

Vissen horen ook

De onderwaterwereld wordt vaak geassocieerd met rust en stilte. Toch is water een uitstekend medium voor het verplaatsen van geluid en vissen zijn zeer goed toegerust om dat geluid waar te nemen én te produceren.

Tekst Remko Verspui Fotografie Domin Dalessi, Jelger Herder en Sportvisserij Nederland

De dichtheid van water zorgt er voor dat de bewegingsenergie van geluid snel van molecuul op molecuul wordt doorgegeven, waardoor een geluids- of drukgolf zich bijna vijf keer sneller door het water verplaatst dan door lucht. Dat duikers onder water nauwelijks wat horen komt doordat ons trommelvlies de geluidsgolven in water veel slechter registreert.

Voor vissen ligt dat anders. Om geluid waar te nemen beschikken ze zelfs over twee systemen: het zijlijnsysteem en het binnenoor. Met behulp van beide systemen kunnen vissen geluid waarnemen afkomstig van bronnen op zowel korte als op lange afstand.

Haarcellen

Het binnenoor en het zijlijnsysteem registreren geluid met behulp van haarcellen. Bovenop deze cellen bevindt zich een bundel zeer dunne op haartjes

lijkende uitstulpingen, stereocilia genoemd. De stereocilia zijn zo gevoelig dat ze verplaatsingen van het omringende medium van slechts enkele nanometers kunnen registreren. Deze bewegingen worden vervolgens via het zenuwstelsel doorgegeven aan de hersenen.

Binnenoor

Voor het binnenoor van vissen zijn haarcellen alleen niet voldoende om drukgolven te kunnen waarnemen. Vissen hebben nagenoeg dezelfde dichtheid als het water waarin zij zich bevinden. Het gevolg hiervan is dat een golf zich net zo makkelijk door hun lichaam als het omringende medium verplaatst. Om de passerende drukgolf toch waar te nemen zijn er kleine botten in het binnenoor aanwezig, genaamd otholieten. Door hun grotere dichtheid dan het omrin-



Bij de snoek is goed te zien dat het zijlijnsysteem zich ook in de kop bevindt.

gende water bewegen otholieten minder snel met drukgolven mee. Dit verschil in meebewegen zorgt er voor dat de stereocilia van de grote groep haarcellen, waarmee otholieten in contact staan, alsnog buigen wanneer er een drukgolf door het lichaam gaat. De grootte en richting van de verplaatsing van een otholiet stelt een vis in staat informatie over de sterkte en richting van het geluid waar te nemen.

Voor niet gespecialiseerde vissen ligt de gevoeligheid van het binnenoor vaak tussen de 30 en 1000 Hz. Ter vergelijking: bij mensen ligt de gevoeligheid tussen de 16 en 20.000 Hz. Sommige vissen uit de superorde van Ostariophysi (onder andere meerval- en karperachtigen) en de orde Clupeiformes (haringachtigen) maken echter gebruik van speciale verbindingen tussen het binnenoor en de zwemblaas, waardoor veel hogere frequenties kunnen worden waargenomen. Wanneer geluid door de zwemblaas gaat, wordt deze door de lage dichtheid ten opzichte van het omringende weefsel samengedrukt. In de Ostariophysi worden deze veranderingen in volume met een reeks van kleine botten, het orgaan van Weber, doorgevoerd naar het binnenoor. Door de verbinding tussen het binnenoor en de zwemblaas is de gevoeligheid voor geluid groter en kunnen frequenties tot enkele kHz worden waargenomen. Zo zijn goudvissen in staat frequenties tussen 50 en 3000 Hz waar te nemen, terwijl vissen die geen verbinding tussen zwemblaas en binnenoor hebben, zoals zalm en snoek, slechts frequenties tussen 40 en 400 Hz kunnen waarnemen. Haringachtigen hebben een nog grotere gevoeligheid door gebruik te maken van met gas gevulde buizen vanaf de zwemblaas naar holten in de schedel, waar zij in direct contact met het binnenoor staan. Door deze verbinding wordt de stimulatie van het binnenoor versterkt en is de gevoeligheid van het gehoor zodanig verhoogd dat sommige soorten in staat zijn frequenties van meer dan 100.000 Hz waar te nemen.

