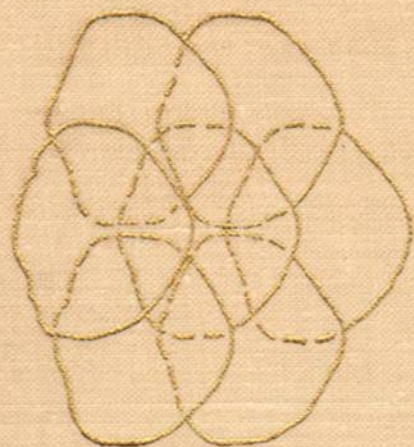


В. Д. БУРДАК

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ
МОРФОЛОГИЯ
ЧЕШУЙНОГО
ПОКРОВА
РЫБ

В. Д. БУРДАК

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ
МОРФОЛОГИЯ
ЧЕШУЙНОГО
ПОКРОВА
РЫБ**



АКАДЕМИЯ НАУК УССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

В. Д. БУРДАК

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ЧЕШУЙНОГО ПОКРОВА РЫБ

КИЕВ
«НАУКОВА ДУМКА»
1979

Функциональная морфология чешуйного покрова рыб / Бурдак В. Д. — Киев: Наук. думка, 1979. — 164 с.

Монография посвящена всестороннему изучению функциональной морфологии наружного скелета рыбообразных и рыб, с учетом как современной, так и ископаемой фауны. Рассматриваются основные закономерности формирования панцирного и чешуйного покровов в филогенезе и онтогенезе рыб. На основании оригинальных морфологических и экспериментальных исследований анализируются защитная, криптическая, локомоторная и гидродинамическая функции наружного скелета. Впервые исследован и моделирован в эксперименте комплекс приспособлений наружного скелета, направленный на управление пограничным слоем и уменьшение гидродинамического сопротивления. Обоснована общая концепция гидродинамической функции кожного покрова рыбообразных и рыб.

Представляет интерес в аспектах общей гидробиологии, ихтиологии, зоологии, палеонтологии и экологии. Рассчитана на научных работников, преподавателей и студентов биологических факультетов вузов.

Ил. 93. Табл. 9. Список лит.: с. 142—148.

Ответственный редактор

Ю. Г. Алекс

Рецензенты

Л. М. Сущенко, А. А. Сизов

Редакция общей биологии

В изучении чешуи и чешуйного покрова рыб, как и вообще в зоологии, функционально-морфологический аспект закономерно появляется как неизбежный аналитический этап, возникающий на основе фактического материала, накопленного в процессе предшествующих классических исследований описательного характера. Появление этого аспекта в данном случае непосредственно связано с активизацией в последнее время разносторонних нектонологических исследований, в основе которых также лежит функционально-морфологический анализ, направленный на исследование конкретных комплексов приспособлений. Одним из разделов нектонологических исследований является формирование общей функционально-морфологической концепции наружного скелета рыбообразных и рыб как неотъемлемой составной части единого комплекса нектонных приспособлений.

Чешуя рыб является традиционным объектом ихтиологических исследований, поскольку заключает в себе большой объем разнообразной информации о жизни рыбы и окружающих ее условиях. Теоретическое и хозяйственное значение этой информации выходит далеко за рамки традиционной ихтиологической проблематики, попадая в сферы интересов смежных областей науки — зоологии, экологии, палеонтологии, геологии, функциональной морфологии и др.

В зоологии чешуя представляет интерес прежде всего как элемент морфологии рыб. Упоминания о наличии или отсутствии ее при рассмотрении вопросов морфологии и систематики рыб встречаются уже в XVI ст., в частности, в работе К. Геснера, относящейся к 1558 г. (Суворов, 1948).

Первые фундаментальные исследования по морфологии и классификации чешуи рыбообразных и рыб были выполнены в XIX и начале XX ст. (Agassiz, 1833; Williamson, 1849, 1851; Baudelot, 1873; Hertwig, 1874, 1876-79-82; Hofer, 1890; Klaatsch, 1890; Ryder, 1892, Goodrich, 1907; Hase, 1907, 1911; Nusbaum, 1907; Grunelius, 1912; Rosen, 1913, 1914; Goetsch, 1921; Creaser, 1926; Gnadeberg, 1926; Северцов, 1932, и др.). К этому периоду относится описание основных типов чешуи рыб, детальное исследование ее морфологии, закладки и развития в онтогенезе. Л. Агассиз (Agassiz, 1833) впервые отметил важное значение чешуи в систематике рыб и выделил четыре типа чешуи: плакоидный, гапоидный,

циклоидный и ктеноидный, указав их существенные отличительные особенности.

В экологии рыб исследование чешуи имеет важнейшее значение, поскольку лежит в основе решения ряда кардинальных вопросов, связанных с изучением их роста и возраста, что имеет прямое отношение к разработке важнейших в теоретическом и практическом отношении проблем возрастной структуры и численности промыслового стада рыб, разносторонних проблем трофологического плана, проблем определения величины промысловых запасов и оптимальной величины улова и т. п.

Впервые чешуя была использована для определения возраста рыб в конце XIX ст. (Hoffbauer, 1898—1900, и др.) и с этого времени сделалась одним из главных объектов ихтиологических исследований, а разработка методики расчисления темпа роста по чешуе (Lea, 1910 и др.) превратила ее в источник самой разнообразной ихтиологической информации. Не останавливаясь на перечислении разнообразных общеизвестных методик и приемов, используемых при определении возраста и темпа роста рыб по чешуе (Lea, 1910; Lee, 1920; Монастырский, 1926, 1930; Чугунова, 1959, и др.), отметим, что разработка и использование их составили целую эпоху в ихтиологии.

Кроме возрастных колец чешуя несет на себе и другие отметки, характеризующие определенные этапы жизни рыбы, связанные с изменением скорости роста (Алеев, 1956). Таковы, например, нерестовые отметки на чешуе сельдей и лососевых (Dannevig, Host, 1934; Замахаев, 1940, и др.); отметки, связанные с засушливым периодом жизни у некоторых пресноводных тропических рыб (Monod, 1950; Daget, 1952); отметки, характеризующие речной и морской периоды жизни проходных лососей и т. д.

В палеоэкологии рыб экологическая информация, которую несет в себе чешуя, еще более значительна. При отсутствии возможности непосредственных полевых наблюдений, палеоэколог располагает лишь косвенными источниками информации, среди которых одно из важнейших мест, бесспорно, принадлежит чешуе рыб. Наличие, степень четкости и число годовичных колец, размеры приростов за отдельные годы, нерестовые марки, характер изменений величины годовичных приростов, отвечающих наступлению половой зрелости или свидетельствующих о речном и морском периодах жизни и т. п.,— все это является единственным материалом, на основании которого могут быть восстановлены многие элементы экологии вымерших рыб.

Если ископаемая чешуя одного вида может быть собрана и исследована в достаточно больших количествах,— например, при получении ее из культурных слоев во время археологических раскопок (Щеглов, Бурдак, 1965).— то она может служить источником информации не только о росте, возрасте, миграциях и нересте рыб, но и о возрастном составе стада данного вида (Бурдак, 1966; Бурдак, Щеглов, 1966), что также представляет значительный интерес.

В палеоклиматологии ископаемая разрозненная чешуя современных видов рыб может явиться материалом для восстановления климатических условий прошлых эпох, практически — климатов четвертичного времени, поскольку фауны более ранних систем, как правило, уже не имеют в своем составе видов, общих с современной фауной. Разработка специального статистического метода определения возраста ископаемых рыб по чешуе (Бурдак, 1966) позволила, в частности, установить климатические отличия античной эпохи (I ст. до н. э.) от современной. В основу этой методики положено сопоставление различий в темпе роста ископаемых рыб и со-

временных особей того же вида из различных частей ареала с различными климатическими условиями.

Исследование темпа роста ископаемых рыб в большинстве случаев осложняется отсутствием данных об их длине. В. Д. Лебедев (1960) при исследовании остатков рыб из отложений четвертичного периода предложил способ определения темпа роста ископаемых рыб по фрагментам — отдельным костям. Основу его составляет косвенное определение длины ископаемых рыб, базирующееся на постоянстве соотношения размеров данного фрагмента и длины конкретной рыбы. В то же время В. Д. Лебедев отметил невозможность аналогичных определений по чешуе, так как чешуя разных участков тела рыбы весьма разноразмерна. Однако во многих случаях исследователь располагает только чешуей ископаемой рыбы, поэтому разработка способа определения темпа роста ископаемых рыб по чешуе при отсутствии каких-либо других фрагментов, позволяющих определить темп роста, представляет значительный интерес. Такой метод был разработан нами (Бурдак, 1966) для исследования темпа роста ископаемых черноморских кефалей. Он основан на статистическом подходе к оценке размеров чешуи и позволил показать изменение темпа роста черноморских кефалей в историческое время, что представляет общий интерес в эволюции рыб.

В палеонтологии фрагменты чешуйного или панцирного покровов зачастую являются единственным материалом, на основании которого приходится судить об общей морфологии животных, их экологии и филогенетических отношениях. Многие группы и формы ископаемых рыбообразных и рыб вообще известны только по чешуе; таковы, например, многие *Thelodonti*, некоторые *Acanthodei*, *Crossopterygii*, *Palaeonisci* и др. (Обручев, 1964а; Новицкая, Обручев, 1964; Воробьева, Обручев, 1964; Берг, Казанцева, Обручев, 1964).

Значение комплекса исследований, связанных с изучением чешуи рыб, в палеоихтиологии невозможно переоценить. Как отметил Д. В. Обручев (1964б), чешуйный покров рыб состоит из сотен и тысяч отдельных чешуй, что обеспечивает высокую встречаемость их в различных отложениях и делает одним из важнейших видов палеоихтиологического материала. В то же время разрозненность и фрагментарность ископаемого чешуйного материала часто не позволяет составить достаточно цельного представления о чешуйном покрове и вынуждает довольствоваться анализом отдельных чешуй. Это заставляет более полно использовать информацию, которую несет отдельный элемент наружного скелета, что возможно лишь на основе углубленного функционально-морфологического анализа элементов наружного скелета рыбообразных и рыб.

Исходя из того, что любые животные характеризуются цельностью морфологической организации, следует полагать, что в особенностях строения отдельной чешуи заключается информация, в той или иной мере характеризующая общий морфологический облик животного. Например, грубая, толстая чешуя с грубым рельефом на поверхности и относительно большой закрытой частью может указывать на принадлежность рыбы к бентонектону. Напротив, тонкая, легкая чешуя с мелким рельефом и относительно небольшой закрытой частью свидетельствует о принадлежности рыбы к эунектону. Грубый и крупный рельеф на поверхности чешуи указывает на движение рыбы с относительно малыми скоростями и позволяет предположить, что ее плавники были относительно велики, с крепкими лучами, а накладные кости черепа массивны и богато орнаментированы. И наоборот, мелкий рельеф свидетельствует о приспособ-

лении к сравнительно быстрому плаванию и позволяет предположить, что плавники рыбы были относительно малы, с тонкими лучами, а накладные кости черепа тонки и вряд ли имели значительный орнамент.

В геологии значение информации, получаемой при изучении ископаемой чешуи рыб, определяется той ролью, которую она играет в стратиграфии, особенно в стратиграфии девона (Обручев, 1964б).

Особенности тафономии остатков рыб, в том числе и разрозненных чешуй, преимущественное сохранение их в прибрежных морских лагунных или дельтовых отложениях, где происходит быстрое накопление осадков, заставляет с большой осторожностью подходить к использованию отдельных ископаемых чешуй для суждения о типе бассейна, служившего для данной рыбы жизненной средой. Тем не менее преимущественное захоронение в тех или иных слоях донных отложений чешуи определенного типа в некоторых случаях может служить дополнительным материалом для суждения о преобладающем типе бассейна в данной местности. Так, преобладание в осадочных отложениях тонкой, сравнительно мелкой, слабо орнаментированной или гладкой чешуи, даже если видовая принадлежность ее не установлена, может свидетельствовать о близости больших глубоких бассейнов — глубоких участков моря, больших глубоких озер или крупных рек. И напротив, преобладание в отложениях грубой, толстой чешуи заставляет предположить о существовании в данной местности мелководий морского шельфа, мелководных озер, рек, т. е. водоемов, у которых вертикальная протяженность пелагиали незначительна.

В функциональной морфологии исследование чешуи рыб связано с анализом важнейших групп нектонных приспособлений защитного и гидродинамического плана. Если функция защитных панцирей, несмотря на их исключительное морфологическое разнообразие, всегда одинакова и достаточно очевидна и в оценке ее исследователи были единодушны, то функции чешуи до последнего времени оставались в значительной мере неясными и никем не рассматривались в целом.

Это обстоятельство, наряду с отмеченной выше большой и разноплановой информативностью чешуи, привело автора к необходимости выполнения всестороннего функционально-морфологического анализа чешуйного покрова разнообразных и рыб, как ныне живущих, так и вымерших. Будучи характерным для громадного большинства современных рыб, чешуйный покров в то же время представляет собой лишь одну из форм наружного скелета. Поэтому ниже наряду с чешуйным покровом рассматриваются другие формы наружного скелета.

О степени приспособленности чешуи к выполнению защитной функции свидетельствует ее относительно большая толщина и сравнительно большое закрытое поле, т. е. значительное налегание чешуй друг на друга, за счет чего образуется многослойный панцирный покров. Если говорить об отдельной чешуе, не консолидированной в единый панцирь, то в рассматриваемом смысле наиболее характерна чешуя таких, например, форм, как представители *Sarcopterygii*.

Гидродинамическая функция чешуи стала объектом специальных исследований лишь в последнее время (Walters, 1962, 1963; Алеев, 1963; Wahlert G., Wahlert H., 1964; Кудряшов, Барсуков, 1967а, 1967б; Бурдак, 1968—1970, 1972—1974, и др.). Роль чешуи в биогиродинамике рыбы определяется степенью влияния ее на картину течения в пограничном слое. Разнообразнейшие поверхностные рельефы, имеющиеся на чешуе большинства рыб, морфологически довольно близки, поскольку всегда

имеют в своей основе продольно ориентированную складчатость, представленную совокупностью продольных гребней, ребер, лунок и т. п. Эти продольно ориентированные рельефы имеются на чешуе всех типов — плакоидной, космоидной, гаuidoной и эласмоидной — и выполняют одну и ту же функцию, упорядочивая течение в пограничном слое. Такая структура поверхности чешуи непосредственно направлена на уменьшение степени турбулентных пульсаций в пограничном слое, что способствует уменьшению встречаемого рыбой при плавании гидродинамического сопротивления за счет уменьшения сопротивления трения (Бурдак, 1968, 1973б, и др.). В этом и состоит важнейшая функция чешуи у громадного большинства nektonных рыб.

Изучение морфологии поверхностных рельефов на чешуе различных рыб представляет значительный интерес в функционально-морфологическом и эволюционном плане, поскольку строение указанных рельефов может служить индикатором степени подвижности рыбы, ее приспособленности к плаванию в определенных режимах. В то же время исследование этих рельефов не менее интересно и в плане проблем онтогенеза (Бурдак, 1969а, и др.), поскольку морфология поверхностных рельефов чешуи в онтогенезе теснейшим образом связана с возрастными эколого-морфологическими изменениями. Высказано также предположение (Бурдак, 1972) о демпферной функции склеритно-эпителиального комплекса эласмоидной чешуи рыб, которая, в принципе, аналогична описанной (Kramer, 1957, 1960a—c, 1962, 1964, 1965; Соколов, 1960, 1965а, б; Томилин, 1962а, б, 1965, и др.) для кожи дельфинов.

Из изложенного видно, что вся многогранная информативность чешуи целиком опирается на те или иные стороны ее функциональной морфологии. Однако к настоящему времени разработка функциональной морфологии чешуи рыбообразных и рыб находится на одной из начальных стадий. Особенности строения чешуи и чешуйного покрова рыбообразных и рыб сегодня известны нам в значительной мере только как «признаки», функциональный смысл которых не ясен или почти не ясен. Именно в таком смысле до последнего времени в систематике рыб употребляются такие общеизвестные понятия, как циклоидная и ктеноидная чешуя, частота и форма склеритов, форма коронки плакоидной чешуи и т. п.

Предлагаемое исследование представляет собой первую в отечественной и мировой литературе попытку всесторонней функционально-морфологической характеристики панцирного и чешуйного покровов рыбообразных и рыб в аспектах филогенеза и онтогенеза с учетом как современных, так и ископаемых форм. Ясно представляя себе всю сложность и многоплановость этой задачи, автор видел свою основную цель в том, чтобы охарактеризовать основные направления филогенетического развития панцирного и чешуйного покровов в различных группах рыбообразных и рыб и основные закономерности развития этих покровов в онтогенезе.

При этом автор, естественно, не имел никакой возможности описывать все частности строения чешуйного покрова у отдельных мелких групп и тем более видов и сконцентрировал свое внимание на выявлении общих функционально-морфологических особенностей наружного скелета рыбообразных и рыб, связанных с принадлежностью конкретных крупных систематических групп этих животных — классов и подклассов — к бентосу, планктону или nekтону.

В настоящей работе принята следующая система рыбообразных и рыб:

I. Ветвь AGNATHA

- Класс Diplorhina (Pteraspidomorphi)
- Подкласс Thelodonti (Coelolepides)
- Подкласс Heterostraci (Pteraspides)
- Класс Monorhina (Cephalaspidomorphi)
- Подкласс Osteostraci (Cephalaspides)
- Подкласс Anaspida (Birkeniae)
- Подкласс Cyclostomi (Marsipobranchii)

II. Ветвь GNATHOSTOMI

- Класс Placodermi
- Подкласс Arthrodira (Coccostei)
- Подкласс Antiarchi (Pterichthyes)
- Класс Acanthodei
- Класс Chondrichthyes
- Подкласс Elasmobranchii
- Подкласс Holocephali
- Класс Osteichthyes
- Подкласс Sarcopterygii
- Подкласс Actinopterygii

Группы Diplorhina, Monorhina и Placodermi приняты по Д. В. Обручеву (1964а, б), Acanthodei — по Л. И. Новицкой и Д. В. Обручеву (1964), Chondrichthyes — по Л. С. Гликману (1964) и Д. В. Обручеву (1964в), Osteichthyes — по Э. И. Воробьевой и Д. В. Обручеву (1964) и А. А. Казанцевой (1964). Названия отрядов рыбообразных и рыб приняты с окончанием «formes», независимо от того, какое окончание они имеют в цитируемых источниках.

Материалом, на основании которого выполнена работа, послужили сборы автора, сделанные в 1965—1975 гг. на Черном и Азовском морях и различных внутренних водоемах СССР, а также коллекционные фонды отдела нектона Института биологии южных морей АН УССР, Зоологического музея Московского государственного университета и Зоологического института АН СССР.

Рисунки рыб выполнены Ю. Г. Алеевым на основании оригинальных материалов автора. Все фотографии и киноматериалы, не сопровождаемые ссылками на какие-либо источники, принадлежат автору. Цифровые значения всех морфологических показателей получены автором в результате непосредственных измерений тех или иных элементов чешуйного покрова исследуемых рыб.

ГЛАВА I

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НАРУЖНОГО СКЕЛЕТА РЫБООБРАЗНЫХ И РЫБ

1. Кожный покров рыбообразных и рыб

Кожа рыбообразных и рыб — морфологически и функционально сложный орган, выполняющий различные функции: защитную, криптическую, барьерную (водный и солевой обмен, биологический барьер и др.), локомоторную и гидродинамическую.

У рыбообразных и рыб кожа состоит из двух слоев: эпидермиса эктодермального происхождения и подстилающей его дермы мезодермального происхождения, под которой залегает субкутаниальная соединительная ткань, содержащая то или иное количество жировых клеток (Leydig, 1851; Maurer, 1895; Kwietniewski, 1905; Hase, 1911; Павловский, 1911; Franz, 1921; Aust, 1936; Bhatti, 1938; Суворов, 1948; Fontaine, Damas, Rochon-Duvigneaud, Pasteels, 1958; Bertin, 1958a — d). Отличительной чертой кожи рыбообразных и рыб является сильное развитие ее слизоотделительной функции и наличие отвердевающих элементов, образующих так называемый наружный скелет.

Слизеотделительная функция кожи характерна для всех рыбообразных и рыб, хотя степень ее развития у представителей разных групп и видов различна. Выделяемая кожей слизь продуцируется как отдельными клетками, так и специальными железами. В эпидермисе имеется большое число слизистых клеток различных типов, из которых особенно характерны колбовидные, развивающиеся из клеток базального слоя эпидермиса и постепенно продвигающиеся к его внешней поверхности, где они открываются и изливают свой секрет во внешнюю среду. В некоторых случаях, например у миксин, существенную роль в продуцировании слизи играют и специальные слизистые железы.

Слизистые выделения кожи рыбообразных и рыб являются одним из важнейших элементов комплекса приспособлений, уменьшающих гидродинамическое сопротивление. Эта роль слизи была отмечена еще в двадцатых годах XIX ст. (Суворов, 1948). Экспериментально показано, что слизь уменьшает сопротивление трения путем ламинаризации пограничного слоя (Кобец, 1969; Кобец и др., 1969) за счет понижения его вязкости, поскольку вязкость рыбьей слизи меньше вязкости воды (Меркулов, Хотинская, 1969, и др.).

Наряду с этим специфическим действием слизи выполняет и более простую, но не менее важную, в гидродинамическом смысле, функцию

обеспечения определенной гладкости поверхности тела, что также имеет существенное значение в смысле ламинаризации пограничного слоя и уменьшения сопротивления трения. На эту функцию рыбьей слизи обращали внимание многие исследователи (Кудряшов, Барсуков, 1967а, б; Козлов, Пятацкий, 1968; Пятацкий, Савченко, 1969; Whitear, 1970; Rosen, Cornford, 1971; Беляев, Коваль, 1972; Чайковская, Седых, 1972; Коваль, 1973; Алеев, 1976 и др.).

Сопоставление развития слизеотделительной функции кожи у рыб с разной экологией показывает, что наиболее «слизистыми» оказываются не самые быстрые пловцы и вообще не эуэктонные рыбы, а малоподвижные бентонектонные и нектобентосные формы, экология которых предполагает частые контакты поверхности тела с погруженным твердым субстратом. Эта закономерность может быть подтверждена многочисленными примерами. Так, представители типичных пелагических групп — Clupeidae, Engraulidae, Carangidae, Pomatomidae, Coryphaenidae, Scombridae S. I. и т. п. — характеризуются слабым или умеренным слизеотделением. И напротив, все наиболее «слизистые» формы являются представителями типичных бентонектонных или нектобентосных групп, каковы, например, все современные Cyclostomi, многие угри (*Muraena*, *Conger*, пресноводная стадия *Anguilla* и др.), Cobitidae, Siluridae, из Cyprinidae — *Tinca*, большинство Lotinae, из Percidae — *Percarina* и *Acerina*, все бентосные Gobiidae, Pholidae, Zoarcidae и многие другие.

Не менее четко эта закономерность проявляется в пределах отдельных групп, что хорошо видно на примере Cyprinidae. Такие эуэктонные формы, как *Alburnus*, *Chalcalburnus* и *Pelecus*, характеризуются наиболее слабым отделением слизи. Несколько интенсивнее оно у бентонектонных *Rutilus*, *Leuciscus* и *Scardinius*, экологически связанных с подводными зарослями, но еще сохраняющих общий облик пелагической рыбы. Значительно более интенсивное слизеотделение имеет место у тесно связанных с дном Cyprininae. Наиболее же интенсивно оно у *Tinca*, который отличается от всех остальных представителей семейства способностью особенно глубоко проникать в ил.

Все эти факты свидетельствуют о том, что функцию снижения сопротивления слизи сохраняет не только при плавании рыбы в свободной воде, но и в том случае, когда поступательное движение сопровождается трением о поверхность твердого субстрата. В то же время приведенные примеры показывают, что приспособление к быстрому плаванию в целом не ведет к усилению слизеотделительной функции кожи, в чем следует видеть известную ограниченность описанной гидродинамической функции слизи.

Выделяемая эпидермисом слизь оказывает, по нашему мнению, и антиобрастательное влияние, предохраняя поверхность тела рыбы от поселения на ней эпibiонтов. Антиобрастательная функция слизи должна рассматриваться как один из аспектов ее гидродинамической функции, поскольку любые обрастания неизбежно увеличивали бы встречаемое при плавании сопротивление.

Наличие наружного скелета — панцирного или чешуйного покровов — является общим правилом для всех рыбообразных и рыб, тогда как случаи отсутствия их представляют собой сравнительно редкие исключения, всегда соответствующие каким-либо аберрантным вариантам экологии.

Полное отсутствие или значительная редукция наружного скелета чаще всего наблюдается у неэктонных представителей рыбообразных и рыб. Наибольшее число таких случаев мы находим среди нектобентосных форм. Таковы, например, все современные Cyclostomi, многие скаты

(Urolophidae, Dasyatidae, Torpedinidae, Narkidae), все современные Holcephali, Lepidosirenidae (Lepidosiren), Ateleopodidae, некоторые угри (Congridae, Echelidae, Muraenidae, Ophichthyidae и др.), многие сомы (Plotosidae, Siluridae, Bagridae, Clariidae, многие Sisoridae и др.), некоторые Cobitidae, все Alabetidae и Synbranchidae, Bovichtyidae, Harpagiferidae, почти все Blenniidae и Cryptacanthodidae, все Ophidiidae, Brotulidae, Carapidae, Callionymidae, отдельные Gobiidae (Caspiosoma), очень многие Cottoidei (многие Cottidae, большинство Psychrolutidae, некоторые Cyclopteridae, большинство Liparidae), все Gobiesociformes, Batrachoidiformes, Lophiidae, Antennariidae и др. Из числа нектопланктонных форм, лишенных панцирного и чешуйного покровов, могут быть названы Mirapinnidae, Kasidoridae, Eutaeniophoridae, Trachypteridae, Regalecidae, Schindleriidae и др.

Несравненно реже отсутствие или более или менее значительная редукция наружного скелета имеет место у бентонектонных и планктонектонных видов. Из бентонектонных форм к таковым относятся лишь очень немногие представители, в частности пресноводные Galaxiidae, некоторые Ammodytidae (Gymnammodytes) и Chaenichthyidae и др. Среди бесчешуйных планктонектонных форм должны быть отмечены Crameridae, Salangidae, некоторые Sternoptychidae, отдельные Gobiidae (Aphya) и Comperhoridae (Comperhorus dybowskii) и др.

Среди эунектонных форм частичное или полное отсутствие наружного скелета характерно преимущественно для видов, плавающих в экстремальных режимах, в частности при движении с очень большими скоростями (большинство Scombridae и Xiphioidae). Кроме того, отсутствие панцирного и чешуйного покровов свойственно многим глубоководным эунектонным рыбам, например некоторым Alepocephalidae, Stomiatoidei и Paralepididae, всем Anotopteridae, Omosudidae, Cetomimidae, Rondelettiidae, Giganturiformes, Synaphobranchidae, Nemichthyidae, Saccopharyngiformes, Chiasmodontidae и др.

Как правило, сильно редуцирован или совсем отсутствует наружный скелет и у форм, ведущих полупаразитический образ жизни, к числу которых относятся все современные Cyclostomi, а из рыб — Simenchelyidae и Trichomycteridae.

Во всех случаях, когда наружный скелет в виде панцирного или чешуйного покровов имеется, он выполняет, соответственно экологии вида, одну или сразу несколько функций, которые в целом могут быть сведены к четырем основным: защитной, криптической, локомоторной и гидродинамической.

Защитная функция наружного скелета является древнейшей и, как правило, развивается у бентосных групп и форм рыбообразных и рыб. Становление именно этой функции и привело в ходе исторического развития к возникновению наружного скелета во всех классах первичноводных позвоночных как среди Agnatha, так и среди рыб. В раннем филогенезе рыбообразных и рыб бентосная «панцирная» стадия составляет характернейшую черту. Создавая надежную броневую защиту, панцири сильно утяжеляли животное и тем самым значительно уменьшали его плавучесть, почему и были пригодны в своем наиболее развитом виде только для малоподвижных бентосных форм, проводивших большую часть времени на поверхности грунта. Защитные приспособления этого типа мы находим не только у бентосных рыбообразных и рыб, но и у представителей самых различных систематических групп бентосных животных в виде разнообразных панцирей, щитков, раковин, домиков и т. н.

Будучи по своему содержанию очень простой и однообразной, защитная функция наружного скелета в различных группах рыбообразных и рыб обуславливает тем не менее значительное разнообразие его форм, каждая из которых отвечает конкретной экологической ситуации в филогенезе (см. главу II).

Криптическая функция наружного скелета, связанная с обеспечением маскировки животного, в подавляющем большинстве случаев скомплексирована с его защитной функцией и в соответствии с этим также является древнейшей, развиваясь преимущественно у бентосных форм рыбообразных и рыб. Криптическая функция наружного скелета заключается в создании известного сходства структуры поверхности и общей формы тела животного с элементами подводного рельефа (см. главу II).

Локомоторная функция наружного скелета филогенетически является более новой и отвечает, как правило, более или менее выраженной редукции — атрофии его защитной и криптической функций. Она связана с различными аспектами оптимизации локомоторного процесса и, соответственно этому, развивается преимущественно у подвижных нектонных форм рыбообразных и рыб (см. главу III).

Гидродинамическая функция наружного скелета, как и локомоторная, в филогенезе рыбообразных и рыб является наиболее молодой и степень развития ее всегда прямо пропорциональна степени редукции защитной функции наружного скелета. Она развивается преимущественно у наиболее подвижных нектонных групп и состоит в управлении течением в пограничном слое, что оказывается возможным благодаря наличию на панцирях и чешуе жесткого рельефа, элементы которого непосредственно воздействуют на течение в пограничном слое. В эволюции нектонных рыб гидродинамическая функция чешуи развивается прогрессивно и постепенно замещает собой первичную — защитную функцию панциря (Бурдак, 1973б).

Гидродинамические функции слизи и жесткого микрорельефа кожного покрова в совокупности создают единый комплекс, способствующий уменьшению гидродинамического сопротивления при движении животного в толще воды. Если гидродинамическая функция рыбьей слизи всегда заключается в обеспечении гладкости поверхности тела и понижении вязкости воды в пограничном слое, т. е. представляет собою феномен сравнительно простой и в настоящее время в принципе достаточно хорошо изученный, то гидродинамическая функция жестких рельефов кожного покрова, имеющих на панцирях и чешуе, более разнообразна и может заключаться в прямо противоположных воздействиях на пограничный слой, будучи направлена как на его ламинаризацию, так и на турбулизацию (Алеев, 1970, 1976; Бурдак, 1968, и др.), что в каждом из случаев целесообразно отражается на общей величине встречаемого животным гидродинамического сопротивления, т. е. ведет к его уменьшению.

Еще более сложна гидродинамическая функция жестких рельефов кожного покрова рыбообразных и рыб в смысле своего морфологического обеспечения: здесь мы сталкиваемся с весьма значительным разнообразием морфологических решений, каждое из которых определено особенностями исходного морфологического материала и спецификой конкретной биогидродинамической задачи по управлению течением в пограничном слое. Раскрытие адаптивной сущности микрорельефа поверхности эластичной чешуи рыб (Бурдак, 1968 и др.) послужило отправным пунктом для создания общей концепции гидродинамической функции жестких микрорельефов поверхности тела у рыбообразных и рыб (Бурдак,

1968, 1969а, 1973б и др.). Жесткие рельефы кожного покрова рыбообразных и рыб представляют собой сложный биогидродинамический комплекс, до последнего времени совершенно не изученный и в то же время представляющий большой интерес как в зоологическом, эволюционном плане как пример приспособления nektonного типа, так и в ряде аспектов бионики.

Гидродинамическая функция жесткого микрорельефа кожного покрова рыбообразных и рыб теснейшим образом связана и с особенностями макроформы тела животного, что показано как для филогенеза (Алеев, 1970), так и для онтогенеза рыб (Бурдак, 1969а).

Очевидно, что все приспособления, направленные на уменьшение величины гидродинамического сопротивления — особенности макроформы тела животного, жесткий микрорельеф его поверхности и покрытие из слизистых выделений кожных желез — представляют собой неразрывное целое как в функциональном, так и в морфологическом плане, в силу чего могут рассматриваться только в комплексе. В соответствии с этим при исследовании гидродинамической функции жесткого микрорельефа кожного покрова рыбообразных и рыб нами затронуты и некоторые смежные аспекты более общей проблемы, связанной со всем комплексом приспособлений, направленных на уменьшение гидродинамического сопротивления, возникающего при движении животного в толще воды.

Жесткие элементы кожного покрова рыбообразных и рыб морфологически и функционально очень разнообразны. В одних случаях совокупность этих элементов образует панцирный покров, в других — чешуйный. Между панцирным и чешуйным покровом трудно провести четкую границу. Панцирь, состоящий из отдельных тессер, и чешуйный покров, сложенный из отдельно лежащих не налегающих или слабоналегающих друг на друга чешуй (например, у *Anguilla* или *Nemachilus*), принципиально аналогичны. Однако в типичном случае чешуйный покров образован, как правило, из чешуй, налегающих друг на друга наподобие черепицы, тогда как в панцирном покрове отдельные тессеры расположены «впритык» и лежат в коже не касаясь друг друга. В этом уже можно усматривать принципиальную разницу, поскольку черепицеобразное покрытие из жестких элементов с позиций биогидродинамики более совершенно, так как оно полностью сохраняет свои качественные морфологические характеристики при изгибании тела рыбы, тогда как при расположении жестких элементов «впритык» эти характеристики при изгибании тела животного в той или иной мере неизбежно нарушаются за счет изменения величины щелей между отдельными тессерами, зернами или иными элементами панциря. Это обстоятельство чрезвычайно важно, поскольку при выполнении локомоторных движений тело рыбы изгибается постоянно и обеспечение стабильного состояния обтекаемой поверхности тела играет существенную роль в процессе оптимизации режима его обтекания. В этом заключается одно из принципиальных функциональных различий между панцирным и чешуйным покровом и в то же время одно из важных преимуществ, создаваемых чешуйным покровом сравнительно с панцирным, при переходе из бентоса в nekton.

Чешуйный покров, по сравнению с панцирным, имеет преимущества и в отношении защитной функции. Будучи сложен из многих слоев относительно тонких и гибких чешуй, он не связывает движения рыбы в такой мере, как панцирь, и в то же время прочность его как защиты от механических повреждений может быть доведена до необходимого уровня за счет

увеличения степени его многослойности; среди исследованных нами рыб наибольшее число слоев чешуй в чешуйном покрове, равное 7, обнаружено у линя, что обеспечивает высокую степень защиты.

2. Наружный скелет Diplorhina (Pteraspidomorphi)

У различных представителей Diplorhina наружный скелет представлен либо только отдельными кожными зубами плакоидного типа, что характерно для Thelodonti, либо кожными зубами в сочетании с панцирем, построенным из бесклеточной кости — аспидина, как это имеет место у Heterostraci (Обручев, 1964а).

Плакоидные чешуи Thelodonti, относящиеся к нижнему ордовику, представляют собой древнейшие достоверные остатки позвоночных. Морфологически чешуя в типичном случае сложена из расширенного основания, шейки и коронки. В одних случаях коронка имеет вид конусовидной колючки, как у Lanarkia (рис. 1, з); в других — она плоская, гладкая или с продольными гребнями, как у Thelodus или Phlebolepis (Gross, 1947; Обручев, 1964а) (рис. 1, а — в, д). Форма коронки вдоль продольной оси животного закономерно изменяется. На переднем конце тела коронки гладкие, округлые или эллипсовидные, ближе к хвосту удлиняются, заостряются и несут на себе продольные гребешки (Gross, 1947; Быстров, 1955; Обручев, 1964а). Чешуи обычно плакоидного вида, т. е. имеющие вид кожных зубов; как правило сидят в коже не налегая (Thelodontiformes, Turiniiformes), но у Phlebolepidiformes уплощены и налегают друг на друга.

У Heterostraci наружный скелет более сложен и в пределах группы имеет более разнообразное строение, чем у Thelodonti. У большинства представителей Heterostraci передняя часть тела покрыта более или менее консолидированным панцирем, тогда как его задняя половина покрыта чешуей типа дентинных кожных зубов или налегающей аспидиновой чешуей (Kiaer, 1932; Wills, 1935; Dineley, 1953; Tarlo, 1962; Обручев, 1964а).

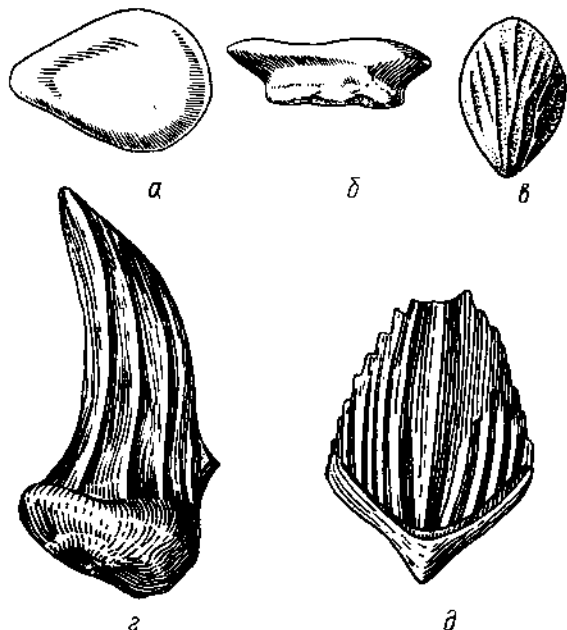


Рис. 1

Плакоидная чешуя Thelodonti:
а, б — *Thelodus laevis* (Pander),
× 30 (а — вид сверху, б — сбоку);
в — *Thelodus goebellii* (Pander),
× 30; г — *Lanarkia costata* Gross,
× 45; д — *Phlebolepis elegans*
Pander, × 45 (а, б, в, — по
Быстрову, 1955; г, д — по Gross,
1947).

Рис. 2

Pteraspis rostrata toombsi
White, реконструкция:
a — вид сверху, *б* — сбоку,
в — снизу; *r* — рострум,
dd — спинной диск панциря,
vd — брюшной диск панциря,
cp — корональные пластинки.
× 1. По White, 1935, с
изменениями.

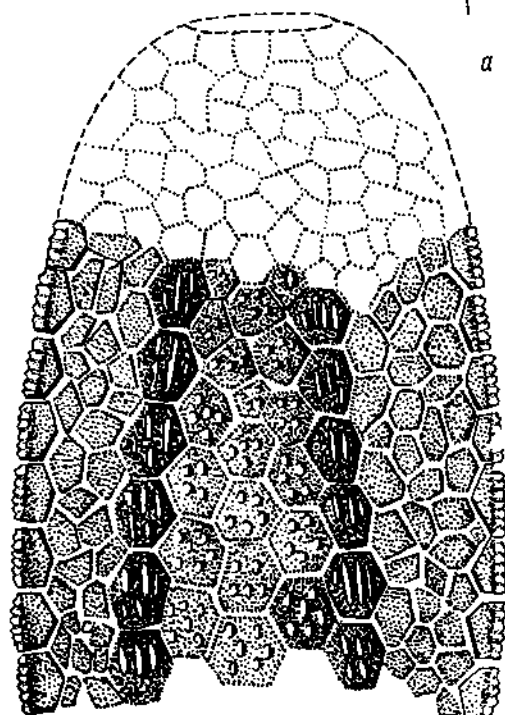
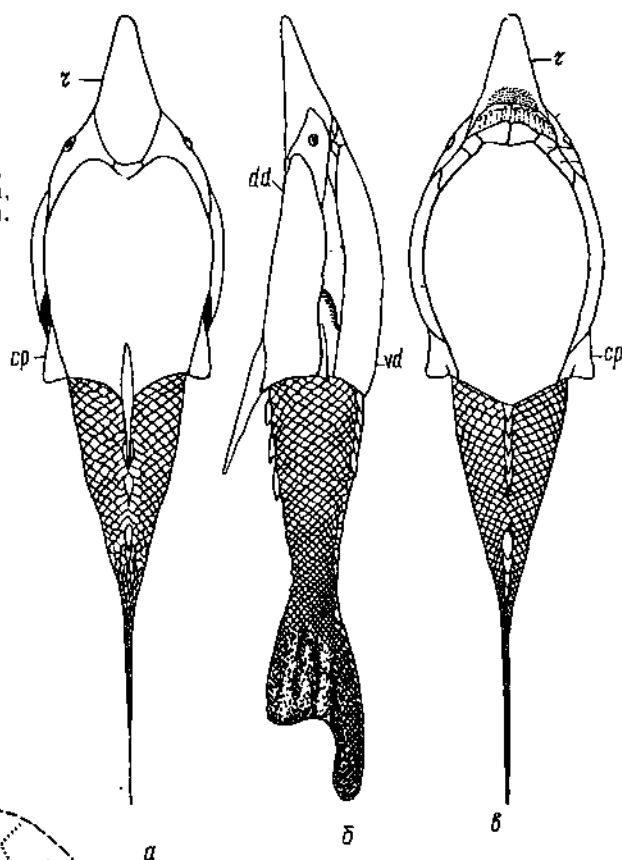


Рис. 3

Tesseraspis tessellata Wills. Тессеры
дорсальной стороны тела. × 1. По
Tarlo, 1962, с изменениями.



Рис. 4

Поверхностный рельеф панцирей Heterostraci:
 а — *Corvaspis kingi* Woodward, орбитальная пластинка, $\times 4$; б — *Doryaspis nathorsti* (Lankester), дорсальная пластинка, $\times 2,25$ (а — по Tarlo, 1960; б — по Обручеву, 1964а).

Такое положение имеет место у *Syathaspidiformes*, *Traquairaspidiformes*, *Cardipeltiformes*, *Pteraspidiformes*, *Psammosteiformes*, *Amphaspidiformes*, *Hibernaspidiformes* и *Olbiaspidiformes* (рис. 2). У наиболее ранних и примитивных форм из отрядов *Astraspidiformes* и *Eriptychiiformes* консолидированный панцирь отсутствует, наружный скелет на голове и передней части туловища сложен из отдельных многогранных тессер (рис. 3).

Вся совокупность имеющихся палеонтологических данных свидетельствует о том, что как в группе *Heterostraci*, так и в классе *Diplorhina* в целом эволюция шла в основном по пути слияния отдельных дискретных тессер в сплошные панцири, закрывающие голову и переднюю часть туловища (Обручев, 1964а), что соответствует развитию этих групп как бентосных животных, для которых наружный скелет имел важное защитное значение (Бурдак, 1973б).

Характерной особенностью внутреннего строения панцирей *Heterostraci*, хорошо известного нам после классических исследований А. П. Быстрова (1955 и др.), является наличие более или менее развитого губчатого аспидного слоя, лежащего на относительно тонкой

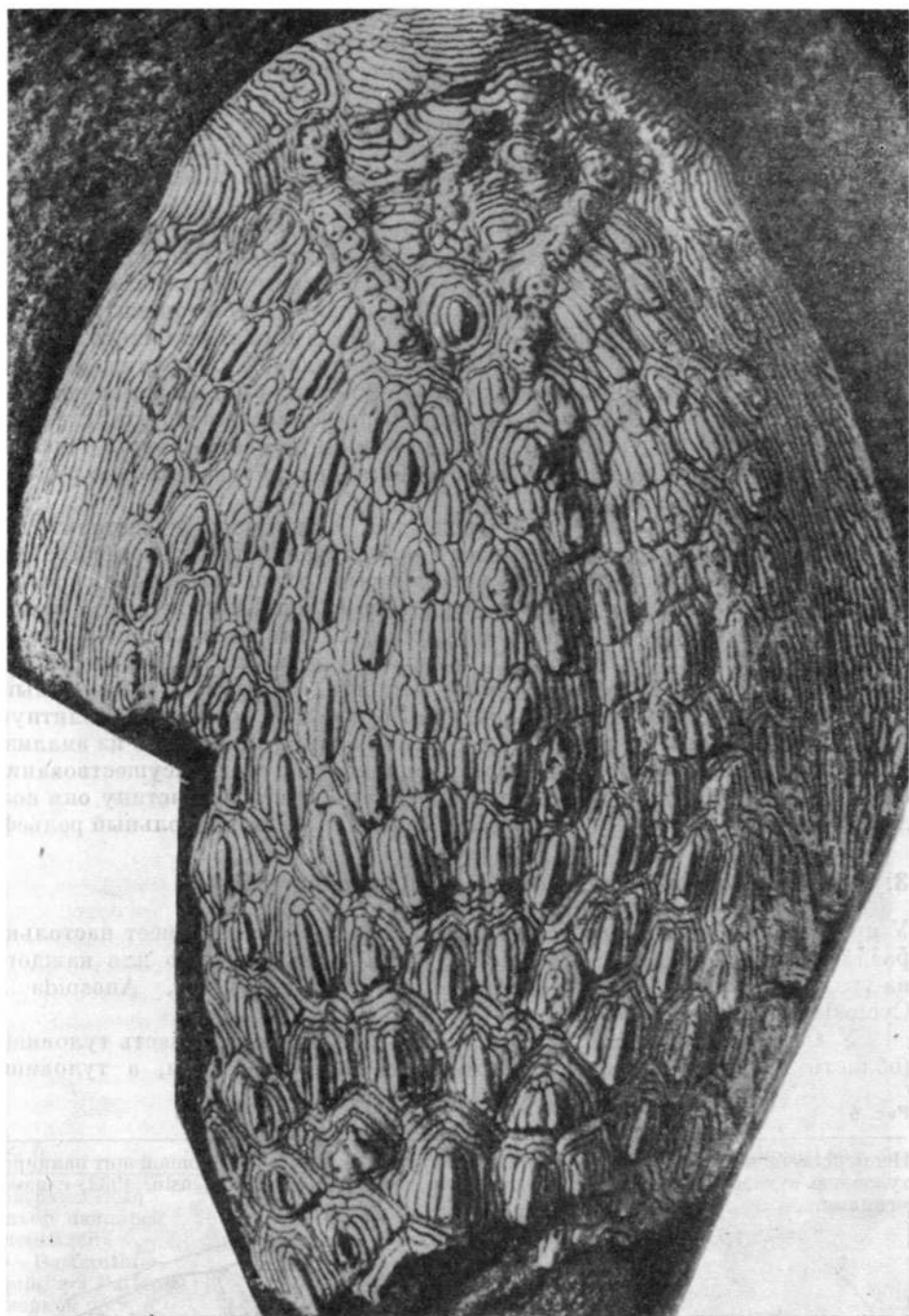


Рис. 5

Поверхностный рельеф панцирей Heterostraci. *Tolypelepis undulata* Pander, дорсальный щит. $\times 4,5$. По Kiaer, 1932.

изопединовой базальной пластинке. Сверху панцирь орнаментирован разнообразными дентиновыми образованиями — кожными зубами или валиками разнообразного строения. Анализ внутреннего строения кожных зубов и валиков (Быстров, 1955) показывает, что валики возникли в результате слияния рядов кожных зубов.

Формы поверхностного рельефа панцирей *Heterostraci* могут быть сведены (Обручев, 1964а) к трем основным типам: концентрическому, радиальному и продольному.

Рельефы концентрического и радиального типов, свойственные, в частности, представителям *Pteraspidoformes* и *Psammosteiformes* (рис. 4, а, б), возникают в том случае, когда тессеры увеличиваются в результате появления вокруг центрального кожного зуба концентрических рядов новых кожных зубов и консолидации их в одно сплошное твердое тело путем образования под ними общей аспидиновой пластинки, которая концентрически расширяется по мере возникновения новых рядов кожных зубов на периферии тессеры. Эти типы рельефа соответствуют, следовательно, такому положению, когда тессеры панциря растут вместе с животным, т. е. когда они закладываются еще на каких-то сравнительно ранних стадиях онтогенеза.

Рельеф продольного типа свойствен, например, представителям *Cyathaspidoformes* (рис. 5) и возникает в том случае, когда консолидированный панцирь образовался после прекращения роста животного; в молодом возрасте оно было покрыто отдельными чешуевидными тессерами. И в этом случае каждая отдельная тессера в онтогенезе первоначально росла в целом концентрически. С прекращением роста животного развивался подстилающий губчатый слой панциря, а затем — и базальный. Таким путем происходила консолидация отдельных тессер в монолитную пластину панциря. Продольные дентиновые валики, как видно из анализа поверхности панциря (рис. 5), возникают еще на стадии существования отдельных тессер; после консолидации тессер в единую пластину они создают на поверхности панциря более или менее строгий продольный рельеф.

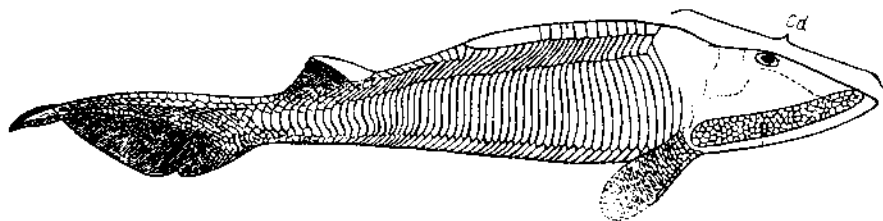
3. Наружный скелет *Monorhina* (*Cephalaspidomorphi*)

У представителей подклассов *Monorhina* кожный покров имеет настолько различное строение, что его удобнее рассмотреть отдельно для каждого из трех подклассов этой группы, т. е. для *Osteostraci*, *Anaspida* и *Cyclostomi*.

У *Osteostraci* (*Cephalaspides*) голова и самая передняя часть туловища (область грудных плавников) одеты сплошным панцирем, а туловище

Рис. 6

Pemicyclaspis murchisoni (Egerton), реконструкция, $\times 1$. *Cd* — головной щит панциря; туловище и хвост покрыты рядами прямоугольных чешуй. По Stensid. 1932, с изменениями.



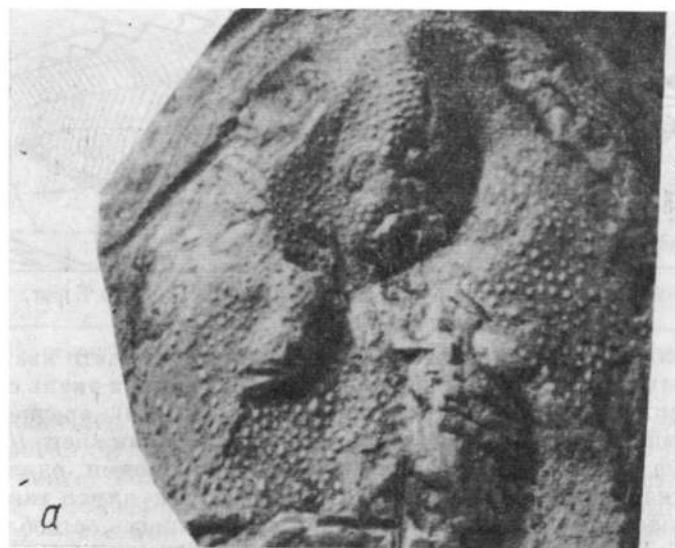


Рис. 7

Поверхностный
рельеф панцирей
Osteostraci:
a — *Dartmuthia*
gemmifera Patten,
головной щит; *б* —
Timanaspis kossovoii
Obruchev, дорсальный
щит. $\times 2$ (*a* — по
Обручеву, 1964а; *б* —
по Коссовому и
Обручеву, 1962).

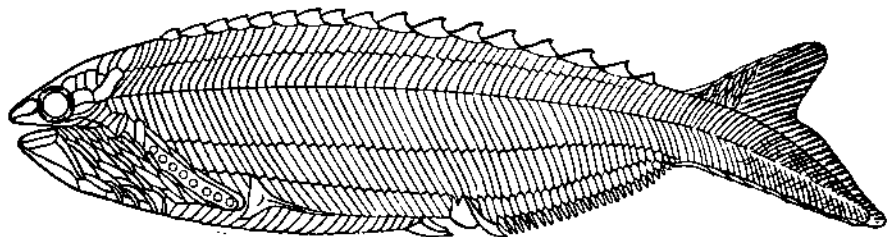


Рис. 8

Rhyncholepis parvulus Kiaer, реконструкция. $\times 2$. По Kiaer, 1924.

и хвост — правильными рядами узких или почти квадратных прямоугольных чешуй из костной ткани (рис. 6). Костная ткань состоит из трех слоев: верхнего орнаментированного (дентинового), среднего (губчатого), который несет в себе каналы боковой линии, и нижнего (базального). Вытянутые остеобласты базального слоя лежат слоями, один над другим, причем в каждом слое их направление перпендикулярно таковому в выше- и нижележащем слое, в связи с чем совокупность остеобластов подобна ткани (Gross, 1961; Обручев, 1964а). У ряда представителей Osteostraci верхний, дентиновый слой, а иногда частично и средний, губчатый слой панциря более или менее редуцированы.

Поверхность панциря у Osteostraci часто орнаментирована беспорядочно разбросанными бугорками (например, у *Didymaspis* и др., рис. 7, а) либо продольными гребнями (например, у *Timanaspis*, рис. 7, б). Рельеф из продольных гребешков в ряде случаев имеется и на чешуях (например, у *Tannuaspis*).

В онтогенезе, у молодых особей Osteostraci имелись лишь отдельные дентиновые образования между чувствительными каналами. Позднее появляется и окостеневает средний, губчатый слой панциря, а затем и подстилающий его базальный. В результате происходит консолидация отдельных элементов наружного скелета в сплошную пластинку панциря. В филогенезе Osteostraci отмечается (Обручев, 1964а) тенденция к укорочению головного щита и увеличению подвижности, что выражается в появлении у поздних представителей этой группы грудных плавников.

У *Anaspida* (*Birkeniae*) голова покрыта мелкими пластинками, а туловище — 4—5 рядами высоких узких чешуй из бесклеточной кости — аспидина (рис. 8). У некоторых форм наружный скелет почти полностью редуцирован (Обручев, 1964а). Поверхность головных пластинок и чешуй в ряде случаев имеет рельеф из мелких бугорков (Коссовой, Обручев, 1962; Обручев, 1964а). В эволюции *Anaspida* прослеживается тенденция к редукции наружного скелета, что соответствует развитию их в нектонном направлении.

У ныне живущих *Cyclostomi* тело голое, наружного скелета нет; сильно развита слизеотделительная функция кожи. Это связано, особенно у миксин, с нектобентосным и полупаразитическим образом жизни.

4. Наружный скелет Placodermi

Характернейшей особенностью Placodermi является исключительно сильное развитие окостенений наружного скелета, которые образуют панцирь, в типичном случае закрывающий голову и переднюю часть туловища

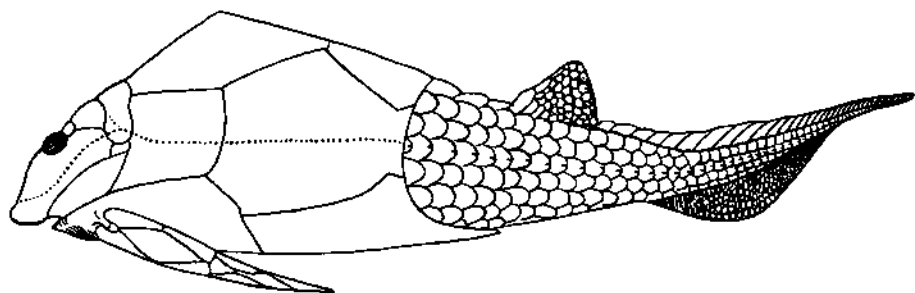


Рис. 9

Pterichthys milleri Agassiz, реконструкция. $\times 1$. По Watson, 1935; из Обручева, 1964б.

(плечевой пояс) или даже его большую часть. Иногда панцирь в той или иной степени редуцирован, что обычно происходит за счет укорочения экзоскелета плечевого пояса. Головная часть панциря образована плотно соединенными костями крыши черепа, печной области и жаберной крышки; туловищная часть — костями сильно развитого экзоскелета плечевого пояса. Головная и туловищная части панциря обычно соединяются парой горизонтальных шарниров, расположенных на латеральных поверхностях головы. В осевом скелете подвижное соединение имеется между затылочной частью эндокраниума и позвоночником. Благодаря этим соединениям голова у большинства представителей Placodermi могла подниматься и опускаться на определенный угол.

Вертикальную подвижность головы следует рассматривать как одно из приспособлений к нектобентосному или бентонектонному образу жизни и питанию бентосными беспозвоночными: опускание головы уменьшало необходимый маневр при захвате пищи со дна, что для тяжелой и неповоротливой «бронированной» рыбы имело очень важное экологическое значение. Такой вывод подтверждается тем, что у наиболее подвижных нектонных *Rachyosteiformes*, многие из которых были эунектонными (Алеев, 1976), описанное шарнирное сочленение головной и туловищной частей панциря исчезает — крыша черепа, жаберные крышки и печные кости срастаются с костями плечевого пояса, благодаря чему голова полностью лишается подвижности (*Synbranchiidae*). Весьма характерно, что у таких форм с монолитным панцирем тело высокое, сильно сжатое с боков, поперечное сечение его книзу клиновидно суживается (рис. 22, е), что указывает на маскировку явно нектонного типа. Это свидетельствует о том, что все описанные особенности наружного скелета и общей формы тела представляют собой элементы единого нектонного комплекса адаптаций.

Кости Placodermi в типичном случае состоят из трех слоев: базального изопединового слоя с костными клетками, среднего губчатого и наружного бугорчатого слоя, построенного из изогнутых костных пластинок и содержащего дентин (Обручев, 1964а). Большинство костей панциря Placodermi филогенетически возникли в результате срастания мелких тессер и обычно не гомологизируются с костями Osteichthyes.

Части туловища, не одетые панцирем, покрыты отдельными тессерами или ромбической чешуей (рис. 9). В некоторых случаях чешуйный покров сильно редуцирован (*Bothriolepis*).

Поверхность панциря Placodermi, как правило, орнаментирована различными бугорками или валиками (Марк, 1953; Обручев, 1964а).

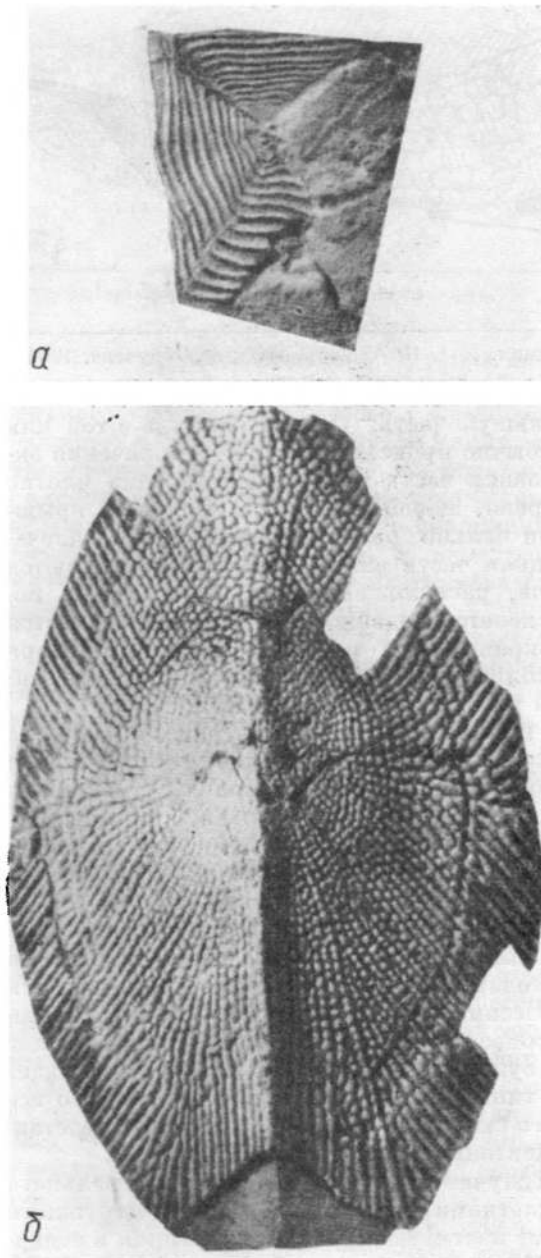


Рис. 10

Поверхностный рельеф панцирей Placodermi:
 а — *Wijdeaspis* sp., anterior-laterale; б —
Asterolepis radiata Rohon, anterior medio-dorsale.
 ×1 (а — по Обручеву, 1947, из Обручева, 1964б;
 б — по Каратайте-Талимаа, 1963).

Эти элементы рельефа могут быть расположены концентрически (*Wijdeaspis*, *Lunaspis*, *Deiroteus*) (рис. 10, а), радиально (*Asterolepis*) (рис. 10, б), более продольно (*Holonema*, *Phyllolepis*) (рис. 11, а) или беспорядочно (*Livosteus*, *Plourdosteus*) (рис. 11, б).

В филогенезе бентосных и нектонных групп Placodermi наружный скелет обычно развивается в прямо противоположных направлениях. В бентосных группах происходит, как правило, усиление консолидированного панциря. Примером максимального развития панцирной защиты могут служить некто-бентосные *Antiarchi*, у которых панцирь закрывает не только голову и большую часть туловища, но и грудные плавники (рис. 9). Однако у явно бентосных химероподобных *Macropetalichthyiformes* и *Pthyctodontiformes* с удлинённым телом и дробящим (реже — режущим) озублением челюстей панцирь сильно укорочен, а у некоторых отсутствует, возможно, и чешуйный покров. У этих рыб редукция наружного скелета связана, видимо, как и у современных *Holocerphali*, с большим относительным удлинением тела (хвост иногда бичевидный), выполнявшего функцию двигателя угревидного типа. В целом для всех бентосных Placodermi, как *Arthrodira*, так и *Antiarchi*, характерно прогрессивное развитие монолитного панциря: у более ранних форм наружный скелет состоял преимущественно из отдельных тессер (*Radotiniformes*), тогда как у более поздних он представ-

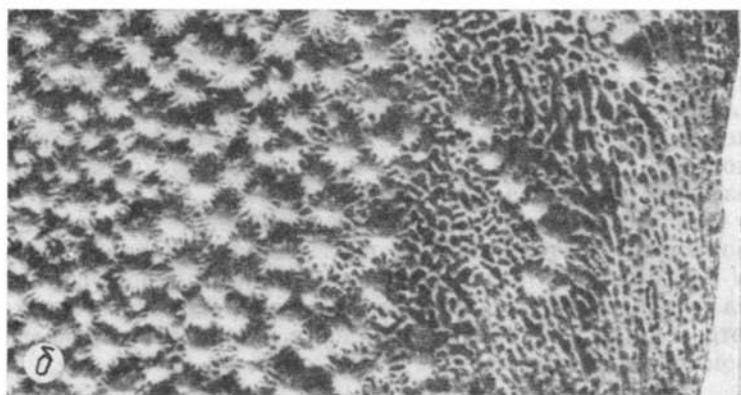
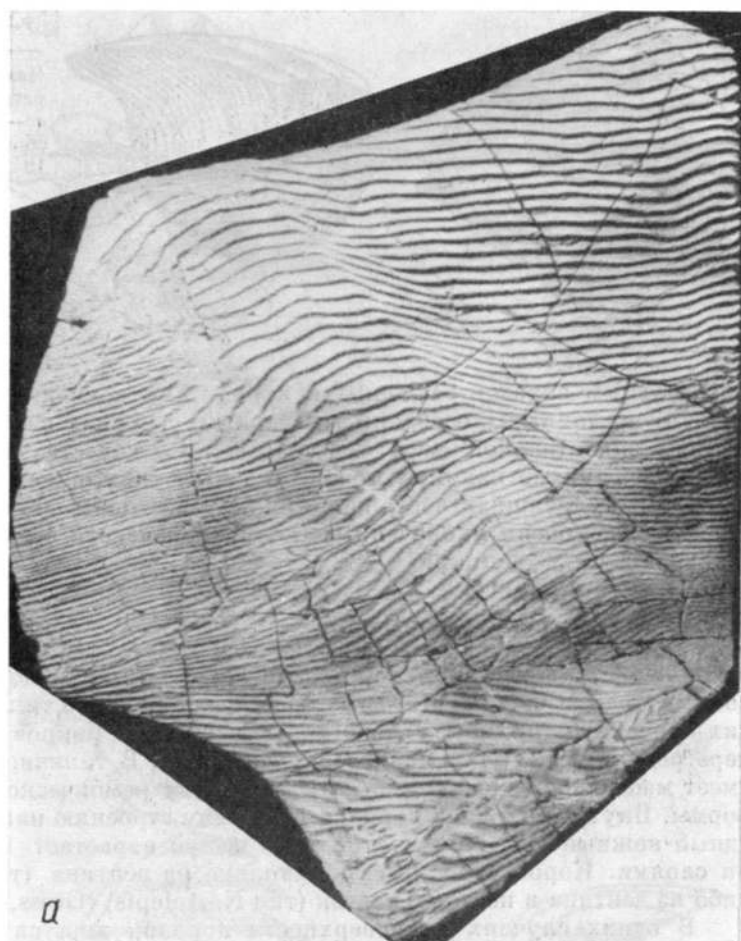


Рис. 11.

Поверхностный рельеф панцирей Placodermi:

a — *Phyllolepis tolli* Vasiliauskas, anterior ventro-laterale, $\times 0,75$; *b* — *Homostius* sp., орнамент панциря, $\times 3$ (*a* — по Василяускас, 1963; *b* — по Обручеву, 1947, из Обручева, 1964б).

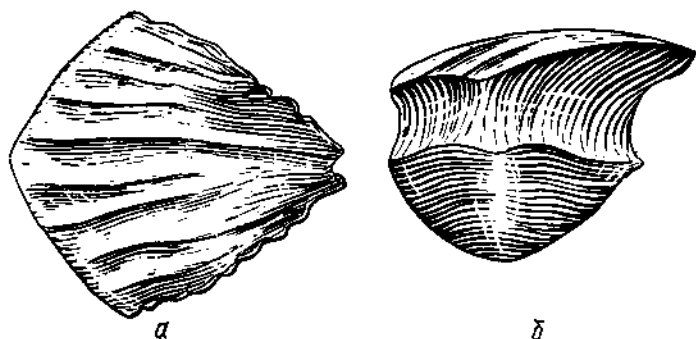


Рис. 12

Чешуя *Haplacanthus persensis* Gross:
а — вид сверху, б —
сбоку. $\times 56$. По Gross,
1947.

лен главным образом различными вариантами консолидированного панциря. В нектонных и особенно эунектонных группах панцирь, напротив, всегда в значительной мере редуцируется. В качестве примера максимальной редукции панциря можно указать эунектонных *Synaucheniiidae*, у которых туловищная часть панциря исчезает почти полностью, а ее остатки в виде очень укороченных костей плечевого пояса срастаются с головной частью панциря.

5. Наружный скелет *Acanthodei*

У большинства представителей *Acanthodei* тело сплошь покрыто плотными косыми рядами четырехугольных чешуй плакоидного типа, только в редких случаях (например, у *Acanthodes*) чешуйный покров в той или иной мере редуцирован (Новицкая, Обручев, 1964). В типичном случае чешуя имеет массивное основание, шейку и коронку ромбической или округлой формы. Внутренняя зона коронки по своему строению напоминает плакоидный кожный зуб, вокруг этой зоны чешуя нарастает концентрическими слоями. Коронка состоит либо только из дентина (тип *Acanthodes*), либо из дентина и костных клеток (тип *Nostolepis*) (Gross, 1947).

В одних случаях на поверхности коронок имеется поверхностный рельеф из продольных ребер (у *Nostolepis*, *Archaeacanthus*, *Gomphodus* и *Haplacanthus*) (рис. 12), в других — поверхность коронок гладкая.

Покровные кости на голове имеют вид маленьких полигональных пластинок, по форме близких к чешуям. Они несколько крупнее в окологлазничном кольце и на области жаберной крышки. У некоторых форм покровные кости имеются и на плечевом поясе. Поверхность покровных костей у *Acanthodei* покрыта бугорками или имеет радиальные рельефы из скульптурированных гребней и лунок.

В филогенезе *Acanthodei* наблюдается постепенная редукция как покровных костей на голове и плечевом поясе, так и чешуйного покрова. У поздних форм (*Acanthodidae*) чешуйный покров частично редуцирован, на передней части тела чешуи нет; покровные кости на голове сохраняются только у сенсорных каналов и в окологлазничном кольце, на плечевом поясе отсутствуют.

6. Наружный скелет *Chondrichthyes*

Строение наружного скелета у представителей двух подклассов *Chondrichthyes* — *Elasmobranchii* и *Holocephali* — существенно различно, поэтому целесообразно рассмотреть его для каждого из названных подклас-

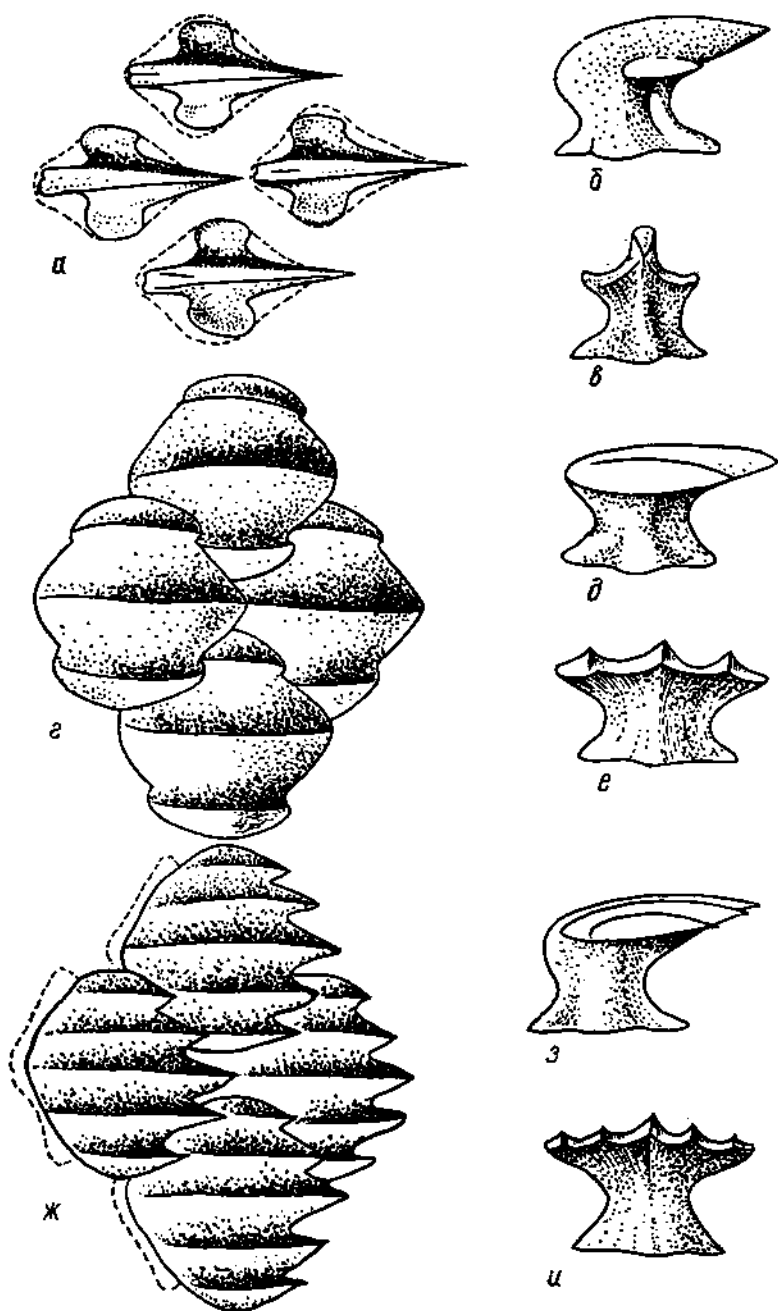


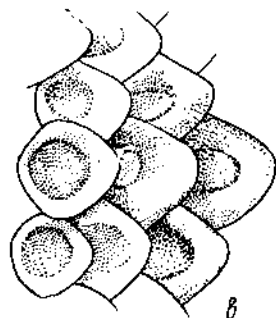
Рис. 13

Плакоидная чешуя акул:

a — в — *Squalus acanthias* L., $\times 50$ (*a* — вид сверху, *б* — сбоку, *в* — сзади), абсолютная длина рыбы $L_a = 132,0$ см; *з — в* — *Prionace glauca* (L.), $\times 75$ (*з* — вид сверху, *д* — сбоку, *е* — сзади), $L_a = 182,5$ см; *ж — и* — *Sphyrna zygaena* (L.), $\times 90$ (*ж* — вид сверху, *з* — сбоку, *и* — сзади), $L_a = 195,0$ см.



