Известия ТИНРО

2016 **Том 184**

УДК 639.2.081.7:681.883.4

М.Ю. Кузнецов[1], Ю.А. Кузнецов[2]*

[1] Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4;
[2] Дальневосточный государственный технический
рыбохозяйственный университет,
690087, г. Владивосток, ул. Луговая, 52б

ГИДРОАКУСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ И СРЕДСТВА ОЦЕНКИ ЗАПАСОВ РЫБ И ИХ ПРОМЫСЛА. ЧАСТЬ 2. МЕТОДЫ И СРЕДСТВА ПРОМЫСЛОВОЙ БИОГИДРОАКУСТИКИ

Приводятся результаты исследований по влиянию гидроакустических полей на поведение промысловых объектов и использованию гидроакустических средств для управления поведением водных биологических объектов и повышения эффективности их промысла. Выполнен критический анализ методов и средств промысловой биогидроакустики и причин их неудовлетворительного использования в рыболовстве. Показано, что применение звуков определенного спектра и уровня для воздействия на поведение рыб и методов генерации звуков под водой в известных разработках научно и методически недостаточно обосновано. Предлагается комплексная постановка задач исследований по созданию эффективных гидроакустических средств дистанционного управления движением рыб на промысле. Приводятся результаты исследования слуховой рецепции и акустической активности стайных открытопузырных рыб. Определены спектрально-энергетические и временные характеристики звуков, их частотная дифференциация, связанная с размерами рыб. Установлены механизмы звукогенерации у рыб и сигнальное значение излучаемых ими звуков. Выявлены стереотипы акустического поведения зубатых китов во время охоты на рыб. Показано, что хищные китообразные обладают специальными акустическими манипуляторами, а генерируемые для концентрации и удержания рыб сигналы специфичны по спектрально-временным характеристикам и адаптированы к слуховой системе объекта охоты. Представлены результаты гидробионического моделирования органов и механизмов генерации звуков морских животных. Разработанные устройства позволяют генерировать под водой импульсные звуковые сигналы, имитирующие биологические сигналы различных видов открытопузырных рыб и хищных китообразных (дельфинов и косаток). Эффективность воздействия сигналов имитаторов на поведение рыб и кальмаров доказана в ходе поведенческих экспериментов и промысловых испытаний. Предлагаются способы применения излучателей на различных видах лова.

Ключевые слова: биогидроакустика, звуки рыб, слуховые способности, акустическое поведение, органы звукообразования, характеристики сигналов, акустические стимулы, управление поведением рыб, имитатор звуков, реакция рыб и кальмаров.

* *Кузнецов Михаил Юрьевич, кандидат технических наук, заведующий лабораторией, e-mail: kuznetsovm@tinro.ru; Кузнецов Юрий Авивович, доктор технических наук, профессор, e-mail: imf.dalrybvtuz@mail.ru.*

Kuznetsov Mikhail Yu., Ph.D., head of laboratory, e-mail: kuznetsovm@tinro.ru; Kuznetsov Yury A., D.Sc., professor, e-mail: imf.dalrybvtuz@mail.ru.

Kuznetsov M.Yu., Kuznetsov Yu.A. Hydroacoustic methods and tools for fish stock assessment and fishery maintenance Part 2. Methods and tools of fishery biohydroacoustics // Izv. TINRO. — 2016. — Vol. 184. — P. 264–294.

Studies on influence of hydroacoustic fields on behaviour of commercial species and using of hydroacoustic tools for management of fish and squids behavior to increase the fishing efficiency are overviewed. The methods and means of fisheries biohydroacoustics are considered critically and the reasons of their unsatisfactory using in fishery are analyzed. Sounds with a certain spectrum and level are still applied for influence on fish behaviour without sufficient scientific and technical substantiation, so a complex approach to development of effective hydroacoustic tools for remote control of fish movement is necessary**.** Results of studies on acoustic reception and acoustic activity for schooling physostomous fishes are presented. Spectral-power and temporal parameters of the sounds and their frequency differentiation by fish size are determined. Sound-generating mechanisms of fish are considered and signal significances of the sounds radiated by fish are recognized. Stereotypes of acoustic behaviour are revealed for toothed whales during their hunting upon fish: these predatory cetaceans have special acoustic manipulators able to generate signals for concentration and holding the fish, adapted for hearing system of the prey. Results of hydrobionic modelling of organs and mechanisms for sound generation of marine animals and their technical realization in hydroacoustic devices are presented. The developed devices allow to generate underwater pulse sound signals simulating biological signals of certain physostomous fish species and predatory cetaceans (dolphins and killer whales). Efficiency of these simulating signals influence on behaviour of fish is proved by behavioral experiments and fishing tests. Applications of these devices for various fisheries are discussed.

Key words: biohydroacoustics, bioacoustics, sound of fish, hearing capability, acoustic behavior, sound-generating organ, sound characteristic, acoustic stimulus, control of fish behavior, simulator of sounds, fish reaction, squid reaction.

Введение

В 1-й части статьи (Кузнецов, 2013) обсуждались возможности рыбохозяйственного применения гидроакустических устройств, основанных на эхолокации — излучении в водную среду акустических волн, их отражении от объекта и приеме отраженного сигнала. Данный тип гидроакустических устройств используется в основном для поиска и оценки плотности скоплений промысловых объектов в озвучиваемом объеме водной среды, а также для контроля параметров орудий лова и их уловистости. В научных приборах такого типа по измеренной энергии отраженного сигнала и известной силе цели гидробионтов в скоплении методом эхоинтегрирования (или прямого эхосчета) осуществляется оценка численности, биомассы и пространственного распределения рыб на обследуемой акватории. Чтобы обеспечить необходимую для таких устройств направленность при небольших габаритах преобразователя, все эти приборы работают на ультразвуковых частотах, недоступных слуху абсолютного большинства промысловых рыб и не оказывающих в связи с этим существенного влияния на поведение гидробионтов.

Вместе с тем звуковой канал, в силу своей энергетической и информационной привлекательности, активно используется многими морскими обитателями для ориентации и связи в окружающей среде (Протасов, 1965, 1978; Кузнецов, Кузнецов, 2007; Fish Bioacoustics, 2008). С одной стороны, как уже упоминалось в 1-й части работы (Кузнецов, 2013), большинство видов рыб и некоторые морские беспозвоночные обладают развитой и адаптированной к водной среде системой слуховой рецепции, позволяющей им воспринимать акустические сигналы, различать их по амплитуде и частоте в достаточно широком диапазоне, а также локализовать источник звука и определять направление его движения (Протасов, 1965, 1978; Schuijf, 1975; Hawkins, 1981; Buwalda et al., 1983; Сорокин, 1984; Sorokin, 1989; Pitcher, Parrish, 1993; Popper et al., 2003; Kasumyan, 2005). С другой стороны, высока акустическая активность гидробионтов, большая часть морских млекопитающих и многие виды рыб имеют специальные органы для генерации в воде звуков достаточно высокого уровня (Протасов, 1965; Морская биоакустика, 1969; Tavolga, 1971; Романенко, 1974а, б; Zelick et al., 1999; Parmentier et al., 2006; Кузнецов, 2007, 2009).

Преимущества подводных звуковых волн в дистанции и скорости передачи информации и энергозатратах, а также наличие у большинства промысловых рыб органов их восприятия делают акустический канал привлекательным не только для пассивного наблюдения за рыбными косяками, но и для активного воздействия на поведение гидробионтов через их слуховые рецепторы. Другие каналы связи и соответствующие им физические поля (световые и электрические), а также химическая форма рецепции (хеморецепторный канал) имеют в воде гораздо меньшие дистантные возможности и служат в основном для ближней ориентации гидробионтов (Протасов, 1978).

И здесь открывается еще одна область применения акустики в рыбном хозяйстве, позволяющая существенно расширить круг решаемых с помощью гидроакустической техники задач. Это акустическая стимуляция некоторых промысловых видов головоногих моллюсков и рыб в целях повышения их уловистости, селективности лова, а также защиты рыбных ресурсов. В этом аспекте задачей исследований является создание и использование гидроакустических средств для дистанционного управления движением и искусственной концентрации рыб и других водных животных при их промысле, в рыбоводных хозяйствах и при проведении рыбозащитных мероприятий.

История рыболовства на разных этапах своего развития насчитывает многочисленные попытки использования акустических сигналов для приманивания или отпугивания рыб — от простых трещоток до встраиваемых в корпус судна или буксируемых антенн с использованием пьезокерамики и электроники (Протасов, 1965, 1978; Трусканов, 1974; Шишкова, 1977; Воловова, 1978; Popper, Carlson, 1998; Wahlberg, 1999; Popper, 2002; Кузнецов, Кузнецов, 2007). Однако до сих пор применение гидроакустических устройств для управления поведением рыб в промышленном рыболовстве и рыбоводстве крайне ограничено (Popper, Schilt, 2008).

Цель данной работы — оценка возможностей гидроакустических средств для воздействия на поведение и распределение рыб, анализ результатов исследований и разработок в области промысловой биоакустики и причин их неудовлетворительного использования в рыболовстве.

Результаты и их обсуждение

Свойства рыб и других водных животных воспринимать и излучать гидроакустические сигналы и реагировать на них послужили основой создания и являются предметом изучения биологической гидроакустики — биогидроакустики — и ее прикладного направления — промысловой биогидроакустики (Кудрявцев, 1979; Кузнецов, Кузнецов, 2007; Fish Bioacoustics, 2008).

Биогидроакустика сформировалась во второй половине прошлого столетия под влиянием известных успехов в развитии гидроакустики послевоенного периода (Урик, 1978). В промышленном рыболовстве изучение биологических сигналов изначально было связано с возможностью шумопеленгации (пассивной локации) и идентификации скоплений рыб и беспозвоночных по издаваемым ими звукам (Шишкова, 1977; Кудрявцев, 1979; Непрошин, 1979).

С развитием технических средств гидроакустики появился интерес к живым аналогам, в первую очередь к «живому сонару» дельфинов как недостижимому до сих пор по разрешающей способности и динамическому диапазону, а позже — и к рецепторным и звукоизлучающим органам рыб, неповторимым по своей энергетической эффективности и функциональности. Эти и другие исследования в области биогидроакустики открыли перспективу создания способов дистанционного (бесконтактного) воздействия на гидробионтов с помощью акустических сигналов и их хозяйственного использования, например для повышения результативности и стабильности промысла, в рыбозащитных системах и сооружениях для направления и удержания рыб на благоприятных для нагула и нереста участках водной акватории.

Такой потенциал возможностей гидробиоакустики вызвал повышение активности специалистов рыбодобывающих стран. Гидроакустики, биологи, математики, специалисты в области радиоэлектроники, техники рыболовства, военные стали за-

ниматься поиском технических решений для рыбной промышленности. Так родилась промысловая биогидроакустика.

В 70–80-е гг. прошлого века на основе достижений прикладной гидроакустики в ряде стран были разработаны разнообразные конструкции гидроакустических устройств для привлечения и отпугивания рыб, основанные преимущественно на электроакустическом преобразовании энергии: в России — устройства «Гринда», «Плёс», в Японии — прибор «Фишколлектор» (Fish Collector), в Новой Зеландии — прибор «Акустолюр» и др. (Трусканов, 1974; Шишкова, 1977; Воловова, 1978; Протасов, 1978).

Приборы не привились в практике рыболовства, так как не была достигнута стабильность реакции рыб в условиях промысла. Во время испытаний часто наблюдалась ситуация, когда при одних условиях рыбы активно реагировали на звук, а при других, даже немного отличных от модельных, сила реакции снижалась или отсутствовала вовсе. Естественно, отсутствие ожидаемого эффекта устойчивого управления объектом лова негативно повлияло на психологию разработчиков. Несмотря на вышеперечисленные преимущества, сообщения о практическом использовании звука для управления поведением рыб в последние годы встречаются очень редко (Кузнецов, Кузнецов, 2007; Popper, Schilt, 2008; Yan et al., 2010).

Причин неустойчивости реакции рыб на звуковые сигналы, по нашему мнению, несколько.

Во-первых, это зависимость ответной реакция рыбы, как и любого другого животного, от ***физиологического состояния и условий окружающей среды***. Звуковое поле играет роль одного из основных каналов связи, по которому осуществляется передача информации и выбор значимых в данный момент времени стимулов. При этом на значимость и, соответственно, эффективность действия стимула могут повлиять не только способности спектрально-временного распознавания звуков (слух рыбы), но и много переменных, таких как время суток, сезон, стадия зрелости и возраст, условия распространения сигнала, присутствие других рыб и хищников, параметры среды и др. Зависимость поведения рыб от внутренних и внешних факторов затрагивает даже те сигналы, которые в другой ситуации, кажется, надежно «работают» (Popper, Carlson, 1998; Wahlberg, 1999).

Возьмем, например, звуки питания, которые чаще всего используются для привлечения рыб в различного рода акустических рыболовных приманках. Эффективность воздействия стимулов, имитирующих звуки питания или движения рыб, зависит прежде всего от физиологического состояния объекта, ритмов его пищевой, двигательной, нерестовой активности. Например, голодные рыбы положительно реагируют на звуки питания, сытые — безразлично (Протасов, 1978). Другой пример: основные объекты прибрежного лова дальневосточных морей — лососи и сельди — в преднерестовый период жизни (т.е. в период их массового промысла) практически не питаются, поэтому использование звуков кормления или движения объектов питания для привлечения этих рыб будет иметь крайне низкий эффект.

Во-вторых, применение звуков ***определенного спектра и уровня*** для управления поведением рыб на промысле во многих разработках научно и методически недостаточно обосновано.

Частотные диапазоны спектра излучаемых звуков и слуховой чувствительности рыб — объектов промысла зачастую просто не совпадали, что, естественно, напрямую сказывалось на их эффективности. В других разработках главным критерием значимости и, соответственно, эффективности стимула считалось то, слышит рыба звук или нет. Например, Goetz с соавторами (2001) не нашли значимого эффекта при попытке использования тонального сигнала в диапазоне 200–300 Гц для изменения распределения молоди лососей в шлюзе (диапазон слуха 30–380 Гц, Hawkins, Johnstone, 1978) и заключили, что низкочастотный звук неэффективен для управления поведением лососей.

Отсутствие стабильной реакции рыб при подобном подходе объясняется тем, что не была обоснована, ни биологически, ни физически, спектрально-энергетическая и временная структуры предъявляемых сигналов. Чтобы на фоне большого числа внешних

раздражителей стать ключевым, т.е. вызвать у рыб адекватную двигательную реакцию, акустический стимул должен иметь определенное, удовлетворяющее внутренние потребности организма, биофизическое содержание.

