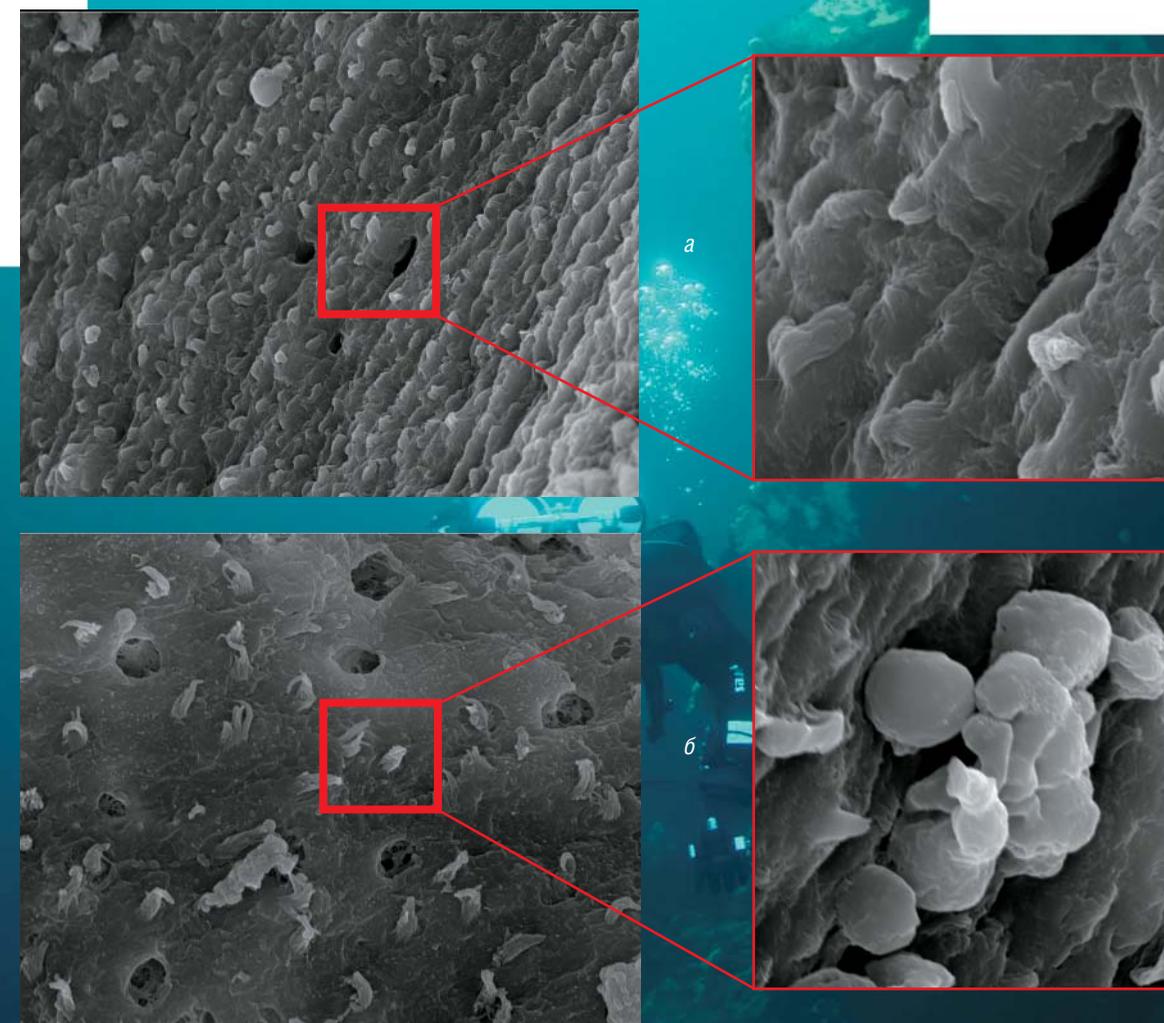
Шумные соседи

В последние годы все большее значение приобретает проблема антропогенного акустического воздействия на обитателей водной среды. Постоянный гул стал настолько привычным в жизни человека, что мы перестали его ощущать, но это не относится к рыбам и другим водным организмам, для которых акустическое общение является жизненной необходимостью.

В морях и океанах техногенное акустическое воздействие на гидробионтов связано, в частности, с интенсивным использованием водных мотоциклов, судоходством, строительством (забивка свай), сейсморазведкой при добыче нефти и газа, работой ветроэлектростанций и т. п. Такого рода шум мешает водным организмам формировать адекватное представление об окружающей среде и даже может привести к их гибели (McCaughey *et al.*, 2003; Wysocki *et al.*, 2007; Halvorsen *et al.*, 2012; Casper *et al.*, 2013; Бибииков и др., 2014).