Плакоидная чешуя акул и скатов:
 а — б — *Cetorhinus maximus* (Gunnerus),
 $\times 15$ (а — вид сверху, б — сбоку),
 $L_a = 625,0$ см; в, г — *Centroscyllnus*
coelolepis Bocage and Brito Capello,
 $\times 10$ (в — вид сверху, г — спереди),
 $L_a = 108,0$ см; д, е — *Raja clavata* L.,
 $\times 3$ (д — вид сверху, е — сбоку),
 $L_a = 92,0$ см (а — г — по Bigelow and
 Schroeder, 1948).



г



д



е

сов отдельно. Общим для обоих подклассов является полное отсутствие кожных костей. Наружный скелет представлен только плакоидными чешуями или же кожа совершенно голая.

Кожа *Elasmobranchii* характеризуется обилием желез и в большинстве случаев несет на себе плакоидные чешуи, т. е. кожные зубы. Лишь в редких случаях — у некоторых скатов — кожа голая.

Плакоидная чешуя состоит из базальной пластинки и находящейся на ней дентиновой коронки, форма которой сильно варьирует. У акул коронка чаще всего уплощенная, округло-ромбическая, с продольными гребнями на верхней поверхности; в этом случае на поперечном сечении ее, между гребнями, хорошо видны глубокие полукруглые лунки (рис. 13). Такое строение коронки имеет место, например, у некоторых *Hexanchidae* (*Hexanchus*, *Heptanchus*), у *Orectolobidae* (*Ginglyostoma* и др.), *Rhincodontidae*, *Odontaspidae*, *Lamnidae*, у большинства *Alopiidae*, у *Scyliorhinidae*, *Triakidae*, *Carcharhinidae*, *Sphyrnidae*, у большинства *Squalidae*, у некоторых *Dalatidae* (*Dalatias*, *Isistius*) и др. (Bigelow, Schroeder, 1948, и др.).

У некоторых акул коронка имеет вид наклоненного назад шипа, часто с продольным гребнем на верхней поверхности (рис. 14, а, б.). Это наблюдается у *Cetorhinidae* (*Cetorhinus*), у некоторых *Alopiidae*

(*Alopias superciliosus*), у *Pseudotriakidae*, у некоторых *Squalidae* (*Centroscyllium*, *Etmopterus*) и *Dalatiidae* (*Somniosus*), *Echinorhinidae* (*Echinorhinus*) (Bigelow, Schroeder, 1948). Иногда у акул коронка гладкая, овально-ромбическая, как, например, у некоторых представителей (*Squalidae* (*Centroscymnus*)) (рис. 14, в, г.). У скатов коронка чаще всего в виде шипа, более или менее наклоненного назад, либо в виде бугра с приостренной верхушкой (рис. 14, д, е.).

Таким образом, для плакоидных чешуй *Elasmobranchii* в целом характерно наличие продольно ориентированного поверхностного рельефа (см. рис. 63). В образовании плакоидной чешуи принимает участие дерма и эпидермис. Базальная пластинка чешуи и дентиновый кожный зуб формируются за счет дермы, а покрывающий зуб эмалевый колпачок — за счет клеток эпидермиса (Суворов, 1948).

У *Holocephali*, как и у *Elasmobranchii*, чешуя плакоидная, имеет вид зерен, бляшек, пластинок или конусов. Иногда чешуя отсутствует. У всех современных представителей *Holocephali* чешуйный покров практически полностью редуцирован.

7. Наружный скелет *Osteichthyes*

У представителей *Osteichthyes* тело в большинстве случаев покрыто чешуей, случаи отсутствия чешуйного покрова сравнительно редки. В различных группах *Osteichthyes* встречается чешуя трех типов: космоидная, ганоидная и эласмоидная. Все они являются производными дермы (Суворов, 1948) и связаны между собой рядом переходных положений, как бы вытекаая один из другого (Бурдак, 19736).

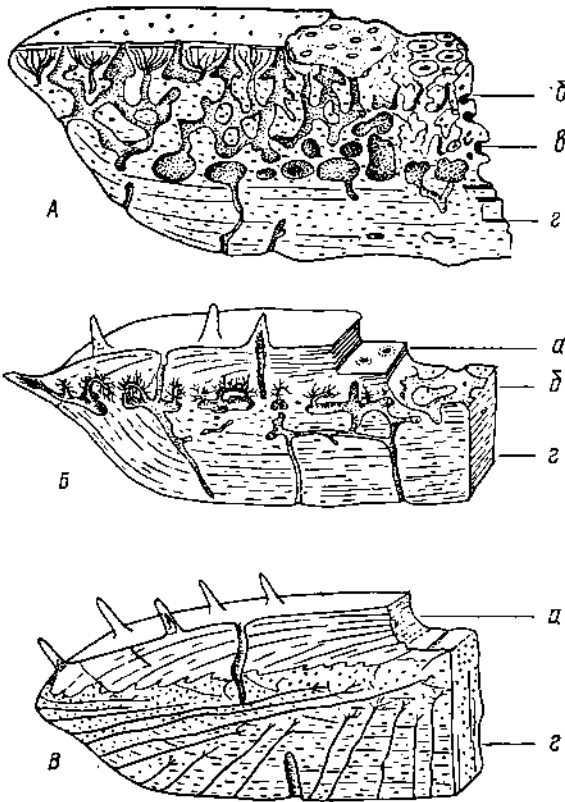
Два подкласса *Osteichthyes* — *Sarcopterygii* и *Actinopterygii* — заметно различаются по типу чешуйного покрова. У представителей *Sarcopterygii* чешуя космоидная, тогда как у *Actinopterygii* — в большинстве случаев эласмоидная или ганоидная и лишь у очень немногих форм (у *Dipnoi*) — космоидная.

У представителей *Sarcopterygii* космоидная чешуя имеет ромбическую или округлую форму; чешуи налегают друг на друга наподобие черепицы, образуя сплошной чешуйный покров (см. рис. 24).

В типичном случае, как, например, у древних *Crossopterygii*, космоидная чешуя состоит из нескольких слоев, различных по своему строению. В основании ее находится толстая изопединовая базальная пластинка, содержащая костные клетки и имеющая слоистое строение благодаря горизонтальной ориентированности остеобластов. На изопединовом основании лежит слой губчатой кости, а на нем — слой пещеристого дентина, именуемого космином. Самый верхний и тонкий слой чешуи образован блестящей крепкой эмалью — ганоином — и пронизан множеством мелких отверстий, которыми открываются каналы, идущие из губчатого косминового слоя (Goodrich, 1907; Суворов, 1948; Bertin, 1958 г; Воробьева, Обручев, 1964) (рис. 15, А).

Филогенетически косминовый слой представляет собой результат консолидации комплекса тесно сидящих кожных зубов (Goodrich, 1907), которые первоначально образуют плотный паркет из отдельных элементов, а затем срастаются в сплошную дентиновую массу с внутренними полосами, соответствующими пульпарным полостям отдельных кожных зубов, покрытую сверху также консолидированным эмалевым покровом. Таким образом, космоидную чешую можно рассматривать как производное чешуи плакоидного типа.

Рис. 15



Строение космоидной (А) и ганойдной: палеонискоидной (Б) и лепистеоидной (В) чешуи: а — ганойн, б — космин, в — губчатая кость; г — изопедия. По Goodrich, 1907.

В ходе эволюции *Sarcopterygii* космоидная чешуя постепенно видоизменяется за счет резорбции косминового слоя до отдельных бугорков или гребней, как это наблюдается у некоторых *Rhipidistiiformes* (*Holoptychioidei*) и у *Coelacanthiformes*, или даже до полного исчезновения космина, что имеет место у *Rhizodontidae* и современных *Dipnoi* (*Ceratodontiformes*).

Поверхностный рельеф космоидной чешуи, если он имеется, в различных случаях может быть образован отдельными бугорками или ктеноподобными дентиновыми зубчиками (*Latimeria*) (рис. 16) либо гребнями, ориентированными вдоль продольной оси тела (*Holoptychioidei*, *Eustenopteridae*, *Coelacanthidae*, *Scaumenaciidae*, *Fleurantiidae*, *Rhynchodipteriidae*, *Ceratodontidae*, рис. 17).

Покровные кости *Sarcopterygii* по своему строению обнаруживают значительное сходство с космоидной чешуей. Они состоят из трех слоев. Нижний слой, как и в космоидной чешуе, представлен толстой изопединовой пластинкой. На ней лежит средний — наиболее мощный — слой губчатой кости, пронизанный множеством васкулярных каналов. На губчатом слое находится слой сросшихся дентиновых кожных зубов с расширяющимися кверху коронками, которые образуют сплошную паркетную поверхность, покрытую эмалеподобным слоем дуродентина (рис. 18) (Быстров, 1942; Воробьева, Обручев, 1964). Эта аналогия в строении покровных костей и космоидных чешуй *Sarcopterygia* не случайна. Она указывает на общность путей возникновения различных элементов наружного скелета, т. е. покровных костей и чешуи.

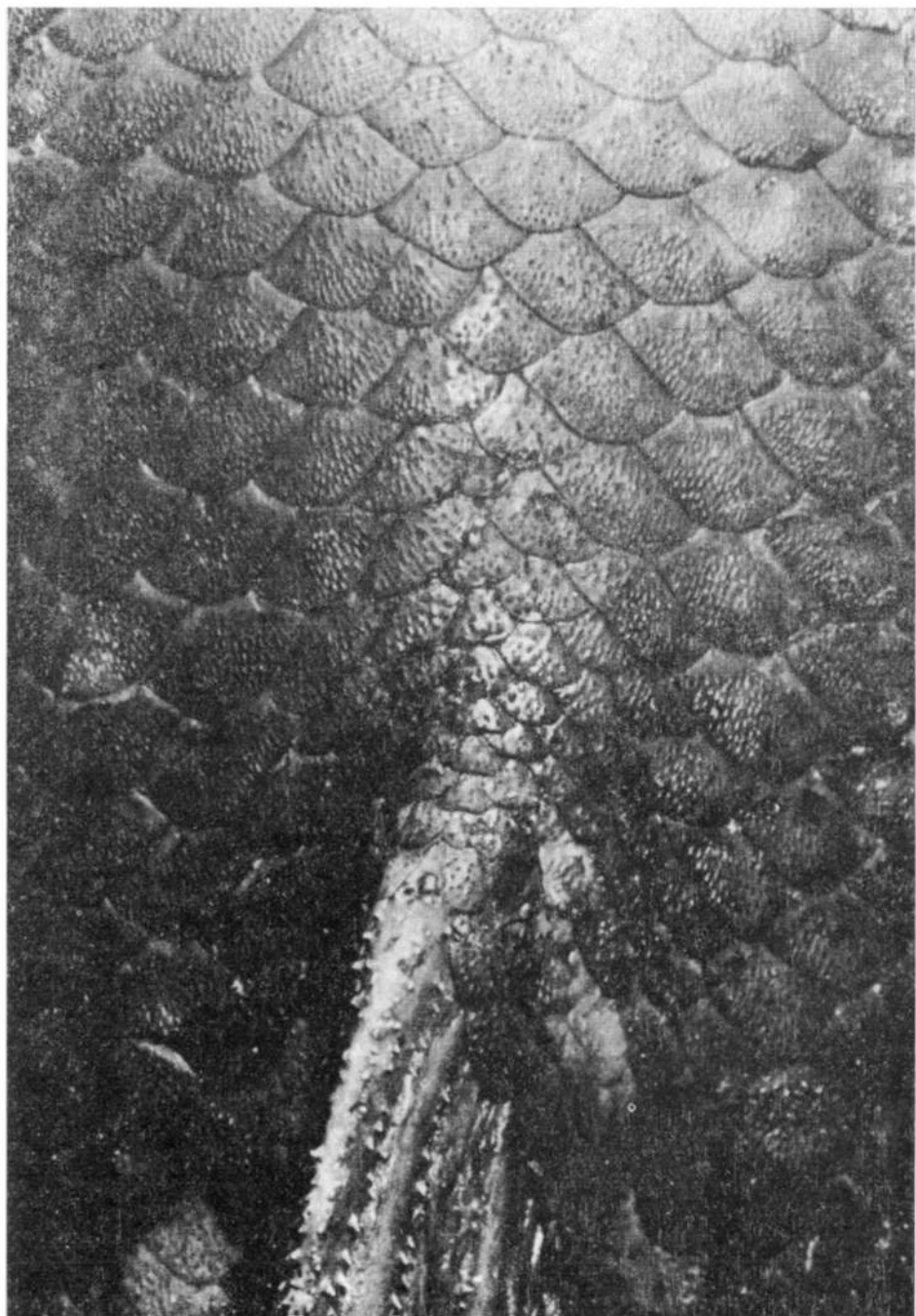


Рис. 16

Чешуйный покров *Latimeria chalumnae* Smith. Видны дентиновые зубчики на поверхности чешуй. По Millot e. Anthony, 1958.

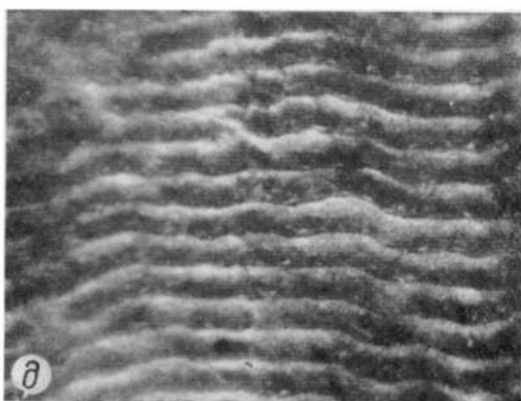
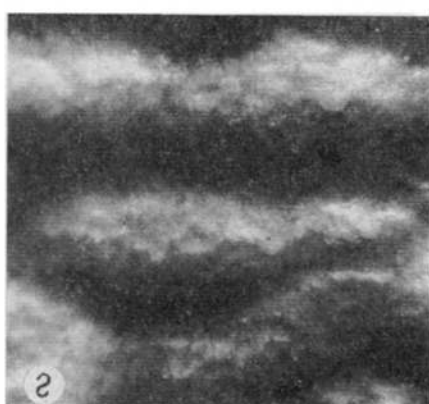
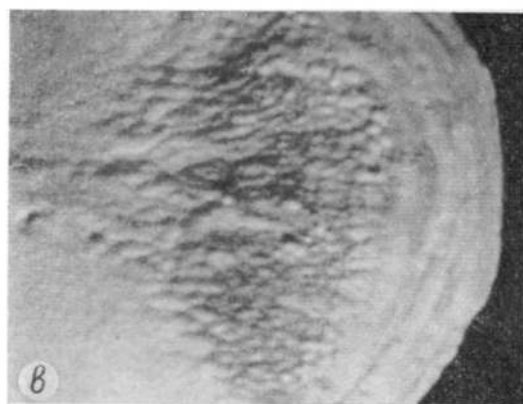
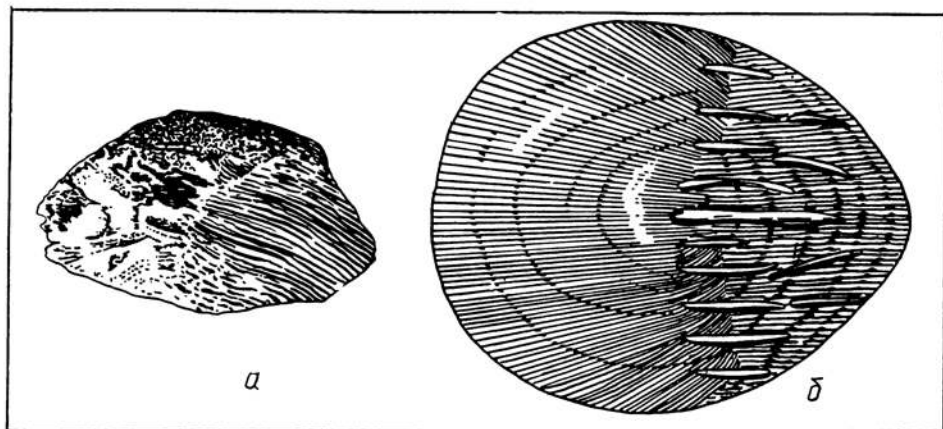


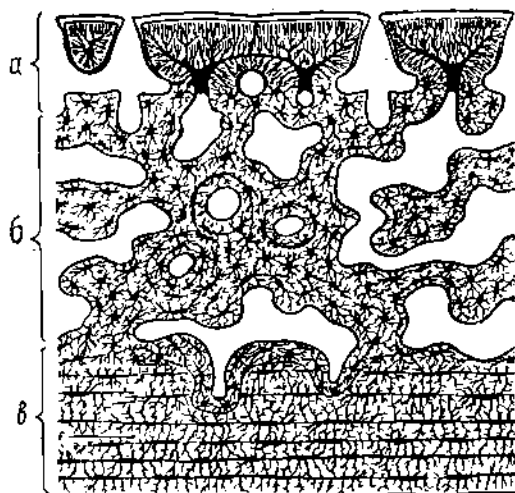
Рис. 17

Чешуя Sarcopterygii:

a — *Bogdanovia orientalis* O. Obrucheva, $\times 4$; *б* — *Diplurus newarki* (Bryant), $\times 23$, видны продольные гребни на открытой части чешуи; *в* — *д* — *Neoceratodus forsteri* Krefft (*в* — общий вид открытой части чешуи, $\times 4$; *г* — крупный продольный рельеф в центральной области чешуи, $\times 32$; *д* — мелкий продольный рельеф в периферической области чешуи, $\times 32$) (*a* — по Обручевой, 1955, из Воробьевой и Обручева, 1964; *б* — по Schaeffer, 1952).

Микростроение покровных костей у *Sarcopterygii* (*Osteolepis*):

a — слой сросшихся дентиновых зубов, *б* — слой губчатой кости, *в* — изопединовый слой. По Быстрову, 1942.



В группе *Actinopterygii* у более ранних, преимущественно вымерших форм (*Palaeoniscii*, *Chondrostei*, *Holostei*) чешуя ганоидная. Она представляет собой производное чешуи космоидного типа, отличия ее от космоидной заключаются в постепенной редукции слоев космина и губчатой кости при одновременном утолщении верхнего ганоидного слоя.

На первых этапах этой эволюции между изопединовым основанием чешуи и относительно толстым ганоиновым верхним слоем еще сохраняется тонкий слой космина с лакунами и каналами (рис. 15, *Б*). Это так называемый палеонискоидный подтип ганоидной чешуи, названный так потому, что он очень характерен для *Palaeoniscii* (рис. 19, *а, б*). Этот же вид ганоидной чешуи свойствен современным представителям *Polypteri* (*Polypterus*, *Calamoichthys*) (рис. 19, *в*).

Дальнейшая редукция космоинового слоя приводит к его полному исчезновению. Чешуя в этом случае сохраняет лишь два слоя: нижний — изопединовый и верхний — ганоиновый (рис. 15, *В*). Этот вариант ганоидной чешуи называется лепистеозеоидным, поскольку из числа современных форм он свойствен *Lepisosteus*.

Поверхностный рельеф ганоидной чешуи в большинстве случаев представляет собой совокупность продольно ориентированных гребней и лунок (рис. 19, *а, б*). Продольные гребни на чешуе имеются, в частности, у большинства *Palaeonisciformes* (*Stegotrachelidae*, *Palaeoniscidae*, *Cosmoptychiidae*, *Centrolepididae*, *Canobiidae*, *Pygopteridae*, *Acrolepididae*, *Elonichthyidae*, *Rhabdolepididae*, *Holuridae*) и *Perleididae* (*Brookvalia*, *Beaonia*, *Dictyopleurichthys*, *Phlyctaenichthys*, *Colobodus* и др.) (Матвеева, 1958; Берг, Казанцева, Обручев, 1964). Иногда рельеф образован отдельными бугорками, как у некоторых *Pseudodontiformes* (*Gyrodonidae*) и *Lepidotidae* (*Dapedium*), или кожными зубами, как у *Lepisosteus*.

В ряде случаев слой ганоина покрывает и кожные кости черепа, что характерно, например, для ранних *Actinopterygii* (Казанцева, 1964); у более поздних форм этой группы ганоин редуцируется, кости становятся тоньше и погружаются в кожу.

У более поздних групп *Actinopterygii* чешуя теряет ганоиновый слой и превращается в чешую эласмоидного типа (Bertin, 1958 с), т. е. становится целиком костной, представляя собой тонкую костную пластинку, сидящую в кожном кармане. Эласмоидная чешуя состоит из тонких концентрически

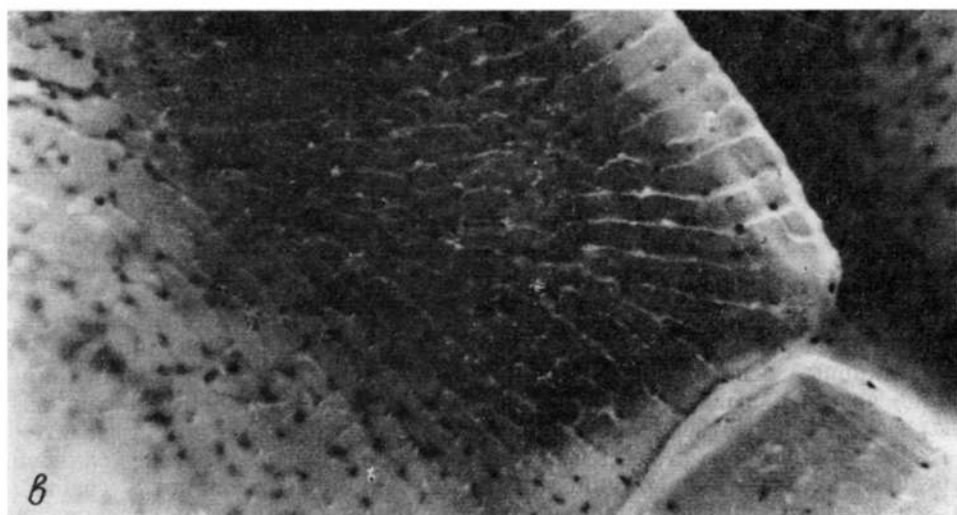
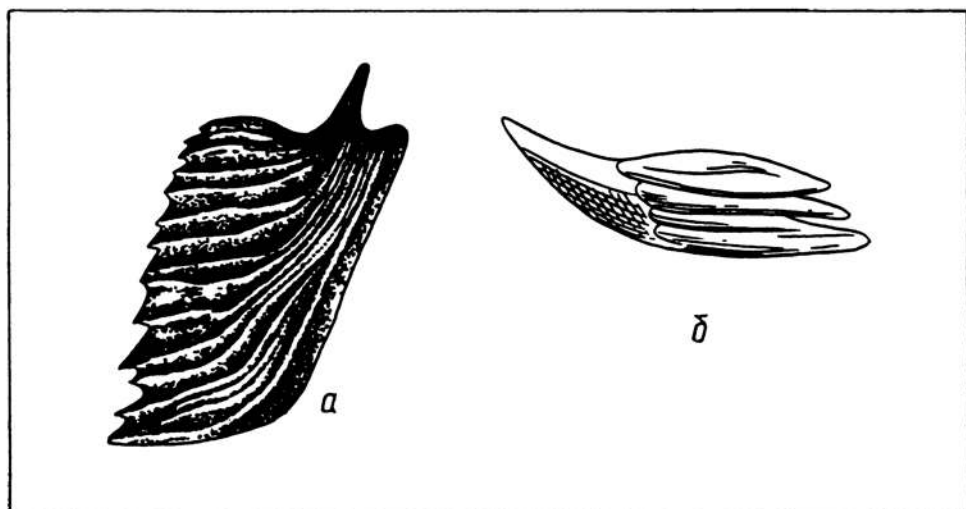


Рис. 19

Чешуя Palaeonisci и Polypteri:

a — *Ganolepis gracilis* Woodward, $\times 6$, хорошо видны продольные гребни; *б* — *Orvikuina vardiaensis* Gross, $\times 5$; *в* — *Polypterus senegalensis* Cuv., $L_a = 30,0$ см, $\times 20$ (*a* — по Бергу, 1958; *б* — по Бергу, Казанцевой и Обручеву, 1964).

расположенных костных пластинок, лежащих друг на друге наподобие пирамиды; самая нижняя пластинка — наибольшая — является самой молодой, самая верхняя — наименьшая — самой старой. На поверхности образующих чешую пластинок имеется характерный рельеф из ребрышек — склеритов, которые выполняют функцию ребер жесткости и одновременно препятствуют сдвигу покрывающего чешую эпителия под действием гидродинамических сил трения, возникающих при плавании рыбы (Бурдак, 1972).

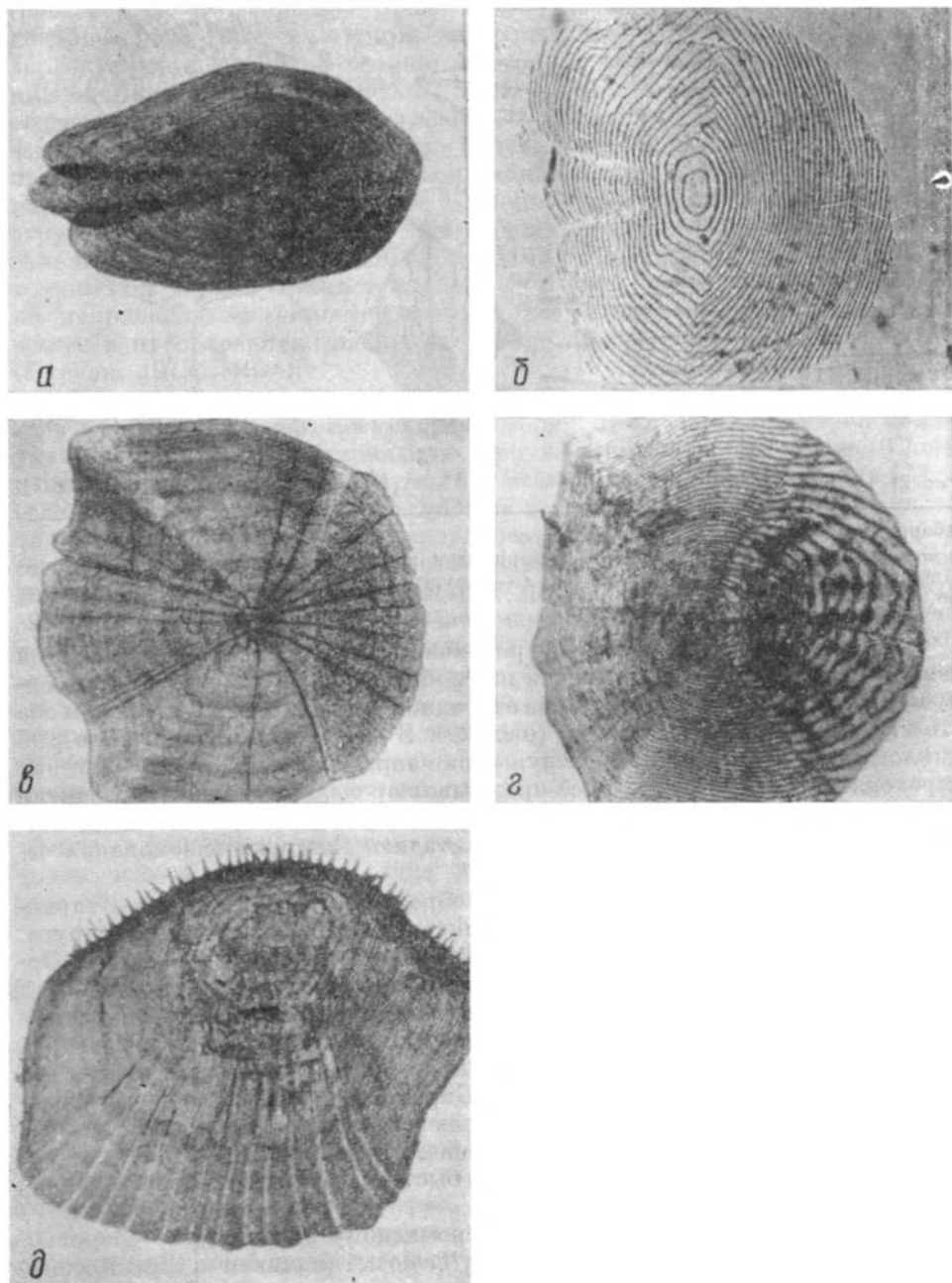


Рис. 20

Эластичная чешуя (а — в — циклоидная, г — ктеноидная):

а — *Esox lucius* L., 2+, $L_a = 31,0$ см ($\times 8$); б — *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev, 1+, $L_a = 10,2$ см ($\times 36$); в — *Scardinius erythrophthalmus* (L.), 3+, $L_a = 21,2$ см ($\times 4,5$); г — *Carassius auratus gibelio* (Bloch), 1+, $L_n = 10,7$ см ($\times 8,5$); д — *Pagothernia borchgrevinki* (Boul.), 3+, $L_n = 35,0$ см ($\times 8$).

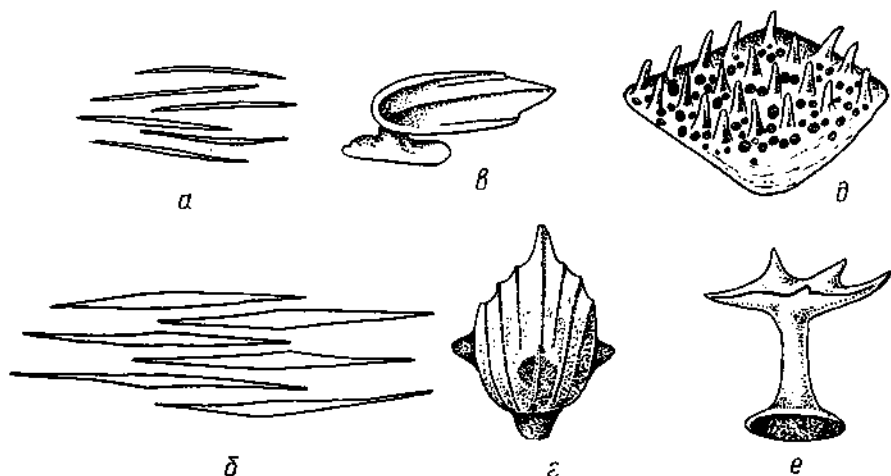


Рис. 21

Аберрантные формы эласмоидной чешуи:

a — *Chorinemus lysan* (Forsk.); *б* — *Istiophorus platypterus* (Show a. Nodder); *в* — *Macrorhamphosus* sp.; *г* — *Balistes* sp.; *д* — *Luvatus* sp. (*a* — по Алесву, 1963; *б* — по Hertwig, 1876—1879 — 1832).

По характеру поверхности различают два варианта эласмоидной чешуи: циклоидную, без зубчиков на свободной поверхности, и ктеноидную, с зубчиками — ктеноидами на свободной поверхности, в остальном оба эти варианта вполне идентичны (рис. 20). В онтогенезе и филогенезе рыб циклоидная и ктеноидная чешуя при определенных обстоятельствах переходят одна в другую, т. е. представляют собой две стадии развития одного и того же приспособления (Бурдак, 1970, 1972). В онтогенезе ктеноидная чешуя проходит циклоидную стадию. Снаружи эласмоидная чешуя покрыта эпидермисом.

Как правило, эласмоидная чешуя образует сплошной покров, характеризующийся тем, что чешуи черепицеобразно налегают друг на друга. Реже чешуи лежат в коже свободно, не касаясь друг друга (*Zoarcetes*, *Orhidiidae*, *Anarhichadidae*). Сравнительно редки и случаи частичной или полной редукции эласмоидного чешуйного покрова. Частичная редукция его характерна, например, для некоторых *Scombridae* (*Auxis* и др.). Полная редукция эласмоидного чешуйного покрова — редкое явление и, как отметили А. Ф. Кудряшов и В. В. Барсуков (1967а, б), встречается чаще всего либо у рыб очень медленно плавающих (*Silurus*, *Gymnelis*, *Lycodes*, *Gymnascanthus*, *Artediellus*, *Cyclopteridae*, *Liparidae*, *Blenniidae*, *Caspiotoma* и т. п.), либо, напротив, у очень быстро плавающих (*Xiphias* и др.), причины чего мы рассмотрим ниже.

Эласмоидная чешуя свойственна громадному большинству современных *Actinopterygii*, в частности, — всем *Teleostei* (начиная с *Clupeiformes*) и отдельным представителям более примитивных групп (*Amiidae*).

Рельеф поверхности эласмоидной чешуи сложен из элементов, которые могут быть разделены на три категории.

Во-первых, это разные виды концентрических рельефов, образованных краями отдельных концентрически расположенных пластинок чешуи, т. е. годовыми кольцами, а иногда также и склеритами, если они располагаются концентрически, как, например, у *Salmonidae* или *Esocidae*.

(рис. 20, а). Во-вторых — рельефы, образованные склеритами не концентрического типа, имеющими вид более или менее прямых или дугообразных линий, ориентированных в целом перпендикулярно направлению обтекающего потока (рис. 20, б). В третьих — совокупность хорошо обтекаемых продольно ориентированных элементов поверхностного рельефа, которые в свою очередь могут быть сведены к двум типам: ложбинам стока, образованным продольными понижениями поверхности с более или менее плавным поперечным сечением (рис. 20, в), и ктеноподобным структурам, представленным более конкретными образованиями — отдельными бугорками (рис. 20, г), зубцами и продольными киями с более резким поперечным сечением (см. рис. 86), либо более длинными продольно направленными шипами, которые расположены на свободном крае чешуи и простираются на открытое поле последующей чешуи (рис. 20, д) (Бурлак, 1973б, 1974).

У ряда представителей *Actinopterygii* эласмоидная чешуя встречается в очень измененной, абберрантной форме. В качестве примеров можно указать удлиненную, игловидную чешую некоторых *Sarangidae* (*Chorinemus*) и *Istiophorus* (рис. 21, а, б), весьма своеобразную чешую *Macrohamphosus* с пластинчатой, сидящей на ножке коронкой (рис. 21, в, г), вооруженные сильными вертикальными зубцами чешуи *Balistidae* и *Aluteridae* (рис. 21, д), чешую *Luvargus imperialis* Raf. с грибовидной зубчатой коронкой (рис. 21, е) и некоторые другие. Все эти необычные формы чешуи в каждом конкретном случае имеют свое функциональное значение, в чем легко убедиться на приведенных примерах.

Так, очень удлиненная, игловидная чешуя быстрых рыб — *Chorinemus* и *Istiophorus* (рис. 21, а, б) — целесообразно увеличивает упругость тела, что важно при быстром плавании для обеспечения оптимального режима локомоторных изгибаний тела (см. главу III). Поскольку игловидные чешуи мало налегают друг на друга (*Istiophorus*), или практически совсем не налегают (*Chorinemus*), при изгибании тела рыбы внутреннее трение в чешуйном покрове оказывается минимальным. Кроме того, такие чешуи создают на теле продольно ориентированный рельеф, что способствует снижению сопротивления трения (Бурлак, 1968).

Чешуя *Macrohamphosus* (рис. 21, в, г) по своей форме обнаруживает удивительно полное конвергентное сходство с плакоидной чешуей пелагических акул (рис. 13). Судя по всему, она выполняет ту же функцию, что и плакоидная чешуя, т. е. продольные гребни на коронке упорядочивают течение в пограничном слое и тем самым снижают сопротивление трения (Бурлак, 1973б).

Конусовидные выросты на чешуе представителей *Balistidae* и *Aluteridae* (рис. 21, д) выполняют защитную функцию, предохраняя пластинку чешуи от разрушения при контактах тела с жесткими, остроконечными поверхностями и краями кораллов, среди лабиринтов которых обитают эти рыбы. В этой связи понятно, почему указанные конусовидные шипики сильнее развиты на чешуе, покрывающей заднюю часть тела: при выполнении рыбой плавательных движений и маневров она всегда более подвижна, чаще касается твердого субстрата и, следовательно, больше подвержена травмированию.

Наконец, у *Luvargus imperialis* Raf. грибовидные шиповатые выросты на чешуе (рис. 21, е) могут представлять собой приспособление для турбулизации пограничного слоя. При больших размерах *Luvargus* (до 2 м), очень переднем расположении у этой рыбы наибольшего поперечного сечения тела и подвижном пелагическом образе жизни это

может иметь те же преимущества, что и в случае Xiphiidae (Алеев, 1976), к которым *Luvagus* филогенетически очень близок. Как на чешуе *Luvagus* (рис. 21, е), так и на роstrумах представителей Xiphiidae (рис. 68) турбулизирующие структуры представляют собой выросты плохо обтекаемой формы, расположенные в целом перпендикулярно поверхности тела.

В некоторых случаях у Actinopterygii, когда эласмоидная чешуя отсутствует, тело покрыто костными пластинками, что имеет место, в частности, у Agonidae, Cottidae, Syngnathiformes, Gasterosteiformes, Aracanidae, Ostracientidae; у представителей двух последних семейств эти пластинки консолидированы в сплошной панцирь.

В макроморфологии эласмоидного чешуйного покрова выделяются две основные особенности, характерные для подавляющего большинства представителей Teleostei: черепицевидное налегание чешуй и рядность расположения их на теле рыбы.

Черепицевидное налегание чешуй обеспечивает чешуйному покрову определенную прочность и, в то же время, почти не затрудняет локомоторные изгибания тела рыбы.

Расположение чешуй в чешуйном покрове продольными рядами (рядность чешуй) обеспечивает оптимальные условия обтекания тела рыбы. В типичном случае расположение рядов чешуй на теле совпадает с линиями тока в обтекающей рыбу потоке. Это показано нами экспериментально, путем сопоставления картины обтекания тела рыбы с направлением продольных рядов чешуй у представителей отряда Perciformes — смариды (*Spicara smaris* (L.)) и каменного окуня (*Serranus scriba* (L.)).

ГЛАВА II

ЗАЩИТНАЯ И КРИПТИЧЕСКАЯ ФУНКЦИИ НАРУЖНОГО СКЕЛЕТА

1. Общие замечания

У различных представителей рыбообразных и рыб защитная и криптическая функции элементов наружного скелета очень различны, что определяется, в основном, принадлежностью тех или иных групп и форм названных животных к бентосу, планктону или нектону. Защита и маскировка в разных случаях могут быть как главной так и второстепенной функцией наружного скелета или же наружный скелет может быть вообще лишен этих функций. Защитная функция наружного скелета является более обычной, тогда как криптическую он выполняет сравнительно редко.

Прямое отношение к защите имеют далеко не все формы наружного скелета. Например, наиболее обычный вариант наружного скелета современных Osteichthyes — эласмоидная чешуя — практически не несет защитной функции, что отмечалось и ранее (Барсуков, 1960; Алеев, 1963 и др.). Сложенный из такой чешуи чешуйный покров если и может рассматриваться как защитное приспособление, то далеко не всегда и только как защита от каких-либо мелких хищников, паразитов, или механических повреждений. Если же иметь в виду наиболее обычных врагов, т. е. более крупных хищников, то приходится констатировать, что ни для кого из них чешуйный покров жертвы не является помехой (Алеев, 1963). Лишь в тех случаях, когда эласмоидный чешуйный покров заметно утолщается и увеличивает свою механическую прочность, его защитная функция становится очевидной, хотя и в этом случае речь идет прежде всего не о защите от хищников, а чаще всего о защите поверхности тела от механических повреждений при задевании за элементы подводного рельефа — грунт, кораллы, растения.

Прогрессивное развитие защитной функции наружного скелета современных Osteichthyes чаще всего ведет к замене обычного эласмоидного чешуйного покрова специализированным панцирем, сложенным из костных пластинок (Gasterosteidae, Syngnathidae, Agonidae, Tetraodontiformes). Разнообразные варианты строения защитных панцирей можно видеть на многочисленных примерах вымерших групп рыбообразных и рыб.

Криптическая функция наружного скелета ограничивается, как правило, обеспечением известного сходства тех или иных частей тела животного с элементами подводного рельефа и состоит в формировании опреде-

ленного криптического рельефа на поверхности тела. Только в редких случаях криптическая функция наружного скелета заключается в достижении криптического эффекта иным путем, что подробнее рассматривается ниже.

Как защитная, так и криптическая функции наружного скелета характерны прежде всего для ненектонных, преимущественно бентосных форм рыбообразных и рыб.

2. Защитная функция наружного скелета

В историческом развитии рыбообразных и рыб защитная функция наружного скелета оказывается временным этапом, который связан с ненектонными, чаще всего — бентосными фазами их филогенеза. С переходом к нектонному образу жизни защитная функция наружного скелета, как правило, развивается регрессивно и практически полностью заменяется новой функцией — гидродинамической. При этом основным способом защиты вместо тяжелой брони становится способность к быстрому плаванию (Алеев, 1963). Анализ развития наружного скелета в истории конкретных систематических групп рыбообразных и рыб позволяет видеть все этапы этой эволюции.

1) Agnatha и Placodermi

Развитие защитной функции наружного скелета в филогенезе палеозойских Agnatha (Diplorhina и Monorhina) и рыб класса Placodermi проходило по общей схеме, претерпевая одни и те же фазы прогрессивного и регрессивного изменения панцирной защиты.

1. Фаза прогрессивного развития защитной функции наружного скелета характеризуется консолидацией отдельных отвердевающих элементов кожного покрова в монолитный панцирь, сложенный из крупных щитов и закрывающий голову и переднюю часть туловища. Эта фаза соответствует развитию систематической группы в бентосном направлении. На ее протяжении всегда происходит переход от каких-то сравнительно мало специализированных исходных форм к более специализированным нектобентосным.

2. Фаза регрессивного развития защитной функции наружного скелета характеризуется деструкцией монолитного панциря, которая происходит за счет постепенной редукции его задних отделов, что определяется прогрессивным развитием осевого ундуляционного движителя и в конечном счете приводит к полному исчезновению панциря. Эта фаза соответствует развитию систематической группы в нектонном направлении. На ее протяжении происходит переход от узко специализированных нектобентосных форм к бентонектонным и эунектонным.

Неполнота палеонтологических материалов не всегда позволяет нам проследить обе эти фазы в пределах одного класса животных, однако в имеющемся материале последовательность их всегда одинакова и продиктована общим направлением филогенетического развития конкретных систематических групп в сторону бентоса или нектона. На фоне этой общей закономерности, характерной для классов Diplorhina, Monorhina и Placodermi, находящиеся в их составе отдельные более мелкие группы могут иногда развиваться и в ином направлении, что не нарушает, однако, цельности общей картины филогенетических изменений панцирной защиты в названных классах. Примером таких исключений могут

служить девонские Psammosteiformes с панцирем из отдельных крупных не сросшихся между собой щитов, разделенных рядами отдельных мелких тессер. Psammosteiformes выводят (Обручев, 1964а) из нижнедевонских нектобентосных Pteraspidoformes с моноклитным панцирем.

В филогенезе Diplorhina развитие наружного скелета шло в направлении от отдельных плакоидных чешуй и дискретных тессер к более или менее консолидированным панцирям, сложенным из крупных щитов (Traquair, 1899; Берг, 1955; Tarlo, 1962; Обручев, 1964а, и др.), что отвечает общей направленности развития Diplorhina как бентосных животных и соответствует усилению защитной функции наружного скелета. У Thelodonti, известных из ордовика, силура и нижнего девона, моноклитного панциря вообще не было, паружный скелет был представлен лишь отдельными мелкими элементами типа плакоидных чешуй и пластинок. Не было его и у ранних, примитивных групп Heterostraci, живших в ордовике, силуре и нижнем девоне (Astraspidoformes и Eriptychiiformes). Впервые моноклитный панцирь у Heterostraci появляется лишь в верхнем силуре в отряде Cyathaspidoformes и прогрессивно развивается у более поздних групп. Таким образом, на примере Diplorhina хорошо прослеживается первая фаза развития панцирной защиты, завершающаяся появлением мощного консолидированного панциря.

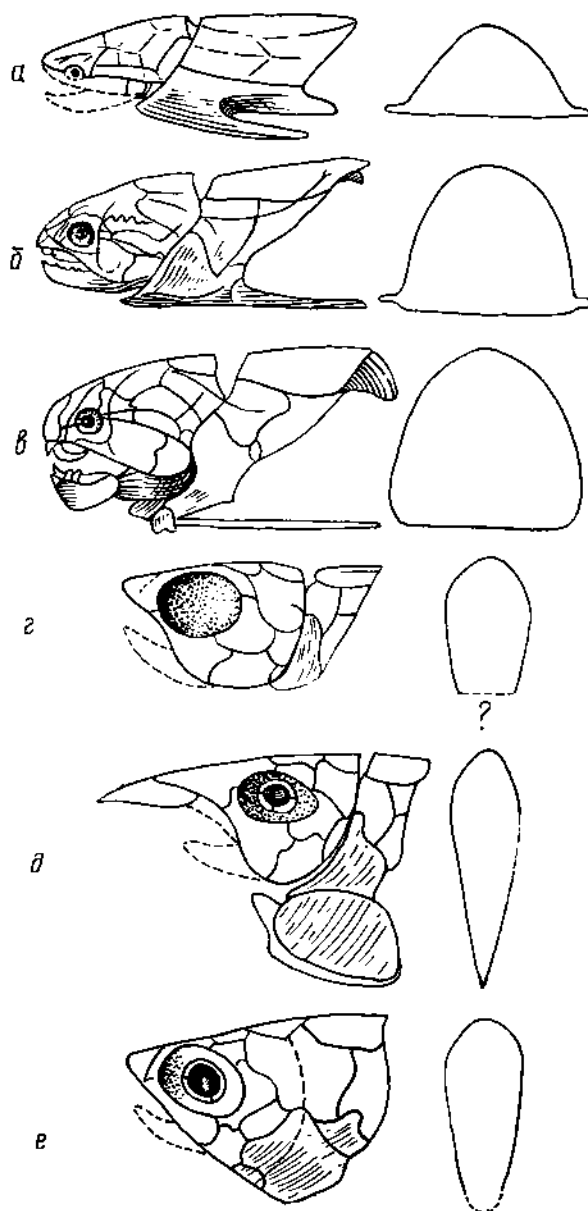
Среди Monorhina наиболее ранние известные в настоящее время силурийские Osteostraci из отряда Tremataspidoformes отличаются наиболее сильным развитием моноклитного панциря, т. е. находятся в конце фазы прогрессивного развития защитной функции наружного скелета. Они имели длинный панцирь с неподвижным вентро-латеральным кантом (см. рис. 7, б), слабо развитый хвостовой плавник и были полностью лишены грудных плавников (Обручев, 1964а), что характеризует их как очень малоподвижных бентосных животных, явно не способных к сколько-нибудь быстрому плаванию.

У более поздних, преимущественно девонских форм Osteostraci из отрядов Cephalaspidoformes, Kiaeraspidoformes и Nectaspidoformes происходит постепенное укорочение моноклитного панциря и одновременно появляются грудные плавники или их аналоги в виде боковых горизонтальных выростов на панцире, что указывает на увеличение подвижности животных. Наиболее значительны эти изменения у доживающих до верхнего девона Cephalaspidoformes, у которых дорсальный панцирь уже очень короткий, закрывает лишь голову и несколько туловищных метамеров или только голову (см. рис. 6). Таким образом, на примере Kiaeraspidoformes, Nectaspidoformes и Cephalaspidoformes мы наблюдаем фазу регрессивного развития защитной функции наружного скелета, т. е. развитие в нектонном направлении, хотя и на сравнительно очень ранней — нектобентосной стадии.

Дальнейшую редукцию защитной функции панциря в сочетании с большей подвижностью животного можно видеть на примере подкласса Anaspida, у представителей которого панцирь уже очень тонок и состоит из отдельных легких пластинок (см. рис. 8), либо наблюдается почти полное отсутствие наружного скелета (Lasanius, Endeiolepis), следы которого остаются только в плавниковых складках и у крупных экземпляров (Обручев, 1964а). Все это свидетельствует о дальнейшем развитии в нектонном направлении; Anaspida, как известно (Алеев, 1976), уже относятся к нектону.

В классе Placodermi развитие наружного скелета в целом подчинено той же закономерности, что и у представителей Agnatha (Diplorhina и

Рис. 22



Развитие панциря и поперечного сечения тела у Arthrodira:

а — *Arctolepis*, б — *Coccosteus*, в — *Dunkleosteus*, г — *Brachydirus*, д — *Oxyosteus*, е — *Synauchenia*. По Heintz, 1935; из Обручева, 19646.

Monorhina). Древнейшие известные представители этого класса, относящиеся к отрядам Radotiniformes и Palaeacanthaspidiformes из подкласса Arthrodira и существовавшие в верхнем силуре и нижнем девоне, имели наиболее примитивный наружный скелет, сложенный из отдельных тессер и только отчасти — из более крупных окостенений. От этих и близких к ним древнейших примитивных форм развитие большинства групп Placodermi шло в сторону консолидации панциря, что привело к появлению в нижнем и среднем девоне узко специализированных бентосных «бронированных» рыб с мощной панцирной защитой (Обручев, 19646),

примером которых могут служить все представители подкласса *Antiarchi*, а в подклассе *Arthrodira* — представители отряда *Arctolepidiformes*. Максимального развития панцирь достигает у *Antiarchi*, закрывая у этих рыб голову и всю переднюю половину туловища. Кроме того, специальными панцирями у них защищены и грудные плавники, превращенные в бронированные остроконечные придатки (см. рис. 9). Уплощенная вентральная сторона головы и передней части туловища покрыта мощным вентральным щитом панциря. Все эти особенности характеризуют *Antiarchi* как типично бентосных животных, для которых защитная функция кожного скелета имела важнейшее значение.

У представителей некоторых типично бентосных групп *Placodermi*, например у *Gemuepndiniformes*, примитивный тип наружного скелета из отдельных тессер сохранился и на протяжении более поздних этапов истории — в среднем и верхнем девоне (что в каждом конкретном случае имеет свое экологическое обоснование), однако в большинстве групп он был заменен более консолидированным панцирем. Таким образом, древнейший, доступный для обозрения, этап истории *Placodermi*, относящийся к верхнему силуру и нижнему девону, соответствует фазе прогрессивного развития защитной функции наружного скелета и в целом характеризуется постепенным усилением консолидированного панциря, что отвечает приспособлению этих рыб к бентосному образу жизни.

В ходе более поздней истории *Placodermi*, в среднем и верхнем девоне отчетливо выражена фаза регрессивного развития защитной функции наружного скелета, связанная с переходом к подвижному нектонному образу жизни. Это выражается в укорочении панциря за счет редукции его задних отделов при одновременном изменении формы поперечного сечения тела от дорсовентрально уплощенной бентосной до латерально сжатой нектонной, что хорошо прослеживается в ряду *Arctolepidiformes* (нижний девон) — *Coccosteiformes* (средний девон) — *Pachyosteiformes* (верхний девон) (Обручев, 1964б). У представителей *Arctolepidiformes* панцирь длинный, закрывает значительную часть туловища, а поперечное сечение тела заметно сплюснуто дорсовентрально и уплощено снизу, что указывает на принадлежность представителей этой группы к бентосу (рис. 22, а). У *Coccosteiformes* панцирь короче и тело выше, что соответствует большей подвижности рыбы, хотя поперечное сечение тела все еще остается уплощенным снизу, т. е. сохраняется прежний — явно бентосный тип маскировки и общей конструкции тела (рис. 22, б). Наконец, у *Pachyosteiformes* (рис. 22, в—е) панцирь еще более укорочен и облегчен, а поперечное сечение тела у большинства форм сжато латерально (рис. 22, в — е) и суживается книзу, а иногда — клиновидно заострено снизу (рис. 22, д), т. е. имеется хорошо выраженный брюшной киль. Эти высокотелые представители *Pachyosteiformes* с тонким, коротким, панцирем, латерально сжатым телом и развитым брюшным килем (*Oxyosteidae*, *Synauchenidae*) имели явно пектопный тип маскировки, что указывает на принадлежность их к пектону (Алеев, 1976).

2) *Acanthodei* и *Chondrichthyes*

В обозримой истории *Acanthodei* и *Chondrichthyes* — от древнейших известных форм в верхнем силуре до настоящего времени — проходят фазу регрессивного развития защитной функции наружного скелета, что соответствует их развитию в нектонном направлении. Бентосные формы *Chondrichthyes*, также имеющие сильно редуцированный наружный

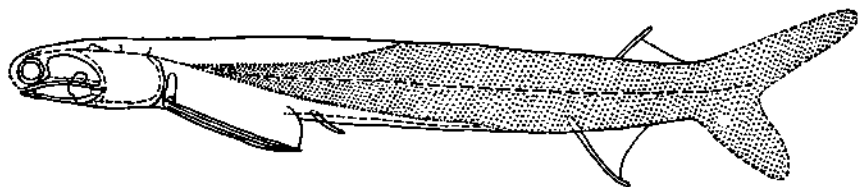


Рис. 23

Acanthodes sp., реконструкция, $\times 0,5$. Поверхности, покрытые чешуей, заштрихованы. По Watson, 1937.

скелет — большинство скатов (исключая нектонных *Mobulidae*), некоторые акулы (*Orectolobidae*, *Scyliorhinidae* и т. п.) и *Holocerphali*, — происходят от нектонных предков (Обручев, 1964б; Алеев, 1976). Для скатов это непосредственно прослеживается и хронологически: они известны лишь с верхней юры, тогда как акулы — со среднего девона (Гликман, 1964). Значительная редукция наружного скелета у всех этих бентосных форм изначально унаследована ими от нектонных предков, хотя наряду с этим имеет и прямое функциональное объяснение. Так, например, дорсовентрально унлощенные скатообразные формы хорошо замаскированы при нахождении на грунте и, кроме того, как правило, частично зарываются в грунт. У полуглубководных современных *Chimaeriformes* редукция наружного скелета в какой-то мере непосредственно связана с большим относительным удлинением тела и развитием угревидного варианта осевого ундуляционного движителя. О регрессивном развитии защитной функции наружного скелета у *Acanthodei* и *Chondrichthyes* свидетельствуют два обстоятельства.

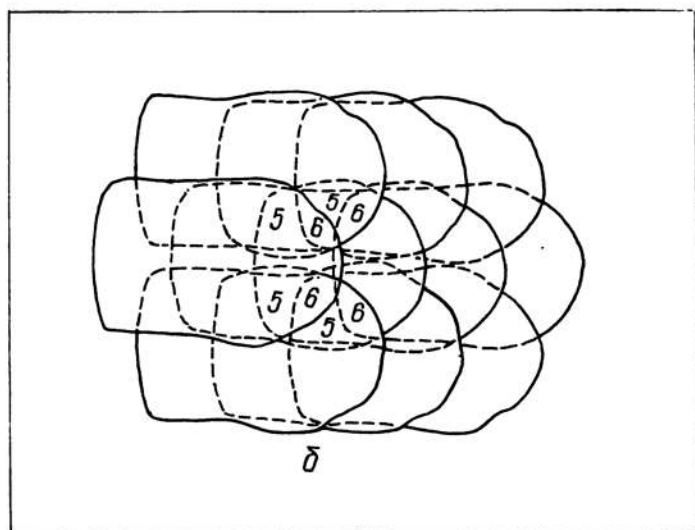
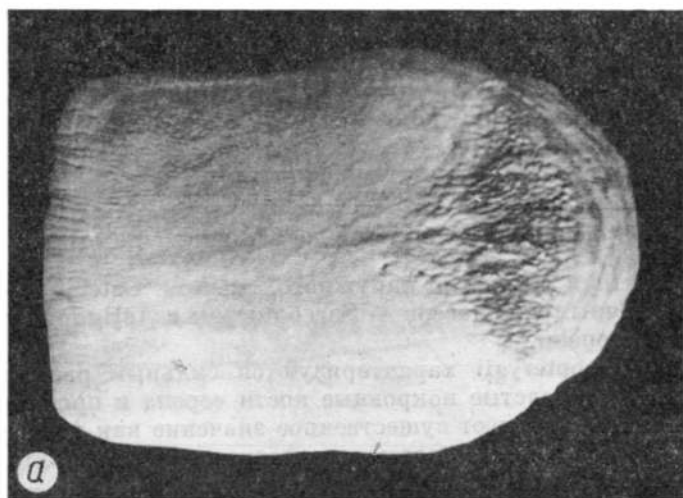
Во первых, на основании имеющихся палеонтологических материалов предполагается (Берг, 1955; Новицкая, Обручев, 1964; Обручев, 1964б), что *Acanthodei* и *Chondrichthyes* происходят от панцирных *Placodermi*, близких к *Coccosteiformes*. В то же время ни у *Acanthodei*, ни у *Chondrichthyes* монолитного панциря нет и только у *Acanthodei* имеются отдельные кожные кости на голове и плечевом поясе. Отсюда логически вытекает вывод о редукции наружного скелета у предков *Acanthodei* и *Chondrichthyes*.

Во-вторых, на это указывают некоторые известные факты филогении названных классов рыб.

В филогенезе *Acanthodei* хорошо прослеживается последовательная редукция как покровных костей на голове и плечевом поясе, так и чешуйного покрова (Новицкая, Обручев, 1964), т. е. в ходе исторического развития группы наружный скелет постепенно теряет свою защитную функцию в связи с переходом ее представителей к подвижному нектонному образу жизни. При этом чешуя начинает выполнять новую — гидродинамическую — функцию, направленную на уменьшение гидродинамического сопротивления (см. главу IV).

У более ранних и примитивных форм *Acanthodei* из групп *Diplacanthiformes* и *Gyracanthiformes*, по преимуществу нектобентосных (Алеев, 1976), чешуйный покров закрывает все тело; основание чешуи у них состоит из пластинчатой кости в костными клетками. Более поздние группы — *Ischnacanthiformes* и, особенно, *Acanthodiformes*, состоящие преимущественно из нектонных форм (Алеев, 1976), — характеризуются более прогонистым телом и отсутствием костных клеток в чешуе. У представителей наиболее позднего, доживающего до нижней перми семейства *Acan-*

Чешуя *Neoceratodus forsteri* (Krefft) (а) и
схема налегания
чешуй в покрове (б).



thodidae покровные кости на голове исчезают почти полностью, а чешуйный покров на передней части туловища отсутствует (рис. 23).

У *Chondrichthyes* защитная функция наружного скелета незначительна. В этом отношении представители названной группы как бы продолжают линию *Acanthodei*. Плакоидная чешуя акул вообще не может рассматриваться как защита от хищников, поскольку для любого крупного хищника она не представляет никакой помехи. Однако она может защищать тело рыбы от механических повреждений при его контактах с жесткими поверхностями погруженных предметов (кораллы, скалы и т. п.), что очень существенно для бентонектонных и, особенно, нектобентосных акул. Основная функция чешуи акул — гидродинамическая.

Шиповатые бляшки на коже некоторых бентосных скатов — увеличенные плакоидные чешуи — если и имеют какое-то отношение к защите, то только весьма второстепенное, выполняя в первую очередь маскировочную функцию путем создания сходства дорсальной поверхности

тела рыбы с элементами донного рельефа. Это доказывается тем, что подобные увеличенные чешуи всегда отсутствуют у пелагических скатов (*Mobulidae*), у которых они этой маскировочной функции выполнять не могут.

У *Holoserphali* кожа почти не имеет твердых образований или совершенно голая, т. е. у всех представителей этой группы наружный скелет не несет никакой защитной функции.

3) *Osteichthyes*. Специальные защитные панцири

Защитная функция наружного скелета *Osteichthyes* у представителей различных подклассов — *Sarcopterygii* и *Actinopterygii* развита в различной степени.

Sarcopterygii характеризуются сильным развитием наружного скелета. Их толстые покровные кости черепа и прочная космоидная чешуя, несомненно имеют существенное значение как элементы панцирной защиты. Последнее полностью согласуется с тем фактом, что экологически почти все они — как *Crossopterygii*, так и *Dipnoi*, — в той или иной мере связаны с дном и являются либо пектобентосными, либо бентонектонными (Алеев, 1976).

Обращает на себя внимание «многослойность» чешуйного покрова у ряда *Dipnoi*, обеспеченная значительным налеганием друг на друга прочно сидящих чешуй. Примером этого может служить современный *Neoceratodus*, у которого очень крупная, прочная и крепко сидящая чешуя (рис. 24, а) образует на теле сплошной покров из пяти слоев (рис. 24, б). Такая «многослойная» броневая защита из чешуй, несомненно, более прогрессивна, чем однослойный толстый панцирь *Placodermi*; она не стесняет движений рыбы в такой мере, как монолитный панцирь или даже панцирь, сложенный из отдельных, несросшихся щитов, расположенных «впритык».

В группе *Actinopterygii* наблюдается четко выраженная тенденция к деградации защитной функции наружного скелета в связи с переходом к nektonному образу жизни.

У представителей наиболее примитивной и древней группы *Actinopterygii* — *Palaeoniscii* (девон — мел) чешуя ганоидная, прочная, ромбическая (см. рис. 19), реже округлая, расположена косыми рядами и обычно образует сплошной плотный покров. Чешуя *Palaeoniscii*, судя по ее морфологии (Берг и др., 1964), еще сравнительно мало налегающая, расположена почти «впритык», несколько напоминая в этом отношении совокупность пластинок панциря *Placodermi*. Это характеризует ее прежде всего именно как панцирную защиту. Покровные кости черепа у *Palaeoniscii* также толстые, прочные и покрыты ганоином. Все это свидетельствует о том, что у *Palaeoniscii* еще сохраняется существенная защитная функция наружного скелета, отвечающая тесным экологическим связям большинства из них с биоценозами дна (что находит отражение и в гетероцеркии хвостового плавника) и сравнительно слабой приспособленности их к жизни в пелагиали, в частности еще невысоким скоростям плавания.

Аналогичная картина имеет место в большинстве других ранних групп *Actinopterygii*, объединяемых в комплексы *Chondrostei* (Обручев, Казанцева, 1964а), *Polypteri* (Обручев, Казанцева, 1964б) и *Holostei* (Данильченко, 1964а; Берг, Обручев, 1964). Однако у ряда представителей этих групп уже наблюдается заметная тенденция к редукции защитной функции наружного скелета, выражающаяся в облегчении чешуйного покрова или его более или менее полной атрофии. Оба эти процесса всегда соответствуют

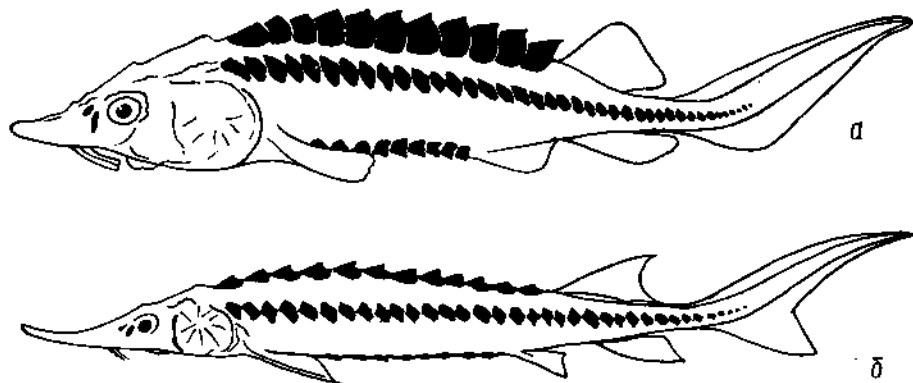


Рис. 25

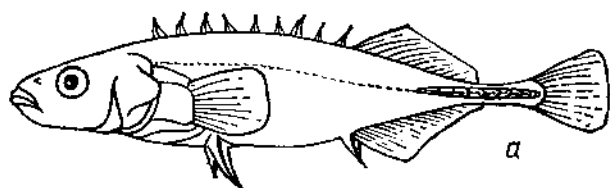
Развитие жучек в онтогенезе *Acipenser stellatus* Pall:

а — малек, $L_a = 4,5$ см; б — взрослая рыба, $L_v = 98,5$ см. Жучки залиты черным.

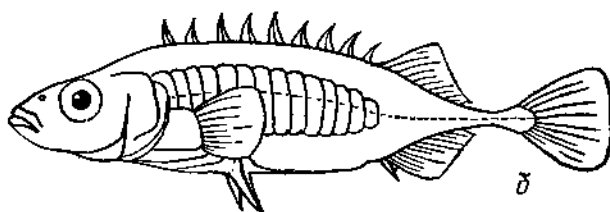
прогрессивному развитию других нектонных особенностей в морфологии, прежде всего формированию гомоцеркального или близкого к нему по форме хвостового плавника, отвечающего формированию скомброидного варианта осевого ундуляционного движения, который, как известно (Алеев, 1976), функционально связан с обеспечением наиболее высоких скоростей плавания. В качестве примера таких согласованных изменений в морфологии, направленных на приспособление к подвижному эунектону образу жизни, можно указать, например, представителей *Saurichthyiformes* и *Pycnodontiformes*. Общая форма тела у них весьма различна: у *Saurichthyiformes* тело прогонистое, кругловатое в сечении, а у *Pycnodontiformes*, напротив, очень короткое, высокое, сильно сжатое с боков (Берг, 1955; Обручев, Казанцева, 1964а; Данильченко, 1964а). Однако несмотря на эти резкие различия, переход к нектонному образу жизни и редукция ганоидного чешуйного покрова в обеих группах связаны с появлением симметричного хвостового плавника и большой аналогии в строении спинного и анального плавников, а у *Pycnodontiformes* — также и с появлением брюшного киля, указывающего на нектонный тип маскирования.

В то же время в таких группах, как *Acipenseriformes*, *Polypteriformes*, *Amiiformes* и *Lepisosteiformes*, еще сохраняется более примитивная, преимущественно бентонектонная конструкция тела и соответственно существенная защитная роль наружного скелета, образующего более или менее прочный покров, сложенный либо чешуей (*Polypteriformes*, *Amiiformes*, *Lepisosteiformes*), либо костными жучками и пластинками (*Acipenseriformes*) (рис. 25).

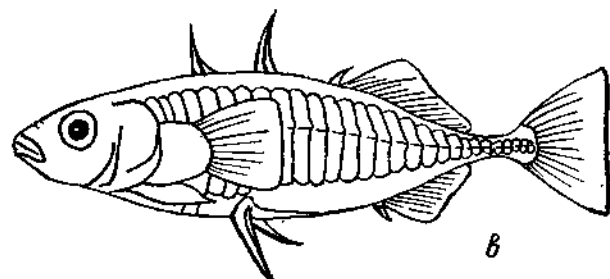
Большой интерес представляет изменение защитной функции наружного скелета в онтогенезе современных *Acipenseridae*, происходящее в связи с переходом взрослых особей к более подвижному нектонному образу жизни (Алеев, 1963). Нектобентосные мальки при абсолютной длине 3—10 см имеют резко отрицательную плавучесть, и поэтому их тело в дорсоventральном направлении резко асимметрично, а хвост резко гетероцеркальный. Костные жучки у таких мальков развиты очень сильно, ряды их почти смыкаются и закрывают собой почти всю поверхность туловища (рис. 25, а); защитная функция жучек на этой стадии развития оче-



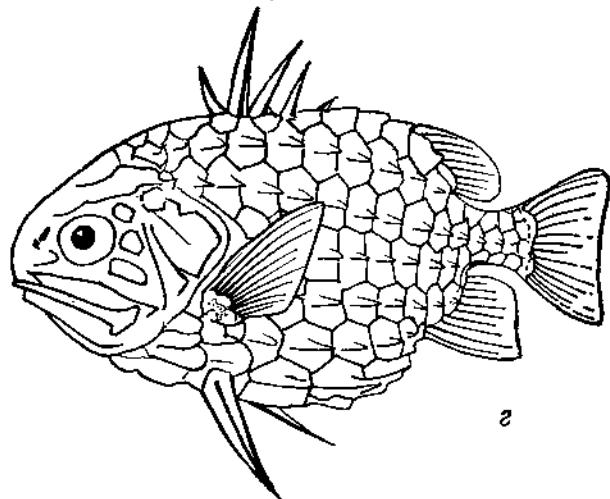
а



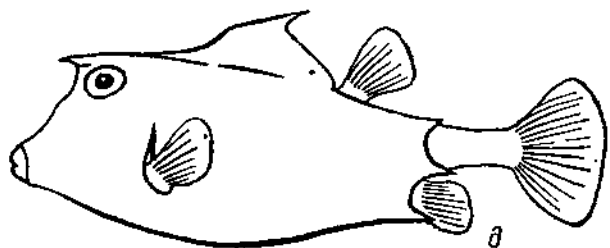
б



в



г



д

видна: они буквально «бронзируют» малька. У взрослых бентонектонных особей плавучесть близка к нейтральному уровню, тело становится в дорсовентральном направлении почти симметричным, степень гетероцеркии хвостового плавника уменьшается и одновременно резко уменьшаются относительные размеры жучек (рис. 25, б), свидетельствуя о почти полной редукции их защитной функции. Таким образом, в онтогенезе *Acipenseridae* происходит тот же процесс, который характерен для филогенеза группы *Osteichthyes* в целом.

У высших *Actinopterygii*, начиная с отряда *Clupeiformes*, объединяемых обычно в группу *Teleostei* (Данильченко, 1964б), наружный скелет, образуемый тонкой эластичной чешуей, как правило, уже не выполняет защитной функции. Лишь у немногих aberrantных групп вторично прогрессивно развивается защитная функция наружного скелета и возникает специальный защитный панцирь, как правило, в связи с бентонектонным (*Gasterosteiformes*, *Monocentrinae*, *Holocentrinae*, *Balistidae*, *Aracanidae*, *Ostraciontidae*), или нектобентосным (*Dora-*

Рис. 26

Защитные панцири высших *Actinopterygii*. Бентонектон: а — *Pungitius pungitius* (L.), б — *Pungitius platygaster* (Kessl.), в — *Gasterosteus aculeatus* L., г — *Monocentris japonicus* (Houttuyn); д — *Lactoria fornasini* (Bianconi).

didae, Callichthyidae, Loricariidae, Triglidae, Peristediidae, Cyclopteridae, Agonidae, Pegasiformes), а иногда и бентопланктонным (Centriscidae, Indostomidae, Solenostomidae, Syngnathidae) образом жизни. Только в исключительно редких случаях aberrантные «бронированные», формы вторично выходят в пелагиаль (например, черноморская пелагическая *Syngnathus schmidtii*).

С морфологической стороны защитные панцири высших Actinopterygii довольно разнообразны (рис. 26—28). Однако в большинстве случаев они представляют собой лишь более или менее видоизмененные производные эласмоидного чешуйного покрова. Значительно реже элементы панциря не гомологичны эласмоидной чешуе, что справедливо, по-видимому, для представителей Ostraciontidae и Syngnathiformes (рис. 26, *д*, 28, *е*).