В другом эксперименте сигналы в том же частотном диапазоне, но с более сложной спектрально-временной структурой, активно влияли на поведение и распределение лососей (Kuznetsov, Kuznetsov, 2012).

В зависимости от биофизического содержания (структуры) стимула, двигательные реакции рыб проявляются стремлением покинуть опасную зону (воспроизведение или имитация звуков хищников) или приблизиться к источнику (воспроизведение или имитация собственных сигналов рыб) (Протасов, 1965, 1978; Кузнецов, 2007). Реакции гидробионтов на биологические сигналы более стабильны, направлены и избирательны, чем на звуки технического происхождения. Примеров, подтверждающих сигнальное (информационное) значение для рыб стимулов определенного спектрально-энергетического и временного состава, достаточно много в литературе.

В одном из таких экспериментов (Doksæter et al., 2009) сельди предъявляли сигналы низкочастотного военного гидролокатора частотой 1–2 и 6–7 кГц и звуки дельфинов-косаток, производимые при нападении на рыб (рис. 1). Звуки кормящихся косаток воспроизводились через подводный излучатель, буксируемый на глубине 27 м. Частотные диапазоны звуков дельфинов-косаток и сигналов военного гидролокатора находятся в пределах слуха сельдевых, а также имеют определенное сходство по характеру модуляции частоты и уровню сигналов (Van Opzeeland et al., 2005). Поэтому ожидалось, что работа гидролокатора вызовет у сельди реакцию избегания, аналогичную оборонительной реакции этих рыб на присутствие хищника, что и было проверено в ходе эксперимента.

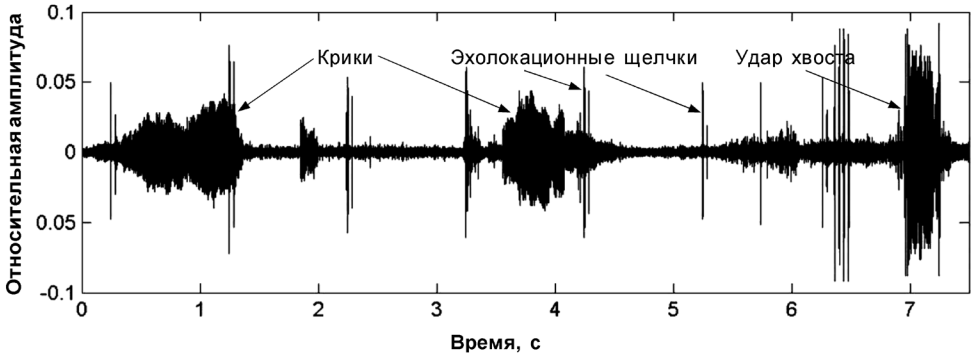

Рис. 1. Амплитудно-временная характеристика звуков питающихся косаток (Doksæter et al., 2009)

Fig. 1. Amplitude-time characteristic for sounds of feeding killer whales (Doksæter et al., 2009)

Результаты экспериментов показали отсутствие у зимующей сельди реакции избегания на сигналы гидролокатора. В противоположность этому сигналы питающихся дельфинов-косаток вызывали горизонтальные и вертикальные перемещения (заглубление) сельди, демонстрируя реакцию избегания на расстояниях до 1500 м от источника. Таким образом, было доказано (уровень значимости $p = 0{,}016$), что рыбы способны отличить звуки дельфина-косатки от сигналов гидролокатора на той же частоте, т.е. звуки биологического происхождения от звуков технического происхождения. Это демонстрирует информационное (сигнальное) значение для зимующей сельди звуков косатки, которые сопровождают межвидовые отношения этих животных и обеспечивают выполнение жизненно важных поведенческих актов. В данном случае для сельди это успешное избегание хищника, а для дельфинов и косаток, как будет показано ниже, инструмент для эффективной охоты на этих рыб.

Наиболее часто для генерации звуков под водой используются электроакустические устройства. Излучатели и антенны на пьезокерамической основе традиционны в промысловой гидроакустике. Разработки в этой области связаны в основном с метода-

ми эхолокации и ориентированы на создание соответствующей океанографической и рыбопромысловой гидроакустической аппаратуры, в частности приемо-излучающих антенн для приборов контроля орудий лова и наблюдения за распределением рыб. И это является ***третьей причиной*** низкой эффективности применения звуковых полей для управления движением рыб в рыболовстве.

Недостатком электроакустических преобразователей в данном случае является то, что такие устройства не обеспечивают широкополосность спектра излучаемых ими звуков, характерную для биологических сигналов рыб и других морских животных. Из-за резонансных свойств электроакустических преобразователей устройства, созданные на их основе, оказываются малоэффективными для воспроизводства биосигналов, особенно в низкочастотной области спектра ниже 1 кГц, соответствующей области слуха большинства промысловых рыб и беспозвоночных. Существует проблема «раскачки» излучателей электродинамического типа на этих частотах из-за реактивной части сопротивления среды, в ближней зоне определяемой присоединенной массой воды (Исакович, 1973). Практически все подводные излучатели электродинамического типа имеют «завал» на низких звуковых частотах, т.е. эффективность излучения на частотах ниже 200–500 Гц резко снижается (http://www.lubell.com). Низкочастотный резонанс и равномерная частотная характеристика преобразователя из пьезокерамики также могут быть достигнуты только при больших габаритах активного элемента излучателя, что затрудняет его использование на промысле и, кроме того, предполагает высокую стоимость и электропотребление таких устройств.

Существующие в настоящее время способы акустического воздействия для привлечения рыб к источнику звука базируются в основном на воспроизведении (имитации) звуков питания или движения объектов питания этих рыб с помощью электроакустических и механоакустических устройств, например разнообразных акустических рыболовных приманок (за рубежом «Fish Attractant Sound System»), которые можно найти на различных сайтах (https://www.hydrowave.com/, http://www.biosonix.com/, http://www.fishmagnet.ru/) и в ряде патентов (Пат. № 5883858 US, 1999; Пат. № 7333395 US, 2008; Пат. № 8792306 US, 2014). Практически все эти портативные приборы и устройства с электроакустическим преобразованием энергии, как уже упоминалось, малоэффективны на низких частотах и пригодны (судя по отзывам) только для локального приманивания рыб в любительском рыболовстве в комплексе с другими физическими раздражителями (свет, вибрации, электрические поля).

Из разработанных для промышленного рыболовства приборов в отечественной литературе упоминаются используемые также в сейсморазведке пневматические излучатели взрывного типа для генерирования под водой мощных низкочастотных импульсов и волн смещений с целью локального отпугивания рыб и серия устройств — ультразвуковых акустических концентраторов рыб для интенсификации тралового промысла, все основанные на принципе энергетического воздействия на рыб. Звуковое поле излучателя «Пневмопушка» вызывает у гидробионтов болевые и другие неприятные ощущения в ближней от излучателя зоне, и они стремятся покинуть опасное место (Кручинин, 2006). Устройство акустического концентратора представляет собой узконаправленный акустический излучатель, буксируемый за траловым мешком, с электропитанием за счет движения трала от встроенной гидротурбины (Кудрявцев, 2003). При достаточной мощности излучателя озвученное пространство в форме конической поверхности представляет собой преграду, препятствующую выходу рыбы из этой зоны, что позволяет, по мнению В.И. Кудрявцева (2003), концентрировать рыбу с большого объема водного пространства перед устьевой частью трала. Но остается много вопросов по влиянию высокочастотных акустических колебаний на поведение рыб, поскольку большинство видов рыб либо вообще не воспринимают ультразвуковые частоты, либо должны облучаться ультразвуком очень высокой интенсивности (Astrup, Møhl, 1993; Mann et al., 2002; Schack et al., 2008). При этом чем выше частота звука, тем больше его затухание, что предполагает невысокую дальность действия ультразвуковых акустических концентраторов рыб в условиях императивного влияния шумового поля судна и орудия лова.

В Японии для привлечения рыб в зону облова до сих пор используют устройства (fish attraction device) «donburi», или «boko», традиционно выполненные в виде конуса из свинца на длинной веревке (Yan et al., 2010). Бросая «donburi» в воду со стоящего на якоре судна, формируют колонну воздушных пузырей и производят акустические сигналы, которые эффективно привлекают рыб. Кроме этого, в Японии освоен метод использования звука в рыбоводных хозяйствах. Сущность такого метода состоит в выработке у рыб условного пищевого рефлекса на индифферентный звуковой сигнал в области слуха, подкрепляемый подачей корма. По мере достижения рыбами товарного веса производят их привлечение данными акустическими стимулами к месту облова. Эксперименты показали, что с помощью звуковых сигналов можно также перемещать рыб на расстояния до 3000 м.

Уже давно известен и используется японскими и новозеландскими рыбаками способ удебного лова тунцов и других хищных рыб. С помощью специальных установок, разбрызгивающих на поверхности моря струи воды, они создают звуковую имитацию стай мелких рыб (сардины, анчоуса), преследуемых хищниками. Привлеченные этими звуками тунцы бросаются к месту падения капель, где их ловят на удебные снасти (Протасов, 1978).

В рыболовстве многих стран широко распространены и издавна используются для концентрации рыбы (главным образом тунца) устройства Fish Aggregating Device. Оно обычно представляет собой плот или другое тело, имеющее положительную плавучесть и стоящее с помощью фала или цепи на якоре или свободно дрейфующее (http://www.fao.org/fishery/equipment/fad). Показано, что максимальный уровень звукового давления шума, производимого этим устройством, находится в пределах диапазона слухового восприятия рыб (Babaran et al., 2008).

Есть сведения о попытках акустического противодействия косаткам при ярусном и сетном промысле палтуса, трески и других ценных видов рыб. Существует проблема «нахлебничества» некоторых видов морских млекопитающих, в частности косаток, при промышленном рыболовстве, которая в последние годы коснулась и российских рыбаков (Кручинин, 2010; Корнев и др., 2014). Косатки обладают совершенной и адаптированной к водной среде системой слуховой рецепции и пространственной ориентации, позволяющей им контролировать акустическую обстановку на обширных акваториях. Характерные гидроакустические шумы, излучаемые судном с работающим устройством выборки снастей, привлекают этих хищных китообразных, они подходят к судну и полностью или частично объедают улов (Visser, 2000).

Имеется опыт использования гидроакустических излучателей высокой мощности (180–185 дБ относительно 1 мкПа/1 м) на основе пьезокерамики в качестве средств энергетического воздействия для отпугивания косаток от выбираемых орудий лова (Кручинин, 2010). В работах Института проблем морских технологий (ДВО РАН, г. Владивосток) использовались излучатели, создающие на частоте около 7 кГц уровни акустического давления 45,0 кПа (213 дБ/1 мкПа/1 м) в горизонтальном направлении и 70,4 кПа (217 дБ/1 мкПа/1 м) в вертикальном направлении, что, по предположению разработчиков, с учетом потерь при распространении звука до ярусной линии должно вызывать уход китов за пределы зоны силового (энергетического) воздействия (Ларионов, Матвиенко, 2006). Однако эксперименты показали, что применение высокоинтенсивных акустических стимулов не дает гарантированного ухода этих животных из облучаемой зоны. Косатки отличаются высокой приспособляемостью к условиям среды, что обеспечивает исключительную эффективность их охоты. Любое внешнее воздействие без информационного подкрепления приводит к быстрой адаптации к стимулу или изменению поведенческой стратегии этих морских хищников, не имеющих в природе естественных врагов. Разработка технических средств, генерирующих уровни звука в точке нахождения хищника еще большей мощности, в 220–230 дБ (свыше 100 кПа), соответствующие болевому порогу косатки и вызывающие их немедленный уход, по мнению Ю.Г. Ларионова и Ю.В. Матвиенко (2006), представляется весьма проблематичной для рыболовного судна с точки зрения их вероятных массогабаритных характеристик и потребляемой мощности.

Норвежская фирма MUSTAD Longline совместно с SaveWave (Голландия) для борьбы с косатками разработала серию приборов «Orca Sphere», «Orca Saver» (http://mustadautoline.com/products/orcas_saver/). Приборы излучают импульсные сигналы различной длительности и периода следования, чем создают помеху эхолоцированию косатки. Но положительный результат они имели только на первых этапах работ (Корнев и др., 2014), поскольку эти животные обладают весьма совершенным гидролокатором, способным гибко «обходить» помехи в широком диапазоне частот и перестраивать параметры локационных сигналов биологического сонара в зависимости от акустических условий среды (Иванов, 2004). Применение акустического манипулятора сигналов тревог морских млекопитающих «АИСТ-2» при промысле палтуса в Охотском море также было малоэффективно (Корнев и др., 2014).

Более перспективно, на наш взгляд, не энергетическое воздействие на косаток, а дезориентация этих хищников путем создания акустического звукопоглощающего экрана и маскировки гидроакустического поля судна, например, под биошумовое поле других гидробионтов, не являющихся объектами питания косаток. Таким способом можно добиться ослабления условного рефлекса косаток на характерный спектр шума работающей выборочной лебедки. Дополнительно можно отвлечь этих животных от ярусоловного судна излучением как собственно шумов ярусовыборочной лебедки, так и других сигналов, привлекательных для косаток, например, их собственных частотно-модулированных сигналов, излучаемых во время охоты на рыб, а также сигналов этих рыб.

Заканчивают список применяемых в настоящее время способов звукового воздействия на рыб акустические и гидродинамические барьеры для защиты рыб на водозаборах различного назначения, создаваемые с использованием разнообразных пневматических и электронных звуковых источников (Popper, Schilt, 2008).

Как видно, существующее состояние разработки акустических способов и устройств для управления поведением морских биологических объектов и их использование в рыболовстве нельзя считать удовлетворительным. Только на рубеже 20–21-го веков ведущие зарубежные специалисты в области биогидроакустики пришли к пониманию того, что слишком мало фактически известно о пригодности различных сигналов для управления поведением рыб (Popper, Carlson, 1998; Popper, Schilt, 2008). В результате ими было сделано заключение, что эта работа не может быть сделана только учеными-биологами, или учеными-акустиками, или инженерами-конструкторами. Требуются междисциплинарная интеграция и комплексная направленность исследований по определению и моделированию наиболее эффективных стимулов, вызывающих врожденные безусловнорефлекторные реакции у рыб при различных состояниях объекта, в том числе в условиях промысла.

