

ТИПЫ ЧЕШУИ КАК ЭТАПЫ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ГИДРОДИНАМИЧЕСКОЙ ФУНКЦИИ КОЖНОГО ПОКРОВА РЫБ

В. Д. БУРДАК

Институт биологии южных морей Академии наук Украинской ССР
(Севастополь)

На основании оригинальных данных рассмотрена гидродинамическая функция плакоидной, космоидной, ганоидной и эласмоидной чешуи рыб. Различные типы чешуи рассматриваются как этапы развития гидродинамической функции кожного покрова нектонных рыбообразных и рыб. Показано, что защитная функция окостенений кожного покрова в филогенезе закономерно сменяется гидродинамической функцией, которая состоит в уменьшении степени развития турбулентных пульсаций в пограничном слое.

Приспособление рыбообразных и рыб к нектонному образу жизни предполагало в целом прогрессивное развитие всех адаптаций, связанных с активным поступательным движением. Одной из сторон этого процесса явилось закономерное изменение кожных покровов в различных систематических группах рыбообразных и рыб, направленное на усиление и усложнение гидродинамической функции кожи. Отдельные типы чешуи — плакоидный, космоидный, ганоидный и эласмоидный — в этом смысле представляют собой определенные стадии развития одного и того же приспособления, что и рассматривается ниже.

Основная тенденция в эволюционном развитии кожных покровов нектонных рыбообразных и рыб заключается в постепенном ослаблении защитной функции этих покровов при одновременном усилении их гидродинамической функции. От тяжелых массивных панцирей нектобентосных *Agnatha* (*Thelodonti*, *Heterostraci*, *Osteostraci* и др.) и примитивных нектобентосных рыб (*Antiarchi* и т. п.), у которых окостенения кожного покрова, несомненно, выполняли исключительно или почти исключительно защитную функцию, эволюция привела к нектонным *Actinopterygii* с тонкой эласмоидной чешуей, несущей только гидродинамическую функцию и практически полностью лишенной защитной функции. Как уже отмечалось ранее (Кудряшов и Барсуков, 1967), в пользу существования защитной функции циклоидной и ктеноидной чешуи по существу не имеется каких-либо убедительных доводов.

Материалом для выполнения данной работы послужила чешуя различных рыб, собранная автором в разное время на Черном море и на внутренних водоемах Союза. Плакоидная чешуя исследована на примере черноморской акулы *Squalus acanthias* L. с привлечением литературных данных (Bigelow and Schroeder, 1948) по другим видам акул. Космоидная чешуя изучена у *Neoceratodus forsteri* (Kreffft), *Protopterus aethiopicus* Heckel и *Lepidosiren paradoxa* Fitz; ганоидная — *Polypterus senegalensis* Cuv., *P. bichir* Goffr., *Calamoichthys calabaricus* Smith и *Lepisosteus osseus* (L.). Все материалы по *Neoceratodus*, *Protopterus*, *Lepidosiren*, *Polypterus*, *Calamoichthys* и *Lepisosteus* были получены в Зоологическом музее Московского университета при содействии А. А. Световидовой и в Зоологическом институте АН СССР при содействии В. В. Барсукова, которым автор пользуется случаем выразить свою благодарность. Материалы по эласмоидной чешуе были рассмотрены в ранее опубликованных работах автора (Бурдак, 1968, 1969, 1969а, 1969б, 1970, 1972).

Первые несомненные доказательства наличия гидродинамической функции чешуйного покрова мы находим уже у древнейших известных нам рыбообразных, у *Thelodonti*, плакоидная чешуя которых имела продольные гребни (Обручев, 1964), неизбежно выполнявшие, соответственно их строению, функции элементов ламинаризатора (Бурдак, 1968). Интересно, что принадлежащие представителям *Thelodonti* чешуйки с гребнями, относящиеся к ордовику окрестностей Ленинграда, являются древнейшими остатками позвоночных, которые известны в настоящее время.