Так, у Gasterosteiformes (бентонектон) панцирь состоит из вертикально расположенных костных пластин, покрывающих боковые поверхности тела и в случае их максимально-

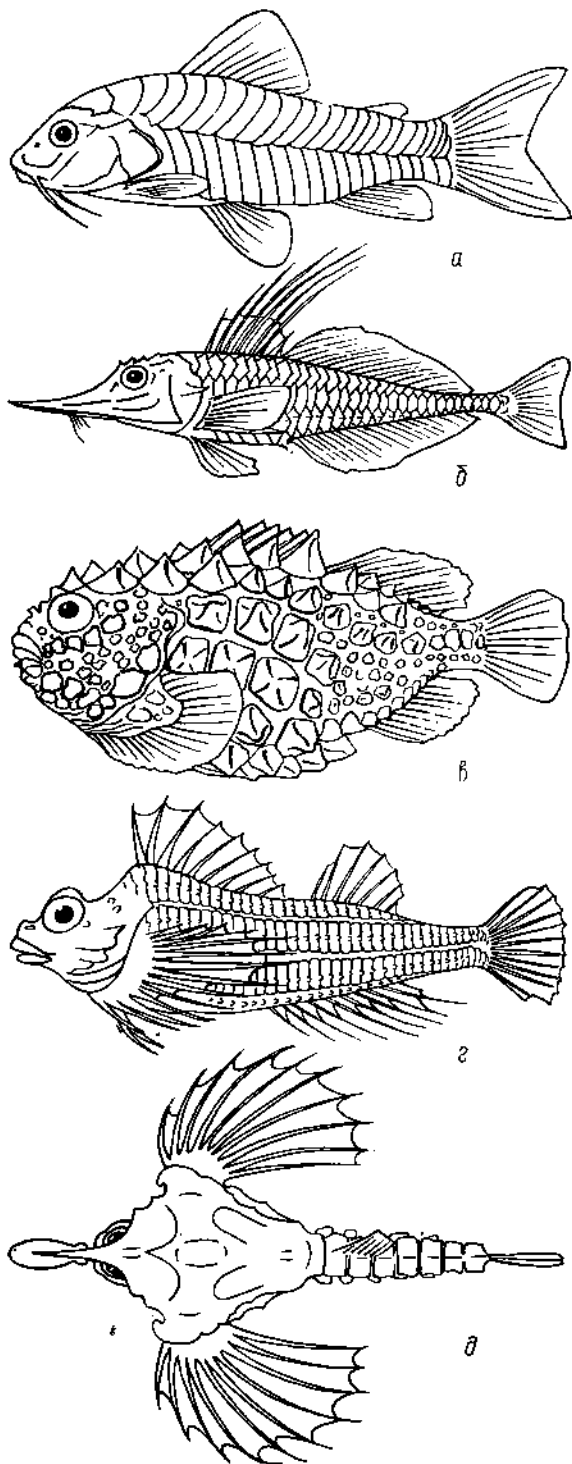
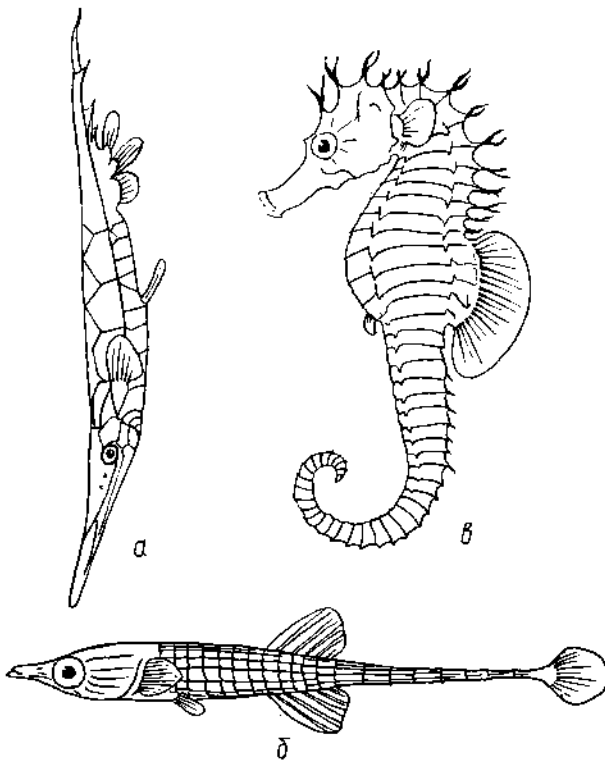


Рис. 27.

Защитные панцири Actinopterygii. Нектобентос: *а* — *Corydoras aeneus* Gill; *б* — *Peristedion cataphractum* (L.); *в* — *Eumicrotremus spinosus* (Fabr.); *г* — *Hypsagonus quadricornis* (Cuv. et Val.); *д* — *Pegassus umitengu* (Jordan a. Snyder) (*в*, *г* — по Андрияшеву, 1954, с изменениями; *д* — по Jordan, 1925, из Ливдберга, 1971, с изменениями).



Защитные панцири высших Actinopterygii. Бентопланктон:
a — *Aeoliscus strigatus* Günther;
б — *Indostomus paradoxus* Prashad et Mukerji; *в* —
Hippocampus guttatus microstephanus Slavenenko
 (*a* — по Smith a. Smith, 1963, с изменениями; *б* — по Prashad and Mukerji, 1929, из Берга, 1940, с изменениями).

го развития образующих в совокупности с каждой стороны тела сплошную полосу брони (рис. 26, *б* — *в*). В случае более или менее значительной редукции панциря (как у некоторых Gasterosteidae) она всегда начинается с его наиболее задних элементов, тогда как передние сохраняются дольше всего (рис. 26, *б*). Здесь мы наблюдаем то же явление, которое известно (Обручев, 1964б) для вымерших Arthrodira и Antiarchi — редукцию панцирного покрова в направлении от заднего конца тела к переднему.

Редукция панцирного покрова от заднего конца тела к переднему как у Placodermi, так и у Gasterosteidae связана с прогрессивным развитием локомоторной функции осевого ундуляционного движителя. Колюшка неизменно пользуется им при внезапных, быстрых бросках. Не случайно, поэтому, у некоторых форм Gasterosteidae при полной редукции защитного панциря сохраняется киль из костных пластинок на хвостовом стебле (рис. 26, *а*). Функция этого кия, как известно (Алеев, 1963, 1976), уже не защитная, а локомоторная и непосредственно связана с приспособлением к более быстрому плаванию (см. главу III).

У Monocentridae (бентонектон) панцирь образован очень крупной и грубой ктеноидной чешуей. Каждая чешуя вооружена одним крупным ктеноидом, придающим пластинке чешуи дополнительную прочность как ребро жесткости (рис. 26, *з*).

Аналогичное строение имеет панцирь Holocentridae (бентонектон), состоящий из грубой чешуи с очень крупными ктеноидами (см. рис. 64). Обращает на себя внимание чрезвычайно большой перекрыв чешуй, обеспечивающий многослойность (не менее 4—5 слоев) панцирного покрытия.

У *Balistidae* и *Aluteridae* (бентонектон) панцирь состоит из крупных грубых костных чешуй, слегка палегающих друг на друга и покрывающих все тело. На задней части тела чешуи снабжены шипами или бугорками.

Тело представителей *Aracanidae* и *Ostraciontidae* (бентонектон) покрыто сплошным жестким панцирем, состоящим из большого числа неподвижно соединенных многоугольных костных пластинок, в котором имеются отверстия для рта, жаберных щелей, грудных плавников, ануса, спинного и анального плавников и хвостового стебля. На хвостовом стебле у *Aracanidae* имеются отдельные костные пластинки, а у *Ostraciontidae* хвостовой стебель голый. По строению панциря *Aracanidae* менее специализированы, панцирь у них еще не охватывает полностью основания спинного и анального плавников. У более специализированных *Ostraciontidae* панцирь длиннее, распространяется значительно каудальнее, полностью охватывая основания спинного и анального плавников (см. рис. 26, *д*). Панцири *Aracanidae* и *Ostraciontidae* среди высших *Actinopterygii* представляют собой примеры наиболее развитого панцирного покрытия. По степени покрытия тела жестким монолитным панцирем *Aracanidae* и *Ostraciontidae* превосходят даже вымерших *Heterostraci* и *Antiarchi*, в отличие от которых, однако, панцирь *Aracanidae* и *Ostraciontidae* значительно более тонкий и легкий, что позволяет этим бентонектоным рыбам свободно плавать в толще воды.

У сомов семейства *Doradidae* (нектобентос) панцирь образован прочными костными пластинками, покрывающими голову, переднюю часть спины и частично бока тела. Вдоль боков с каждой стороны тела тянется сплошная полоса из костных пластинок, которая, однако, не закрывает дорсальных и вентральных поверхностей тела. У сомов семейства *Callichthyidae* (нектобентос) все боковые поверхности тела закрыты панцирем, который состоит из вертикально лежащих костных пластинок, расположенных на каждой стороне тела двумя параллельными продольными рядами (рис. 27, *а*). У сомов семейства *Logiceriidae* (нектобентос) тело покрыто рядами многоугольных, сросшихся между собой костных пластинок, в совокупности образующих прочную панцирную защиту.

Довольно сильно панцирь развит у некоторых представителей *Triglidae* (нектобентос), например у *Trigla pini* Bloch, у которой с обеих сторон тела вдоль боковой линии расположено по ряду вертикально удлинённых крупных чешуй, в совокупности образующих подобие панцирной защиты. Значительно сильнее панцирь развит у представителей близкого семейства глубоководных тригл *Peristediidae* (нектобентос), тело которых сплошь покрыто рядами прочных костных пластинок, представляющих собой видоизмененные чешуи (рис. 27, *б*).

Своеобразное строение имеет панцирь у представителей *Cyclopteridae* (нектобентос). Он состоит из костных бугорков, иногда очень крупных и имеющих большей частью колюческую форму, которые покрывают все туловище и голову (рис. 27, *в*). Это покрытие в совокупности с прочной толстой кожей (*Eumicrotremus* и т. п.) образует надежную панцирную защиту.

Чрезвычайно сильное развитие получает панцирь у *Agonidae* (нектобентос). У представителей этого семейства все тело покрыто продольными рядами крупных костных килеватых щитков, вследствие чего поперечное сечение тела имеет форму многогранника, чаще — восьмигранника, а на хвостовом стебле — шестигранника. Этот прочный панцирь образует идеальную «броневую» защиту (рис. 27, *г*).

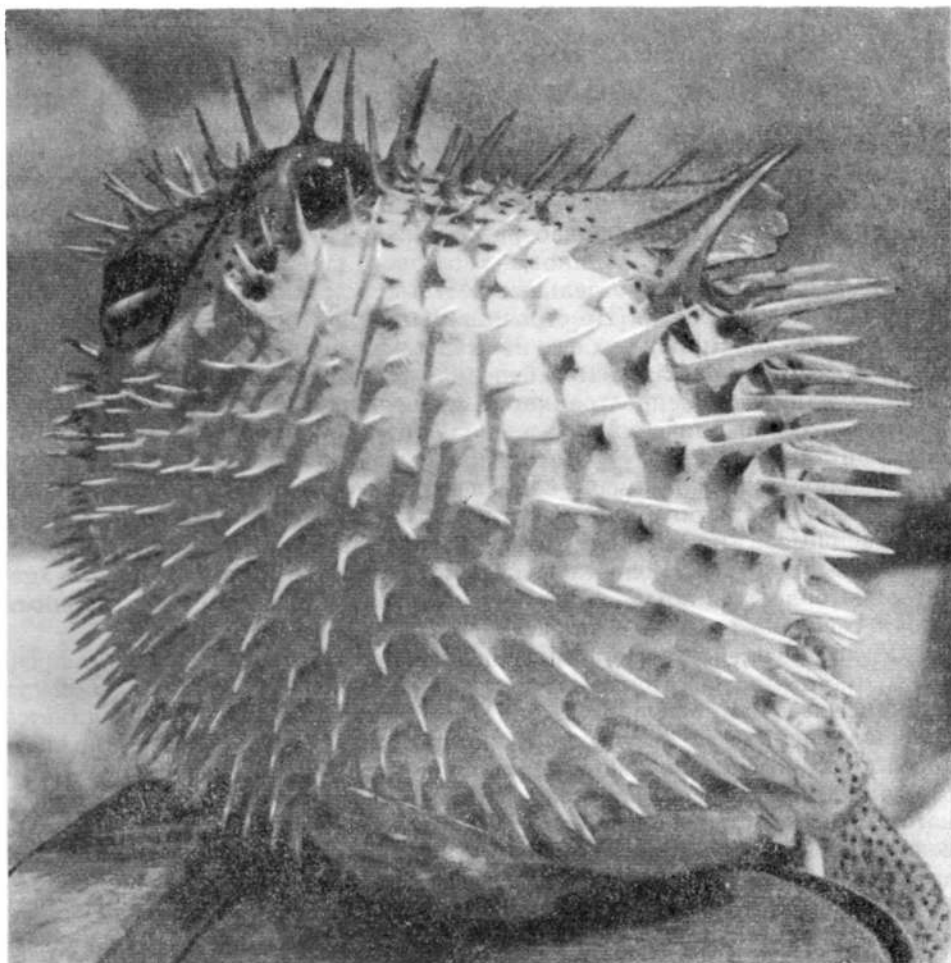


Рис. 29

Diodon holacanthus L. По Herald, 1962.

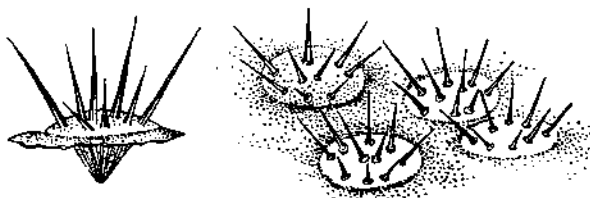
По характеру строения панциря к представителям Agonidae сравнительно близки Pegasiformes (нектобентос), жесткий панцирь которых закрывает все тело и образован крупными костными пластинками, которые неподвижно срастаются друг с другом на передней части тела и подвижно соединены на хвостовом стебле (рис. 27, *д*).

У Centriscidae (бентопланктон) панцирь закрывает все тело и состоит из тонких прозрачных костных пластинок, сросшихся с ребрами. Вентральный край его острый, ножевидный, а на задней оконечности его дорсальной стороны имеется крепкий острый шип (рис. 28, *а*).

Панцирь Indostomidae и Syngnathidae (бентопланктон) сложен из отдельных костных колец, одевающих все тело (рис. 28, *б, в*).

У Syngnathidae при всем разнообразии формы тела (Hippocampinae, Syngnathinae и др.) общая схема строения панциря одна и та же (см. рис. 28, *в*). Характерной особенностью панцирей всех Syngnathidae яв-

Костные пластинки с шипиками на коже *Careproctus seraphimae* Schmidt. По Шмидту, 1950,



ляется малая толщина и легкость слагающих их элементов, что отвечает бентопланктонному образу жизни этих рыб.

У *Solenostomidae* (бентопланктон) сплошного панциря нет. Туловище покрыто отдельными костными пластинками, не соединенными друг с другом. Этот вид панцирной защиты менее совершенен, чем у *Indostomidae* или *Syngnathidae*. По степени развития защитной функции наружного скелета *Solenostomidae* и *Syngnathidae* находятся в таких же соотношениях, как рассмотренные выше *Triglidae* и *Peristediidae*.

В очень редких случаях чешуйный покров *Actinopterygii* видоизменяется в специальное защитное покрытие из игл, что можно видеть на примерах бентонектонных *Triodontidae*, *Tetraodontidae* и *Diodontidae*. У представителей этих семейств имеется особый вырост желудка, способный наполняться воздухом или водой, за счет чего рыба может сильно раздуваться и принимать шарообразную форму. При этом иглы становятся вертикально и в совокупности образуют неуязвимую защиту (рис. 29). Защитные шипы имеются и на панцирях некоторых *Ostraciontidae* (см. рис. 26, б).

Вероятно, в ряде случаев защитную функцию выполняют и более мелкие шипы, имеющиеся на элементах наружного скелета у многих бентосных рыб. В качестве примера можно указать костные пластинки, усаженные шипиками, на коже некоторых *Liparidae*, хорошо развитые, в частности, у *Careproctus seraphimae* Schmidt (рис. 30).

В целом в группе *Osteichthyes* мы находим очень мало примеров более или менее существенного развития защитной функции наружного скелета. Если сравнить *Osteichthyes* с такой, например, группой, как *Placodermi*, то разница между ними в этом отношении очевидна и не нуждается в комментариях.

Таким образом, как видно из изложенного, в филогенетическом развитии рыбообразных и рыб по мере перехода животных к подвижному нектонному образу жизни происходило закономерное регрессивное развитие защитной функции наружного скелета, завершившееся ее полной редукцией у наиболее подвижных эупелагических форм (*Anaspida*, *Acantodidae*, пелагические акулы, *Mobulidae*, пелагические *Teleostei*).

4) *Osteichthyes*.

Типичный эласмоидный чешуйный покров

А. Степень налегания чешуй
и методика ее количественной оценки

Рассмотренные выше типы специальных защитных покрытий у *Osteichthyes* характерны преимущественно для бентонектонных и нектобентосных видов и, если рассматривать группу *Osteichthyes* в целом, представляют частными случаями развития наружного скелета. Наиболее же общий для современных *Osteichthyes* вариант развития наружного скеле-

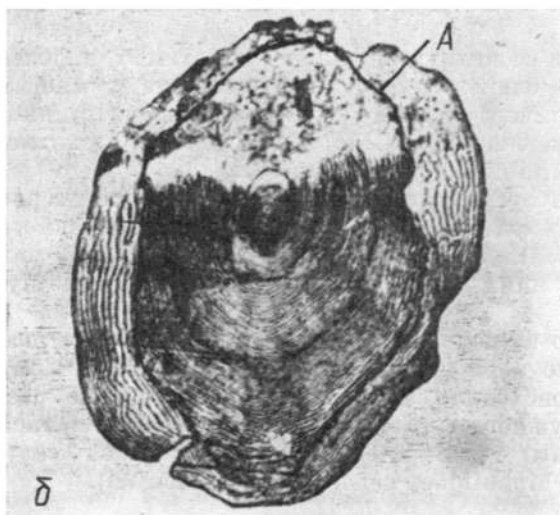
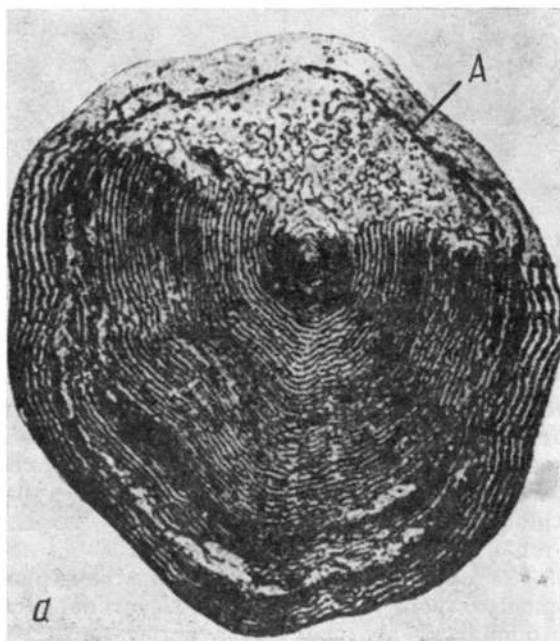


Рис. 31.

Чешуя *Salmo* sp. с нерестовыми марками (А)
(а — по Menzies, 1931; б — по Bertin, 1958 г.).

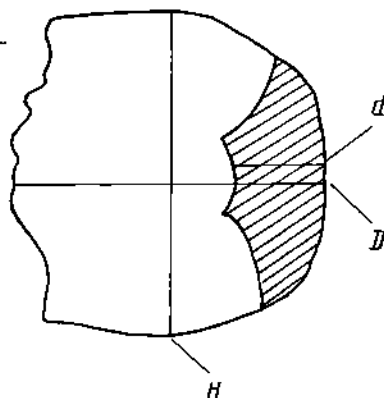
Чешуя сильно стираются и обламываются в ходе миграции вверх по рекам среди подводных порогов, водопадов и камней и при раскапывании гальки во время постройки гнезда. Как отмечает Н. И. Чугунова (1959), у самцов лососей в нерестовое время чешуя сильно разрушается и от нее нередко остается только треугольник. После нереста, если лосось не погибает, происходит восстановление края чешуи и она снова приобре-

та — типичный эласмоидный чешуйный покров не является защитой от хищников, однако может предохранять тело рыбы от механических повреждений во время его контактов с различным погруженным твердым субстратом. В связи с этим у бентонектонных и тем более у нектобентосных видов, имеющих тесные экологические связи с дном и плавающих среди лабиринта препятствий, часто происходит вторичное прогрессивное развитие защитной функции эласмоидного чешуйного покрова. В этом случае чешуя становится более грубой, толстой и прочно сидящей, причем последнее достигается чаще всего за счет увеличения степени налегания чешуй друг на друга.

Травмирование поверхности тела и вытекающая отсюда функция чешуйного покрова как защиты от механических повреждений доказываются, в частности, наличием так называемых нерестовых марок на чешуе проходных *Salmonidae*, *Clupeidae*, отчасти *Cyprinidae* и др. Нерестовые марки, называемые также нерестовыми отметками или нерестовыми кольцами (Чугунова, 1959, и др.) представляют собой результат механического разрушения края чешуи за счет травмирования его при неизбежных контактах с твердым субстратом.

Особенно четко это выражено у лососей, у которых в нерестовый период края чешуи сильно разрушаются и от нее нередко остается только треугольник. После нереста, если лосось не погибает, происходит восстановление края чешуи и она снова приобре-

Схема измерения чешуи. Штриховкой показана открытая часть чешуи, прочие пояснения — в тексте.



тает округлую форму, но в том месте, где край был разрушен, остается резкое кольцо — перестовая марка (рис. 31). Для сельдей *Alosa* отмечено (Замахаяев, 1940, 1949), что у проходных анадромных форм перестовые марки заметнее, чем у морских.

Для характеристики развития защитной, панцирной функции чешуйного покрова нами исследовалась степень налегания чешуй друг на друга на различных участках тела рыбы по специальной стандартной схеме. В качестве морфологических параметров чешуи были использованы: 1) соотношение поперечного и продольного диаметров чешуи и 2) относительная величина площади ее открытой части. С целью количественного выражения этих особенностей нами были получены три показателя: показатель формы чешуи и два показателя степени налегания ее.

Показатель F формы чешуи представляет собой отношение ее наибольшего поперечного диаметра H к ее наибольшему продольному диаметру D (рис. 32)

$$F = \frac{H}{D} = HD^{-1}. \quad (1)$$

Показатель K_d степени налегания чешуи — отношение наибольшего продольного диаметра d открытой части чешуи к наибольшему продольному диаметру D чешуи (см. рис. 32)

$$K_d = \frac{d}{D} = dD^{-1}. \quad (2)$$

Показатель K_s степени налегания чешуи — отношение площади s открытой части чешуи (рис. 32) к ее общей площади S

$$K_s = \frac{s}{S} = sS^{-1}. \quad (3)$$

У каждой из исследованных рыб величины F и K_d определялись для чешуи, снятой с трех участков, расположенных на латеральной поверхности тела рыбы, на уровне ее продольной оси: 1) в передней части, за жаберной крышкой, 2) на вертикали наибольшей высоты тела и 3) в середине хвостового стебля (рис. 33). Соответственно этому для каждой из исследованных рыб были получены три значения F : F_1 , F_2 и F_3 , считая номера участков от переднего конца тела к заднему. Точно так же, для каждого экземпляра были получены по три значения K_d : K_{d1} , K_{d2} , K_{d3} . Показатель K_s был получен только для второго участка тела, т. е. K_{d2} . Все три показателя — F , K_d и K_s , — на каждом участке тела получены

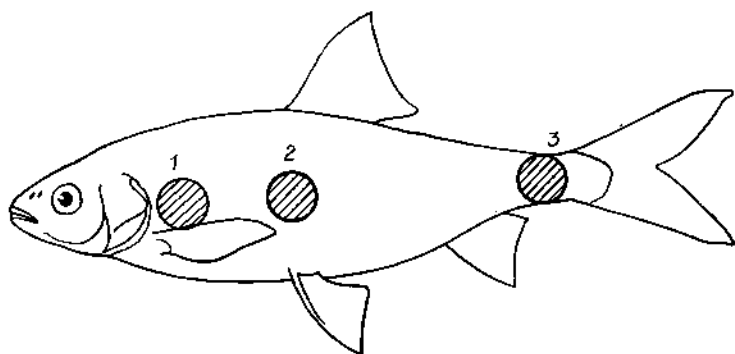


Рис. 33

Схема расположения участков (1, 2, 3), с которых брали пробы чешуи.

на основе анализа строения семи смежных чешуй, расположенных в группе, схематически показанной на рис. 34, 36—46, 48 (см. вклейку между с. 64—65). Таким образом, любое из значений F , K_d или K , представляет собой среднее из семи определений.

Весь комплекс изменений эласмоидного чешуйного покрова в направлении вторичного развития его защитной, панцирной функции рассмотрен нами на примере семейства Cyprinidae, в пределах которого имеет место широкая экологическая дивергенция. Материал по этому семейству был собран автором летом 1970 г. в бассейне р. Волги, на водоемах Ивановской области и в бассейне р. Дона, на водоемах Воронежской области.

Величины F , K_d и K , получены для 12 видов Cyprinidae: *Rutilus rutilus* (L.), *Leuciscus cephalus cephalus* (L.), *Leuciscus idus idus* (L.), *Scardinius erythrophthalmus erythrophthalmus* (L.), *Tinca tinca* (L.), *Chondrostoma nasus variabile* Jakowlew, *Gobio gobio* (L.), *Alburnus alburnus alburnus* (L.), *Blicca bjoerkna bjoerkna* (L.), *Carassius carassius* (L.), *C. auratus gibelio* (Bloch) и *Cyprinus carpio carpio* L. (рис. 34, 36—44, 46—48).

С целью сравнительного анализа эти же величины были получены для щуки — *Esox lucius* L. (рис. 45), речного окуня — *Perca fluviatilis* L. (рис. 35) и трех представителей Cobitidae: *Nemachilus barbatulus barbatulus* (L.), *Cobitis taenia taenia* L. и *Misgurnus fossilis* (L.) (рис. 49). Материалы по *Esox*, *Perca* и Cobitidae собраны также в 1970 г. в бассейне Дона.

Щука, в отличие от всех исследованных видов Cyprinidae, представляет собой пример хищной, быстрой, крупной рыбы с очень удлинненным телом. Будучи типичным хищником-засадчиком и обитателем зарослей, щука при длине тела около 1 м может развивать высокие бросковые скорости (до 10 м/с), тогда как скорость плавания всех исследованных Cyprinidae не превышает 2—3 м/с (Алеев, 1976).

Окунь также является типичным обитателем зарослей, хищником-засадчиком и интересен в данном случае тем, что не может развивать таких скоростей, как щука. Наибольшая высота тела у окуня, в отличие от всех других исследованных нами видов, имеет очень переднее расположение и находится на вертикали жаберных крышек. Поэтому у него первый участок (см. рис. 33) соответствует местоположению наибольшей высоты тела, а второй — середине туловища (рис. 35, Б).

Анализ чешуйного покрова Cobitidae необходим для понимания его эволюции у бентосных представителей Cyprinidae.

В. Нектонные Cyprinidae

В табл. 1 исследованные нектонные виды семейства Cyprinidae расположены в порядке уменьшения значений K_{d2} , в табл. 2 — в порядке уменьшения значений K_{s2} , т. е. в обоих случаях исследованные объекты расположены в порядке увеличения степени налегания чешуи. При сравнении полученных таким путем рядов, представленных в табл. 1 и 2, обращает на себя внимание почти полная их идентичность. Имеет место только очень незначительное отличие, которое состоит в том, что экологически близкие Scardinius и Chondrostoma, стоящие в обеих таблицах рядом, меняются местами, а также в том, что внутри подсемейства Cyprininae меняются местами экологически очень близкие виды родов Cyprinus и Carassius.

Эта практически полная идентичность рядов, построенных по показателям K_{d2} и K_{s2} , свидетельствует о том, что степень налегания чешуи в чешуйном покрове может быть в равной мере охарактеризована как относительной величиной продольного диаметра открытой части чешуи (K_1), так и относительной величиной площади открытой части чешуи (K_2). Однако нахождение относительной величины продольного диаметра открытой части чешуи методически значительно проще, чем нахождение площади поверхности чешуи. Поэтому наше исследование проведено преимущественно на основе величин K_d , тогда как величины K_s используются только в качестве дополнительного материала.

На примере нектонных Cyprinidae хорошо видна зависимость степени налегания чешуи от развития ее защитной, панцирной функции. Ряд

Таблица 1

Значения показателя K формы чешуи и показателя F_d степени налегания чешуи для нектонных Cyprinidae

Вид	Длина рыб до конца позвоночного столба (L), см	Показатели	Номер участка тела		
			1	2	3
Alburnus alburnus alburnus (L.)	9,6	F K_d	1,22 0,63	1,33 0,54	1,03 0,50
Rutilus rutilus rutilus (L.)	12,0	F K_d	1,10 0,60	1,04 0,47	0,23 0,43
Blicca bjoerkna bjoerkna (L.)	20,8	F K_d	1,28 0,53	1,17 0,42	0,95 0,46
Leuciscus cephalus cephalus (L.)	17,0	F K_d	0,94 0,44	0,90 0,40	0,82 0,43
Scardinius erythrophthalmus erythrophthalmus (L.)	21,2	F K_d	0,92 0,47	1,03 0,39	0,75 0,42
Chondrostoma nasus variabile Jakowlew	18,0	F K_d	0,94 0,44	0,90 0,38	0,82 0,44
Carassius auratus gibelio (Bloch)	10,7	F K_d	1,14 0,44	0,96 0,35	0,76 0,37
Carassius carassius (L.)	23,7	F K_d	1,00 0,38	0,98 0,34	0,82 0,38
Cyprinus carpio carpio L.	25,0	F K_d	0,94 0,36	1,13 0,33	0,86 0,42
Leuciscus idus idus (L.)	36,5	F K_d	0,97 0,37	0,97 0,30	0,85 0,38
Tinca tinca (L.)	26,0	F K_d	0,47 0,26	0,48 0,24	0,56 0,38

Таблица 2

Значения показателя K_{Σ} степени налегания чешуи для нектонных Cyprinidae

Вид	Длина рыб до конца по- звоноч- ного столба (L), см	K_{Σ}	Вид	Длина рыб до конца по- звоноч- ного столба (L), см	K_{Σ}
Alburnus alburnus alburnus (L.)	9,6	0,45	Scardinius erythrophthalmus erythrophthalmus (L.)	21,2	0,25
Rutilus rutilus rutilus (L.)	12,0	0,30	Carassius carassius (L.)	23,7	0,23
Leuciscus cephalus cephalus (L.)	17,0	0,28	Cyprinus carpio carpio L.	25,0	0,22
Blicca bjoerkna bjoerkna (L.)	20,8	0,27	Carassius auratus gibelio (Bloch)	10,7	0,21
Chondrostoma nasus variabile Jakowlew	18,0	0,26	Leuciscus idus idus (L.)	36,5	0,18
			Tinca tinca (L.)	26,0	0,16

от Alburnus до Tinca (см. табл. 1, 2) обнаруживает исключительную экологическую правильность: экология слагающих его видов изменяется от эунектонных форм к бентонектонным, причем среди последних экологические связи с дном в целом закономерно усиливаются.

Так, Alburnus, уклейка стоит в начале этого ряда и имеет наибольшие значения показателей K_n и K_{Σ} . У нее $K_n = 0,54$ и $K_{\Sigma} = 0,45$ (см. табл. 1, 2), т. е. степень налегания чешуи у нее наименьшая из всех исследованных нектонных Cyprinidae и, следовательно, защитная, панцирная функция чешуйного покрова минимальна.

Это прекрасно согласуется с экологией вида. Из всех исследованных нектонных Cyprinidae именно уклейка представляет собой единственную эунектонную форму, практически не имеющую обязательных экологических связей с твердым субстратом, исключая лишь период размножения, поскольку имеет демерсальную икру. По степени «пелагичности» уклейка приближается к сельдям с демерсальной икрой, таким как Clupea. Уклейка постоянно обитает в верхних, хорошо освещенных слоях воды и только зимой, после ледостава переходит в более глубокие места. Пищу ее составляют самые различные планктонные организмы и воздушные насекомые, падающие на поверхность воды, т. е. по линии пищевых взаимоотношений какие-либо прямые контакты с дном исключаются.

В морфологии уклейки наряду с уже рассмотренными особенностями строения чешуйного покрова мы находим все характерные особенности настоящей пелагической рыбы. Тело ее прогонистое, сжатое с боков, с хорошо выраженным брюшным килем. Хвостовой плавник с глубокой вырезкой, как у всех хороших плавцов. Рот полуверхний, что соответствует питанию в толще воды и у ее поверхности. Глаза большие, расположенные на боках головы, т. е. приспособлены в равной мере к обзору как верхней, так и нижней полусферы пространства. Боковая линия расположена низко (рис. 34, а), что указывает (Алеев, 1960а) на ее приспособленность к восприятию информации, поступающей преимущественно снизу и отвечает обитанию в верхних слоях воды.

Окраска уклейки чрезвычайно характерна для эупелагической рыбы. Боковые и вентральные поверхности тела серебристые, с ярким зеркальным блеском, что в сочетании с брюшным килем обеспечивает оптимальный криптический эффект, целесообразный именно в припо-

верхностных слоях воды (рис. 34, а). Чешуя очень тонкая, нежная, легко спадающая при малейшем прикосновении к ней, что указывает на ее крайне непрочное прикрепление к тканям чешуйного кармана. В этом отношении как и по общему морфологическому облику, окраске и экологии, уклейка обнаруживает очень большое сходство с мелкими пелагическими сельдевыми (рис. 35, а).

Таким образом, эуцелагическому образу жизни уклейки полностью соответствует минимальное развитие защитной, панцирной функции ее чешуйного покрова, что объективно выражается величинами показателей $K_{\text{с}}$ и $K_{\text{з}}$.

Второй член ряда — *Rutilus*, плотва — характеризуется значениями $K_{\text{с}} = 0,47$ и $K_{\text{з}} = 0,30$ (см. табл. 1, 2), т. е. отличается от уклейки несколько большим налеганием чешуи. В отличие от уклейки, плотва — рыба бентонектонная, однако экологические связи с твердым субстратом у нее ограничены. Держится она в толще воды, преимущественно на открытых местах: питается водорослями, ракообразными, личинками насекомых и другими организмами.

Морфологически типичная жилая плотва (*Rutilus rutilus rutilus* (L.)) сохраняет все основные черты пелагической рыбы: хвостовой плавник остается сильно выемчатым, рот — конечным (в отличие от более тесно связанных с дном *R. rutilus heckeli* (Nordm.), *R. rutilus caspicus* (Jakowlew)), окраска серебристой и т. д. Однако в окраске парных и анального плавников у плотвы появляются красные тона (рис. 36, а), что характерно не только для многих бентонектонных Cyprinidae (рис. 37—44), но и для пресноводных бентонектонных представителей других семейств, в частности для Percidae (рис. 35, б.).

Можно полагать, что оранжевые и красные тона в окраске плавников при соответствующих условиях освещения создают криптический эффект, имитируя красные и буроватые элементы в окраске ряда видов пресноводной флоры высших растений. Интересно отметить, что среди пресноводных Cyprinidae, Esocidae и Percidae виды, имеющие оранжевые и красные тона в окраске парных, анального и других плавников, в большинстве случаев — типичные обитатели зарослей, причем степень развития оранжево-красного пигмента прямо пропорциональна привязанности к зарослям, и, следовательно, пропорциональна вероятности контактирования чешуйного покрова с растительным субстратом, в том числе с очень жесткими растениями (камышы, тростники, осоки и т. п.). Это приводит к необходимости увеличения прочности чешуйного покрова, т. е. усиления его именно как защиты от механических повреждений. Если бы у зарослевых рыб, таких, как *Scardinius*, *Esox* или *Perca*, чешуя держалась столь же непрочно, как у уклейки, она бы постоянно отпадала, а лежащие под ней ткани травмировались. По-видимому, у всех зарослевых рыб, это и приводит к усилению прочности чешуйного покрова за счет увеличения степени налегания чешуи. Примером этого может служить рассматриваемая ниже красноперка (*Scardinius*), экологически теснейшим образом связанная с зарослями подводной растительности, отличающаяся высокой степенью налегания чешуи и имеющая все плавники красного цвета (рис. 39, а). Следует также отметить, что красное окрашивание плавников у зарослевых видов в ряде случаев сочетается с вертикальной полосатостью боков тела, что мы видим, в частности, у щуки (*Esox lucius* L.) и окуня (*Perca fluviatilis* L.) (рис. 35, б; 45, а). Это может служить косвенным подтверждением того, что оранжевое и красное окрашивание плавников представляет собой характерный элемент зарослевой окраски.

Третий член ряда — *Blissa*, густера — бентонектонная рыба, связанная с дном более тесно, чем плотва. Она обитает в придонных слоях воды, преимущественно у берегов, среди зарослей подводной растительности. Пищу ее составляют главным образом бентосные организмы — личинки насекомых, черви, ракообразные, мелкие моллюски, которых она находит как на самой поверхности грунта, так и в его приповерхностных горизонтах.

Экологические связи густеры с дном находят отражение и в ее морфологии, в частности, в более значительном, чем у плотвы, налегании чешуи: у густеры $K_{12} = 0,42$ и $K_{22} = 0,27$ (см. табл. 1, 2). Высокое, сжатое с боков, дисковидное тело густеры облегчает поворот по дуге вниз, ко дну, часто совершаемый ею в поисках пищи (Васнецов, 1941, 1948; Алеев, 1963, 1976). Выполнение этого маневра облегчено и благодаря наличию анального плавника с длинным основанием, способствующего повороту вниз (Васнецов, 1941, 1948), и широкого, глубоко вырезанного хвостового плавника, который также облегчает выполнение поворотов в вертикальной плоскости (Алеев, 1959). Полунижний выдвижной рот приспособлен для захвата пищевых объектов со дна. В окраске густеры еще сохраняется преобладание «пелагических» серебристых тонов, однако парные плавники, как и у плотвы, красного цвета (рис. 37, а).

Четвертый член ряда — *Leuciscus cephalus* (L.), голавль — характеризуется величинами $K_{12} = 0,40$ и $K_{22} = 0,26$, т. е. по степени развития защитной функции чешуйного покрова он близок к густере (см. табл. 1, 2), что полностью отвечает его уже значительной связи с донными биоценозами. Голавль — крупная, подвижная, реофильная, бентонектонная рыба, экологически напоминающая форель. Образ жизни голавля предполагает постоянное маневрирование в быстром речном потоке. Держится он чаще всего в свободной воде, преимущественно на речных перекатах и песчаных мелях, на местах с быстрым течением и каменистым, песчаным или глинистым дном, часто — у крутояров, под нависающими над водой деревьями. Пищу голавля составляют преимущественно бентосные животные, особенно пескари, речные раки и личинки насекомых, а также высшая водная растительность. Наряду с этим он поедает падающих в воду воздушных насекомых и различных мелких пелагических рыб. По сравнению с плотвой спектр питания голавля явно сдвинут в сторону бентоса. Соответственно этому и в морфологии голавля, при сохранении общего его пелагического облика, в более значительной степени, чем у плотвы, имеют место особенности придонной рыбы: слегка закругленная форма спинного и анального плавников и слабая выемчатость хвостового (как у форели), наличие общего сероватого оттенка в окраске туловища, появление золотистых тонов на жаберных крышках и оранжево-красных тонов — в окраске парных и анального плавников (рис. 38, а).

Пятый и шестой члены ряда — *Scardinius*, красноперка и *Chondrostoma*, подуст — характеризуются еще более сильным налеганием чешуи и почти не отличаются друг от друга по значениям показателей K_d и K_s . У красноперки $K_{12} = 0,39$ и $K_{22} = 0,25$, а у подуста — $K_{12} = 0,38$ и $K_{22} = 0,26$ (см. табл. 1, 2). И красноперка и подуст — растительноядные бентопектонные рыбы, однако в остальном они и морфологически и экологически довольно различны.

Красноперка постоянно обитает среди густых зарослей камыша, тростника, кувшинок и другой подводной растительности, предпочитая заливы и старицы рек, а также проточные пруды и озера. Держится она в толще воды, питаясь нитчатыми водорослями и молодыми побега-

ми высшей водной растительности, а также личинками насекомых и приклеенной к растениям икрой моллюсков. Характерной экологической особенностью красноперки является ее привязанность к густым зарослям, которые она никогда не покидает.

Морфологически красноперка, если не считать окраски, имеет облик пелагической рыбы; этому соответствует сжатое с боков тело с брюшным килем за брюшными плавниками, глубоко выемчатый хвостовой плавник, высокий, отнесенный назад спинной плавник, резко верхний рот (удобный для соскабливания икры моллюсков с нижних поверхностей листьев кувшинок), большие глаза, сильно прогнутая вниз боковая линия. Однако общий желто-золотистый тон окраски туловища и ярко-красный цвет всех плавников характеризуют ее как бентонектонную зарослевую рыбу. Именно такая окраска соответствует обитанию в густых пресноводных зарослях, что характерно для этого вида. Обитание красноперки среди лабиринта жесткого растительного субстрата и составляет главную причину довольно сильного развития защитной функции ее чешуйного покрова, о чем можно судить по величинам K_d и K_s (см. табл. 1, 2).

Подуст — типично реофильная бентонектонная рыба, обитатель рек и только в редких случаях — озер. Держится он обычно у самого дна, на местах с более или менее сильным течением и каменистым или каменисто-песчаным грунтом. Основную пищу подуста составляют фитообращения, детрит и демерсальная икра рыб.

В морфологии подуста отчетливо проступают черты глубокой специализации, связанной с обитанием у дна и питанием фитообращениями, преимущественно с камней и иных неровностей дна, что вынуждает его постоянно находиться среди своеобразного лабиринта, образованного различным твердым субстратом. Это создает большую вероятность жесткого соприкосновения поверхности чешуйного покрова с различными подводными предметами и приводит к усилению его прочности. Тело подуста — вальковатое, без брюшного кила. Рот чрезвычайно своеобразный — совершенно нижний, поперечный, причем нижняя челюсть превращена в скребок с приостренным жестким краем, что соответствует характеру питания. Окраска в целом серебристая, по все плавники, за исключением спинного, красноватые или желтоватые (рис. 40, а).

Седьмой, восьмой и девятый члены ряда — представители подсемейства Cyprininae: *Carassius auratus gibelio* (Bloch) серебристый карась, *C. carassius* (L.) — обыкновенный карась и *Cyprinus carpio carpio* L. — сазан. У них величины K_{d2} составляют соответственно 0,35, 0,34 и 0,33; K_{s2} — 0,21, 0,23 и 0,22. Все представители родов *Carassius* и *Cyprinus* — типичные нектобентосные формы, обитающие в придонных слоях воды и экологически очень тесно связанные с дном. Все они типичные обитатели зарослей и предпочитают тихие, спокойные воды с илистым дном, заросшие речные заливы, старицы, озера и водохранилища. Обыкновенный карась обитает также в прудах, в том числе сильно заросших, заболоченных и покрытых плавнями. Эта привязанность рассматриваемых рыб к илистому дну и зарослям подводной растительности определяется особенностями их пищевого спектра: пищу их составляют преимущественно дождевые беспозвоночные — черви, моллюски, ракообразные, личинки насекомых, а также растения — фитообращения и молодые побеги высшей водной растительности. Как сазан, так и караси постоянно роются в иле, добывая обитающих в нем животных; одним из обычных компонентов их пищи является и детрит.

Экологической специфике представителей *Syrprininae* полностью соответствуют и их морфологические особенности. У всех у них высокое, сжатое с боков тело, верхний профиль которого более выпуклый, чем нижний, что, как известно (Васнецов, 1948), облегчает повороты по дуге вниз, часто выполняемые при захвате пищи со дна. Рот — полунижний, также приспособленный для захвата пищи со дна; у *Syrprinus* рот окаймлен, к тому же, двумя парами усиков. В окраске у обыкновенного карася и сазана преобладают золотистые и красноватые тона (рис. 42, а; 43, а); у серебристого карася общий тон окраски более светлый, серебристый, с бурым или золотистым оттенком (рис. 41, а). Одним из характернейших элементов общего морфологического облика представителей *Syrprininae* является и их чешуя — толстая, крупная, очень прочно сидящая и сильно налегающая, что видно из приведенных выше значений K_{d2} и K_{s2} .

Таким образом, на примере этих рыб мы видим полное соответствие между степенью развития защитной функции чешуйного покрова и степенью контакта поверхности тела с твердым субстратом. И у сазана, и у карасей экологически неизбежный контакт поверхности тела с твердым субстратом более обычен, чем у всех остальных рассмотренных выше нектонных представителей *Syrprinidae* и, соответственно, панцирная функция чешуйного покрова развита у них наиболее сильно, что количественно отражают значения K_d и K_s (см. табл. 1, 2).

Десятый член ряда — *Leuciscus idus* (L.), язь — характеризуется величинами $K_{d2} = 0,30$ и $K_{s2} = 0,18$. Язь — крупная (до 60 см), быстрая мигрирующая бентонектонная рыба. Его обычные места обитания — большие равнинные реки, озера, особенно пойменные, и водохранилища. Для нереста язь поднимается вверх по рекам и входит в мелкие притоки. Держится он обычно в глубокой воде, у дна, среди подводных зарослей, преимущественно на местах с илистым грунтом. По сравнению с голавлем, язь в большей степени бентофаг. Его основная пища — бентические насекомые, моллюски, черви, демерсальная икра рыб, речные раки, а также молодые побеги высшей растительности и водорослевые обрастания; наряду с этим он поедает мелких рыб и падающих в воду воздушных насекомых.

Как и другие представители рода *Leuciscus*, язь сохраняет общий морфологический облик пелагической рыбы, однако в окраске его присутствуют золотистые и красные тона, характерные для обитателей зарослей (рис. 44, а).

Хотя язь экологически тесно связан с дном и подводными зарослями, эти связи у него все же не так сильны, как у представителей *Syrprininae*. Тем не менее степень налегания чешуи, отражаемая величинами K_d и K_s и характеризующая развитие защитной функции чешуйного покрова, у него выше, чем у *Syrprininae* (см. табл. 1, 2). Скорее всего, это связано с особенностями поведения язя во время нереста, когда он выпрыгивает из воды, плещется, откладывая икру на подводную растительность или камни; при этом неизбежно возрастает вероятность контактов поверхности тела с погруженным твердым субстратом, что при большой подвижности язя требует большой прочности чешуйного покрова. Аналогичные причины определяют сильное развитие защитной функции чешуйного покрова и у зарослевых хищников-засадчиков — щуки и речного окуня. Прочность чешуйного покрова у окуня общезвестна; еще Л. П. Сабанеев (1965) отмечал, что чешую крупных окуней не пробивает никакая острога. Как у окуня, так и у щуки эта прочность объясняется высокой степенью

Таблица 3

Значения показателя F формы чешуи и показателей K_d и K_s степени налегания чешуи для *Esox* и *Perca*

Вид	Длина рыб до конца позвоночного столба (L), см	Показатели	Номер участка тела		
			1	2	3
<i>Esox lucius</i> L.	31,0	F	0,73	0,68	0,65
		K_d	0,35	0,32	0,38
		K_s	—	0,20	—
<i>Perca fluviatilis</i> L.	23,4	F	0,98	1,12	0,89
		K_d	0,30	0,24	0,41
		K_s	—	0,17	—

налегания чешуи (рис. 45), которая характеризуется низкими значениями K_{d2} : у окуня $K_{d2} = 0,32$, у щуки — 0,24 (табл. 3).

Последний, одиннадцатый член ряда — *Tipca*, линь — характеризуется наиболее низкими значениями K_{d2} и K_{s2} , соответственно — 0,24 и 0,16. Линь — малоподвижная бентонектонная рыба, экологически самым тесным образом связанная с дном и донной фауной. Обитает он в стоячих или очень медленно текущих водах с мягким илистым дном, среди густых зарослей подводной растительности. Уникальной экологической особенностью линя, отличающей его от всех других рассмотренных выше бентонектонных рыб, является его способность глубоко рыться в иле, доставая оттуда пищевые объекты — мелких бентических беспозвоночных, находящихся на глубине, недоступной для карасей и сазана. Это свойство линя широко используется в практике карпового прудового хозяйства, где линя подсаживают в нагульные пруды с целью более полного использования кормовой базы (Мейен, 1941).

Придонному образу жизни линя полностью отвечает его общий морфологический облик: толстое тело, широкий хвостовой стебель, закругленные плавники, зеленоватая, золотистая окраска (рис. 46, а). Чрезвычайно характерна и чешуя линя — очень удлиненная по продольной оси рыбы ($F_2 = 0,48$) и сильно налегающая, на что обратил внимание Л. С. Берг (1949), отметив, что чешуя линя очень глубоко сидит в коже и открытая часть ее в 3—4 раза меньше закрытой. С количественной стороны эту особенность характеризуют величины K_d и K_s (см. табл. 1, 2). Характерной особенностью чешуи линя является не только ее сильное налегание и большое продольное удлинение, но и малые размеры, резко отличающие ее от чешуи карасей и сазана. Такая мелкая чешуя, глубоко сидящая в коже, отделяющей много слизи, способствует сохранению целостности чешуйного покрова при нахождении рыбы в иле и маневрировании в нем.

Таким образом, рассмотрев экологический ряд Cyprinidae, построенный по степени развития защитной функции чешуйного покрова, необходимо отметить три обстоятельства.

Во-первых, в этом ряду степень налегания чешуи, которая характеризует качество чешуйного покрова как защиты от механических повреждений и количественно выражается значениями K_d и K_s , прямо пропорциональна степени развития внешних факторов, способствующих травматизации чешуйного покрова. Наличие такого соответствия свидетельствует о том, что степень налегания чешуи представляет собой один из важнейших критериев развития защитной функции чешуйного покрова.

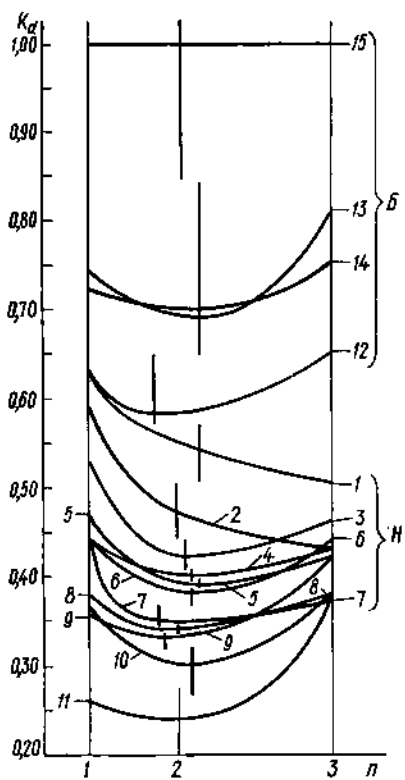


Рис. 50

Функция $K_d = f(n)$ для
Cyprinidae и Cobitidae. *A* —
нектон, *B* — бентос:
1 — *Alburnus alburnus alburnus*
(L.), 2 — *Rutilus rutilus rutilus*
(L.), 3 — *Blicca bjoerkna bjoerkna*
(L.), 4 — *Leuciscus cephalus*
cephalus (L.), 5 — *Scardinius*
erythrophthalmus
erythrophthalmus (L.), 6 —
Chondrostoma nasus variabile
Jakowlew, 7 — *Carassius auratus*
gibelio (Bloch), 8 — *Carassius*
carassius (L.), 9 — *Cyprinus carpio*
carpio L., 10 — *Leuciscus idus*
idus (L.), 11 — *Tinca tinca* (L.),
12 — *Gobio gobio gobio* (L.),
13 — *Misgurnus fossilis* (L.),
14 — *Cobitis taenia taenia* L.,
15 — *Nemachilus barbatulus*
barbatulus (L.); n — номера
участков тела.

Во-вторых, у эуэктонных (*Alburnus*) и экологически близких к ним (*Rutilus*) форм степень налегания чешуи и возможности чешуйного покрова как защиты от механических повреждений усиливаются от переднего конца тела к заднему (см. табл. 1), т. е. для них справедливо неравенство $K_{d1} > K_{d2} > K_{d3}$, что иллюстрирует рис. 50. На нем величины K_d представлены в графической форме, в виде функции $K_d = f(n)$, где n — номер участка тела.

Это отчасти объясняется увеличением в том же направлении амплитуд и скоростей поперечных локомоторных движений тела рыбы, что характерно, как известно (Грау, 1933а—с; Шулейкин, 1934, 1968; Алеев, 1963, 1976), для всех без исключения рыб. Кроме того, эластоидный чешуйный покров при локомоторных изгибаниях тела рыбы выполняет очень важную упругостную функцию (см. главу III). Более сильное развитие локомоторной функции в задних отделах тела требует усиления упругости этих отделов, что и достигается увеличением степени налегания чешуи. В пользу этого вывода свидетельствует тот факт, что у особенно быстрых рыб появляются специальные приспособления, уменьшающие гибкость заднего отдела тела (Алеев, 1963). Это указывает на то, что у таких рыб упругостная функция чешуйного покрова оказывается уже недостаточной.

У бентонектонных рыб по мере усиления контактов с дном и твердым субстратом степень налегания чешуи закономерно усиливается (табл. 1—3), в чем выражается прогрессивное развитие защитной функции чешуйного покрова. Однако на хвостовом отделе тела этот процесс с какого-то момента входит в противоречие с локомоторной функцией, для обеспечения которой гибкость хвостового стебля не должна быть меньше определенной величины. С этого времени, несмотря на продолжающееся увеличение степени налегания чешуи на большей части поверхности тела,

на хвостовом стебле она остается в пределах некоторого постоянного диапазона, оптимального для работы осевого ундуляционного движителя. Поэтому у всех исследованных бентонектонных видов $K_{d1} > K_{d2} < K_{d3}$ (рис. 50, табл. 1, 3). Таким образом, у бентонектонных рыб упругость хвостового стебля контролируется уже исключительно развитием движителя.

Функция $K_v = f(n)$ для нектонных Cyprinidae, n — номера участков тела.

В-третьих, можно отметить, что у нектонных Cyprinidae имеет место резкое снижение вариабильности величин K_v в направлении от переднего конца тела к заднему (табл. 1, рис. 50). Выразив эту вариабильность как разность между наибольшими и наименьшими значениями K_d , мы получим показатель K_v вариабильности степени налегания чешуи:

$$K_v = K_{d \max} - K_{d \min}, \quad (4)$$

где $K_{d \max}$ — наибольшее значение K_d на участке n , найденное в ряду исследованных видов, $K_{d \min}$ — наименьшее значение на том же участке. Полученные таким путем значения K_v для 11 видов нектонных Cyprinidae составляют для первого участка 0,37, для второго — 0,30, для третьего — 0,13 и в графической форме показаны на рис. 51. Из рис. 50 и 51 видно, что для исследованного ряда можно записать неравенство:

$$K_{v1} > K_{v2} > K_{v3}, \quad (5)$$

которое, судя по всему, справедливо не только для нектонных Cyprinidae, но и вообще для всех нектонных рыб с эласмоидным чешуйным покровом. На это указывает тот факт, что для исследованных нами нектонных представителей отрядов Clupeiformes и Perciformes — щуки и речного окуня — это неравенство полностью оправдывается (табл. 1, 3): величины K_d для этих рыб во всех случаях попадают в соответствующие диапазоны, характерные для Cyprinidae.

В качестве экспериментального подтверждения рассмотренной зависимости, выражаемой неравенством (5), можно указать на известный факт из опыта создания культурных рас карпа. При селекции малочешуйных и бесчешуйных рас карпа сплошной чешуйный покров дольше всего не удается уничтожить именно на хвостовом стебле (рис. 47, 6).

Неравенство (5) отражает очень важную сторону в развитии эласмоидного чешуйного покрова у Osteichthyes. Оно указывает, что развитие защитной и локомоторной функций эласмоидного чешуйного покрова связано альтернативной зависимостью.

В. Бентосные Cyprinidae и Cobitidae

Не менее убедительны результаты исследования чешуйного покрова бентосных Cyprinidae и Cobitidae. Расположив этих рыб в порядке увеличения значений показателей K_d (табл. 4) и K_v (табл. 5), т. е. в порядке уменьшения степени налегания чешуи в чешуйном покрове, мы получили два аналогичных ряда, в которых экология видов закономерно изменяется в направлении углубления экологических связей с дном и усиления степени использования различных убежищ, образуемых донным рельефом, в качестве защиты от врагов.

При рассмотрении материалов табл. 4 и 5 обращает внимание общая для всех исследованных рыб очень слабая степень налегания чешуи в чешуйном покрове, вплоть до отдельно лежащих в коже очень мелких

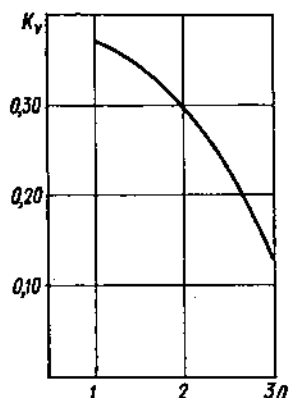


Таблица 4

Значения показателя F формы чешуи и показателя K_d степени налегания чешуи для бентосных Cyprinidae и Cobitidae

Вид	Длина рыб до конца позвоночного столба (L), см	Показатели	Номер участка тела		
			1	2	3
Gobio gobio gobio (L.)	9,2	F K_d	1,20 0,64	1,17 0,58	0,81 0,65
Misgurnus fossilis (L.)	11,2	F K_d	1,26 0,74	1,16 0,69	1,04 0,81
Cobitis taenia taenia L	10,7	F K_d	1,02 0,72	1,00 0,70	0,98 0,75
Nemachilus barbatulus barbatulus (L.)	11,0	F K_d	1,09 1,00	1,00 1,00	0,96 1,00

чешуй, не касающихся друг друга. Такое положение связано с более или менее сильной редукцией как защитной, так и гидродинамической функций чешуйного покрова.

Среди рассматриваемых бентосных рыб эта редукция в наименьшей степени выражена у пескаря (Gobio). Это объясняется тем, что он в отличие от представителей Cobitidae, никогда не прячется ни в каких убежищах и не закапывается в грунт; держится всегда в чистой и свежей воде, чаще всего — на мелких речных перекатах с быстрым течением и песчаным или галечным дном или же вблизи этих мест. Здесь же происходит нерест и нагул молоди. Окраска пескаря (рис. 48, а) прекрасно имитирует неровности галечно-песчаного грунта на мелких, хорошо освещенных местах.

Обитание в свободной воде, в условиях минимально изрезанного донного рельефа, при слабом развитии донной растительности уменьшает вероятность непосредственного контакта латеральных и дорсальных поверхностей тела рыбы с твердым субстратом и тем самым создает предпосылки к атрофии защитной функции чешуйного покрова. Это находит

свое отражение в уменьшении закрытой части чешуи и увеличении ее открытой части, т. е. в уменьшении степени налегания чешуи (табл. 4, 5).

В то же время, в связи с обитанием на мелких речных перекатах, вблизи всевозможных неровностей дна, где складываются условия для формирования значительной турбулентности потока и где обтекающий ры-

Таблица 5

Значения показателя K_{s2} степени налегания чешуи для бентосных Cyprinidae и Cobitidae

Вид	Длина рыб до конца позвоночного столба (L), см	K_{s2}
Gobio gobio gobio (L.)	9,2	0,54
Misgurnus fossilis (L.)	11,2	0,56
Cobitis taenia taenia L.	10,7	0,60
Nemachilus barbatulus barbatulus (L.)	11,0	1,00

Объяснения к рис. 34, 36—46, 48:

а — общий вид чешуйного покрова; б — функция $K_d = f(n)$; в — чешуя со второго участка тела, красная линия показывает границу открытой части; г — схема налегания чешуи в чешуйном покрове, цифры указывают число налегающих слоев чешуй на поле одной чешуи, открытая часть чешуи залита красным, закрытая — зеленым.

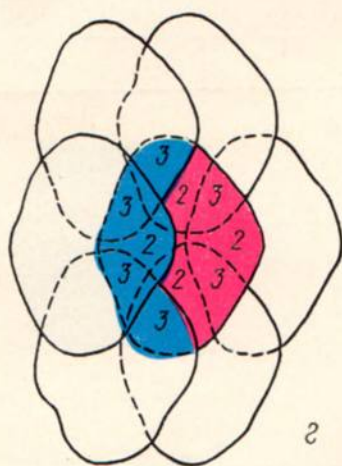
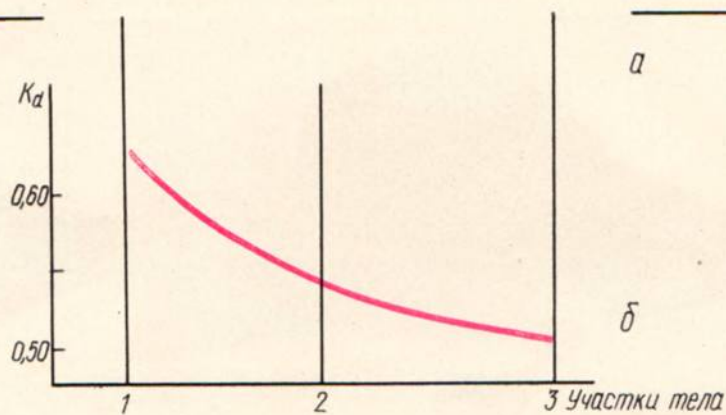
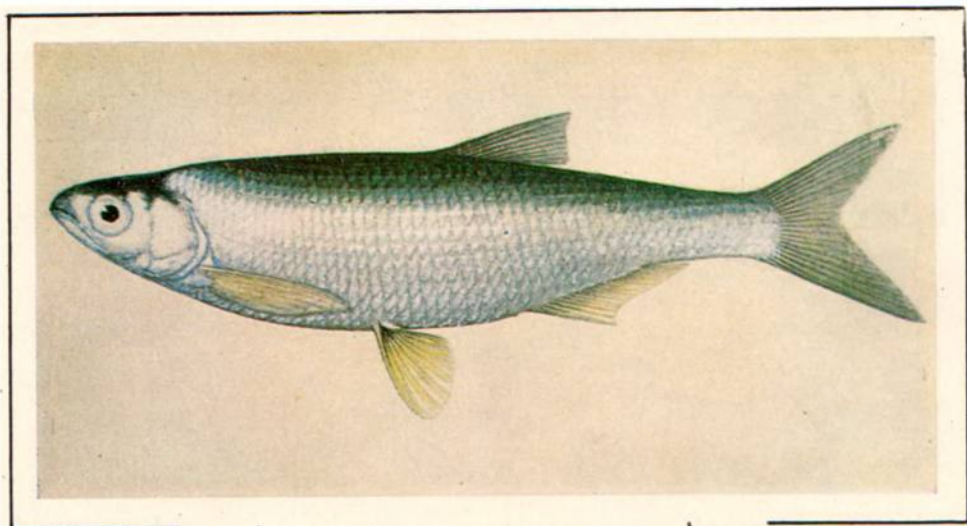


Рис. 34.

Alburnus alburnus alburnus (L.). Длина рыбы до конца позвоночного столба $L = 9,6$ см.

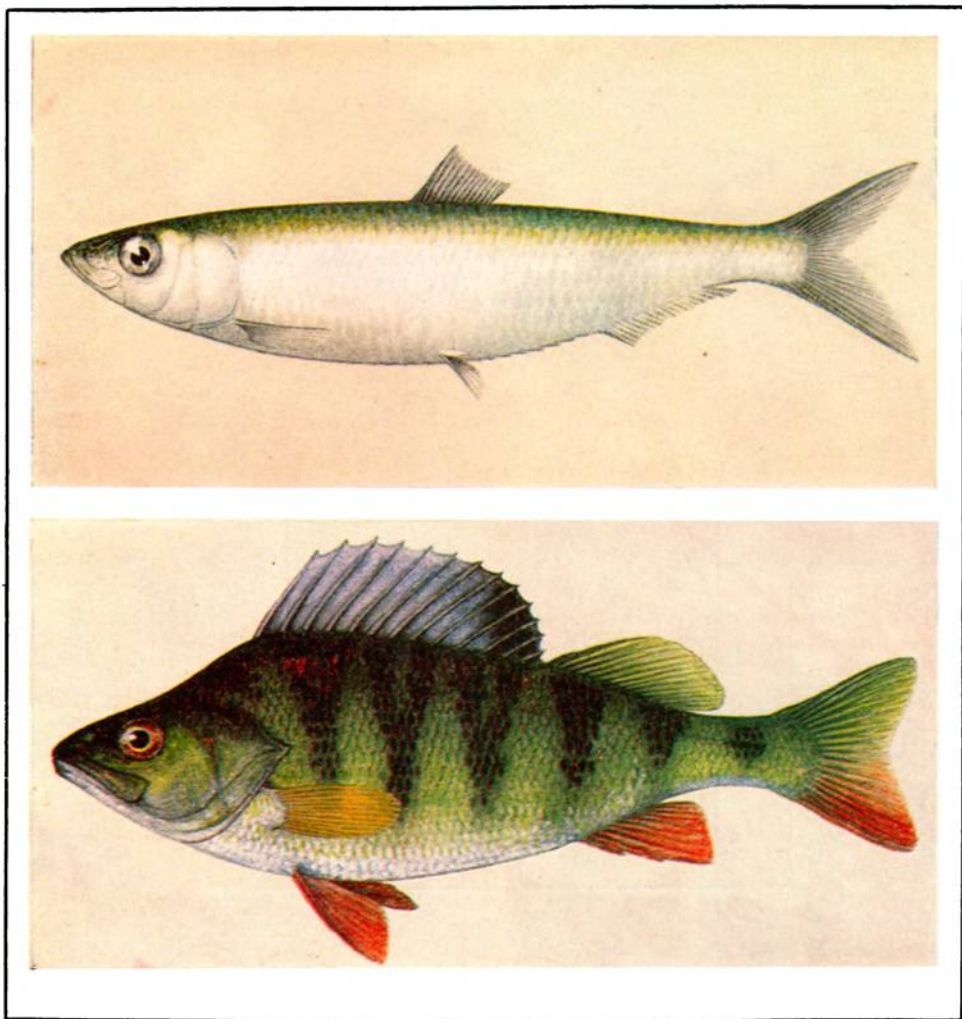


Рис. 35.

Контрастные примеры чешуйного покрова и окраски пелагической (а) и зарослевой рыбы:

а — *Clupeonella delicatula caspia* Svetovidov, $L = 11,6$ см; б — *Perca fluviatilis* L., $L = 23,4$ см (темные вертикальные полосы на боках тела имитируют рисунок подводных зарослей).

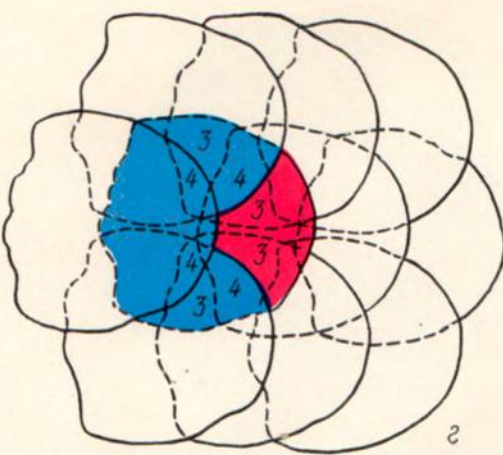
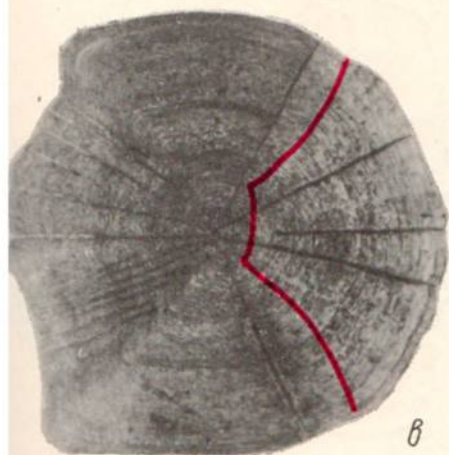
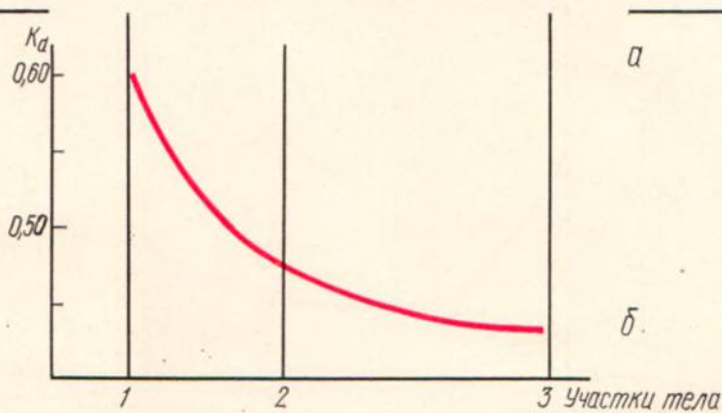
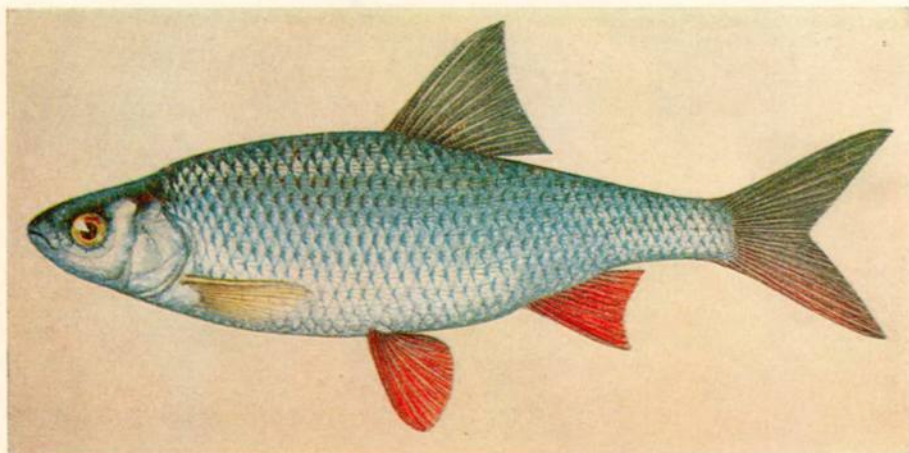


Рис. 36.

Rutilus rutilus rutilus (L.), $L = 12,0$ см.

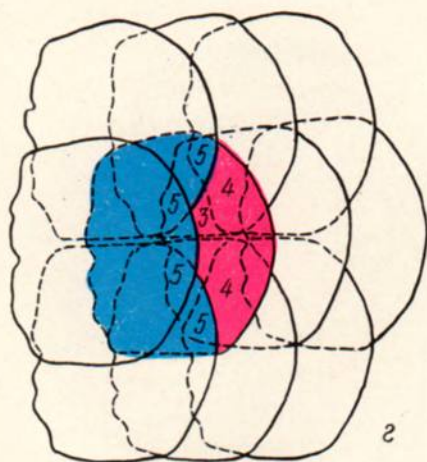
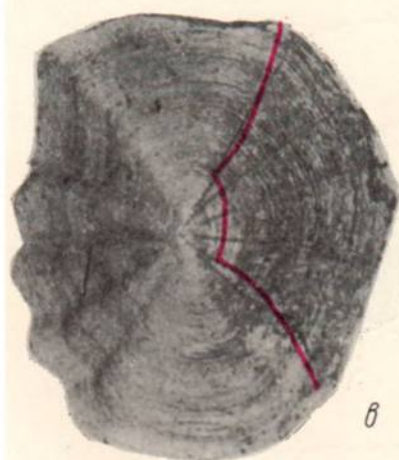
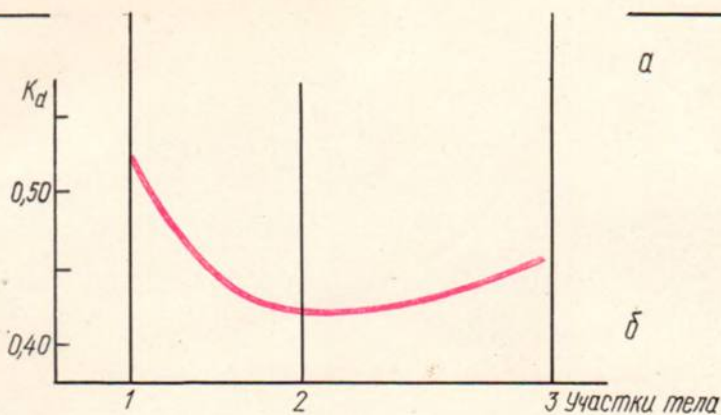
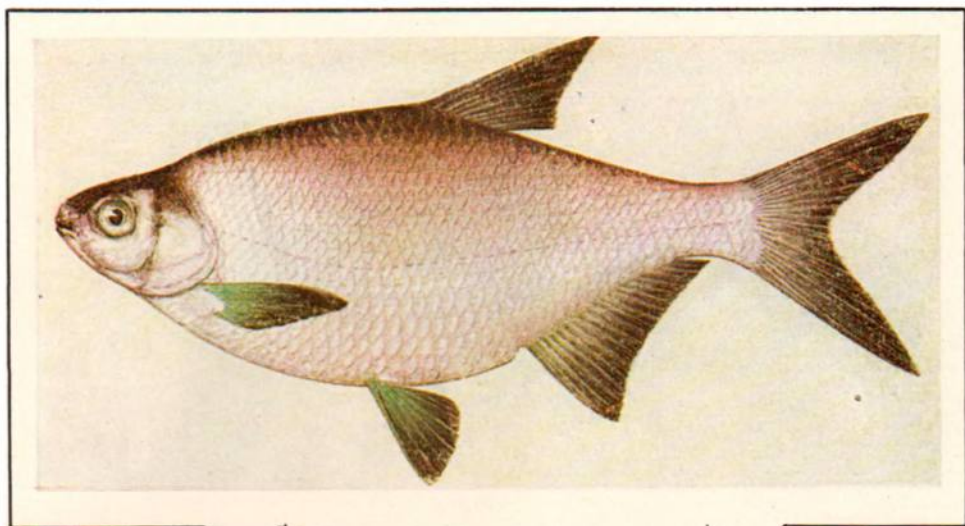


Рис. 37.

