

ПРОВ. 1980

АКАДЕМИЯ НАУК УССР

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ  
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

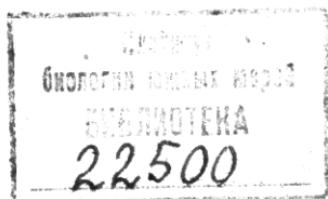
ПРОВ 98

ПРОВ 2010

# БИОЛОГИЯ МОРЯ

вып. 16

ФУНКЦИОНАЛЬНО-  
МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ  
ИССЛЕДОВАНИЯ НЕКТОННЫХ  
ЖИВОТНЫХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА»

КИЕВ — 1969

## ЛИТЕРАТУРА

А леев Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы.  
Изд-во АН СССР. М., 1963.

G r a y J. Studies in animal locomotion. I. The movement of  
fish with special reference to the eel.-J. Exp. Biol., 10,  
1, 88, 1933.

## ГИДРОДИНАМИЧЕСКАЯ ФУНКЦИЯ БРАЧНОГО НАРЯДА ЛОСОСЕЙ

Ю.Г. Алеев

Институт биологии южных морей АН УССР

Как уже было показано /Алеев, 1963, 1964/, брачный наряд лососей обладает гидродинамической функцией, способствуя тем самым увеличению поворотливости самца на нерестилище. В этой связи интересно проследить наличие зависимости между экологией различных видов лососей и величиной изменений динамической устойчивости рыб, которые определяются степенью развития элементов брачного наряда. Рассмотрение этого вопроса и составляет содержание данной работы.

Известно /Алеев, 1963/, что различная степень подвижности самцов и самок многих видов рыб во время икрометания часто обуславливает возникновение полового диморфизма в признаках, связанных с поворотливостью рыбы. Так, например, известный факт /Никольский, 1940, 1944, 1961; Суворов, 1948, и др./, что самцы очень часто /в частности у карловых/ имеют относительно более длинные парные плавники, может быть поставлен в связь с их большей подвижностью во время нереста. В очень резкой форме половой диморфизм проявляется в брачном наряде дальневосточных лососей /*Oncorhynchus*/, что соответствует специфике их экологии в период нереста.

Относительно назначения брачного наряда лососей высказано много различных гипотез, которые в свое время были детально разобраны В.В. Чернавиным /1921/. Однако при внимательной проверке все эти гипотезы не выдерживают критики. Большой знаток вопроса П.Ю.Шмидт писал: "С нашей точки зрения, приходится отказаться от какого-либо биологического объяснения брачного наряда у лососей, пока само явление его образования и роль окружающих условий не будут более подробно изучены" /Шмидт, 1947/. Ни одна из предлагавшихся до настоящего времени гипотез не рассматривала элементы брачного наряда лососей с точки зрения гидродинамики рыб. А между

тем именно в этом, как показывают результаты наших исследований /Алеев, 1963/, и заключается их функциональное значение.

В типичном случае рыба – существо, приспособленное прежде всего к плаванию. Поэтому в ее внешнем строении нет и не может быть структур, безразличных в гидродинамическом отношении к таким крупным структурам, как удлиненные челюсти и горб, свойственные самцам многих лососей в брачном наряде.

Нахождение по известной формуле /Алеев, 1963; формула 31/, показателя  $Z_{max}$  минимальной горизонтальной динамической устойчивости взрослых лососей одного и того же вида без брачного наряда всегда означает уменьшение динамической устойчивости, т.е. увеличение поворотливости рыбы, что при очень подвижном поведении самца на нерестилище имеет важное экологическое значение. Так, у *O. gorbuscha* Walb. при длине рыб от центра глаза до конца позвоночного столба 39–45 см у самок и самцов, не имеющих брачного наряда /пойманных в море и в устьях рек/, величина  $Z_{max}$  колеблется от -0,055 до -0,060, тогда как у самцов с хорошо развитым брачным нарядом – от -0,047 до -0,025. У самок *O. gorbuscha*, которые во время нереста ведут себя более пассивно и не нуждаются в столь большей маневренности, как самцы, указанные брачные изменения выражены значительно слабее или почти не выражены.