Вместе с тем масштабные работы по комплексному изучению феномена поведения рыб в акустических полях в нашей стране были начаты еще в 70-е гг. прошлого века в ТИНРО в рамках выполнения Программы «Мировой океан» (раздел «Гидробионика»), финансируемой Госкомитетом СМ СССР по науке и технике. Была создана лаборатория промысловой биоакустики, а к разработкам привлечены специалисты смежных профессий из других организаций. Понимая, что обоснование параметров эффективных акустических стимулов и разработка соответствующих средств воздействия на рыб представляют собой достаточно сложную задачу, которую невозможно решить на традиционной методической основе, руководитель этих работ Ю.А. Кузнецов (1975, 1985) предложил системный принцип организации биоакустических исследований. За основу были взяты работы В.Р. Протасова (1965, 1978), Е.В. Шишковой (1977), В.Н. Мельникова (1973, 1975), Б.П. Мантейфеля (1967), Морская биоакустика (1969), Tavolga (1971), Б.П. Мантейфеля с соавторами (1980) и других исследователей, которые подвели научную базу под феноменологию акустического и двигательного поведения рыб. Были применены новые методические подходы, а именно комплексная постановка исследований, согласно которой (рис. 2), помимо решения чисто биоакустических задач (акустическая активность, характеристики сигналов, слуховые способности гидроби-

онтов), проводились исследования морфологии и механизмов генерации сигналов, исследования в области гидробионического и физического моделирования органов звукообразования рыб и хищных китообразных, исследования, а также экспериментальные исследования электрофизиологических и двигательных реакций морских животных в акустических полях биологического и индустриального происхождения (Кузнецов, 1985).

Рис. 2. Схема организации биоакустических исследований и разработки акустических систем для управления поведением рыб в процессе лова

Fig. 2. Scheme of bioacoustic studies and development of acoustic systems for control of fish behaviour in the process of fishing

В результате этих работ к середине 1980-х гг. удалось создать теоретическую базу для разработок в области промысловой гидробиоакустики и гидробионики. Были исследованы слуховые способности некоторых дальневосточных рыб, их реакции на акустические стимулы различного спектрально-энергетического и временного состава. Выявлены внутренние и внешние мотивы и механизмы формирования поведения хищных китообразных и рыб, определяющие звуковые эмоции контактирующих гидробионтов в стрессовой ситуации (нападение хищников, питание, нерест и т.д.). Разработаны первые устройства, имитирующие сигналы дельфинов и рыб.

Известные события последующих лет в экономике и управлении отраслью остановили процесс создания методов и средств дистанционного управления поведением рыб. В 1990-е гг. в связи с переходом флота в частные руки и сокращением государ-

ственного финансирования отрасли широкомасштабные работы в данном направлении были прекращены, хотя отдельные исследования и разработки акустических устройств для управления поведением рыб и интенсификации их промысла были продолжены в Дальрыбвтузе по хоздоговорам с АКИН, ГПО «Дальрыба», ТУРНИФ, ВБТРФ. В частности, исследованы особенности акустической сигнализации и характеристики сигналов ряда стайных промысловых рыб, выявлены стереотипы акустического поведения водных животных и параметры акустических стимулов для дистанционного воздействия на рыб. Исследованы органы и механизмы звукообразования у открытопузырных рыб и дельфинов, выполнено их физическое и техническое моделирование. Разработаны макеты пневмоакустических устройств, имитирующих биологические сигналы хищных китообразных и открытопузырных рыб различного размерного (видового) состава и технологии их использования в условиях промысла (Кузнецов, 1996, 2007, 2009, 2010a; Kuznetsov, Kuznetsov, 2012).

В области промысловой биогидроакустики и использования звуковых полей для дистанционного управления поведением рыб на промысле в те годы мы на несколько ступеней опережали зарубежный опыт. Собственно, и сейчас мало что изменилось. Работ, посвященных изучению акустического поведения хищных китообразных и рыб, достаточно много в литературе, особенно с развитием в последние годы инструментальных методов и средств наблюдений и компьютерных технологий обработки информации, однако возможности их практического использования для дистанционного воздействия на гидробионтов только обсуждаются, не говоря уже о попытках создания и использования технических средств, имитирующих сигналы хищных китообразных и рыб в рыболовстве. Возможно, этому способствовала некоторая «закрытость» проводимых в те годы биоакустических исследований и, особенно, разработок гидроакустических средств. Это подтверждается обзорами ведущих зарубежных специалистов в области биогидроакустики, судя по которым, об этих исследованиях и разработках им неизвестно (Popper, Schilt, 2008; Yan et al., 2010).

Ниже приводятся основные результаты выполненных в этой области исследований, многие из которых и по сей день не потеряли новизны, а в условиях перехода от сырьевой к инновационно-технологической стратегии развития рыбохозяйственного комплекса страны и необходимости импортозамещения рыбопромыслового оборудования приобретают все большую актуальность и вызывают интерес у рыбодобывающих предприятий.

Слуховые способности рыб. Слух рыб и некоторых промысловых беспозвоночных описан в ряде статей и обзоров (Hawkins, 1981; Fay, Popper, 1999; Popper et al., 2003; Kasumyan, 2005; Komak et al., 2005; Кузнецов, Кузнецов, 2007; Hu et al., 2009). В России исследования слуха рыб из-за отсутствия государственного финансирования, к сожалению, не проводятся уже давно. Последние работы по изучению слуховых способностей гидробионтов были выполнены в 80-е гг. прошлого века на полигоне ТИНРО в зал. Петра Великого, где определены слуховые способности 9 видов дальневосточных промысловых рыб (Сорокин, 1984). За рубежом интерес к изучению слуховых способностей морских животных сохраняется и в настоящее время (Popper et al., 2003; Fay, 2005; Fish Bioacoustics, 2008). Этот интерес поддерживается возможностью негативного влияния источников антропогенного шума на морскую биоту, например при сейсморазведке, строительстве причалов и др.

Исследователи слуха рыб указывают на широкую вариацию пороговых характеристик слуховой системы, что связано с морфологическими особенностями органов восприятия различных видов рыб. Ранее (Кузнецов, 2011) нами обобщены спектральные и пороговые характеристики слуховой функции основных промысловых видов рыб. Диапазон воспринимаемых частот составляет у различных рыб от 20 Гц до 2 кГц, реже — до 4–5 кГц с наилучшей чувствительностью в полосе частот до 1 кГц (Hawkins, 1981; Сорокин, 1984; Fay, Popper, 1999; Popper et al., 2003). Некоторые виды рыб способны обнаруживать еще более высокие частоты (>10 кГц) и ультразвук высокой интенсивности (Astrup, Møhl, 1993; Mann et al., 2002).

Наличие у рыб плавательного пузыря (ПП) значительно расширяет воспринимаемый частотный диапазон, трансформируя волны давления более высокой частоты в низкочастотные колебания, воспринимаемые рецепторами внутреннего уха (Протасов, 1978). При этом очевидно, что в большей степени ПП играет роль в звуковой рецепции, если он соединен с лабиринтом с помощью специализированных структур. Например, Clupeidae, такие как атлантическая и тихоокеанская сельди, могут обнаружить частоты до 4 кГц (Enger, 1967; Сорокин, 1984). Это связано с тем, что плавательный пузырь сельдевых имеет прямой контакт с внутренним ухом с помощью воздушных протоков, передающих колебания от ПП к лабиринту (Denton, Blaxter, 1976). Для рыб без специализированной связи ПП с внутренним ухом характерна значительная вариация в ширине воспринимаемого диапазона и области максимальной чувствительности. В целом диапазон воспринимаемых частот у рыб этой группы у́же, а слуховые пороги, как правило, выше (Протасов, 1965; Hawkins, 1981).

В последние годы было доказано, что направленным слухом в диапазоне частот от 20 до 1500 Гц обладают многие головоногие, в частности осьминоги, каракатицы и некоторые виды кальмаров (Komak et al., 2005; Hu et al., 2009). Рецептором, воспринимающим кинетические компоненты звуковой волны в дальнем акустическом поле, служат статоцисты (Kaifu et al., 2008). Эти рецепторы равновесия головоногих состоят из комплексов статолит-макула, помещенных в эндолимфу, заполняющую полость (камеру) статоциста, по аналогии с отолитовыми органами рыб (Young, 1989). Результаты исследований (Young, 1989) подтвердили, что статоцисты играют ту же роль в рецепции головоногих, что и система внутреннего уха у рыб.

Акустическая активность и характеристики сигналов рыб. Наиболее хорошо изучено акустическое поведение парных рыб и групп рыб, ведущих семейно-территориальный образ жизни (Zelick et al., 1999; Ramcharitar et al., 2006). Данные о суточной акустической активности стайных промысловых рыб: кеты, горбуши, тихоокеанской сельди, дальневосточной сардины, японского анчоуса и др. — получены сравнительно недавно (Кузнецов, 2007, 2009). Как показали наблюдения, в распределении звуков этих рыб существует определенная цикличность. Несмотря на то что всплески активности иногда наблюдаются днем, основная масса звуков у всех исследованных рыб приходится на сумеречно-ночное время. У лососей наблюдается дифазный ритм акустической активности с подъемом в утренние и вечерние часы. У сельдевых отмечается монофазный тип суточного распределения звуков в ночные часы (рис. 3). Полученные данные явно указывают на связь интенсивности звучания рыб с определенным периодом времени суток, которому соответствует определенное биологическое состояние рыб.

Сделан вывод, что при смене дня и ночи (или других условиях угнетения зрительного восприятия) происходит усиление функции слуховых органов (рецепторов), обеспечивающих поддержание стайного контакта и, как следствие, существенное увеличение акустической активности рыб. 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 при отсутствии их зрительного восприятия (когда расстояние между соседними стаями больше зоны видимости этих рыб).

На рис. 4 представлены обобщенные спектрально-энергетические характеристики звуковых сигналов рыб. Спектры сигналов имеют сходную форму и сосредоточены в двух определенных поддиапазонах (интервалах) частот, соответственно каждому виду рыб. На динамических спектрах наблюдается смещение частотных составляющих и их интенсивности в выделенных поддиапазонах от начала к концу сигнала. Установлена зависимость спектрального состава и уровня излучаемых сигналов от размеров (вида) звучащего объекта (смещение спектральной энергии в область высших частот и снижение уровня сигналов с уменьшением размера рыб).

Кроме этого, выявлена характерная импульсная структура сигналов с плавным нарастанием и экспоненциальным спадом амплитуды в импульсах, а также выраженная

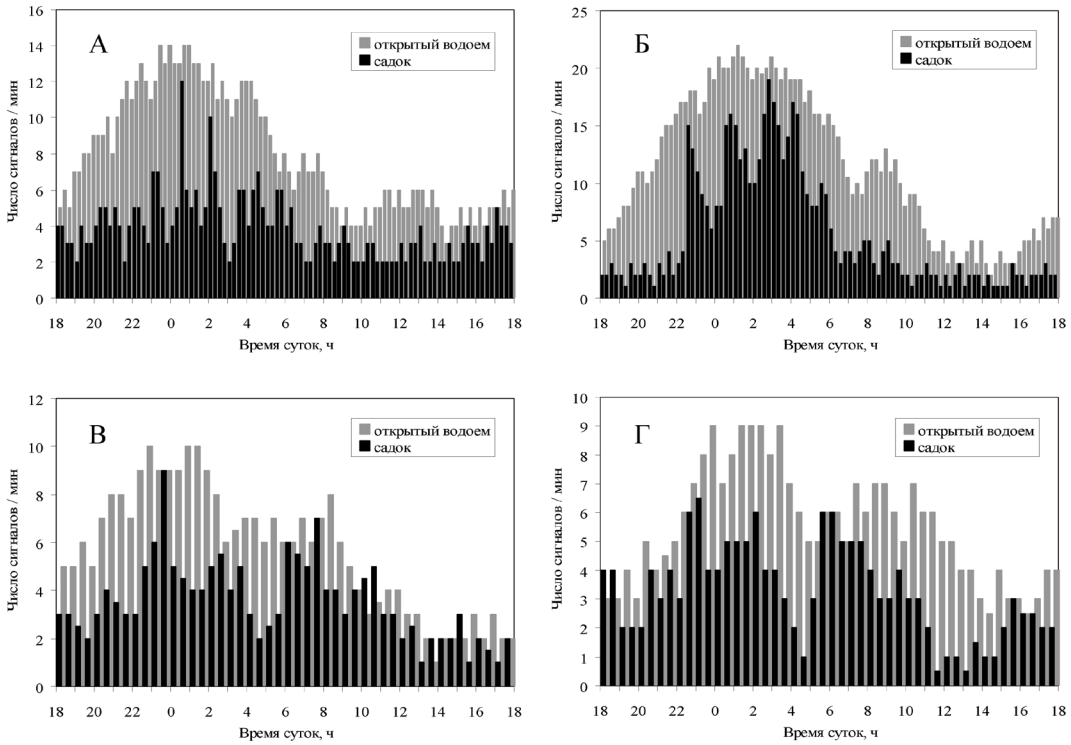

Рис. 3. Интенсивность звучания рыб в течение суток: **А** — сельдь; **Б** — сардина; **В** — горбуша; **Г** — кета

Fig. 3. Diurnal intensity of fish sounding: **А** — pacific herring; **Б** — sardine; **В** — pink salmon; **Г** — chum salmon

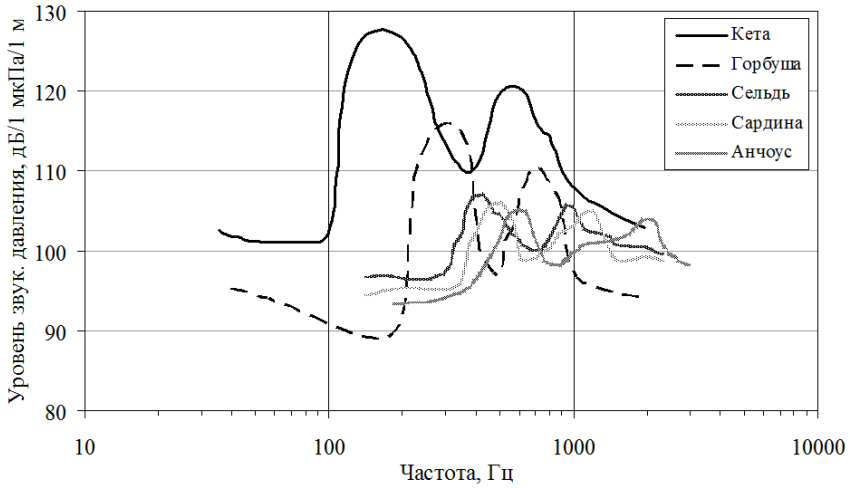

Рис. 4. Обобщенные спектрально-энергетические характеристики сигналов рыб: кеты *Oncorhynchus keta*; горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*; тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*; дальневосточной сардины *Sardinops melanosticta* и японского анчоуса *Engraulis japonicus*

Fig. 4. Generalized spectral-power characteristics of fish acoustic signals: *Кета* — chum salmon *Oncorhynchus keta*; *Горбуша* — pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*; *Сельдь* — pacific herring *Clupea pallasii*; *Сардина* — japanese sardine *Sardinops melanosticta*; *Анчоус* — japanese anchovy *Engraulis japonicus*

амплитудная и частотная модуляции сигналов в зависимости от размеров (вида) рыб. Необходимо также указать на низкочастотный характер колебаний (до 2000 Гц) в импульсах с выраженными частотными составляющими в соответствующих зонах спектра и высокие уровни звукового давления на доминирующих частотах (до 8 Па/1 м у кеты).