Zijlijnsysteem

In tegenstelling tot het binnenoor zijn de haarcellen in het zijlijnsysteem niet gekoppeld aan materiaal met een sterk verschillende dichtheid. Hier worden groepjes van haarcellen omgeven met een kapje van geleachtig materiaal, cupula genoemd, van nagenoeg dezelfde dichtheid. Deze groepjes cellen heten neuromasten en verplaatsing van de cupula stelt een vis in staat de relatieve beweging van water ten opzichte van het lichaam waar te nemen. Door hun gevoeligheid voor bewegingen van water zijn neuromasten wat betreft het waarnemen van geluid vooral geschikt voor het registreren van de relatief grote drukgolven die op korte afstand van een geluidsbron worden gegenereerd. Neuromasten zijn wijdverspreid over het lichaam van een vis en worden op basis van hun ligging ingedeeld in oppervlakkig gelegen neuromasten en kanaalneuromasten. De oppervlakkig gelegen neuro-

masten bevinden zich op de huid aan de buitenkant van het lichaam, terwijl kanaalneuromasten zich net onder de huid van het hoofd en langs de zijlijn bevinden. De kanaalneuromasten bevinden zich in vloeistof gevulde kanalen. Door hun ligging is de verplaatsing van de cupula van oppervlakkig gelegen neuromasten direct gekoppeld aan de snelheid waarmee water langs het lichaam stroomt. Deze neuromasten zijn dan ook het gevoeligst voor stromingen met een lage frequentie (<30 Hz). Kanaalneuromasten zijn over het algemeen gevoeliger voor hogere frequenties (30-150 Hz). Dit is een direct gevolg van de ligging in een met vloeistof gevuld kanaal, waardoor neuromasten alleen geactiveerd kunnen worden wanneer het water in de kanalen in beweging wordt gebracht. Om

dit water in beweging te brengen is er een drukverschil aan de openingen van het kanaal nodig, dat groot genoeg is om de tegenwerkende inertie van het water en wrijving met de wanden te overkomen. Bij lage frequenties speelt

die tegenwerking door wrijving een steeds groter rol, waardoor kanaalneuromasten veel minder gevoelig zijn voor lage frequenties dan oppervlakkig gelegen neuromasten. De aanwezigheid van meerdere kanaalneuromasten langs de lengte van het lichaam zorgt voor een grotere precisie in het lokaliseren van een geluidsbron, dan met het binnenoor mogelijk is.

