

## О ФУНКЦИОНАЛЬНОМ ЗНАЧЕНИИ КТЕНОИДОВ НА ЧЕШУЕ РЫБ

В. Д. БУРДАК

Институт биологии южных морей Академии наук Украинской ССР (Севастополь)

Изучено строение ктеноидов и расположение на теле участков с циклоидной и ктеноидной чешуей у 6 видов рыб: *Mugil saliens* Risso, *M. auratus* Risso, *M. cephalus* L., *Pomadasis guoraca* Russell, *Diplodus annularis* (L.) и *Mullus barbatus ponticus* Essipov. Показано наличие обратной зависимости между величиной ктеноидов и числами Рейнольдса. На основании полученных данных, совокупность ктеноидов можно рассматривать как ламинаризатор, который действует по принципу спрямляющей решетки. Ктеноидная чешуя характерна преимущественно для некоторого среднего диапазона чисел  $Re$ , примерно от  $10^4$  до  $10^6$ . Встречаемость циклоидной и ктеноидной чешуи у рыб в общих чертах соответствует этому правилу.

Громадное большинство современных рыб имеет чешую циклоидную — без шипиков на свободной поверхности или ктеноидную — с шипиками на свободной поверхности. Функциональное значение этих шипиков — ктеноидов на чешуе до последнего времени оставалось неизученным. Однако предполагается (Алеев, 1963), что они представляют собой приспособления, управляющие пограничным слоем, турбулизируя его с целью недопущения ламинарного отрыва.

В настоящей работе была изучена степень развития ктеноидов на различных участках тела рыбы, что дало возможность судить о их функциональном значении и механизме действия как структур, управляющих пограничным слоем. Объектом изучения служили шесть видов рыб с ктеноидной чешуей: *Mugil saliens* Risso, *M. auratus* Risso, *M. cephalus* L., *Pomadasis guoraca* Russell, *Diplodus annularis* (L.) и *Mullus barbatus ponticus* Essipov. Размерный состав и количество исследованного материала показаны в табл. 1.

Для исследования были использованы экземпляры рыб, не подвергавшиеся никакой фиксации, с хорошо сохранившимся, не поврежденным чешуйным покровом. Вся чешуя просматривалась под биноклем для определения наличия ктеноидов и степени их развития. С помощью окуляр-микрометра измерялась максимальная длина ктеноидов  $k$  на каждой чешуе в миллиметрах. Измерялась также длина рыбы  $L$  от вершины рыла до конца позвоночного столба (в миллиметрах).

Исследование чешуи показало, что у всех пяти видов рыб развитие ктеноидов на различных участках тела подчинено одной и той же закономерности, которая состоит в определенной последовательности появления ктеноидов в направлении от переднего конца тела к заднему. У всех исследованных рыб на передней части тела чешуя циклоидная. Ктеноиды появляются лишь на некотором удалении от переднего конца тела и длина их от переднего конца к заднему начинает увеличиваться, причем это увеличение у разных видов рыб выражено в различной степени. Это видно на рис. 1, где показана граница, разделяющая поверхности, покрытые циклоидной и ктеноидной чешуей (линия С) и особенно на рис. 2, где показаны кривые  $k=f(L)$ , причем значения  $L$  выражены в долях единицы.

Анализ распределения по поверхности тела рыбы участков с циклоидной и ктеноидной чешуей показывает, что у взрослых особей всех исследованных нами видов ктеноиды на чешуе появляются на некото-