Акустические колебания с такими параметрами у рыб может излучать в воде только воздушная полость, возбуждаемая на резонансной частоте собственных колебаний. Наличие частотной модуляции во время излучения сигнала означает изменение размера (объема) воздушной полости в процессе образования звука. Данные экспериментальных исследований сигналов рыб хорошо согласуются с результатами расчетов резонансных частот ПП у исследуемых открытопузырных рыб (Кузнецов, 2007, 2010б). Вычисленные значения собственных колебаний ПП соответствуют первому частотному поддиапазону с максимальной энергией спектра сигналов рыб (рис. 4), что подтверждает прямое участие ПП в звукообразовании.

Механизмы генерации сигналов рыб. Существует несколько механизмов, или способов, генерации рыбами звуков. Стридуляционный (или фрикционный) механизм предполагает участие в производстве звуков подвижных костных элементов рыб (зубов, костей черепа, челюстного и жаберного аппарата, плавников, позвонков) за счет их трения. Звуки, возникающие при плавании рыб, называются гидродинамическими. Значительно реже встречаются струнный, кавитационный, ударный и другие механизмы звукогенерации у рыб (Kasumyan, 2008).

Механизмы звукообразования рыб с использованием ПП исследованы в ряде работ (Tavolga, 1971; Demski et al., 1973; Kaatz, 2002; Parmentier et al., 2006; Кузнецов, 2007, 2009; Kasumyan, 2008). Различие в строении ПП и связанных с ним структур у различных рыб обусловливает значительное разнообразие издаваемых ими звуков. Наиболее хорошо изучены механизмы образования звуков ПП, возбуждаемого с помощью специальных звуковых или барабанных мышц, либо прикрепленных непосредственно к пузырю и к одной из прилегающих структур, либо являющихся частью ПП (собственные или внутренние барабанные мышцы). Общим для них является то, что сокращения звуковых мышц изменяют объем ПП и давление в нем и, таким образом, вся поверхность ПП пульсирует, создавая в воде звуки различной частоты и интенсивности.

Другим известным способом генерации звуков при участии ПП является пневматический. Данный механизм генерации звуков присущ открытопузырным рыбам, имеющим связь ПП с внешней средой, и некоторым закрытопузырным рыбам, ПП которых имеет несколько камер. В число открытопузырных рыб входят такие массовые промысловые виды, как сельди (Clupeidae) и лососи (Salmonidae). ПП у лососей и сельдей не имеет специализированных мышечных структур для производства звуков. Вместе с тем эти открытопузырные рыбы имеют упругие воздушные протоки и сфинктерные образования с развитой мускулатурой для периодического сообщения ПП с внешней средой: ductus pneumaticus — у лососей и ostium genitale и ductus pneumaticus — у сельдевых (Дородных, 1975; Кузнецов, 2009).

При прохождении воздуха по каналу протока упругие стенки протока и мышцы сфинктера модулируют воздушный поток с частотой, определяемой сечением канала и скоростью прохождения потока. Возникающие при этом колебания (вибрации) стенок протока передаются через ткани рыбы наружу с малыми потерями, а на спектре сигнала наблюдается увеличение уровня звукового давления на частоте модуляции (второй характерный поддиапазон, рис. 4). Чем меньше размер рыб, тем меньше сечение протока и выше частота создаваемого им звука. Одновременно мышечные колебания, модулирующие воздушный поток, создают периодические изменения давления (пульсации) воздуха в плавательном пузыре, которые вызывают собственные колебания ПП на частоте, соответствующей его резонансным размерам и давлению воздуха в нем (первый частотный поддиапазон спектра).

Сдвиг доминирующих частот (девиация частоты) первого и (или) второго поддиапазона в сторону увеличения или уменьшения определяется тем, что давление воздуха в ПП (и его объем) зависит от степени сжатия (ослабления) запирающих мышц сфинктера и поэтому в процессе излучения может быть различным. Теми же факторами определяются сечение канала и скорость истечения воздуха из него. Изменение этих параметров от начала к концу сигнала изменяет частоту собственных колебаний ПП (первый частотный поддипазон) и частоту модуляции воздушного потока (второй под-

диапазон), что обусловливает смещение частотных составляющих в соответствующих зонах спектра (Кузнецов, 2009).

Сигнальное значение звуков. Звуки рыб подразделяются на две группы: излучаемые при помощи специальных органов (сигналы 1-го порядка) и сопутствующие, сопровождающие различные поведенческие акты — питание, движение и др. (сигналы 2-го порядка) (Протасов, 1965, 1978). По другой классификации (Kasumyan, 2008) звуки рыб делятся на неспециализированные, которые возникают в процессе жизнедеятельности непроизвольно, и специализированные, излучаемые преднамеренно в связи с определенным поведением этих животных.

К сигналам 2-го порядка (по другой классификации «механические», или неспециализированные, звуки) относятся звуки питания и движения рыб, т.е. большинство стридуляционных, и гидродинамические сигналы (Протасов, 1965). Неспециализированные, или сопутствующие, звуки издают все без исключения морские животные, но их эффективность в качестве стимулов для привлечения или отпугивания рыб на разных стадиях онтогенеза существенно варьирует. При определенных состояниях объектов, например во время нагула или в отношениях хищник-жертва, неспециализированные звуки (стридуляционные или гидродинамические) могут быть привлекательными для других рыб и хищников, т.е. приобретают сигнальное значение. При многократном воспроизведении, например, звуков питания без подкрепления реакция движения на источник ослабевает и наступает адаптация. В период нереста такие сигналы вообще не будут воздействовать на рыб. Это свидетельствует об условно-рефлекторной природе реакции рыб на сигналы 2-го порядка.

Звуки, издаваемые рыбами при помощи специальных органов (сигналы 1-го порядка, или специализированные сигналы), называют еще «голосовыми» реакциями (Протасов, 1965). «Голосовые» реакции рыб, так же как и органы их образования, являются видовыми свойствами объектов. Такие сигналы служат для внутривидовой связи и по своему участию в сигнализации являются безусловными раздражителями, запускающими наследственные программы поведения и вызывающими у рыб адекватные двигательные реакции (Протасов, 1965).

Результаты исследований показали, что подавляющее большинство звуков, составляющих акустический фон стайных открытопузырных рыб в течение суток, производится с помощью ПП и сфинктерных образований, связывающих ПП с внешней средой (Кузнецов, 2007). Сельди и лососи излучают эти звуки не только в открытом море, но и в мелком заливе или в садке, где возможности их вертикальных перемещений и, соответственно, изменения гидростатического давления сильно ограничены (Wilson et al., 2004; Кузнецов, 2007). Причем если другие звуки (разнообразные по форме и спектру щелчки, треск и стуки), имеющие стридуляционное происхождение, обнаруживаются в основном в периоды активного движения и питания этих рыб, то сигналы, создаваемые пневматическим способом, стереотипны, т.е. имеют определенную спектрально-энергетическую и временную структуру (рис. 4) и присутствуют практически на всех стадиях развития открытопузырных рыб. Установлено также, что генерация пневматических сигналов существенно усиливается в сумеречное и ночное время суток, когда зрительный контакт между особями ослабевает или отсутствует вовсе.

Все это указывает на то, что звуки, излучаемые при помощи ПП и определяющие акустическое поведение открытопузырных рыб, являются сигналами 1-го порядка, сопровождающими процессы стаеобразования и сигнализации между особями в стае. Очевидно, что их излучение в среду должно вызывать стереотипно проявляющуюся поведенческую реакцию движения к источнику звука других особей данного вида.

Сигнальное значение этих звуков косвенно подтверждает сходство частотных диапазонов излучаемых и воспринимаемых рыбами частот. В области максимальной чувствительности рыбы способны отчетливо воспринимать звуковые колебания ПП, что, очевидно, связано с одновременным участием этого органа в звуковой рецепции и в звукообразовании у рыб.

Акустическое поведение хищных китообразных. Возможностями акустической рецепции и звукогенерации стайных рыб в процессе эволюции не могли не воспользоваться хищные морские млекопитающие, питающиеся этими объектами.

Зубатые киты обладают совершенным звукоформирующим и слуховым аппаратом, позволяющим им генерировать и воспринимать в воде звуковые и ультразвуковые сигналы от десятков герц до сотен килогерц. Показано, что разнообразие формы и структуры акустических сигналов свидетельствует о высокой степени развития звукоформирующей и рецепторной систем хищных китообразных и их физиологической пластичности, связанной с необходимостью пространственной ориентации и добывания пищи при любых условиях внешней среды (Иванов, 2004). Изучение и моделирование механизмов поведения и ориентации китообразных является одним из основных направлений гидробионики (Константинов и др., 1978; Иванов, Степанов, 2011). В наших исследованиях изучение акустического поведения зубатых китов связано прежде всего с возможностью целенаправленного воздействия акустических сигналов дельфинов и других хищных китообразных на поведение рыб, учитывая высокую эффективность их охоты.

Наиболее исследованы эхолокационные импульсные сигналы, используемые зубатыми китами для пространственной ориентации, обнаружения подводных объектов и определения расстояния до цели, и разнообразные коммуникативные сигналы (в основном импульсные свисты и крики), издаваемые преимущественно для связи и координации особей в стае и общения друг с другом (Филатова, Шулежко, 2006). Анализ и обобщение полученных нами и имеющихся литературных данных позволили выявить основные стереотипы двигательного и акустического поведения некоторых зубатых китов, в частности дельфинов, во время охоты на рыб.

У дельфинов стайный способ охоты. Соответственно поведение стаи во время охоты подчинено одной цели — добыче рыбы с минимальными энергетическими затратами. Тактика охоты дельфинов сходна с поведением стаи волков при нападении на парнокопытных. Задача — сбить направленное движение жертв, закружить и уплотнить их в контролируемом хищниками кольце.

В охоте дельфинов, как известно, выделяются три фазы (Белькович и др., 1978): 1) поиск; 2) обнаружение; 3) поимка. Во время поиска рыбы (рис. 5, а) дельфины излучают в основном эхолокационные сигналы и короткие импульсно-свистовые сигналы длительностью 5–25 мс в диапазоне частот 8–16 кГц, используемые для коммуникации дельфинов в стае и недоступные слуху рыб. Исследования показали, что эти животные активно и целенаправленно перестраивают параметры локационных и коммуникативных сигналов в зависимости от дальности объекта поиска и уровня шумовых помех (Иванов, 2004).

При обнаружении косяка увеличивается частота повторения и длительность импульсно-свистовых сигналов (до 250 мс). Для распознавания объектов дельфины используют разнообразные акустические адаптации, которые могут проявляться в изменении как амплитуды и частоты следования эхолокационных сигналов, так и длительности и спектрального состава импульсов (Иванов, 2004).

Идентифицировав объект и оценив плотность и размеры косяка, хищники окружают его (рис. 5, б). В это время над другими сигналами начинают доминировать более протяженные свисты и крики. Длительность излучения сигналов увеличивается до 2 с и более, а основная энергия смещается в низкочастотную часть спектра (ниже 2 кГц), соответствующую области слухового восприятия объекта охоты дельфинов.

Скопление рыб, попавших в зону окружения дельфинов, сбивается в плотную массу в центре замкнутого круга, образуемого движущимися хищниками — охота по принципу «карусель» или «котел» (Белькович и др., 1978). Акустическое поле, создаваемое дельфинами, на слух воспринимается как сплошной пульсирующий визг и крик на фоне бульканья и шипения струй газа, вырывающихся из дыхала дельфинов (рис. 5, в). Создается впечатление, что животные искусственно генерируют какофонию звуков, чтобы дезориентировать добычу, поскольку по многочисленным исследованиям внутривидовой коммуникации дельфины признаются «уважительными собеседниками» (Казнадзей и др., 1976).