Необходимость в столь существенных сдвигах в динамической устойчивости самцов лососей в период икрометания находит свое объяснение в резком изменении экологии при переходе от морского периода жизни к периоду, проводимому на нерестилищах. В море лосось держится в толще воды и питается преимущественно или исключительно рыбой. Это активный, быстрый хищник преследующего типа, и все его строение приспособлено, соответственно, к такому образу жизни. Тело сравнительно прогонистое, хорошо обтекаемое, голова спереди заостренная, стабилизаторная группа плавников, в данном случае – спинной и анальный, хорошо развита, благодаря чему рыба имеет достаточную динамическую устойчивость, т.е. способна хорошо сохранять направление движения. В период нереста по мере хода вверх по реке у самцов постепенно все больше усиливаются все элементы брачного наряда. У самок они ограничиваются, по существу, потемнением окраски, хотя и у них тело делается несколько более плоским, чем в море.

Экология самца на нерестилищах резко отличается от экологии в морском периоде жизни. Если в море основу поведения составляют быстрые перемещения на большие расстояния и погоня за жертвой в свободной воде, то на нерестилище, в условиях водоема крайне малых размеров, где глубина измеряется иногда всего несколькими дециметрами, основным элементом движения являются часто совершаемые повороты в горизонтальной плоскости, необходимые как при выкапывании гнезда, так и на протяжении самого процесса икрометания /самец заботится о том, чтобы самка оставалась в гнезде, отгоняет других самцов и т.п., что связано с постоянным маневрированием/ и после откладки икры при охране гнезда/ самец отгоняет от гнезда хищников./ Самка на нерестилище ведет себя более пассивно, количество совершаемых ею маневров значительно меньше, чем у самца.

Таким образом, если у самца при выходе в реку необходимость изменять направление движения в горизонтальной плоскости по сравнению с морским периодом жизни резко возрастает, то у самки это выражено в гораздо меньшей степени. Это обстоятельство обусловливает более сильное уменьшение динамической устойчивости самца по сравнению с самкой, что находит отражение в более сильном развитии у самца элементов брачного наряда, наличие которых обеспечивает эффект уменьшения динамической устойчивости.

Сам по себе механизм уменьшения горизонтальной динамической устойчивости состоит в сближении центра тяжести и центра продольной вертикальной проекции рыбы, что достигается за счет переноса центра продольной вертикальной проекции вперед. Иначе говоря, при этом происходит уменьшение плеча горизонтального продольного врачающего момента, который образован силой инерции и силой сопротивления воды и оказывает стабилизирующее действие /Алеев, 1963/. Сущность всех морфологических изменений, характерных для брачного наряда, сводится к увеличению площади передней части продольной вертикальной проекции рыбы, что и приводит к перемещению центра этой проекции вперед /рис. I-8/.

Для суждения о наличии зависимости между экологией вида и степенью изменений динамической устойчивости рыбы, которые обуславливаются появлением элементов брачного наряда, были выбраны три вида рода *Oncorhynchus*, которые представляют собой примеры наиболее крайних случаев в смысле экологии на местах икро-

метания: горбуша - *O. gorbuscha* Walb., кижуч - *O. Kisutch*(Walb.) и нерка - *O. nerka* (Walb.)

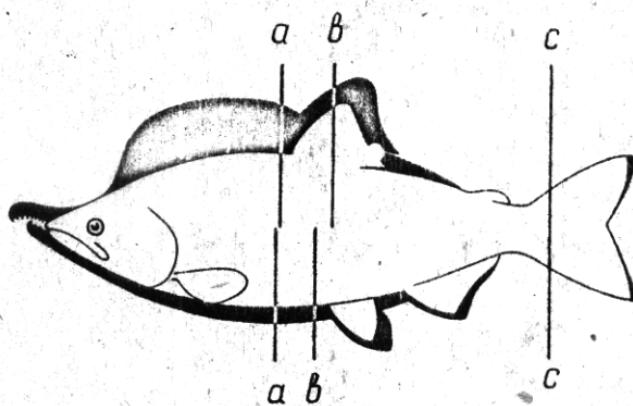


Рис. I. *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.). Самцы длиной от центра до конца позвоночного столба 41,1 см:

a - вертикаль, проведенная через центр тяжести, в - вертикаль, проведенная через центр продольной вертикальной проекции рыбы, с - вертикаль, проведенная через конец позвоночного столба.