Bricca bjoerkna bjoerkna (L.), $L = 20,8$ см.

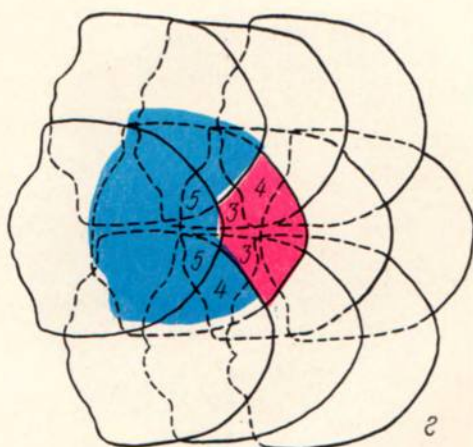
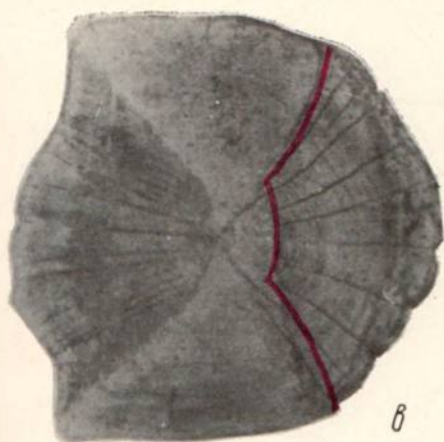
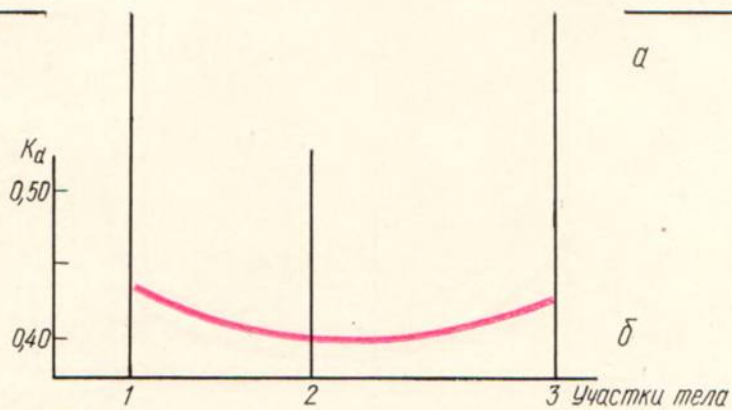
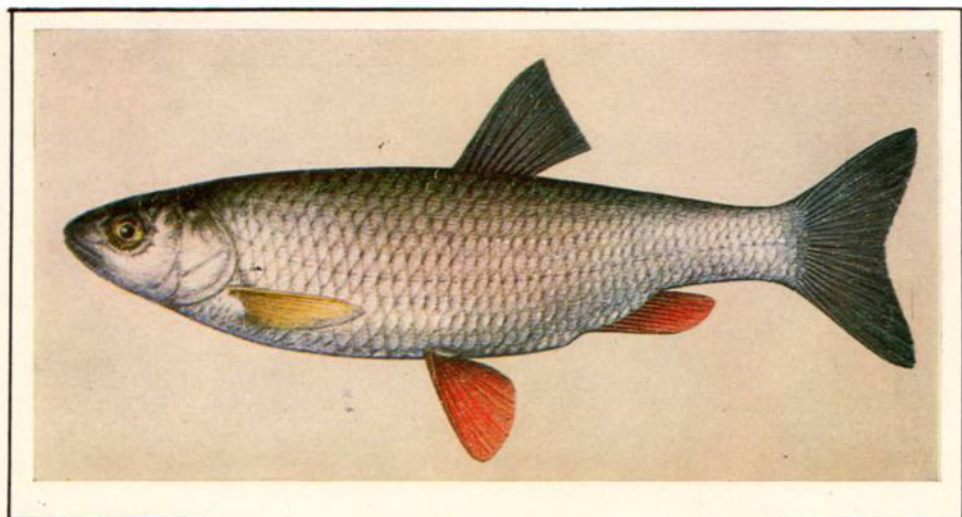


Рис. 38.

Leuciscus cephalus cephalus (L.), $L = 17,0$ см.

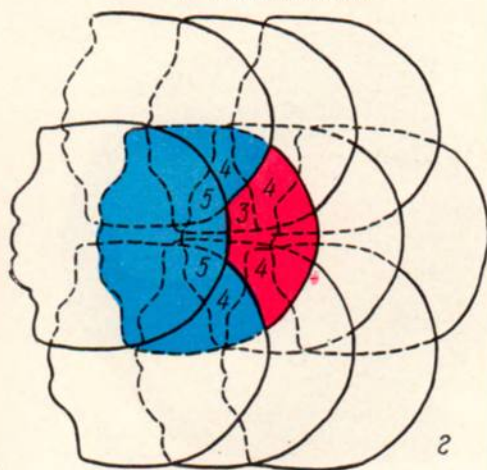
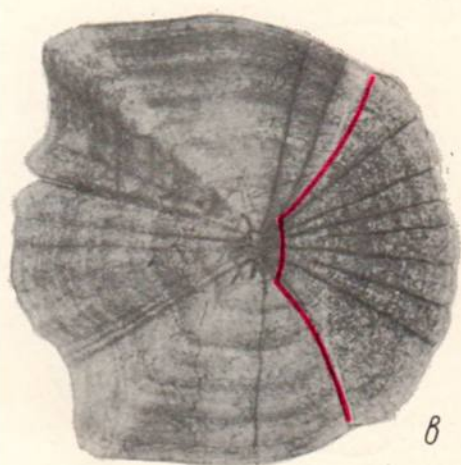
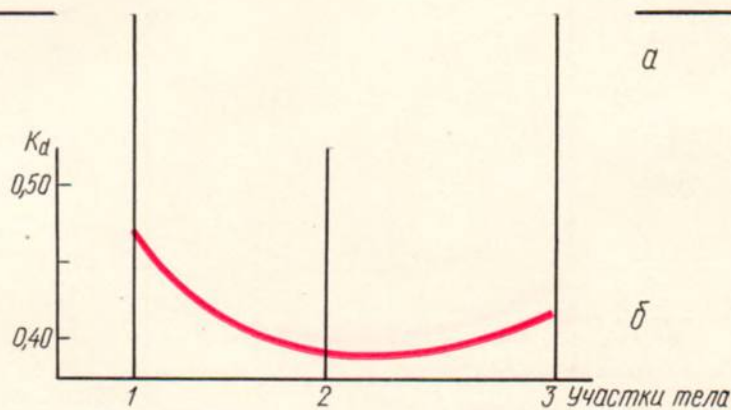
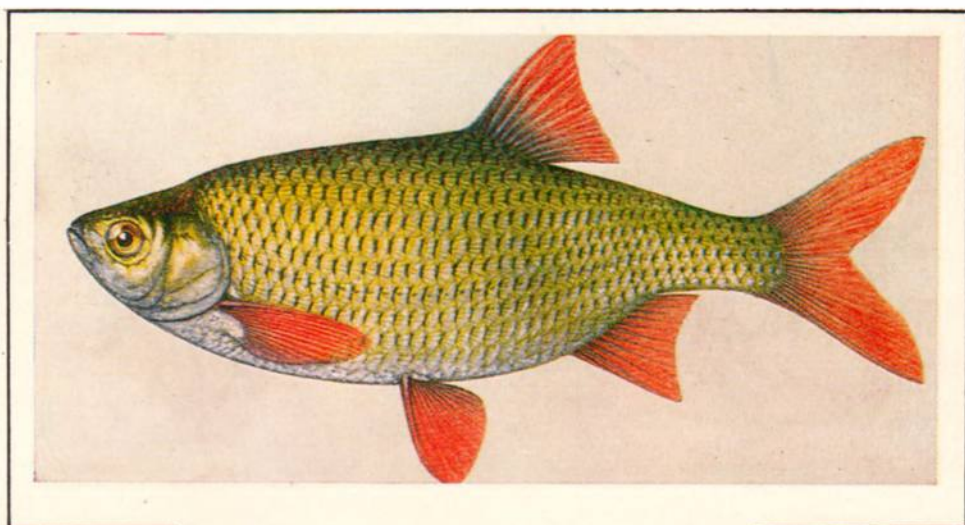


Рис. 39.

Scardinius erythrophthalmus erythrophthalmus (L.), $L = 21,2$ см.

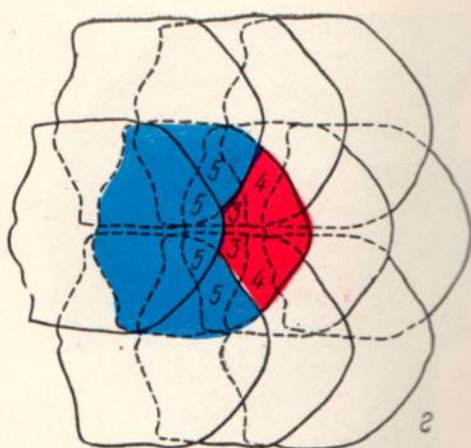
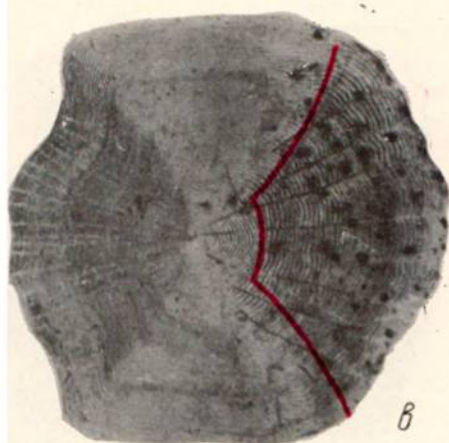
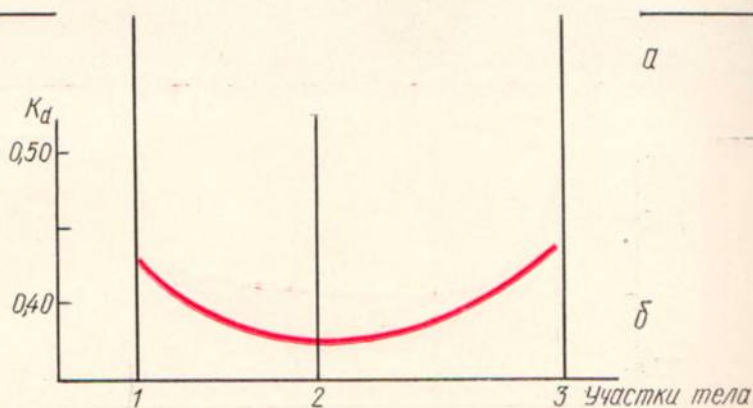
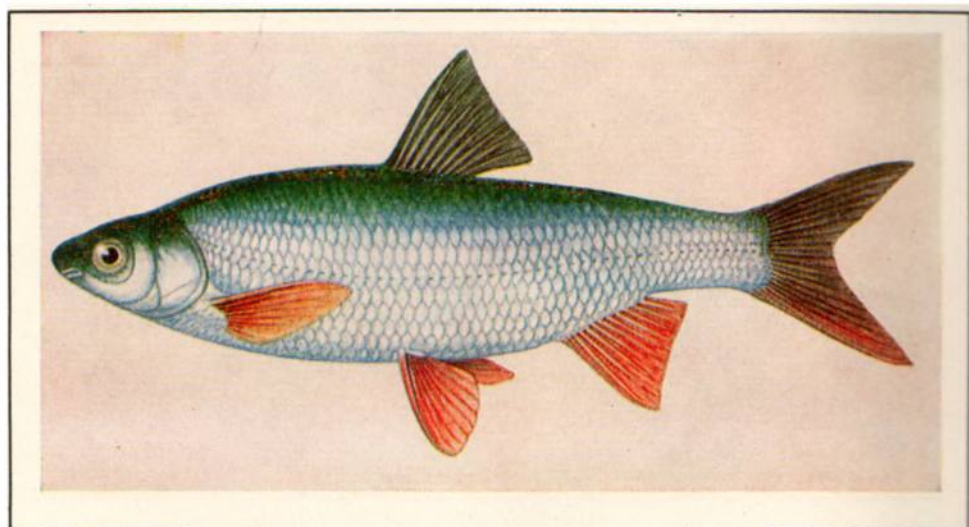


Рис. 40.

Chondrostoma nasus variabile Jakowlew, $L = 18,0$ см.

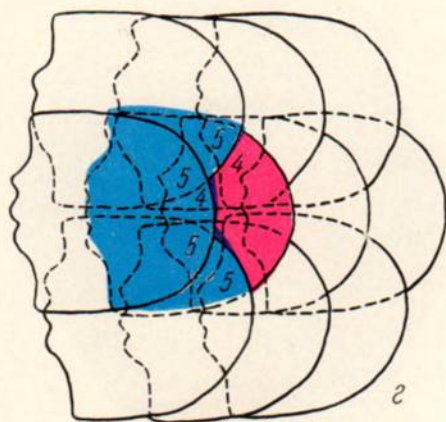
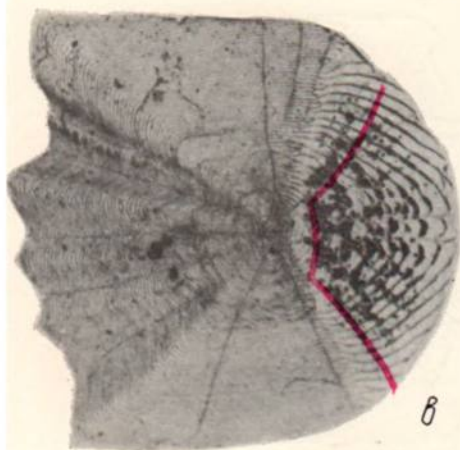
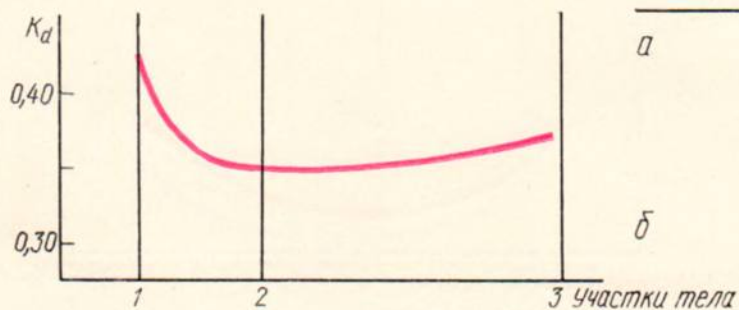
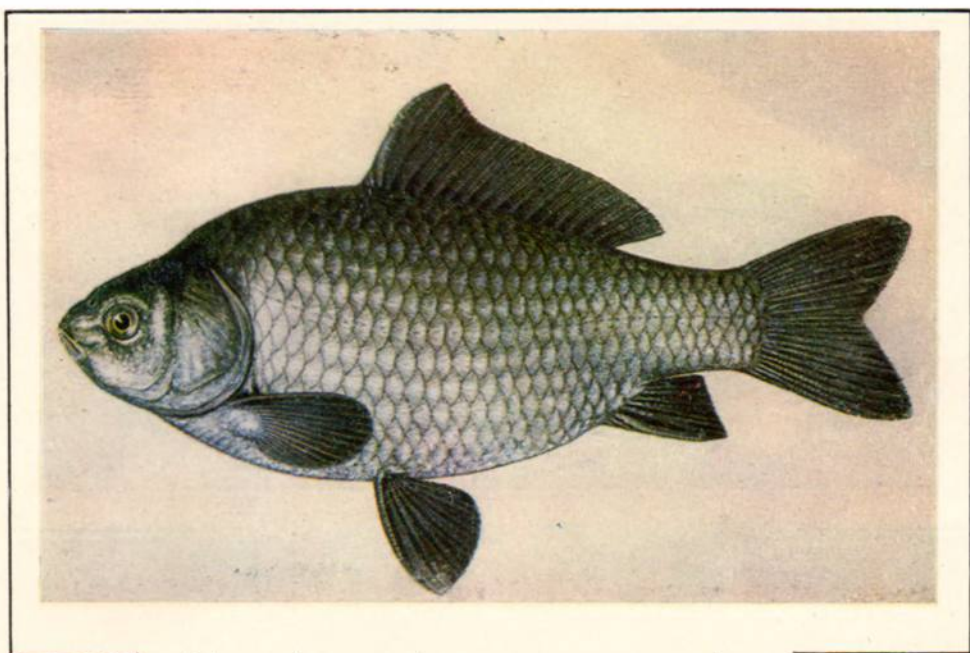
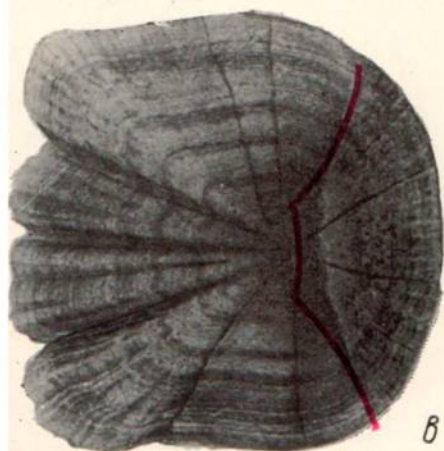
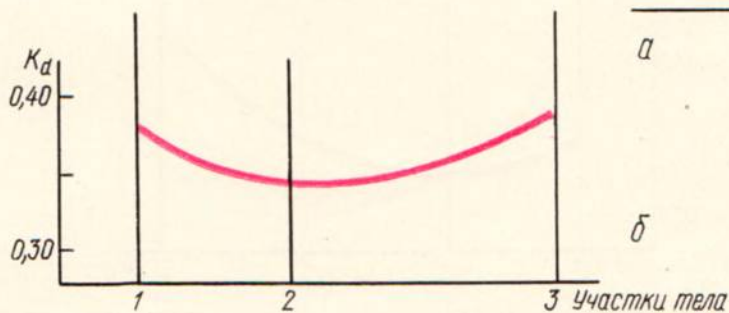
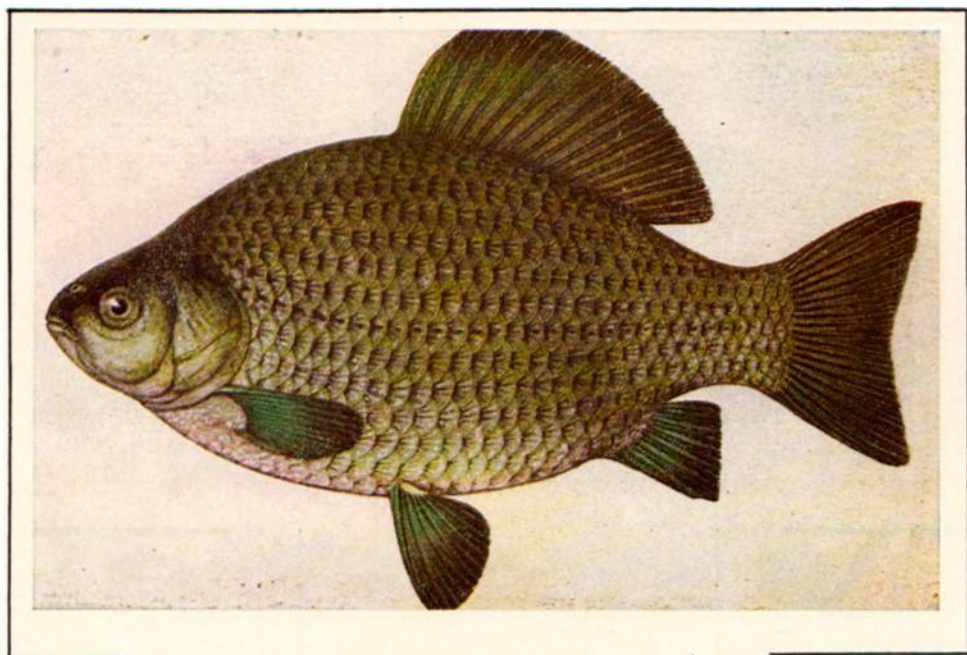
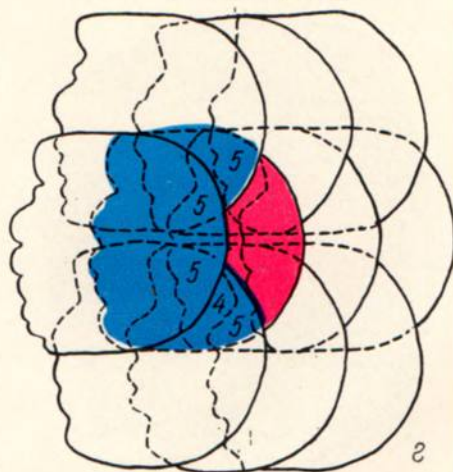


Рис. 41.

Carassius auratus gibelio (Bloch), $L = 10,7$ см.



б



в

Рис. 42.

Carassius carassius (L.), $L = 23,7$ см.

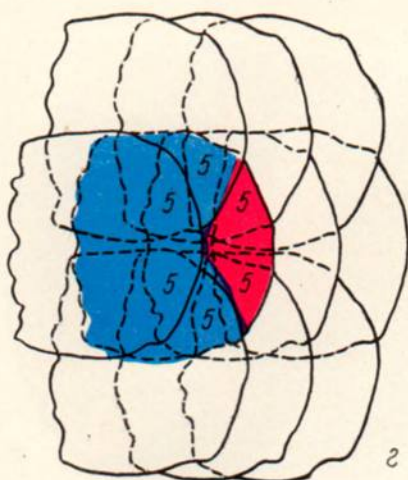
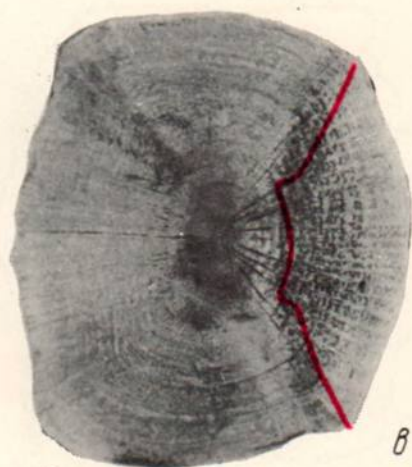
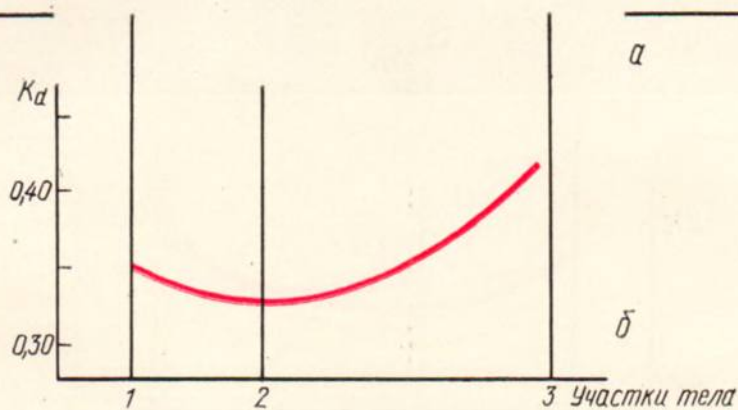
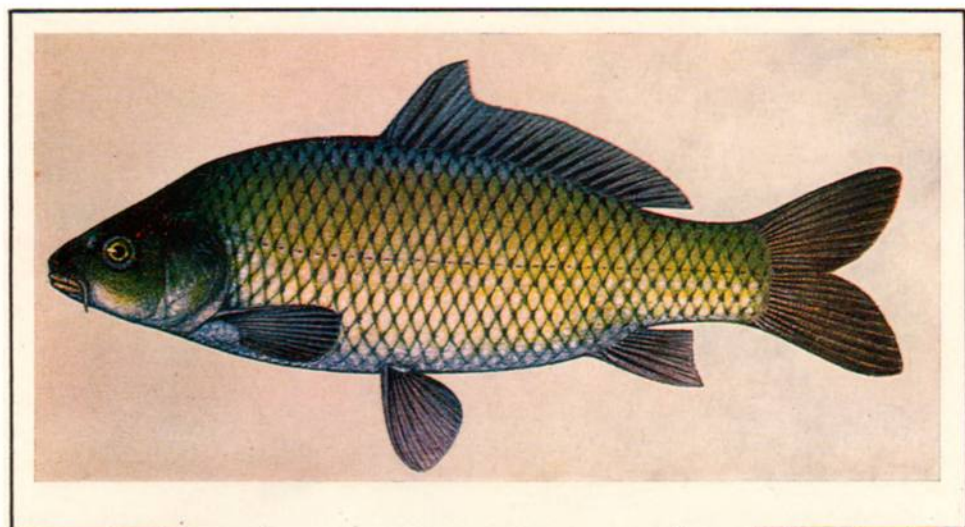


Рис. 43.

Cyprinus carpio carpio L, $L = 25,0$ см.

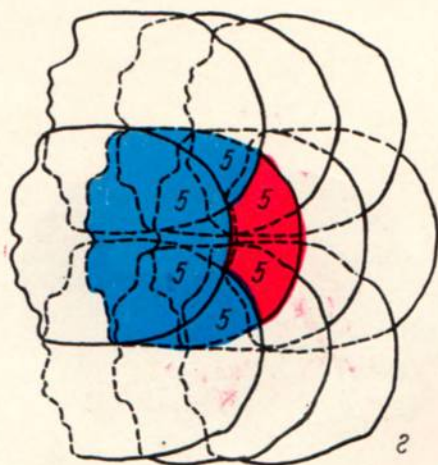
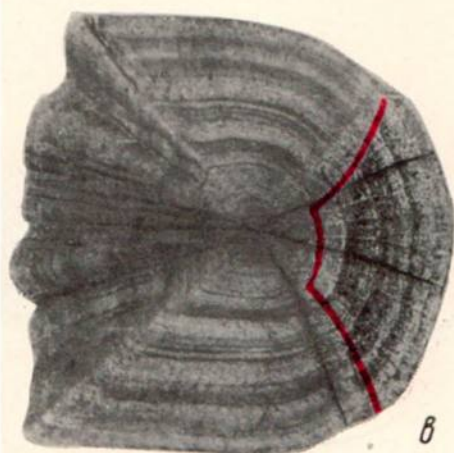
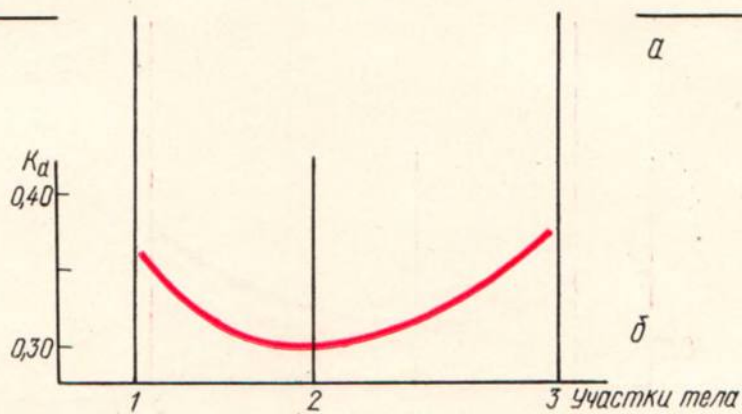
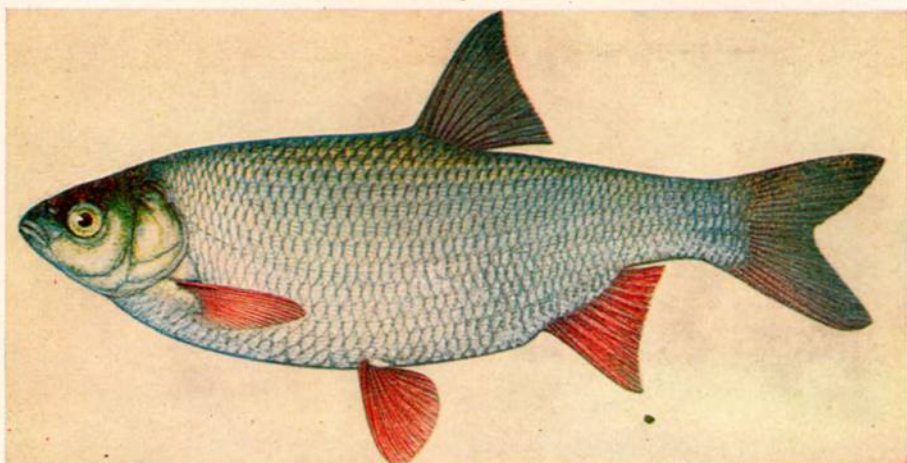


Рис. 44.

Leuciscus idus idus (L.), $L = 36,5$ см.

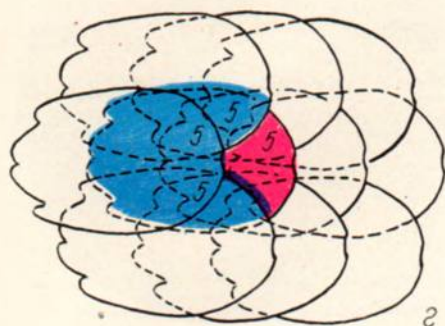
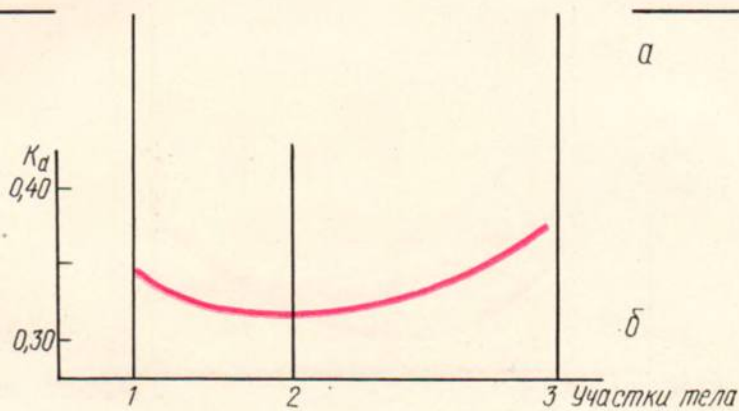
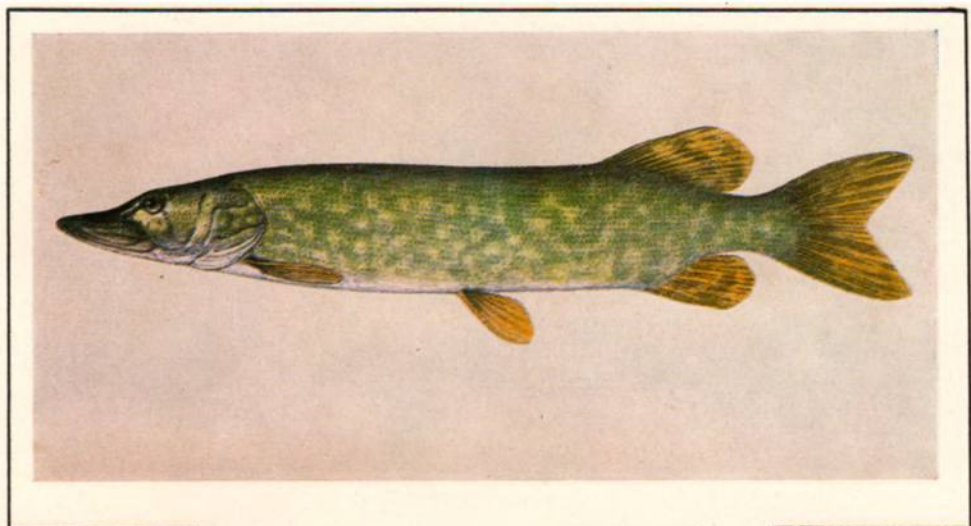


Рис. 45.

Esox lucius L., $L = 31,0$ см.

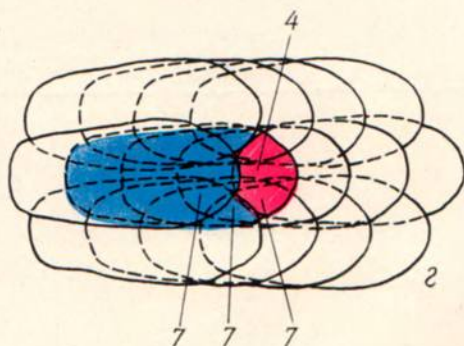
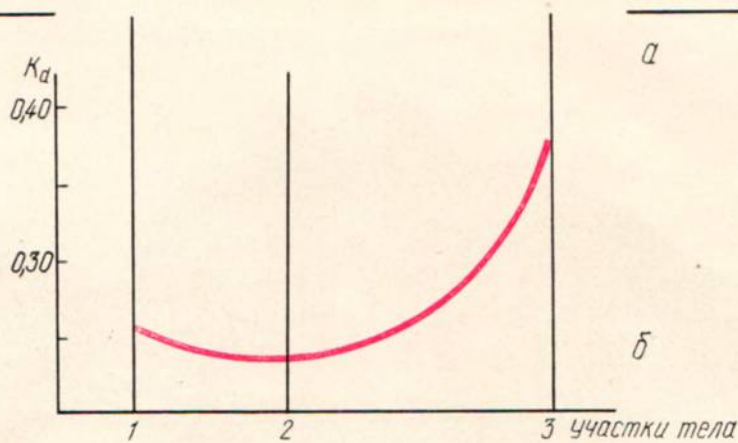
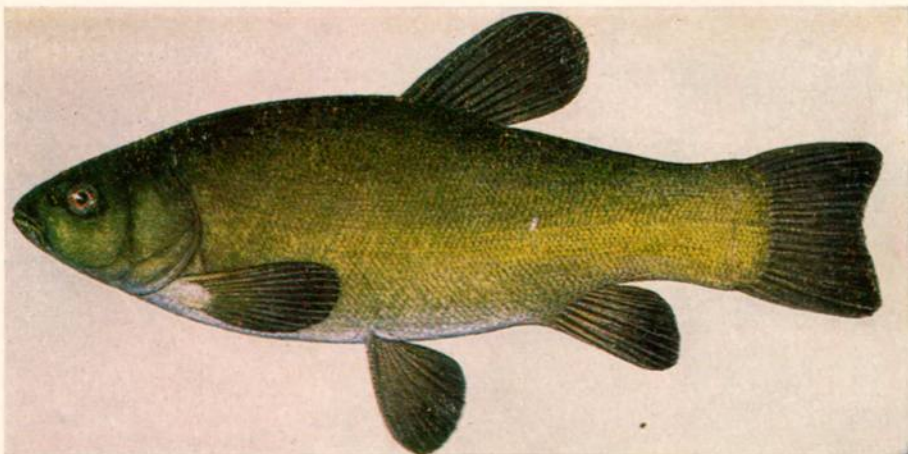


Рис. 46.

Чешуйный покров и чешуя *Tinca tinca* (L.), $L = 26,0$ см.

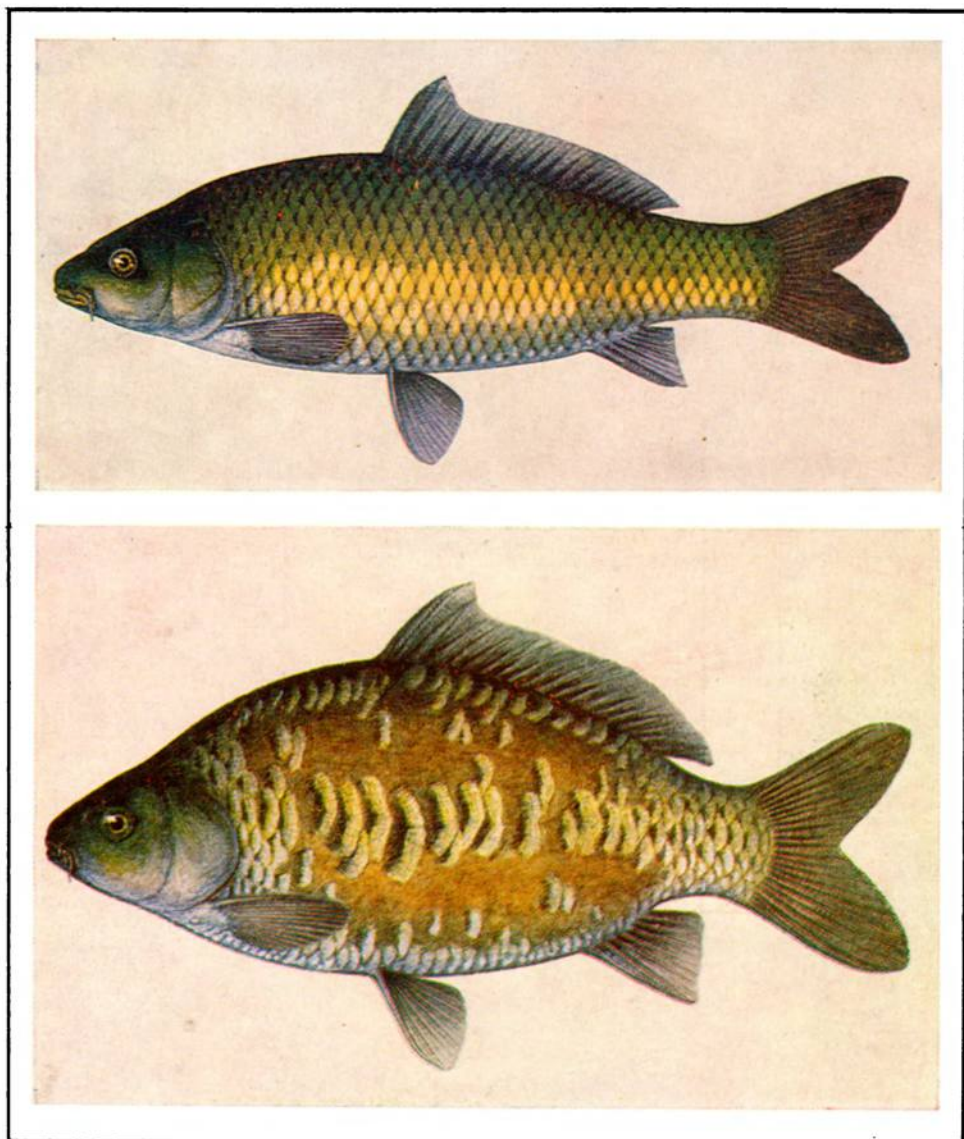


Рис. 47.

Чешуйный покров сазана (а, $L = 49,2$ см) и культурного «зеркального» карпа (б, $L = 49,8$ см; на хвостовом стебле сохраняется сплошной налегающий чешуйный покров).

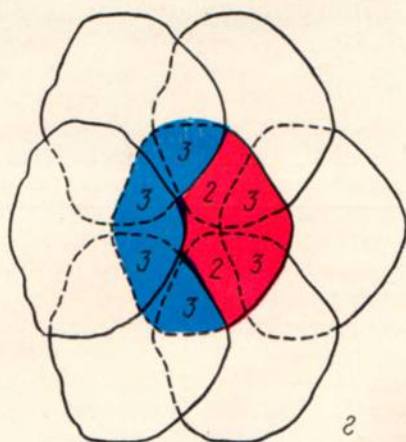
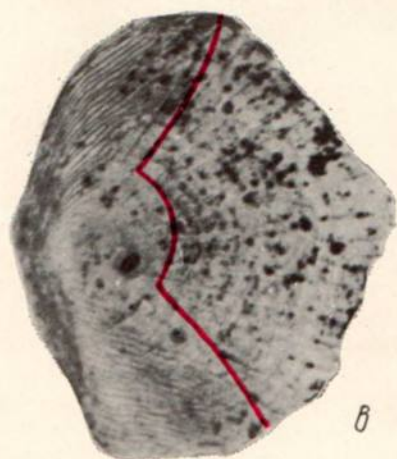
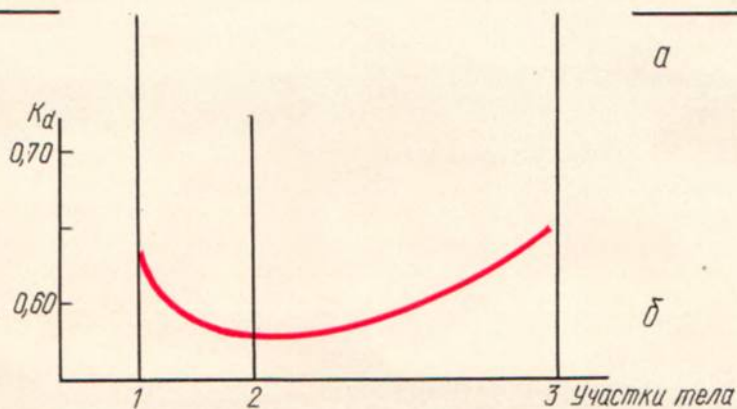
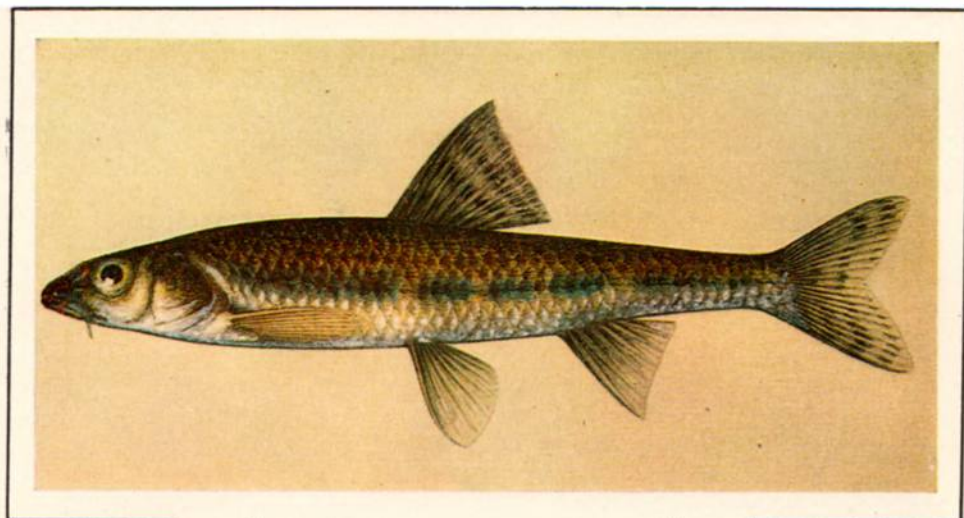


Рис. 48.

Gobio gobio gobio (L.), $L = 9,2$ см.

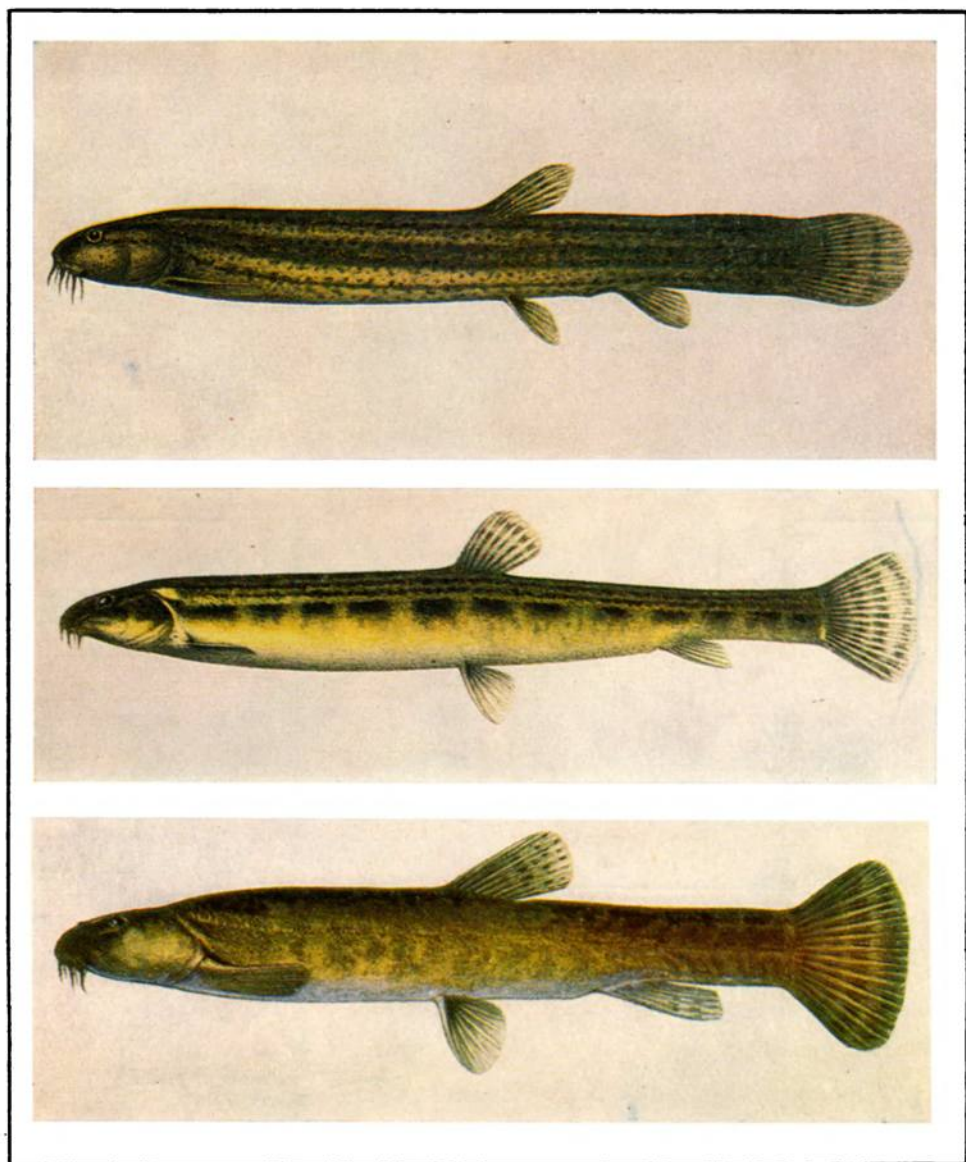
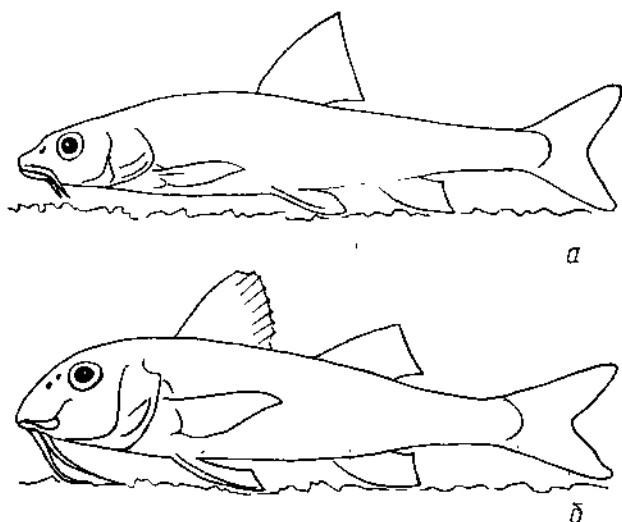


Рис. 49.

Бентосные Cobitidae: а — *Misgurnus fossilis* (L.), $L = 11,2$ см; б — *Cobitis taenia* L., $L = 10,7$ см; в — *Nemachilus barbatulus barbatulus barbatulus* (L.), $L = 11,0$ см.

Конвергентное сходство
бентосных рыб из отрядов
Cypriniformes (а — *Gobio*
gobio (L.)) и
Perciformes (б — *Mullus*
barbatus ponticus Essipov).



бу поток характеризуется слишком высокой начальной турбулентностью, создаются предпосылки к атрофии гидродинамической функции чешуйного покрова, поскольку в этих условиях существенное снижение уровня турбулентности в пограничном слое оказывается невозможным (см. главу IV).

Интересно сопоставить строение чешуйного покрова и общий эколого-морфологический облик пескаря и морской бентосной рыбы барабули (*Mullus barbatus* L.; Percoidae, Perciformes), представляющих собой пример большого конвергентного сходства. Как пескарь, так и барабуля обитают непосредственно у дна, на поверхности грунта, где и находят свою пищу. Они очень близки и по общему морфологическому облику (рис. 52).

Это конвергентное сходство не распространяется, однако, на строение чешуйного покрова; здесь мы видим принципиальные различия, состоящие в полном отсутствии ктеноидного аппарата и каких-либо иных рельефов, уравнивающих пограничным слоем, на поверхности чешуй, у пескаря и, напротив, сильном развитии ктеноидного аппарата у барабули. Особенности поверхностных рельефов чешуи у пескаря и барабули сформированы различиями в уровнях начальной турбулентности обтекающего их потока. В отличие от *Gobio gobio* (L.), филогенетически сложившегося как реофильная форма, в условиях высокой турбулентности речного потока, формирование *Mullus barbatus* L. проходило в спокойных придонных слоях морского шельфа. Поэтому ламинаризация пограничного слоя у *Mullus* не выходила за пределы возможности управления им со стороны организма, что привело к возникновению на чешуе ламинаризирующих структур (главы IV—V). В случае же *Gobio* — существенное снижение степени турбулентности в пограничном слое за счет каких-либо структур на чешуе оказалось невозможным, в связи с чем они и отсутствуют.

Более позднюю стадию атрофических изменений в чешуйном покрове можно видеть на примере бентосных представителей Cobitidae, таких, как щиповка (*Cobitis*), вьюн (*Misgurnus*) и голец (*Nemachilus*). У этих рыб чешуйный покров сложен из очень мелкой эластоидной чешуи, которая на спине и на брюхе в некоторых случаях совершенно отсутствует. Как видно из табл. 4 и 5, на боках тела у Cobitidae чешуя или слегка

налегающая, как у вьюна ($K_{d2} = 0,69$, $K_{\Sigma} = 0,56$) и щиповки ($K_{d2} = 0,70$, $K_{\Sigma} = 0,60$), или уже совершенно не налегающая, лежащая в коже отдельно одна от другой, как у гольца ($K_{d2} = 1,00$, $K_{\Sigma} = 1,00$). Такое состояние чешуйного покрова определяется прежде всего тем, что всем Cobitidae присуще использование различных убежищ и закапывание в грунт, что приводит к формированию у них угревидной (вьюн) или близкой к ней (щиповка, голец) формы тела, а это, в свою очередь, ведет к деградации чешуйного покрова и выражается в уменьшении степени налегания чешуи (рис. 50, 13—15). В наиболее развитой степени это явление выражено у гольца, чешуя которого, сохранившаяся только на боках тела, уже совершенно не налегает (рис. 50, 15).

Весь комплекс адаптаций, связанный с бентосным образом жизни, у Cobitidae значительно более развит, чем у Gobio. Плавучесть их заметно отрицательна, хвостовой плавник закругленный, рот нижний и окаймлен 3—5 парами усиков, глаза очень маленькие, расположены, особенно у вьюна, высоко (рис. 49).

Интересно отметить, что в окраске рассматриваемых представителей Cobitidae имеются особенности, явно сближающие ее с окраской Gobio gobio (L.), в частности наличие продольных полос, либо сплошных, как у Misgurnus, либо образованных отдельными вытянутыми по продольной оси темными пятнами, как у Cobitis (рис. 48, 49). Это сходство в окраске обусловлено обитанием всех рассматриваемых рыб в более или менее сходных условиях.

Таким образом, на примере Gobio мы видим начальный этап редукции гидродинамической и защитной функции чешуи и, соответственно, начальную стадию редукции чешуйного покрова, а на примере Cobitidae — более далеко зашедшие фазы этих процессов.

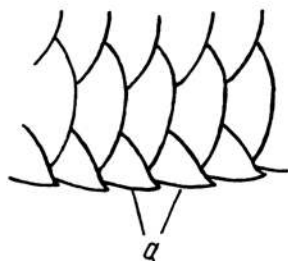
Г. Эволюция защитной функции эласмоидного чешуйного покрова в связи с использованием убежищ

Анализ строения чешуйного покрова у различных представителей Cyprinidae и Cobitidae показывает, что направление филогенетического развития защитной функции эласмоидного чешуйного покрова при переходе от эвектонных форм к бентосным может быть прямо противоположным в зависимости от способа маскировки и степени использования убежищ.

Если усиление экологических контактов с дном не предполагает лежания рыбы на грунте, закапывания в грунт и использования образуемых донным рельефом убежищ — разного рода нор, трещин, ниш и т. п., то сохраняется обычная, «рыбообразная» форма тела и происходит усиление защитной функции эласмоидного чешуйного покрова, его механической прочности, что выражается в уменьшении значений показателей K_d и K_{Σ} . Этому сопутствует сохранение латеральной сжатости, сравнительно большой относительной высоты тела и маскировки нектонного типа. Именно такое положение наблюдается у представителей рассмотренной выше группы бентонектонных Cyprinidae (см. табл. 1, 2).

Если же усиление экологических контактов с дном предполагает лежание рыбы на дне, закапывание в грунт и использование различных убежищ, образуемых донным рельефом, то неизбежно возникает бентосный тип маскировки, в связи с чем относительная высота тела уменьшается, а его ventральная поверхность расширяется и уплощается. В случае закапывания в грунт и использования убежищ тело обычно приоб-

Килевые чешуи (а) на брюшном киле *Sprattus sprattus phalericus* (Risso).



ретаает вытянутую, угревидную или близкую к ней форму, что облегчает проникновение в убежища и сопровождается возникновением движителя угревидного типа, когда все тело выполняет локомоторную работу. Экспериментально показано (Гринберг, 1950), что гибкость тела рыбы связана с величиной чешуи обратной зависимостью. В связи с этим у всех гибких, удлинённых, угревидных рыб чешуя относительно мелкая; в конечном счете этот процесс ведет к полному исчезновению чешуи (Алеев, 1963). Приобретая угревидную или близкую к ней форму тела и неизбежно теряя в связи с этим чешуйный покров, рыба получает при этом более надежную защиту в виде убежища. Этот процесс мы видим на примере бентосных *Cobitidae* (см. табл. 4, 5).

Таким образом, оба рассмотренные направления в развитии защитной функции эласмоидного чешуйного покрова при всей их морфологической противоположности всецело определяются экологией конкретных видов рыб и в конечном счете служат одной и той же цели, представляя собой элементы комплекса защитных приспособлений.

Д. Форма чешуи как функция многослойности чешуйного покрова

Анализируя пространственную структуру чешуйного покрова в зависимости от степени развития его защитной функции у различных Osteichthyes, нельзя не обратить внимания на то, что степень налегания чешуи

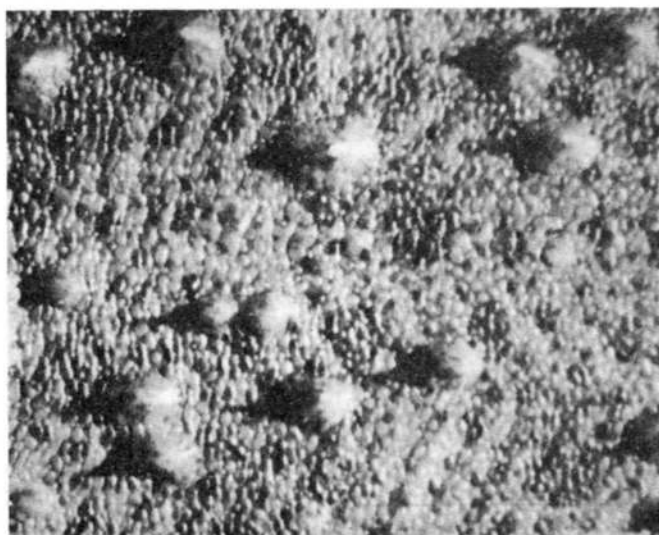


Рис. 54.

Костяные бляшки на коже *Scophthalmus maeoticus maeoticus* (Pall.).

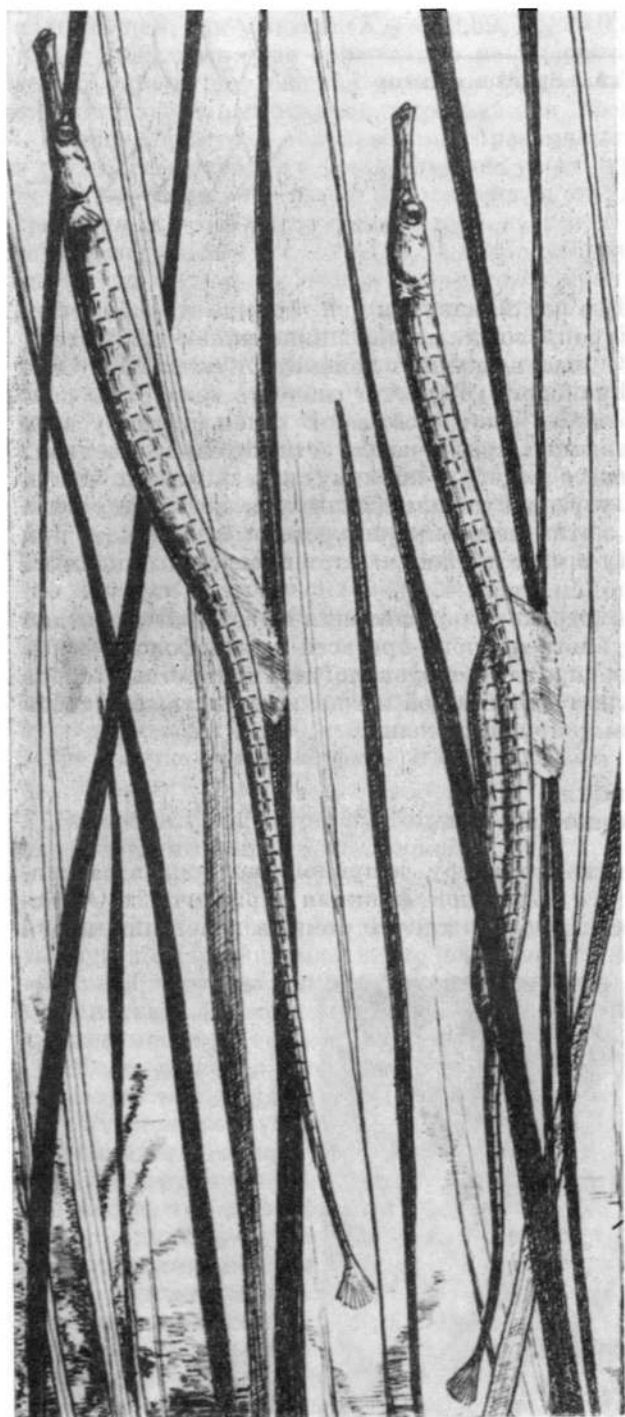


Рис. 55

Syngnathus nigrolineatus Eichw. среди листьев *Zostera*.

и ее форма находятся в коррелятивной связи. С особенной четкостью это прослеживается в исследованном нами ряду нектонных Сургинидае, в котором представлены рыбы с разной экологией и степенью развития защитной функции чешуйного покрова. По мере усиления защитной функции чешуйного покрова число слоев в нем у Сургинидае увеличивается от 2—3 у уклейки до 7 у линя (рис. 34, 36—46) и соответственно значения F_2 , характеризующие степень продольного удлинения чешуи, уменьшаются от 1,33 до 0,48 (см. табл. 1).

Аналогичная связь между степенью налегания чешуи и ее формой имеет место у бентосного пескаря, чешуйный покров которого состоит всего из 2—3 слоев (рис. 48) и $F_2 = 1,17$ (табл. 4), т. е. продольный диаметр чешуи относительно короткий. У щуки пятикратному налеганию чешуи (рис. 45) соответствует ее значительное продольное удлинение, характеризующееся значением $F_2 = 0,68$ (см. табл. 3). У представителей Собиtidae крайне незначительному налеганию чешуи или его полному отсутствию (рис. 50, 13—15) отвечает форма чешуи, близкая к кругу, при которой значение F_2 приближается к единице (см. табл. 4).

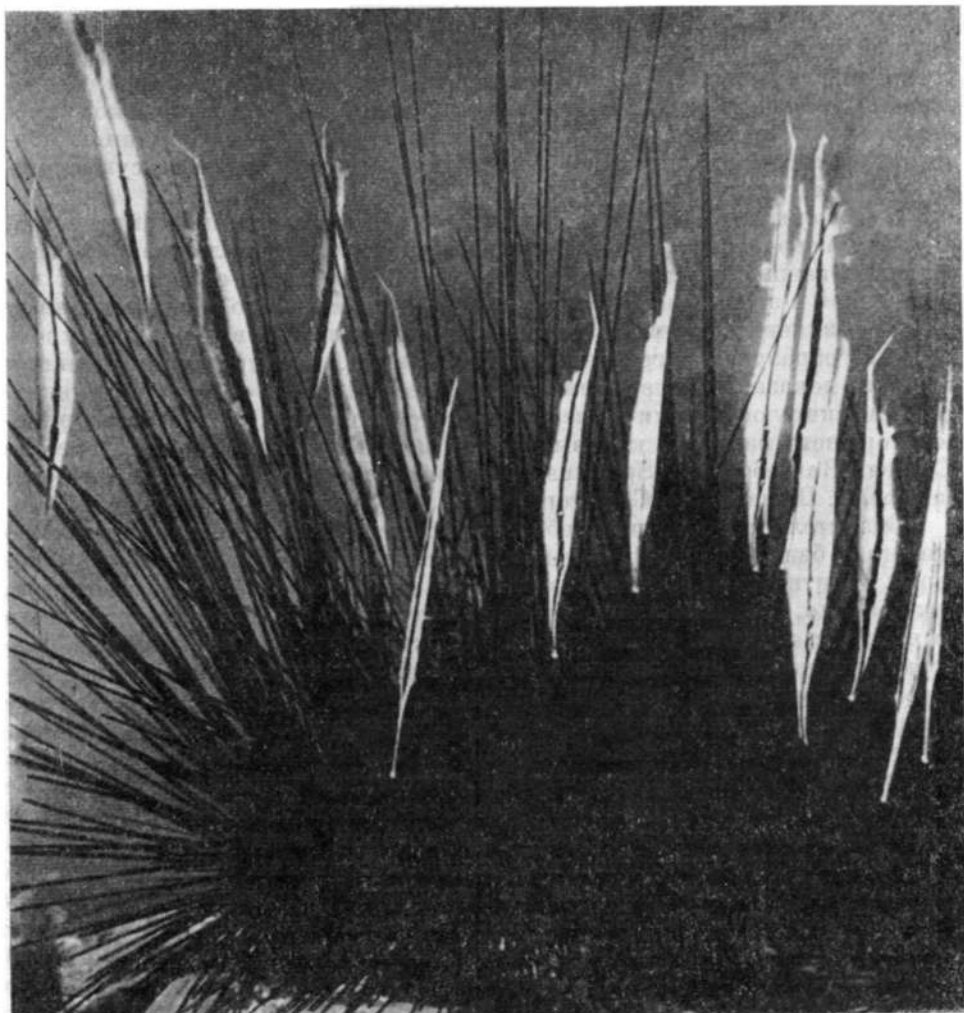


Рис. 56

Aeoliscus strigatus Günther среди игл морского ежа.

Закономерность, рассмотренная выше на примерах эласмоидного чешуйного покрова, оказывается справедливой и для космоидного чешуйного покрова. У исследованного нами *Neoceratodus* пятикратному перекрытию чешуи в покрове (см. рис. 24, б) соответствует очень удлиненная форма чешуи (см. рис. 24, а), характеризующаяся величиной $F_2 = 0,66$.

Из рис. 24, 34, 36—46 и 48 видно, что форма передней (обращенной к голове) кромки чешуи такова, что обеспечивает сохранение определенного числа слоев в чешуйном покрове.

На выемке передней кромки любой чешуи проектируются выпуклые задние свободные кромки двух предыдущих чешуй соседних продольных рядов.

3. Криптическая функция наружного скелета

Участие наружного скелета в создании полезного криптического эффекта у рыбообразных и рыб в целом довольно ограничено. Этот эффект обеспечивается в основном макроформой тела, степенью его оптической прозрачности и окраской. Более существенна криптическая функция наружного скелета у бентосных форм рыбообразных и рыб и менее существенна — у пелагических.

У нектонных рыб участие наружного скелета в создании криптического эффекта сводится только к обеспечению некоторых деталей макроформы, имеющих важное маскировочное значение. Едва ли не единственной существенной в этом смысле деталью, общей для большого числа нектонных рыб из различных групп, являются килевые чешуи на вентральной кромке тела, образующие гребень брюшного кила, маскировочная функция которого доказана экспериментально (Алеев, 1963) и состоит в ликвидации демаскирующей тени на вентральной стороне тела. В качестве примеров хорошего развития килевых чешуй можно указать многих Clupeidae (Clupea, Ramnogaster, Sprattus, Clupeonella, Alosa, Sardina, Sardinops, Sardinella, Ilisha и др.), Gasteropelecidae из Cyprinidae — Pelecus (рис. 53).

Значительно более разнообразны криптические функции наружного скелета у бентонектонных и нектобентосных рыбообразных и рыб, у которых криптический эффект, создаваемый макроформой тела, усиливается, как правило, поверхностным рельефом наружного скелета. Это имеет место во всех тех случаях, когда рельеф наружного скелета по линейным размерам слагающих его элементов сопоставим с размерами элементов окружающего подводного рельефа. Примерами этого могут служить, в частности, увеличенные плакоидные чешуи (кожные зубы) на коже многих бентосных скатов (*Raja radiata* Donovan, *R. hyperborea* Collett, *R. clavata* L., *Breviraja violacea* (Suvorov) и др.) и костяные бляшки на коже камбал семейства Bothidae (*Scophthalmus maeoticus maeoticus* (Pallas)), прекрасно имитирующие неровности грунта, на котором лежит рыба (рис. 54).

Аналогичную криптическую функцию, несомненно, выполняли разнообразные бугорчатые рельефы на панцирях Diplorhina (*Ganosteus*, *Runcosteus*, *Tartuosteus*, *Schizosteus*, *Astraspis*, *Ctenaspis* и т. п.), Monorhina (*Tuvaspis*, *Dartmuthia*, *Thyestes*, *Tannuaspis* и т. п.) и Placodermi (*Gyroplacosteus*, *Livosteus*, *Plourdosteus*, *Homostius*, *Coccosteus*, *Byssacanthus*, *Botriolepis*, *Asterolepis* и др.), усиливая криптический эффект, создаваемый макроформой тела (рис. 7, а; 11, б). Известное криптическое значение у представителей этих групп имели и другие формы поверхностных рельефов кожного скелета (рис. 4, 7, 10), расчленяя тело и тем самым маскируя его фактические контуры.

В некоторых случаях элементы кожного скелета имитируют детали растительного субстрата, как это имеет место у морских игл (*Syngnathidae*): границы между отдельными кольцами панциря иглы имитируют прожилки на листьях *Zostera*, среди которых так часто держатся эти рыбы (рис. 55).

Аналогичную криптическую функцию выполняет панцирь *Aeoliscus* (*Centriscidae*), подчеркивающий удлинненную и приостренную с переднего и заднего концов общую форму тела рыбы. Обычное положение *Aeoliscus* — вертикальное, головой или хвостом вниз (Herald, 1962; Klauswitz, 1963, и др.). Находясь в таком положении у дна, рыба имитирует элементы подводной растительности или иглы морских ежей, среди которых часто держится (рис. 56). Таким образом, в данном случае панцирь, как и у *Syngnathidae*, выполняет одновременно две функции — защитную и криптическую.

НАРУЖНЫЙ СКЕЛЕТ И ФУНКЦИЯ ЛОКОМОЦИИ

1. Общие замечания

Наличие наружного скелета, т. е. панцирного или чешуйного покровов, в той или иной мере влияет на поперечную сгибаемость тела животного, определяя тем самым возможность развития движителей осевого ундуляционного типа, что, как известно (Алеев, 1976), имеет важнейшее экологическое значение. В одних случаях развитие наружного скелета в филогенезе само по себе не связано с функцией локомоции и чаще всего определяется развитием различных защитных и криптических приспособлений (см. главу II), а влияние его непосредственно на локомоторные возможности животного представляет собой лишь вторичный, вынужденный эффект. В других случаях развитие наружного скелета направлено именно на обеспечение оптимальной локомоторной функции и некоторых косвенно связанных с локомоцией функций, состоящих в уменьшении гидродинамического сопротивления, встречаемого животным при плавании (см. главы IV—VI), тогда как защитная роль наружного скелета, напротив, сведена к минимуму или он вообще не имеет защитного значения. Во всех случаях наружный скелет, если он имеется, в той или иной мере ограничивает сгибаемость тела животного. Таким образом, одна из функций наружного скелета состоит в ограничении сгибаемости тела в целях приспособления его к определенному режиму локомоторных изгибаний.

Ограничительная функция наружного скелета с морфологической стороны обеспечивается несколькими путями.

Во-первых, ограничение сгибаемости тела происходит за счет *упругой деформации* элементов наружного скелета, в частности чешуй. Эта деформация при выполнении локомоторных изгибаний неизбежно требует дополнительной работы сгибающих тело мышц и, следовательно, дополнительных затрат энергии.

Во-вторых, ограничение сгибаемости тела определяется тем, что при черепицеобразном расположении элементов наружного скелета, как это имеет место в чешуйном покрове (особенно — эласмоидном), отдельные элементы (чешуи) во время локомоторных изгибаний животного постоянно трутся друг о друга, т. е. в чешуйном покрове при этом возникает *внутреннее трение*.

В-третьих, сгибаемость тела может уменьшаться за счет того, что отдельные элементы наружного скелета, если они расположены «впритык»,

при локомоторных изгибаниях тела упираются друг в друга своими краями. В этом случае в наружном скелете создается *жесткий упор*, однозначно ограничивающий сгибаемость тела, т. е. позволяющий ему согнуться только до определенного предела.

В-четвертых, уменьшение сгибаемости тела может определяться фактом *консолидации наружного скелета в монолитный панцирь*, как у Heterostraci, Antiarchi или Ostracodontidae, либо в панцирь, сложенный из многих, подвижно сочлененных, но относительно очень крупных элементов, по размерам сопоставимых с размерами тела животного, как у Arthrodira.

Все эти четыре фактора ограничения сгибаемости тела в той или иной мере всегда сочетаются и проявляются в виде некоторого суммарного эффекта, который и контролирует фактическую сгибаемость тела. Развитие наружного скелета в филогенезе и онтогенезе, как мы уже видели в главах I и II, может определяться не только этой ограничительной функцией, непосредственно влияющей на локомоцию, но прежде всего — комплексом защитных и криптических функций (см. главу II), а также теми функциями, которые направлены на уменьшение возникающего при плавании гидродинамического сопротивления (см. главы IV—VI). Тем не менее, развитие наружного скелета во всех случаях влияет и на локомоторную функцию, в значительной мере определяя возможности развития движителей, особенно движителей осевого ундуляционного типа.

Влияние наружного скелета на сгибаемость тела животного неизбежно сохраняется и в том случае, если он развит очень слабо, когда, например, в коже имеются лишь отдельные, не налегающие друг на друга и не соприкасающиеся друг с другом элементы, поскольку и в этом случае имеет место факт деформации этих элементов при изгибании тела животного.

Функция наружного скелета как ограничителя сгибаемости тела для рыбообразных и рыб отмечена рядом исследователей (Гринберг, 1950; Барсуков, 1960; Алеев, 1963, 1976; Яковлев, 1966; Кудряшов, Барсуков, 1967а, 1967б, и др.), указавших на связь ее с локомоцией. Ниже эта функция наружного скелета рассматривается в плане отмеченных выше четырех аспектов.

2. Упругая деформация наружного скелета

Наиболее общая причина уменьшения сгибаемости тела за счет присутствия наружного скелета заключается в том, что при изгибаниях тела неизбежно происходит упругая деформация тех или иных элементов панцирного или чешуйного покровов. Эта деформация приводит к тому, что процесс сгибания тела животного при выполнении локомоторных движений и маневрирования затрудняется, поскольку на деформацию элементов наружного скелета расходуется некоторая дополнительная сила. Поэтому, чем толще элементы панциря или чешуи и чем менее они гибки, тем в большей мере затруднены локомоторные изгибания тела животного.

Любые элементы панциря или чешуйного покрова функционируют как элементы упругости тем активнее, чем больше их длина по направлению продольной оси животного. Возможно, именно с развитием упругостной функции чешуйного покрова связано возникновение продольно вытянутых, ланцетовидных и игловидных форм чешуи у некоторых быстрых нектонных рыб, в частности у некоторых представителей Carangidae (*Chorinemus toloparach* (Rüpp.), *Chorinemus lysan* (Forsk.) и др.) и Isti-

ophoridae (Istiophorus) (см. рис. 21, а. б). Не создавая дополнительного трения в наружном скелете, такие удлиненные чешуи максимально эффективно работают как ограничители сгибаемости.