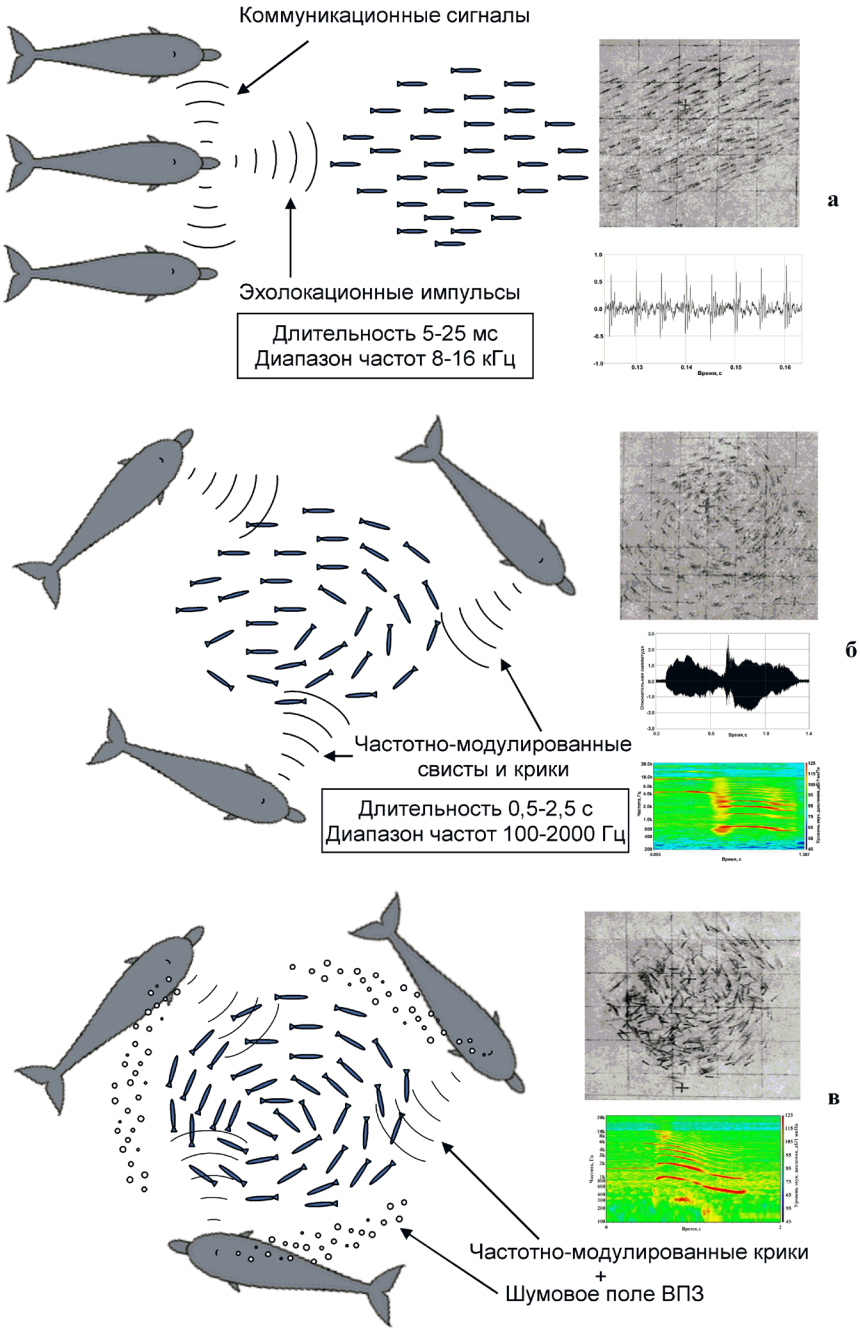

Рис. 5. Процесс охоты дельфинов
Fig. 5. Dolphins hunting

Акустический анализ фонограмм показал, что сигналы дельфинов во время охоты на рыб представляют собой сложные звуковые комплексы, содержащие импульсные частотно-модулированные и шумовые компоненты. Большинство из них имеют тональный и почти гармонический характер звука (основная частота и гармоники). Частота основного тона варьирует от 100 до 2000 Гц, а также может плавно меняться и «перескакивать» на другую частоту в пределах одного сигнала. Длительность сигналов — 0,5–2,5 с. Максимальное звуковое давление сигнала, приведенное к 1 м, может достигать 160–170 дБ/1 мкПа. Дополнительный шумовой фон на частотах ниже 200 Гц создают струи газа из дыхала дельфинов.

Формы сигналов разнообразны. Их продолжительность, подъем или спад амплитуды в начале, середине или в конце импульса свидетельствуют о возможном ситуационном влиянии на параметры сигналов взаимного положения хищников и гидрофона. Частотная модуляция (изменение частоты основного тона) и амплитудная модуляция сигнала, видимо, также являются стереотипами акустического поведения дельфинов, усиливающими эффективность удержания рыб в плотном кольце и препятствующими адаптации объекта. Низкочастотные составляющие шумового характера на частотах ниже 200 Гц, создаваемые струями газа, выбрасываемыми из дыхала дельфинов, по-видимому, тоже имеют немаловажное значение во время охоты, поскольку создают воздушно-пузырьковую завесу, которая является дополнительной звуковой и оптической преградой для рыб (Кузнецов, 1969).

Сконцентрировав косяк, дельфины удерживают его в течение длительного времени до полного насыщения. Схема нападения меняется в зависимости от количества дельфинов в стае и площади, занимаемой скоплением рыб (Кузнецов, 1979). Если скопление занимает большую площадь, стая дельфинов клином врезается в него, отделяет часть скопления, окружает и уплотняет его, продолжая круговые движения и излучая звуки по вышеприведенной схеме. При этом дельфины поочередно захватывают с периферии ослабленных рыб, уже неспособных создать бросковую скорость и менять направление движения в ограниченном пространстве.

Дельфины целенаправленно перенастраивают частотный диапазон излучаемых сигналов в область слухового восприятия рыб конкретного вида. Например, при нападении дельфинов на скопления скумбрии (диапазон слуха 63–2800 Гц) были зарегистрированы свистовые сигналы с изменяющейся основной частотой 1,5–2,5 кГц и широкополосными шумами ниже 1 кГц. В лимане р. Амур во время охоты дельфинов на лососей (диапазон слуха 30–380 Гц) доминируют частотно-модулированные крики с изменяющейся частотой основного тона в диапазоне 100 Гц–1,5 кГц. Наши выводы подтверждают данные исследований эхолокации дельфинов, согласно которым в «экстремальных» акустических условиях эти животные активно используют адаптивные возможности своего гидролокатора, что выражается в подстройке излучения под конкретную решаемую ими задачу (Иванов, 2004).

О стереотипности акустического поведения дельфинов во время охоты на рыб свидетельствуют результаты более поздних зарубежных исследований самых крупных представителей семейства дельфиновых — косаток *Orcinus orca*.

Типовой набор издаваемых косатками сигналов включает эхолокационные щелчки, свисты и импульсные крики (Ford, 1989). Однако во время охоты акустическое поведение косаток более динамично и допускает использование дополнительных приемов. Сначала стало известно, что косатки, как и другие дельфины, для концентрации рыб вблизи поверхности используют пузырьковую завесу (Similä, Ugarte, 1993). Затем выяснилось, что в процессе охоты исландские и норвежские дельфины-косатки дезориентируют сельдь ударами хвоста, вызывающими эффекты кавитации и создающими импульсные сигналы высокой интенсивности (186,0 ± 5,4 дБ/1 мкПа/1 м) вблизи рыб (Simon et al., 2005). И наконец, было установлено, что процесс кормления косаток сельдью сопровождается импульсными звуковыми сигналами, которые характеризуются нетипично низкой для внутривидовой коммуникации частотой (средняя частота: 683 ± 131 Гц), значительной продолжительностью (3,0 ± 1,1 с) и высокой интенсивностью (169–192 дБ/1 мкПа/1 м). Зарегистрированные сигналы (крики), как правило, предшествуют ударам хвоста дельфинов-косаток, т.е. до прямого контакта со скоплением рыб (Simon et al., 2006).

Известно, что диапазон слуховой чувствительности косатки составляет 2–80 кГц (Szymanski et al., 1999). На частотах ниже 2 кГц слуховые пороги косаток быстро растут, поэтому эти звуковые сигналы явно не подходят для их внутривидовой коммуникации. С другой стороны, основная частота криков косаток находится в диапазоне максимальной слуховой чувствительности сельдевых — объектов их питания (Кузнецов, 2011). Это означает, что сельди способны отчетливо воспринимать такие низкочастотные сигналы, а их излучение в момент охоты, как было показано выше, направлено на

концентрацию и удержание скоплений рыб в плотном состоянии. Высокая плотность скоплений сельди, видимо, увеличивает эффективность следующих за этими сигналами ударов хвоста косатки (Simon et al., 2006).

Воздушно-пузырьковую завесу, характерные низкочастотные крики и ударное воздействие при поимке рыб используют не только дельфины, но и другие китообразные. Киты горбачи *Megaptera novaeangliae* для захвата и удержания стайных объектов питания (сельди, мойвы и др.) в ограниченном пространстве формируют вокруг скопления вертикальное цилиндрическое кольцо пузырей (Jurasz, Jurasz, 1979; Wiley et al., 2011). По мере того как пузыри поднимаются вверх, киты всплывают внутри образовавшегося цилиндрического кольца к поверхности и поедают рыб (рис. 6). Обычно усатые киты питаются, двигаясь в толще воды и процеживая значительные ее объемы. Видимо, данный способ охоты при невысокой плотности кормовых объектов становится для этих китов малоэффективным. Кстати, траловый лов имеет принципиальное сходство с этим приемом и также имеет низкую результативность на разреженных скоплениях рыб. Известно, что воздушно-пузырьковая завеса является очень эффективной преградой для многих видов стайных рыб, ее использование ВПЗ в промышленном рыболовстве обсуждается уже давно (Кузнецов, 1969). Эволюция и здесь дает пищу для инженерных решений.

Рис. 6. Процесс охоты кита-горбача (www.nmfs.noaa.gov/pr/species/mammals/whales)
Fig. 6. Humpback whale hunting (www.nmfs.noaa.gov/pr/species/mammals/whales)

В процессе охоты на разных ее этапах — при создании пузырьковой завесы и при всплытии — киты-горбачи издают характерные низкочастотные крики. Длительность таких сигналов составляет 0,4–8,2 с (средняя 2,6 с). Основная частота варьирует от 360 до 988 Гц (средняя 553 Гц). Присутствует модуляция частоты в пределах одного сигнала (Cerchio, Dahlheim, 2001). Самое поразительное заключается в том, что эти крики очень сходны с вышеописанными у косатки и дельфинов. Это позволяет сделать вывод, что они стереотипны и цель их излучения у всех китов одна — уплотнение и удержание рыб в контролируемом этими хищниками пространстве.

Подобие между криками кита-горбача, косатки и дельфинов является примером приспособления (адаптации) акустического поведения и, соответственно, охотничьей стратегии разных видов китов к характеристикам слуховой системы рыб, облегчающего их поимку. Кроме того, косатки ослабляют подвижность сельди ударами хвоста, а киты-горбачи глушат рыбу, выбрасываясь над водой и складывая свою брюшную поверхность в виде рюмки. Это позволяет создавать мощную звуковую волну ударного

типа, за счет чего кит на короткое время парализует рыбу и более успешно поедает ее с поверхности. Известно также, что некоторые зубатые киты, например кашалоты, излучают звук взрывного характера на частотах ниже 50 Гц для глушения и обездвиживания объектов на глубине (Морская биоакустика, 1969).

Таким образом, хищные китообразные обладают специальными акустическими манипуляторами, генерирующими сигналы и шумы в широком диапазоне частот, адаптированные к слуховой системе рыб. Эти сигналы являются очень эффективным инструментом охоты зубатых китов, который они используют для дистанционного управления движением, концентрации и удержания добычи. По крайней мере три приема из акустического поведения китообразных (какофония криков и свистов в диапазоне слуха рыб, пузырьковая завеса и взрывные источники) могут быть применены для решения практических задач рыболовства и рыбозащиты.

Органы звукообразования зубатых китов. Единого мнения о механизме звукообразования хищных китообразных не существует (Филатова, Шулежко, 2006). В общем случае полагается, что за процесс излучения сигналов у зубатых китов ответственны верхние дыхательные пути — гортань и надчерепной носовой проход (Романенко, 1974б; Белькович, Дубровский, 1976; Константинов и др., 1978). Исходя из морфологического анализа наружного носового прохода дельфина предложена следующая физическая гипотеза формирования свистов и криков хищных китообразных во время охоты на рыб.

Надчерепной носовой проход у дельфинов представлен непарной соединительнотканной трубкой, которая начинается носовым отверстием (дыхалом), проходит между лобно-жировым утолщением и лобной костью и, дойдя до костных ноздрей, делится на правый и левый внутричерепной воздухоносный путь. В носовой проход открываются три пары воздухоносных назальных мешков, расположенных на разных уровнях (Магнер, Хоменко, 1975). В процессе излучения участвуют носовые мускульные пробки, цилиндрический участок носового прохода и упругая кожная перегородка, расположенная у входа в костные ноздри. При ослаблении носовой мускульной пробки струя воздуха из легких на выходе из костных ноздрей обтекает упругую перегородку с двух сторон и возбуждает ее. Непрерывное возбуждение обеспечивается неплотным закрытием дыхала, что, кстати, и приводит к появлению пузырьков воздуха в воде во время излучения сигналов. Кроме этого, воздух может аккумулироваться в развитой системе назальных мешков, т.е. сигнал не обязательно сопровождается выбросом воздуха в воду.

При обтекании перегородки потоком воздуха из-за разности скоростей потока в месте его непосредственного контакта с мембраной в более свободном слое по закону Бернулли возникает сила, тянущая мембрану (перегородку) к центру потока. При этом возникают две противоположные тенденции, состоящие в том, что одна сила вызывает смещение мембраны в одну сторону, а сила упругости самой мембраны — в другую. В совокупности с возникающими турбулентностями это вызывает вибрацию перегородки, подобно явлению флаттера. Вибрация имеет резонансный характер, причем частота резонанса зависит от скорости потока и давления воздуха, втекающего в носовой проход, регулируемых степенью сжатия носовой мускульной пробки и ресивера (легкие дельфина). Совершаемые перегородкой колебания вызывают изменения давления воздуха в носовом проходе, которые, в свою очередь, возбуждают резонансные гармоники полости носового прохода, ограниченной мускульными пробками, на собственной частоте. Мускульные пробки и мышечные структуры, окружающие носовой проход, позволяют регулировать объем и давление воздуха в широких пределах, что объясняет высокую степень варьируемости частотного диапазона и формы излучаемых дельфинами сигналов.

Физическое и техническое моделирование имитаторов звуков рыб и дельфинов. Вышеперечисленные тактические приемы и звуковые манипуляции, обнаруженные при охотничьем поведении дельфинов и других зубатых китов, нашли свое воплощение в некоторых технических устройствах. Например, использование китами для обездви-

живания добычи звуковой волны ударного (взрывного) характера. Именно сведения о природных стереотипах поведения китообразных в периоды близкого контакта, когда на рыб действует целый комплекс сильных раздражителей, таких как близкое положение косаток или дельфинов, какофония сигналов и шумов, создаваемых ими вокруг скопления, послужили основой разработки акустических манипуляторов для управления движением рыб в условиях императивного влияния шумов судна и других источников. Это состояние рыб, характеризующееся их высокой подвижностью, киты преодолевают взрывным воздействием, значительно превышающим по уровню окружающие шумы. Разработан излучатель «Пневмопушка», который формирует в воде сигналы высокой интенсивности и применяется для удержания косяков рыб в зоне облова невода и в целях рыбозащиты, например для отпугивания рыб от водозаборных сооружений (Кручинин, 2006).