Вверху - для самца без брачного наряда, внизу - для самца в брачном наряде /центр тяжести и центр проекции сближены/.

Горбуша нерестится, как правило, в верховьях рек, на самых мелких местах - на перекатах, в небольших притоках и ключах /Семко, 1949/. Нерест кижуча проходит в реках, как в их нижних течениях, так и в верховьях /Грибанов, 1949 а/. Нерка нерестует в озерах, чем и отличается от всех других тихоокеанских лососей /Грибанов, 1949б/.

Из сказанного следует, что горбуша во время икрометания привязана к наиболее мелким местам, тогда как у кижуча и нерки эта связь в мелководьями во время нереста выражена менее отчетливо. Соответственно этому осуществлять постоянное маневрирование на местах откладки икры самцам горбушки в условиях наиболее

мелких водоемов сложнее, чем самцам кижуча и нерки. Это и привело к наиболее сильному развитию у самцов горбуши тех элементов брачного наряда, которые способствуют уменьшению динамической устойчивости и облегчает тем самым выполнение поворотов в горизонтальной плоскости.

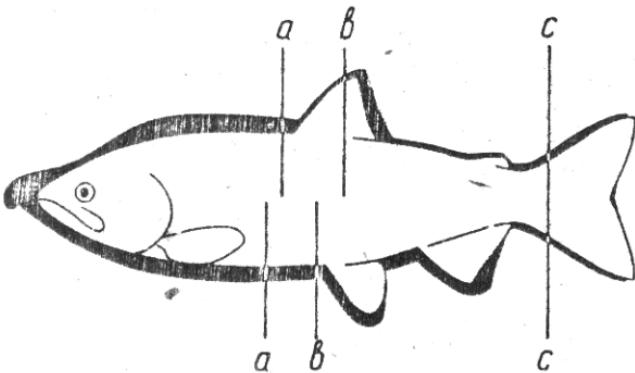


Рис.2. *Oncorhynchus kisutch* (Walb.). Самцы длиной от центра глаза до конца позвоночного столба 54,9 см /самец в брачном наряде/ и 2,5 см /без брачного наряда/. Обозначения такие же, как на рис.1.

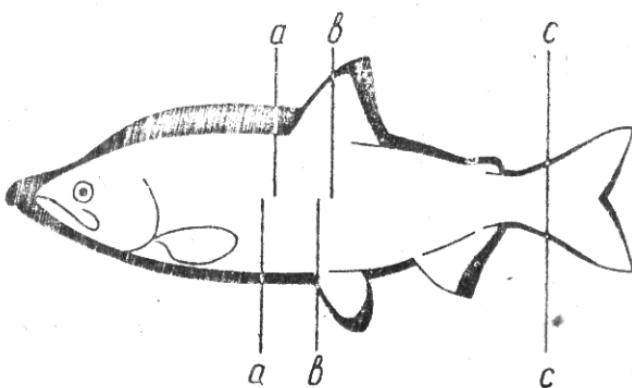


Рис.3. *Oncorhynchus nerka* (Walb.). Самцы длиной от центра глаза до конца позвоночного столба 50,2 см /самец в брачном наряде/ и 30,8 см /без брачного наряда/. Обозначения такие же, как на рис.1.

На рис.4-6 показаны кривые  $Z_{max} = f(L_0)$ , где  $L_0$  – длина рыбы от центра глаза до конца позвоночного столба. Использование

именно этой длины обусловлено тем, что в процессе развития элементов брачного наряда эта длина остается практически неизменной, тогда как любая длина, измеряемая от передней точки тела, с появлением брачного наряда увеличивается за счет абсолютного удлинения челюстей.