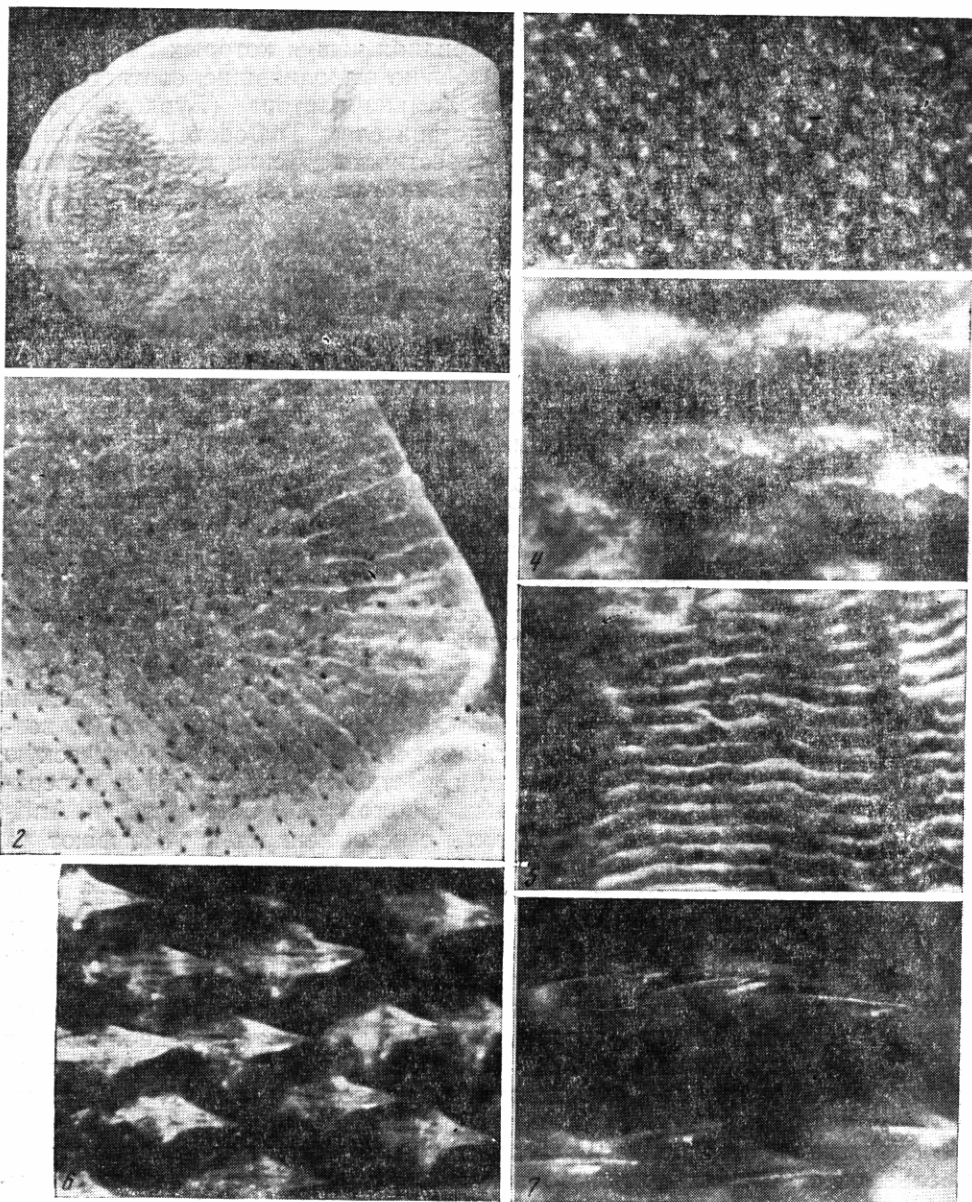
Продольная складчатость имеется на панцирях многих нектобентосных *Agnatha* (*Heterostraci*, *Osteostraci*) и примитивных нектобентосных рыб (*Antiarchi*) (Обручев, 1964а). Эти складки, судя по их морфологии, также выполняли функцию элементов ламинаризатора, способствуя более строго продольному направлению обтекающего потока.