Механизм генерации сигналов открытопузырных рыб и частотно-модулированных свистов и криков дельфинов более сложен. Как было показано, у открытопузырных рыб и зубатых китов в производстве сигналов участвуют определенные мышечные структуры и воздушные полости, возбуждаемые на частоте собственных колебаний. Процессы, происходящие в звукоформирующих органах открытопузырных рыб и зубатых китов, не могут быть описаны обычными уравнениями для колебательных систем с сосредоточенными параметрами из-за изменяющихся во времени расходных параметров и элементов эквивалентной электрической цепи, характеризующих работу имитационной модели (Кузнецов, 2007). Кроме того, механизм излучения усложнен нелинейностями, а используемые допущения и приближения дают существенные расхождения расчетных (согласно математической модели генерации звука) и инструментально измеряемых параметров.

Поэтому в процессе технической реализации излучающих устройств был избран бионический принцип моделирования звукообразующих органов и получения численных значений параметров, характеризующих механизмы работы биологических прототипов, экспериментальным путем. В качестве источника энергии, как и у рыб и дельфинов, использовался сжатый воздух. Воздушные полости и мышечные ткани животных, участвующие в генерации сигналов, моделировали с помощью резиновых оболочек и упругих элементов различной формы и размеров, имеющих физическое, функциональное и геометрическое сходство с соответствующими морфологическими структурами биологических аналогов (табл. 1).

Таблица 1

Система аналогий звукопроизводящих органов

Table 1

System of analogies for sound-generating organs

Объект	Орган	Аналог
Рыбы	Мышечный сфинктер	Клапан предельного давления и модулятор
	Плавательный пузырь	Упругая цилиндрическая оболочка с регулируемым объемом и ресивер
Дельфины (косатка)	Мускульная пробка	Клапан предельного давления
	Упругая перегородка	Модулирующая мембрана из набора упругих пластин
	Носовой проход	Упругая цилиндрическая оболочка
	Легкие	Ресивер (накопительная камера)

Бионические принципы построения звукоизлучающих систем легли в основу разработки серии пневмоакустических излучателей привлекающего и отпугивающего действия для управления поведением гидробионтов в различных технологиях промысла.

Предложена конструкция пневматического излучателя для энергетического воздействия на гидробионтов, в котором с целью повышения эффективности излучения и воздействия на рыб используется резонатор в виде упругой цилиндрической оболочки, образующей воздушную полость, по аналогии с носовым проходом кашалота (Кузнецов и др., 1992). Наличие резонансного объема, возбуждаемого кратковременным вздуванием сжатого воздуха (аналог мускульного клапана у кита), позволяет значительно

увеличить мощность излучаемого сигнала в области низких частот, определяемых размерами воздушной полости, и повысить эффективность воздействия излучателя на рыб.

Пневмоакустический излучатель (ПИ) — имитатор звуков рыб «Лосось» (рис. 7). Предназначен для генерирования под водой импульсных звуковых сигналов, имитирующих биологические сигналы открытопузырных рыб различного размерного (видового) состава, в частности лососей, сельди, сардины и др. Сходство с характеристиками биологических сигналов достигается за счет максимального подобия механизма генерации звука в имитаторе и в звукопроизводящих органах открытопузырных рыб (Кузнецов, 2007, 2009).

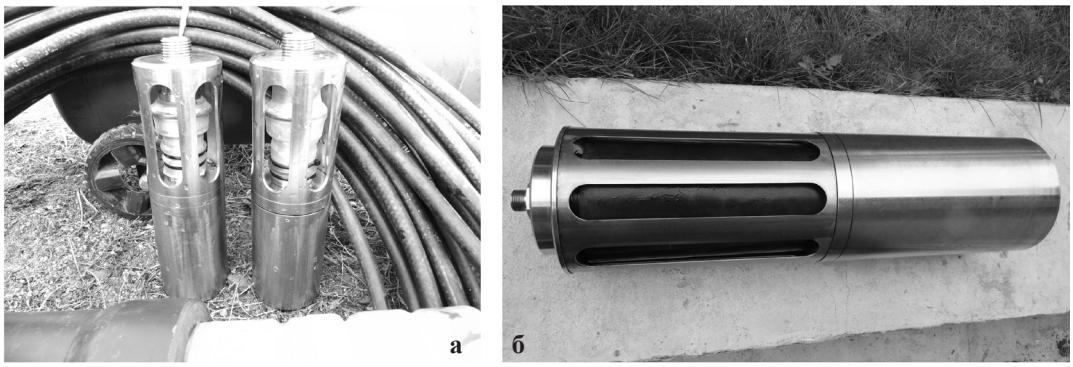

Рис. 7. Внешний вид экспериментальных образцов ПИ «Лосось» (**а**) и ПИ «Косатка» (**б**)
Fig. 7. Appearance of experimental acoustic transmitters «Losos» (**а**) and «Kosatka» (**б**)

ПИ «Дельфин» и «Косатка» (рис. 7) предназначены для генерации под водой серии мощных частотно-модулированных колебаний низкочастотного звукового диапазона, имитирующих сигналы дельфинов и косаток при нападении на рыб. В результате обеспечивается информационное воздействие на гидробионтов, вызывающее реакцию избегания хищника.

Эффективность акустического воздействия излучателей на поведение рыб была доказана в ходе поведенческих экспериментов и промысловых испытаний. Реакцию на действие раздражителя оценивали по изменению плотности, параметров движения и местонахождения морских животных в садках и по уловам орудий лова в естественных условиях обитания. В качестве объекта исследований использовались преднерестовые лососи (горбуша и кета), минтай, нагульная тихоокеанская сельдь, дальневосточная сардина, японский анчоус, тихоокеанский кальмар. Подробное описание методик проведения поведенческих экспериментов и их результатов опубликовано ранее (Кузнецов, Кузнецов, 2007).

Ниже в качестве примера описан один из таких экспериментов. Оценивалась реакция преднерестовой кеты на сигналы имитатора звуков рыб «Лосось» в естественных условиях обитания. Для проведения этой работы были использованы ставные сети с размером в посадке 50 х 4 м, ячея 65–70 мм — 2 шт.; ПИ — имитаторы звуков рыб «Лосось», соединенные последовательно — 5 шт.; шланг длиной 30 м; источник сжатого воздуха (баллон с редуктором). Для объективной оценки направленности движения кеты контрольные сети образовывали угол 90° (рис. 8). С целью регистрации распределения кеты по длине сети последняя была разбита с помощью меченых наплавов на равные участки длиной 10 м (по 5 участков в каждой сети). ПИ выставлялись по отношению к сетям под углом в 45° и были соединены между собой последовательно через 0,5 м. Подача сжатого воздуха осуществлялась по шлангу от звукоизолированного источника.

Экспериментальное оборудование целенаправленно было установлено в стороне от основных путей миграции кеты по акватории залива (рис. 9). Контролируемый участок отличался от остальной акватории небольшой глубиной (3–4 м) и травянистым дном, поэтому, как показали результаты наблюдений, кета обычно избегает данный район и держится значительно мористее.

Рис. 8. Схема экспериментальной установки: *1* — ПИ; *2* — шланг; *3* — контрольные сети; *4* — кабель; *5* — источник сжатого воздуха

Fig. 8. Scheme of experimental setup: *1* — acoustic transmitters; *2* — hose; *3* — control nets; *4* — cable; *5* — compressed air supply

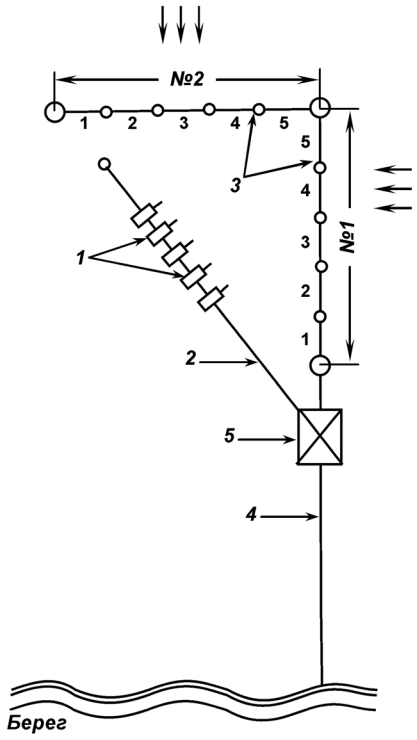

Рис. 9. Схема местоположения оборудования и направления миграций кеты

Fig. 9. Scheme of equipment arrangement relative to directions of chum salmon migration

Критерием оценки влияния ПИ на поведение кеты служили сравнения суточных уловов сетями № 1 и 2 при работающих и выключенных ПИ, а также уловов в секторах 1–3 (свободные концы) в сравнении с 4–5 (связанные концы сетей), которые попадают в зону направленного (лепесткового) излучения ПИ (см. рис. 8). На основе полученных данных составлена таблица зависимости уловов сетей от режима реализации (табл. 2).

Таблица 2

Распределение уловов рыб в сетях

Table 2

Distribution of catch in control nets

Улов	N_C, шт.	$N_Ф$, шт.	$N_C/N_Ф$	p	Работа ПИ		Фон	
					$N_{4–5}/N_{1–3}$	p	$N_{1–3}/N_{4–5}$	p
Общий	42	18	2,33	0,010	3,20	0,01	3,5	0,05
Сеть № 1	20	15	1,33	> 0,050	4,0	0,01	4,0	0,02
Сеть № 2	22	3	7,33	0,001	2,66	0,05	2,0	0,05

Примечание. N_C — количество рыб при действии стимула; $N_Ф$ — количество рыб в фоновых условиях; $N_{4–5}$, $N_{1–3}$ — количество рыб в соответствующих зонах сетей.

Вероятность различия уловов сетей в фоновых условиях и при действии стимула достаточно высокая. Для сети № 2 различие уловов достоверно с уровнем значимости $p < 0,001$. Полученное соотношение уловов во 2-й сети доказывает привлекающее действие сигналов имитаторов на проходных рыб. При выключенных ПИ подходы кеты со стороны моря и, соответственно, уловы сети № 2 были только случайными (табл. 2).

Для сети № 1 уровень значимости результата превышает 5 %. Понижение доверительной вероятности для этой сети, видимо, связано с установкой сети № 1 перпендикулярно направлению основного движения рыб по акватории залива. Сравнение общего количества суточных уловов сетей показывает наличие у кеты направленной реакции движения на источник звука ($p < 0,01$).

Установлена зависимость посекторного распределения рыб в сетях (рис. 8) от режима реализации (табл. 2). При выключенных ПИ преобладали уловы в 1–3-м секторах по сравнению с 4–5-м секторами. При включении ПИ резко возрастали уловы на 4- и 5-м участках сетей (в зоне направленного излучения) относительно первых трех секторов. Это подтверждает способность рыб к локализации источника звука в условиях открытого водоема.

В результате экспериментальных исследований было установлено следующее.

• Реакции рыб на акустические стимулы строго избирательны и соответствуют информационному содержанию сигналов (привлечение или отпугивание).

• Предъявление сигналов имитатора звуков рыб (привлечение) вызывает усиление акустической и двигательной активности рыб в садке и сопровождается движением объекта к источнику звука на расстояниях до 100 м ($p < 0,05$).

• Сравнительная оценка двигательной реакции рыб в условиях открытого водоема показала способность рыб к локализации сигналов и наличие направленной реакции, сопровождающейся привлечением рыб с основных путей миграции к источнику звука.

• Акустические сигналы имитатора звуков дельфинов (отпугивание) вызывают увеличение скорости движения рыб и перемещение в дальнюю от излучателя зону ($p < 0,01$), а также уплотнение и заглубление стаи ($p < 0,05$) на расстояниях до 180 м от источника. Такое поведение адекватно оборонительной реакции рыб при нападении зубатых китов.

• Сумеречное поведение рыб характеризуется более выраженной оборонительной реакцией, что, очевидно, связано с усилением функции акустического канала связи у рыб в темное время суток.

На основе ПИ и результатов экспериментальных исследований двигательных реакций рыб на сигналы имитаторов разработаны различные виды пневмоакустических систем привлекающего и отпугивающего действия, которые были испытаны на различных видах лова.

Буксируемая дистанционно управляемая пневмоакустическая система для тралового лова (БДУ). Основное назначение системы БДУ — расширение зоны облова трала путем направления и концентрации в зоне облова скоплений рыб, находящихся выше верхней подборы трала, за зоной действия траловых досок или в шумовом поле судна. В состав БДУ входят ПИ — имитаторы звуков дельфинов или косаток, отводители с ресиверами сжатого воздуха и механизмом управления ходом по глубине,

устройства дистанционного запуска БДУ с борта судна. Система создает в пространстве между судном и тралом акустическое поле, имитирующее сигналы группы хищных китообразных во время охоты на рыб. При наплывании буксируемых устройств на скопление у рыб возникает устойчивая оборонительная (защитная) реакция, которая сопровождается движением рыб от источника и их уплотнением в зоне облова трала. БДУ может быть использована для направления и концентрации в зоне облова трала быстрых пелагических рыб (ставрида, скумбрия, сельдь) и для уплотнения разреженных скоплений вертикально мигрирующих рыб (минтай, треска). Возможно использование БДУ для направления и концентрации рыб при других способах лова (сетном, ловушечном, неводном и др.), в рыбоводном хозяйстве для ограждения заморных участков, для отпугивания акул, морского зверя и др.

Испытания системы БДУ на траловом промысле минтая показали увеличение плотности скопления рыбы в устьевой части трала при включении БДУ в 1,5–4,0 раза (Кузнецов, 2007). Интенсивность захода варьирует в зависимости от характера скопления и расположения рыб впереди трала, расстояния до БДУ и глубины хода трала.

Стационарная пневмоакустическая система для ставного неводного лова. Пневмоакустическая система (ПАС) разработана в привязке к ставному неводу с учетом характеристик двигательной реакции рыб на акустические стимулы и особенностей стайного поведения объектов лова. Система предназначена для создания перемещающегося в пространстве биошумового поля, имитирующего сигналы движущихся косяков открытопузырных рыб, с целью их привлечения к крылу невода и направления в ловушку. Управление поведением рыб осуществляется комплексом автономно работающих ПИ — имитаторов звуков рыб. Поочередное включение и отключение групп ПИ создает гидроакустическую обстановку, имитирующую перемещение косяков рыб, и стимулирует направленное движение рыбы в зону действия орудия лова.

Наиболее эффективные условия применения ПАС — преднерестовые лососи, преднерестовые и нагульные скопления сельди, сардины, анчоуса и др. ПИ — имитаторы звуков рыб могут быть использованы для привлечения и концентрации рыб в других способах лова (дрифтерном, ярусном, крючковом), в рыбоводных хозяйствах, для концентрации производителей сельди на искусственных нерестилищах со стерильным субстратом и пр.