Из рис.4-6 видно, что у всех исследованных лососей - горбуши /рис.4/, кижуча /рис.5/ и нерки /рис.6/ - в онтогенезе наблюдается, как и у прочих рыб /Алеев, 1963/, уменьшение динамической устойчивости и увеличение поворотливости, что на графиках отображается приближением кривой  $Z_{max} = f(L_0)$  к оси абсцисс /рис.1-4; светлые кружки, сплошная линия/. Так, у горбуши при увеличении длины рыб от 3-5 до 40 см показатель  $Z_{max}$  увеличивается от -0,080 до -0,060 .

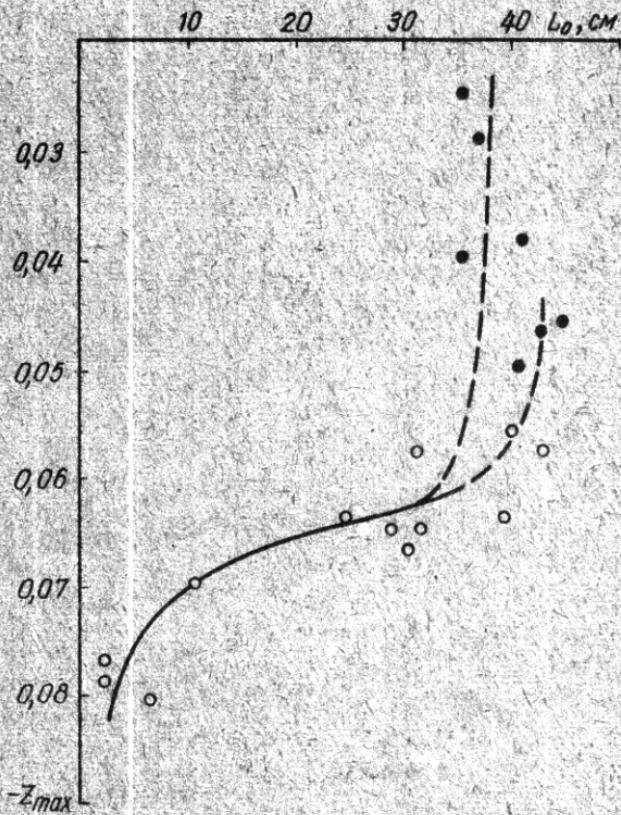


Рис.4. Онтогенез горбуши (горбуша). Кривая  $Z_{max} = f(L_0)$ :  
(○) - рыбы без брачного наряда; (●) - рыбы  
с полостью брачного придела.

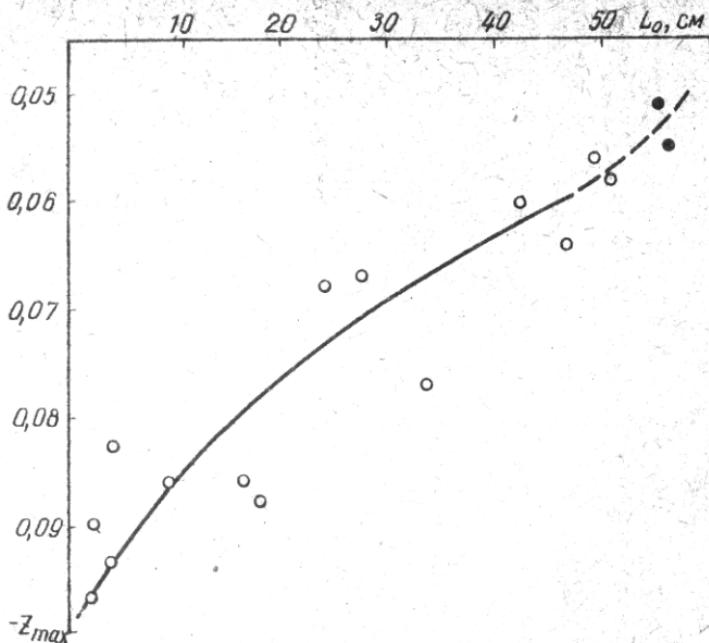


Рис.5. *Oncopterus dumerilii* (Walb.). Кривая  $Z_{max}=f(L_0)$ :  
 (○) — рыбы без брачного наряда; (●) — рыбы  
 в брачном наряде.