Очевидно, что как примитивная плакоидная чешуя типа наблюдаемой у *Thelodonti*, так и рельефы на панцирях и отдельных тессерах нектобентосных *Agnatha* и примитивных рыб могли выполнять лишь очень ограниченную гидродинамическую функцию. Об этом свидетельствует морфология всех этих образований (Обручев, 1964, 1964а) и, в первую очередь, их малая рельефность сравнительно с таковой развитых биогидродинамических элементов рельефа чешуйного покрова быстрых эунектонных рыб (Бурдак, 1968, 1972 и др.). Такое положение отвечает относительно малой подвижности рассматриваемых *Agnatha* и примитивных нектобентосных рыб: имеющиеся у них рельефы на различных кожных окостенениях представляют собой еще в значительной мере простой результат определенных закономерностей роста этих образований (например, концентрические рельефы на тессерах и панцирях) и, возможно, имеют не столько гидродинамическую, сколько криптическую функцию, наличие которой очевидно, в частности, для рельефов поверхности панцирей всех нектобентосных *Heterostraci*, *Osteostraci* и *Antiarchi*. В то же время некоторые факты с несомненностью указывают на то, что подобные рельефы на окостенениях кожного скелета у рассматриваемых животных, по крайней мере, в некоторых случаях явно имели и гидродинамическое значение. Так, например, у *Thelodonti* на голове чешуя гладкие, а к хвосту становятся удлиненными и заостренными и несут гребешки (Обручев, 1964): наличие гребней на чешуе, покрывающей диффузорный участок тела, указывает на выполнение этими гребнями функций спрямляющей решетки, как это наблюдается у многих современных рыб, у которых элементы ламинаризатора совершенно идентично распределяются на поверхности тела (Бурдак, 1968 и др.).

Постепенное усиление гидродинамической функции поверхностных рельефов окостенений кожного покрова, сравнительно с рассмотренными рельефами на чешуе и панцирях *Agnatha* и *Placodermi*, можно видеть на примерах космоидной и ганоидной, а также плакоидной чешуи с более развитым продольным рельефом на поверхности коронки.

Космоидная и ганоидная чешуя еще в полной мере сохраняют свое защитное значение. Об этом свидетельствуют прежде всего большая толщина и прочность чешуй этого типа, а также чрезвычайно прочное их прикрепление на теле рыбы, в чем автор имел возможность убедиться при снятии чешуи с *Neoceratodus*, *Protopterus*, *Lepidosiren*, *Polypterus*, *Calamoichthys* и *Lepisosteus*. В случае космоидной чешуи прочность прикрепления в значительной мере объясняется большой площадью ее подошвы, которой она срастается с соединительнотканными элементами кожи, сравнительно с площадью свободной поверхности чешуи, которая является местом приложения внешних сил, стремящихся сдвинуть чешую с места. Классическим примером в этом отношении является например, чешуя *Neoceratodus* (см. рисунок, 1)¹, у которой площадь откры-

¹ Ниже ссылки на рисунок даны цифрами курсивом в скобках.



Neoceratodus forsteri (Kieff) (1, 4, 5), *Polypterus synegalensis* Cuv. (2), *Protopterus aethiopicus* Heckel. (3), *Squalus acanthias* L. (6, 7)

1 — чешуя с боковой поверхности тела; абсолютная длина рыбы 75,0 см; общая длина чешуи 5,6 см; 2 — чешуйный покров на боковой поверхности тела; абсолютная длина рыбы 30,0 см; 3 — конические шипики на поверхности закрытой части чешуи; абсолютная длина рыбы 51,0 см; 4 — крупный продольный рельеф в центральной области открытой части чешуи; абсолютная длина рыбы 75,0 см; 5 — мелкий продольный рельеф в периферической области открытой части чешуи; абсолютная длина рыбы 75,0 см; 6 — общий вид плакоидных чешуй с продольными килями на боковой поверхности тела, абсолютная длина рыбы 61,0 см; 7 — продольные кили на плакоидных чешуях; абсолютная длина рыбы 61,0 см

той части чешуи составляет всего 16% от общей площади чешуи, тогда как например у *Clupea harengus harengus* L. — 37%. Большая прочность панцирного покрытия, образуемого космоидной чешуей, объясняется также сильным налеганием чешуй друг на друга. Так, у исследованных нами *Neoceratodus* и *Protopterus* благодаря этому (1) образуется защитный покров, состоящий в каждой точке тела из 4—5 слоев чешуй.

У *Polypterus*, *Calamoichthys* и *Lepisosteus* чешуи располагаются правильными диагональными рядами, образуя как бы сплошной панцирь, состоящий из косых подвижно соединенных колец.

Гидродинамическая функция космоидной и ганоидной чешуи может быть выражена в различной степени в зависимости от морфологических особенностей чешуи. В том случае, когда поверхность чешуи гладкая, как например, у *Polypterus*, *Calamoichthys* и *Lepisosteus* (2), гидродинамическая функция чешуйного покрова ограничивается обеспечением определенной гладкости поверхности тела. В тех же случаях, когда открытая поверхность чешуи имеет определенный рельеф, чешуя выполняет более сложную гидродинамическую функцию, заключающуюся, кроме того, в активном управлении пограничным слоем.