Размерный состав и количество исследованного материала

| Виды рыб                                | Длина рыб до конца позвоночного столба<br>L, см, от—до | Число исслед. экз., n |
|-----------------------------------------|--------------------------------------------------------|-----------------------|
| <i>Mullus barbatus ponticus</i> Essipov | 6,0—7,8                                                | 10                    |
| » » » »                                 | 10,1—14,0                                              | 10                    |
| » » » »                                 | 14,1—16,0                                              | 10                    |
| » » » »                                 | 16,9—18,0                                              | 10                    |
| <i>Pomadasis guoraca</i> Russell        | 36,8—40,2                                              | 2                     |
| <i>Diplodus annularis</i> (L.)          | 14,1—18,8                                              | 10                    |
| <i>Mugil auratus</i> Risso              | 28,0—30,0                                              | 10                    |
| <i>M. cephalus</i> L.                   | 34,1—37,0                                              | 10                    |
| <i>M. saliens</i> Risso                 | 0,73—0,85                                              | 4                     |
| » » » »                                 | 0,96—1,0                                               | 7                     |
| » » » »                                 | 1,20—1,27                                              | 10                    |
| » » » »                                 | 1,28—1,32                                              | 10                    |
| » » » »                                 | 1,33—1,39                                              | 9                     |
| » » » »                                 | 1,40—1,45                                              | 10                    |
| » » » »                                 | 1,46—1,50                                              | 10                    |
| » » » »                                 | 1,51—1,60                                              | 10                    |
| » » » »                                 | 1,61—1,69                                              | 10                    |
| » » » »                                 | 1,70—2,00                                              | 10                    |
| » » » »                                 | 2,01—3,00                                              | 10                    |
| » » » »                                 | 3,01—4,00                                              | 10                    |
| » » » »                                 | 4,01—5,00                                              | 8                     |
| » » » »                                 | 5,01—6,00                                              | 10                    |
| » » » »                                 | 6,01—7,00                                              | 7                     |
| » » » »                                 | 7,01—8,00                                              | 7                     |
| » » » »                                 | 8,01—9,00                                              | 8                     |
| » » » »                                 | 9,1—10,0                                               | 6                     |

ром расстояния перед наибольшим поперечным сечением тела. Поскольку наибольшая высота и наибольшая ширина тела у рыб находятся на различном расстоянии от его переднего конца, ктеноиды на чешуе появ-

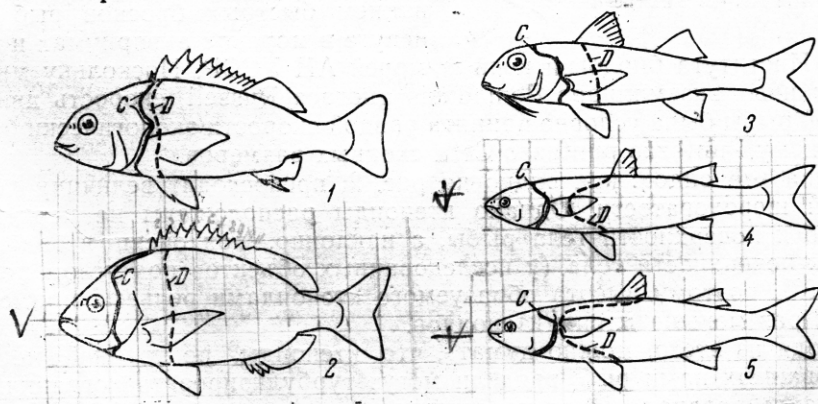


Рис. 1. Граница между поверхностями, покрытыми циклоидной и ктеноидной чешуей C, и линия касания поверхности тела рыбы с описанным цилиндром D

1 — *Pomadasis guoraca* Russell, по 2 экз., средняя длина (до конца позвоночного столба) — 38,5 см; 2 — *Diplodus annularis* (L.), по 10 экз., средняя длина 15,2 см; 3 — *Mullus barbatus ponticus* Essipov, по 10 экз., средняя длина 17,6 см; 4 — *Mugil auratus* Risso, по 10 экз., средняя длина 28,5 см; 5 — *M. cephalus* L., по 10 экз., средняя длина 36,0 см

ляются на спине, боках и брюхе также на различном удалении от переднего конца тела, как это показано на рис. 1. Граница, разделяющая участки с циклоидной и ктеноидной чешуей на теле рыбы — обозначим

ее буквой  $C$ , — в большинстве случаев в общих чертах повторяет линию касания — обозначим ее буквой  $D$  — поверхности тела рыбы с описанным цилиндром, ось которого параллельна продольной оси тела рыбы.