Испытания ПАС на промысле горбуши показали повышение уловистости невода, оснащенного системой, на 80 % при сравнении среднего улова экспериментального невода со средним уловом контрольными неводами, и на 320 % при сравнении среднесуточных уловов экспериментального невода с действующей ПАС и без нее (Кузнецов, 2007). На промысле проходной кеты (серебрянки) при использовании ПАС в экспериментальном неводе получено соотношение уловов местной (лошалой) и проходной кеты 2/3 вместо 3/2 в контрольных неводах, где большую часть уловов составляла местная кета.

Пневмоакустическая система для джиггерного лова кальмара. Учитывая низкую производительность джиггерного лова кальмара, была предложена идея его интенсификации сигналами ПИ — имитаторов звуков рыб (Кузнецов, 2010б).

Максимальная слуховая чувствительность головоногих приходится на частоту 600 Гц (Hu et al., 2009), т.е. совпадает с частотой собственных колебаний плавательного пузыря анчоуса. Это означает, что кальмары способны отчетливо воспринимать звуковые колебания первого частотного поддиапазона обобщенного спектра сигналов анчоуса (см. рис. 4), значит слуховая система кальмара адаптирована к восприятию этих звуков. А поскольку анчоус и другие мелкие открытопузырные рыбы являются объектами охоты кальмаров, это предполагает участие таких сигналов в отношениях «хищник–жертва» как адекватного стимула, оказывающего привлекающее воздействие на этих головоногих моллюсков. Много ранее Maniwa (1976) экспериментальным путем доказал, что кальмар *Todarodes pacificus* привлекается тональным звуковым сигналом частотой 600 Гц. Но почему положительная поведенческая реакция была вызвана именно этой частотой, тогда не имело объяснения.

Экспериментальные исследования на научно-исследовательском судне «Россинантэ» ТИНРО-центра, оснащенном кальмароловными лебедками, показали, что биошумовое поле, имитирующее сигналы анчоуса, способно дополнительно приманивать кальмаров и усиливать их пищевой рефлекс, что повышает темп клева кальмара на джиггеры. Результаты экспериментов легли в основу способа лова кальмара, согласно которому вместе с источниками света используют гидроакустические сигналы мелких открытопузырных рыб (анчоус, сардина, корюшка и др.), являющихся объектами питания кальмара (Кузнецов, Баринов, 2009).

Для создания излучения используется система ПИ — имитаторов звуков рыб, формирующих под корпусом судна гидроакустические сигналы, аналогичные по спектрально-временным и энергетическим характеристикам биологическим сигналам (Пат. № 2352111). При этом дополнительно воздействуют на зрительные и слуховые рецепторы кальмара путем создания в диаметральной плоскости судна перемещающихся пузырьков воздуха, образующихся при периодическом включении ПИ, и перемещающегося биошумового поля, имитирующего горизонтальные и вертикальные движения рыб. За счет этого создается возможность увеличения поисково-трофической активности кальмара и интенсификации их лова на джиггеры.

Испытания ПАС на джиггерном лове тихоокеанского кальмара в зал. Петра Великого в 2006–2009 гг. показали увеличение производительности лова кальмара с использованием системы на 48–56 % (Кузнецов и др., 2010).

Заключение

Выполненный анализ результатов исследований и разработок в области промысловой биоакустики показал, что возможности акустической стимуляции рыб и других водных животных для повышения эффективности их промысла и решения ряда других задач рыболовства в значительной степени не используются. Причем такая ситуация возникла не потому что нет потребности в такого рода гидроакустических устройствах или их разработка невозможна технически, а потому что использование этих устройств на промысле в ряде случаев не было столь эффективно и стабильно, как ожидали разработчики.

Действительно, управление поведением рыб с использованием гидроакустических средств намного более сложная задача, чем оценка их распределения в толще воды. В отличие от широко используемых эхолокационных приборов, гидроакустические стимуляторы затрагивают физиологические потребности организма, доминирование которых на разных этапах онтогенеза может быть различным. Кроме того, существенное влияние на устойчивость (повторяемость) реакции рыб оказывают информационное содержание сигналов, точность их воспроизведения, условия среды и другие факторы.

Одна из основных причин неустойчивости реакции рыб на звуковые сигналы — недостаточное биофизическое обоснование параметров акустических стимулов, используемых для дистанционного воздействия на поведение гидробионтов. Требуется выявить сигналы, которые по своему информационному содержанию являются для рыб безусловными раздражителями, вызывающими стереотипно проявляющуюся поведенческую реакцию (привлечение или отпугивание).

Но даже выявив и обосновав спектрально-временную структуру эффективных акустических стимулов, разработчики биоакустической аппаратуры сталкиваются с другой, не менее сложной проблемой: воспроизведение сигналов в водной среде или их имитация. Здесь возможны два пути:

— воспроизведение биосигналов с заданными параметрами в водной среде с помощью различных электроакустических устройств;

— бионическое моделирование органов звукообразования водных животных.

Излучатели на основе электроакустического преобразования энергии (пьезокерамические, магнитострикционные, электродинамические), традиционно используемые для эхолокации и океанологических исследований, имеют ряд ограничений, связанных с их низкой эффективностью на частотах ниже резонансной. Эксперименты показали,

что реакция рыб на широкополосные низкочастотные сигналы, воспроизводимые электродинамическими излучателями, как правило, нестабильна и сопровождается быстрой адаптацией к звуку. Видимо, это было одной из причин отсутствия устойчивого эффекта управления поведением морских животных в условиях промысла и вытеснения электроакустических устройств двойного назначения из практики рыболовства.

Более перспективным, на наш взгляд, является создание излучающих устройств другого типа, на основе гидробионического моделирования биологических аналогов — звукоформирующих органов животных. Такие излучатели имеют ряд преимуществ по сравнению с электроакустическими.

Точность воспроизведения акустических стимулов в воде. В устройствах, предназначенных для акустической стимуляции рыб, требуется адаптивное изменение параметров сигналов в процессе излучения, включая амплитудную и частотную модуляцию в широкой полосе частот (преимущественно ниже 1 кГц), при уровне звука в точке нахождения объекта в 160–180 дБ относительно 1 мкПа. Реализация таких требований на основе электроакустического преобразования энергии — сложная задача, которая может быть решена только при больших габаритах активного элемента излучателя. При воспроизведении сигналов с помощью электроакустических преобразователей приемлемых для условий промысла размеров неизбежны искажения спектра, особенно в наиболее информативной для рыб области низких частот.

В излучателях, созданных на бионической основе, сходство с характеристиками биологических сигналов достигается за счет максимального подобия (физического, функционального, геометрического) механизмов генерации звука в излучателе и в звукопроизводящих органах рыб и дельфинов. Чем больше их сходство, тем выше точность имитации сигналов. Здесь есть к чему стремиться разработчикам такого рода устройств.

Массогабаритные характеристики и энергосбережение. Расширение полосы рабочих частот в низкочастотной области, характерной для биосигналов, в излучателях на основе пьезокерамики или другого вида электроакустического преобразования энергии, как уже отмечалось, предполагает значительное увеличение их размеров, затрат энергии и материалов.

Подобие между технической моделью излучателя и моделируемыми органами животных предполагает сходство их массогабаритных характеристик и потребляемой энергии. Бионическое моделирование воспроизводит «живой» механизм звукообразования, в котором при малых затратах энергии обеспечивается исключительно высокая, выработанная в процессе эволюции водных животных эффективность излучения звука.

К преимуществам гидробионического моделирования устройств для акустической стимуляции рыб относятся также их *безопасность* в морской воде (использование воздуха, а не электричества) и, разумеется, *стоимость*, которая отличается более чем на порядок.

Комплексная постановка задач исследований в области промысловой биоакустики и гидробионики позволила выявить механизмы образования и сигнальное значение звуков стайных открытопузырных рыб. Определены спектрально-энергетические и временные характеристики звуков, их частотная дифференциация, связанная с размерами рыб. Выявлены стереотипы акустического поведения зубатых китов и механизмы генерации сигналов.

В результате гидробионического и физического моделирования разработаны малогабаритные пневмоакустические устройства, имитирующие сигналы хищных китообразных и рыб. Эффективность воздействия сигналов имитаторов на поведение рыб и кальмаров доказана в ходе экспериментов и промысловых испытаний. Исследования показали, что на биологически значимые сигналы ответные реакции рыб соответствуют их информационному содержанию, а свойства органов рецепции и генерации звуков определяют требования к составу эффективных стимулов.

Создание излучателей, эффективно воздействующих на рыб, позволило перейти к разработке новых энергосберегающих и совершенствованию существующих способов лова, использующих возможности направленного перемещения и создания искусственных концентраций гидробионтов на намеченных акваториях. Для некоторых объектов (сельдь, сардина, минтай, лососи) пневмоакустические устройства и способы дистанционного управления движением рыб реализованы в технологиях их лова на уровне макетов и испытаны в реальных условиях промысла и рыбозащиты. Именно этим проектам отдается предпочтение, поскольку имеющиеся технические решения и результаты их апробации опережают зарубежные наработки, что должно способствовать коммерциализации результатов научных исследований в этом перспективном для рыболовства направлении. К ним относятся:

траловый лов — буксируемая дистанционно-управляемая пневмоакустическая система, имитирующая сигналы хищных китообразных во время охоты на рыб, для направления и концентрации разреженных скоплений рыб в зоне облова трала;

кошельковый лов — автономная дистанционно-управляемая пневмоакустическая система ударного (взрывного) воздействия для удержания в кошельковом неводе косяков, а также излучатели-имитаторы звуков рыб для привлечения и концентрации тунцов и других хищных рыб под искусственным плавом;

ставной неводной лов — пневмоакустическая система из набора излучателей-имитаторов звуков рыб для привлечения косяков рыб с дальних дистанций и их направления в ловушку ставного невода;

джиггерный лов тихоокеанского кальмара — пневмоакустическая система излучателей, формирующих под корпусом судна сигналы мелких открытопузырных рыб (сардины, анчоуса) для концентрации и усиления поисково-трофической активности кальмаров;

рыбозащита и искусственные нерестилища — пневмоакустическая система, имитирующая сигналы хищных китообразных, для отвода производителей от заморных участков; излучатели-имитаторы звуков рыб в качестве средств привлечения и концентрации производителей сельди на искусственных нерестилищах со стерильным субстратом.

Перспективными, на наш взгляд, являются также следующие проекты, которые в ближайшее время могут заинтересовать рыбаков:

— снижение отпугивающих рыб шумов промысловых судов и орудий лова с одновременной их трансформацией в биошумовое поле;

— биотехническое обоснование и разработка экологически безопасных технологий дезориентации косаток и снижения потерь уловов при ярусном промысле, связанных с комменсализмом косаток;

— отпугивание ластоногих, в частности тюленей ларга, блокирующих работу ставных неводов в периоды массового хода лососей, сигналами зубатых китов.

Востребованными могут стать и другие способы применения пневмоакустических устройств, например привлечение рыбы и головоногих моллюсков в спортивном и любительском рыболовстве, отпугивание акул на пляжах и др.

Применение разработок, реализующих способы дистанционного управления движением рыб, даст возможность снизить затраты при добыче традиционных объектов лова (интенсификация их промысла) и экономически выгодно осваивать недоиспользуемые и труднодоступные объекты, а также будет способствовать созданию конкурентных преимуществ отечественного рыболовства в освоении общих биоресурсов, в том числе разреженных подвижных скоплений в открытых зонах Мирового океана.

Список литературы

Белькович В.М., Дубровский Н.А. Сенсорные основы ориентации китообразных : моногр. — Л. : Наука, 1976. — 204 с.

Белькович В.М., Иванова Е.Е., Ефременкова О.В. и др. Характеристика поисково-охотничьего поведения дельфинов // Поведение дельфинов. — М. : Наука, 1978. — С. 34–65.

Воловова Л.А. Применение подводной акустики для управления поведением рыб в прибрежном рыболовстве : ОИ / ЦНИИТЭИРХ. Сер. Пром. рыболовство. — М., 1978. — Вып. 2. — 58 с.

Дородных Г.В. Морфологические особенности строения плавательного пузыря сельди как звукоформирующего аппарата // Изв. ТИНРО. — 1975. — Т. 94. — С. 35–37.

Иванов М.П. Эхолокационные сигналы дельфина при решении задач в сложных акустических условиях // Акустич. журн. — 2004. — Т. 50, № 4. — С. 550–561.

Иванов М.П., Степанов Б.Г. Исследование акустического биосонара дельфина и возможности построения его технического аналога // Фунд. и прикл. гидрофизика. — 2011. — Т. 4, № 3. — С. 108–121.

Исакович М.А. Общая акустика : моногр. — М. : Наука, 1973. — 495 с.

Казнадзей В.В., Крейчи С.А., Хахалкина Э.Н. Свистоподобные сигналы афалин и способы их организации // Акустич. журн. — 1976. — Т. 22, вып. 6. — С. 858–864.

Константинов А.И., Власов А.П., Протасов В.Р. Эхолокация // Бионика. Биологические аспекты. — Киев : Вища школа, 1978. — С. 219–251.

Корнев С.И., Белонович О.А., Никулин С.В. Косатки (*Orcinus orca*) и промысел черного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides*) в Охотском море // Исслед. вод. биорес. Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2014. — Вып. 34. — С. 42–49.

Кручинин О.Н. Результативность лова донными ярусами и ущерб от объедания улова косатками на промысле палтуса в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 162. — С. 362–370.

Кручинин О.Н. Тактика замета кошелькового невода и способы управления поведением рыб в зоне облова : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 127 с.

Кудрявцев В.И. Использование гидроакустики в рыбном хозяйстве : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1979. — 172 с.

Кудрявцев В.И. Об использовании высокочастотных акустических полей для управления поведением рыб // Рыб. хоз-во. — 2003. — № 4. — С. 50–53.

Кузнецов М.Ю. Акустическая активность некоторых видов дальневосточных рыб и обоснование параметров акустических стимулов для дистанционного воздействия на рыб // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 150. — С. 281–300.

Кузнецов М.Ю. Биотехническое обоснование и разработка пневмоакустических систем для управления поведением рыб в процессе лова : автореф. дис. ... канд. техн. наук. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 1996. — 28 с.

Кузнецов М.Ю. Гидроакустические методы и средства оценки запасов рыб и их промысла. Часть 1. Гидроакустические средства и технологии их использования при проведении биоресурсных исследований ТИНРО-центра // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 172. — С. 20–51.