Интересно отметить, что у *Istiophorus* прогрессивное развитие упругостной функции чешуйного покрова, выразившееся в формировании очень удлиненных, заостренно-ланцетовидных, почти игловидных чешуй, сочетается с развитием специального механизма ограничения сгибаемости тела на основе позвоночного столба. Невральные и гемальные зигапофизы позвонков удлиняются, расширяются и зигапофизы каждого предыдущего позвонка охватывают зигапофизы последующего, полностью ликвидируя подвижность межпозвонковых связей. При этом подвижность позвоночного столба обеспечивается только за счет гибкости самих зигапофизов (Алеев, 1976).

Затрудняя сгибание тела животного, упругие элементы панцирного чешуйного покрова в то же время облегчают разгибание тела, поскольку любой деформированный элемент наружного скелета после снятия деформирующей силы благодаря своей упругости стремится к распрямлению. За счет этого интенсивность мышечной работы при разгибании любого данного участка тела всегда меньше, чем при его сгибании. Отсюда возникает возможность увеличения частоты работы движителя, а следовательно, и скорости плавания рыбы.

3. Внутреннее трение в наружном скелете

В чешуйном покрове, сложенном из чешуй, налегающих друг на друга подобно черепице, при локомоторных изгибаниях рыбы чешуи неизбежно трутся друг о друга, за счет чего любые изгибания тела, в том числе и локомоторные, всегда в той или иной мере затрудняются. Это внутреннее трение имеет место и в чешуйном покрове, образованном чешуей, не налегающей друг на друга. В этом случае чешуи, не контактирующие с другими чешуями, при изгибании тела трутся о растягивающиеся мягкие ткани, среди которых они находятся. Однако это трение много слабее, чем в покрове, образованном налегающей чешуей, где площади соприкасающихся трущихся поверхностей значительно больше.

Внутреннее трение в чешуйном покрове в значительной мере ослабляется наличием эпителиальной прослойки между чешуями. Однако и в строении самой чешуи в ряде случаев имеются приспособления, направленные на уменьшение этого трения. К числу таких приспособлений следует отнести ребристый рельеф на верхней поверхности закрытой части чешуи, образуемый валиками склеритов, усиливающий сцепление поверхности чешуи с покрывающим ее эпителием. У всех рыб на закрытой части чешуи склериты, при любой их конфигурации, располагаются в целом перпендикулярно продольной оси рыбы (рис. 20, 34, 36—46, 48, 65—67, 70, 72, 74, 75, 82), т. е. перпендикулярно направлению продольного сдвига чешуй относительно друг друга, который постоянно имеет место при локомоторных изгибаниях тела рыбы.

Поперечный ребристый рельеф усиливает сцепление покрывающего чешую эпителия с костной пластиной чешуи, предотвращая, в процессе локомоторных изгибаний тела, его сдвиг при трении верхней поверхности чешуи о нижнюю поверхность налегающей на нее другой чешуи.

Усилению сцепления поверхности закрытой части чешуи с покрывающим ее эпителием способствуют, по нашему мнению, имеющиеся на этой поверхности мельчайшие шипики, обнаруженные (Бурдак, 1973б), в

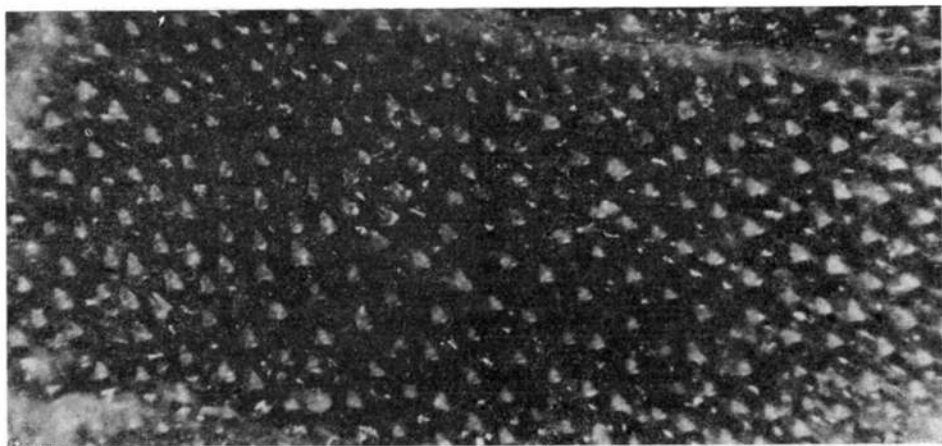


Рис. 57

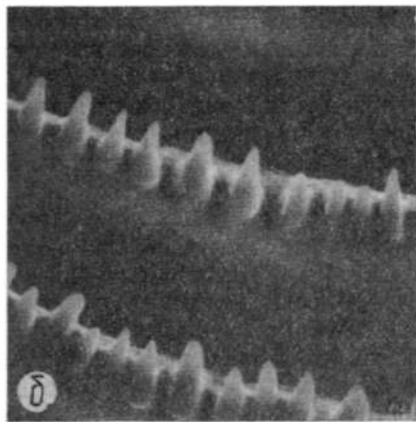
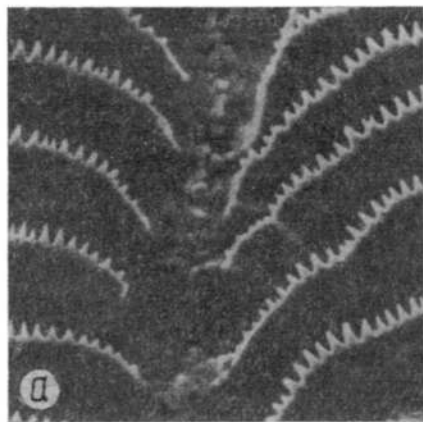
Конические шипики на поверхности закрытой части чешуи *Protopterus aethiopicus* Heckel. $\times 60$, $L_a = 51,0$ см.

частности, на космоидной чешуе *Protopterus aethiopicus* Heckel, и усиливающие шероховатость рельефа. Однотипные беспорядочно разбросанные низкие конические шипики покрывают всю верхнюю поверхность закрытой части чешуи *Protopterus* и имеют высоту около 200—300 мкм (рис. 57). 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 шипиков, может способствовать сохранению между чешуями прослоек из слизи, что имеет важное значение для стабилизации водного обмена организма.

Аналогичный в принципе рельеф из конических шипиков обнаружен

Рис. 58

Шипики на поверхности закрытой части чешуи *Tilapia mossambica* (Peters): а — $\times 640$, б — $\times 2100$. По Lanzing, Higginbotham, 1974.



(Lanzing, Higginbotham, 1974) на верхней поверхности закрытой части эластичной чешуи *Tilapia mossambica* (Peters) (Cichlidae, Perciformes). Однако у *Tilapia* высота зубчиков на два порядка меньше, чем у *Prototegus*, и составляет 2—3 мкм, причем шипики сидят на валиках склеритов и поэтому располагаются правильными концентрическими рядами (рис. 58). Расположение зубчиков на валиках склеритов указывает на их функцию как элементов, усиливающих сцепление поверхности чешуи с эпителием.

Механизм сцепления поверхности чешуи с выстилающим его эпителием в принципе подобен аналогичному механизму в коже *Cetacea*, который служит для усиления сцепления дермы с лежащим на нем эпидермисом. Как известно (Соколов, 1955), у *Cetacea* прочное сцепление дермы с эпидермисом обеспечивается специальными дермальными сосочками, входящими в ячеи нижнего слоя эпидермиса, что предотвращает его сдвиг от трения контактирующего с ним обтекающего потока.

Поскольку характер поверхности закрытой части чешуи определяющим образом влияет на величину внутреннего трения в чешуйном покрове, комплекс приспособлений, направленный на уменьшение этого трения, неизбежно должен включать в себя и рельефы, имеющиеся на закрытой части чешуи.

4. Явления жесткого упора в наружном скелете

Панцирный покров, состоящий из отдельных элементов, расположенных «впритык», всегда является ограничителем сгибаемости, поскольку эти элементы при изгибании тела рыбы в дугу с определенным радиусом неизбежно упираются друг в друга. Чем толще элементы панциря и чем менее они гибки, тем в меньшей степени они могут деформироваться и тем более жесткими оказываются создаваемые ими пределы в изгибании тела. Классическими примерами таких предельных случаев жесткого лимитирования сгибаемости тела могут служить шарнирное шейное соединение головной и туловищной частей панциря у всех *Placodermi* (см. рис. 9, 22), которое допускает лишь очень незначительную подвижность названных структур относительно друг друга, а также — соединение проксимального и дистального отделов «бронированного» панцирем грудного плавника у *Asterolepidiformes* (*Antiarchi*) (см. рис. 9).

Среди панцирных *Diplorhina* и *Monorhina* явления жесткого упора в наружном скелете, несомненно, имели самое существенное значение у таких форм, как *Thelodus* (см. рис. 1, а, б) или *Tesseraspidae* (см. рис. 3), панцирь которых состоял из отдельных, несросшихся элементов, расположенных «впритык» и при изгибании животного не налегавших друг на друга.

Явление жесткого упора играет существенную роль при изгибаниях тела в случае примитивной ганойдной чешуи *Acanthodei*, коронка которой поддерживается очень мощной, широкой шейкой (см. рис. 12). В таком чешуйном покрове при изгибаниях тела рыбы чешуя только в незначительной мере могла скользить по элементам последующей чешуи и уже при изгибании тела на небольшие углы отдельные чешуи должны были упираться друг в друга.

Это в значительной мере справедливо и для плакоидной чешуи *Chondrichthyes*, однако у современных пелагических акул шейка, поддерживающая коронку чешуи, сравнительно тонкая (см. рис. 13, 14) и коронка при изгибании рыбы имеет возможность в некоторой мере надвигаться на коронку последующей чешуи, что мы и наблюдали, сгибая мертвые

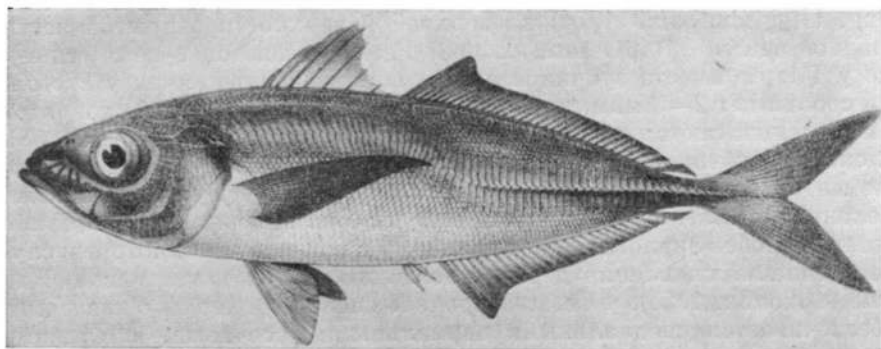


Рис. 59

Trachurus trachurus trachurus (L.). Длина рыбы до конца средних лучей хвостового плавника 32,7 см. Хорошо видны килеватые латеральные щитки на задней части тела (по Алееву, 1957).

экземпляры *Prionace glauca* (L.) (абсолютная длина $L_a = 180$ см) и *Sphyrna zygaena* (L.) ($L_a = 125$ см). Явление жесткого упора в чешуйном покрове у этих акул возникает только в случае сильного изгибания тела, при котором коронки чешуй упираются друг в друга.

Значительно уменьшается явление жесткого упора в чешуйном покрове *Sarcopterygii*, сложенном из черепицеvidно налегающих плоских чешуй (см. рис. 16, 17, 24). Несмотря на большую толщину и малую гибкость, эти чешуи при изгибании рыбы способны свободно скользить друг по другу, уже не создавая упора, что мы наблюдали у *Neoceratodus forsteri* (Krefft) и *Protopterus aethiopicus* Heckel.

Жесткий упор имеет место в чешуйных покровах примитивных *Actinopterygii* — *Palaeonisci*, *Chondrostei*, *Polypteri* и *Holostei*. Их чешуйные покровы состоят преимущественно из грубых, сравнительно мало налегающих чешуй, чаще всего ганоидного типа (см. рис. 19).

У исследованных нами *Polypterus senegalensis* Cuv., *P. bichir* Goffr., *Calamoichthys calabaricus* Smith, *Lepisosteus osseus* (L.) и *Amia calva* L. чешуя еще в значительной мере расположена «впритык» и явно затрудняет изгибания тела.

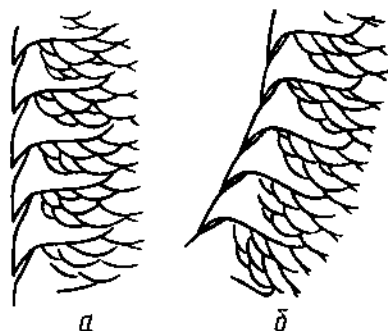
Типичный эласмоидный чешуйный покров высших *Actinopterygii* — *Teleostei* уже совершенно не создает жесткого упора даже при сильных изгибаниях рыбы. Из представителей *Teleostei* жесткий упор возникает только у панцирных форм, панцирь которых сложен из отдельных, нерасщепленных элементов, как у *Gasterosteidae* (см. рис. 26, б, в), *Doradidae*, *Callichthyidae* (рис. 27, а), *Loricariidae*, *Agonidae* (рис. 27, з), *Indostomidae* и *Syngnathidae* (рис. 28, в; 55).

Таким образом, в ходе эволюции рыбообразных и рыб явления жесткого упора в наружном скелете прогрессивно ослабевают и становятся все более редкими, совершенно исчезая в типичном эласмоидном чешуйном покрове высших *Actinopterygii*.

В некоторых случаях в наружном скелете развиваются приспособления, выполняющие функцию ограничителей сгибаемости тела. Среди современных *Osteichthyes* классическим примером этого являются представители сем. *Carangidae* (Perciformes), у которых вдоль основной туловищной ветви боковой линии на всем ее протяжении (у *Trachurus*) или только

Действие латеральных килевых щитков у *Sarangidae*:

a — при прямом; *b* — при согнутом до предела теле. По Алееву, 1963.



в хвостовой части (у большинства родов) имеются горизонтальные кили, сложенные шиловатыми щитками (рис. 59), вершины которых при изгибании тела упираются друг в друга обращенными назад шипами и препятствуют изгибанию тела более чем на определенный угол (Алеев, 1963), как это видно из рис. 60.

Количественная оценка степени развития ограничительной функции шиловатых латеральных щитков *Sarangidae* до настоящего времени не была сделана. Между тем она интересна в плане нашего исследования как одна из форм оценки развития функции наружного скелета, связанной с локомоцией, а именно — с работой осевого ундуляционного движителя. Для решения этой задачи мы использовали ранее разработанный метод (Алеев, 1963) количественной оценки поперечной сгибаемости тела рыбы по формуле:

$$E_n = \frac{(0,2L - d_n)}{\sum_{i=1}^5 (0,2L - d_i)}, \quad (6)$$

где E_n — поперечная сгибаемость рыбы, L — длина тела до конца позвоночного столба, d_n — хорда дуги, ограниченной концами элементарного участка тела рыбы при изгибании тела, n — номер исследуемого участка тела при $n = 5$.

В качестве объекта исследования была взята атлантическая ставрида (*Trachurus trachurus trachurus* (L)) длиной $L = 28,8$ см. Определив поперечную сгибаемость тела в плоскости локомоторных изгибаний у нормальной рыбы с неповрежденными ограничительными латеральными килевыми щитками и у той же рыбы, но с удаленными щитками, мы получили две кривые распределения $E_n = f(L)$, соответствующие этим двум случаям (табл. 6, рис. 61). Как видно из табл. 6 и рис. 61, при удалении ограничительных щитков распределение латеральной сгибаемости тела

Таблица 6

Величины поперечной латеральной сгибаемости тела (E_n) у *Trachurus trachurus trachurus* (L), длиной до конца позвоночного столба $L = 28,8$ см

Объект	Номер участка тела				
	1	2	3	4	5
Нормальная рыба	0,00	0,05	0,23	0,42	0,30
Та же рыба после снятия латеральных щитков	0,00	0,05	0,20	0,40	0,35

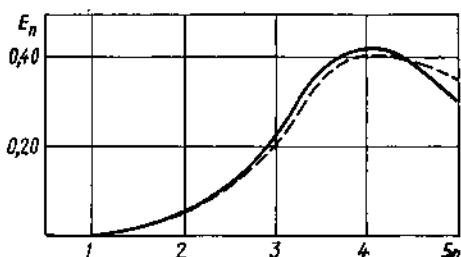


Рис. 61

Функция $E_n = f(n)$ для *Trachurus trachurus* (L.) Сплошная линия — рыба со щитками, пунктирная — после удаления щитков. $l = 28,8$ см, n — номера участков тела.

заметно изменяется за счет увеличения гибкости его последнего, пятого участка, т. е. латеральные щитки уменьшают сгибаемость на пятом участке тела. Увеличение сгибаемости тела именно на пятом элементарном участке объясняется особенностями строения латеральных щитков ставриды. В передней части тела щитки более мелкие, а главное — более плоские, почти лишенные килей. По направлению от переднего конца тела к заднему они постепенно увеличиваются и кили на них делаются более мощными и высокими, достигая своего максимума примерно на передней трети пятого элементарного участка тела (см. рис. 59). В соответствии с этим ограничительная функция латеральных щитков на пятом участке тела выражена наиболее сильно. Поэтому при удалении щитков с тела рыбы наиболее заметно изменяется сгибаемость именно на пятом участке.

Плавание с большими скоростями требует относительно пониженной гибкости тела рыбы, особенно на его самом заднем участке (Алеев, 1963, 1976). У представителей *Carangidae* — быстрых пелагических рыб, в частности ставриды, это достигается за счет развития специальных форм наружного скелета в виде латеральных щитков, которые особенно сильно развиты на пятом участке тела.

Таким образом, эксперимент с удалением латеральных щитков показывает роль наружного скелета как фактора, регулирующего поперечную сгибаемость тела и определяющего степень концентрации локомоторной функции в задней части тела, что представляет собой один из характерных элементов комплекса нектонных приспособлений.

Ограничительная функция латеральных килевых щитков, находящихся на хвостовом стебле, показанная для *Carangidae*, имеет место и у некоторых других рыб, для которых она до настоящего времени не была отмечена. Так, например, такие же латеральные кили на хвостовом стебле, сложенные из килеватых щитков, имеются у некоторых представителей *Gasterosteidae*, в частности колюшек: *Gasterosteus aculeatus* L. и *Pungitius platygaster* (Kessl.). По своей экологии колюшка — подвижный мелкий хищник, питающийся разнообразными подвижными объектами. Судя по нашим наблюдениям, колюшки способны развивать значительные, для своей небольшой длины, бросковые скорости. Так, для *Gasterosteus aculeatus* L. при длине (L_0) 7–8 см эти скорости составляют примерно 1 м/с, а для *Pungitius pungitius* (L.) при длине 5–6 см — примерно 0,7 м/с. Поэтому колюшки, как и ставрида, среди рыб своего размера должны быть отнесены к числу более или менее быстрых пловцов.

Интересно отметить, что хвостовой стебель у представителей этих двух семейств очень утончен и сжат дорсовентрально, что свойственно многим быстрым рыбам. Кроме того, у представителей *Carangidae* и *Gasterosteidae* аналогичное строение и расположение имеют второй спинной и анальный плавники (рис. 26, а — в; 59; 62).

Степень развития латеральных килевых щитков как среди *Carangi-*

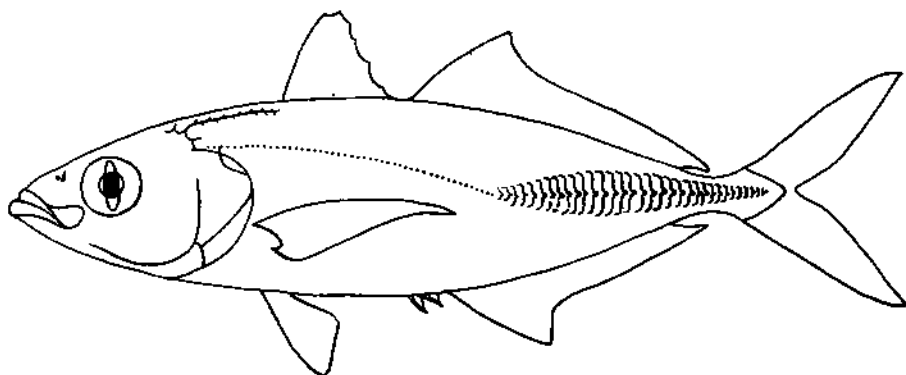


Рис. 62

Selar crumenophthalmus (Bloch.) $L = 19,7$ см. По Алееву, 1957.

dae, так и среди Gasterosteidae сильно варьирует. Среди тех и других есть формы с одинаковым развитием и топографией латеральных щитков. Слабое развитие их имеет место, например у *Pungitius pungitius* (L.) (рис. 26, а) и представителей таких родов Carangidae, как *Caranx*, *Decapterus* или *Selar* (рис. 62). Более сильное развитие щитков мы видим у *Gasterosteus* (рис. 26, в) и *Trachurus* (рис. 59).

Рассмотренные выше примеры показывают, что функция наружного скелета как ограничителя сгибаемости тела в общем комплексе приспособлений, связанных с локомоцией, играет важную роль. Подобная функция имеет место и у рыб с нормально развитым (налегающим) или частично редуцированным эласмоидным чешуйным покровом.

5. Консолидация наружного скелета в монолитный панцирь

На участках тела, покрытых монолитным панцирем, поперечная сгибаемость животного сведена к нулю, и соответственно локомоторная функция этих участков тела полностью атрофирована. В связи с этим, осевой ундуляционной движитель при наличии монолитного панциря в той или иной мере всегда регрессирует. Распределение локомоторной функции по продольной оси тела в этих случаях всецело определяется наличием панциря, поскольку в качестве движителя работают только те отделы тела, которые не закрыты им. Поскольку у рыбообразных и рыб монолитный панцирь, если он имеется, закрывает всегда переднюю часть тела, локомоторная функция осевого ундуляционного движителя концентрируется в заднем отделе тела. Такое положение имеет место у *Heterostraci* (см. рис. 2), и некоторых *Osteostraci* (*Tremataspidae*) (см. рис. 7, б); у *Antiarchi* (см. рис. 9); из *Actinopterygii* — у *Aracanidae*, *Ostraciontidae* (см. рис. 26, в) и *Pegasiformes* (см. рис. 27, в).

У ранних, примитивных групп рыбообразных и рыб при наличии монолитного панциря сохранялся осевой ундуляционный движитель, хотя его функциональные возможности были в той или иной мере ограничены малой сгибаемостью тела. При этом, в связи с примитивностью и малой функционально-морфологической пластичностью всех плавников, а иногда и в связи с отсутствием большинства из них, кроме хвостового (как у *Heterostraci*, рис. 2), не возникали никакие другие движители, кроме осевого

ундуляционного. Такое положение сохраняется у всех Heterostraci, Tremataspidae и Antiarchi, имеющих монолитный панцирь. Напротив, у Actinopterygii с монолитным панцирем осевой ундуляционный движитель всегда дополняется периферийным ундуляционным или весельным, примером чего могут служить представители Aracnidae и Ostraciontidae.

У Actinopterygii панцирь во многих случаях не является монолитным, поскольку сложен из подвижно соединенных элементов, но при этом закрывает все тело или его большую часть, до такой степени уменьшая его поперечную сгибаемость, что развитие осевого ундуляционного движителя становится уже полностью невозможным, хотя тело еще и сохраняет некоторую гибкость и может изгибаться, например, при выполнении рыбой маневров. В этом случае развиваются движители весельного типа или периферийные ундуляционные. Это можно видеть на примерах Centriscidae, Indostomidae, Solenostomidae, Syngnathidae и т. п. (см. рис. 28).

Таким образом, развитие монолитного панциря всегда приводит к деградации, а в наиболее крайних случаях — к полной атрофии наиболее характерного для всех рыбообразных и рыб движителя осевого ундуляционного типа.

6. Локомоторная функция наружного скелета в эволюции рыбообразных и рыб

В историческом развитии рыбообразных и рыб ограничительная функция наружного скелета, влияющая на характер локомоции, принципиально видоизменяется по своему содержанию.

У ранних нектобентосных форм, таких, как Heterostraci и Antiarchi, ограничение латеральной сгибаемости тела является побочным результатом развития защитной функции наружного скелета. Обладатели тяжелого защитного панциря, подобные представителям названных выше групп, не имели возможности избежать влияния наружного скелета на функционально-морфологические характеристики осевого ундуляционного движителя: панцирь неизбежно сводит к нулю локомоторную функцию передней части тела. Это ограничивало возможности развития осевого ундуляционного движителя, но одновременно создавало значительные преимущества в смысле броневого защиты, а во многих случаях — и маскировки, что для нектобентосного существа имеет важнейшее экологическое значение. Поэтому ограничение возможности локомоторного аппарата компенсировалось теми преимуществами, которые возникали на основе развития броневого защиты, т. е. при нектобентосном образе жизни усиление мощности наружного скелета оказывалось бесспорно целесообразным.

Аналогичные соотношения в развитии защитной и локомоторной функций имеют место и у представителей современных бентонектонных и бентопланктонных групп Osteichthyes, таких, как Ostraciontidae и Syngnathidae. У них также имеется более или менее выраженная деградация осевого ундуляционного движителя (Ostraciontidae) или его полное разрушение (Syngnathidae), экологически компенсированное усилением броневого защиты. Осевой ундуляционный движитель в этих случаях заменяется, как известно (Алеев, 1963, 1976), движителями других типов — периферийным ундуляционным или весельным.

Развитие сплошного панциря, закрывающего переднюю часть тела, не только ограничивает функциональные возможности осевого ундуля-

ционного движителя, но и влияет в той или иной мере на функционально-морфологические характеристики движителей других типов — периферийного ундуляционного и весельного.

В случае периферийного ундуляционного движителя это влияние чаще всего заключается в укорочении оснований ундулирующих плавников, что позволяет уменьшить отверстия в панцире, через которые выступают эти плавники. Примером этого может служить спинной плавник *Hirrosamprinae* (см. рис. 28, *в*), имеющий вид веера с коротким основанием. Столь же четко эта особенность видна и на примере спинного и анального плавников *Ostraciontidae*, у которых названные плавники образуют единую ундуляционную систему (рис. 26, *д*). Наряду с этим в ряде случаев наблюдается некоторое перемещение оснований ундулирующих плавников назад, за пределы панциря, где они уже не мешают усилению броневого защиты. Это можно видеть отчасти на примере тех же *Ostraciontidae*, анальный плавник которых находится практически за пределами панциря. В наиболее развитой форме этот процесс сдвига ундулирующих плавников за пределы панциря выражен у *Centriscidae*, у которых спинной плавник перемещен уже на заднюю точку тела и занимает терминальное положение, а ось тела с хвостовым плавником отогнута вниз (см. рис. 28, *а*).

В случае движителя весельного типа развитие монолитного панциря на передней части тела, как правило, приводит к сужению основания грудного плавника, в результате чего плавник обычно становится подобен вееру. Примером этого могут служить уже упомянутые *Ostraciontidae* (см. рис. 26, *д*). В некоторых случаях плавник сохраняет широкое основание, а в панцире образуется более или менее длинная щель, соответствующая линии основания. Такие длинные щели в головогрудном панцире можно видеть, в частности, у некоторых *Arthrodira* из отряда *Pachiosteiformes* (*Dunkleosteus*) (см. рис. 22, *в*).

Таким образом, при наличии хорошо развитого монолитного панциря, закрывающего переднюю часть тела, имеют место грудные плавники как стенобазального, так и эврибазального типов. Это показывает, что прогрессивное развитие монолитного панциря на передней части тела не предопределяет единой тенденции в отношении развития общего плана строения грудных плавников, хотя оптимизация панцирной защиты в какой-то мере всегда лимитирует функционально-морфологическую вариабельность грудного плавника. Следовательно, в ходе филогенеза в различных группах рыбообразных и рыб возникали самые различные соотношения панциря с грудными плавниками, в целом всегда оптимальные при тех или иных конкретных экологических особенностях отдельных видов и групп животных.

Во всех перечисленных случаях, наружный скелет выполняет важную защитную функцию, т. е. когда имеется хорошо развитый защитный панцирь, интересы развития движителя оказываются в подчиненном положении. Это имеет место обычно у нектобентосных животных (*Heterostraci*, *Osteostraci*, *Antiarchi*, примитивные *Arthrodira* с длинным панцирем и дорсовентрально сжатым телом) и реже — у бентонектонных (*Ostraciontidae*) и бентопланктонных (*Syngnathidae*). В этом случае наружный скелет оказывает явно лимитирующее воздействие на развитие движителя, которое компенсируется приобретением броневого защиты.

Прямо противоположные соотношения наружного скелета и локомоторной функции характерны для представителей более поздних нектонных групп рыб, у которых защитная функция наружного скелета практически

полностью отсутствует. В этом случае филогенетическое развитие кожного скелета определяется особенностями и степенью развития движителя и идет по двум направлениям. Во-первых — по линии обеспечения гибкости тела, оптимальной для выполнения им локомоторной функции, во-вторых — по линии развития приспособлений, управляющих течением в пограничном слое с целью уменьшения гидродинамического сопротивления (см. главу IV).

Таким образом, у нектеров, в отличие от ненектонных форм, наружный скелет не только не лимитирует развития движителя, но, напротив, становится одним из необходимых элементов локомоторного комплекса. В этом отношении следует подчеркнуть упругостную функцию наружного скелета, направленную на оптимизацию упругостных свойств туловища рыбы как движителя. Эта функция наружного скелета филогенетически является молодой и характерна прежде всего для нектонных форм рыб. Ее развитие у эунектонных рыб определяет размеры, форму и толщину элементов наружного скелета — чешуй, а также стереометрическую структуру чешуйного покрова — степень налегания чешуй друг на друга и соотношение их закрытых и открытых полей.

Упругостная функция наружного скелета у нектонных рыб в значительной мере определяет основные параметры осевого ундуляционного движителя. Поэтому развитие наружного скелета в филогенезе тесно связано с приспособлением рыб к определенному режиму поступательного движения.

С увеличением скоростей плавания у эунектонных рыб чешуйный покров закономерно видоизменяется, становясь все более тонким и гибким, что всегда соответствует прогрессивному развитию типичного scombroидного движителя. В конечном итоге, у наиболее быстрых рыб, таких как Scombridae и Xiphiidae, чешуйный покров в значительной мере редуцируется (многие тунцы, в частности *Euthynnus* и *Auxis*) или вообще исчезает (*Xiphias*), что имеет свои преимущества в отношении снижения общего гидродинамического сопротивления и рассматривается детальнее в главе V. При этом функция регулирования упругости туловища рыбы, как движителя, полностью переходит к костно-мышечному аппарату.

Столь же закономерно чешуйный покров и его упругостная функция деградируют в процессе прогрессивного развития типичного угревидного движителя. У рыб с угревидным телом чешуйный покров, как правило, значительно редуцирован или вообще отсутствует.

ГЛАВА IV

НАРУЖНЫЙ СКЕЛЕТ КАК ПРИСПОСОБЛЕНИЕ ДЛЯ УПРАВЛЕНИЯ ТЕЧЕНИЕМ В ПОГРАНИЧНОМ СЛОЕ

1. Общие замечания

Важнейшей функцией наружного скелета нектонных рыбообразных и рыб является управление течением в пограничном слое, что определенным образом влияет на величину гидродинамического сопротивления, встречаемого животным при плавании и, следовательно, на весь энергетический баланс организма. Будучи расположенным на поверхности тела животного и определяя общую форму ее микрорельефа, наружный скелет, представленный панцирным или чешуйным покровом, не может не оказывать прямого влияния на характер течения в пограничном слое и отсюда — на всю картину обтекания. В соответствии с этим у всех нектонных животных наружный скелет, если он имеется, приспособлен к выполнению определенных гидродинамических функций, направленных на целесообразное управление пограничным слоем. Значительно слабее развита или вообще отсутствует эта функция у ненектонных форм гидробионтов, что объясняется их меньшей подвижностью. Однако у бентосных рыбообразных и рыб гидродинамическая функция наружного скелета в филогенезе в ходе приспособления к более подвижному, нектонному образу жизни появляется очень рано, уже на нектобентосной стадии, что свидетельствует о ее важнейшем биоэнергетическом значении для организма.

Чем подвижнее животное, тем большая доля энергии в общем энергетическом балансе организма тратится на движение и тем актуальнее становится необходимость экономии расходуемой на движение энергии. У наиболее подвижных эунектонных форм эта проблема приобретает определяющее значение, контролируя все важнейшие жизненные функции. В связи с этим изучение гидродинамической функции наружного скелета представляет большой теоретический интерес в плане проблем функциональной морфологии, эволюции и система ики различных групп плавающих животных.

Влияние чешуйного покрова рыб на характер течения в пограничном слое рассматривалось рядом исследователей (Барсуков, 1960; Walters, 1962, 1963; Алеев, 1963, 1976; Wahlert, Wahlert, 1964; Кудряшов, Барсуков, 1967а, б; Кудряшов, 1969; Чернышов, Заец, 1970, 1971, 1974; Чернышов, Коваль, 1974; Bone, 1972; Заец, 1972, 1973а, б, 1974, 1975; Коваль, 1972, 1973, 1974, и др.). В большинстве работ высказываются лишь те или иные предположения о возможности влияния чешуйного покрова на

пограничный слой, причем построения авторов касаются, как правило, лишь отдельных сторон рассматриваемого механизма, не охватывая его в целом. Наиболее общий интерес в этом плане представляют три группы работ: — работы Ю. Г. Алеева (1963, 1976), в которых чешуйный покров рыб оценивается с общих позиций как фактор, обеспечивающий хорошую обтекаемость макроформы поверхности тела рыбы и создающий целесообразную периодическую нестационарность пограничного слоя за счет чередования расположения чешуй;

— работы А. Ф. Кудряшова и В. В. Барсукова (Кудряшов, Барсуков, 1967а, б; Кудряшов, 1969, и др.), в которых выдвигается гипотеза о существовании на поверхности тела плывущей рыбы подвижных волн, образуемых чешуей и слизью, которые уменьшают гидродинамическое сопротивление, т. е. образуют на поверхности тела рыбы такой рельеф, который при обтекании встречным потоком воды создает минимальное сопротивление. Эти рельефы авторы сравнивают с рельефами неживой природы (дюны, барханы, облака и т. п.), образованными вихревым потоком и имеющими минимально возможное сопротивление при их обтекании. Проводя такую аналогию, авторы гипотезы исходят из допущения, что все рыбы движутся в вихревом режиме, в силу чего их движение должно быть целиком адаптировано к этому случаю обтекания. Основной же феномен гипотезы — наличие бегущих «чешуйно-слизевых» волн на поверхности тела плывущей рыбы — инструментально не показан. Чтобы наличие таких волн было полезным в смысле снижения гидродинамического сопротивления, необходимо, как отмечают авторы, допустить, что тело рыбы при выполнении локомоторных изгибаний постоянно совершает периодические вращательные движения вокруг своей продольной оси, поворачиваясь в такт с латеральными изгибаниями то по часовой стрелке, то против нее. Но такие вращательные движения ни для каких рыб инструментально не подтверждены (Алеев, 1976), а, напротив, специальная киносъемка (Алеев, Овчаров, 1969, 1971, 1973а, б) позволяет заключить об отсутствии таких вращательных движений;

— серия работ В. А. Заец (1972, 1973а, б, 1974, 1975 и др.), в которых на основании большого оригинального материала дается детальный функционально-морфологический анализ чешуйного покрова акул.

Гидродинамическая функция наружного скелета рыбообразных и рыб, направленная на уменьшение встречаемого животным при плавании гидродинамического сопротивления, является сложной и многоплановой. Поэтому общие закономерности работы наружного скелета как приспособления, управляющего течением в пограничном слое, могут быть вскрыты только при рассмотрении этого вопроса в полном объеме, в аспектах филогенеза и онтогенеза, с учетом всего разнообразия формы наружного скелета рыбообразных и рыб, как ныне живущих, так и вымерших.

Попытка такого исследования была предпринята нами в 1965—1976 гг., как один из аспектов более широкой программы работ по общей нектонологии, проводимых отделом нектона Института биологии южных морей АН УССР. Результаты этих исследований, частично изложенные в ряде публикаций (Бурдак, 1968, 1969а — в, 1970, 1972, 1973а — в, 1974, 1975; Алеев, 1976), позволяют заключить, что у нектонных рыбообразных и рыб управление течением в пограничном слое представляет собой важнейшую функцию наружного скелета, без правильного понимания которой невозможно формирование общего взгляда на морфологическую организацию и филогенетическое развитие этих позвоночных.

Методы изучения гидродинамических функций наружного скелета

рыбообразных и рыб достаточно разнообразны. Наиболее ранний и общедоступный метод морфологического исследования наружного скелета включает описание его отдельных элементов — щитков, тессер, чешуй и т. п. Эти традиционно учитываемые в ихтиологических исследованиях особенности чешуи и чешуйного покрова — число, общие размеры и макроформа отдельных чешуй — при исследовании гидродинамических функций наружного скелета являются недостаточными. Для оценки функционально-морфологической основы приспособлений, связанных с управлением течением в пограничном слое, необходим более детальный морфологический анализ микрорельефа поверхности чешуи, что доступно только при использовании микроскопических методов.

Важным элементом исследования является специальная фотосъемка, необходимая не только в качестве метода документации, но в ряде случаев и как прямой метод исследования, в частности при анализе некоторых форм микрорельефа поверхности чешуи. Применяя различные методы фотосъемки, можно получить не только плановые изображения тех или иных элементов наружного скелета, но и их продольные и торцовые изображения, что позволяет воссоздать стереометрическую картину поверхностного рельефа наружного скелета, наиболее интересную для оценки его гидродинамической функции.

На основании различных фотометрических материалов поверхностные рельефы чешуи могут быть исследованы геодезическим методом, который был применен нами (Бурдак, 1972) для изучения рельефов с пологими формами на эласмоидной чешуе. О форме рельефа поверхности чешуи можно судить по расположению на ее поверхности линий, аналогичных изогипсам, в качестве которых могут служить границы между любыми двумя последующими пластинками чешуи, которые всегда хорошо видны на фотографиях.

Одной из сторон исследования наружного скелета с целью анализа его гидродинамических функций является выяснение топографии на теле животного отдельных особенностей наружного скелета, что в сопоставлении с данными о визуализированной картине обтекания его дает важнейшие материалы для суждения о функциональных возможностях наружного скелета в целом. В качестве метода визуализации картины обтекания рыбообразных и рыб целесообразно применять безартефактную методику Алеева — Овчарова (1969, 1971), основанную на внесении красящего вещества в ротовую полость животного.

Неотъемлемой составной частью исследования гидродинамических функций наружного скелета является эксперимент. Только физическое моделирование в биогидродинамическом эксперименте в сочетании с функционально-морфологическими данными позволяет вынести окончательное суждение о функциональном значении тех или иных структур поверхностного рельефа наружного скелета. Будучи весьма разнообразными в методическом отношении, экспериментальные исследования этого плана всегда преследуют одну и ту же общую цель — доказательство истинности теоретических построений и проверку гипотез, выдвигаемых на основании данных функционально-морфологического анализа.

Использование всей совокупности перечисленных методов позволяет с наибольшей объективностью оценить весь комплекс адаптаций наружного скелета, направленный на целесообразное управление течением в пограничном слое, и рассмотреть общую картину развития этих адаптаций в филогенезе и онтогенезе, что и составляет одну из основных задач настоящего исследования.

Различным формам поверхностных рельефов наружного скелета рыбообразных и рыб (см. главу I) гидродинамическая функция свойственна в различной степени.

Менее всего связаны с этой функцией наиболее простые и одновременно наиболее древние рельефы — концентрические и радиальные, представляющие собой чаще всего результат роста рыбы. Эти рельефы имеются на панцирях и тессерах ископаемых Agnatha (см. рис. 4) и Placodermi (см. рис. 10). Столь же обычны они и на эласмоидной чешуе самых различных рыб, где представлены годичными кольцами и радиальными бороздками (см. рис. 20, 31, 34, 36—48, 66, 67, 70, 74, 75). На эласмоидной чешуе наличие концентрических рельефов определяется самим строением чешуи, которая представляет собой пирамиду из лежащих друг на друге концентрически расположенных пластинок. Рост рыбы сопровождается появлением все новых и новых пластинок, непосредственно прилегающих к нижней поверхности чешуи и образующих по краю чешуи новые поверхностные концентрические рельефы, суммарная поверхность которых сглажена покрывающим чешуи эпидермисом.

Гидродинамическая функция свойственна двум типам поверхностных рельефов на чешуе:

— продольно ориентированным рельефам, представленным различными киями и их аналогами, а также ложбинами стока;

— склеритам.

Рельефы поверхности наружного скелета вместе с покрывающим их эпидермисом в функциональном отношении всегда представляют собой единый комплекс. Поэтому гидродинамическая функция кожного скелета всегда складывается из совокупного влияния на пограничный слой как самой формы микрорельефа, так и упруго деформируемого эпидермиса вместе с выделяемой им слизью. Эпидермис и слизь лишь повторяют форму жесткого рельефа и в какой-то мере обобщают, но не ликвидируют его, что доказывают торцовые фотографии чешуи, снятой с живой рыбы (рис. 80, б), и тотальные фотографии чешуйного покрова (см. рис. 63, 66, б). Выступающие же структуры — острые продольные кили и наклоненные назад шипы — вообще прободают эпидермис и непосредственно выставляются из него во внешнюю среду, на что обращал внимание еще С. И. Отнев (1941). Только в случаях общей деградации чешуйного покрова образуемый им рельеф полностью скрыт мягкими тканями, что наблюдается, например, у Scombridae s. l. в связи с приспособлением к особенно быстрому плаванию и непосредственно объясняется тем, «что при больших скоростях движения освобождение поверхности тела от чешуйного покрова создает особые выгоды в смысле уменьшения сопротивления» (Алеев, 1963, с. 158).

2. Продольные кили (гребни) и их аналоги

1) Морфология

Одной из наиболее существенных и часто встречающихся особенностей наружного скелета рыбообразных и рыб является наличие на нем хорошо обтекаемых продольных килей (гребней) и лунок, в совокупности образующих на поверхности тела животного сплошной продольно ориентированный микрорельеф. Такой рельеф имеется на поверхности панцирей, щитков, тессер и чешуй у представителей всех классов рыбообразных и рыб,

как вымерших, так и современных, что указывает на единообразный характер выполняемой им функции. Как будет показано ниже, эта функция направлена на уменьшение гидродинамического сопротивления, встречаемого животным при плавании, что одинаково целесообразно для представителей любых групп плавающих животных. Именно поэтому продольный рельеф на панцирях, покровных костях и чешуе, несмотря на его морфологическое разнообразие в самых различных группах Agnatha и рыб, в принципе однотипен.

На основании проведенных нами исследований, мы приходим к заключению, что все морфологическое разнообразие форм продольных рельефов, как на монолитных панцирях и крупных покровных костях, так и на отдельных тессерах и чешуях, может быть сведено к двум типам: сплошному и дискретному.

Сплошной тип продольного рельефа характеризуется наличием на тех или иных элементах наружного скелета сплошных, длинных гребней, лунок, борозд, которые тянутся вдоль всей поверхности данного элемента или только на некоторой ее части, но никогда не бывают сложены из отдельных, морфологически обособленных звеньев.

Дискретный тип продольного рельефа характеризуется наличием на различных элементах наружного скелета отдельных, морфологически обособленных гребешков, шипиков, бугорков, как отдельно сидящих, так и образующих «составные» продольные кили. На чешуе этот рельеф представлен двумя формами — секторной и краевой. Секторная форма соответствует такому положению, когда элементы продольного рельефа расположены на всем открытом секторе чешуи. Краевая же форма характеризуется расположением этих элементов исключительно на задней кромке чешуи.

На панцирях, тессерах и чешуе древнейших ископаемых Agnatha и Placodermi продольный рельеф представлен всевозможными продольными гребнями, бороздами, лунками, складками, рядами бугорков и т. п. (см. рис. 1, *а* — *д*; 5; 7, 6; 10, 6; 11, *а*). На отдельных тессерах и толстых, практически лишенных гибкости чешуях этих животных продольные гребешки чаще всего сплошные, идут либо вдоль всей свободной верхней поверхности данного элемента, либо только на некотором пространстве ее, но, как правило, не сложены из отдельных следующих друг за другом морфологически автономных звеньев (см. рис. 1, *а* — *д*; 5). Значительно реже эти гребешки состоят из отдельных, морфологически обособленных элементов (см. рис. 3). У *Thelodonti* как сами чешуи, так и гребни на них очень мелкие, длина гребней измеряется долями миллиметра; у *Heterostraci*, *Monorhina* и *Placodermi* гребни значительно крупнее, измеряются миллиметрами.

На коронках плакондных чешуй *Acanthodei* и *Elasmobranchii* продольные гребни и лунки всегда сплошные (см. рис. 12—14, 63), сами чешуи очень мелкие, длина их коронок измеряется долями миллиметра (табл. 7). Важно подчеркнуть, что этот продольный рельеф хорошо заметен на поверхности тела живой рыбы: плакондные чешуи погружены в мягкие ткани до плоскости коронки а продольные гребни коронки выступают из них во внешнюю среду (рис. 63), что и соответствует их гидродинамической функции. Абсолютная высота гребней продольного рельефа на коронках плакондных чешуй и акул составляет около 0,1—0,2 мм (табл. 7).

На космоидной чешуе *Sarcopterygii*, крупной, прочной и налегающей, размеры которой как у *Crossopterygii*, так и у *Dipnoi* измеряются несколькими миллиметрами или даже сантиметрами, продольные валики или гребни проходят через весь открытый сектор чешуи, причем в одних слу-

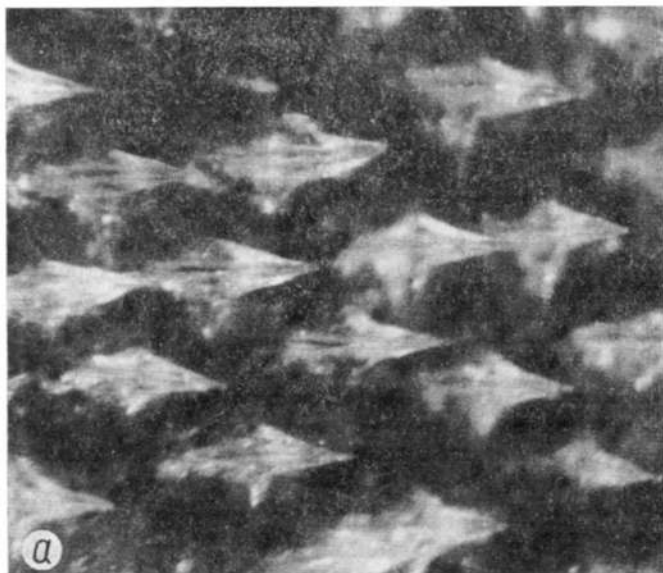


Рис. 63

Плакоидная чешуя
Squalus acanthias L.

$L_a = 61,0$ см:

a — общий вид чешуй с
продольными килями на
боковой поверхности
тела, $\times 150$; *б* —
продольные кили на
чешуе, $\times 270$.



чаях они сплошные (см. рис. 17, *a*, *д*), а в других — состоят из отдельных, следующих друг за другом морфологически автономных звеньев (см. рис. 17, *б* — *з*).

У единственного современного представителя Crossopterygii — *Latimeria chalumnae* Smith — продольный рельеф на чешуе состоит из отдельных наклоненных назад шипиков (см. рис. 16). У исследованных нами представителей трех современных родов Dipnoi — *Protopterus*, *Lepidosiren* и *Neoceratodus* — поверхностные рельефы на открытой части чешуи весьма различны. У *Protopterus aethiopicus* Heckel открытая часть чешуи покрыта толстым эпителием и лишена какого-либо закономерного рельефа, выполняющего гидродинамическую функцию. Полностью лишена гидродинамической функции чешуя *Lepidosiren paradoxa* Fitz; она мелкая и целиком скрыта в мягких тканях кожи. У *Neoceratodus forsteri* (Kreft) на открытой части чешуи имеется хорошо выраженный сплошной продольный рельеф из относительно крупных, высотой около 0,25 мм, притупленных гребней и лунок в средней части чешуи (см. рис. 17*в*, *з*)

Таблица 7

Максимальная длина (k) и высота (h) килей и расстояние между киллями (i) сплошного продольного рельефа на чешуе, критическая ($k_{кр}$) и допускаемая ($k_{доп}$) высота шероховатости, максимальные скорости плавания (V) и числа Рейнольдса (Re) у эупектовых (ЭН), бентопектовых (БН) и нектобентосных (НБ) рыб

Вид и индекс	Абсолютная длина рыб (L_0), см	k , мм	h , мм	i , мм	$k_{кр}$, мм	$k_{доп}$, мм	Re	V	
								см/с	Источник
<i>Monocentris japonicus</i> (Houttuyn) (БН)	14,5	7,00	1,00	10,00	0,88	0,30	$5,2 \cdot 10^4$	36,0	Алеев, 1976 *
<i>Scorpaena porcus</i> L. (НБ)	20,1	0,85	0,04	0,20	0,12	0,10	$2,2 \cdot 10^6$	110	Наши данные
<i>Ethmalosa fimbriata</i> (Bowdich) (ЭН)	17,0	2,25	0,05	0,18	0,21	0,04	$4,3 \cdot 10^6$	255	Blaxter, 1967 **
<i>Neoceratodus forsteri</i> (Kreft) *** (БН)	75,0	2,00 1,00	0,35 0,05	1,00 0,12	1,02	0,03	$2,0 \cdot 10^6$	260	Честной, 1961 ****
<i>Squalus acanthias</i> L. (ЭН)	132,0	0,50	0,15	0,20	0,23	0,03	$4,6 \cdot 10^6$	350	Алеев, 1976
<i>Prionace glauca</i> L. (ЭН)	182,5	0,40	0,05	0,15	0,08	0,01	$1,8 \cdot 10^7$	1000	Magnan, 1930
<i>Sphyrna zygaena</i> L. (ЭН)	195,0	0,33	0,04	0,09	0,08	0,01	$1,9 \cdot 10^7$	1000	Алеев, 1976

* Принята скорость для экологически близкого *Ostracion* ($2,5 L_0/c$).

** Принята скорость для экологически близкого *Pomolobus* ($15 L_0/c$).

*** Указаны линейные параметры крупного (верхняя строка) и мелкого (нижняя строка) рельефов.

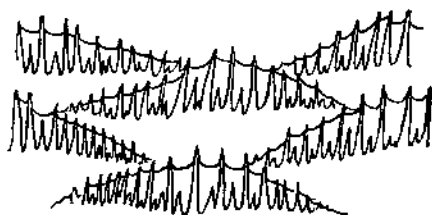
**** Принята скорость для близкой по типу движения *Gadus morhua* ($3,5 L_0/c$).

и более мелкий, высотой около 0,05 мм, но очень четкий рельеф из продольных бороздок, окаймляющий ее задний свободный край (табл. 7; рис. 17, в, д). Этот рельеф, судя по его глубине и четкой продольной направленности, выполняет гидродинамическую функцию, представляя собой развитый комплекс гребней и лунок, способствующих разделению пограничного слоя на отдельные струи. Кроме того, грубый рельеф центральной части чешуи несет также прочностную функцию. Хорошо выраженная разница в масштабе рельефа в центральной и периферической зонах чешуи, возможно, определяется увеличением скоростей плавания с возрастом, что подробнее рассматривается ниже. В принципе, более высоким скоростям плавания должен соответствовать более мелкий продольный рельеф на чешуе, что и наблюдается у *Neoceratodus*.

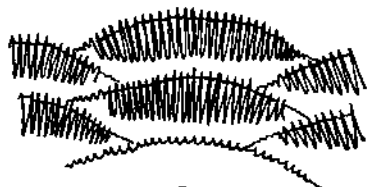
На ганойдной чешуе примитивных Actinopterygii, размеры которой измеряются миллиметрами, продольные гребни, если они имеются, как например, у *Palaeopisces*, обычно сплошные, идущие вдоль всей открытой поверхности чешуи (см. рис. 19, а, б). В других случаях, как например, у *Polypteri*, поверхность открытой части чешуи гладкая, что можно видеть, в частности, у исследованных нами *Polypterus senegalensis* Cuv., *P. bichir* Goffr. и *Calamoichthys calabaricus* Smith (см. рис. 19, в).

На элasmонидной чешуе высших Actinopterygii гребни и наклоненные назад шипы, образующие продольный рельеф, обычно называют ктеноидами. Следует, однако, заметить, что с функционально-морфологической стороны ктеноиды в принципе совершенно аналогичны всем другим рассмотренным выше формам продольных рельефов, от которых отличаются

Ктеноиды на чешуе Holocentridae:
 а — *Ostichthys japonicus* (Cuv. et Val.); б —
Myripristis murdjan (Forsk.) По Липдбергу и
 Лерезе, 1965.



а



б

только второстепенными деталями морфологии. На эласмоидной чешуе современных рыб преобладают продольные рельефы дискретного типа, тогда как рельефы сплошного типа встречаются значительно реже.

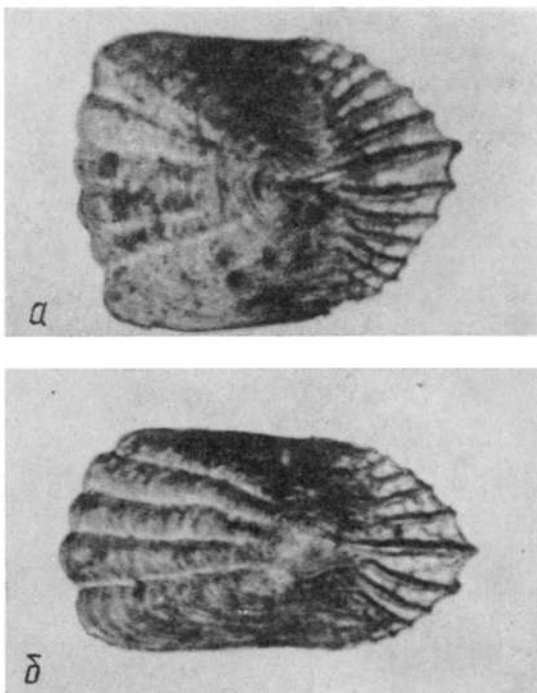
Сплошные продольные рельефы на эласмоидной чешуе появляются в двух случаях, в основе которых лежат разные причины.

Во-первых, в тех случаях когда чешуйный покров вторично приобретает защитную функцию, а чешуя делается грубой и мало гибкой, как это наблюдается у некоторых бентонектонных и нектобентосных рыб. В таких случаях на чешуе нередко появляются громадные продольные кили ктеноидов, тянущиеся через всю ее свободную поверхность, как у *Monocentridae* (рис. 26, з), *Holocentridae* (рис. 64) и *Scorpaenidae* (рис. 65). Высота этих килей в некоторых случаях очень значительна; например у *Monocentris japonicus* (Houttuyn) она достигает 1 мм (см. табл. 7). У всех этих рыб тело плотное, сравнительно короткое, и главное — мало гибкое. Основным двигателем является хвостовой стебель с хвостовым плавником, тогда как туловище почти не выполняет локомоторной работы, что и обуславливает возможность развития на нем панцирной защиты из крупной чешуи, прочность которой дополнительно усиливается за счет крупных сплошных гребней ктеноидов, играющих роль ребер жесткости.

Анализ формы и степени налегания чешуи у *Scorpaena porcus* L. дает дополнительный материал, подтверждающий прочностную функцию сплошных продольных рельефов на эласмоидной чешуе. Об этом свидетельствует тот факт, что наличие этих рельефов у *Scorpaena* (см. рис. 65) сочетается с удлинённой формой чешуй (F составляет 0,56—0,93) при высокой степени их налегания (K_d составляет 0,29—0,36). Об этом же свидетельствует и разница в форме и степени налегания чешуй на спине и на брюхе: для чешуй, расположенных на спине, $F_2 = 0,93$ и $K_{d2} = 0,36$, тогда как для чешуй, расположенных на брюхе, $F_2 = 0,56$ и $K_{d2} = 0,29$. Таким образом, на вентральной стороне тела, где контакт с твердым субстратом более обычен, чешуя у *Scorpaena* сидит прочнее, чем на других участках тела. Это свидетельствует о том, что у *Scorpaena* защитная функция чешуйного покрова играет важную роль, чему соответствует и наличие на чешуе ребер жесткости в виде сплошных продольных гребней ктеноидов.

Во-вторых, сплошные гребни на эласмоидной чешуе мы видим и в тех случаях, когда чешуя тонкая и очень гибкая, как например у эунектонных

Чешуя *Scorpaena porcus* L. $L_a = 18,0$ см:
 а — со спинной стороны тела;
 б — с брюшной стороны.



Brevoortinae (Clupeidae, Clupeiformes). Продольные гребни здесь представляют собой не столько утолщения на открытой части чешуи, сколько являются результатом образования на ней лунок. При этом поверхность открытой части чешуи имеет вид рельефа из сплошных продольных гребней и лунок (рис. 66), с помощью которого осуществляется гидродинамическая функция; при наличии такого рельефа эластичность чешуи остается очень высокой. У исследованного нами представителя **Brevoortinae** — *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) высота этого рельефа на чешуе составляет около 0,05 мм (табл. 7).

Дискретные продольные рельефы на эласмоидной чешуе более обычны, чем сплошные, поскольку они практически не создают никакой помехи при локомоторных изгибаниях тела и вследствие этого более соответствуют особенностям работы осевого ундуляционного движителя, который наиболее широко распространен среди рыб.

Принимая во внимание форму дискретных рельефов, следует заключить, что они представляют собой структуры хорошо обтекаемые (рис. 67). Это становится особенно очевидным, если сравнить их со структурами, специально предназначенными для турбулизации пограничного слоя.

Такие специальные турбулизаторы, представляющие для рыб редкость, известны только для представителей **Xiphiidae**, которые плавают в режиме $Re > 10^7$ и во взрослом состоянии либо вовсе лишены чешуйного покрова (*Xiphias*), либо он образован очень необычной, игловидной чешуей (*Istiophoridae*; рис. 21, б). На рострумах **Xiphiidae** турбулизирующие структуры представлены мелкими бугорками плохо обтекаемой формы и коническими зубчиками, расположенными перпендикулярно поверхности тела (рис. 68). Смысл дополнительной турбулизации пограничного слоя при $Re > 10^7$ заключается (Алеев, 1970, 1976) в том, чтобы

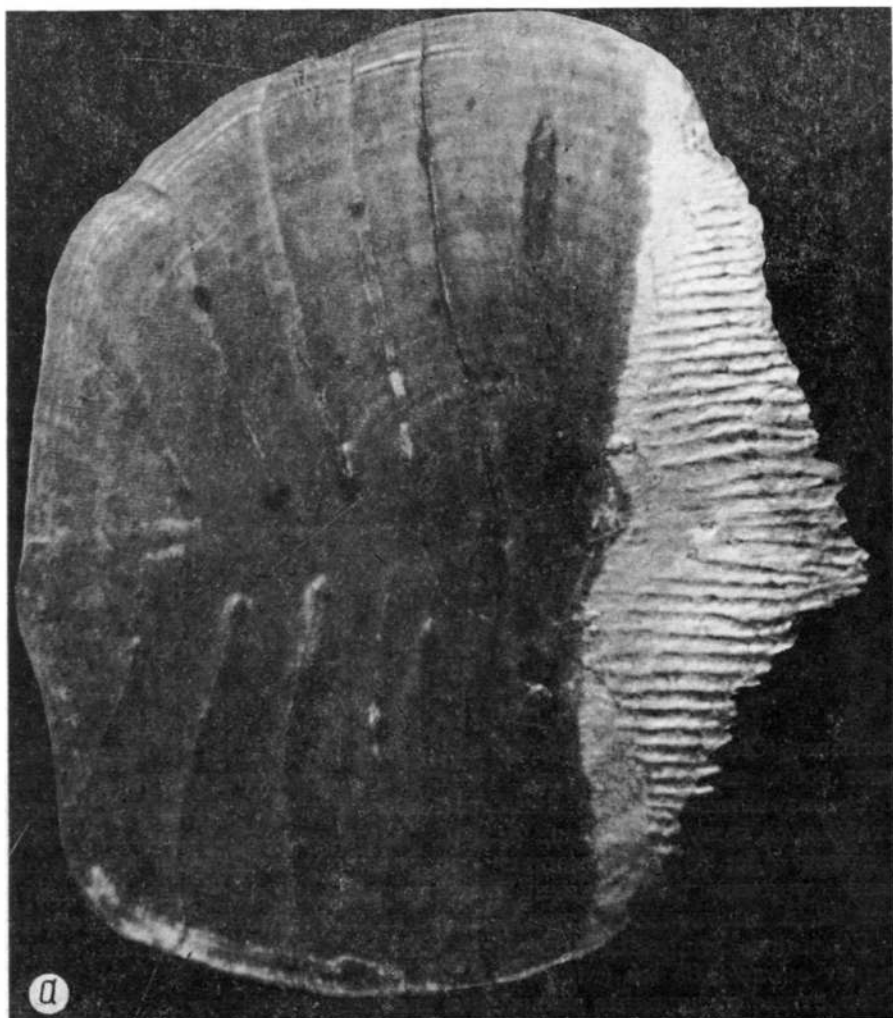
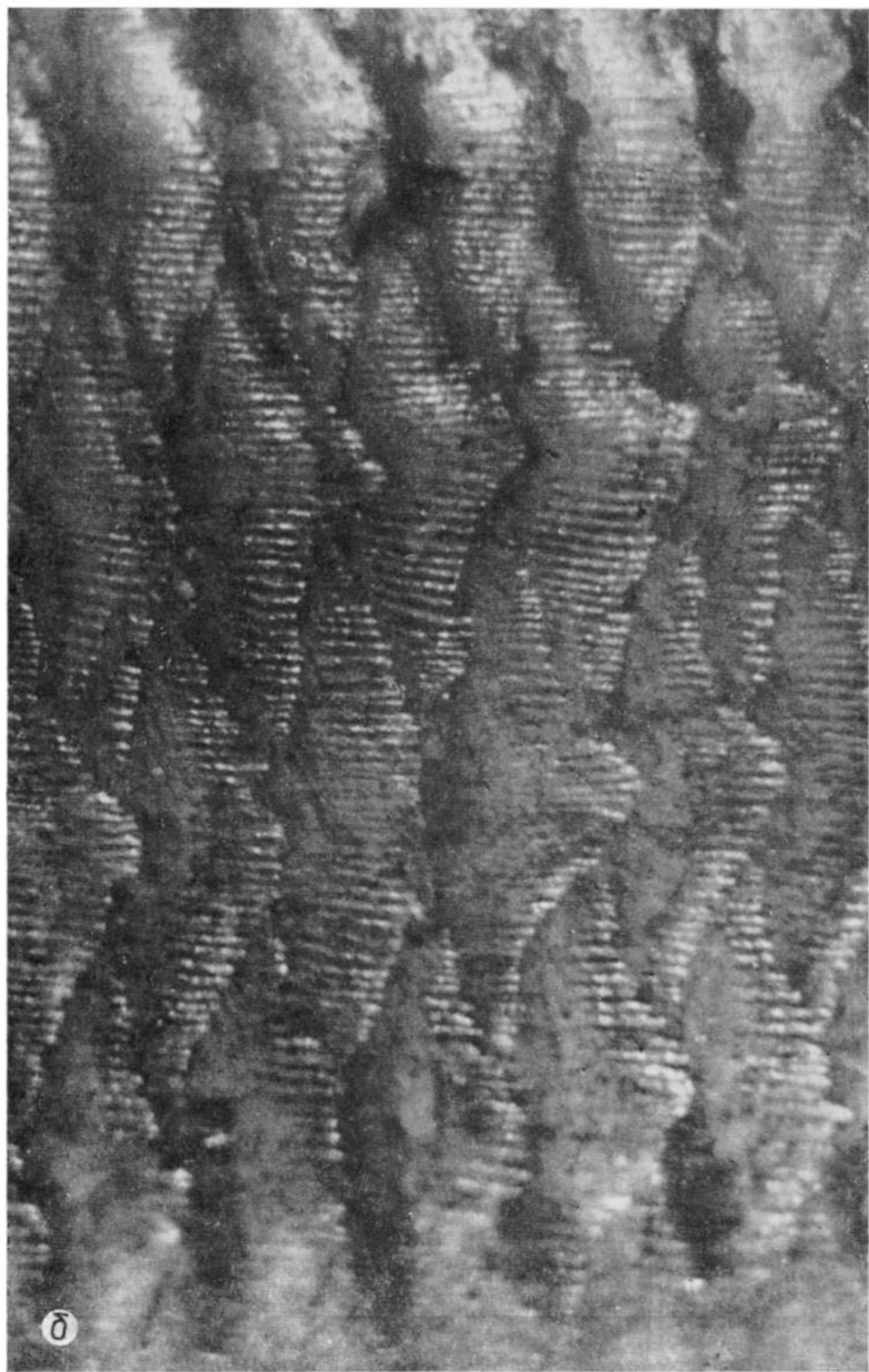


Рис. 66

Чешуя (а) и общий вид чешуйного покрова (б) *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich). $L_a = 17,0$ см:
а — $\times 14$; б — $\times 5$.

достигнуть его значительного утолщения в самой передней части тела, на рооструме, что в условиях специфической картины обтекания представителей *Xiphiidae* создает эффект снижения сопротивления трения. Для нас в данном случае важно лишь показать принципиальные отличия в морфологии специальных турбулизирующих структур (рис. 68) и рассматриваемых нами дискретных рельефов (рис. 67), функция которых состоит в уменьшении степени развития турбулентности в пограничном слое.

Секторная форма дискретного рельефа характеризуется расположением отдельных гребешков или шипиков на всем открытом секторе чешуи. Они располагаются продольными рядами, следуя друг за другом,



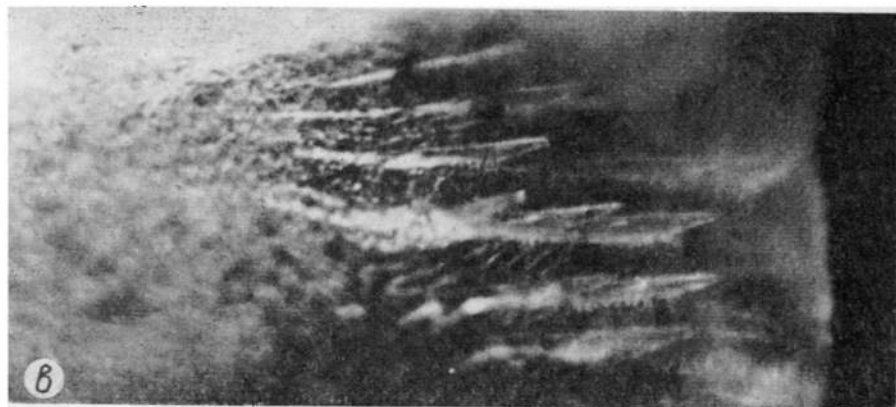
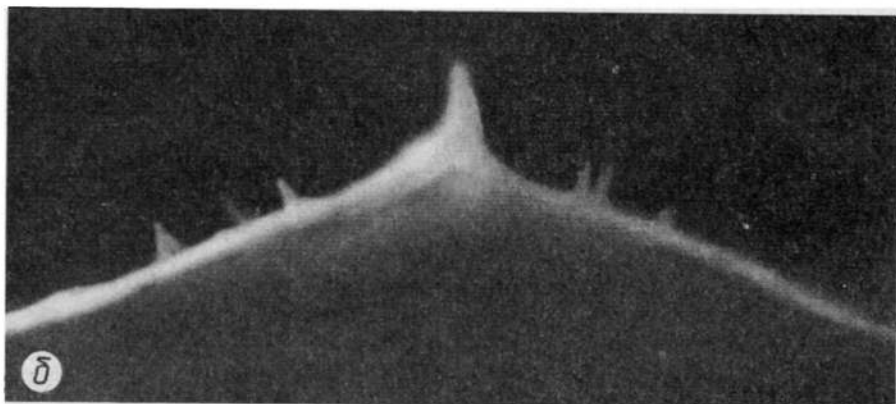
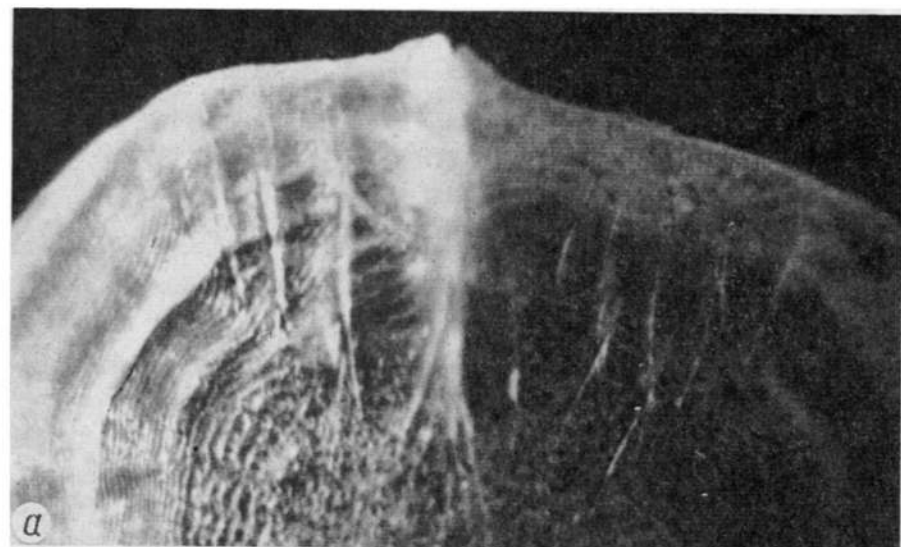


Рис. 67

Ктеноиды на чешуе *Argentina silus* (Ascanius):

a — вид в плане, *б* — сзади (с торца), *в* — сбоку. $L_a = 33,0 \text{ см.} \times 20$.

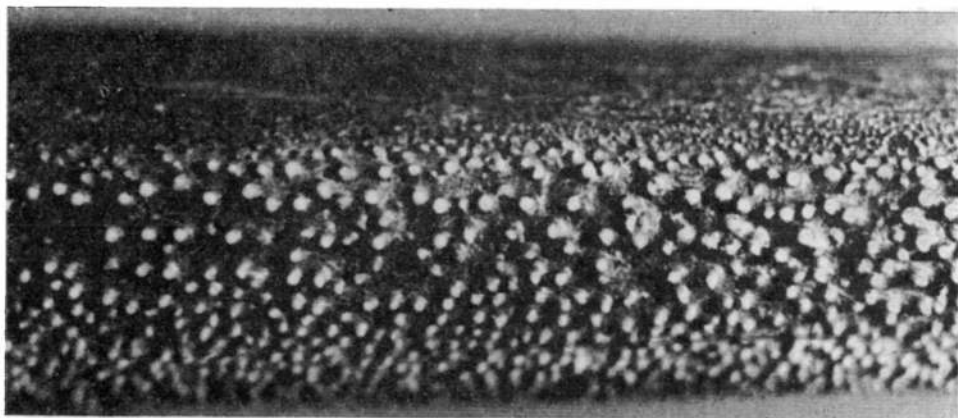


Рис. 68

Рострум *Makaira ampla* (Роеу) сбоку. Видны отдельные кожные зубы, турбулизирующие пограничный слой. $L_n = 200,0$ см. (по Алееву, 1976).

как у *Argentina* (рис. 67), *Mugil* (рис. 86, з) или у *Coelorhynchus hige* и *C. parallelus* (Günther) (рис. 69, а, б), а иногда — и в ином порядке, как у *Coelorhynchus multispinulosus* Katayama (рис. 69, в), но в совокупности всегда образуют хорошо выраженный продольный рельеф. Высота секторных элементов дискретного продольного рельефа в разных случаях составляет около 0,05—0,60 мм (табл. 8).