Линия  $C$  по сравнению с линией  $D$  несколько смещена вперед.

Из сопоставления длины  $k$  ктеноидов с высотой  $k_{дон}$  — допускаемой шероховатости<sup>1</sup> для наших объектов, которая была определена нами по имеющимся в литературе (Шлихтинг, 1956) графикам, видно, что длина ктеноидов у всех исследованных объектов увеличивается параллельно увеличению допускаемой шероховатости, т. е. в направлении от переднего конца тела к заднему (рис. 2). Это указывает на связь развития ктеноидов с высотой допускаемой шероховатости.

Известно (Шлихтинг, 1956), что величина допускаемой шероховатости уменьшается с увеличением числа Рейнольдса. В связи с этим у рыб по мере увеличения значений  $Re$  наблюдается уменьшение длины ктеноидов. У исследованных нами видов при увеличении  $Re$  от  $2,7 \cdot 10^5$  до  $1,7 \cdot 10^6$  максимальная длина ктеноидов уменьшается соответственно от 0,375 до 0,021 мм (рис. 2). Данные о скоростях движения рыб, необходимые для нахождения величины  $Re$ , были получены хронометрированием быстрых бросков рыб при испуге в морских аквариумах и бассейнах Института биологии южных морей АН УССР. Поскольку мы не имели живых экземпляров *Pomadasis guogaca* Russell, скорость движения этой рыбы была условно принята равной скорости экологически близкого к нему *Puntazzo puntazzo* Cetti сходных размеров.

Длина ктеноидов, как видно на рис. 2, превосходит величину допускаемой шероховатости. Однако ктеноиды расположены не перпендикулярно к поверхности тела рыбы, а наклонно, под очень небольшим углом к поверхности тела (у исследованных объектов под углом не более  $5-8^\circ$ ), поэтому высота образуемого ктеноидами рельефа примерно в 8–12 раз меньше длины ктеноидов.

Исходя из этого, можно думать, что ктеноиды, по крайней мере у исследованных нами рыб, вряд ли могут турбулизировать пограничный слой. Такое предположение подтверждается также и тем, что у живой рыбы ктеноиды в значительной мере закрыты слизью и выдаются над ее телом лишь в виде низких продольных гребней, расположенных по краю чешуи. Иначе говоря, рельеф, образуемый ктеноидами вместе со слизью, выглядит как сплошной ряд продольно ориентированных килей (рис. 3). Это приводит к мысли, что ктеноиды выполняют скорее функ-

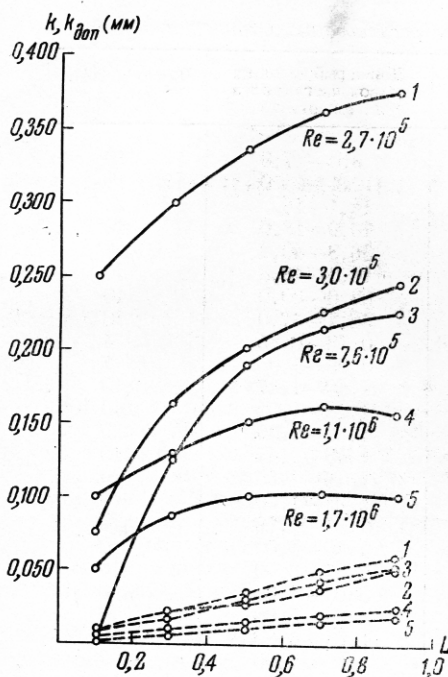


Рис. 2. Кривые  $k=f(L)$  (сплошные линии) и  $k_{дон}=f(L)$  (пунктир)