у кижуча при увеличении длины рыб от 3-5 до 40-50 см показатель  $Z_{max}$  увеличивается от -0,095 до -0,060. У нерки при увеличении длины от 5 до 40 см показатель  $Z_{max}$  увеличивается от -0,090 до -0,060. Во всех трех случаях это увеличение связано с возрастными изменениями морфологии рыбы, не имеющими отношения к брачному наряду; эти возрастные изменения морфологии в одинаковой мере касаются как самок, так и самцов. С развитием элементов брачного наряда у самцов всех трех исследованных видов наблюдается более резкое приближение кривой  $Z_{max}=f(L_0)$  к оси абсцисс, что связано уже исключительно с развитием брачного наряда и происходит при отсутствии роста рыбы в длину или же на фоне лишь незначительного удлинения рыбы, связанного с абсолютным ростом челюстей /рис.4-6; темные кружки, пунктир/. Отсутствие роста рыбы в длину и обусловливает, при увеличении значений

$Z_{max}$ , резкое приближение кривых к оси абсцисс. Таким образом, если до начала развития брачного наряда кривые  $Z_{max} = f(L_0)$  для лососей имеют тот же вид, что и для других рыб [Алеев, 1963; рис. 127], то с момента начала развития брачного наряда на кривой  $Z_{max} = f(L_0)$  появляется точка перегиба, характерная только для лососей.

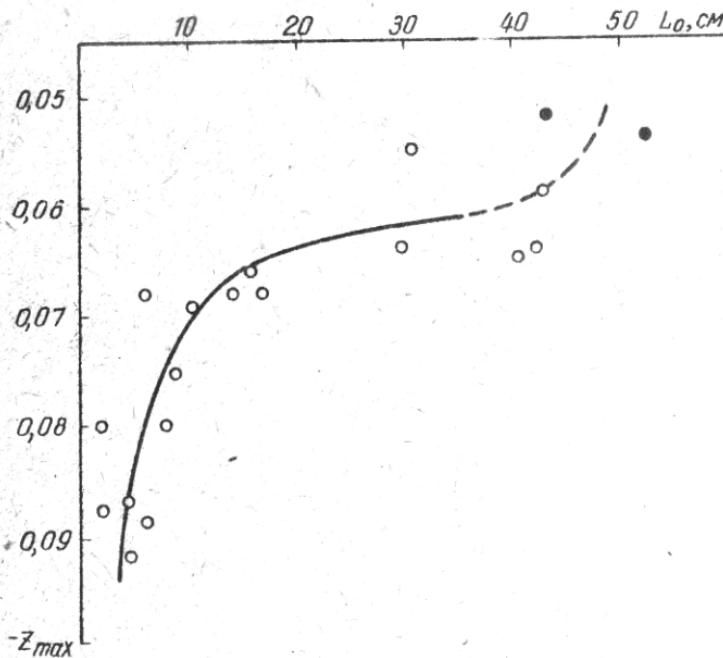


Рис.6. *Oncorhynchus nerka* (Walb). Кривая  $Z_{max} = f(L_0)$ :  
(○) — рыбы без брачного наряда; (●) — рыбы в  
брачном наряде.