Секторный дискретный рельеф функционально подобен сплошному рельефу, однако имеет по сравнению с ним несомненное преимущество. Сплошные длинные гребни на чешуе, наряду с выполнением гидродинамической функции, играют роль ребер жесткости, уменьшая гибкость чешуи и, следовательно, снижая гибкость тела, что затрудняет его локомоторную функцию. В случае же дискретного секторного рельефа, гидродинамическая функция продольных гребней на чешуе полностью сохраняется, но

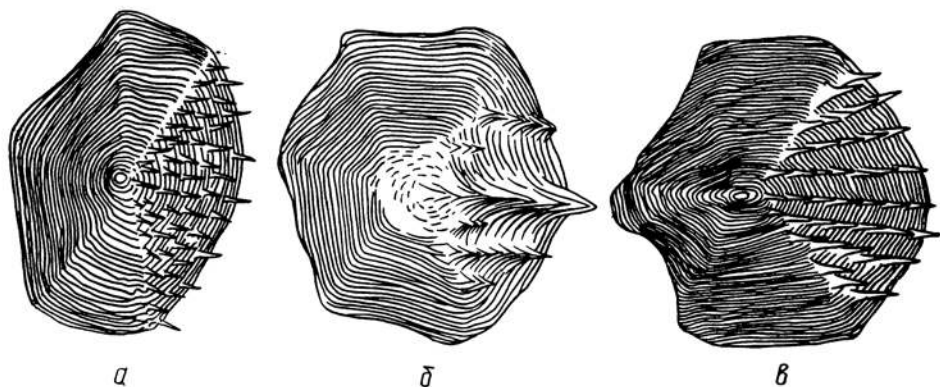


Рис. 69

Ктеноиды на чешуе *Macruridae*:

а — *Coelorhynchus hige*; б — *C. parallelus* (Günther); в — *C. multispinulosus* Katayama (а, в — по Matsubara, 1955, из Линдберга и Легезы, 1965; б — по Линдбергу и Легезе, 1965).

Таблица 8

Максимальная длина (k) и высота (h) килей и расстояние между киллями (i) секторного дискретного продольного рельефа на чешуе, критическая ($k_{кр}$) и допускаемая ($k_{доп}$) высота шероховатости, максимальные скорости плавания (V) и числа Рейнольдса (Re) у эуэктонных (ЭН) и бентонектонных (БН) рыб

Вид и индекс	Абсолютная длина рыб ($L_{аб}$), см	k , мм	h , мм	i , мм	$k_{кр}$, мм	$k_{доп}$, мм	Re	V	
								см/с	источник
Argentina silus (Ascanis) (ЭН)	33,0	3,00	0,60	0,60	0,38	0,07	$7,6 \cdot 10^6$	231	Честной, 1961 *
Mugil saliens Risso (БН)	31,8	0,16	0,06	0,07	0,15	0,03	$1,3 \cdot 10^6$	400	Комаров, 1971
M. auratus Risso (БН)	34,6	0,16	0,06	0,07	0,14	0,03	$1,5 \cdot 10^6$	442	То же
M. cephalus L. (БН)	57,0	0,12	0,05	0,06	0,13	0,02	$3,4 \cdot 10^6$	600	Дубровина, 1951; Алеев, 1976

* Принята скорость для экологически близкой Clupea harengus ($\approx L_{аб}/с$).

гибкость чешуи от наличия таких расчлененных гребней практически не страдает, что обеспечивает сохранение высокой гибкости тела.

Таким образом, один способ ликвидации нежелательного эффекта, создаваемого продольными киллями и состоящего в уменьшении гибкости чешуи, заключается в замене сплошных длинных килей короткими, также расположенными по всей открытой поверхности чешуи.

Краевая форма дискретного рельефа представляет собой другой способ сохранения гибкости чешуи, состоящий в полном освобождении открытого поля чешуи от ктеноидов, которые в этом случае располагаются исключительно на задней кромке чешуи. Эти краевые ктеноиды всегда более или менее длинные, конические, шиповидные или пальцевидные, как это можно видеть на примерах Stizostedion (рис. 70), Spicara (рис. 71), Sciaena (рис. 72, а), Pomadasis (рис. 72, б), Mullus (рис. 73), Pagotheria (рис. 74), или Gobius (рис. 75). Высота рельефов, образуемых краевыми ктеноидами, составляет около 0,03—0,23 мм (табл. 9). Будучи направленными почти прямо назад, под очень небольшими углами к плоскости пластинки чешуи и продольной оси животного, краевые ктеноиды простираются на свободное поле последующей чешуи, где выполняют ту же функцию элементов продольного рельефа, что и совокупность продольных гребней и лунок. Длина ктеноидов этого типа того же порядка, что и длина открытого поля чешуи. Это понятно, если учесть, что они заменяют собой продольные кили на открытой части чешуи и вследствие этого должны иметь примерно ту же протяженность.

Характерной особенностью краевых ктеноидов является установленный нами (Бурдак, 1968) факт их ветвления, в результате которого одновершинные ктеноиды превращаются в двух-, трех-, четырех- и даже пятивершинные, как это можно видеть на примерах Sciaenidae (рис. 72), Pomadasyidae и Mullidae (рис. 73). 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

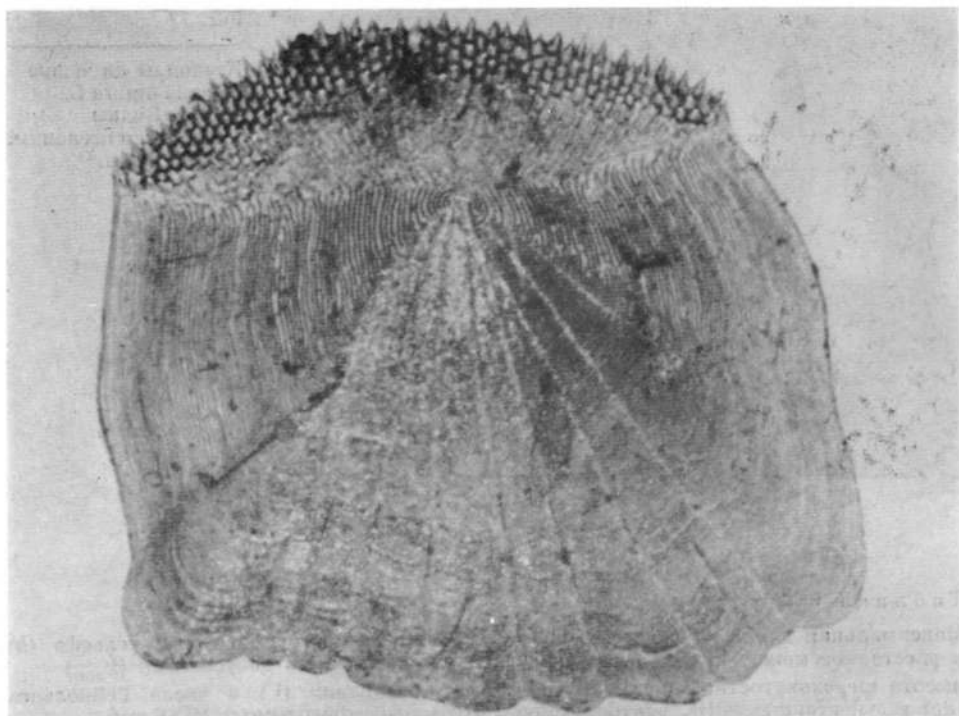


Рис. 70

Чешуя *Stizostedion lucioperca* (L.). $\times 9$. $L_a = 45,0$ см.

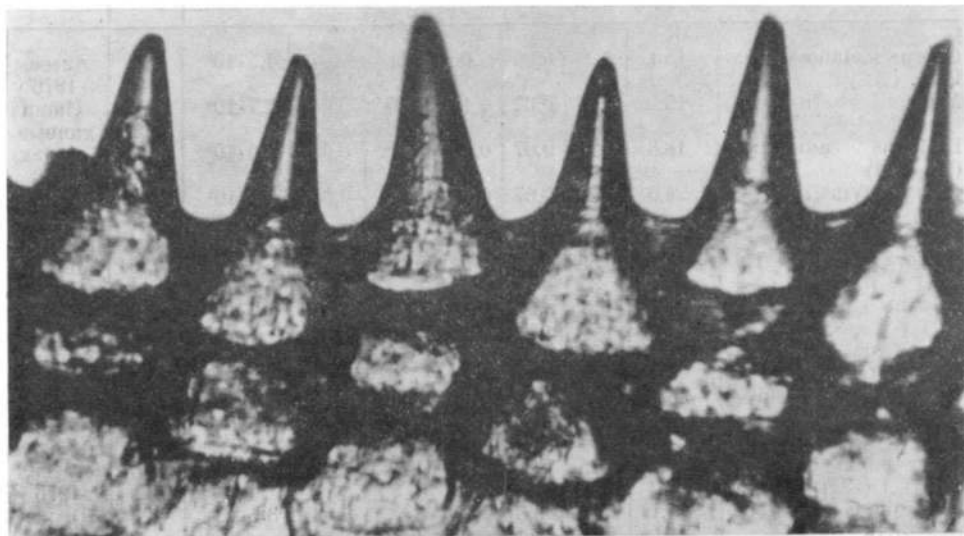


Рис. 71

Ктеноиды на чешуе *Spicara taena* (L.). $\times 100$. $L_a = 16,2$ см.

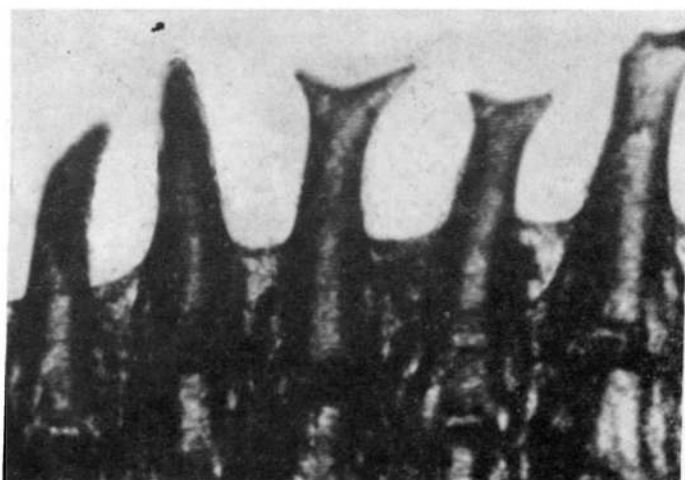


Рис. 72

Ктеноиды на чешуе
Sciaena umbra L.
× 200. Видны
ветвящиеся ктеноиды.
 $L_a = 30,0$ см.

Таблица 9

Максимальная длина краевых ктеноидов (k), высота образуемого ими рельефа (h) и расстояние между ними (i) на чешуе, критическая ($k_{кр}$) и допускаемая ($k_{доп}$) высота шероховатости, максимальные скорости плавания (V) и числа Рейнольдса (Re) у эуэктонных (ЭН), бентонектонных (БН) и нектобентосных (НБ) рыб

Вид и индекс	Абсолютная длина рыб (L_a), см	k , мм	h , мм	i , мм	$k_{кр}$, мм	$k_{доп}$, мм	Re	V	
								см/с	источник
<i>Gobius melanostomus</i> Pall. (НБ)	15,1	0,28	0,06	0,06	0,68	0,07	$1,5 \cdot 10^5$	100	Алеев, 1976
<i>Mullus barbatus ponticus</i> Essipov (НБ)	16,0	0,37	0,07	0,11	0,25	0,04	$2,7 \cdot 10^5$	170	Наши данные
<i>Diplodus annularis</i> (L.) (БН)	18,8	0,23	0,07	0,10	0,29	0,05	$3,0 \cdot 10^5$	160	Бурдак, 1968
<i>Perca fluviatilis</i> L. (БН)	24,0	0,30	0,07	0,14	0,29	0,05	$4,0 \cdot 10^5$	165	Радаков, Протасов, 1964
<i>Spicara smaris</i> (L.) (ЭН)	18,3	0,50	0,06	0,10	0,17	0,04	$4,3 \cdot 10^5$	235	Комаров 1971
<i>Sciaena umbra</i> L. (БН)	30,0	0,27	0,07	0,09	1,05	0,07	$4,5 \cdot 10^5$	150	Алеев, 1976
<i>Pomadasis guoraca</i> Russell (БН)	40,2	0,23	0,07	0,12	0,30	0,04	$7,6 \cdot 10^5$	190	Бурдак, 1968
<i>Pagothenia borchgrevinki</i> (Boul.) (БН)	35,0	0,40	0,23	0,18	0,36	0,08	$9,0 \cdot 10^5$	260	Blaxter, Dickson, 1959 *
<i>Stizostedion lucioperca</i> (L.) (БН)	45,0	0,25	0,06	0,12	0,22	0,03	$1,4 \cdot 10^6$	300	Алеев, 1976
<i>Pomatomus saltatrix</i> (L.) (ЭН)	74,1	0,07	0,03	0,07	0,16	0,02	$3,7 \cdot 10^6$	500	То же

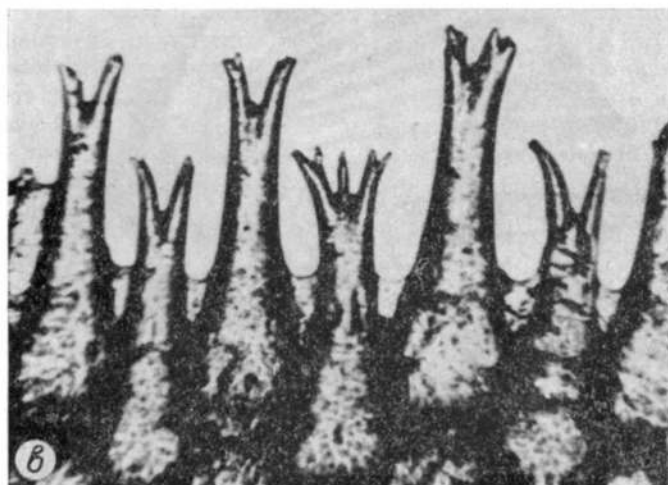
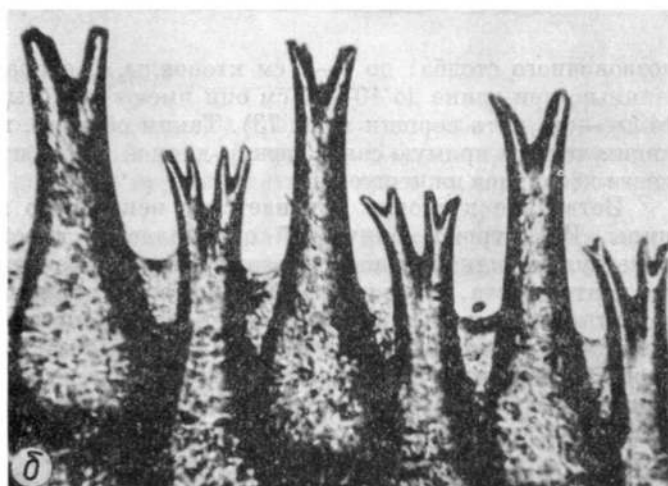
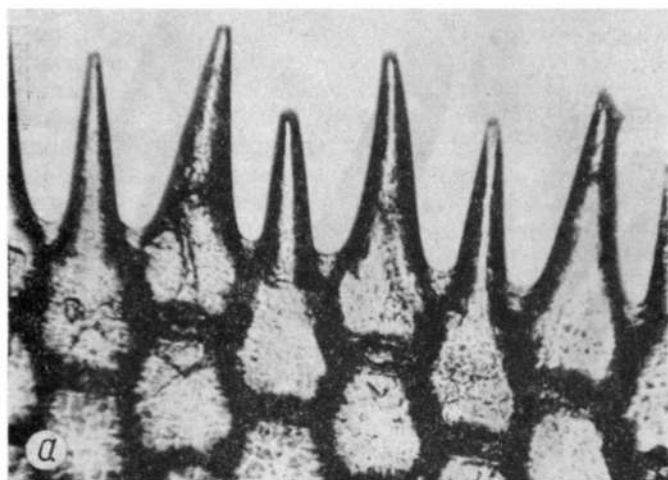
* Принята скорость для близкой по типу движения *Trigla* sp. ($7,5 L_a/c$).

Ктеноиды на чешуе
Mullus barbatus
ponticus Essipov.
× 100:

а — $L_a = 7,0$ см;

б — $L_a = 14,0$ см;

в — $L_a = 17,6$ см.



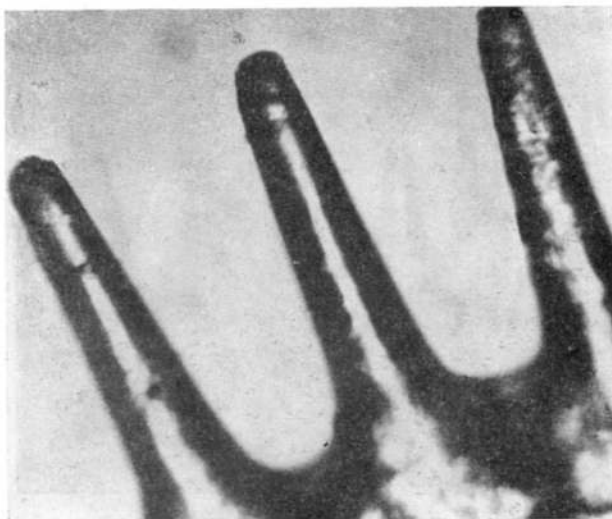


Рис. 74

Ктеноиды на чешуе
Pagothernia borchgrevinki
(Boul.). $\times 170$. $L_a =$
 $= 35,0$ см.

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. 73). Таким образом, на примере *Mullus* мы видим четкую прямую связь между длиной рыбы и степенью разветвленности ктеноидов на чешуе.

Ветвление ктеноида начинается с некоторого притупления его вершины. Из острой, конической она делается тупозакругленной, иногда даже булавовидной. Далее, на закругленном конце ктеноида появляются два центра роста, затем новые вершины вытягиваются, давая начало новым развитым шипам. Нами установлено, что процесс ветвления происходит одинаково как при первоначальном дихотомическом ветвлении одновершинного ктеноида, так и при вторичном делении каждого из шипов двухвершинного ктеноида. Нечетное число вершин появляется чаще всего

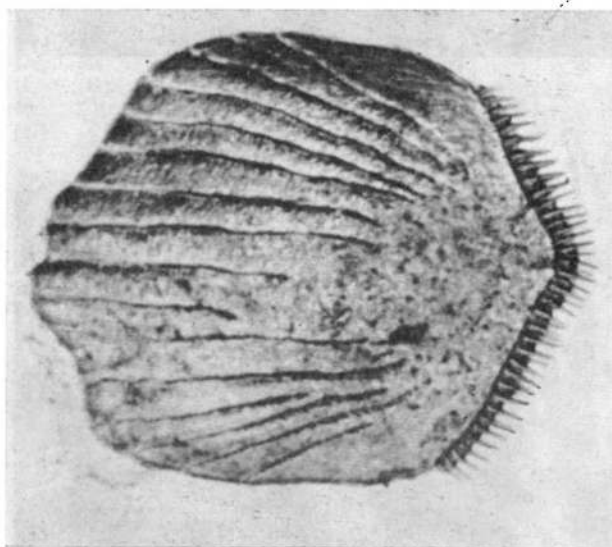


Рис. 75

Чешуя *Gobius melanostomus* Pall.
 $\times 20$. $L_a = 15,1$ см.

в результате дихотомического ветвления одного из шипов двухвершинного ктеноида, в то время как второй шип остается неразветвленным, или же в результате дихотомического ветвления одного из шипов четырехвершинного ктеноида. Значительно реже печетное число вершин является результатом одновременного возникновения нечетного числа точек роста на концевом булавовидном вздутии ктеноида.

Если при секторной форме дискретного рельефа ктеноиды, разбросанные по всей поверхности открытой части чешуи, существуют постоянно, не разрушаясь по мере роста чешуи, и число их с ростом чешуи увеличивается, то при краевой форме рельефа время существования ктеноидов ограничено тем периодом, пока их основания остаются на краю чешуи. С появлением на чешуе нового прироста, на нем образуются и новые краевые ктеноиды (в промежутках между существующими), а старые обламываются и отпадают. В результате сохраняется прежняя, т. е. краевая форма ктеноидного рельефа. В связи с периодическим отпадением старых краевых ктеноидов на чешуе возникают своеобразные для каждого вида рыб продольные полосы, образованные рядами «отпечатков» оснований отпавших ктеноидов, что составляет характерную особенность чешуи с краевой формой дискретных рельефов (рис. 70—75).

2) Гидродинамическая функция

Продольно ориентированные рельефы представляют собой самую существенную сторону поверхностного рельефа чешуи. Находясь на поверхности тела животного, они не могут не оказывать влияния на характер течения в пограничном слое.

Несмотря на то что поверхность тела рыб в той или иной мере всегда покрыта слизью, эти выступающие структуры, как показывает проведенное нами исследование, всегда образуют на поверхности чешуи отчетливо видимый хорошо обтекаемый продольный рельеф (см. рис. 63, 66, 67, 80). Этот рельеф делается еще более контрастным при выполнении рыбой поперечных локомоторных движений в те моменты, когда поверхность тела приводится к потоку, во время чего покрывающий чешую эпидермис со слизью под действием гидродинамической силы неизбежно должен проминаться и при этом продольный рельеф углубляется и, следовательно, функционально усиливается.

Чешуя, снятая с тела рыбы и используемая для исследования продольных рельефов, несущих гидродинамическую функцию, как у акул, так и у нектонных Osteichthyes, не требует никакой предварительной обработки (очистения от эпителия и слизи), так как рельефы видны настолько четко, что сразу же могут быть измерены, просчитаны, сфотографированы. Только в том случае, когда продольные рельефы на чешуе несут не гидродинамическую, а прочностную функцию, как например, у Scorpaena (рис. 65), они в значительной мере скрыты под эпителием и для того, чтобы их рассмотреть, эпителий с открытой части чешуи приходится предварительно удалять.

При плавании рыбы толщина эпидермиса является величиной переменной, поскольку в каждой точке поверхности тела она в какой-то мере постоянно меняется в соответствии с изменениями динамического давления в пограничном слое. Принимая это во внимание, в целях получения наиболее точных и сравнимых цифровых характеристик геометрических параметров продольных рельефов (табл. 7, 8, 9) измерение их у всех рыб производилось по чешуе, полностью очищенной от эпидермиса. При этом

в ряде случаев высота рельефа хотя и получалась, возможно, несколько больше фактической, но зато все измерения, выполненные на жестких структурах, приобретали твердую определенность, необходимую при выполнении любых сравнительно-морфологических исследований.

Гидродинамическая функция продольно ориентированных рельефов на поверхности чешуи, как и на поверхности других элементов наружного скелета рыбообразных и рыб (панцирей, тессер и т. п.), состоит в разделении сплошной пелены пограничного слоя на отдельные русловые течения или струи, что способствует разрушению зарождающихся турбулентных токов и сохранению ламинарности течения в пограничном слое или же ведет к уменьшению степени турбулентных пульсаций в нем, т. е. вообще приводит к упорядочиванию течения в пограничном слое (Бурдак, 1968). Ламинаризация течения в пограничном слое или снижение уровня турбулентных пульсаций в нем непосредственно приводят к уменьшению сопротивления трения и отсюда — к общей экономии энергии, затрачиваемой организмом животного на обеспечение поступательного движения.

Описанный механизм действия продольно ориентированных рельефов на чешуе был показан нами в биогидродинамическом эксперименте, путем физического моделирования, что подробнее рассматривается в главе VI. В технике широко известным физическим аналогом этого механизма могут служить сеточные фильтры, употребляемые в экспериментальной аэродинамике для уменьшения степени турбулентности в аэродинамических трубах. Так, А. К. Мартынов, обсуждая способы уменьшения турбулентности в рабочей части аэродинамической трубы, пишет: «Степень турбулентности существенно снижается и при использовании сеточных фильтров. Эти фильтры, представляющие собой обычные проволочные сетки большой густоты, составленные из тонких проволок (диаметр проволоки 0,1—0,15 мм), устанавливаются за элементами трубы, создающими крупные возмущения в потоке. Действие сеток состоит в размельчении крупных вихрей и превращении их в мелкие вихри, размер которых определяется размерами ячеек сеточного фильтра. Устанавливая сетку в начальной части форкамеры (наиболее близкое ее расположение к рабочей части), размельчают тем самым крупные вихри и создают поток с малыми пульсациями...» (Мартынов, 1958, с. 173).

Этот процесс размельчения зарождающихся микровихрей происходит и в пограничном слое у поверхности тела рыбы, покрытой продольно ориентированным рельефом из гребней и лунок: гребни работают как элементы сеточного фильтра, разрушая зарождающиеся микровихри и превращая течение в пограничном слое в струйную форму, т. е. как бы «расчесывая» его. Результат этого процесса виден на кинограммах, полученных при обтекании моделей рельефов чешуи в эксперименте (см. главу VI).

Высказанная в адрес этой концепции критика (Жокчайский, 1974) представляется формальной, поскольку она касается не смысловой, а чисто терминологической стороны дела и сводится к тому, что нельзя отождествлять функции ктееноидов с функцией спрямляющих решеток в аэродинамических трубах, где эти решетки служат для уменьшения степени осевой закрученности потока. По этому поводу следует заметить, что как сеточные фильтры, так и спрямляющие решетки служат упорядочиванию потока, т. е. уменьшению возмущений в нем, и в этом смысле ктееноидный аппарат по направленности его функции принципиально аналогичен обоим этим устройствам. По характеру же воздействия на пограничный слой комплекс продольных рельефов на чешуе, в том числе и ктееноидов, аналогичен сеточным фильтрам.

Распределение ктеноидов на поверхности тела различных рыб свидетельствует о том, что ктеноиды находятся как на участках тела с ламинарным режимом обтекания, например, на конфузормом участке, так и на таких участках, где течение в пограничном слое явно турбулентное, например, на хвостовом стебле при $Re > 10^6$. Нахождение ктеноидов на участках с турбулентным режимом несколько не противоречит их упорядочивающей функции, которая остается полезной и в условиях турбулентного режима течения в пограничном слое.

Очевидно, что при движении любой рыбы величины Re меняются от весьма малых, отвечающих плаванию с очень низкой скоростью, до больших, соответствующих движению с максимальными доступными для данной рыбы скоростями. Отсюда и ктеноидный аппарат должен работать при различных значениях Re , из чего следует, что он должен сохранять свое значение в более или менее широком диапазоне Re , в условиях как ламинарного, так и турбулентного режимов течения в пограничном слое.

При малых числах Рейнольдса, когда угроза турбулизации пограничного слоя исключается, что заведомо имеет место при $Re < 10^4$, ктеноидный аппарат не нужен. При этих значениях мы, как правило, действительно, не встречаем рыб с ктеноидной чешуей ни в филогенезе, ни в онтогенезе.

При медленном движении крупных рыб с ктеноидной чешуей, в диапазоне $Re < 10^4$, ктеноидный аппарат не выполняет какой-либо полезной функции, поскольку течение в пограничном слое осталось бы ламинарным и при отсутствии ктеноидов. В условиях зарождающейся турбулентности, при $10^4 < Re < 10^5$, когда ламинарное состояние пограничного слоя становится весьма неустойчивым (Шлихтинг, 1962, 1974), ктеноидный аппарат работает как ламинаризатор, предотвращая развитие зарождающихся турбулентных токов (Бурдак, 1968). В условиях развитой турбулентности, при $Re > 10^5$, когда ламинарность пограничного слоя уже не может быть сохранена, ктеноидный аппарат выполняет функцию употребляемых в аэро- и гидромеханике сеточных фильтров, размельчающих вихри и тем самым способствующих уменьшению степени турбулентности. Последнее интересно сопоставить с описанным выше фактом ветвления ктеноидов в связи с ростом рыбы; за счет их ветвления усиливается влияние ктеноидного аппарата на пограничный слой, подобно тому как это имеет место при уменьшении ячеек сеточного фильтра.

Функции продольных рельефов на чешуе аналогичны как в условиях ламинарного пограничного слоя, в котором, как известно (Шлихтинг, 1962, 1974), уже имеются зарождающиеся хаотические токи, так и в условиях турбулентного пограничного слоя, где эти токи достигают сильного развития. Различия состоят по существу лишь в том, что в первом случае течение в пограничном слое еще может быть приведено в ламинарную форму, тогда как во втором оно уже не может быть приведено в такую форму и полезное воздействие продольных рельефов на пограничный слой может заключаться лишь в уменьшении степени турбулентности. При $Re > 10^7$ ктеноидная чешуя у рыб, как правило, уже не встречается, что, видимо, свидетельствует о том, что в этих условиях существенное уменьшение степени турбулентности в пограничном слое даже с помощью специальных приспособлений становится невозможным.

Итак, мы приходим к выводу, что ктеноидный аппарат рыб сохраняет свое полезное значение в весьма широких пределах Re , примерно от 10^4 до 10^7 . В этом диапазоне система ктеноидов, будучи функционально направленной на снижение гидродинамического сопротивления, встречаемого рыбой при плавании, представляет собой только один из возможных

способов управления течением в пограничном слое. Другой способ состоит в формировании течения в пограничном слое с помощью продольных рельефов с более пологим сечением, которые мы находим на циклоидной чешуе. В этой связи следует заметить, что циклоидная чешуя у рыб встречается равным образом как за пределами указанного выше диапазона чисел Рейнольдса, так и внутри его.

3) Топография и степень развития

Очень важным подтверждением описанной гидродинамической функции продольных рельефов на поверхности тела рыбообразных и рыб является топография этих рельефов и, особенно, их расположение вдоль продольной оси животного. Проведенное нами исследование чешуи различных рыб показало, что развитие продольных рельефов на различных участках тела всегда подчинено одной и той же закономерности, которая состоит в определенной последовательности их появления в направлении от переднего конца тела к заднему. На самой передней части тела у всех исследованных рыб продольные рельефы отсутствуют. Появляются они лишь на некотором удалении от переднего конца тела, и степень их развития в направлении от переднего конца тела к заднему в целом усиливается, что у разных рыб выражено в различной степени. Особенно хорошо это видно при исследовании чешуйного покрова рыб с эласмоидной чешуей.

Распределение по поверхности тела рыбы участков с циклоидной и ктеноидной чешуей показывает, что у взрослых особей всех исследованных нами видов ктеноиды на чешуе появляются на некотором расстоянии 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 появляются на спине, боках и брюхе также на различном удалении от переднего конца тела (рис. 76). Граница, разделяющая участки с циклоидной и ктеноидной чешуей на теле рыбы (обозначим ее буквой *C*) в большинстве случаев в общих чертах повторяет границу между конфузурным и диффузурным участками (обозначим ее буквой *D*). Как видно из рис. 76, линия *C*, по сравнению с линией *D* несколько смещена вперед.

Чрезвычайно важный материал для понимания функции ктеноидов дает детальный анализ границы между поверхностями, покрытыми циклоидной и ктеноидной чешуей, т. е. анализ формы линии *C*. Из рис. 76 видно, что, чем более резко нарастает диаметр тела рыбы в направлении спереди назад, тем дальше назад отнесена линия *C*, и наоборот. Иначе говоря, чем резче выражено на каком-либо участке тела увеличение скорости обтекающего потока, тем более назад отодвигается граница между циклоидной и ктеноидной чешуей (линия *C*).

Все это хорошо согласуется с теорией гидродинамики. Известно (Прандтль, 1951), что легче сохранить ламинарный поток, в котором скорость увеличивается, чем поток, в котором скорость уменьшается. Поэтому, на тех участках тела, где скорость обтекающего потока нарастает, специальные морфологические приспособления, упорядочивающие течение в пограничном слое, менее необходимы, чем на тех участках, где скорость потока остается постоянной или уменьшается. В соответствии с этим те участки поверхности тела рыбы, возле которых обтекающий поток резко ускоряется (т. е. в передней части тела) на большей части конфузурного участка покрыты циклоидной чешуей. На тех же участках, возле которых это увеличение ниже определенного предела, т. е. в нижней части кон-

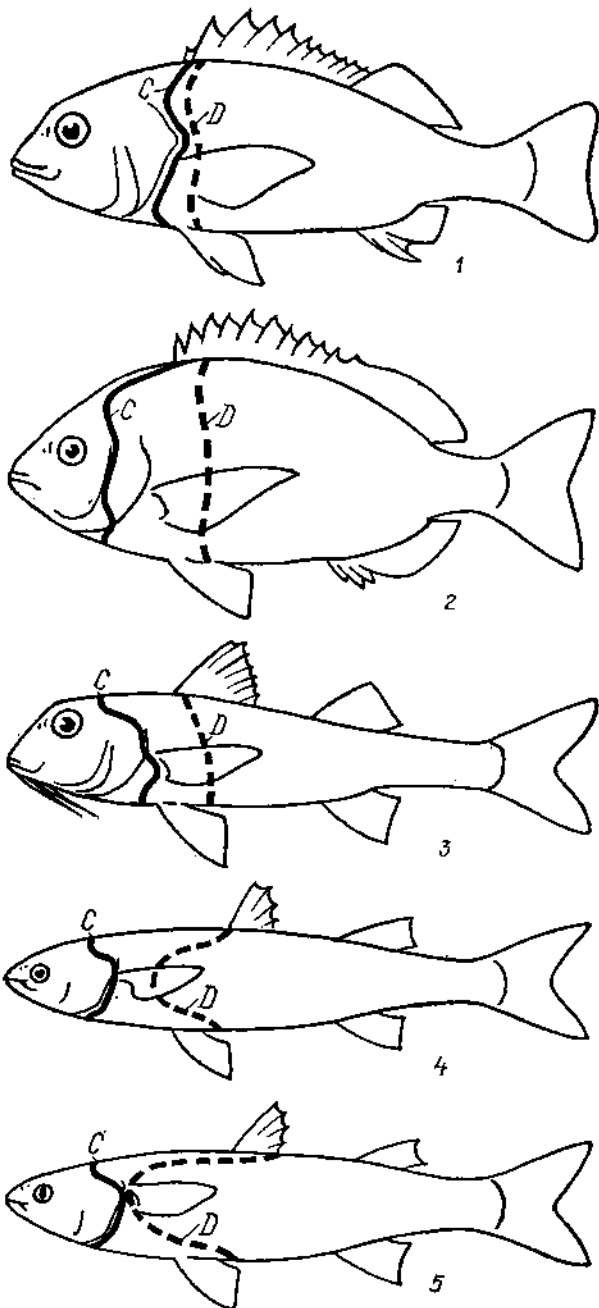
Граница между поверхностями, покрытыми циклоидной и ктеноидной чешуей (C) и граница между конфузорным и диффузорным участками тела (D):

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

фузора, ближе к линии D, или на диффузорном участке, возле которого скорость обтекающего потока уменьшается, чешуя становится ктеноидной.

Таким образом, в свете рассмотренной выше гидродинамической функции ктеноидов, появление их на некотором удалении от переднего конца тела вполне понятно, поскольку здесь пограничный слой остается ламинарным и без особого управления им со стороны обтекаемого тела. И только на определенном расстоянии от переднего конца, когда создается реальная угроза его турбулизации, появляется структура, управляющая течением в пограничном слое, т. е. фильтр из ктеноидов.

Аналогичный порядок появления продольных гребней на чешуе указан (Обручев, 1964) для древнейших вымерших Agnatha, в частности, для представителей Thelodonti, у которых чешуя на голове была гладкая, а на туловище — с продольными гребнями (см. рис. 1). Та же закономерность в возникновении и степени развития продольных килей на чешуе показана (Чернышов, Заец, 1974) для современных акул, у которых на самом переднем конце тела коронки чешуи гладкие и только на некотором расстоянии от передней точки тела (1—2 см) на них появляются кили.



Продольно ориентированные рельефы, характерные для поверхностей наружного скелета рыбообразных и рыб, в неживой природе не встречаются. Поэтому применительно к подобным рельефам специальная теория в гидромеханике не разработана. Тем не менее, поскольку рельефы на чешуе рыб представляют собой выступающие структуры, логично сравнить их высоту с параметрами выступов технической шероховатости, для которой различают две величины: критическую высоту ($k_{кр}$), которая в ламинарном пограничном слое вызывает переход ламинарной формы течения в турбулентную, и допускаемую высоту ($k_{доп}$), под которой в гидромеханике понимается «... та предельная высота элементов шероховатости, которая при обтекании стенки еще не вызывает увеличения сопротивления по сравнению с сопротивлением гладкой пластины» (Шлихтинг, 1974, с. 592), поскольку в этом случае «... все выступы элементов шероховатости лежат внутри ламинарного подслоя» (там же, с. 556).

По своей морфологии хорошо обтекаемые продольные рельефы на чешуе рыб не являются шероховатостью в обычном для технической гидромеханики понимании этого термина, обозначающего (Прандтль, 1951; Шлихтинг, 1974) шероховатость, состоящую из плохо обтекаемых плотно расположенных возвышений типа зерен песка («песочная шероховатость»), для которой разработаны основные теоретические положения, определяющие ее критическую и допускаемую высоту. Для очень редкой шероховатости, а также для волнистой поверхности, образованной более пологими возвышениями, допускаемая высота несколько выше (Шлихтинг, 1974). Исходя из этого, можно думать, что рельефы, образованные продольными киями, по сравнению с беспорядочно разбросанной, плохо обтекаемой и более густой песочной шероховатостью, должны иметь более высокие значения $k_{кр}$ и $k_{доп}$.

В табл. 7, 8 и 9 наряду с линейными параметрами продольных рельефов на чешуе рыб (k , h , i) показана критическая высота шероховатости ($k_{кр}$) и допускаемая ($k_{доп}$). Представленные в этих таблицах значения $k_{кр}$ найдены нами для места расположения наибольшего поперечного диаметра корпуса рыбы при условии, что в этой точке местное значение $Re \leq 10^6$. Если же в этой точке $Re > 10^6$, то значения $k_{кр}$ находили для $Re = 10^6$, поскольку при местных значениях $Re > 10^6$ сохранение ламинарного режима обтекания у рыб даже на конфузорном участке не всегда возможно (Алеев, 1976). Значения $k_{доп}$ найдены нами на основании величин L_a и Re_{L_a} .

Как видно из табл. 7, 8 и 9, где виды рыб расположены в порядке увеличения значений Re , из 21 вида, которые представляют собою 18 семейств, у 17 видов максимальная высота продольных рельефов определяется неравенством

$$k_{кр} > h > k_{доп}. \quad (7)$$

Среди этих 17 видов 16 нектонные и один (*Mullus*) — сравнительно подвижный нектобентосный. Неравенство (7) не оправдывается только в тех случаях, когда гидродинамическая функция продольных рельефов на чешуе в той или иной мере деградирует и не является основной. Мы видим это на примерах малоподвижных бентосных рыб, у которых эта функция ослаблена (*Gobius*) или полностью отсутствует (*Scorpaena*); для них справедливо неравенство $k_{кр} > k_{доп} > h$. У бентонектонного *Monocentris*, напротив, $h \geq k_{кр} > k_{доп}$. Это объясняется тем, что у этой рыбы очень крупная чешуя образует защитный панцирь (рис. 26, г) и увеличенные сплошные гребни ктеноидов выполняют функцию мощных

ребер жесткости (см. главу II), в то время как их гидродинамическая функция при плавании Мопосентрис в заведомо ламинарном режиме ($Re = 5,2 \cdot 10^4$) определяется практически только соотношением величин h и $k_{кр}$, но не $k_{доп}$. Поэтому у Мопосентрис $h \approx k_{кр}$ (табл. 7).

Из 21 вида, представленного в табл. 7, 8 и 9, только у глубоководной *Argentina* высота гребней на чешуе заметно превосходит величину $k_{кр}$; это связано, видимо, с еще неизученными аспектами экологии этой рыбы.

Таким образом, общим правилом для неглубоководных эунектонных и бентонектонных рыб является тот факт, что высота продольных рельефов на чешуе занимает промежуточное положение между критической высотой выступов в ламинарном пограничном слое ($k_{кр}$) и допускаемой — в турбулентном ($k_{доп}$). Это соответствует, по нашему мнению, наличию в пограничном слое у тела рыбы ламинарного и турбулентного участков, что, как известно (Алеев, 1976), при $Re > 10^5$ характерно для всех рыб. Максимальная высота рельефов на чешуе несколько превышает допускаемую для песочной шероховатости (табл. 7, 8, 9), чего и следовало ожидать, исходя из сказанного выше о зависимости допускаемой высоты всех видов рельефов от их геометрии и методике их измерений.

Как видно из рис. 77, у всех исследованных рыб, у которых $Re < 10^6$, размеры ктеноидов увеличиваются от переднего конца тела к заднему, т. е. параллельно увеличению $k_{кр}$, $k_{доп}$ и общей толщины пограничного слоя.

Поскольку толщина пограничного слоя при прочих равных условиях уменьшается с увеличением Re (Прандтль, 1951; Шлихтинг, 1974), у различных видов рыб высота всех форм продольных рельефов на чешуе тем меньше, чем больше характерные для этих видов значения Re (табл. 7, 8, 9; рис. 77).

Рассмотренная выше закономерная последовательность изменения степени развития продольных рельефов на чешуе вдоль продольной оси тела животного, характерная как для Chondrichthyes, так и для Osteichthyes, всецело определяется фактом изменения по продольной оси тела состояния пограничного слоя, которое может быть охарактеризовано величиной местных значений Re .

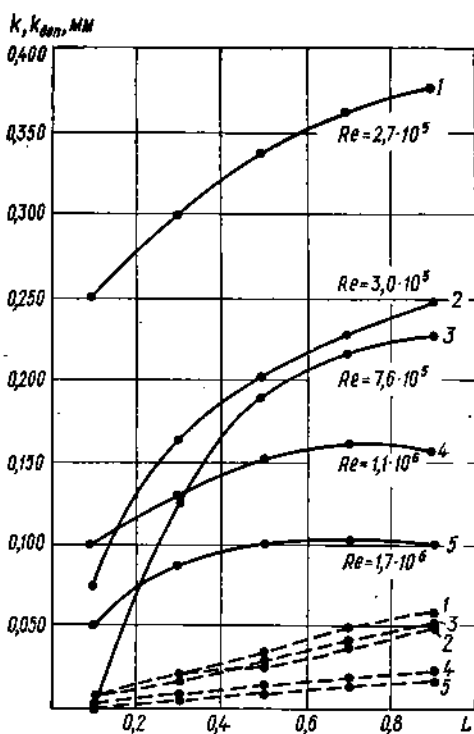
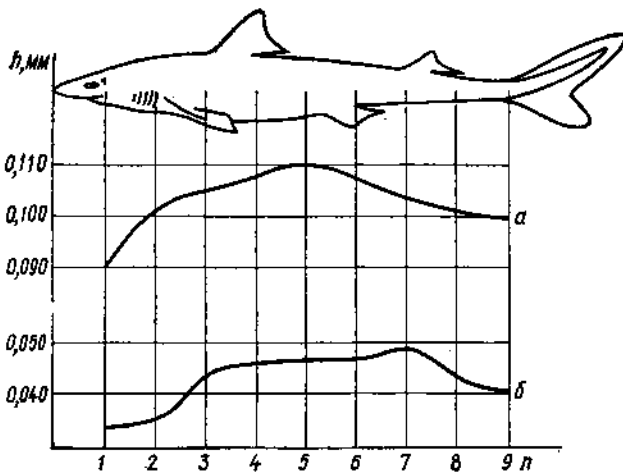


Рис. 77

Изменение длины ктеноидов (k , сплошные линии) и допускаемой шероховатости ($k_{доп}$, пунктирные) у рыб по продольной оси тела; длина рыбы (L) выражена в долях единицы:

1 — *Mullus barbatus ponticus* Essipov, $L = 17,6$ см; 2 — *Diplodus annularis* (L.), $L = 15,2$ см; 3 — *Pomadasis guoraca* Russell, $L = 38,5$ см; 4 — *Mugil auratus* Risso, $L = 28,5$ см; 5 — *M. cephalus* L., $L = 45,0$ см.



Изменение высоты килей (h) на коромьях плакоидных чешуй у акул по продольной оси тела, n — номера участков тела. Чешуи взяты со средней линии боковой поверхности тела.

a — *Squalus acanthias* L.,
 b — *Prionace glauca* (L.).
 По цифровым данным
 О. Б. Чернышова и
 В. А. Заец, 1974.

В самой передней части тела, при некоторых малых местных значениях $Re \leq 10^4$, продольные рельефы на чешуе вообще отсутствуют, что соответствует ламинарному состоянию пограничного слоя. Далее, по направлению назад, в диапазоне местных значений Re от $5,0 \cdot 10^4$ до $2,0 \cdot 10^5$, который соответствует возникновению в пограничном слое турбулентности, продольные рельефы на чешуе появляются и степень их развития, отражаемая их линейными параметрами и, в частности, высотой, начинает увеличиваться. Это увеличение продолжается вплоть до местных значений Re порядка 10^6 — $5,0 \cdot 10^6$, при которых имеет место максимальное развитие продольных рельефов. По мере дальнейшего увеличения местных значений Re , если для данного вида может оправдываться условие $Re > 10^6$, с приближением к заднему концу тела начинается регрессивное развитие продольных рельефов на чешуе. Оно, по-видимому, обусловлено уменьшением эффективности действия этих рельефов в условиях значительно возросшей турбулентности пограничного слоя. У отдельных видов рыб это регрессивное развитие продольных рельефов на поверхности задней части туловища выражено тем сильнее, чем выше местные значения Re на этом участке тела.

В соответствии с этим у тех видов рыб, у которых местные значения Re в пограничном слое не превышают 10^6 , вдоль продольной оси тела, в направлении от его переднего конца к заднему, наблюдается только прогрессивное развитие продольного рельефа. Примером могут служить небольшие и сравнительно медленно плавающие рыбы с ктеноидной чешуей, такие, как *Mullus*, *Diplodus*, *Pomadasis* и др. (рис. 77, 1—3). У тех рыб, у которых на большем или меньшем пространстве задней части тела местные значения Re превышают 10^6 , степень развития продольных рельефов в направлении от переднего конца к заднему сначала увеличивается, достигая максимума в диапазоне Re от 10^6 до $5,0 \cdot 10^6$, а затем ближе к хвосту, снова уменьшается, примером чего могут служить крупные виды *Mugil* (рис. 77, 4, 5) и крупные акулы (рис. 78).

Таким образом, все изложенное подтверждает высказанную ранее мысль (Бурдак, 1968), что продольно ориентированные рельефы на поверхности тела рыбообразных и рыб выполняют важнейшую гидродинамическую функцию, управляя течением в пограничном слое и способствуя уменьшению сопротивления трения.

3. Ложбины стока

Значительный интерес представляет рассмотрение механизма управления пограничным слоем циклоидной чешуи, поскольку, как известно (Бурдак, 1970), циклоидная и ктеноидная чешуя — два варианта развития чешуи одного и того же эласмоидного типа и при определенных обстоятельствах в онтогенезе переходят одна в другую.

Микрорельеф поверхности циклоидной чешуи был изучен нами на примерах 29 видов рыб: шпрота (*Sprattus sprattus phalericus* (Risso)), океанической сельди (*Clupea harengus harengus* L.), сардинки (*Sardinella aurita* Val.), тюльки (*Clupeonella delicatula delicatula* (Nordm.)), черноморской проходной сельди (*Alosa kessleri pontica* (Eichw.)), радужной форели (*Salmo gairdneri irideus* Gibb.), ручьевой форели (*Salmo trutta labrax m. fario* L.), щуки (*Esox lucius* L.), плотвы (*Rutilus rutilus rutilus* (L.)), голавля (*Leuciscus cephalus cephalus* (L.)), язя (*Leuciscus idus idus* (L.)), красноперки (*Scardinius erythrophthalmus erythrophthalmus* (L.)), линя (*Tinca tinca* (L.)), подуста (*Chondrostoma nasus variabile* Jakowlew), пескаря (*Gobio gobio gobio* (L.)), уклейки (*Alburnus alburnus alburnus* (L.)), густеры (*Blicca bjoerkna bjoerkna* (L.)), золотистого карася (*Carassius carassius* (L.)), серебрястого карася (*Carassius auratus gibelii* (Bloch)), сазана (*Cyprinus carpio carpio* L.), гольца (*Nemachilus barbatulus barbatulus* (L.)), щиповки (*Cobitis taenia taenia* L.), вьюна (*Misgurnus fossilis* (L.)), саргана (*Belone belone euxini* Günther), налима (*Lota lota lota* (L.)), мерланга (*Odontogadus merlangus euxinus* (Nordm.)), пикши (*Melanogrammus aeglefinus* (L.)), трески (*Gadus morhua morhua* L.), и ставриды (*Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev). Кроме того, был изучен поверхностный рельеф чешуи лугара (*Pomatomus saltatrix* (L.)), занимающей промежуточное положение между циклоидной и ктеноидной формами.

Проведенное исследование показало, что на циклоидной чешуе, как и на ктеноидной, имеется продольно ориентированный рельеф. Он представлен элементами, которые по аналогии с геодезическим рельефом могут быть названы ложбинами стока. Эти ложбины становятся хорошо заметными, если провести на фотографии чешуи линии, аналогичные изогипсам. В данном случае указанные изогипсы могут быть легко найдены как границы между любыми двумя соседними пластинками чешуи.

Ложбины стока на циклоидной чешуе имеются не всегда. У ряда рыб циклоидная чешуя лишена их; такова, например, чешуя представителей большинства *Clupeidae*, *Salmonidae* (рис. 31), *Esocidae* (рис. 45), из *Cyprinidae* — у *Gobio* (рис. 48), *Cobitidae*, *Belonidae*, *Gadidae*, *Carangidae* (рис. 20, б), и *Scombridae*. Но случаи наличия ложбин стока на чешуе соответствуют плаванию рыбы в режиме Re от 10^4 до $6,0 \cdot 10^6$. К числу таких рыб из исследованных нами представителей *Cyprinidae* относятся: плотва (рис. 36), голавль (рис. 38), язь (рис. 44; 79, б), красноперка (рис. 39), линь (рис. 46), подуст (рис. 40), уклейка (рис. 34), густера (рис. 37), золотистый карась (рис. 42), серебрястый карась (рис. 20, г; 41; 80), сазан (рис. 43), а из *Pomatomidae* — лугарь (рис. 79, а).

Как видно из сказанного, ложбины стока на циклоидной чешуе мы находим в пределах того же самого диапазона чисел Рейнольдса, что и ктеноидную чешую. Это совпадение объясняется тем, что и продольные кили на чешуе, и продольно ориентированные ложбины стока выполняют одну и ту же функцию управления течением в пограничном слое.

Таким образом, ложбины стока функционально и морфологически следует рассматривать как один из вариантов продольно ориентированного рельефа. Они являются наименее развитой стадией этого рельефа и

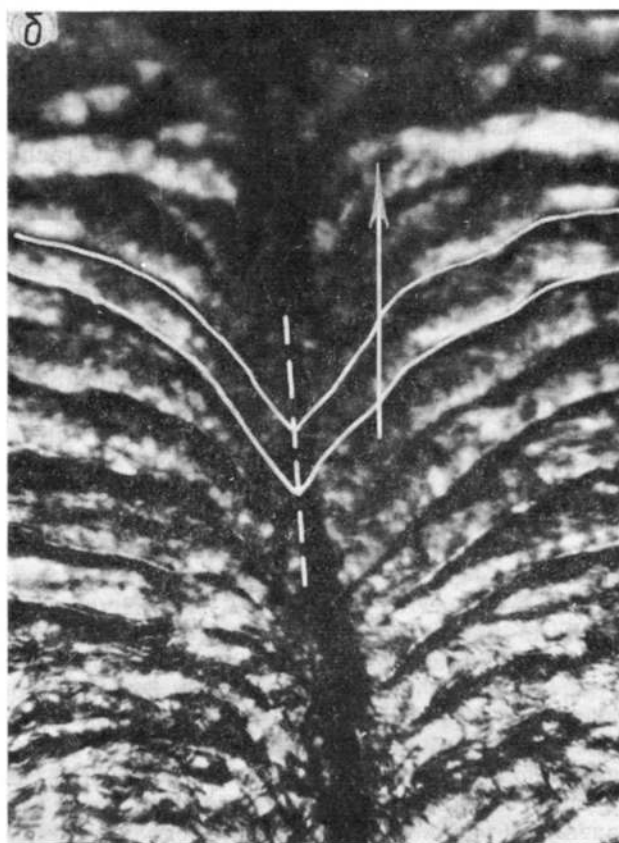
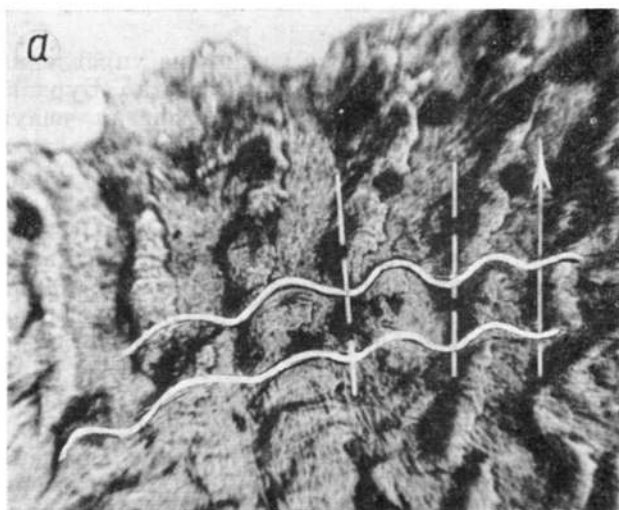


Рис. 79

Ложбины стока на чешуе рыб. Изогипсы проведены сплошными линиями, ложбины стока отмечены пунктиром. Стрелка указывает направление обтекающего потока:
 а — *Pomatomus saltatrix* (L.), $L = 70,0$ см; б — *Leuciscus idus* (L.), $L = 36,5$ см.

представлены рядом модификаций.

В некоторых случаях, как например у представителей Сургиніае — сазана и карасей, образующий ложбинами рельеф усилен продольными рядами более конкретных, часто — конических выступов, расположенных на продольных возвышениях между ложбинами (рис. 20, г; 80); такое положение можно рассматривать как следующий шаг в направлении формирования более четко выраженного продольного рельефа.

Отчетливо выраженные ложбины стока имеются также на чешуе взрослого луфаря, у которого немногочисленные, слабо развитые ктенониды сидят лишь по краю чешуи, и чешуя является, по сути дела, циклоидной. Рельеф поверхности чешуи образует ложбины, направленные вдоль продольной оси рыбы, т. е. вдоль потока. Эти ложбины образованы округлыми, более или менее параллельными валиками

(рис. 79, а). У молоди луфаря, при длине до 15 — 20 см, что примерно соответствует значению Re порядка $4,0 \cdot 10^5$, ложбины стока на чешуе совершенно отсутствуют (рис. 82). В этом проявляется аналогия возрастной динамики ложбин стока и продольно ориентированных килей на чешуе (см. главу

Ложбины стока на чешуе
Carassius auratus gibelio Bloch.
 $L = 10,7$ см:

a — микрорельеф поверхности чешуи в плане, ложбины стока отмечены пунктиром;
б — тот же микрорельеф, вид сзади, т. е. по направлению обтекающего потока; хорошо виден полукруглый профиль ложбины стока, образованной двумя рядами конических возвышений.

V), в чем следует видеть еще один аспект функционально-морфологического сходства между этими типами продольных рельефов.

С целью более детального изучения поперечного сечения ложбин стока чешую фотографировали под острым углом к ее поверхности, составлявшим не более 10° по направлению продольной оси рыбы. Это позволило хорошо рассмотреть ложбины стока и проанализировать их профиль (рис. 80). Оказалось, что у сазана и карасей ложбины стока на чешуе имеют полукруглый профиль. Фотография поперечного сечения рельефа чешуи серебристого карася, представленная на рис. 80, *б*, не оставляет сомнений в том, что подобные продольные ложбины на поверхности циклоидной чешуи несут гидродинамическую функцию, аналогичную функции ктеноидного аппарата, т. е. состоящую в ламинаризации пограничного слоя.

Исследование выявленного таким путем микрорельефа чешуи у перечисленных выше видов рыб показало, что на поверхности ее имеются продольно ориентированные понижения — ложбины стока, по своей конфигурации напоминающие речные долины. Степень сходства ложбин стока на чешуе рыб и рельефа, образованного речными долинами, показана на рисунке, где изображены изогипсы, проведенные на поверхности чешуи язя (рис. 81, *б*) и на карте подводного каньона р. Гудзон (рис. 81, *а*). Подводные каньоны, подобные каньону р. Гудзон, сформировались (Линдберг, 1955) как элементы субазрального рельефа, т. е. как фактические



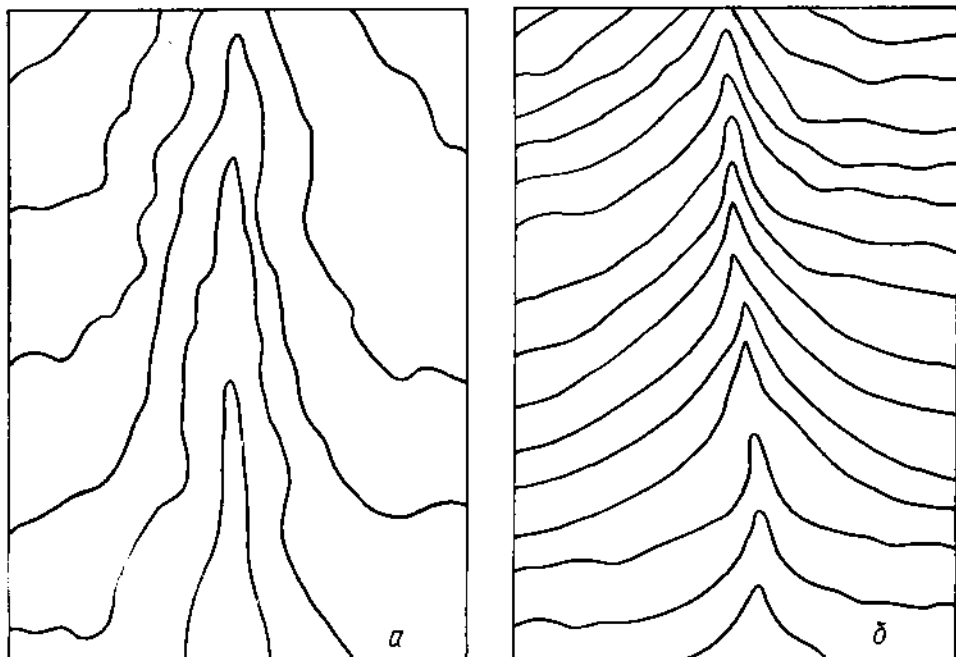


Рис. 81

Рельеф подводного каньона р. Гудсон (а, по Линдбергу, 1955) и ложбины стока на чешуе *Leuciscus idus* (L.) (б).

ложбины стока, каковыми являются и ложбины стока на чешуе рыб, омываемые обтекающим рыбу потоком. Разумеется, ложбины стока на чешуе рыб можно сравнивать не только с подводными каньонами рек, но с таковыми же правым и с субэвральными долинами современных рек.

Выявленная аналогия доказывает, что в ряде случаев на поверхности чешуи рыб действительно могут появляться элементы, напоминающие элементы неживой природы, сформированные омывающим их потоком воды, как об этом пишут А. Ф. Кудряшов и В. В. Барсуков (1967а, б). При этом следует, однако, иметь в виду, что аналогия между этими образованиями является чисто внешней.

Речное русло образуется в результате механического взаимодействия потока воды, обтекающего тот или иной рельеф, и элементов данного рельефа, оказывающих сопротивление этому обтеканию. Под действием потока ссылаются те элементы рельефа, которые оказывают ему наибольшее сопротивление, вследствие чего русло в конечном итоге приобретает такую форму, при которой текущий по нему поток встречает наименьшее возможное сопротивление.

Что же касается ложбин стока на чешуе рыб, то они возникают в филогенезе как оптимальный вариант обтекаемой поверхности. При такой поверхности обеспечивается минимальная возможная величина сопротивления трения за счет ослабления турбулентных пульсаций в пограничном слое. Благодаря этому неизбежно происходит экономия энергии, затрачиваемой рыбой на движение, в чем и состоит смысл этого приспособления.

4. Склеритно-эпителиальный комплекс

Рельеф, образуемый на поверхности чешуи валиками склеритов (рис. 82), должен рассматриваться прежде всего как совокупность ребер жесткости, а именно как своеобразная арматура, увеличивающая конструктивную жесткость всей пластинки чешуи и способствующая плотному прилеганию ее задней кромки к пластинке последующей чешуи, что обеспечивает необходимую гладкость чешуйного покрова в целом.

Наряду с этим склериты в совокупности с покрывающим их эпителием, скорее всего, функционируют как демпфирующий комплекс, в принципе подобный искусственному ребристому демпфирующему покрытию М. Крамера. Ребра склеритов представляют собой аналог диафрагмы в искусственном демпфирующем покрытии, а внутриклеточная жидкость эпителиальных клеток — аналог вязкой жидкости, заполняющей промежутки между ребрами диафрагмы в искусственном покрытии (рис. 83). Следует предположить, что в случае склеритного аппарата энергия турбулентных пульсаций пограничного слоя поглощается упруго деформируемым эпителием, покрывающим чешую. По аналогии с механизмом действия ис-



Рис. 82

Склериты на чешуе *Pomatomus saltatrix* (L.). $L_a = 14,6$ см.

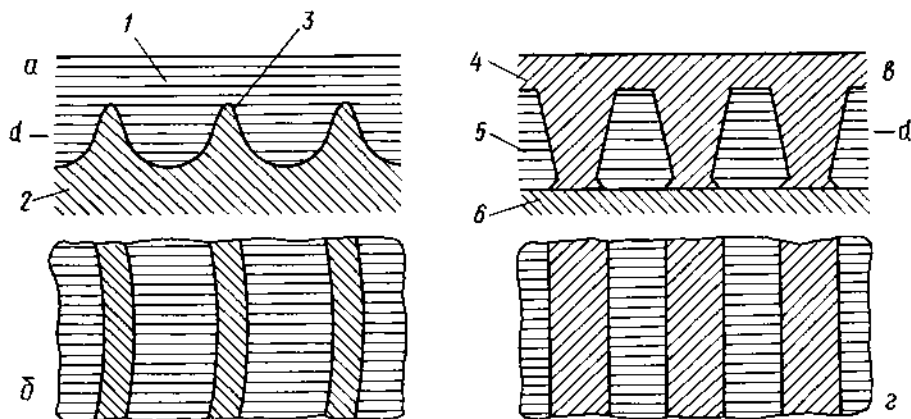


Рис. 83

Схема строения склеритного аппарата на эласмоидной чешуе *Rutilus rutilus rutilus* (L.) (а, б) и схема ребристого покрытия Крамера (в, г):

а, в — вертикальный разрез; б, г — горизонтальный разрез по dd; 1 — эпителий, 2 — костная ткань чешуи, 3 — ребра склеритов, 4 — ребристая диафрагма, 5 — заполненное вязкой жидкостью пространство между ребрами, 6 — жесткая обшивка модели или судна.

кусственных покрытий Крамера (Kramer, 1957, 1960a—c, 1962) можно думать, что при возникновении избыточного давления в той или иной точке пограничного слоя происходят сжатие эпителия перпендикулярно к его поверхности и перемещение вязких клеточных соков преимущественно вдоль склеритных лунок. В процессе перемещения внутриклеточной жидкости осуществляется энергообмен между пограничным слоем и внутренней средой эпителия.

У разных рыб расположение склеритов на чешуе варьирует. Однако на открытой части чешуи они всегда располагаются в целом перпендикулярно потоку (см. рис. 20, 34, 36—46, 48, 65—67, 70, 72, 74, 75, 82). Судя по всему, описанный выше механизм энергообмена между пограничным слоем и внутренней средой эпителия принципиально остается одним и тем же при любом расположении склеритов относительно направления обтекающего потока, поскольку в любом случае основу этого механизма составляет перемещение внутренней жидкости под мембраной, в данном случае — перемещение клеточных соков в эпителиальных клетках.

Значительное оводнение и рыхлость эпителия, необходимые для обеспечения его демпферных функций, при движении рыбы создают угрозу его смещения в направлении обтекающего потока благодаря трению эпителия о воду. Однако наличие ребер склеритов, расположенных под некоторым углом к потоку, обеспечивает достаточно прочное сцепление эпителия с чешуей.

При сопоставлении строения искусственных демпфирующих покрытий Крамера и склеритно-эпителиального комплекса на чешуе рыб сама собой напрашивается мысль об аналогии демпферных механизмов, имеющих место в случае склеритно-эпителиального комплекса эласмоидной чешуи рыб и кожного покрова дельфинов. Согласно общепринятому мнению (Петрова, 1970), столбиковое покрытие Крамера имитирует кожу дельфина. Мы считаем, что ребристое демпфирующее покрытие Крамера представляет собой функциональный аналог склеритно-эпителиального ком-

плекса эласмоидной чешуи рыб. Хотя, как полагают (Петрова, 1970), искусственные демпфирующие покрытия были изобретены Крамером значительно раньше, чем он обратился к изучению соответствующих биологических прототипов, тем не менее по конструкции они обнаруживают сходство с кожным покровом китообразных и со склеритно-эпителиальным комплексом эласмоидной чешуи рыб.

Кстати, в экспериментах Крамера было показано, что оптимальная толщина диафрагмы столбикового покрытия равна 2 мм, тогда как для ребристого она составляет всего 0,76 мм. У рассмотренных нами животных имеет место аналогичное соотношение линейных размеров демпфирующих структур: у дельфинов они гораздо крупнее, чем у рыб. Так, по нашим измерениям, высота дермальных сосочков у дельфинов афалины (*Tursiops truncatus* (Montagu)) и азовки (*Phocoena phocoena* (L.)) составляет около 0,90 мм, тогда как в склеритном аппарате рыб высота аналогичных элементов — склеритных ребер — составляет всего около 0,01—0,03 мм.

Как отмечает В. Е. Соколов (1955), дермальные сосочки, входящие в ячеи эпидермиса, в коже Cetacea служат, в частности, для более прочного сцепления эпидермиса с дермой, что предотвращает продольное смещение эпидермиса при трении его о воду. Есть все основания думать, что именно такова и функция склеритных ребер на эласмоидной чешуе рыб.

Рассматривая принципиальные аналогии в строении демпфирующих комплексов у китообразных и рыб, необходимо отметить и некоторые различия между ними. Они состоят в основном в разных уровнях морфологического обеспечения процесса демпфирования. У Cetacea этот процесс морфологически обеспечен на уровне органа, поскольку демпфером является кожа, образованная разнородными тканями. У рыб с эласмоидной чешуей процесс демпфирования морфологически обеспечен на уровне ткани, так как демпфером является эпителиальная ткань, и на клеточном уровне, поскольку существенный элемент процесса — деформация эпителиальных клеток. Эти различия в рассматриваемом отношении между Cetacea и рыбами с эласмоидной чешуей определяются разным строением кожи у Mammalia и Osteichthyes.

Частичное или полное отсутствие чешуи у быстро плавающих рыб, таких, как Scombridae и Xiphiidae, может рассматриваться, в частности, именно как результат прогрессивного развития демпферной функции кожи (Алеев, 1963), для выполнения которой она должна быть освобождена от чешуйного покрова.

5. Рельеф поверхности головы

При рассмотрении ламинаризаторных структур, имеющих на поверхности тела рыбы, обращает на себя внимание тот факт, что в диапазоне $Re > 10^6$ при хорошем развитии ктеноподобных структур почти на всей поверхности туловища они, как правило, отсутствуют на голове, что объясняется (Бурдак, 1968) конфузорным характером обтекания этой части тела. Тем не менее у многих рыб на голове имеются разного рода продольные гребни и обращенные назад шипы, назначение которых, как и других макрокилей на теле, состоит (Бурдак, 1975; Алеев, 1976) в обеспечении более строго продольного направления обтекающего потока. Наряду с этим они в некоторых случаях играют и защитную роль, дополняя создаваемую наружным скелетом панцирную защиту (см. рис. 27, б, г). Такие продольные кили и шипы на голове имеются, например, у представителей ряда семейств Perciformes и, особенно, Scorpaeniformes.

Наиболее общей особенностью в этом плане является, пожалуй, рельеф жаберной крышки, имеющий сходные особенности у представителей различных групп Osteichthyes. Рассмотрение поверхностных рельефов, имеющих у рыб на жаберных крышках, приобретает особый интерес еще и потому, что эти рельефы всегда расположены в конфузорной области и в большинстве случаев не могут быть гидродинамически нейтральными структурами, поскольку имеют высоту, сопоставимую с толщиной пограничного слоя.

Исследование рельефов жаберной крышки проведено нами (Бурдак, 1975) на различных представителях семейств Acipenseridae, Clupeidae, Engraulidae, Salmonidae, Esocidae, Cyprinidae, Belonidae, Gasterosteidae, Mugilidae, Serranidae, Percidae, Pomatomidae, Carangidae, Trachinidae, Uranoscopidae, Scombridae, Xiphiidae, Istiophoridae, Scorpaenidae, Thigliidae и др.

В наиболее общем случае рельефы жаберной крышки у рыб, если они имеются, лучше всего выражены на operculum и состоят из радиальных гребней и борозд, расходящихся из точки фиксации этой кости (из ее передневерхнего угла). Степень выраженности радиальных рельефов на operculum, как правило, минимальная у быстрых, подвижных рыб с преимущественно или исключительно пассивным типом дыхания (Clupeidae, Scombridae, пелагические Carangidae, Pomatomidae и т. п.) и, напротив, максимальная — у медленно плавающих рыб с активным типом дыхания (Cyprinidae, отчасти Salmonidae и Percidae и др.). У многих Percidae эти рельефы, остеологически хорошо выраженные, снаружи полностью скрыты мягкими тканями и чешуей. Наиболее видимы они на поверхности жаберной крышки у медленно плавающих рыб, жаберные крышки которых не покрыты чешуей (большинство представителей Cyprinidae).

У быстрых пелагических рыб (Xiphiidae и Istiophoridae), для которых характерно полностью турбулентное обтекание тела (Алеев, 1970), радиальные рельефы на operculum выражены хорошо, хотя в значительной мере затянuty поверхностными мягкими тканями, вследствие чего реальная высота их меньше.

Независимо от того, какую гидродинамическую функцию несут рельефы на operculum, они во всех случаях выполняют функцию жесткого скелета жаберной крышки, представляя собой ребра жесткости, подобные склеритам на эласмоидной чешуе (Бурдак, 1972). Эта арматурная функция радиальных рельефов operculum является основной, о чем свидетельствует расположение центра радиальности рельефа в точке морфологической фиксации operculum к костям мозгового черепа.

Жесткостная функция этих рельефов подтверждается и преимущественным развитием их у медленно плавающих рыб с исключительно активным типом дыхания и мощным костно-мышечным аппаратом жаберной крышки. Чем активнее дыхательные движения, тем массивнее и, следовательно, более жесткой должна быть жаберная крышка, что приводит к усилению ребер жесткости на operculum. Примером этого могут служить такие рыбы, как большинство бентонектонных Cyprinidae (Carassius, Cyprinus, Abramis, Blicca и др.).

Гидродинамическая функция радиальных рельефов на operculum может иметь двойкий характер, будучи направлена либо на ламинаризацию пограничного слоя, либо на его турбулилизацию. В диапазоне $Re < < 10^7$ радиальные рельефы наиболее развиты в заднем верхнем секторе operculum. Имея продольное или почти продольное расположение (рис. 84),

Продольный рельеф
поверхности заднего
верхнего сектора operculum
Stizostedion lucioperca (L.).
Увеличено.



они неизбежно выполняют функцию ламинаризаторных структур, способствующих продольному расчленению пограничного слоя в этой области. В этом случае радиальные рельефы в указанной области в какой-то мере играют роль дефлекторных устройств.

В поддержку этой трактовки можно указать на тот факт, что в этой области складки operculum часто сочетаются с продольным рельефом, образуемым специальными горизонтально расположенными шипами, что характерно, например, для многих Percoidae (*Epinephelus*). Эти шипы, направленные назад и плотно прижатые к телу, не могут рассматриваться как защитные приспособления, поскольку острия их лежат фактически в плоскости поверхности тела. Развита они преимущественно у медленно плавающих рыб с активным типом дыхания. Описанные рельефы в той или иной мере должны препятствовать диффузорному характеру обтекания жаберной крышки в момент ее отведения от тела при активных вдохах рыбы, что не может не иметь важного значения для сохранения более строго продольного обтекания на боках рыбы за жаберной крышкой.

Сказанное выше относится к радиальным рельефам заднего верхнего сектора operculum. На нижнем переднем секторе operculum также имеются рельефы, однако они уже не могут рассцениваться как дефлекторы, поскольку расположены под значительным углом к продольной оси рыбы и обтекающему ее потоку. Они всегда значительно ниже и в большей степени скрыты мягкими тканями (а у Percoidae — также чешуей), чем релье-

ефы задневерхнего сектора operculum, что не исключает выполнения ими жесткостной функции в нижней части operculum, поскольку ребра жесткости прекрасно выполняют свою функцию, будучи утопленными в мягкие ткани.

Следовательно, если в верхней и, особенно, в верхнезадней части operculum радиальные рельефы выполняют одновременно жесткостную и гидродинамическую функцию, то в нижней части этой кости указанные рельефы существуют лишь ради жесткостной функции.