1 — *Mullus barbatus ponticus* Essipov, 2 — *Diplodus annularis* (L.), 3 — *Pomadasis guogaca* Russell, 4 — *Mugil auratus* Risso, 5 — *M. cephalus* L. Размеры рыб и число исследованных экземпляров те же, что и на рис. 1

<sup>1</sup> Под выражением «допускаемая шероховатость» или «допускаемая высота шероховатости» в гидромеханике понимается (Шлихтинг, 1956) та предельная высота элементов шероховатости, которая при обтекании поверхности еще не вызывает увеличения сопротивления по сравнению с сопротивлением гладкой пластинки.







тела рыбы, возле которых обтекающий поток резко ускоряется, т. е. в передней части тела, где толщина обтекаемого тела в направлении спереди назад увеличивается, покрыты циклоидной чешуей. На тех же участках, возле которых обтекающий поток не увеличивает скорости или это увеличение ниже определенного предела, чешуя становится ктеноидной. Число оснований ктеноидов на каждом участке края чешуи по мере ее роста практически не увеличивается, о чем свидетельствует

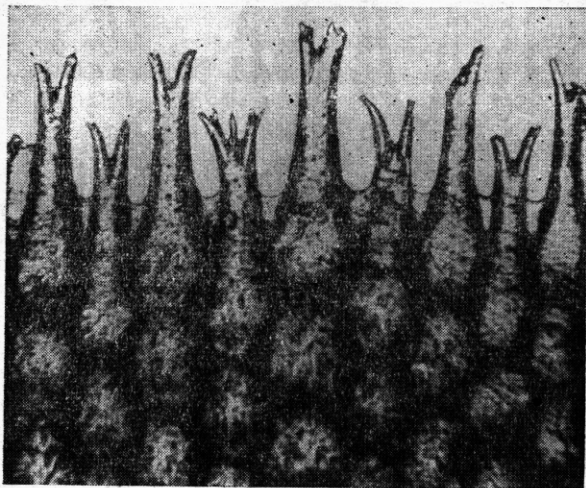


Рис. 4. Многовершинные ктеноиды на чешуе *Mullus barbatus ponticus* Essipov] длиной  $L$  17,6 см.  
Увеличение 32.

постоянство числа рядов оснований ктеноидов, сидевших на более ранних, верхних пластинках чешуи и отпавших при образовании новых ктеноидов, сидящих на более молодой, самой нижней пластинке чешуи. Эти ряды оснований старых, отпавших ктеноидов образуют на открытой части ктеноидной чешуи характерные и своеобразные для каждого вида рыб продольные полосы (рис. 3, 4).

Изучение ктеноидов на совершенно неповрежденной чешуе, снятой с живой рыбы, позволило установить одну особен-

ность в строении ктеноидов (насколько известно автору), не описанную ранее и имеющую прямое отношение к функции ктеноидов как элементов спрямляющей решетки. Оказалось, что у видов с более крупной чешуей (*Pomadasis*, *Mullus*) в онтогенезе происходит ветвление ктеноидов, в результате которого одновершинные ктеноиды (рис. 3) превращаются в двувершинные, трехвершинные, четырехвершинные и даже пятивершинные (рис. 4).

Необходимо отметить, что ктеноиды очень хрупки и чрезвычайно легко повреждаются, поэтому естественную картину строения ктеноидов, как правило, можно наблюдать только на совершенно свежем и неповрежденном материале. Такая легкая повреждаемость ктеноидов и привела, видимо, к мнению (Кудряшов и Барсуков, 1967), что ктеноиды представляют собой «шипики с резорбированной (разрядка наша.— В. Б.) вершиной».