Аквакультура также предполагает интенсивное использование такого «шумного» оборудования, как аэраторы, воздушные и водяные насосы, системы фильтрации и т. п., которые ухудшают акустические условия в резервуарах, где содержатся рыбы. Постоянное воздействие интенсивных уровней шума может

Высокая экспериментальная шумовая нагрузка приводит у байкальских сиговых рыб к разрывам слухового эпителия, равным размеру волосковой клетки (а), а также к патологическим изменениям (вакуолизации) самих клеток (б)



отрицательно повлиять на культивируемые виды. Одни из последствий такого воздействия – повышение стресса и снижение темпов роста. А при искусственном воспроизводстве рыб снижение акустической чувствительности мальков будет негативно отражаться в будущем на их выживаемости в естественной среде (Montgomery *et al.*, 2006).

Озеро Байкал является идеальным полигоном для изучения моделей распространения звука и оценки воздействия шума на водных обитателей (Glotin *et al.*, 2017; Sapozhnikova *et al.*, 2017). Новые данные о морфологии слухового эпителия байкальских рыб позволяют нам оценить физиологические аспекты их поведения в разных зонах озера Байкал, отличающихся акустическими условиями.

Группа сенсорной биологии рыб Лимнологического института СО РАН (Иркутск) в настоящее время активно занимается изучением влияния низкочастотного и высокочастотного звука на слух байкальских рыб, анализируя способность волосковых клеток к восстановлению после интенсивной звуковой стимуляции. Оказалось, что в зависимости от интенсивности звук может вызвать у сиговых рыб механическое повреждение волосковых клеток, временную или постоянную потерю слуха и поведенческие нарушения.

Актуальность изучения эффектов долгосрочного воздействия шума на слух и акустическое поведение байкальских рыб связана, в частности, с необходимостью получения устойчивых к стрессу и потенциально перспективных для аквакультуры форм сиговых рыб. Это вызвано как уменьшением численности их популяций в природе, так и введением в 2017 г. запрета на вылов основного промыслового вида сиговых рыб – байкальского омуля. Есть надежда, что результаты акустических исследований байкальских рыб в итоге будут использованы для смягчения антропогенного воздействия на них в естественной среде, а создание благоприятных условий для подращивания рыбьей молоди поможет восполнить популяции исчезающих видов.

Под напором научных знаний современный человек постепенно теряет мистическую веру в «священность» одного из самых прекрасных уголков мира – озера Байкал, что вполне закономерно. Но это не означает, что теперь мы не должны бережно относиться к чистоте великого озера и уникальным представителям его животного мира, более половины из которых нигде в мире не встречаются. Разгадывая тайны Байкала, мы должны научиться разумно интерпретировать научные факты, не забывая, что природа также говорит с нами, пусть и на особом языке. И всегда ли мы способны ее услышать?

Литература

Бибиков Н. Г., Сухорученко М. Н., Римская-Корсакова Л. К. Влияние антропогенных звуков на биоту арктических морей // Доклады XXVII сессии Российского акустического общества. СПб., 2014. С. 1–13.

Касумян А. О. Структура и функция слуховой системы рыб. М.: Изд-во МГУ, 2005. 110 с.

Кузнецов Ю. А., Кузнецов М. Ю. Обоснование и разработка методов и средств промысловой биоакустики: Монография. Владивосток: Дальрыбвтуз, 2007. 339 с.

Лычаков Д. В. Исследование отолитов рыб в связи с вестибулярной и слуховой функциями // Сенсорные системы. 1994. Т. 8. № 3/4. С. 7–15.

Сапожникова Ю. П., Клименков И. В., Мельник Н. Г. Особенности морфологической поляризации сенсорных элементов слухового саккулярного эпителия у байкальских рогатковидных рыб (*Cottoidei*) // Сенсорные системы. 2007. Т. 21. № 2. С. 140–146.

Сапожникова Ю. П., Клименков И. В., Ханаев И. В. Особенности формирования отолитов у некоторых рогатковидных рыб разных экологических групп озера Байкал // Сенсорные системы. 2010. Т. 24. № 1. С. 73–86.

Glotin H., Poupard M., Marxer R. *et al.* Big data passive acoustic for Baikal lake Soundscape & Ecosystem Observatory [B2O] // Toulon: DYNI CNRS LSIS team. 2017. P. 1–25.

Montgomery J. C., Jeffs A. G., Simpson S. D. *et al.* Sound as an Orientation Cue for the Pelagic Larvae of Reef Fishes and Decapod Crustaceans // Adv. Mar. Biol. 2006. V. 51. P. 143–196.