Радиальная складчатость поверхности suboperculum у Acipenseridae (рис. 25), у которых эта кость функционально соответствует operculum высших Actinopterygii, несет исключительно жесткостные функции, что отвечает наличию крупной шероховатости на голове представителей Acipenseridae. Эта макрошероховатость головы, характерная для всех Acipenseridae, соответствует медленному движению этих рыб и, по-видимому, в целом турбулентному обтеканию их тела.

Турбулизаторная гидродинамическая функция радиальных рельефов на operculum имеет место, возможно, лишь у представителей Xiphiidae и Istiophoridae, у которых турбулентно обтекается все тело (Алеев, 1970). В этом случае наличие дополнительной шероховатости на operculum может способствовать дополнительной турбулизации пограничного слоя, что в условиях специфической картины обтекания Xiphiidae и Istiophoridae может создавать прямой энергетический выигрыш.

Таким образом, без учета гидродинамической роли поверхностных рельефов головы и, в частности, рельефов жаберной крышки не может быть полного и правильного представления о макро- и микрорельефных структурах на поверхности тела рыбы, которые оказывают решающее влияние на картину ее обтекания.

ГЛАВА V

РАЗВИТИЕ ГИДРОДИНАМИЧЕСКОЙ ФУНКЦИИ НАРУЖНОГО СКЕЛЕТА В ОНТОГЕНЕЗЕ И ФИЛОГЕНЕЗЕ

1. Общие замечания

Важнейший материал для суждения о гидродинамической функции чешуйного покрова дает анализ ее развития в онтогенезе и филогенезе.

В онтогенезе по мере роста рыбы доступные для нее скорости плавания увеличиваются (Шулейкин, 1953; Алеев, 1974). В связи с этим в онтогенезе всех исследованных видов имеет место непрерывное увеличение чисел Рейнольдса и постоянное изменение условий обтекания. В результате этого происходят изменения в тех приспособлениях, с помощью которых осуществляется управление течением в пограничном слое. Очевидно, что при малых Re , порядка 10^3 , ни угрозы турбулизации пограничного слоя, ни необходимости управления им для плавающего животного не существует. Затем в диапазоне $Re > 5,0 \cdot 10^3$ эта необходимость появляется и возникают специальные приспособления, которые направлены на недопущение или ослабление турбулентных пульсаций в пограничном слое, т. е. упорядочение течения в нем, благодаря разделению сплошной пелены пограничного слоя на отдельные струи (см. главы IV, VI).

Те же соотношения линейных размеров рыб, доступных для них скоростей плавания и особенностей строения и функционирования поверхностных рельефов на чешуе имеют место и в филогенезе. Анализ строения чешуйного покрова рыб, плавающих в различных режимах Re , дает сравнительный материал, позволяющий судить о филогенетическом развитии поверхностных рельефов на чешуе в связи с выполняемой ими гидродинамической функцией. Сравнительные функционально-морфологические исследования чешуи различных типов дают возможность рассматривать их как определенные стадии развития одного и того же приспособления, что представляет общий интерес как для зоологии и ихтиологии, так и для палеонтологии.

2. Онтогенез

Чем шире диапазон возрастных изменений чисел Рейнольдса в онтогенезе того или иного вида, тем больший интерес для нашего анализа представляет его рассмотрение. Одним из весьма интересных в этом плане примеров являются кефали (*Mugil*), имеющие ктеноидную чешую и плавающие в режимах $Re \leq 5,0 \cdot 10^3$. Именно кефали и были выбраны нами для детального

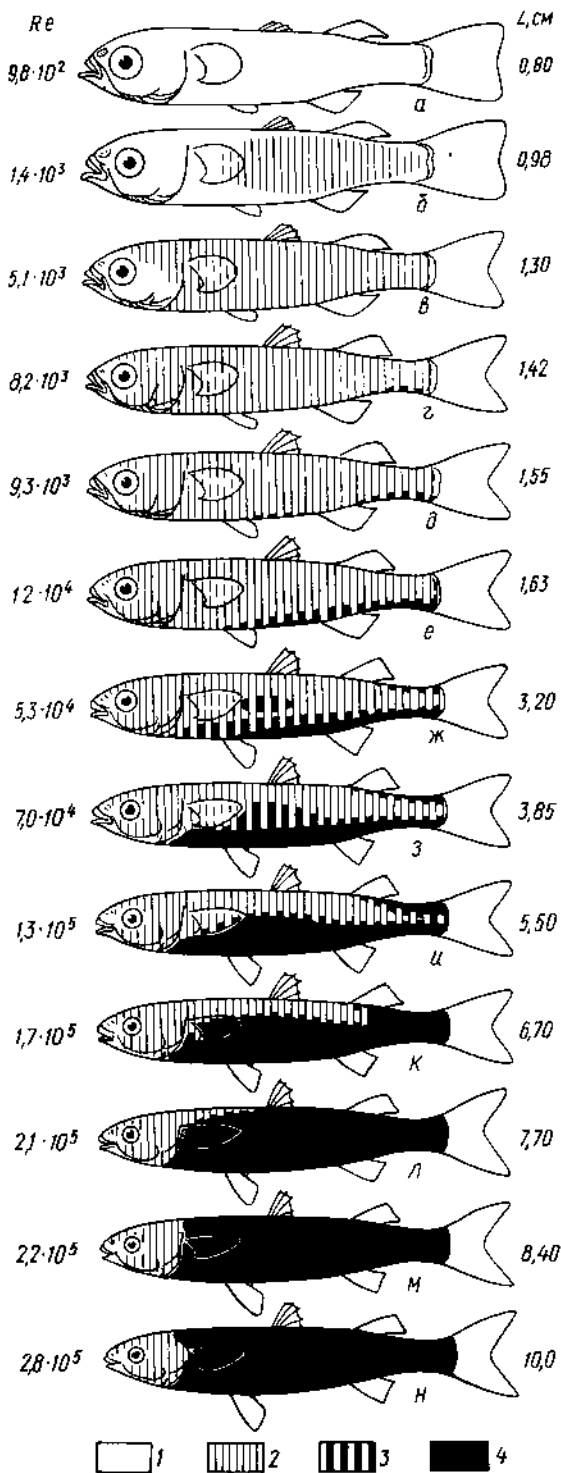


Рис. 85

Развитие чешуйного покрова у *Mugil saliens* Risso.

1 — чешуи нет, 2 — чешуя циклоидная, 3 — чешуя циклоидная и ктеноидная; 4 — чешуя ктеноидная. Прочие пояснения в тексте.

исследования динамики ктеноидного аппарата в онтогенезе. Выполненное на кефалях исследование (Бурдак, 1957, 1968, 1969а, 1969в, 1970) впервые позволило прийти к заключению о различиях в функциональных характеристиках циклоидного и ктеноидного чешуйного покровов у рыб.

Объектом для исследования раннего онтогенеза у кефалей была выбрана *M. saliens* Risso. Материалом послужила отловленная в Черном море кефаль следующих размерных групп (указаны длина рыб от вершины рыла до конца позвоночного столба в сантиметрах — L и число исследованных экземпляров — n): 0,73—0,85 ($n = 4$); 0,96—1,00 ($n = 7$); 1,20—1,27 ($n = 10$); 1,28—1,32 ($n = 10$); 1,33—1,39 ($n = 9$); 1,40—1,45 ($n = 10$); 1,46—1,50 ($n = 10$); 1,51—1,60 ($n = 10$); 1,61—1,69 ($n = 10$); 1,70—2,00 ($n = 10$); 2,01—3,00 ($n = 10$); 3,01—4,00 ($n = 10$); 4,01—5,00 ($n = 8$); 5,01—6,00 ($n = 10$); 6,01—7,00 ($n = 7$); 7,01—8,00 ($n = 7$); 8,01—9,00 ($n = 8$); 9,01—10,0 ($n = 6$).

Исследовались свежие, не фиксированные экземпляры рыб с хорошо сохранившимся, неповрежденным чешуйным покровом.

Паряду с изучением развития чешуйного покрова определялись скорости движения исследуемых рыб на

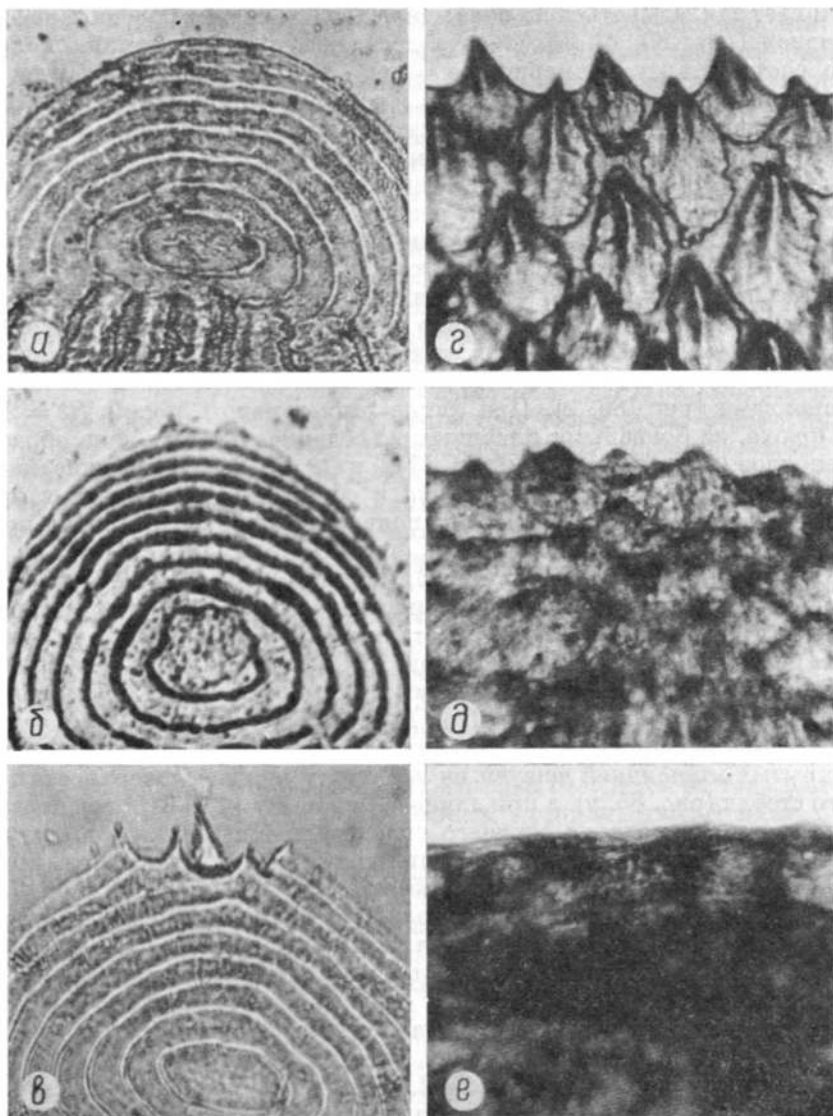


Рис. 86

Развитие чешуи *Mugil saliens* Risso (а — в) и *M. cephalus* L. (з — ж). $\times 32$:
а — $L_a = 1,2$ см; б — $L_a = 1,4$ см; в — $L_a = 1,6$ см; г — $L_a = 57,0$ см;
д — $L_a = 58,5$ см; е — $L_a = 70,0$ см.

всех стадиях развития, что было необходимо для нахождения числа Re . Наибольшая скорость движения рыб определялась в аквариумах путем хронометрирования быстрых бросков рыб при испуге.

Как уже было показано (Бурдак, 1957), в Черном море у мальков *M. saliens* Risso при длине менее 0,95 см чешуи на теле совершенно нет (рис. 85, а). Закладка ее начинается при достижении длины 0,95—0,96 см, что примерно соответствует величине $Re = 1,5 \cdot 10^3$, причем чешуя

начинает закладываться на боках тела. Вся закладывающаяся чешуя циклоидная (рис. 85, б). К моменту достижения рыбой длины около 1 см, что соответствует примерно $Re = 1,7 \cdot 10^3$, циклоидной чешуей покрыто уже все тело (рис. 85, в; 86, а).

Закладка ктеноидов начинается при длине 1,40–1,42 см и $Re = 8,2 \times 10^3$ на нижней стороне хвостового стебля, за анальным плавником (рис. 85, г). Закладывающийся ктеноид вначале представляет собой плоский треугольный выступ края чешуи, лежащий в плоскости пластинки чешуи (рис. 86, б) и на этой стадии развития еще не способен к выполнению специальной гидродинамической функции. Позднее он превращается в конический шип, и его продольная ось располагается несколько наклонно, под углом 5–8° к пластинке чешуи (рис. 86, в). За первым ктеноидом на чешуйке появляется второй, третий и так далее, в результате чего весь дальнейший прирост свободного поля чешуи оказывается сплошь покрытым ктеноидами (рис. 86, г). При длине рыбы около 1,55 см и $Re = 9,3 \cdot 10^3$ на брюхе, за брюшными плавниками, возникает вторая зона образования ктеноидов (рис. 85, д). При $L = 1,63$ см и $Re = 1,2 \cdot 10^4$ обе описанные зоны закладки ктеноидов увеличиваются и объединяются, причем в пределах этой единой увеличившейся зоны появляются участки, сплошь покрытые ктеноидной чешуей (рис. 85, е).

Далее, при длине рыбы около 3,2 см и $Re = 5,3 \cdot 10^4$, начинается образование ктеноидов на верхней стороне хвостового стебля и за вершинами грудных плавников (рис. 85, ж), а также на брюхе, не только за брюшными плавниками, но и спереди от них (рис. 85, ж). Затем, при длине около 3,8 см и $Re = 7,0 \cdot 10^4$ вся нижняя поверхность тела сплошь покрывается ктеноидной чешуей (рис. 85, з). При длине примерно 5,5 см и $Re = 1,3 \cdot 10^5$ вследствие расширения ктеноидных зон происходит соединение участков, покрытых ктеноидной чешуей на верхней и нижней поверхностях хвостового стебля (рис. 85, и), а при длине 6,7 см и $Re = 1,7 \cdot 10^5$ вся поверхность тела ниже горизонта верхнего края грудных плавников и сзади вертикали конца основания второго спинного плавника уже оказывается покрытой ктеноидной чешуей (рис. 85, к).

К моменту достижения длины 7,7 см, что примерно соответствует $Re = 2,1 \cdot 10^5$, циклоидная чешуя остается только на голове и передней части спины, до начала основания первого спинного плавника (рис. 85, л). При длине около 8,4 см и $Re = 2,2 \cdot 10^5$ ктеноиды возникают и на передней части спины, так что циклоидная чешуя остается только на верхней стороне головы и самом переднем участке спины (рис. 85, м). Наконец, при длине около 10,0 см и $Re = 2,8 \cdot 10^5$ ктеноиды образуются на самом переднем участке спины, и циклоидная чешуя остается только на голове (рис. 85, н). В ходе дальнейшего развития кефали граница между поверхностями, покрытыми циклоидной и ктеноидной чешуей, уже не меняется.

Описанная последовательность закладки чешуи и образования ктеноидов на различных участках тела становится понятной при оценке роли ктеноидов как структур, управляющих течением в пограничном слое.

Из гидромеханики известно (Шлихтинг, 1974), что всякая неровность на поверхности обтекаемого тела, размеры которой превышают высоту допускаемой шероховатости, при определенных режимах обтекания способна турбулизировать пограничный слой. Применительно к нашему случаю это означает, что плавники рыбы, если они не прижаты плотно к телу, при определенных режимах обтекания неизбежно являются турбулизаторами пограничного слоя.

Естественно, что разные плавники способны турбулизировать погра-

нический слой в различной степени, что определяется особенностями их строения и функций (Алеев, 1957). У кефалей при прямолинейном движении пограничный слой в наибольшей степени турбулизуют второй спинной и анальный плавники, которые наиболее сильно раскрыты и расположены в задней части туловища, где амплитуда плавательных движений сравнительно велика. Меньшее турбулизующее действие оказывают грудные и брюшные плавники: они при прямолинейном движении в большей степени прижаты к телу. Первый спинной плавник практически не способен турбулизировать пограничный слой, поскольку он при прямолинейном движении всегда прижат к телу.

Известно также (Правдиль, 1951; Шлихтинг, 1974), что турбулизации пограничного слоя способствует уменьшение скоростей в нем, наблюдаемое на диффузорных участках, т. е. на участках, где обтекаемое тело суживается. При обтекании тела рыбы диффузорный участок во всех случаях образуется сзади наибольшего поперечного сечения тела. Кроме того, диффузорные участки периодически возникают также у кромок жаберных крышек в период засасывания рыбой воды в жаберную полость. У кефалей и других рыб с обычной схемой дыхания засасывание воды в жаберную полость осуществляется за счет отведения от тела жаберных крышек. При этом у задней кромки жаберной крышки образуется заметная ступенька, т. е. создается отчетливо выраженный диффузорный участок и, следовательно, складываются оптимальные условия для турбулизации пограничного слоя. Очевидно, что действие турбулизующего фактора наиболее сильно проявляется в моменты, непосредственно предшествующие началу выброса воды из жаберных щелей, когда жаберные крышки максимально отведены от тела, а приток воды из жаберных щелей практически отсутствует. Влияние этого фактора наиболее сильно проявляется у нижней поверхности тела, где кромки жаберных крышек отводятся от тела наиболее сильно; верхние же участки жаберных крышек отводятся от тела на небольшое расстояние, вследствие чего диффузорный эффект здесь должен быть выражен слабее. У таких рыб, как *Scombridae*, у которых рот и жаберные щели постоянно приоткрыты и через них происходит постоянный проток воды, диффузорные участки у кромок жаберных крышек не возникают, поскольку выходящая из жаберных щелей вода препятствует возникновению за кромками жаберных крышек зон разрежения.

Ко всему этому надо добавить, что при прочих равных условиях турбулизация пограничного слоя будет проходить тем интенсивнее, чем дальше от переднего конца рыбы находится рассматриваемая точка тела, что с неизбежностью вытекает из общеизвестной зависимости (Шлихтинг, 1974) процесса возникновения и развития турбулентности от числа Рейнольдса. Кроме того, вся задняя часть тела рыбы, находящаяся сзади от его наибольшего поперечного сечения, лежит в пределах диффузорного участка, что само по себе также способствует возникновению турбулентности в пограничном слое.

Следовательно, на нижней стороне тела рыбы имеется постоянный турбулизующий фактор в виде жаберного аппарата, работа которого периодически приводит к возникновению у кромок жаберных крышек диффузорных участков. Поэтому все пространство сзади от жаберных щелей должно рассматриваться как потенциальная зона возникновения турбулентности. Кроме того, такие же потенциальные зоны возникновения турбулентности располагаются за каждым плавником, причем турбулизация пограничного слоя отдельными плавниками происходит тем интенсивнее, чем дальше от передней точки тела расположен тот или иной плавник. Отдельные

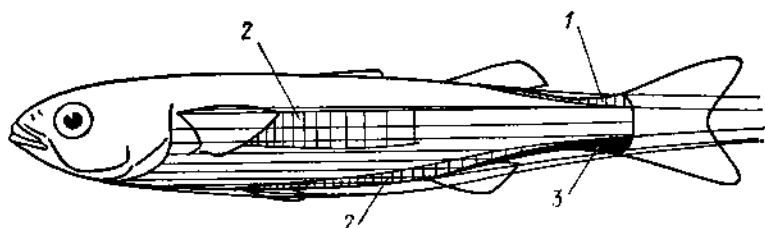


Рис. 87

Схема расположения потенциальных зон турбулизации. Интенсивность штриховки соответствует интенсивности действия турбулизирующих факторов; цифры указывают число совмещенных зон турбулизации.

потенциальные зоны возникновения турбулентности частично накладываются друг на друга, в результате чего на определенных участках тела влияние отдельных турбулизирующих факторов складывается. Все эти потенциальные зоны возникновения турбулентности и места их наложения на теле рыбы схематически изображены на рис. 87.

Последовательность появления ктеноидов на чешуе на различных участках тела в онтогенезе у *M. saliens* согласуется с наличием указанных потенциальных зон турбулизации и расположением мест совместного действия отдельных турбулизирующих факторов.

Так, место первоначальной закладки ктеноидов на нижней поверхности хвостового стебля, за анальным плавником — соответствует тому участку поверхности тела рыбы, где складывается влияние трех турбулизирующих факторов: жаберного аппарата, анального плавника и брюшных плавников (рис. 85, г; 87). Следующая, 2-я, зона образования ктеноидов возникает за брюшными плавниками, т. е. там, где складывается влияние двух турбулизирующих факторов: жаберного аппарата и брюшных плавников, причем турбулизирующее влияние работающего жаберного аппарата в этой области (на середине брюха) проявляется, согласно изложенному выше, наиболее сильно (рис. 85, д, е; 87). Далее, 3-я и 4-я области образования ктеноидов возникают почти одновременно на верхней стороне хвостового стебля, где имеет место один турбулизирующий фактор — второй спинной плавник, но при этом местное значение Re приближается к максимальному, и за грудными плавниками, где местное значение Re сравнительно невелико, но в то же время происходит сложение действия двух турбулизирующих факторов: грудных плавников и жаберного аппарата, причем влияние последнего сказывается здесь уже сравнительно слабо. Одновременно с этим начинается образование ктеноидов и перед брюшными плавниками, где наиболее сильно проявляется турбулизирующее влияние жаберного аппарата (рис. 85, ж; 87).

Первый участок, сплошь покрытый ктеноидной чешуей, появляется на брюхе, на пространстве от брюшных плавников до хвостового, т. е. там, где суммируется влияние наибольшего числа турбулизирующих факторов (рис. 85, е, ж; 87). Дальнейшее расширение зоны, покрытой ктеноидной чешуей, происходит прежде всего за счет тех участков тела, которые испытывают на себе влияние перечисленных выше турбулизирующих факторов. При длине рыбы около 6,7 см и величине $Re = 1,7 \cdot 10^5$ все потенциальные зоны возникновения турбулентности оказываются сплошь покрытыми ктеноидной чешуей (рис. 85, з—к; 87). Дольше всего циклоидная чешуя сохраняется на передней части спины, где практически нет никаких турбулизирующих факторов (рис. 85, л; 87).

Таким образом, ктеноиды прежде всего образуются на тех участках тела, где пограничный слой испытывает на себе наиболее сильное влияние турбулизирующих факторов.

Формирование ламинаризатора из ктеноидов в онтогенезе *M. saliens* на нижней стороне тела заканчивается к моменту достижения рыбой длины около 5,0 см, что примерно соответствует $Re = 10^5$, а на верхней стороне тела — при длине около 10,0 см и $Re = 2,8 \cdot 10^5$. Следовательно, ламинаризатор из ктеноидов оказывается окончательно сформированным именно при тех числах Рейнольдса, при которых, как известно из гидромеханики (Шлихтинг, 1974), создается реальная угроза перехода ламинарного пограничного слоя в турбулентное состояние. Это подтверждает правильность оценки роли ктеноидов, как элементов ламинаризатора. Распределение на теле рыбы структур, оказывающих турбулизирующее и ламинаризирующее влияние на пограничный слой, на каждом этапе онтогенеза тонко сбалансировано. Это имеет важное значение для сохранения ламинарности течения в пограничном слое и является одним из приспособлений, направленных на снижение сопротивления трения, которое в случае таких хорошо обтекаемых тел, как рыбы, составляет основную долю суммарного сопротивления.

Ктеноидный аппарат у кефалей сохраняет свое гидродинамическое значение до величин Re порядка $3,0 \cdot 10^6 - 4,0 \cdot 10^6$.

Дальнейшие исследования (Бурдак, 1970) позволили установить, что при значениях Re около $3,5 \cdot 10^6$ в онтогенезе у крупных кефалей, в частности у лобана (*Mugil cephalus* L.), ктеноидный аппарат начинает развиваться регрессивно. А при длине рыбы около 70 см и значении Re около $5,0 \cdot 10^6$ это регрессивное развитие у данного вида завершается деструкцией ктеноидов. В этом проявляется относительность приспособления, его привязанность к конкретным режимам течения в пограничном слое, определяемым в данном случае величинами чисел Рейнольдса.

Процесс деструкции ктеноидов идет в двух направлениях. Во-первых, происходит постепенное отпадение ктеноидов на всем свободном поле чешуи, что приводит к изреживанию образуемого ими фильтра и деградации его функциональных способностей. Во-вторых, изменяется характер закладки новых ктеноидов на вновь образующихся пластинках чешуи. В период прогрессивного развития ктеноидного аппарата ктеноиды имеют более или менее одинаковую форму и размеры и располагаются на свободном поле чешуи в правильном шахматном порядке, что отвечает выполнению ими гидродинамической функции (рис. 86, а). В период деструкции ктеноидного аппарата расположение вновь возникающих ктеноидов становится беспорядочным, а их форма и размеры — более разнообразными. Наряду с правильными ктеноидами все чаще появляются деформированные, искривленные, без гребней, с закругленными вершинами и т. д. (рис. 86, б). Позднее начинают возникать отдельные циклоидные участки кромки, ктеноиды становятся все более редкими и, наконец, на очередной пластинке чешуи вообще не появляются — чешуя по сути становится циклоидной. На кромке чешуи остается только слабая волнистость (рис. 86, в).

Таким образом, в онтогенезе можно различать несколько отчетливо выраженных стадий развития кожных покровов: 1) бесчешуйная, 2) первая циклоидная, 3) ктеноидная, 4) вторичная циклоидная.

У кефалей бесчешуйная стадия начинается с момента вылулечения из икринки и заканчивается при длине около 1 см и значении $Re = 2,0 \times$

$\times 10^6$. Эта стадия отвечает состоянию планктонной личинки и самого раннего малька.

Первичная циклоидная стадия продолжается до того момента, когда поверхность тела, покрытая ктеноидной чешуей, по площади начинает превосходить поверхность, покрытую циклоидной чешуей, что у кефалей бывает при длине около 5,0 см и значении Re около 10^6 . С функциональной стороны эта стадия соответствует плаванию в докритических режимах, при отсутствии угрозы турбулизации пограничного слоя.

Ктеноидная стадия продолжается до тех пор, пока большая часть поверхности тела остается покрытой ктеноидной чешуей. Это длится примерно до достижения рыбой абсолютной длины около 70 см и значении Re около $5,0 \cdot 10^6$. Функционально эта стадия охватывает тот диапазон чисел Рейнольдса, где возможно эффективное уменьшение турбулентности с помощью ктеноидного аппарата, т. е. где адаптация еще идет по линии уменьшения степени турбулентности пограничного слоя.

Вторичная циклоидная стадия начинается с того момента, когда большая часть поверхности тела вновь оказывается покрытой циклоидной чешуей и продолжается до конца онтогенеза. В функциональном отношении она соответствует такому положению, когда эффективное уменьшение степени турбулентности с помощью ктеноидного аппарата становится уже невозможным. В этих условиях действуют другие приспособления, направленные на снижение сопротивления.

Наш анализ гидродинамической функции ктеноидной чешуи (Бурдак, 1968, 1969а, б), наряду с изложенным, позволяет прийти к некоторым общим заключениям относительно соотношения гидродинамических функций циклоидной и ктеноидной чешуи у рыб. Судя по всему, циклоидная и ктеноидная чешуя представляют собой две стадии развития одного и того же приспособления, которые как в филогенезе, так и в онтогенезе сменяют друг друга в соответствии с изменениями режима движения, характеризующимися, в свою очередь, изменениями Re . В связи с этим циклоидную и ктеноидную чешую следует считать не отдельными типами, наряду с плакоидным, космоидным и ганоидным, а подтипами эласмоидного типа, как это принимает Л. Бертин (Bertin, 1944, 1958с), хотя он устанавливает эласмоидный тип чешуи на основании чисто морфологических характеристик. Принятая им классификация, как показывают проведенные нами исследования, полностью отвечает и функциональным особенностям циклоидной и ктеноидной чешуи.

Таким образом, можно различать четыре основных типа чешуи: плакоидный, космоидный, ганоидный и эласмоидный. Эта классификация в наибольшей мере отвечает морфологической и функциональной специфике чешуи различных типов.

3. Филогенез

Приспособление рыбообразных и рыб к nektonному 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. Различные типы чешуи — плакоидный, космоидный, ганоидный и эласмоидный — в этом смысле представляют собой определенные стадии развития одного и того же приспособления.

Основная тенденция в эволюционном развитии кожных покровов нектонных рыбообразных и рыб заключается в постепенном ослаблении их защитной функции при одновременном усилении гидродинамической. От тяжелых массивных панцирей нектобентосных *Agnatha* (*Thelodonti*, *Heterostraci*, *Osteostraci* и др.) и примитивных нектобентосных рыб (*Antiarchi* и др.), у которых окостенение кожного покрова, несомненно, выполняло исключительно или почти исключительно защитную функцию, эволюция привела к нектонным акулам с плакоидной чешуей, несущей широкую гребенчатую коронку, и нектонным *Actinopterygii* с тонкой эласмоидной чешуей. В обоих этих случаях чешуя несет только гидродинамическую функцию и практически полностью лишена защитной.

Первые доказательства наличия гидродинамической функции чешуйного покрова мы находим уже у древнейших известных нам рыбообразных — *Thelodonti*, плакоидная чешуя которых имела продольные гребни (Обручев, 1964а), 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.

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 (см. главы I и IV) и в первую очередь — их малая рельефность сравнительно с таковой развитых биогидродинамических элементов рельефа чешуйного покрова у 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 роста этих образований (например, концентрические рельефы на тессерах и панцирях) и, возможно, имеют не столько гидродинамическую, сколько криптическую функцию, наличие которой очевидно для рельефов поверхности панцирей всех нектобентосных *Heterostraci*, *Osteostraci* и *Antiarchi*. В то же время некоторые факты 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, 1964а). Наличие гребней на чешуе, покрывающей диффузорный участок тела, указывает на выполнение ими гидродинамической функции (см. главу IV), как это наблюдается у многих современных рыб, у которых элементы ламинаризатора совершенно идентично распределяются по поверхности тела (Бурдак, 1968, и др.).

Постепенное усиление гидродинамической функции поверхностных рельефов окостенений кожного покрова, сравнительно с таковыми у *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 свидетельствует прежде всего большая толщина и прочность чешуй этого типа, а также чрезвычайно прочное прикрепление их на теле рыбы. В случае космоидной чешуи прочность прикрепления в

значительной мере объясняется большой площадью ее подошвы, которой она срастается с соединительнотканными элементами кожи, по сравнению 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. рис. 24), у которой площадь открытой части чешуи составляет всего 16% общей площади чешуи, тогда как, например, у *Clupea harengus harengus* L.— 37%. Большая прочность панцирного покрытия, образуемого космоидной чешуей, объясняется также сильным наложением чешуй друг на друга. Так, у исследованных нами *Neoceratodus* и *Protopterus* благодаря этому образуется защитный покров, состоящий в каждой точке тела из 4—5 слоев чешуй (рис. 24). 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*, гидродинамическая функция чешуйного покрова ограничивается обеспечением определенной гладкости поверхности тела. Когда же открытая поверхность чешуи имеет выраженный продольный рельеф, чешуя выполняет более сложную гидродинамическую функцию, заключающуюся, кроме того, в активном управлении пограничным слоем. Это мы видим, в частности, на космоидной чешуе *Latimeria* и многих вымерших *Sarcopterygii*. Не вызывает сомнения и аналогичная гидродинамическая функция рельефа из продольных гребней на ганоидной чешуе *Palaeoniscus* и современного *Neoceratodus*.

Плакоидная чешуя с более развитой коронкой, несущей на себе продольные гребни, уже представляет собой приспособление исключительно для управления пограничным слоем. 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 (рис. 12—14, 63), которое как нельзя лучше способствует сохранению продолжности течения в пограничном слое.

В отдельных семействах акул степень развития коронки плакоидных чешуй в целом связана прямой зависимостью с подвижностью рыб. У медленно плавающих форм коронка обычно либо в виде одного загнутого назад конического зуба (*Echinorhinus*, *Cetorhinus*, *Centroscyllium*, см. рис. 14, а, б), либо слабо расширена, с одним продольным гребнем (*Pseudotriakis*, *Triakis*, *Somniosus*). У более подвижных бентонектонных и эуектонных видов наблюдается расширение коронки, обычно сопровождаемое усилением развития и увеличением числа находящихся на ней гребней (*Mustelus*, *Squalus*, *Prionace*, см. рис. 13). Наибольшая ширина коронки и наибольшее число находящихся на ней гребней характерно для плакоидной чешуи крупных, быстро плавающих эуектонных акул (*Carcharhinus*, *Sphyrna* и т. п.), у которых число гребней на коронке может доходить до 5—7 (см. рис. 13, ж—и).

У Osteichthyes, как и у акул, степень развития гидродинамической функции чешуи и, в то же время, степень деградации ее защитной функции находятся в прямой зависимости от степени пелагичности рыб, достигая своего максимума у эунектонных видов, чешуя которых уже совершенно не несет защитной функции и представляет собой приспособление исключительно гидродинамического плана.

Все изложенное показывает, что завершающим шагом в развитии гидродинамической функции чешуи в классе Chondrichthyes явилось появление плакоидной чешуи с хорошо дифференцированной коронкой, несущей четкие продольные гребни, а в классе Osteichthyes — появление тонкой эласмоидной чешуи.

Таким образом, *эволюция нектонных рыбообразных и рыб в конечном счете привела к полной ликвидации защитной функции чешуи и максимальному развитию ее гидродинамической функции.* 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.

Рассматривая в филогенетическом плане описанные выше два типа поверхностных рельефов на чешуе — сплошной и дискретный, можно отметить, что в историческом развитии рыбообразных и рыб сплошные рельефы закономерно уступают место дискретным.

Сплошной рельеф — наиболее древний, отвечающий сравнительно малой подвижности животного и сохранению хорошо развитой защитной функции наружного скелета, что требует механической прочности его элементов и соответствует наличию на них ребер жесткости, выполняющих в то же время и гидродинамическую функцию. Такие рельефы на поверхности элементов наружного скелета имеют место, как правило, у нектобентосных и примитивных бентонектонных, преимущественно ископаемых форм.

Дискретный рельеф филогенетически более молодой, отвечающий высокой подвижности животного и атрофии защитной, панцирной функции наружного скелета. Функции его преимущественно или исключительно гидродинамические. Дискретные рельефы мы находим преимущественно на поверхности эласмоидной чешуи высших Actinopterygii.

Основной смысл дискретности поверхностного продольного рельефа состоит в укорочении оснований его элементов, что обеспечивает большую гибкость как отдельных элементов наружного скелета, так и кожи в целом. В этой связи необходимо отметить, что у Chondrichthyes и Osteichthyes увеличение степени дискретности наружного скелета идет разными путями, хотя у наиболее подвижных эунектонных форм достигает примерно одного и того же уровня.

Так, у современных пелагических акул дискретность наружного скелета достигает высокой степени за счет общего уменьшения линейных размеров его элементов — плакоидных чешуй, величина которых измеряется долями миллиметра, в соответствии с чем укорачиваются сплошные продольные кили на коронках чешуй. При этом сами чешуи остаются конструктивно мало гибкими. У современных пелагических Osteichthyes, напротив, линейные размеры чешуй уменьшаются не столь значительно — величина их измеряется миллиметрами и даже сантиметрами, но зато они становятся очень тонкими и гибкими. Этому способствует как малая общая толщина эласмоидной чешуи, так и высокая степень дискретности ее продольных рельефов, обусловленная разделением сплошных оснований длинных продольных килей на серии более коротких (по продольной оси)

элементов, несущих ту же функцию. Замечательно, что абсолютные продольные размеры коронок плакоидных чешуй у современных нектонных акул и оснований гребней ктеноидов на чешуе высших Actinopterygii одного порядка (табл. 7—9). Мы видим, следовательно, два различных пути становления одного и того же приспособления в филогенезе двух параллельных групп — Chondrichthyes и Osteichthyes. Очевидно, в обоих этих случаях продольный размер негибких элементов наружного скелета (плакоидных чешуй и оснований ктеноидов на эласмоидной чешуе) определяется одним и тем же фактором — необходимостью сохранения определенной гибкости тела рыбы, обеспечивающей возможность его работы в качестве осевого ундуляционного движителя.

Рассмотренное выше разнообразие морфологических структур наружного скелета свидетельствует о постоянном совершенствовании в филогенезе как конкретных морфологических элементов, так и их комплексов — от отдельной чешуи до чешуйного покрова в целом, направленных на облегчение процесса плавания рыбы. Таким образом, в филогенезе как у Chondrichthyes, так и у Osteichthyes прослеживается четкая тенденция к прогрессивному развитию гидродинамической функции наружного скелета. В конечном итоге, в эволюции наружного скелета у эунектонных представителей названных классов гидродинамическая функция подчиняет себе все важнейшие морфологические характеристики чешуйного покрова.

Однако прогрессивное развитие гидродинамической функции чешуйного покрова имеет определенный предел, за которым эта функция уже не может быть морфологически обеспечена на основе жесткого микрорельефа поверхности тела. Это приводит к деградации и редукции чешуйного покрова у рыб, плавающих с особо высокими скоростями (Scombridae, Xiphioidae), у которых гидродинамическая функция обеспечивается иными приспособлениями.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ГИДРОДИНАМИЧЕСКОЙ ФУНКЦИИ ЧЕШУЙНОГО ПОКРОВА

1. Общие замечания

Результаты функционально-морфологического изучения и теоретического биогиродинамического анализа поверхностных рельефов чешуйного покрова рыбообразных и рыб (Бурдак, 1968, 1969а — в, 1970, 1972, 1973а — в и др.) в сочетании с результатами исследования визуализированной картины обтекания рыб (Алеев, 1976; Алеев, Овчаров, 1969, 1971, 1973а, б, и др.) приводят к выводу о наличии гидродинамической функции чешуйного покрова, состоящей в управлении пограничным слоем, чаще всего — с целью уменьшения в нем турбулентных пульсаций. Для получения качественной характеристики гидродинамической функции этих рельефов нами было выполнено прямое физическое моделирование ее на примерах плакоидной и эласмоидной чешуи рыб. В ходе экспериментов был непосредственно показан гидродинамический эффект, обеспечиваемый элементами поверхностного рельефа на чешуе названных типов.

До настоящего времени моделирование гидродинамической функции поверхностных рельефов чешуи никем не было выполнено и прежде всего потому, что вопрос о микроморфологии чешуи рыб оставался нераскрытым. Сложность моделирования этой функции чешуи заключается в особой трудности соблюдения, в данном случае, основного условия гидродинамического эксперимента — полного подобия по критерию Рейнольдса. Большую сложность представляет построение физической модели микроструктур продольных рельефов чешуи, линейные размеры которых составляют доли миллиметра (см. табл. 7—9). Естественно, что изготовление модели в натуральную величину представляет большие трудности, которые вынуждают отказаться от этого и прибегнуть к изготовлению во много раз увеличенной модели, но это влечет за собой другие трудности, связанные с необходимостью соответственного уменьшения скорости обтекающего модель потока. При этом необходимо обеспечить обтекание модели минимально возмущенным потоком. Постановка эксперимента с соблюдением всех этих условий потребовала разработки оригинального экспериментального комплекса, специально предназначенного для решений данной задачи.

2. Методика эксперимента

Методика выполнения эксперимента была основана на соблюдении полного гидродинамического подобия по критерию Рейнольдса. Эксперименты состояли в моделировании поверхностных рельефов чешуи и исследова-

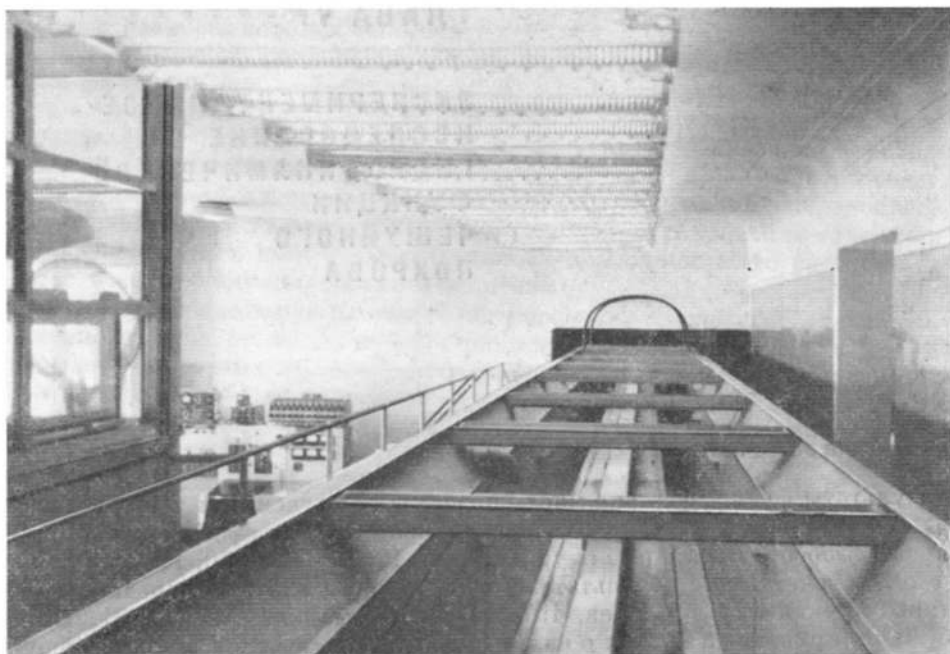


Рис. 88

Общий вид биогидродинамического канала отдела нектона Института биологии южных морей АН УССР.

нии визуализированной картины обтекания этих рельефов обращенным потоком.

Экспериментальный комплекс для моделирования гидродинамической функции чешуи рыб был создан на базе большого биогидродинамического канала отдела нектона Института биологии южных морей АН УССР (рис. 88). Общее описание этого канала дано в специальной статье (Алеев, Курбатов, 1972), поэтому мы не будем детально останавливаться на нем и отметим только те его характеристики, которые имеют непосредственное отношение к данному эксперименту.

Емкость гидроканаала выполнена в виде параллелепипеда длиной 21,0 м, шириной 0,85 м и высотой 1,0 м. Рабочей средой служила пресная вода, подаваемая из водопроводной сети. Во время эксперимента (в течение рабочего дня) полная смена воды в канале производилась несколько раз, по мере окрашивания ее красителем, применявшимся для визуализации картины обтекания.

Монорельсовая дорога, смонтированная над каналом, позволяла укреплять модель в любой точке его емкости и перемещать модель вдоль канала с заданной равномерной скоростью. На монорельсовой дороге устанавливалась буксируемая тележка, приводимая в движение системой из двух буксирующих электролебедок, расположенных у торцовых стенок канала. На нижней поверхности буксируемой тележки крепилось навесное устройство в виде двух вертикальных кронштейнов, к нижним концам которых прикреплялся носитель с испытуемой моделью. На нижней поверхности тележки укреплялась также кинокамера КСР-1М «Конвас-

автомат», с помощью которой производилась кинодокументация эксперимента. На кронштейнах буксируемой тележки устанавливались два рефлектора, обеспечивающих равномерное освещение модели во время эксперимента (рис. 89, 90).

Управление движением буксируемой тележки осуществлялось с пульта управления (рис. 88) путем регулирования реостатом тока в цепи якоря электродвигателя. Буксирование носителя с укрепленной на нем моделью в эксперименте производилось со скоростью 0,1—0,5 м/с, что отвечало полному подобию по критерию Рейнольдса.

Модели исследуемых рельефов изготавливались из пластилина и могли быть испытаны только будучи укрепленными на каком-то носителе, поскольку представляли собой очень тонкие пластинки шириной (поперек потока) 12,0 см и длиной (по потоку) 3,8 см при толщине 0,05 — 0,20 см. Передние и задние кромки моделей сходили «на нет» к поверхности носителя, чем обеспечивалось более плавное обтекание их потоком. В качестве носителя был использован деревянный брусок прямоугольный в плане с несимметричным профилем крыла типа USA-35-A (рис. 91) и аэродинамически гладкой поверхностью, что достигалось за счет ее шлифовки и покрытия масляным лаком (рис. 89, 92). Длина носителя по размаху составляла 31,0 см, ширина по геометрической хорде профиля — 11,0 см. С помощью шарнирных устройств носитель укрепляли между нижними козлами кронштейнов навесного устройства в горизонтальном положении, т. е. параллельно дну канала; это устройство позволяло изменять угол атаки в необходимых для эксперимента пределах (рис. 89). Точки фиксации носителя на кронштейнах, расположенные в плоскости хорды профиля носителя, находились на расстоянии 17,3 см от дна канала. При угле атаки $\alpha = 0^\circ$ это обеспечивало удаление нижней поверхности носителя от дна канала на 17,0 см, что при скоростях буксировки 0,4—0,5 м/с достаточно для обеспечения очень малого, практически несущественного влияния дна канала на макрокартину обтекания носителя. Такое удаление носителя от дна канала было выбрано на основании серии предварительных экспериментов, в ходе которых было установлено, что носитель может быть расположен на расстоянии не менее 10 см от дна. Следовательно, расположение его на расстоянии более 10 см от дна тем более допустимо.

Модель укреплялась на верхней поверхности носителя, вдоль его задней кромки (рис. 92). Носитель в эксперименте устанавливался под углом атаки α от -2° до -5° , что обеспечивало наименьшее возмущение в потоке в области «рабочего пространства», т. е. там, где была расположена модель. С целью нейтрализации возмущений, вносимых в поток вертикальными кронштейнами, на которых укреплялся носитель, на нем устанавливались специальные дефлекторные пластины, отделяющие модель от кронштейнов (рис. 89, 90, 92).

Визуализация картины обтекания модели достигалась подкрашиванием омывающего модель потока слабым раствором гистологического красителя азур-2, который имеет ярко-синий цвет. Система подачи краски к модели состояла из двух бачков с кранами, гибких резиновых шлангов и дренажного устройства в носителе. Раствор красителя заливали в бачки, укрепленные в верхних частях кронштейнов навесного устройства. Из бачков краситель по резиновым шлангам подавали в дренажную систему носителя, которая была выполнена в виде сплошной трубки диаметром 4 мм, залегающей в теле носителя параллельно его образующим. Интенсивность подачи краски регулировалась кранами на бачках. Дренажная система открывалась сплошной щелью, выходящей на верхнюю поверхность

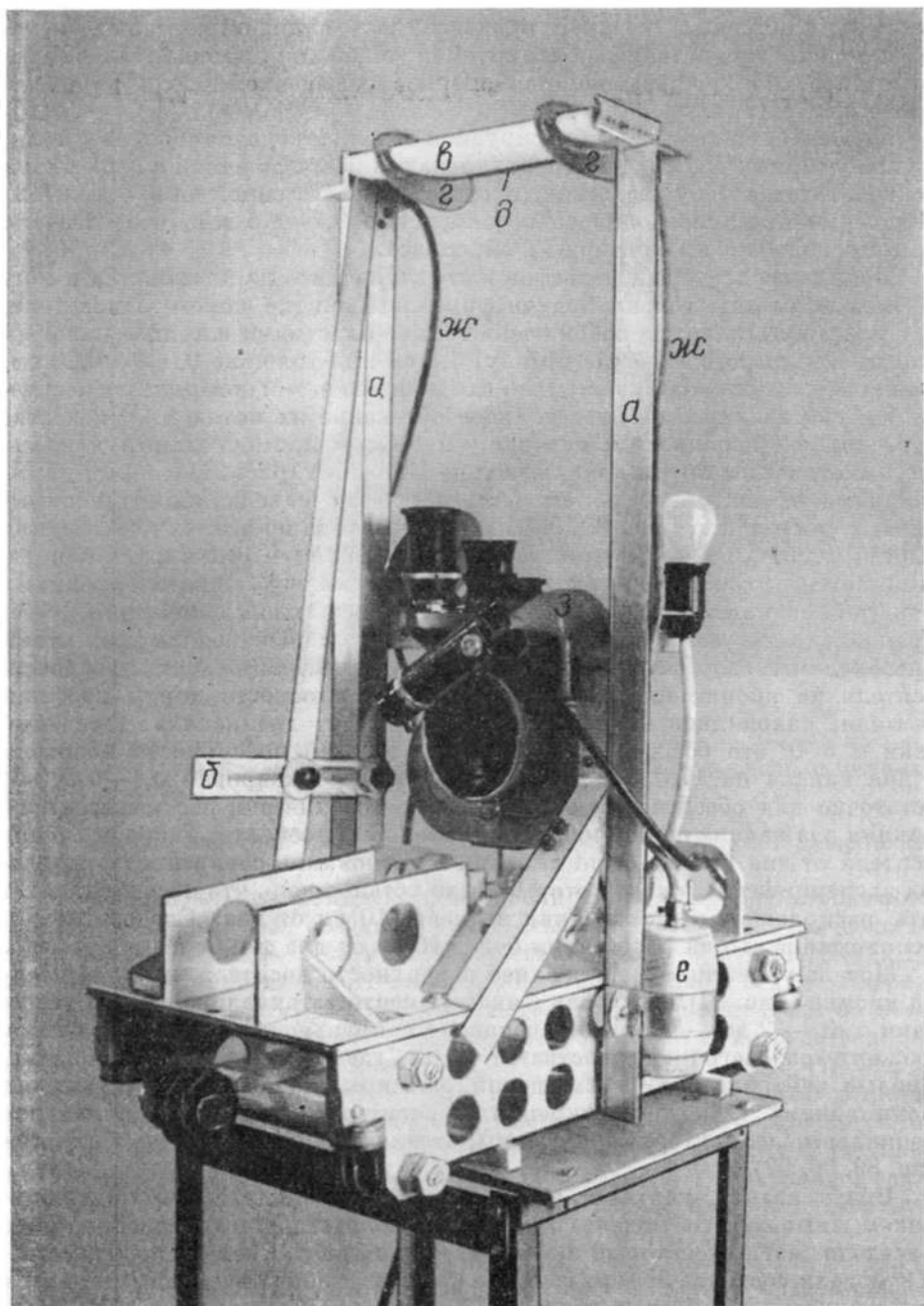


Рис. 89

Буксируемая тележка с навесным устройством на монтажном столе:

а — кронштейны для крепления носителя, *б* — устройство для изменения угла атаки, *в* — носитель, *г* — дефлекторные пластины, *д* — полоска модели, *е* — бачок для краски, *ж* — резиновые шланги для подачи краски к носителю, *з* — кинокамера.

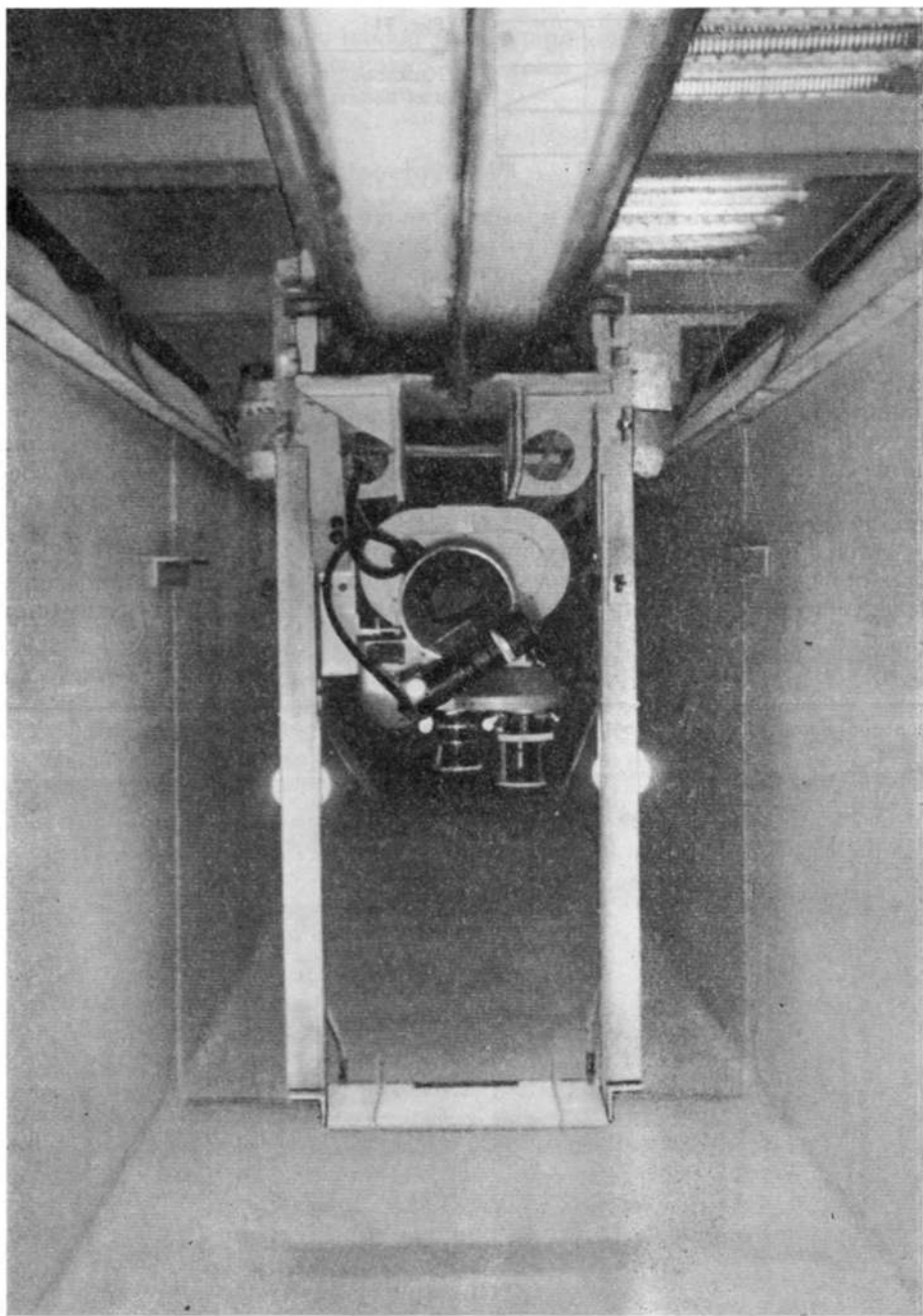


Рис. 90

Буксируемая тележка с навесным устройством на монорельсовой дороге биогидродинамического канала. Хорошо видна темная полоска модели на носителе.

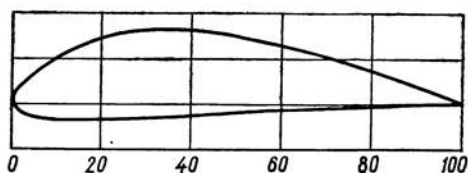


Рис. 91

Крыловой профиль USA-35-A, принятый для носителя.

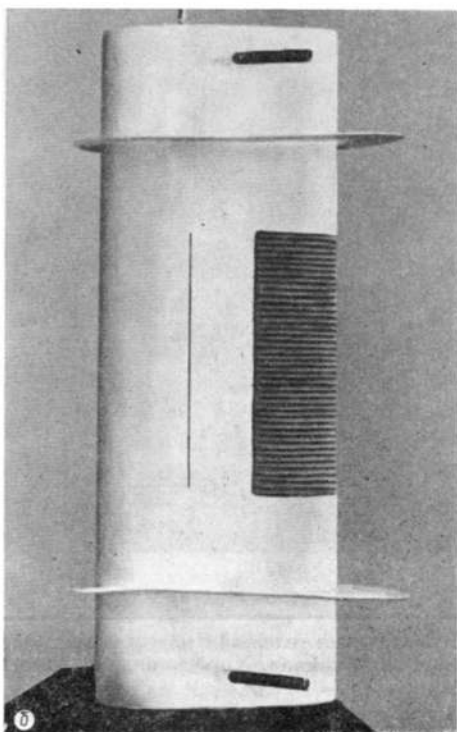
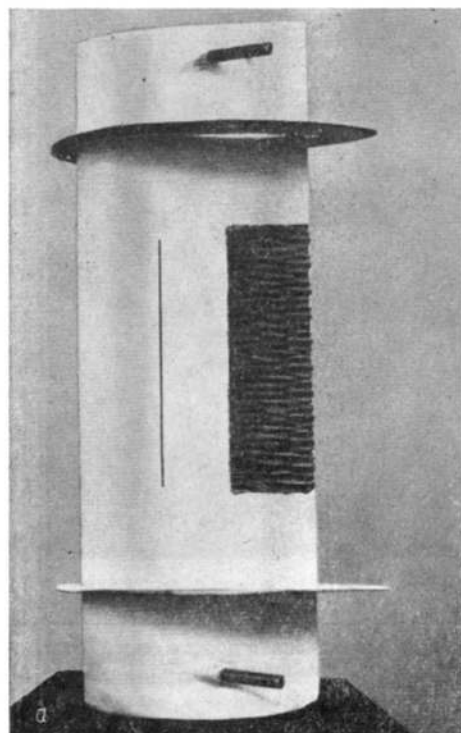
носителя, вблизи его передней кромки и проходила параллельно ей по всему размаху носителя, омывая его равномерной пеленой. Пелена краски, сохраняя ламинарное состояние, доходила до модели и обтекала испытуемый рельеф, сходя с которого окрашивала гидродинамический след, визуализируя его на белом фоне дна канала.

Визуализированный гидродинамический след документировался посредством непрерывной киносъемки с помощью кинокамеры, укрепленной над моделью на нижней поверхности буксируемой тележки. Запуск кинокамеры осуществлялся за 2—3 с до начала буксировки модели, что обеспечивало стабильный режим ее работы в ходе эксперимента. Киносъемка производилась на 35-миллиметровой черно-белой негативной киноплёнке типа КН-2.

Во время эксперимента глубина воды в канале составляла 30—35 см. После каждой буксировки и возвращения модели в стартовое положение последующую буксировку начинали только после полного затихания

Рис. 92.

Носитель с моделями *Prionace glauca* (L.) (а) и *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) (б).



поверхностного волнения в канале, благодаря чему возможные искажения фактической скорости буксировки сводились к минимуму и создавались оптимальные условия для киносъемки.

3. Выбор моделируемых объектов

С целью моделирования гидродинамической функции поверхностных рельефов чешуи рыб было выбрано два примера: плакоидная чешуя голубой акулы (*Prionace glauca* (L.), $L_a = 182,5$ см) (рис. 13, *г—е*) и эласмоидная чешуя атлантической гребенчатой сельди (*Ethmalosa fimbriata* (Bowdich), $L_a = 17,0$ см) (рис. 66). Первый из этих примеров представляет собой характерный случай развития гидродинамической функции чешуи у современных пелагических Chondrichthyes, второй — у современных пелагических Osteichthyes. Модели поверхностных рельефов чешуи были вылеплены из жесткого художественного пластилина на основе непосредственного изучения моделируемых рельефов на чешуе и измерения их деталей под измерительным микроскопом МИР-12. Модель *Prionace* представляла собой аналог двух рядов плакоидных чешуй, расположенных в естественном порядке, как это имеет место в чешуйном покрове рыбы (рис. 92, *а*), а модель *Ethmalosa* — аналог открытого поля одной чешуи (рис. 92, *б*).

Очень малые абсолютные линейные размеры моделируемых рельефов поверхности чешуи, измеряемые как у *Prionace*, так и у *Ethmalosa* долями миллиметра, привели к необходимости увеличения модели сравнительно с оригиналом в 20 раз и, соответственно этому, скорость буксировки моделей пришлось уменьшить также в 20 раз по сравнению с максимальной доступной для рыбы скоростью плавания.

Так, у *P. glauca* (L.) расстояние между гребнями на коронке чешуи составляет по нашим измерениям примерно 0,015 см, а максимальная доступная скорость плавания (Magnan, 1930) — около 10 м/с. Для модели в этом случае имеем:

1) расстояние между гребнями на коронке чешуи $0,015 \text{ см} \times 20 = 0,30 \text{ см}$;

2) скорость буксировки $1000 \text{ см/с} : 20 = 50 \text{ см/с}$.

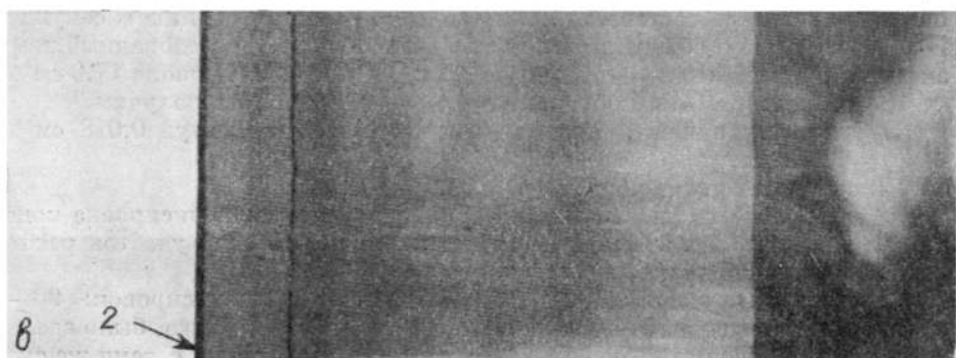
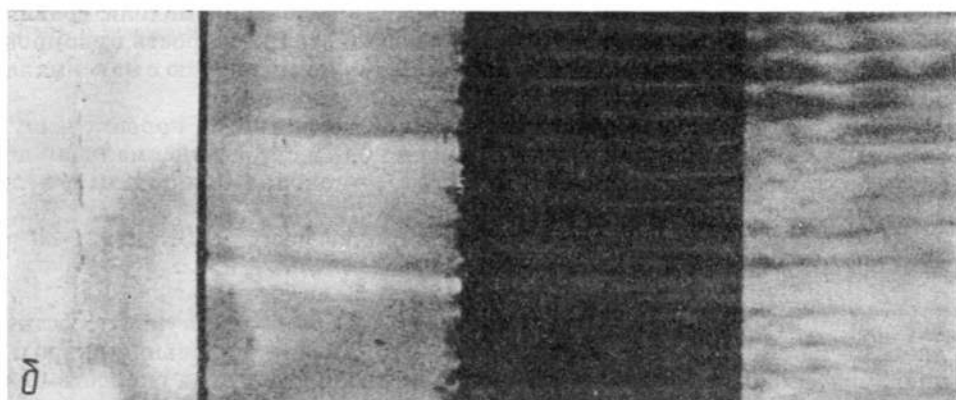
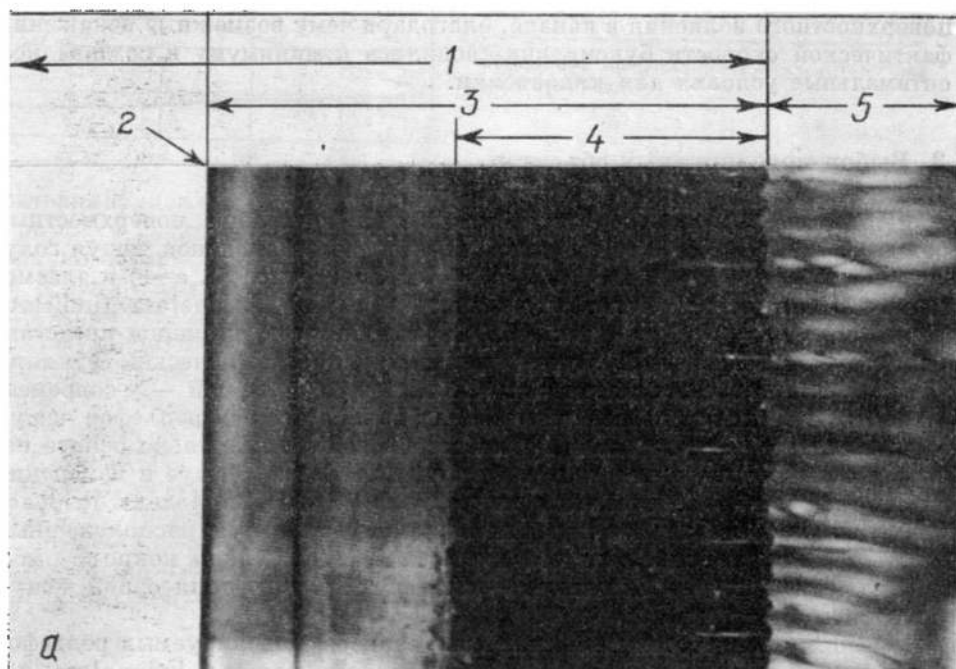
У *E. fimbriata* (Bowdich) расстояние между гребнями на чешуе составляет, по нашим измерениям, примерно 0,018 см. Максимальная скорость плавания *Ethmalosa* неизвестна; мы приняли для этого вида скорость плавания экологически и морфологически близкого к нему *Pomolobus pseudoharengus*, которая составляет (Blaxter, 1967) около 15 длин в секунду. В переводе на наш объект, принимая во внимание, что исследованный нами экземпляр *Ethmalosa* имеет длину 17,0 см, это составляет около $17,0 \text{ см} \times 15 = 255 \text{ см/с}$. Таким образом, для модели *Ethmalosa* получим:

1) расстояние между продольными гребнями на чешуе $0,018 \text{ см} \times 20 = 0,36 \text{ см}$;

2) скорость буксировки $255 \text{ см/с} : 20 = 12 \text{ см/с}$.

Длина рабочего участка, на котором производилась буксировка модели и киносъемка эксперимента, составляла 10 м. Рабочий участок располагался в средней части канала.

Всего в ходе эксперимента было выполнено 160 буксировок: 90 — с моделью *Prionace* и 70 — с моделью *Ethmalosa*. Кроме того, было сделано несколько десятков буксировок носителя без модели, с теми же скоростями для получения контрольной картины его обтекания.



4. Результаты эксперимента

Покадровая обработка снятых материалов позволила установить, что обе испытанные модели создают эффект разделения сплошной пелены пограничного слоя на отдельные струи соответственно числу элементов продольного рельефа на модели. Это четко прослеживается на кинограммах для каждой модели (рис. 93, а, б). На кинограммах отчетливо видно, что окрашенные струи в следе сходят именно с ложбин продольного рельефа модели и, следовательно, формируются именно ими.

Оценивая полученные результаты, следует иметь в виду, что разделение пограничного слоя на отдельные струи, а точнее — полуструи или отдельные русловые течения¹, наблюдаемое в эксперименте, в чешуйном покрове рыбы должно обеспечиваться только на пространстве одного открытого поля чешуи, поскольку на последующей чешуе имеется такой же точно механизм в виде продольного рельефа, организующий течение в пограничном слое на своем участке. Исходя из этого, можно ожидать, что в гидродинамическом следе за моделью струйность потока должна сохраняться только на небольшом участке, не более, чем на пространстве одной длины открытого поля модели чешуи. Если же наблюдается струйный характер течения в следе за моделью чешуи, т. е. в свободной воде, пусть даже на самом коротком участке, то это тем более свидетельствует о том, что пограничный слой у живой рыбы имеет еще более устойчивый струйный характер, переходя с организующего рельефа одной чешуи на такой же организующий рельеф последующей чешуи. Иначе говоря, струйность пограничного слоя на чешуйном покрове рыбы должна иметь еще более устойчивый характер, чем в следе за моделью чешуи, который виден на полученных кинограммах (рис. 93, а, б).

Контрольные пуски носителей без моделей с несомненностью свидетельствуют о том, что сам носитель не создает никакой струйности в обтекающем потоке (рис. 93, в). Это показывает, что струйность, возникающая при наличии модели, создается именно рельефом модели.

Таким образом, моделирование гидродинамической функции продольных рельефов чешуи в эксперименте полностью подтвердило существование такой функции и позволило судить о ее сущности. Как видно из кинограмм, смысл воздействия продольных рельефов на пограничный слой состоит в разделении его на отдельные струи, за счет чего достигается снижение уровня турбулентности в нем и, следовательно, уменьшение сопротивления трения. Благодаря этому приспособлению, имеющемуся на чешуе, в конечном итоге происходит экономия энергии, расходуемой организмом на поступательное движение.

¹ Поскольку под струей в гидромеханике понимают ассимметричное течение.

Рис. 93

Кинограммы обтекания моделей *Prionace glauca* (L.) (а), *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) (б) и носителя без модели (в):

1 — носитель с моделью, 2 — щель, подающая краску, 3 — пелена краски, 4 — модель, 5 — гидродинамический след. На кадрах а и б видны продольные рельефы на поверхностях моделей и четкое разделение следа на струи. В контроле (кадр в) след на струи не разделяется.

Главный итог выполненного исследования может быть сформулирован в виде следующих положений.

У бентосных и nekтонных рыбообразных и рыб адаптивная специализация наружного скелета идет в разных направлениях: у бентосных — в направлении развития защитной, панцирной функции, у nekтонных — в направлении развития гидродинамической функции. В соответствии с этим в филогенезе конкретных групп рыбообразных и рыб при переходе из бентоса в nekтон защитная функция наружного скелета закономерно сменяется гидродинамической. Наряду с этими двумя важнейшими функциями наружный скелет в большинстве случаев выполняет также криптическую и локомоторную функции, которые никогда не бывают основными.

Защитная функция наружного скелета состоит в обеспечении механической защиты тела животного и может быть организована на основе морфологически разнообразных вариантов наружного скелета, специфика которых соответствует экологии, морфологии и особенностям филогенетической истории конкретных систематических групп животных. В филогенезе рыбообразных и рыб их наружный скелет гистологически проявляет большую консервативность. Это выражается в сохранении существенной роли дентина в самых различных элементах наружного скелета у всех *Agnatha*, *Placodermi*, *Acanthodei*, *Chondrichthyes* и ранних *Osteichthyes*, и только у представителей наиболее поздней группы этого класса — *Teleostei* — дентин и гистологически близкий к нему ганонин полностью заменяются костной тканью.

Появление у *Teleostei* целиком костной эласмоидной чешуи привело к возникновению легкого, тонкого и прочного чешуйного покрова, почти не стесняющего движений рыбы. Это несомненно явилось важнейшим ароморфозом, который в значительной мере способствовал широчайшей экологической дивергенции *Teleostei*, приведшей к их господствующему положению в современной ихтиофауне. Эласмоидный чешуйный покров оказался исключительно универсальной основой для развития самых разнообразных приспособлений защитного, криптического и гидродинамического характера. По сравнению с эласмоидным покровом, плакоидный чешуйный покров современных акул, при всем его относительном совершенстве,

выглядит как идиоадаптация, соответствующая узкой экологической специализации этих рыб.

Криптическая функция наружного скелета может осуществляться двумя способами:

— путем обеспечения прямого сходства тех или иных элементов тела животного с элементами окружающей среды;

— за счет особенностей формы, окраски и отражающих свойств поверхности тела, обеспечивающих эффект оптической невидимости животного благодаря полной или частичной ликвидации демаскирующих теней. В типичном случае этот способ состоит в развитии из элементов наружного скелета различных форм брюшного киля.

Локомоторная функция наружного скелета состоит в обеспечении определенной гибкости и упругости тела. Затрудняя в той или иной мере изгибания тела животного, наружный скелет оказывает регулирующее действие при выполнении телом плавательных движений. В филогенезе рыбообразных и рыб формировались различные варианты наружного скелета, специально направленные на управление параметрами локомоторной волны и, следовательно, режимом поступательного движения.

Гидродинамическая функция наружного скелета состоит в управлении течением в пограничном слое и направлена на уменьшение степени развития в нем турбулентных пульсаций, за счет чего достигается снижение сопротивления трения. Управление течением в пограничном слое осуществляется комплексом хорошо обтекаемых жестких, продольно ориентированных рельефов, которые имеются на поверхности всех форм наружного скелета. И в онтогенезе и в филогенезе этот механизм имеет место в одном и том же диапазоне чисел Re — примерно от 10^4 до 10^7 , что указывает на то, что в основе этого явления лежит общая закономерность. Примененный в работе метод физического моделирования экспериментально подтверждает гидродинамическую функцию продольных рельефов на чешуе рыб.

Результаты исследования функциональной морфологии наружного скелета рыбообразных и рыб свидетельствуют о его важной роли в общей системе адаптаций организма. Эта роль наружного скелета сохраняется на всем протяжении филогенетического развития рыбообразных и рыб, сопутствуя всем многочисленным вариациям их экологии в пределах бентосной, нектонной и планктонной жизненных форм.

The main sum of the accomplished research can be formulated as the following theses.

The adaptative specialization of the superficial skeleton of the benthic and nektonic ichthyoids (Agnatha) and fishes occurs in different directions: with benthic ones in the direction of developing the protective function, with nektonic ones in the direction of developing the hydrodynamic function. In accordance with this in phylogeny of the specific groups of ichthyoids and fishes when turning from benthos to nekton the protective function of the superficial skeleton is regularly changed to the hydrodynamic one. Besides the two most important functions, the superficial skeleton carries out the cryptic and locomotion functions as well, which never happen to be the main ones.