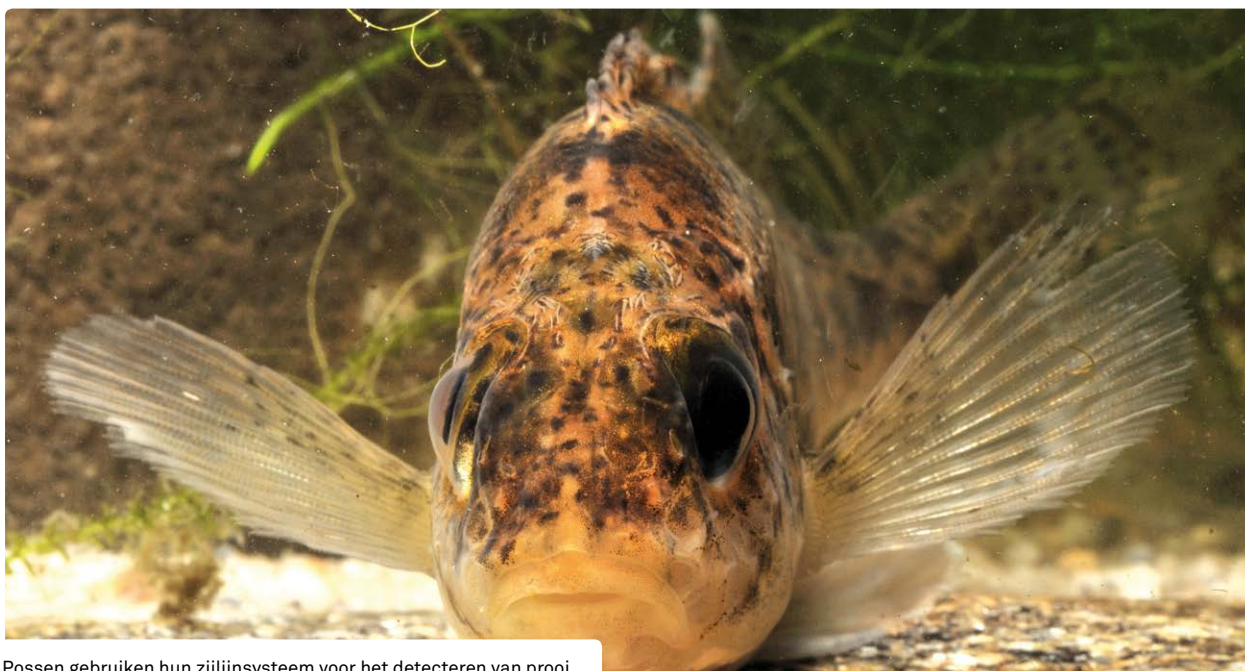
Geluid en gedrag

In het water vormt geluid een belangrijke bron van informatie. Zo draagt geluid in water veel verder dan licht en geur. Bovendien kan de waterverplaatsing die op korte afstand van een bron optreedt informatie bevatten over de grootte van een geluidsbron. Het waarnemen van geluid speelt voor veel vissen dan ook een belangrijke rol voor diverse gedragingen, zoals prooi- en roofdierdetectie, objectvermijding, schoolvorming en communicatie. Op basis van verschillen in hun gevoeligheid voor frequenties kan er een grove scheiding worden aangebracht in de rollen die het binnenoor en het zijlijnsysteem kunnen spelen voor gedrag. Hieronder wordt een korte beschrijving gegeven van de respectievelijke rollen die elk systeem kan spelen binnen verschillende typen gedrag.

Communicatie

Vissen kunnen niet alleen geluid onder water waarnemen, maar ook zelf produceren. Zo maken veel vissoorten gebruik van geluiden om een partner te bemachtigen, hun territorium te verdedigen of vijanden af te schrikken. De geluidsproductie vindt hierbij veelal plaats door het samenknijpen van speciale spieren rondom de zwemblaas. Afhankelijk van de grootte van de zwemblaas en bijbehorende spieren kan hiermee een signaal van minder dan 50 Hz tot meer dan een paar kHz worden geproduceerd. Er zijn nog andere manieren waarmee vissen geluid produceren. Hoewel een gedetailleerde bespreking

Haringen communiceren via het laten van scheten



Possen gebruiken hun zijlijnsysteem voor het detecteren van prooi.

hiervan buiten dit artikel valt, mag de manier waarop haringen met geluid communiceren voor de liefhebber van Hollandse Nieuwe niet ontbreken. Haringen laten namelijk lucht uit de zwemblaas via de anus ontsnappen, waarmee snelle ritmische geluiden tot 22 kHz kunnen worden geproduceerd. Met andere woorden: haringen communiceren via het laten van scheten. Deze vorm van communicatie treedt vooral op in het donker of bij groter dichtheden in scholen. Door de relatief grote afstanden en het frequentiebereik van de geproduceerde geluiden, neemt men aan dat communicatie hoofdzakelijk gebruik maakt van waarnemingen door het binnenoor. Toch zijn hierop uitzonderingen te vinden, zoals de vibraties die sommige vissen vertonen tijdens het paaigedrag. Van rode zalmen (*Oncorhynchus nerka*) en sommige cichliden is aangetoond dat niet het binnenoor, maar de zijlijn verantwoordelijk is voor de waarneming hiervan ten behoeve van het paaigedrag.