Кузнецов М.Ю. Дистанции реагирования различных видов рыб на гидроакустические шумы промысловых и научно-исследовательских судов и допустимые уровни шума // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 164. — С. 157–176.

Кузнецов М.Ю. Особенности акустической сигнализации и генерации сигналов некоторых видов стайных открытопузырных рыб // Акустич. журн. — 2009. — Т. 55, № 6. — С. 799–808.

Кузнецов М.Ю. Стереотипы акустического поведения хищных китообразных во время охоты на рыб и способы их применения в рыболовстве // Рыбпром. — 2010а. — № 3. — С. 113–117.

Кузнецов М.Ю. Обоснование параметров акустических стимулов для дистанционного воздействия на поведение тихоокеанского кальмара и технологии его лова с использованием звука // Изв. ТИНРО. — 2010б. — Т. 161. — С. 278–291.

Кузнецов М.Ю., Баринов В.В. Использование звуковых полей для интенсификации джиггерного лова тихоокеанского кальмара // Рыбпром. — 2009. — № 3. — С. 68–73.

Кузнецов М.Ю., Вологдин В.Н., Баринов В.В. Исследование влияния акустических стимулов на плотность скопления гидробионтов вблизи кальмароловного судна и уловы кальмаров на джиггеры // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 162. — С. 371–388.

Кузнецов М.Ю., Кручинин О.Н., Кузнецов Ю.А. Пневматический излучатель : А.с. № 1748532 СССР, 1992. Заявлено 30.03.90; Опубл. 15.03.92.

Кузнецов Ю.А. Акустическая активность дельфинов при нападении на скопление рыб // Промышленное рыболовство. — Владивосток : ТИНРО, 1979. — Вып. 9. — С. 72–75.

Кузнецов Ю.А. Влияние воздушных завес на поведение рыб // Рыб. хоз-во. — 1969. — № 9. — С. 53–55; № 10. — С. 48–50.

Кузнецов Ю.А. Некоторые рекомендации для постановки исследований в области промысловой биоакустики (технические и биофизические задачи) // Промышленное рыболовство. — Владивосток : ТИНРО, 1975. — Вып. 5. — С. 3–18.

Кузнецов Ю.А. Системный принцип постановки биотехнических задач. Оптимизация техники и тактики промысла // Исследования по оптимизации рыболовства и совершенствованию орудий лова. — М. : ВНИРО, 1985. — С. 8–21.

Кузнецов Ю.А., Кузнецов М.Ю. Акустическое поведение дельфинов во время охоты на рыб // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. — М. : ИПЭЭ РАН, 2009. — С. 55.

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

Ларионов Ю.Г., Матвиенко Ю.В. Бодался теленок с дубом, или опыт применения мощного звука для защиты судов от нападения касаток при ярусном лове // Подводные исследования и робототехника. — 2006. — № 1. — С. 61–72.

Магнер А.П., Хоменко Б.Г. О функциональной анатомии и звукообразовательных способностях верхних дыхательных путей черноморских дельфинов // Бионика. — 1975. — Вып. 9. — С. 138–145.

Мантейфель Б.П. Изучение поведения и рецепции рыб в СССР // Вопр. ихтиол. — 1967. — Т. 7, вып. 5(46). — С. 917–925.

Мантейфель Б.П., Павлов Д.С., Ильичев В.Д., Баскин Л.М. Биологические основы управления поведением животных // Экологич. основы управл. поведением животных. — М. : Наука, 1980. — С. 5–24.

Мельников В.Н. Биофизические основы промышленного рыболовства : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1973. — 392 с.

Мельников В.Н. Основы управления объектом лова : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1975. — 358 с.

Морская биоакустика : моногр. / под ред. У.Н. Таволга. — Л. : Судостроение, 1969. — 422 с. (Пер. с англ.)

Непрошин А.Ю. Звукоиндикация и шумопеленгование рыб : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1979. — 158 с.

Протасов В.Р. Биоакустика рыб : моногр. — М. : Наука, 1965. — 207с.

Протасов В.Р. Поведение рыб : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1978. — 295 с.

Романенко Е.В. Физические основы биоакустики : моногр. — М. : Наука, 1974а. — 178 с.

Романенко Е.В. О механизме излучения некоторых импульсных и свистовых сигналов дельфинов // Морфология, физиология и акустика морских млекопитающих. — М. : Наука, 1974б. — С. 136–146.

Сорокин М.А. Слуховые способности некоторых дальневосточных рыб : автореф. дис. … канд. биол. наук. — М. : ИЭМЭЖ, 1984. — 28 с.

Трусканов М.Д. Исследование звуковых полей на промысле дальневосточной скумбрии // Рыб. хоз-во. — 1974. — № 1. — С. 37–39.

Урик Р.Д. Основы гидроакустики : моногр. — Л. : Судостроение, 1978. — 448 с. (Пер. с англ.)

Филатова О., Шулежко Т. Акустическая коммуникация зубатых китов // Успехи соврем. биологии. — 2006. — Т. 126, № 3. — С. 297–304.

Шишкова Е.В. Физические основы гидроакустики : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1977. — 240 с.

Astrup J., Møhl B. Detection of intense ultrasound by the cod, *Gadus morhua* // J. Exp. Biol., 1993. — Vol. 182. — P. 71–80.

Babaran R.P., Anraku K., Ishizaki M. et al. Sound generated by a payao and comparison with auditory sensitivity of jack mackerel *Trachurus japonicus* // Fish. Sci. — 2008. — Vol. 150. — P. 1207–1214.

Buwalda R.J., Schuijf A., Hawkins A.D. Discrimination by the cod of sounds from opposing directions // J. Comp. Physiol. — 1983. — Vol. 150. — P. 175–184.

Cerchio S., Dahlheim M. Variation in feeding vocalizations of humpback whales *Megaptera novaeangliae* from southeast Alaska // J. Bioacoustics. — 2001. — Vol. 11. — P. 277–295.

Demski L.S., Gerald J.W., Popper A.N. Central and Peripheral mechanisms of teleost sound production // Amer. Zool. — 1973. — № 13. — P. 1141–1167.

Denton E., Blaxter J. The mechanical relationships between the clupeid swimbladder, inner ear and the lateral line // J. Mar. Assoc. U.K. — 1976. — Vol. 56. — P. 787–807.

Doksæter L., Godo O.R., Handegard N.O. et al. Behavioral responses of herring (*Clupea harengus*) to 1–2 and 6–7 kHz sonarsignals and killer whale feeding sounds // J. Acoust. Soc. Am. — 2009. — Vol. 125. — P. 554–564.

Enger P.S. Hearing in herring // J. Comp. Biochem. Physiol. — 1967. — Vol. 22. — P. 527–538.

Fay R.R. Sound localization by fishes // Sound Source Localization. — N.Y. : Spinger Science ; Business Media, 2005. — P. 36–66.

Fay R.R., Popper A.N. Hearing in fishes and amphibians: An introduction // Comparative Hearing: Fish and Amphibians. — N.Y. : Springer-Verlag, 1999. — P. 43–100.

Fish Bioacoustics / eds J.F. Webb, R.R. Fay, A.N. Popper. — N.Y. : Springer Science ; Business Media, 2008. — 318 p.

Ford J.K.B. Acoustic behavior of resident killer whales (*Orcinus orca*) off Vancouver Island, British Columbia // Can. J. Zool. — 1989. — Vol. 67. — P. 727–745.

Goetz F.A., Dawson J.J., Shaw T., Dillon J. Evaluation of low-frequency sound transducers for guiding salmon smolts away from a navigation lock // Am. Fish. Soc. Symp. — 2001. — Vol. 26. — P. 91–104.

Hawkins A.D. The hearing abilities of fish // Hearing and sound communication in fishes. — N.Y., 1981. — P. 109–138.

Hawkins A.D., Johnstone A.D.F. The hearing of the Atlantic Salmon, *Salmo salar* // Fish Biol. — 1978. — № 13. — P. 655–673.

Hu M.Y., Yan H.Y., Chung W.S. et al. Acoustically evoked potentials in two cephalopods inferred using the auditory brainstem response (ABR) approach // J. Comp. Biochem. and Physiol. — 2009. — Vol. 153, pt A. — P. 278–283.

Jurasz D.M., Jurasz V.P. Feeding modes of the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) in southeast Alaska // Scientific Reports of the Whales Research Institute. — Tokyo, 1979. — Vol. 31. — P. 69–83.

Kaatz I.M. Multiple Sound-Producing Mechanisms in Teleost Fishes and Hypotheses Regarding Their Behavioural Significance // Bioacoustics. — 2002. — Vol. 12. — P. 230–233.

Kaifu K., Akamatsu T., Segawa S. Underwater sound detection by cephalopod statocyst // Fish. Sci. — 2008. — Vol. 74. — P. 781–786.

Kasumyan A.O. Sounds and sound production in fishes // J. Ichthyol. — 2008. — Vol. 48, № 11. — P. 981–1030.

Kasumyan A.O. Structure and function of the auditory system in fishes // J. Ichthyol. — 2005. — Vol. 45, Suppl. 2. — P. 223–270.

Komak S., Boal J.G., Dickel L., Budelmann B.U. Behavioural responses of juvenile cuttlefish (*Sepia officinalis*) to local water movements // J. Marine and Freshwater Behavour and Physiol. — 2005. — Vol. 38(2). — P. 117–125.

Kuznetsov M.Y., Kuznetsov Y.A. Sound production in some physostomous fish species and effects of biological sounds on fish // The Effects of Noise on Aquatic Life. — N.Y. : Springer Science ; Business Media, 2012. — P. 177–180.

Maniwa Y. Attraction of bony fish, squid and crab by sound // Sound Reception in Fish. — Amsterdam, 1976. — P. 271–283.

Mann D.A., Higgs D.M., Tavolga W.N., Popper A.N. Ultrasound detection by clupeiforme fishes // Bioacoustics. — 2002. — Vol. 12. — P. 188–191.

Parmentier E., Lagardere J.P., Braquegnier J.B. et al. Sound production mechanism in carapid fish: first example with a slow sonic muscle // J. Exp. Biol. — 2006. — № 209(15). — P. 2952–2960.

Pitcher T.J., Parrish J.K. Functions of shoaling behaviour in teleosts // The behaviour of teleost fishes. — L. : Chapman and Hall, 1993. — P. 364–439.

Popper A.N. An overview of the applied use of sound in fisheries and fish biology // Bioacoustics. — 2002. — Vol. 12. — P. 303–306.

Popper A.N., Carlson T.J. Application of sound and other stimuli to control fish behavior // Transactions of the American Fisheries Society. — 1998. — Vol. 127. — P. 673–707.

Popper A.N., Fay R.R., Platt C., Sand O. Sound detection mechanisms and capabilities of teleost fishes // Sensory Processing in Aquatic Environments. — N.Y. : Springer-Verlag, 2003. — P. 3–38.

Popper A.N., Schilt C.R. Hearing and Acoustic Behavior: Basic and Applied Considerations // Fish Bioacoustics. — N.Y. : Springer Science ; Business Media, 2008. — P. 17–48.

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.

Schack H.B., Malte H., Madsen P.T. The responses of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) to ultrasound-emitting predators: stress, behavioural changes or debilitation? // J. Exp. Biol. — 2008. — Vol. 211. — P. 2079–2086.

Schuijf A. Directional hearing of cod (*Gadus morhua*) under approximate free field conditions // J. Comp. Physiol. — 1975. — Vol. 98. — P. 307–332.

Similä T., Ugarte F. Surface and underwater observations of cooperatively feeding killer whales in northern Norway // Can. J. Zool. — 1993. — Vol. 71. — P. 1494–1499.

Simon M., Ugarte F., Wahlberg M., Miller L.A. Icelandic killer whales *Orcinus orca* use a pulsed call suitable for manipulating the schooling behaviour of herring *Clupea harengus* // J. Bioacoustics. — 2006. — Vol. 16. — P. 57–74.

Simon M., Wahlberg M., Ugarte F., Miller L.A. Acoustic characteristics of underwater tail slaps used by Norwegian and Icelandic killer whales (*Orcinus orca*) to debilitate herring (*Clupea harengus*) // J. Exper. Biol. — 2005. — Vol. 208. — P. 2459–2466.

Sorokin M.A. Directional hearing in cluipeidae // Soviet. Mar. Biol. — 1989. — Vol. 14. — P. 329–335.

Szymanski M.D., Bain D.E., Pennington S. et al. Killer whale (*Orcinus orca*) hearing: Auditory brainstem response and behavioral audiograms // J. Acoust. Soc. Am. — 1999. — № 106. — P. 1134–1141.

Tavolga W.N. Sound production and detection // J. Fish Physiol. — N.Y., 1971. — № 5. — P. 135–205.

Van Opzeeland I.C., Corkeron P.J., Leyssen T. et al. Acoustic behaviour of Norwegian killer whales, *Orcinus orca*, during carousel and seiner foraging on spring-spawning herring // J. Aquat. Mamm. — 2005. — Vol. 31. — P. 110–119.

Visser I.N. Killer whale (*Orcinus orca*) interactions with longline fisheries in New Zealand waters // J. Aquatic Mammals. — 2000. — Vol. 26. — P. 241–252.

Wahlberg M. A review of the literature on acoustic herding and attraction of fish // Fiskeriverket Rapport. — 1999. — Vol. 2. — P. 5–43.

Wiley D., Ware C., Bocconcelli A. et al. Underwater components of humpback whale bubble-net feeding behaviour // Behaviour. — 2011. — Vol. 148(5). — P. 575–602.

Wilson B., Batty R.S., Dill L.M. Pacific and Atlantic herring produce burst pulse sounds // Biol. Letters. — 2004. — Vol. 271. — P. 95–97.

Yan H.Y., Anraku K., Babaran R.P. Hearing in marine fish and its application in fisheries // Behavior of Marine Fishes: Capture Processes and Conservation Challenges. — Ames : Blackwell Publishing Ltd., 2010. — P. 45–64.

Young J. The angular acceleration receptor systems of diverse cephalopods // Phil. Trans. R. Soc. Lond. — 1989. — Vol. 325, pt B. — P. 189–237.

Zelick R., Mann D.A., Popper A.N. Acoustic communication in fishes and frogs // J. Comparative Hearing: Fish and Amphibians. — N.Y. : Springer Science ; Business Media, 1999. — P. 363–411.

Поступила в редакцию 16.11.15 г.