Так, рельеф из продольных гребней на космоидной чешуе *Latimeria* (Millot et Anthony, 1958) и многих вымерших *Sarcopterygii* (Воробьева и Обручев, 1964), очевидно, сформировался как специальное приспособление, уменьшающее турбулентные пульсации в пограничном слое, т. е. выполняющее функцию комплекса ктеноподобных структур и ложбин стока на эласмоидной чешуе *Actinopterygii* (Бурдак, 1972). Не вызывает сомнения и аналогичная гидродинамическая функция рельефа из продольных гребней на ганоидной чешуе *Palaeoniscii*. Морфология этого рельефа (Берг и др., 1964) в целом также близка к морфологии ктеноидного комплекса эласмоидной чешуи (Бурдак, 1972).

Среди исследованных нами рыб с космоидной чешуей специальный рельеф, выполняющий гидродинамическую функцию, имеется на чешуе *Neoceratodus*, что соответствует его более подвижному образу жизни сравнительно с *Protopterus* и *Lepidosiren*.

На космоидной чешуе *Protopterus* поверхностный рельеф представлен однотипными коническими шипиками, которые покрывают всю закрытую часть чешуи (3). Этот рельеф явно не имеет гидродинамического значения и, возможно, связан с обеспечением определенного физико-химического режима кожного покрова при нахождении рыбы в коконе, в состоянии спячки. Неплотное прилегание чешуй друг к другу, обусловленное наличием на их верхних поверхностях зубчиков, может способствовать сохранению между чешуями прослойки из слизи, что может иметь важное значение для стабилизации водного обмена организма. Открытая часть чешуи *Protopterus* покрыта толстым эпителием и лишена какого-либо закономерного рельефа, выполняющего гидродинамическую функцию.

Полностью лишена гидродинамической функции космоидная чешуя *Lepidosiren* — мелкая и целиком скрытая в коже.

У *Neoceratodus* на открытой части чешуи имеется хорошо выраженный продольный рельеф из относительно крупных и высоких притупленных гребней и лунок в средней части чешуи (4) и более мелкий рельеф из продольных бороздок ближе к краю (5). Этот рельеф, судя по его глубине и четкой продольной направленности, явно выполняет гидродинамическую функцию, представляя собой развитый комплекс ложбин стока, способствующих разделению пограничного слоя на отдельные струи.

Плакоидная чешуя с более развитой коронкой, несущей на себе продольные гребни, представляет собой преимущественно, если не исключительно, приспособление для управления пограничным слоем, направленное на уменьшение в нем турбулентных пульсаций. В этой связи обособление и расширение коронки плакоидной чешуи следует расценивать как прогрессивное развитие ее гидродинамической функции, поскольку увеличение числа продольных килей на коронке представляет собой способ увеличения частоты элементов ламинаризатора и соответствует более быстрому движению. Рельеф, образуемый на поверхности тела рыбы совокупностью развитых плакоидных чешуй, выглядит как сплошное поле

продольно ориентированных килей (6, 7), которое как нельзя лучше способствует сохранению продольности течения в пограничном слое.

В отдельных группах акул степень развития коронки плакоидных чешуй в целом связана прямой зависимостью с подвижностью отдельных видов. У медленно плавающих форм мы обычно видим коронку в виде одного загнутого назад конического кожного зуба (*Echinorhinus*, *Cetorhinus*, *Centroscyllium* и т. п.), либо слабо расширенную коронку с одним продольным гребнем (*Pseudotriakis*, *Triakis*, *Somniosus*). У более подвижных бентонектонных и эунектонных видов наблюдается расширение коронки, обычно сопровождаемое усилением развития и увеличением числа находящихся на ней гребней (*Mustelus*, *Squalus*, *Prionace* и т. п.). Наибольшая ширина коронки и наибольшее число находящихся на ней гребней характерно для плакоидной чешуи крупных, быстро плавающих эунектонных акул (*Carcharhinus*, *Sphyrna* и т. п.), у которых число гребней на коронке может достигать до 5—6.