Prooi- en roofdierdetectie

Voor prooi- en roofdierdetectie met behulp van geluid, zijn de afzonderlijke rollen van het binnenoor en zijlijnsysteem veel minder duidelijk te onderscheiden. Tenzij prooi- of roofdieren een specifiek geluid produceren waaraan zij herkend kunnen worden, zal een vis op langere afstand gebruik moeten maken van geluid (< 20 Hz) dat door zwembewegingen wordt gecreëerd en op korte afstand door de bijbehorende waterverplaatsingen.

Dat waarneming van specifiek geluid afkomstig van roofdieren mogelijk is, blijkt uit de gevoeligheid voor ultrasone geluiden bij sommige haringachtigen. Door deze gevoeligheid zijn zij in staat de echolocatie van

dolfijnen waar te nemen en speelt het binnenoor dus een directe rol in roofdierdetectie. Deze mogelijkheid tot het waarnemen van echolocatie is echter een specialisme van een kleine groep vissen. De meeste vissen lijken gebruik te maken van geluiden met een lage frequentie en waterverplaatsingen om andere organismen waar te nemen. Zo kunnen kanaalmeervallen in het donker hun zijlijnsysteem gebruiken om tot 10 seconden oude golven van zwemmende proovis te volgen. Ook voor de pos is aangetoond dat het zijlijnsysteem belangrijk is voor prooidetectie en dat zij zelfs bredere kanalen bezitten om de gevoeligheid voor de trillingen van hun prooi -zwemmende watervlooien - te vergroten.

Het eerste bewijs dat het binnenoor ook een rol speelt in de waarneming van infrageluid voor prooi- of roofdierdetectie, komt van Karlsen (1992). Door waarnemingen via het zijlijnsysteem uit te schakelen toonde zijn onderzoek aan dat het binnenoor van de baars (*Perca fluviatilis*) in staat is infrageluid tot 0.3 Hz te detecteren. Van andere soorten zoals de Atlantische zalm en paling is ook bekend dat zij infrageluid kunnen waarnemen, maar dat is enkel mogelijk wanneer de vis dicht bij de bron is. Hoewel er in dit laatste geval van wordt uitgegaan dat niet het binnenoor, maar de zijlijn verantwoordelijk is voor detectie, zullen beide systemen elkaar aanvullen in de waarneming van geluid ten behoeve van prooi- en roofdierdetectie. Bewijs hiervoor komt onder andere uit onderzoek naar ontsnappingsgedrag in respons op geluid. Afhankelijk van de afstand tot de bron kunnen zowel het binnenoor als de zijlijn een rol spelen in het bepalen van de richting waarin vluchtgedrag optreedt. Recentelijk onderzoek bij goudvissen duidt er zelfs op dat er interactie is tussen

Bij veel vissoorten is het zijlijnsysteem goed te zien.



signalen uit het binnenoor en van het zijlijnsysteem om botsing tijdens een vluchtrespons te voorkomen.