The protective function of the superficial skeleton consists in providing the mechanical protection of the animal body and can be organized on the basis of the morphologically diverse variants of the superficial skeleton, specificity of which corresponds to the ecology, morphology and peculiarities of the phylogenetic history of the concrete taxonomic groups of the animals. In phylogeny of the ichthyoids and fishes their superficial skeleton histologically develops a great conservatism. It is manifested in preserving the essential role of dentine in most various elements of the superficial skeleton of all Agnatha, Placodermi, Acanthodei, Chondrichthyes and early Osteichthyes and only in representatives of the latest group of this class, Teleostei, dentine and histologically close to it ganoine are fully replaced with the osseous tissue.

Formation of the wholly osseous elasmoid scales in Teleostei has led to the origin of the light and strong scaly covering which hardly hinders movements of the fish. This surely was the most important aromorphosis which to a considerable extent has promoted the largest ecological divergency of Teleostei that resulted in their prevailing status in the present ichthyological fauna. The elasmoid scaly covering proved to be an exceptionally universal basis for the development of most various adaptations of the protective, cryptic and hydrodynamic character. In comparison with the elasmoid scaly covering the placoid scaly covering of the present sharks, for all its perfection, looks like idioadaptation corresponding to the particular ecological specialization of this fish.

The cryptic function of the superficial skeleton can be implemented in two ways. Firstly, by means of providing a direct likeness of one or another element of the animal body to the environmental elements. Secondly, due to the peculiarities of the shape, coloration and reflecting characteristics of the body surface, which provides the effect of optical invisibility of the animal thanks to the total or partial elimination of betraying shadows. In a typical case this way consists in the development of various shapes of the ventral keel from the elements of the superficial skeleton.

The locomotion function of the superficial skeleton is in providing the definite flexibility and elasticity of the body. Impeding to a certain extent the bending of the animal body, the superficial skeleton renders the regulating action when the body performs the swimming movements. In phylogeny of the ichthyoids and fishes various versions of the superficial skeleton have been formed specially directed to controlling the parameters of the propulsive wave and, consequently, of the regime of the forward movement.

The hydrodynamic function of the superficial skeleton consists in controlling the current in the boundary layer and is aimed at reducing the degree of the turbulent pulsation development, promoted the lowering of the frictional drag. The boundary-layer control is performed by a complex of well stream-lined stiff longitudinal reliefs on the surface of all the shapes of the superficial skeleton. Both in ontogeny and phylogeny this mechanism takes place in the same range of Reynolds' numbers (Re), approximately from 10^4 to 10^7 , which indicates that this phenomenon is based on a general regularity. The method of physical modelling used in the research proves experimentally the hydrodynamic function of the longitudinal reliefs on the fish scales.

The results of the research in the functional morphology of the superficial skeleton in the ichthyoids and fishes testify to its important role in a general system of the organism adaptations. This role of the superficial skeleton persists during the whole phylogenetic development of the ichthyoids and fishes accompanying all the numerous variations in their ecology within the limits of the benthic, nektonic and planktonic life forms.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю. Г.* О некоторых закономерностях роста рыб.— *Вопр. ихтиологии*, 1956, вып. 6, с. 75—95.
- Алеев Ю. Г.* Характеристика и топография функций плавников рыб.— *Вопр. ихтиологии*, 1957, вып. 8, с. 55—76.
- Алеев Ю. Г.* Строение и функции хвостового плавника рыб.— *Тр. Севастоп. биол. ст.*, 1959, 12, с. 249—258.
- Алеев Ю. Г.* О функциональном значении брюшного кия у рыб.— *Тр. Севастоп. биол. ст.*, 1960, 13, с. 155—158.
- Алеев Ю. Г.* Функциональные основы внешнего строения рыбы.— *М.: Изд-во АН СССР*, 1963.— 247 с.
- Алеев Ю. Г.* Об особенностях гидродинамики рыб группы Xiphioidei.— *Зоол. журн.*, 1970, 49, вып. 11, с. 1676—1684.
- Алеев Ю. Г.* Гидродинамическое сопротивление и скорости движения нектеров.— *Зоол. журн.*, 1974, 53, вып. 4, с. 5—19.
- Алеев Ю. Г.* Нектон.— *Киев: Наук. думка*, 1976.— 391 с.
- Алеев Ю. Г., Курбатов Б. В.* Биогидродинамический канал отдел нектона Института биологии южных морей АН УССР.— *Гидробиол. журн.*, 1972, 8, № 1, с. 111—113.
- Алеев Ю. Г., Овчаров О. П.* О развитии процессов вихреобразования и характере пограничного слоя при движении рыб.— *Зоол. журн.*, 1969, 48, вып. 6, с. 781—790.
- Алеев Ю. Г., Овчаров О. П.* О роли вихреобразования в локомоции рыб и влиянии границы двух сред на картину обтекания.— *Зоол. журн.*, 1971, 50, вып. 2, с. 228—234.
- Алеев Ю. Г., Овчаров О. П.* Картина обтекания движущейся рыбы.— В кн.: IV Всесоюз. конф. по бионике 18—21 июня 1973 г. Т. 6. Биомеханика. М.: Изд-во АН СССР, 1973а, с. 18—20.
- Алеев Ю. Г., Овчаров О. П.* Трехмерная картина обтекания рыбы.— *Вопр. ихтиологии*, 1973б, 13, вып. 6, с. 1112—1115.
- Андрияшев А. П.* Рыбы северных морей СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954.— 564 с.
- Барсуков В. В.* О возрасте обского муксуна и о некоторых теоретических вопросах.— *Зоол. журн.*, 1960, 39, вып. 10, с. 1525—1531.
- Беляев В. В., Коваль А. П.* К вопросу гидродинамической функции слизи некоторых костистых рыб.— *Бионика*, 1972, вып. 6, с. 78—83.
- Берг Л. С.* Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых.— *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, 1940, 5, вып. 2, с. 87—517.
- Берг Л. С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. — ч.2. 925 с.
- Берг Л. С.* Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых.— *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, 1955, 20, с. 3—286.

- Берг Л. С. Нижнекаменноугольные рыбы из Ачинского округа. — *Вопр. ихтиологии*, 1958, вып. 11, с. 142—153.
- Берг Л. С., Казанцева А. А., Обручев Д. В. Надотряд Palaeoniscii. Палеониски. — В кн.: Основы палеонтологии: Бесчелюстные, рыбы. М.: Наука, 1964, с. 336—370.
- Берг Л. С., Обручев Д. В. Отряд Osprida. — В кн.: Основы палеонтологии: Бесчелюстные, рыбы. М.: Наука, 1964, с. 379—380.
- Бурдак В. Д. Особенности онтогенетического развития и филогенетические отношения черноморских кефалей (*Mugil saliens* Risso, *Mugil auratus* Risso и *Mugil serhalus* Linne). — *Тр. Севастоп. б-ол. ст.*, 1957, 9, с. 243—273.
- Бурдак В. Д. Об изменении темпа роста черноморских кефалей в историческое время. — Докл. АН СССР, 1966, 167, № 5, с. 1156—1158.
- Бурдак В. Д. О функциональном значении ктеноидов на чешуе рыб. — *Зоол. журн.*, 1968, 47, вып. 5, с. 732—738.
- Бурдак В. Д. Онтогенетическое развитие чешуйного покрова кефали *Mugil saliens* Risso. — *Зоол. журн.*, 1969а, 48, вып. 2, с. 242—248.
- Бурдак В. Д. О возрастных изменениях в строении микрорельефа чешуйного покрова барабули (*Mullus barbatus ponticus* Essipov). — *Биология моря*, 1969б, вып. 16, с. 46—52.
- Бурдак В. Д. О функционировании ктеноидного аппарата рыб в условиях турбулентного пограничного слоя. — *Зоол. журн.*, 1969в, 48, вып. 7, с. 1053—1055.
- Бурдак В. Д. О соотношениях гидродинамических функций циклоидной и ктеноидной чешуи у рыб. — *Зоол. журн.*, 1970, 49, вып. 6, с. 869—871.
- Бурдак В. Д. О гидродинамической функции циклоидной чешуи рыб. — *Зоол. журн.*, 1972, 51, вып. 7, с. 1086—1089.
- Бурдак В. Д. О гидродинамической функции чешуйного покрова рыб. — В кн.: IV Всесоюз. конф. по бионике. 18—21 июня 1973 г. Т. 6. Биомеханика. М.: Изд-во АН СССР, 1973а, с. 31—34.
- Бурдак В. Д. Типы чешуи как этапы исторического развития гидродинамической функции кожного покрова рыб. — *Зоол. журн.*, 1973б, 52, вып. 8, 1208—1213.
- Бурдак В. Д. Просто чешуя. — *Химия и жизнь*, 1973в, № 10, с. 30—31.
- Бурдак В. Д. Ложбины стока на чешуе рыб. — *Вопр. ихтиологии*, 1974, 14, вып. 3, с. 520—521.
- Бурдак В. Д. О функциональном значении рельефа поверхности жаберной крышки рыб. — *Вопр. ихтиологии*, 1975, 15, вып. 4, с. 743—745.
- Бурдак В. Д., Щеглов А. Н. О темпе роста, возрастном составе стад и миграциях некоторых черноморских рыб в античную эпоху. — В кн.: Экологические исследования nektonных животных. Киев.: Наук. думка, 1966, с. 117—120.
- [Быстров А. П.] Bystrow A. P. Deckknochen und Zahne der Osteolepis und Dipterus. — *Acta zool.*, 1942, 23, p. 263—289.
- Быстров А. П. *Phlebolepis elegans* Pander. — Докл. АН СССР, 1955, 64, № 2, с. 245—247.
- Василяускас В. М. *Phyllolepis tolli* sp. nov. и некоторые вопросы стратиграфии фаменских отложений Прибалтики. — В кн.: Вопросы геологии Литвы. Вильнюс: Изд-во Лит ССР, 1963, с. 407—429.
- Васнецов В. В. Функция плавников костистых рыб. — Докл. АН СССР, 1941, 31, № 5, с. 503—506.
- Васнецов В. В. Особенности движения и деятельности плавников леща, воблы и сазана в связи с питанием. — В кн.: Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948, с. 7—53.
- Воробьева Э. И., Обручев Д. В. Подкласс Sarcopterygii. — В кн.: Основы палеонтологии: Бесчелюст., рыбы. М.: Наука, 1964, с. 268—322.
- Гликман Л. С. Подкласс Elasmobranchii: Акуловые. — В кн.: Основы палеонтологии: Бесчелюст., рыбы. М.: Наука, 1964, с. 196—237.
- Гринберг М. М. О зависимости размеров чешуи костистых рыб от формы тела и характера движения. — *Зоол. журн.*, 1950, 29, вып. 5, с. 446—459.
- Данильченко П. Г. Надотряд Holostei. Костные ганоиды (*Protospondyli* — *Halecostomi*, pars). — В кн.: Основы палеонтологии: Бесчелюст., рыбы. М.: Наука, 1964 а, с. 378, 380—392.
- Данильченко П. Г. Надотряд Teleostei. Костные рыбы. — В кн.: Основы палеонтологии: Бесчелюст., рыбы. М.: Наука, 1964б, с. 396—484.
- Дубровина И. А. Кефаль в Северном Каспии и у Казахстанского побережья Среднего Каспия. — *Тр. ВНИИ рыб. хоз-ва и океанографии*, 1951, 18, с. 135—146.
- Заец В. А. К вопросу о переменной шероховатости покровов акул. — *Бионика*, 1972, вып. 6, 67—73.

- Заец В. А. Распределение плакоидной чешуи по телу акул.— Бионика, 1973а, вып. 7, с. 83—87.
- Заец В. А. Особенности строения кожных покровов быстроплавающих акул.— В кн.: IV Всесоюз. конф. по бионике 18—21 июня 1973 г. Т. 6. Биомеханика. М.: Изд-во АН СССР, 1973б, с. 45—50.
- Заец В. А. Взаимоотношение поверхностных слоев скелетной мускулатуры с кожей у акульих рыб.— Бионика, 1974, вып. 8, с. 93—99.
- Заец В. А. Изменения в строении кожных покровов у акул в связи с приспособлением к быстрому плаванию.— Бионика, 1975, вып. 9, с. 97—102.
- Заматаев Д. В. Нерестовые марки на чешуе каспийских сельдей.— Тр. ВНИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 1940, 14, с. 3—20.
- Заматаев Д. Ф. Сравнение роста отдельных видов каспийских сельдей.— Зоол. журн., 1949, 28, вып. 6, с. 545—552.
- Казанцева А. А. Подкласс Actinopterygii. Лучеперые: Общ. часть. — В кн.: Основы палеонтологии: Бесчелюст., рыбы. М.: Наука, 1964, с. 323—335.
- Калугин В. Н., Меркулов В. И. Возможный механизм уменьшения сопротивления у рыб.— В кн.: Механизмы передвижения и ориентации животных. Киев: Наук. думка, 1968, с. 12—21.
- Каратайте-Талимаа В. Н. Род *Asterolepis* из девонских отложений Русской платформы.— В кн.: Вопросы геологии Литвы. Вильнюс: Изд-во АН Лит ССР, 1963, с. 65—224.
- Кобец Г. Ф. О механизме влияния растворенных макромолекул на турбулентное трение.— Бионика, 1969, вып. 3, с. 72—80.
- Кобец Г. Ф., Завьялова В. С., Комарова М. Л. Влияние слизи рыб на турбулентное трение. — Бионика, 1969, вып. 3, с. 80—84.
- Коваль А. П. Шероховатость и некоторые особенности строения кожи меч-рыбы.— Бионика, 1972, вып. 6, 73—77.
- Коваль А. П. Некоторые особенности строения кожных покровов тунцов и возможные механизмы уменьшения гидродинамического сопротивления.— В кн.: IV Всесоюз. конф. по бионике 18—21 июня 1973 г. Т. 6. Биомеханика. М.: Изд-во АН СССР, 1973, с. 55—59.
- Коваль А. П. К вопросу о функциональном значении некоторых кожных производных и парусника.— Бионика, 1974, вып. 8, с. 88—93.
- Козлов Л. Ф., Пятецкий В. Е. Влияние сополимеров и рыбьей слизи на гидродинамическое сопротивление моделей и рыб.— В кн.: Механизмы передвижения и ориентации животных. Киев: Наук. думка, 1968, с. 22—28.
- Кокшайский Н. В. Очерк биологической аэро- и гидродинамики: (Полет и плавание животных). М.: Наука, 1974.— 256 с.
- Комаров В. Т. Скорость и неравномерность движения nektonных животных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Ростов н/Д: Изд-во Рост. ун-та, 1971.— 20 с.
- Коссовой Л. С., Обручев Д. В. О нижнем девоне Северного Тимана.— Докл. АН СССР, 1962, 147, № 5, с. 1147—1150.
- Кудряшов А. Ф. О сопротивлении воды движению рыб.— Биология моря, 1969, вып. 16, с. 21—38.
- Кудряшов А. Ф., Барсуков В. В. О гидродинамической роли чешуйного покрова рыб как аналога поверхностей, непосредственно сформированных вихревым потоком. Сообщ. 1. Сходство неровностей чешуйного покрова с неровностями на поверхностях, сформированных потоков в руслах рек.— Зоол. журн., 1967а, 46, вып. 3, с. 393—403.
- Кудряшов А. Ф., Барсуков В. В. О гидродинамической роли чешуйного покрова рыб как аналога поверхностей, непосредственно сформированных вихревым потоком. Сообщ. 2. Гидродинамическая функция чешуйного покрова.— Зоол. журн., 1967б, 46, вып. 4, с. 556—566.
- Лебедев В. Д. Пресноводная четвертичная ихтиофауна европейской части СССР.— М.: Изд-во Моск. ун-та, 1960.— 402 с.
- Линдберг Г. У. Четвертичный период в свете биогеографических данных.— М.: Л.; Изд-во АН СССР, 1955.— 334 с.
- Линдберг Г. У. Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны. — Л.: Наука, 1971.— 471 с.
- Линдберг Г. У., Легеза М. И. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей.— М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1965.— Т. 2. 391 с.
- Марк Э. Ю. Новые данные о роде *Holopoma* (Arthrodira).— Докл. АН СССР, 1953, 92, № 4, сс. 823—826.
- Мартынов А. К. Экспериментальная аэродинамика.— М.: Оборонгиз, 1958.— 348 с.
- Матвеева А. А. Палеонисиды язык-чутьского горизонта Минусинской котловины.— Вopr. ихтиология, 1958, вып. 11, с. 154—161.

- Мейен В. А. Рыбное хозяйство в озерах и прудах. — М.: ОГИЗ, 1941. — 112 с.
- Меркулов В. И., Хотинская В. Д. Механизм уменьшения гидродинамического сопротивления у некоторых видов рыб. — Бионика, 1969, вып. 3, с. 96—101.
- Монастырский Г. Н. К методике определения темпа роста рыб по измерениям чешуи. — В кн.: Сборник статей по методике определения возраста и роста рыб. Красноярск: Красноярск. обл. изд-во, 1926, с. 49—57.
- Монастырский Г. Н. О методиках определения линейного роста рыб по чешуе. — Тр. науч. ин-та рыб. хоз-ва, 1930, вып. 4, с. 3—8.
- Новицкая Л. И., Обручев Д. В. Класс Acanthodei. Акантоды. — В кн.: Основы палеонтологии: Бесчелюст., рыбы. М.: Наука, 1964, с. 175—194.
- Обручев Д. В. Ветвь Agnatha: Бесчелюстные. — В кн.: Основы палеонтологии: Бесчелюст., рыбы. М.: Наука, 1964а, с. 34—116.
- Обручев Д. В. Класс Placodermi. Пластинчатокоржи. — В кн.: Основы палеонтологии: Бесчелюст., рыбы. М.: Наука, 1964б, с. 118—172.
- Обручев Д. В. Подкласс Holocerphali: Цельноголовые или химеры. — В кн.: Основы палеонтологии: Бесчелюст., рыбы. М.: Наука, 1964в, с. 238—266.
- Обручев Д. В., Казанцева А. А. Надотряд Chondrostei: Хрящевые гаюяды. — В кн.: Основы палеонтологии: Бесчелюст., рыбы. М.: Наука, 1964а, с. 371—375.
- Обручев Д. В., Казанцева А. А. Надотряд Polypteri (Cladistia, Brachiopterygii): Многоперы. — В кн.: Основы палеонтологии: Бесчелюст., рыбы. М.: Наука, 1964б, с. 376—377.
- Огнев С. И. Зоология позвоночных. — 3-е изд. М.: Сов. наука, 1941. — 667 с.
- [Павловский Е. Н.] Pawlowsky E. Ueber den Bau der Epidermis von Haut und Lippen bei Schizothorax intermedius und Carpoeta heratensis. — Zool. Jahrb. Abt. 2, 1911, 31, S. 289—316.
- Петрова И. М. Гидробионика в судостроении: (Обзор зарубеж. исслед. за период 1963 г. — начало 1969 г.). — М.: ЦНИИ и техн.-экон. исслед., 1970. — 271 с.
- Прандтль Л. Гидроаэромеханика. — 2-е изд. Пер. с нем. — М.: Изд-во иностр. лит., 1951. — 572 с.
- Пятецкий В. Е., Савченко Ю. Н. О влиянии слизи на гидродинамическое сопротивление рыб. — Бионика, 1969, вып. 3, с. 90—91.
- Радакова Д. В., Протасов В. Р. Скорости движения и некоторые особенности зрения рыб. — М.: Наука, 1964. — 48 с.
- Сабаньев Л. П. Жизнь и ловля пресноводных рыб. — 3-е изд. — Киев: Урожай. 1965. — 667 с.
- [Севеверцев А. Н.] Severtzov A. N. Die Entwicklung der Knochenschuppen von Polypterus. — Z. Naturwiss., 1932, № 67, S. 387—418.
- Соколов В. Е. Структура кожного покрова некоторых китообразных. — Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1955, 60, вып. 6, с. 45—60.
- Соколов В. Е. Структурные особенности кожных покровов усатых китов, повышающих упругость кожи. — Зоол. журн. 1960, 39, вып. 2, с. 307—308.
- Соколов В. Е. Приспособительные особенности кожного покрова водных млекопитающих. — В кн.: Морские млекопитающие. М.: Наука, 1965а, с. 266—272.
- Соколов В. Е. Строение эпидермиса трех видов дельфинов (*Delphinus delphis*, *Tursiops truncatus* и *Lagenorhynchus obliquidens*). — В кн.: Морские млекопитающие. М.: Наука, 1965б, с. 273—274.
- Суворов Е. К. Основы ихтиологии. — Л.: Сов. наука, 1948. — 580 с.
- Томилин А. Г. Китообразные фауны морей СССР. — М.: Изд-во АН СССР, 1962. — 211с.
- Томилин А. Г. Бионика и китообразные. — Природа, 1962б, № 10, с. 101—103.
- Томилин А. Г. История слепого кашалота. — М.: Наука, 1965. — 190 с.
- Чайковская А. В., Седых Т. Г. Об аминокислотном составе слизистых веществ кожи рыб. — В кн.: Докл. V Укр. респ. конф. по бионике. Киев: Ин-т кибернетики, 1972, с. 43.
- Чернышов О. В., Заец В. А. Некоторые особенности строения кожи акуловых рыб. — Бионика, 1970, вып. 4, с. 77—83.
- Чернышов О. В., Заец В. А. Некоторые особенности чешуйного покрова акул различных скоростных групп. — Гидробиол. журн., 1971, 7, № 4, с. 77—81.
- Чернышов О. В., Заец В. А. Изменение килей плакоидной чешуи акул в зависимости от скоростей плавания. — Бионика, 1974, вып. 8, 82—86.
- Чернышов О. В., Коваль А. П. Особенности строения корсета и корсетных чешуй у скомброидных рыб. — Бионика, 1974, вып. 8, с. 86—88.
- Честной В. Н. Максимальные скорости движения рыб. — Рыб. хоз-во, 1961, № 9, с. 22—27.
- Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. — М.: Изд-во АН СССР, 1959. — 164 с.

- Шлихтинг Г.* Возникновение турбулентности.— М.: Изд-во иностр. лит., 1962.— 203 с.
- Шлихтинг Г.* Теория пограничного слоя.— 7-е изд. Пер. с нем.— М.: Наука, 1974.— 711 с.
- Шмидт П. Ю.* Рыбы Охотского моря.— Тр. Тихоокеан. ком., 1950, 6, с. 1—370.
- Шулейкин В. В.* Внешняя и внутренняя динамика рыбы.— Изв. АН СССР. Сер. 7. Отд-ние мат. и естеств. наук, 1934, № 8, с. 1151—1186.
- Шулейкин В. В.* Физика моря.— 3-е изд.— М.: Изд-во АН СССР, 1953.— 989 с.
- Шулейкин В. В.* Физика моря.— 4-е изд.— М.: Наука, 1968.— 1083 с.
- Щеголов А. И., Бурдак В. Д.* О промысле рыбы у берегов Тарханкута в античную эпоху.— Рыб. хоз-во, 1965, № 3, с. 21—23.
- Яковлев В. Н.* Функциональная эволюция скелета рыб.— Палеонтол. журн., 1966, № 3, с. 3—13.
- Agassiz L.* Recherches sur les poissons fossiles.— Neuchatel, 1833, 1, p. 61—90.
- Aust S.* Die Epidermis von *Anguilla vulgaris* während seiner Entwicklung.— Zool. Jahrb. Abt. 2, 1936, 62, S. 1—44.
- Baudelot.* Recherches sur la structure et le developpement des ecailles des poissons osseux.— Arch. zool. exp. et gén., 1873, 2, p. 87—244; 429—480.
- Bertin L.* Modifications proposées dans la nomenclature des ecailles et des nageoires.— Bull. Soc. zool. France, 1944, 69, p. 198—202.
- Bertin L.* Peau et pigmentation.—In: Grassé P.-P. Traité de zoologie. Paris: Masson, 1958a, 13, fasc. 1, p. 433—458.
- Bertin L.* Glandes cutanées — et organes lumineux.— In: Grassé P.-P. Traité de zoologie. Paris: Masson, 1958b, 13, fasc. 1, p. 459—481.
- Bertin L.* Ecailles et sclerification dermiques.— In: Grassé P.-P. Traité de zoologie. Paris: Masson, 1958 c, 13, fasc. 1, p. 482—504.
- Bertin L.* Denticules cutanés et dents.— In: Grassé P.-P. Traité de zoologie. Paris: Masson, 1958 d, 13, fasc. 1, p. 505—531.
- Bhatti K. H.* The integument and dermal skeleton of Siluroides.— Fr. zool. soc. Londres, 1938, 24, p. 1—102.
- Bigelow H. B., Schroeder W. C.* Fishes of the Western North Atlantic. 1. Lancelets, cyclostomes, sharks.— Mem. Sears Found. Mar. Res., New. Haven, 1948, fasc. 1.— 576 p.
- Blaxter J. H. S.* Swimming speeds of fish.— In: FAO Review: FB/67/R/3, FAO Conf. Fish. Behav. Relat. fish. techn. and tactics. Bergen, Norway, 1967, 19—27/10/67, p. 1—32.
- Blaxter J. H. S., Dickson W.* Observations on the swimming speeds of fish.— J. Cons. explor. mer, 1959, 24, fasc. 3, p. 472—479.
- Bone Q.* Buoyancy and hydrodynamic functions if integument in the castor oil fish, *Ruvettus pretiosus* (Pisces: Gempylidae).— Copeia, 1972, N 1, p. 78—87.
- Creaser C. W.* The structure and growth of the scales of fishes in relation to the interpretation of their life history.— Publ. Univ. Michigan, Ann Arbor, 1926, N 17, p. 1—82.
- Daget J.* Biologie et croissance des espèces du genre *Alestes*.— Bull. Inst. Fr. Afr. Noire, Dakar, 1952, 14, p. 191—225.
- Dannevig A., Host P.* Sources of error in computing $l_1 - l_2$ etc. from scales taken from different parts of the fish.— J. Cons. int. explor. mer, 1931, 6, p. 64—93.
- Dineley D. L.* Notes on the genus *Corvaspis*.—Proc. Roy. Soc. Edinburgh B, 1953, 65, pt 2, p. 166—181.
- Fontaine M., Damas H., Rochon-Duvigneaud A., Pasteels J.* Anatomie (Formes actuelles des cyclostomes).— In: Grassé P.-P. Traité de zoologie. Paris: Masson, 1958, 13, fasc. 1, p. 13—144.
- Franz V.* Zur mikroskopischen Anatomia der Mormyriden.— Zool. Jahrb. Abt. 2, Jena, 1921, 42, S. 91—148.
- Gnadeberg W.* Untersuchungen über den Bau der Placoidschuppen der Selachier.— Jen. Z. Med. Naturwiss., Jena, 1926, 42, S. 473—500.
- Goetsch W.* Hautknochenbilden bei Fischen.— Zool. Jahrb. Abt. 2, Jena, 1921, 42, S. 1—42; 435—528.
- Goodrich E. S.* On the scales of fish, living and extinct, and their importance in classification.— Proc. Zool. Soc. London, 1907, 77, p. 751—774.
- Gray J.* Studies in animal locomotion. 1. The movement of fish with special reference to the eel.— J. Exp. Biol., 1933a, 10, N 1, p. 88—104.
- Gray J.* Studies in animal locomotion. 2. The relationship between waves of muscular contraction and the propulsive mechanism of the eel.— J. Exp. Biol., 1933b, 10, N 4, p. 386—390.

- Gray J. Studies in animal locomotion. 3. The propulsive mechanism of the whiting (*Gadus merlangus*).— J. Exp. Biol., 1933c, 10, N 4, p. 391—400.
- Gross W. Die Agnathen und Acanthodier des obersilurischen Beyrichinkalks.— *Palaeontographica A*, 1947, 96, p. 91—158.
- Gross W. Aufbau des Panzers obersilurischen Heterostraci und Osteostraci Norddeutschlands (Geschlebe) und Oesels.— *Acta zool.*, 1961, 42, S. 73—150.
- Grunelius A. von. Ueber die Entwicklung der Haut des Rarpfens.— *Jen. Z. Med. Naturwiss.*, Jena, 1912, 49, S. 119—148.
- Hase A. Ueber des Schuppenkleid der Teleostei.— *Jen. Z. Med. Naturwiss.*, Jena, 1907, 49, S. 119—148.
- Hase A. Studien über das Integument von *Cyclopterus lumpus*. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Haut und des Hautskelettes von Knochenfischen.— *Z. Naturwiss.*, Leipzig 1911, 47, S. 217—342.
- Herald E. S. Living fishes of the world.— New York: Doubleday, 1962. —304 p.
- Hertwig O. Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier.— *Jen. Z. Med. Naturwiss.*, Jena, 1874, 8, S. 331—404.
- Hertwig O. Ueber das Hautskelet der Fische.— *Morph. Jb.*, Leipzig, 1876—1879—1882, 2, S. 328—395; 5, S. 1—21; 7, S. 1—42.
- Hofer B. Ueber den Bau und die Entwicklung der Cycloid- und Ctenoidschuppen.— *Sitzungsber. Ges. Morph. Physiol. München*, 1890, 6, S. 103—118.
- Hoffbauer C. Die Altersbestimmung des Karpfen an seiner Schuppe.— *Allg. Fisch.*, Z., München, 1898—1900, 23, S. 341—343; 25, S. 135—152.
- Kiaer J. The Downtonian fauna of Norway. 1. Anaspidia, with a geological introduction.— *Vid. Selsk. Skr., math.-nat. Kl.*, 1924, 6, p. 1—139.
- Kiaer J. The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. 4. Suborder Cyathaspidia: (prelimin. rept/Ed. A. Heints).— *Skr. Svalbard og Ishavet*, 1932, 33, p. 1—7.
- Klaatsch H. Zur Morphologie der Fischschuppen und der Geschichte der Hartsubstanzgewebe.— *Morph. Jb.*, Leipzig, 1890, 16, S. 97—202; 209—258.
- Klauswitz W. Wie schwimmen Haifische? — *Nature und Museum*, 1963, 93, N 2, S. 219—226.
- Kramer M. O. Boundary layer stabilization by distributed damping.— *J. Aeronaut. Sci.*, 1957, 24, p. 459—460.
- Kramer M. O. The dolphins' secret — *New Sci.*, 1960a, 7, 181, p. 1118—1120.
- Kramer M. O. Boundary layer stabilization by distributed damping.— *J. Aero/Space Sci.*, 1960b, 27, N 1, p. 1071—1072.
- Kramer M. O. Boundary layer stabilization by distributed damping.— *Nav. Eng. J.*, 1960c, 72, N 1, p. 25—33.
- Kramer M. O. Boundary layer stabilization by distributed damping.— *Nav. Eng. J.*, 1962, 74, N 2, p. 341—348.
- Kramer M. O. Pat. 313185 (USA).— Cl. 244—130, Claim 15.06.60; publ. 15. 12. 64.
- Kramer M. O. Hydrodynamics of the dolphin.— In: *Advances in hydroscience*. New York; London: Acad. press, 1965, vol. 2, p. 111—130.
- Kwitniewski C. Ricerche intorno alla struttura istologica dell' integumento dei Selachi.— *Padova*, 1905.— 156 p.
- Lanzing W. J. R., Higginobtham D. R. Scanning microscopy of surface structures of *Tilapia mossambica* (Peters) scales.— *J. Fish Biol.*, 1974, 6, p. 307—310.
- Lea E. On the methods used in the herring — investigation.— *Publ. Circ. Cons. Int. Explor. Mer*, 1910, N 53, p. 7—175.
- Lee R. M. A review of the methods of age and growth determination in fishes by means of scales.— *Fish. Invest.*, London. Ser. 2, 1920, 4, N 2, p. 1—32.
- Leydig F. Ueber die aussere Haut einiger Süßwasserfische.— *Z. wiss. Zool.*, Leipzig, 1851, 3, S. 1—12.
- Magnan A. Lea caractéristiques géométriques et physiques des poissons, avec contribution à l'étude de leur équilibre statique et dynamique. 2.— *Ann. sci. natur. zool.*, 1930, Ser. 10, 13, p. 355—490.
- Maurer F. Die Epidermis und ihre Abkömmlinge.— Leipzig: Engelmann, 1895.— 352 p.
- Menzies W. J. M. The salmon, its life story.— Edinburgh; London: McMillan 1931.— 213 p.
- Millot J., Anthony J. Crossopterygiens actuels. *Latimeria chalumnae* dernier des crossopterygiens.— In: Grassé P.-P. *Traité de zoologie*. Paris: Masson, 1958, 13, fasc. 3, p. 2552—2597.
- Monod T. Note sur la lecture des écailles de quelques poissons du Niger moyen.— *C. r. Conf. Int. Afr. Quest.*, Paris, 1950, 1, p. 204—206.
- Nusbaum J. Materialien zur vergleichenden Histologie der Hautdecke der Wirbeltiere. 3.— *Anat. Anz.*, 1907, 30, p. 297—310.

- Rosen M. W., Cornford N. E.* Fluid friction of fish slimes.— *Nature*, 1971, 234, N 5323, p. 45—47.
- Rosen N.* Studies on the plectognaths. 3. The integument.— *Ark. zool.*, 1913, 8, N 10, p. 1—29.
- Rosen N.* Wie wachsen die Ktenoidshuppen — *Ark. zool.*, 1914, 9, N 20, p. 1—6.
- Ryder J. A.* On the mechanical genesis of the scales of fishes.— *Proc. Acad. Sci., Philadelphia*, 1892, 44, p. 219—224.
- Schaeffer B.* The Triassic coelacanth fish *Diplurus*, with observations the evolution of the Coelacanthini.— *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. Ser. 2*, 1952, 99, p. 25—78.
- Stensiö E. A.* The cephalopids of Great Britain.— London: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1932.— 220 p.
- Stensiö E. A.* Les cyclostomes fossiles ou Ostracodermes.— In: Crasse P.-P. *Traité de zoologie*. Paris: Masson, 1958, 13, fasc. 1, p. 173—425.
- Tarlo L. B.* The Downtonian ostracoderm *Corvaspis kingi* Woodward, with notes on the development of dermal plates in Heterostraci.— *Palaentology*, 1960, 3, pt 2, p. 217—226.
- Tarlo L. B.* The classification and evolution of the Heterostraci.— *Acta palaeontol. pol.*, 1962, 7, p. 249—290.
- Traquair R. H.* On *Thelodus pagei* (Powrie) from the Old Red Sandstone of Forfarshire.— *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 1899, 39, pt 3, N 21, p. 591—602.
- Wahlert G. von, Wahlert H. von.* Eine bemerkenswerte Anordnung von Schuppenfortsätzen beim Knochenfisch *Balistes bursa* und ihre hydrodynamische Erklärung.— *Naturwissenschaften*, 1964, 51, N 2, p. 45.
- Walters V.* Body form and swimming performance of the scombroid fishes.— *Amer. Zool.*, 1962, fasc. 2, p. 143—149.
- Walters V.* The Trachypterid integument and an hypothesis on its hydrodynamic function.— *Copeia*, 1963, fasc. 2, p. 260—270.
- Watson D. M. S.* The Acantnodian fishes.— *Phil. Trans. Roy. Soc. London B*, 1937, 228, N 549, p. 49—146.
- White E. I.* The Ostracoderm *Pteraspis kneri* and the relationships of the Agnathous vertebrates.— *Phil. Trans. Roy. Soc. London B*, 1935, 225, p. 381—457.
- Whitear M.* The skin surface of bony fishes.— *J. Zool.*, 1970, N 4, p. 437—454.
- Williamson W. C.* On the microscopic structure of the scales and dermal teeth of some Ganoid and Placoid fish.— *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 1849, 111, p. 435—475.
- Williamson W. C.* Investigations into the structure and development of the scales and bones of fishes.— *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 1851, 141, p. 643—702.
- Wills L. S.* Rare and new ostracoderm fishes from the Downtonian of Shropshire.— *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 1935, 58, pt 2, N 18, p. 427—448.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Акулы 25, 26, 27, 35, 42, 43, 51, 75, 76, 84,
101, 105, 108, 127, 128, 129, 130, 137, 140
аспи́дин 14, 20
Барабуля 65,
био́гидродинамический канал 132, 135
бляшки костные 70
брюшной киль 48, 56, 59, 70, 140
— — килевые чешуи 48
Вьюн 65, 66, 109
Ганоин 27, 28, 44, 140
гидродинамический след 136, 138, 139
гидродинамическое сопротивление 7, 9, 10,
12, 13, 35, 71, 72, 82, 83, 84, 86, 87, 92,
102, 103, 108, 112, 125, 139
голавль 58, 60, 109
голец 65, 66, 109
голова, рельеф поверхности 115, 116, 127
густера 58, 109
Движитель 48, 62, 72, 77, 79, 80, 81, 82, 91,
130
— весельный 80, 81
— ундуляционный 48, 62, 72, 77, 79, 80, 81,
91, 130
— осевой 48, 62, 72, 77, 79, 80, 91, 130
— — — угревидный 67,
— — — периферийный 80, 81
дельфины 7, 115
— азовка 115
— афалина 115
дентин 20, 21, 24, 26, 28, 31, 140
дерма 24
Жаберная крышка 21, 24, 54, 58, 116, 123
— — — рельеф поверхности 116
— — — — функция 116, 118
— — — — морфология 116, 117, 118
— — — — гидродинамическая 116, 118
— — — — прочностная 116, 118,
жучки 45, 46
Защитные покрытия из игл 51
Изопедия 21, 27, 28, 31
Карась 60, 61, 110, 111
— обыкновенный (золотистый) 59, 109
— серебристый 59, 60, 109, 111
карп, культурные расы 65
— — — бесчешуйные 63
— — — малочешуйные 63
кефали 5, 120, 123
кинограмма 138, 139
китообразные 115
кожа, морфология 9
— развитие в онтогенезе 121, 122
— — в филогенезе 127
— функции 9, 126, 127
— — — антиобрастательная 10
— — — биологический барьер 9
— — — водного обмена 9
— — — гидродинамическая 9, 126, 127
— — — Защитная 9, 127
— — — кристическая 9
— — — локомоторная 9
— — — слизеотделительная 9, 10, 20
кожные зубы 14, 24, 26, 27, 95
кожный покров 9, 10, 12, 13, 126
колюшки 78
космян 27, 28, 31
костная ткань 20, 140
красноперка 57, 58, 59, 109
ктеноиды 34, 43, 49, 65, 89, 90, 94, 95, 96,
97, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 122, 124,
125, 126, 130
— ветвление 96, 100, 102
— деструкция 125
ктеноподобные структуры 34, 35, 115
Линь 14, 61, 109
лососи 4, 52
луфарь 109, 110
Макрокили на теле 77, 78, 90
— — гидродинамическая функция 77
— — морфология 77, 90
— — оградительная 78
макрошероховатость поверхности тела 51,
118
маскировка, типы 21, 70
— — — бентосный 41, 66
— — — нектонный 21, 41
мерланг 109

- миксини 9
- миноги 9
- морская игла 70
- Накладные кости 5, 6, 24, 26, 42, 44, 87, 127
- налим 109
- наружный скелет 3, 5, 6, 9, 10, 11, 13, 14, 16, 18, 20, 21, 22, 24, 26, 27, 39, 51, 83, 85, 127, 129, 140
- — внутреннее трение 35, 71, 73
- — консолидация в монолитный панцирь 14, 15, 16, 20, 21, 22, 24, 36, 39, 40, 41, 44, 49, 72, 79
- — развитие в онтогенезе 72, 84, 85, 119
- — в филогенезе 12, 72, 82, 84, 85, 119, 140, 141
- — редукция 10, 11, 12, 20, 22, 41, 42, 44, 46, 51, 129
- — рельеф поверхности 70, 83, 86, 127
- — упругая деформация 71, 72
- — функция гидродинамическая 11, 12, 13, 38, 83, 84, 86, 119, 127, 140, 141
- — защитная 11, 12, 16, 37, 38, 39, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 51, 72, 80, 81, 129, 140
- — криптическая 11, 12, 37, 38, 70, 72, 140, 141
- — — локомоторная 11, 12, 71, 72, 80, 81, 82, 140, 141
- — — ограничения сгибаемости тела 71, 72, 73, 75, 76, 77, 78, 79, 80,
- — явление жесткого упора 72, 75, 76
- перестовые марки 4, 52, 53
- Окунь речной 54, 60, 63
- остеобласты 20, 27
- Панцирный покров 13, 72, 83, 86
- панцирь 5, 6, 7, 10, 11, 13, 14, 15, 16, 18, 20, 21, 22, 39, 40, 41, 44, 46, 47, 70, 72, 76, 79, 80, 81, 86, 87, 90, 102, 106, 127, 128
- монолитный 14, 15, 16, 20, 21, 22, 24, 36, 38, 39, 42, 44, 49, 72, 79, 80, 81
- морфология 5, 16, 18, 20, 21, 22, 49, 70, 90
- подвижное соединение элементов 21, 75
- развитие в онтогенезе 20
- — в филогенезе 20, 21, 22, 24, 81
- редукция 21, 24, 39, 41, 42, 48
- рельеф поверхности 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 70, 87, 127
- функция гидродинамическая 13, 127
- — защитная 12, 37, 38, 40, 44, 47, 53, 54, 70, 80, 81, 90, 127
- — криптическая 70, 127
- — — ограничения сгибаемости тела 75
- пескарь 64, 65, 68, 109,
- пикша 109
- плотва 57, 58, 109
- пограничный слой 7, 12, 35, 83, 84, 85, 89, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 111, 112, 114, 116, 117, 119, 122, 123, 125, 126, 128, 139, 141
- — ламинаризация 9, 12, 65, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 111, 117, 125, 136
- — турбулентность 7, 12, 35, 91, 92, 102, 103, 105, 106, 107, 108, 112, 116, 117, 119, 122, 123, 124, 125, 126
- — — потенциальные зоны возникнове-
ния 123, 124
- — — управление 7, 12, 83, 85, 104, 105, 108, 109, 119, 128, 131
- подуст 58, 109
- Сазань 59, 60, 61, 109, 110, 111
- сарган 109
- сардинка 109
- сгибаемость тела 13, 35, 71, 72, 77, 78, 79, 80, 82, 96, 130, 141
- сельдь 4, 53, 56, 57
- гребенчатая 137,
- океаническая 109
- проходная 109
- скаты 10, 26, 27, 42, 44, 70
- склеритно-эпителиальный комплекс 7, 113, 114, 115
- — возможные функциональные аналоги с искусственным демпфирующим покрытием 113, 114, 115
- — функция демпфирования 7, 113, 114
- склериты 7, 32, 34, 35, 73, 75, 86, 113, 114, 116
- морфология 7, 73, 75, 113.
- сцепление с эпителием 73, 75, 86, 113, 114, 115
- функция 7, 73, 75
- — гидродинамическая 73, 75, 86
- — прочностная 113
- слизистые железы 9, 13, 26
- клетки 9
- слизь (ножные выделения) 9, 12, 13, 74, 84, 86, 101
- вязкость 9, 12, 113
- функция антиобратательная 10
- — гидродинамическая 10, 12
- — ламинаризации пограничного слоя 10
- — обеспечения гладкости поверхности тела 10, 12
- сомы 11, 49
- ставрида 78, 109
- атлантическая 77
- Тессеры 13, 15, 16, 18, 21, 22, 23, 39, 40, 41, 85, 86, 87, 102, 127
- треска 109
- триглы 49
- турбулизирующие структуры 36,
- тюлька 109
- Угри 10, 11
- уклейка 56, 57, 109
- Форель 58
- радужная 109,
- ручьевая 109
- Чешуйный покров, внутреннее трение 35, 71, 73, 75
- — ганоидный 78
- — космоидный 69
- — многослойность 10, 11, 13, 14, 29, 44, 48, 49, 53, 54, 55, 67, 69, 84
- — плакоидный 26, 27
- — развитие в онтогенезе 34, 37, 98, 100, 102, 104, 109, 119, 120, 124, 125, 126
- — — в филогенезе 7, 24, 27, 28, 34, 102, 112, 119, 126, 129, 130
- — редукция 21, 24, 27, 34, 45, 66, 68, 79, 86

- — функция гидродинамическая 6, 7, 11, 12, 13, 42, 43, 65, 66, 74, 85, 86, 87, 88, 89, 91, 95, 101, 102, 103, 105, 106, 111, 122, 124, 125, 126, 127, 128, 129, 131, 137, 139, 140, 141
- — — редукция 66, 106
- — — защитная 6, 11, 12, 13, 35, 45, 46, 52, 55, 56, 57, 59, 60, 61, 63, 64, 67, 68, 90, 127, 129, 140
- — — редукция 44, 66, 129
- — — криптическая 11, 44, 56, 57, 140
- — — локомоторная 11, 63
- — — ограничительная 72, 75, 76, 77, 78, 79
- — — прочностная 57, 59, 60, 66, 89, 90, 101, 129
- — — упругостная 62, 72, 73
- — — эластомодный 36, 51, 52, 54, 63, 67, 69, 76, 79, 140
- — — рядность чешуй 36
- — — явление жесткого упора 76
- чешуя, абстрактные формы 34, 35
- абсолютные размеры (линейные размеры) 67, 129, 130, 131, 137
- закрытая часть 64, 74, 75
- значение в археологии 4
- — в геологии 6
- — в палеоклиматологии 4
- — в палеонтологии 5, 6
- — в палеоэкологии 4, 6
- — в экологии 4
- классификация 3
- морфология 3, 6, 7, 60, 72, 85, 86, 126, 131
- налегание 6, 13, 14, 34, 36, 43, 44, 55, 56, 57, 58, 60, 61, 62, 63, 67, 68, 72, 73, 76, 79, 90, 128
- не налегающая 14, 66, 72, 73
- определение возраста 4
- открытая часть 55, 64, 87, 88, 89, 91, 96, 101
- развитие в онтогенезе 3, 7, 98, 100, 102, 109, 119, 124, 126
- — в филогенезе 102, 119, 126, 129
- рельеф поверхности 5, 6, 12, 34, 73, 85, 103, 109, 111, 119, 127
- — — закрытой части 5, 73, 74, 75
- — — концентрический 24, 34, 75, 86
- — — ламинирующие структуры 65
- — — методы изучения 85
- — — — геодезический 85
- — — — закрытой части 85
- — — — морфологический 85
- — — — фотометрический 85
- — — — экспериментальный 85
- — — продольный 7, 26, 27, 30, 31, 32, 35, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 95, 96, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 110, 111, 128, 141
- — — дискретный 87, 88, 90, 91, 92, 95, 96, 101, 129
- — — — секторный 87, 92, 95, 96, 101
- — — — краевой 87, 96, 98, 101
- — — — сплошной 87, 88, 89, 90, 91, 95, 129
- — — радиальный 24, 86
- — — топография 104
- — — — динамика в онтогенезе 104, 120, 125, 126
- — — — в филогенезе 112, 126
- — — — элементы 7
- — — — бугры 28; 31, 35, 49, 87, 91
- — — — кили (гребни) 7, 14, 20, 24, 26, 28, 30, 31, 32, 35, 73, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 95, 96, 102, 105, 108, 111, 125, 127, 128, 129, 137
- — — — ложбины стока 34, 35, 86, 109, 110, 111, 112
- — — — лунки 7, 24, 26, 31, 86, 87, 88, 91, 102, 105
- — — — ребра жесткости 7, 32, 48, 90, 95, 107, 113, 114, 129
- — — степень налегания 51, 53, 55, 56, 63, 64, 66
- — — способы количественной оценки 51
- — — типы, ганцальная 3, 7, 27, 28, 31, 44, 75, 76, 89, 105, 126, 127, 128
- — — — лепизостеоидная 28, 31
- — — — палеонискоидная 28, 31
- — — — палеонискоидная 28, 31
- — — — космоидная 7, 27, 28, 31, 44, 74, 87, 126, 127, 128
- — — — плакоидная 3, 7, 14, 24, 25, 26, 27, 35, 39, 43, 70, 75, 87, 88, 108, 126, 127, 128, 129, 130, 131, 137, 140
- — — — коронка 14, 24, 26, 27, 75, 87, 105, 108, 127, 128, 130
- — — — основание 14, 24, 130
- — — — шейка 14, 24, 75
- — — — эластомодная 7, 12, 27, 31, 33, 34, 36, 37, 46, 65, 66, 75, 85, 86, 89, 90, 91, 104, 109, 114, 115, 116, 126, 127, 131, 137
- — — — ктеовидная 4, 33, 34, 48, 65, 104, 105, 108, 109, 120, 122, 124, 126
- — — — циклоидная 4, 33, 34, 104, 105, 109, 120, 122, 124, 125, 126
- — — — удлиненная форма 35, 49, 61, 72, 73, 90
- — — — игловидная 35, 72, 73, 91
- — — — ланцетовидная 72, 73
- — — функция гидродинамическая 6, 7, 11, 12, 13, 42, 43, 65, 66, 74, 85, 86, 87, 88, 89, 91, 95, 101, 102, 103, 105, 106, 111, 122, 124, 125, 126, 127, 128, 129, 131, 137, 139, 140, 141
- — — — редукция 66, 106
- — — — защитная 6, 11, 12, 13, 35, 45, 46, 52, 55, 56, 57, 59, 60, 61, 63, 64, 67, 68, 90, 127, 129, 140
- — — — редукция 44, 66, 129
- — — — криптическая 11, 44, 56, 57, 140
- — — — локомоторная 11, 63
- — — — прочностная 57, 59, 60, 66, 89, 90, 101, 129
- — — — упругостная 62, 72, 73
- — — — черепицевидное залегание 36, 71, 76, 84
- число Рейнольдса 96, 98, 103, 104, 107, 108, 109, 115, 117, 119, 121, 122, 123, 124, 125, 126, 131, 133, 141
- Шероховатость 89, 96, 98, 106, 107, 122
- допускаемая 89, 96, 98, 106, 107, 122
- критическая 89, 98, 106

- песочная 106, 107
- техническая 106
- Щиповка 85, 66, 109
- щитки пиповатые (килеватые) 76, 77, 78, 79, 85
- щука 54, 57, 60, 63, 68, 109
- Эксперимент 102, 132, 133, 136, 137, 139, 141
- моделирование гидродинамической функции чешуи 85, 102, 131, 141
- — — — буксирующее устройство 132, 134, 135, 136
- — — — методика 131, 132, 133, 136, 137
- — — — модели 131, 132, 133, 135, 136, 137, 138, 139
- — — — носитель 132, 133, 135, 136, 138, 139
- — — — система визуализации картины обтекания 132, 133, 138, 139
- эпидермис 9, 10, 27, 34, 86, 101
- эпителий 32, 73, 88, 113, 114
- Язь 60, 109

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ЖИВОТНЫХ

- Abramis 116
 Acanthodei 5, 8, 24, 41, 42, 43, 75, 87
 Acanthodes 24
 Acanthodidae 24, 42, 51
 Acanthodiformes 42
 Acerina 10
 Acipenser stellatus 45
 Acipenseridae 46, 116, 118
 Acipenseriformes 45
 Acrolepididae 31
 Actinopterygii 8, 27, 31, 34, 35, 36, 44, 46,
 47, 48, 49, 51, 76, 79, 80, 89, 118, 127, 129,
 130
 Aeoliscus 70
 — strigatus 48, 69
 Agnatha 8, 11, 38, 39, 86, 87, 127, 140
 Agonidae 36, 37, 47, 49, 50, 76
 Alabetidae 11
 Alburnus 10, 56
 — alburnus 54, 55, 56, 62, 109
 Alepocephalidae 11
 Alopias superciliosus 27
 Alopiidae 26
 Alosa 53, 70
 — kessleri 109
 Aluteridae 35, 49
 Amia calva 76
 Amiidae 34
 Amiiformes 45
 Ammodytidae 11
 Amphiaspidiformes 16
 Anarhichadidae 34
 Anaspida 8, 18, 20, 39, 51
 Anguilla 10, 13
 Anotopteridae 11
 Antennariidae 11
 Antiarchi 8, 22, 41, 48, 49, 72, 75, 79, 80, 81,
 127
 Aphyia 11
 Aracanidae 36, 46, 49, 79, 80
 Archaeacanthus 24
 Arctolepididae 31
 Arctolepidiformes 41
 Arctolepis 40
 Argentina 95, 107
 — silus 94, 96
 Artediellus 34
 Arthrodira 8, 22, 40, 41, 48, 72, 81
 Asterolepidiformes 75
 Asterolepis 22, 70
 — radiata 22
 Astraspidiformes 16, 39,
 Astraspis 70
 Ateleopodidae 11
 Auxis 34
 Bagridae 11
 Balistes 34
 Balistidae 35, 46, 49
 Batrachoidiformes 11
 Beaconia 31
 Belone belone 109
 Belonidae 109, 116
 Birkeniae 8, 20
 Blenniidae 11, 34
 Blicca 58, 116
 — bjoerkna 54, 55, 56, 62, 109
 Bogdanovia orientalis 30
 Bothidae 70
 Bothriolepis 70
 Bovichtyidae 11
 Brachydirus 40
 Breviraja violacea 70
 Brevoortinae 91
 Brookvalia 31
 Brotulidae 11
 Byssacanthus 70
 Calamoichthys 31, 128
 — calabaricus 76, 89
 Callichthyidae 47, 49, 76
 Callionymidae 11
 Canobiidae 31
 Carangidae 10, 35, 72, 76, 77, 78, 79, 109, 116
 Caranx 79
 Carapidae 11

- Carassius* 55, 116
 — *auratus* 33, 54, 55, 56, 59, 62, 109, 111
 — *carassius* 54, 55, 56, 59, 62, 109
Carcharhinidae 26
Carcharhinus 128
Cardipettiformes 16
Careproctus seraphimae 51
Caspiosoma 11, 34
Centriscidae 47, 50, 70, 80, 81
Centrolepididae 31
Centroscyllum 27
Centrosymnus 27, 128
 — *coelelepis* 26
Cephalaspides 8, 18
Cephalaspidiformes 39
Cephalaspidomorphi 8
Ceratodontidae 28
Ceratodontiformes 28
Cetacea 75, 115
Cetomimidae 11
Cetorhinidae 26
Cetorhinus 26, 128
 — *maximus* 26
Chaenichthyidae 11
Chalcalburnus 10
Chiasmodontidae 11
Chimaeriformes 42
Chondrichthyes 8, 24, 41, 42, 43, 75, 107, 129, 130, 137
Chondrostei 31, 44, 76
Chondrostoma 55
 — *nasus* 54, 55, 56, 62, 109
Chorinemus 35
 — *lysan* 34, 72
 — *tolloparach* 72
Cichlidae 75
Clariidae 11
Clupea 56, 70
 — *harengus* 96, 109, 128
Clupeidae 52, 70, 109, 116
Clupeiformes 34, 46, 63, 91
Clupeonella 70
 — *delicatula* 109
Cobitidae 10, 11, 54, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 91, 109
Cobitis 65, 66
 — *taenia* 54, 62, 64, 109
Coccoste 8
Coccosteiformes 41, 42
Coccosteus 40, 70
Coelacanthidae 28
Coelacanthiformes 28
Coelolepides 8
Coelorchynchus hige 95
 — *multispinulosus* 95
 — *parallelus* 95
Colobodus 31
Comephoridae 11
Comephorus dybowskii 11
Conger 10
Congridae 11
Corvapis kingi 16
Corydoras aeneus 47
Coryphaenidae 10
Cosmoptychiidae 31
Cottidae 11, 36
Cottoidei 11
Cromeriidae 11
Crossopterygii 5, 27, 44, 87, 88
Cryptacanthodidae 11
Ctenaspis 70
Cyathaspidiformes 16, 18, 39
Cyclopteridae 11, 34, 47, 49
Cyclostomi 8, 10, 11, 18, 20
Cyprinidae 10, 52, 54, 55, 56, 57, 60, 63, 64, 66, 68, 70, 109, 116
Cypriniformes 65
Cyprininae 10, 55, 59, 60, 62, 110
Cyprinus 55, 60, 116
 — *carpio* 54, 55, 56, 59, 62, 109
Dalatias 26
Dalatiidae 26, 27
Dapedium 31
Dartmuthia 70
 — *gemmifera* 19
Dasyatidae 11
Decapterus 79
Deirosteus 22
Dictyopleurichthys 31
Didymaspis 20
Diodon holacanthus 50
Diodontidae 51
Diplacanthiformes 42
Diplodus 108
 — *annularis* 98, 105, 107
Diplorhina 8, 14, 16, 38, 39, 70, 75
Diplurus newarki 30
Dipnoi 27, 28, 44, 87, 88
Doradidae 46, 49, 76
Doryaspis nathorsti 16
Dunkleosteus 40, 81
Echelidae 11
Echinorhinidae 27
Echinorhinus 27, 128
Elasmobranchii 8, 24, 27, 87
Elonichthyidae 31
Endeiolepis 39
Engraulidae 10, 116
Epinephelus 117
Eriptychiiformes 16, 39
Esocidae 34, 57, 109, 116
Esox 54, 57, 61
 — *lucius* 33, 54, 57, 61, 109
Ethmalosa 137
 — *fimbriata* 89, 91, 92, 136, 137, 138
Etmopterus 27
Eumicrotremus spinosus 47
Euslenopteridae 28
Eutaeniophoridae 11
Fleurantiidae 28
Gadidae 109
Gadus morhua 89, 109
Galaxiidae 11
Ganolepis gracilis 32
Ganosteus 70
Gasteropelecidae 70
Gasterosteidae 37, 48, 76, 78, 79, 116
Gasterosteiformes 36, 46
Gasterosteus 79
 — *aculeatus* 46, 78
Gemuendiniformes 41
Giganturiformes 11

- Ginglymostoma 26
 Gnathostomi 8
 Gobiesociformes 11
 Gobiidae 10, 11
 Gobio 64, 65, 66, 109
 — gobio 54, 62, 64, 65, 66, 109
 Gobius 96, 106
 — melanostomus 98, 100
 Gomphodus 24
 Gymnacanthus 34
 Gymnammodytes 11
 Gymnelis 34
 Gyrcanthiformes 42
 Gyrodontidae 31
 Gyroplacosteus 70
 Harpagiferidae 11
 Haplacanthus persensis 24
 Hemicyclaspis murchisoni 18
 Heptanchus 26
 Heterostraci 8, 14, 16, 17, 18, 39, 49, 72, 76,
 79, 80, 81, 87, 127
 Hexanchidae 28
 Hexanchus 26
 Hibernaspidiiformes 16
 Hippocampinae 50, 81
 Hippocampus guttatus 48
 Holocentridae 46, 48, 90
 Holocephali 8, 11, 22, 24, 27, 42, 44
 Holonema 22
 Holoptychioidei 28
 Holostei 31, 44, 76
 Holuridae 31
 Homostius 23, 70
 Hyspagonus quadricornis 47
 Ilisha 70
 Indostomidae 47, 50, 51, 76, 80
 Indostomus paradoxus 48
 Ischnacanthiformes 42
 Isistius 26
 Istiophoridae 72, 73, 91, 116, 118
 Istiophorus 35, 73
 — platypterus 34
 Kasidoridae 11
 Kiaeraspidiformes 39
 Lactoria fornasini 46
 Lanarkia 14
 — costata 14
 Lamnidae 26
 Lasanius 39
 Latimeria 28, 128
 — chalumnae 29, 88
 Lepidosiren 11, 88
 — paradoxa 88
 Lepidosirenidae 11
 Lepidotidae 31
 Lepisosteiformes 45
 Lepisosteus 31, 128
 — osseus 76
 Leuciscus 10, 60
 — cephalus 54, 55, 56, 58, 62, 109
 — idus 54, 55, 56, 60, 62, 109, 110, 112
 Liparidae 11, 34
 Livosteus 22, 70
 Lophiidae 11
 Loricariidae 47, 49, 76
 Lota lota 109
 Lotinae 10
 Lunaspis 22
 Luvarus 35, 36
 — imperialis 35
 Lycodes 34
 Macropetalichthyiformes 22
 Macrorhamphosus 34, 35
 Macruridae 95
 Makaira ampla 95
 Mammalia 115
 Marsipobranchii 8
 Melanogrammus aeglefinus 109
 Mirapinnidae 11
 Misgurnus 65, 66
 — fossilis 54, 62, 64, 109
 Mobulidae 42, 44, 51
 Monocentridae 46, 48, 90
 Monocentris 106, 107
 — japonicus 46, 89, 90
 Monorhina 8, 18, 38, 39, 40, 70, 75, 87
 Mugil 95, 108, 119
 — auratus 96, 105, 107
 — cephalus 96, 105, 107, 121, 125
 Neoceratodus 44, 69, 88, 89, 128
 Mugilidae 116
 Mullidae 96
 Mullus 65, 96, 106, 108
 — barbatus 65, 98, 99, 105, 107
 Muraena 10
 Muraenidae 11
 Mustelus 128
 Myrpristis murdjan 90
 Narkidae 11
 Nectaspidiiformes 39
 Nemachilus 13, 65
 — barbatulus 54, 62, 64, 109
 Nemichthyidae 11
 Osteostraci 8, 18, 19, 20, 39, 79, 81, 127
 — forsteri 30, 42, 76, 88, 89
 Nostolepis 24
 Odontogadus merlangus 109
 Olbiaspidiformes 16
 Omosudidae 11
 Ophichthyidae 11
 Ophidiidae 11, 34
 Orectolobidae 26, 42
 Orvikuina vardiaensis 32
 Osteichthyes 8, 21, 27, 37, 44, 51, 63, 67, 76,
 80, 104, 107, 115, 116, 129, 130, 137, 140
 Osteolepis 31
 Osteostraci 8, 8, 19, 20, 39, 79, 81, 127
 Ostichthys japonicus 90
 Ostracion 89
 Ostraciontidae 36, 46, 47, 49, 51, 72, 79, 80,
 81
 Oxyosteidae 41
 Oxyosteus 40
 Pachyosteiformes 21, 41, 81
 Pagothernia 96
 — borchgrevinki 33, 98, 100
 Palaeacanthaspidiiformes 40
 Palaeonisci 5, 31, 32, 44, 76, 89, 128
 Palaeoniscidae 31
 Palaeonisciformes 31
 Paralepididae 11
 Pegasiformes 47, 50, 79
 Pegassus umitengu 47
 Pelecus 10, 70

- Perca 54, 57, 61
 — fluviatilis 54, 57, 61, 98
 Percarina 10
 Percidae 10, 57, 116
 Perciformes 63, 65, 75, 76, 116
 Percoidei 65, 117, 118
 Peristediidae 47, 49, 51
 Peristedion cataphractum 47
 Perleidiidae 31
 Phlebolepidiformes 14
 Phlebolepis 14
 — elegans 14
 Phlyctacnichthys 31
 Phocoena phocoena 115
 Pholidae 10
 Phyllolepis 22
 — tolli 23
 Placodermi 8, 20, 21, 22, 23, 38, 39, 40, 41,
 42, 44, 48, 51, 70, 75, 86, 87, 127, 140
 Plotosidae 11
 Plourdosteus 22, 70
 Polypteri 31, 32, 44, 76, 89
 Polypteriformes 45
 Polypterus 31, 128
 — bichir 76, 89
 — senegalensis 32, 76, 89
 Pomadasis 96, 108
 — guoraca 98, 105, 107
 Pomadasyidae 96
 Pomatomidae 10, 109, 116
 Pomatomus saltatrix 98, 109, 110, 113
 Pomolobus 89
 Prionace 128, 137
 — glauca 25, 76, 89, 108, 136, 137, 138
 Protopterus 75, 88, 128
 — aethiopicus 74, 76, 88
 Psammosteiformes 16, 18
 Pseudotriakidae 27
 Pseudotriakis 128
 Psychrolutidae 11
 Pteraspides 8
 Pteraspidiiformes 16, 18, 39
 Pteraspidomorphi 8, 14
 Pteraspis rostrata 15
 Pterichthyes 8
 Pterichthys milleri 21
 Ptyctodontiformes 22
 Psammosteiformes 39
 Pungitius platygaster 46, 78
 — pungitius 46, 78, 79
 Pycnodontiformes 31, 45
 Pycnosteus 70
 Pygopteridae 31
 Radotiniformes 40
 Raja clavata 26, 70
 — hyperborea 70
 — radiata 70
 Ramnogaster 70
 Regalecidae 11
 Rhabdolepididae 31
 Rhincodontidae 26
 Rhipidistiiformes 28
 Rhizodontidae 28
 Rhynchodipteriidae 28
 Rhyncholepis parvulus 20
 Rondeletiidae 11
 Rutilus 10, 57
 — rutilus 54, 55, 56, 57, 62, 109, 114
 Saccopharyngiformes 11
 Salangidae 11
 Salmo 52
 — trutta 109
 — gairdneri 109
 Salmonidae 34, 52, 109, 116
 Sarcopterigii 8, 27, 28, 30, 31, 44, 87, 128
 Sardina 70
 Sardinella 70
 — aurita 109
 Sardinops 70
 Saurichthyiiformes 45
 Scardinius 10, 55, 57, 58
 — erythrophthalmus 33, 54, 55, 56, 62, 109
 Scaumenaciidae 28
 Schindleriidae 11
 Schizosteus 70
 Sciaena 96
 — umbra 98
 Sciaenidae 96
 Scombridae 10, 34, 86, 109, 115, 116, 123
 Scopthalmus maeoticus 67, 70
 Scorpaena 90, 101, 106
 — porcus 89, 90, 91
 Scorpaenidae 90, 116
 Scorpaeniformes 116
 Scyliorhinidae 26, 42
 Selar 79
 — crumenophthalmus 79
 Serranidae 116
 Serranus scriba 36
 Siluridae 10, 11
 Silurus 34
 Simenchelyidae 11
 Sisoridae 11
 Soleaostomidae 47, 51, 80
 Somniosus 27, 128
 Sphyrna 128
 — zygaena 25, 76, 89
 Sphyrnidae 26
 Spicara 96
 — maena 97
 — smaris 36, 98
 Sprattus 70
 — sprattus 67, 109
 Squalidae 26, 27
 Squalus 128
 — acanthias 25, 88, 89, 108
 Stegotrachelidae 31
 Sternoptychidae 11
 Stizostedion 96
 — lucioperca 97, 98, 117
 Stomiatoidei 11
 Synaphobranchidae 11
 Synauchenia 40
 Synauchiidae 21, 24, 41
 Synbranchidae 11
 Syngnathidae 37, 47, 50, 51, 70, 76, 80, 81
 Syngnathiiformes 36, 47
 Syngnathinae 50, 51
 Syngnathus nigrolineatus 68
 — schmidtii 47
 Tannuaspiis 70
 Tartuosteus 70
 Teleostei 34, 46, 76
 Tesseraspididae 75

Tesseraspis tessellata 15
Tetraodontidae 51
Tetraodontiformes 37
Thelodonti 5, 8, 14, 39, 87, 105, 127
Thelodontiformes 14
Thelodus 14, 75
 — *gocbelii* 14
 — *laevis* 14
Thyestes 70
Tilapia 75
 — *mossambica* 74, 75
Timanaspis 20
 — *kossovoii* 19
Tinca 10, 56, 61
 — *tinca* 54, 55, 56, 62, 109
Tolypelepis undulata 17
Torpedinidae 11
Trachinidae 116
Trachurus 76, 79
 — *mediterraneus* 33, 109
 — *trachurus* 76, 77, 78
Trachypteridae 11

Traquairaspidiformes 16
Tremataspididae 79, 80
Tremataspidiformes 39
Triakidae 26
Triakis 128
Trichomycteridae 11
Trigla 98
 — *pini* 49
Triglidae 47, 49, 51, 116
Triodontidae 51
Turiniiformes 14
Tursiops truncatus 115
Tuvaspis 70
Uranoscopidae 116
Urolophidae 11
Wijdeaspis 22
Xiphias 34, 91
Xiphiidae 11, 115, 116, 118
Xiphioidae 36, 91, 92
Zoarcres 34
Zoarcidae 10
Zostera 70

Введение	3
Глава I. Общая характеристика наружного скелета рыбообразных и рыб . . .	9
1. Кожный покров рыбообразных и рыб.	9
2. Наружный скелет Diplorhina (Pteraspidomorphi)	14
3. Наружный скелет Monorhina (Cephalaspidomorphi)	18
4. Наружный скелет Placodermi	20
5. Наружный скелет Acanthodei	24
6. Наружный скелет Chondrichthyes	24
7. Наружный скелет Osteichthyes	27
Глава II. Защитная и криптическая функции наружного скелета	37
1. Общие замечания	37
2. Защитная функция наружного скелета	38
3. Криптическая функция наружного скелета	70
Глава III. Наружный скелет и функция локомоции	71
1. Общие замечания	71
2. Упругая деформация наружного скелета	72
3. Внутреннее трение в наружном скелете	73
4. Явления жесткого упора в наружном скелете	75
5. Консолидация наружного скелета в монолитный панцирь	79
6. Локомоторная функция наружного скелета в эволюции рыбообразных и рыб	80
Глава IV. Наружный скелет как приспособление для управления течением в пограничном слое	83
1. Общие замечания	83
2. Продольные кили (гребни) и их аналоги	86
3. Ложбины стока	109

4. Склеритно-эпителиальный комплекс	113
5. Рельеф поверхности головы	115
Глава V. Развитие гидродинамической функции наружного скелета в онтогенезе и филогенезе	119
1. Общие замечания	119
2. Онтогенез	119
3. Филогенез	126
Глава VI. Экспериментальное исследование гидродинамической функции чешуйного покрова	131
1. Общие замечания	131
2. Методика эксперимента	131
3. Выбор моделируемых объектов	137
4. Результаты эксперимента	139
Заключение	140
Summary	142
Список литературы	144
Предметный указатель	151
Указатель латинских названий животных	155

CONTENTS

Introduction	3
Chapter I. General characteristic of the superficial skeleton in the ichthyoids and fishes	9
1. Skin covering of the ichthyoids and fishes	9
2. Superficial skeleton of the Diplorhina (Pteraspidomorphi)	14
3. Superficial skeleton of the Monorhina (Cephalaspidomorphi)	18
4. Superficial skeleton of the Placodermi	20
5. Superficial skeleton of the Acanthodei	24
6. Superficial skeleton of the Chondrichthyes	24
7. Superficial skeleton of the Osteichthyes	27
Chapter II. Protective and cryptic functions of the superficial skeleton	37
1. General	37
2. Protective function of the superficial skeleton	38
3. Cryptic function of the superficial skeleton	70
Chapter III. Superficial skeleton and locomotion function	71
1. General	71
2. Elastic deformation of the superficial skeleton	72
3. Internal friction in the superficial skeleton	73
4. Phenomena of the rigid stop in the superficial skeleton	75
5. Monolithization of the superficial skeleton	79
6. Locomotion function of the superficial skeleton in evolution of the ichthyoids and fishes	80
Chapter IV. Superficial skeleton as an adaptation for boundary-layer control	83
1. General	83
2. Longitudinal keels (combs) and their analogues	86
3. Run-off grooves	109
4. Sklerites-epithelium complex	113
5. Surface relief of the head	115

Chapter V. Development of the hydrodynamic function of the superficial skeleton in the ontogeny and phylogeny	119
1. General	119
2. Ontogeny	119
3. Phylogeny	126
Chapter VI. Experimental investigation of the hydrodynamic function of the scaly covering	131
1. General	131
2. Methods of the experimental investigation	131
3. Choice of the objects for modelling	137
4. Results of the experiment	139
Conclusion	140
Summary	142
References	144
Subject index	151
Animal Latin names index	155

**Виктория
Дмитриевна
Бурдак**

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ЧЕШУЙНОГО ПОКРОВА РЫБ

*Печатается по постановлению
ученого совета Института
биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского*

Редакторы

**В. И. Линник,
А. С. Кузнецова**
Редактор-библиограф
Н. Р. Мухомова

**Оформление
и художественная редакция**

Р. И. Калыша
Технический редактор
Г. Р. Боднер

Корректоры
**С. И. Крымец,
Ю. И. Бойко,
В. Н. Семенюк**

Информ. бланк № 2490

Сдано в набор 21.09.78.
Подп. в печ. 18.06.79. ВФ 00636.
Формат 70 × 100/16.
Бумага типогр. № 1.
Обыкн. нов. гарн. Выс. печ.
Физ. печ. л. 10,25 + 1,0 л. вкл.
Усл. печ. л. 11,25.
Уч.-изд. л. 13,77.
Тираж 1000 экз. Заказ 8—2424.
Цена 2 руб. 90 коп.

Издательство «Наукова думка». 252601, Киев,
ГСП, Репина, 3.

Главное предприятие республиканского произ-
водственного объединения «Полиграфкнига» Гос-
комиздата УССР, 252057, Киев-57, Довженко, 3.

2 руб. 90 коп.



«НАУКОВА ДУМКА»