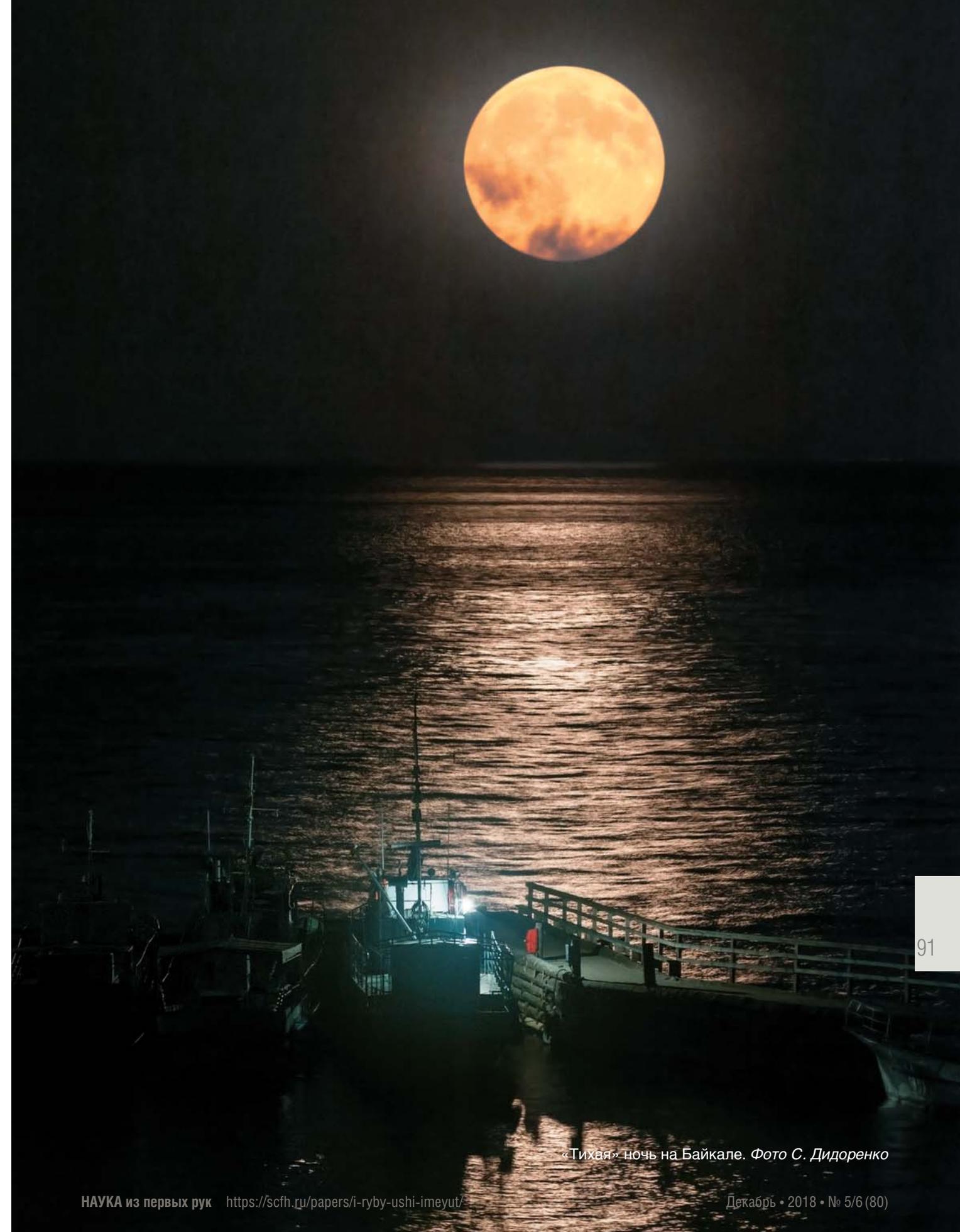
Popper A. N., Ramcharitar J., Campana S. E. Why Otoliths? Insights from Inner Ear Physiology and Fisheries Biology // Mar. Freshwater Res. 2005. N. 56. P. 497–504.

Sapozhnikova Yu. P., Klimenkov I. V., Khanaev I. V. *et al.* Ultrastructure of saccular epithelium sensory cells of four sculpin fish species (*Cottoidei*) of Lake Baikal in relation to their way of life // J. of Ichthyology. 2016. V. 56. N. 2. P. 289–297.

Sapozhnikova Yu. P., Belous A. A., Makarov M. M. *et al.* Ultrastructural correlates of acoustic sensitivity in Baikal coregonid fishes // Fundam. Appl. Limnol. 2017. V. 189. N. 3. P. 267–278.

Работа поддержана проектом РФФИ и Правительства Иркутской области, (проект № 17-44-388081 p_a), а также проектом Правительства Иркутской области «Получение высокотехнологичной аквакультуры сиговых рыб...» (Форум «Байкал»). Исследования воздействия интенсивного звука на рыб проведены в рамках бюджетной темы 0345-2016-0002 («Молекулярная экология и эволюция живых систем...»)

Ультраструктурные фотографии сенсорного эпителия получены на базе Объединенного центра ультрамикрoанализа ЛИН СО РАН (Иркутск)



«Тихая» ночь на Байкале. Фото С. Дидоренко