Известно (Шулейкин, 1953), что с увеличением размеров рыбы максимальные доступные для нее скорости движения увеличиваются. В соответствии с этим в онтогенезе рыб в ряде случаев наблюдается ветвление ктеноидов, за счет которого при прежнем числе оснований ктеноидов происходит увеличение числа их рабочих элементов — шипов — в 2—4 или даже 5 раз (рис. 4). У исследованных объектов наиболее обычный вид ветвления ктеноидов — дихотомический, ветвление на нечетное число вершин наблюдается реже. Определенной длине рыб в онтогенезе соответствует определенная степень разветвленности ктеноидов. Так, у *Mullus* при длине (до конца позвоночного столба) до 6—7 см ктеноиды, как правило, только одновершинные, при длине до 10—14 см они имеют до четырех, при длине свыше 14 см — до пяти вершин (рис. 4).

Процесс ветвления ктеноида начинается с некоторого притупления его вершины. Из острой, конической она делается тупо-закругленной,

иногда даже булавовидной. Далее на закругленном конце ктеноида появляются два центра роста. Затем эти новые вершины вытягиваются, давая начало новым развитым шипам. (12)

Насколько удалось заметить автору, этот процесс ветвления происходит одинаково как при первоначальном дихотомическом ветвлении одновершинного ктеноида, так и при вторичном делении каждого из шипов двувершинного ктеноида.

Нечетное число вершин появляется чаще всего в результате дихотомического ветвления одного из шипов двувершинного ктеноида, в то время как второй шип остается неразветвленным, или же в результате дихотомического ветвления одного из шипов четырехвершинного ктеноида. Значительно реже нечетное число вершин является результатом одновременного возникновения нечетного числа точек роста на конце булавовидном вздутии ктеноида.

С особенной четкостью гидродинамическая функция ктеноидов выявляется при изучении ранних этапов онтогенетического развития ктеноидного чешуйного покрова, которое было выполнено нами на примере кефали *M. saliens* Risso. Как было показано ранее (Бурдак, 1957), в условиях Черного моря у мальков *M. saliens* при длине до конца позвоночного столба менее 0,95 см чешуи на теле совершенно нет. Закладка чешуи начинается при достижении длины 0,95—0,96 см, что примерно соответствует величине  $Re=1,5 \cdot 10^3$ , причем раньше всего чешуя начинает закладываться на боках тела. Вся образующаяся чешуя циклоидная. При длине около 1,0 см уже все тело покрыто циклоидной чешуей. Первый намек на образование ктеноидов наблюдается при длине 1,40—1,42 см и  $Re=8,2 \cdot 10^3$ . Раньше всего <sup>ктеноиды</sup> появляются на тех участках тела, где пограничный слой испытывает на себе наиболее сильное влияние турбулизирующих факторов: сзади плавников и на нижней поверхности тела, куда поступает основная масса воды, выбрасываемой из жаберных щелей. Первоначально ктеноиды образуются за анальным, затем — за брюшным плавниками, далее — за вторым спинным и за грудными плавниками. (рис. 237—238).

Функционировать ламинаризатор из ктеноидов начинает первоначально на поверхности самой задней части тела, на нижней стороне хвостового стебля, где раньше всего появляется зона сплошной шероховатости из ктеноидов при длине рыбы около 1,6 см и  $Re=1,2 \cdot 10^4$ . Полностью заканчивается формирование ламинаризатора к моменту достижения рыбой длины 10,0 см, что соответствует  $Re=2,8 \cdot 10^5$ .

Следовательно, в онтогенезе кефали ламинаризатор из ктеноидов оказывается полностью сформированным именно при тех значениях чисел Рейнольдса, при которых, как известно из теории пограничного слоя (Шлихтинг, 1956), создается реальная угроза перехода ламинарного пограничного слоя в турбулентное состояние. Это обстоятельство является, несомненно, важным подтверждением правильности изложенных выше соображений о гидродинамической функции ктеноидов как элементов ламинаризатора. (рис. 237—238)