Наиболее сильное развитие гидродинамической функции чешуйного покрова наблюдается в случае плакоидной чешуи с наиболее развитой коронкой, как у *Sphyrna*, *Carcharhinus* и подобных им акул, и в случае эласмоидной чешуи *Actinopterygii* (Бурдак, 1972). В обоих этих случаях чешуя практически уже полностью лишена защитной функции и выполняет исключительно гидродинамическую функцию, снижая сопротивление трения. Следовательно, завершающим шагом в развитии гидродинамической функции чешуи в группе *Chondrichthyes* явилось появление плакоидной чешуи с хорошо дифференцированной коронкой, несущей четкие продольные гребни, а в группе *Osteichthyes* — появление тонкой эласмоидной (т. е. циклоидной и ктеноидной) чешуи, выполняющей разнообразные гидродинамические функции.

Таким образом, эволюция нектонных рыбообразных и рыб в конечном счете привела к полной ликвидации защитной функции чешуи и максимальному развитию ее гидродинамической функции. Наиболее совершенные нектонные формы рыб как в группе *Chondrichthyes*, так и в группе *Osteichthyes* характеризуются максимальным развитием гидродинамической функции чешуйного покрова и полной потерей его защитной функции, что соответствует общей тенденции исторического развития рыб как нектонных позвоночных.

Итак, анализируя развитие чешуйного покрова в филогенезе рыб, мы убеждаемся, что различные типы чешуи у рыбообразных и рыб соответствуют различным этапам приспособления этих животных к нектонному образу жизни.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С., Казанцева А. А. и Обручев Д. В., 1964. Надотряд *Palaeonisci*. Палеониски. В кн. «Основы палеонтологии; Бесчелюстные, рыбы»: 336—370, Изд-во «Наука», М.
- Бурдак В. Д., 1968. О функциональном значении ктеноидов на чешуе рыб, Зоол. ж., 47, 5: 732—738.— 1969. Онтогенетическое развитие чешуйного покрова кефали *Migil saliens* Risso, Зоол. ж., 48, 2: 242—248.— 1969а. О возрастных изменениях в строении микрорельефа чешуйного покрова барабули (*Mullus barbatus ponticus* Essipov). Функционально-морфологические исследования нектонных животных: 46—52, Изд-во «Наукова Думка»: Киев.— 1969б. О функционировании ктеноидного аппарата рыб в условиях турбулентного пограничного слоя, Зоол. ж., 48, 7: 1053—1055.— 1970. О соотношениях гидродинамических функций циклоидной и ктеноидной чешуи у рыб, Зоол. ж., 49, 6: 869—871.— 1972. О гидродинамической функции циклоидной чешуи рыб, Зоол. ж., 51, 7: 1086—1089.
- Воробьева Э. И. и Обручев Д. В., 1964. Подкласс *Sarcopterygii*. В кн. «Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы»: 268—322, Изд-во «Наука», М.
- Кудряшов А. Ф. и Барсуков В. В., 1967. О гидродинамической роли чешуйного покрова рыбы как аналога поверхностей, непосредственно сформированных вихревым потоком, Зоол. ж., 46, 3: 393—403, 4: 556—566.
- Обручев Д. В., 1964. Ветвь *Agnatha*. Бесчелюстные. В кн. «Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы»: 34—116, Изд-во «Наука», М.— 1964а. Класс *Placodermi*

- Пластинчатокóжне. В кн. «Оснóвы палеонтологий; Бесчелюстные, рыбы»: 118—172, Изд-во «Наука», М.
- Bigelow H. B. and Schroeder W. C., 1948. Fishes of the Western North Atlantic. I. Lancelets, cyclostomes, sharks, Mem. Sears Foundation Mar. Res., 1: 1—576, New Haven.
- Millot J. et Anthony J., 1958. Crossoptérygiens actuels. *Latimeria chalumnae* dernier des crossoptérygiens. In: Grassé. P.-P. «Traite de Zoologie», 13, 3: 2552—2597, Masson, Paris.

TYPES OF SCALE AS STAGES OF EVOLUTION OF THE HYDRODYNAMICAL FUNCTION OF CUTANEOUS INTEGUMENT IN FISH

V. D. BURDAK

*Institute of Biology of South Seas, Academy of Sciences of the Ukrainian SSR
(Sebastopol)*

Summary

On the basis of original data, the hydrodynamical function of placoid, cosmoid, ganoid and elasmoid scales in fish is considered. Different scale types are regarded as stages of evolution of the hydrodynamical function of cutaneous integument in nectonic fish-like forms and fish. The protective function of the cutaneous integument ossifications was shown to have been replaced by the hydrodynamical function which consists in the decrease of the degree of turbulent pulsation in the boundary layer.