Objectvermijding, rheotaxis, schoolvorming

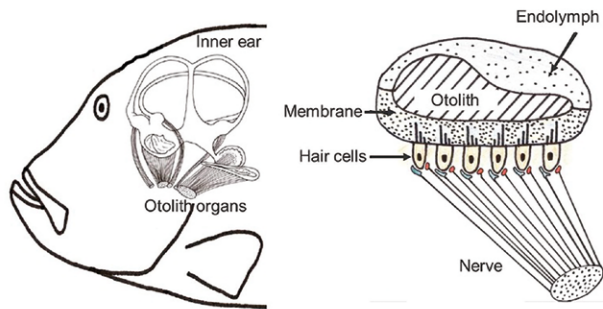
Gedrag als objectvermijding, rheotaxis (het vermogen om de bewegingsrichting af te stemmen op de stroming van het water) en schoolvorming is voornamelijk afhankelijk van de mogelijkheid veranderingen in de beweging van het water op korte afstanden waar te nemen. In bijna al deze gevallen speelt het zijlijnsysteem een belangrijke rol voor het desbetreffende gedrag. Zo is rheotaxis sterk afhankelijk van waarneming van de stromingsrichting door oppervlakkige neuromasten. Schoolvorming en objectvermijding zijn meer afhankelijk van waarneming van de drukverschillen die opgetreden zodra de afstand van objecten of tussen vissen snel verandert. De waarneming hiervan gebeurt voornamelijk door kanaalneuromasten, maar ook andere zintuigen zoals zicht, spelen hierbij een rol.

Geluidsvervuiling

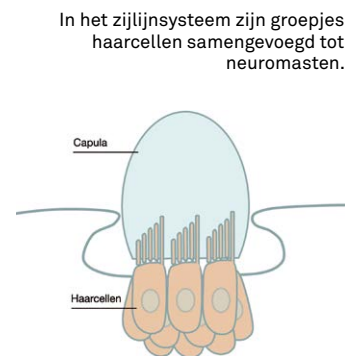
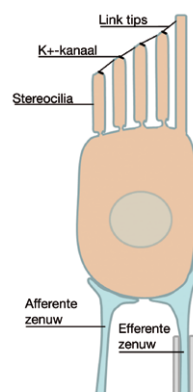
Uit de gegeven voorbeelden van de rol die geluid kan spelen in gedrag, blijkt dat vissen zelden de informatie van slechts één zintuig gebruiken. Dit geldt vooral voor het binnenoor en zijlijnsysteem. Deze twee systemen vertonen namelijk een overlap in hun gevoeligheid. Toch is de kennis over de mate waarin beide systemen elkaar aanvullen bij vissen nog beperkt, zeker wanneer het gaat over effecten van antropogene bronnen van geluid op vis, zoals scheepsschroeven, sonar, boorplatforms en windmolenparken.

Dit laatste onderwerp krijgt tegenwoordig wel steeds meer aandacht en in sommige gevallen gaan de media er mee aan de haal om moord en brand te schreeuwen

over hoe antropogene geluidsvervuiling vissen doodt. Nu zijn er gevallen bekend dat de haarcellen van vissen beschadigd kunnen worden door geluid, of dat vis interne beschadigingen oploopt door sterke drukgolven, maar enige nuanciering is hier wel op zijn plaats. Het effect van antropogene geluidsvervuiling is namelijk van diverse factoren afhankelijk, zoals van de duur en de frequentie van de geluiden, de afstand van de vissen tot die bron, soortspecifieke verschillen in het waarnemingsvermogen en zelfs verschillen hierin tussen geslacht en leeftijd. Zo kunnen bijvoorbeeld vissen die gebruik maken van communicatie met geluid tijdens het paaiseizoen verstoord worden door antropogene geluiden, maar de rest van het jaar niet. Ook de veel gehoorde opmerking dat zalmen en paling last ondervinden van windmolens, blijkt alleen op zeer korte afstand van toepassing te zijn. Sterker nog, een Noors onderzoek heeft aangetoond dat een windmolenpark voor de kust niet alleen geen schadelijke effecten op de vispopulatie had, maar zelfs nieuwe soorten aantrok. Reden genoeg dus om de effecten van antropogene geluiden op het gedrag van vissen nader te onderzoeken. **V**



Schematische weergave van het gehoororgaan bij vissen.



In het zijlijnsysteem zijn groepjes haarcellen samengevoegd tot neuromasten.

Zowel het binnenoor als het zijlijnsysteem registreren geluid via haarcellen.

Geraadpleegde literatuur

Surf voor de geraadpleegde literatuur naar www.invisionair.nl