Все изложенное согласуется и с экологическими данными. Очевидно, что при величине чисел Рейнольдса  $Re < 10^5$  и тем более при  $Re < 10^4$  ламинаризатор из ктеноидов на чешуе, как правило, не нужен, поскольку в этом случае угроза турбулизации пограничного слоя на таких хорошо обтекаемых телах, как рыбы, судя по всему, возникать не должна. При более высоких значениях  $Re$  ламинаризация пограничного слоя должна обеспечиваться специальными приспособлениями, одним из которых являются ктеноиды. Однако при увеличении  $Re$  выше определенного предела, видимо, примерно при  $Re > 10^7$  сохранение ламинарности пограничного слоя становится невозможным даже с помощью специальных приспособлений, и в этих условиях рыбы приспособляются к движению в турбулентном режиме. (K)



18

Таким образом, ктеноидная чешуя как ламинаризатор наиболее целесообразна, по-видимому, в некотором среднем диапазоне величин  $Re$ , примерно от  $10^4$  до  $10^6$ . Наличие циклоидной и ктеноидной чешуи у рыб как в филогенезе, так и в онтогенезе в самых общих чертах соответствует этому правилу: у наиболее быстрых рыб (Scombridae, Carangidae, Pomatomidae и т. п.) и у наиболее мелких и медленно плавающих (Poecillidae, Cyprinidae, Clupeidae и др.), а также у мальков всех видов мы обычно видим циклоидную чешую или чешуя вообще отсутствует. Однако, судя по всему, указанное правило имеет много исключений, поскольку изменения экологии в филогенезе не всегда и не сразу сопровождаются изменениями в строении чешуйного покрова. В то же время у наиболее специализированных групп, филогенетический возраст которых достаточно велик (например, семейство Scombridae), строение чешуйного покрова находится в наиболее полном соответствии с обычным для представителей этой группы режимом движения, и наличие или отсутствие ктеноидов в этом случае обычно соответствует указанному выше правилу.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю. Г., 1963. Функциональные основы внешнего строения рыбы: 1—247, Изд-во АН СССР, М.
- Бурдак В. Д., 1957. Особенности онтогенетического развития и филогенетические отношения черноморских кефалей (*Mugil saliens* Risso, *Mugil auratus* Risso и *Mugil cephalus* Linné), Тр. Севастопольск. биол. ст. АН СССР, 9: 243—273.
- Кудряшов А. Ф. и Барсуков В. В., 1967. О гидродинамической роли чешуйного покрова рыб как аналога поверхностей, непосредственно сформированных вихревым потоком. Сообщение 2. Гидродинамическая функция чешуйного покрова, Зоол. ж., 46, 4: 556—566.
- Обручев Д. В., 1964. Основы полеонтологии. Бесчелюстные, рыбы: 1—522, Изд-во «Наука», М.
- Прандтль Л., 1951. Гидроаэромеханика: 1—572, Изд-во иностр. литер., М.
- Шлихтинг Г., 1956. Теория пограничного слоя: 1—528, Изд-во иностр. литер., М.
- Шулейкин В. В., 1953. Физика моря: 1—989, Изд-во АН СССР, М.

#### THE FUNCTIONAL VALUE OF CTENOIDS ON FISH SCALES

V. D. BURDAK

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

#### Summary

The structure of ctenoids and position of regions with cycloid and ctenoid scales on the body were studied in 6 species of fishes: *Mugil saliens* Risso, *M. auratus* Risso, *M. cephalus* L., *Pomadasys guoraca* Russell, *Diplodus annularis* (L.), and *Mullus barbatus ponticus* Essipov. An inverse dependence was shown to be between the size of ctenoids and numbers of Reynolds. The data obtained allow to regard the combination of ctenoids as a laminariser which acts according to the principle of straightening grating. Ctenoid scales are characteristic preferentially of a certain average range of  $Re$  numbers, from about  $10^4$  to  $10^6$ . The occurrence of cycloid and ctenoid scales in fishes corresponds in general to this principle.