Из сравнения рис.4,5 и 6 следует, что у кижуча и нерки увеличение показателя  $Z_{max}$ , обусловленное развитием брачного наряда, выражено значительно слабее, чем у горбуши. Так, у кижуча за счет развития брачного наряда величина  $Z_{max}$  увеличивается от -0,060 до -0,050, причем при исследовании рыб в брачном наряде брались экземпляры с наиболее интенсивным развитием элементов брачного наряда, свойственных данному виду. У нерки за счет развития брачного наряда происходит увеличение  $Z_{max}$ , также

от -0,60 до -0,050, причем при исследовании рыб в брачном наряде брались, как и в случае кижуча, особи, у которых брачный наряд был выражен наиболее резко. У горбуши при развитии брачного наряда  $Z_{max}$  увеличивается примерно от -0,060 до -0,025, т.е. диапазон изменения этого показателя за счет развития брачного наряда примерно в 3,5 раза больше, чем у кижуча и нерки.

Об экологическом значении этих различий уже сказано выше. С морфологической стороны более резкое изменение величины у горбуши обеспечивается значительно более сильным развитием элементов брачного наряда по сравнению с другими видами. Наличие прямой зависимости между экологией отдельных видов лососей на местах нереста, степенью развития у них элементов брачного наряда и величиной изменений динамической устойчивости, вызываемых появлением брачного наряда, свидетельствует о том, что функция брачного наряда заключается в изменении гидродинамических качеств самца в направлении обеспечения тех режимов движения, которые являются наиболее характерными для него на нерестилищах.

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

- А л е е в Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. Изд -во АН СССР. М., 1963.
- А л е е в Ю.Г. Для чего горбуша горб? - Наука и жизнь, 7, 1964.
- Г р и б а н о в В.И. Кижуч - *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum).- В кн.: Промысловые рыбы СССР. Пищепромиздат, 1949а.
- Г р и б а н о в В.И. Нерка-*Oncorhynchus nerka* (Walbaum).- В кн.: Промыловые рыбы СССР. Пищепромиздат, 1949б.
- Н и к о л ь с к и й Г.В. Рыбы аральского моря. Изд-во Московского об-ва испытат. природы, 1940.
- Н и к о л ь с к и й Г.В. Биология рыб. "Советская наука", 1944.
- Н и к о л ь с к и й Г.В. Экология рыб. "Высшая школа", 1961.
- С е м к о Р.С. Горбуша - *Oncorhynchus dorbuscha* (Walbaum).- В кн.: Промыловые рыбы СССР. Пищепромиздат, 1949.

Суворов Е.К. Основы ихтиологии. "Советская наука",  
Л., 1948.

Чернавин В.В. Происхождение брачного наряда у лососей.  
Пг., 1921.

Шмидт П.Ю. Миграции рыб. Изд-во АН СССР, М. - Л., 1947.

О СОПРОТИВЛЕНИИ ВОДЫ ДВИЖЕНИЮ РЫБ \*

А.Ф. Кудряшов

Географическое общество СССР

Проведенные исследования / Rosen , 1961; Walters, 1962/ свидетельствуют о том, что рыбы плавают при турбулентном режиме обтекания их тела водной средой. Исследованиями Роузена / Rosen , 1961/ в продольном канале с покрытым инъектированным слоем молока дном удалось установить следующее:

а/ двигаясь с установленной скоростью 46 и 59 см/сек рыба / *Brachydonio albolineatus* / извивалась между вертикальными вихрями - возмущениями, начинающимися вблизи жабр; при этом во впадинах скрюченного тела рыбы располагались три синхронно работающих с телом вихря;

б/ не перемещающиеся центры вихрей располагались по траектории головы рыбы; между центрами вихрей в следе наблюдалось медленное течение, перпендикулярное направлению движения рыбы;

в/ в волнообразном следе рыбы каждый вихрь медленно вращался, увеличивая амплитуду волн.

Установлено, что рыба плывет при турбулентном режиме не только за счет работы хвостового плавника, отталкивающегося от вихрей, но и за счет движения тела. Совершенно аналогичные явления наблюдаются в спонтанно сформированных турбулентным потоком руслах рек и их лабораторных моделях с тем лишь отличием, что в этом случае крупные вихри - возмущения располагаются горизонтально / Маккаев, Коновалов, 1939; Кудряшев, 1959/.

\* Печатается в дискуссионном порядке.