

УДК 597.0/5-14

О ЗАЩИТНОЙ ФУНКЦИИ ЭЛАСМОИДНОГО ЧЕШУЙНОГО ПОКРОВА РЫБ

В. Д. Бурдак

(Институт биологии южных морей АН УССР, Севастополь)

На основании функционально-морфологических исследований рассматривается степень налегания чешуи у нектонных Cyprinidae в связи с развитием защитной функции чешуйного покрова. Показана прямая зависимость между степенью налегания чешуи и степенью экологической связи рассматриваемых видов с дном и твердым субстратом. Исследовано явление многослойности эласмоидного чешуйного покрова. Дана количественная оценка многослойности чешуйного покрова, которая рассматривается как один из аспектов его защитной (панцирной) функции.

Как отметил В. В. Барсуков (1960), имеется совсем немного конкретных данных, подтверждающих защитную функцию чешуи у современных рыб с циклоидным или ктеноидным чешуйным покровом. К этому же выводу приводят и результаты наших исследований (Бурдак, 1968, 1973).

В то же время мы установили, что эласмоидная чешуя хотя и не представляет собой сколько-нибудь действенной защиты от хищников, но у бентонектонных и донных рыб, обитающих среди лабиринта препятствий, обеспечивает защиту от механических повреждений при контактах тела рыбы с тем или иным погруженным твердым субстратом. Для характеристики степени развития защитной (панцирной) функции чешуйного покрова нами исследовалась степень налегания чешуй друг на друга на различных участках тела рыбы по специальной схеме.

В качестве морфологических параметров чешуи, определяющих развитие защитной функции чешуйного покрова, были использованы: 1) соотношение поперечного и продольного диаметров чешуи; 2) относительная величина площади ее открытой части. Для количественного выражения этих особенностей чешуи были получены 3 цифровые показателя: показатель формы чешуи и 2 показателя налегания чешуи.

Показатель F формы чешуи мы получили как отношение ее наибольшего поперечного диаметра H к ее наибольшему продольному диаметру D (рис. 1):

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

Показатель K_d налегания чешуи получен как отношение длины d открытой части чешуи к ее наибольшему продольному диаметру D (рис. 1):

$$K_d = \frac{d}{D}. \quad (2)$$

Показатель K_s налегания чешуи был получен как отношение площади s открытой части чешуи (рис. 1) к ее общей площади S , т. е.

$$K_s = \frac{s}{S}. \quad (3)$$

У каждой из исследованных рыб величины F и K_d определяли для чешуи, снятой с 3 участков тела, расположенных на латеральной поверхности тела рыбы, на уровне ее продольной оси: 1) в передней части тела, за жаберной крышкой; 2) на вертикали наибольшей высоты тела; 3) в середине хвостового стебля (рис. 2). Соответственно этому мы получили для каждой исследованной рыбы 3 значения F : F_1 , F_2 и F_3 , считая номера участков от переднего конца тела к заднему. Точно так же для каждого

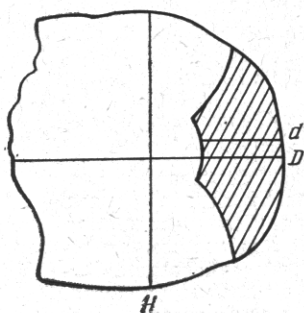


Рис. 1

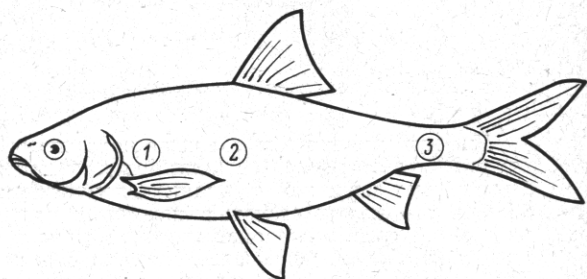


Рис. 2

Рис. 1. Схема измерения чешуи при нахождении показателей F , K_d и K_s . Косой штриховкой показана открытая часть чешуи. Пояснения — в тексте

Рис. 2. Схема расположения участков (1, 2, 3), с которых брали пробы чешуи для нахождении показателей F , K_d и K_s .

экземпляра было получено по 3 значения K_d : K_{d1} , K_{d2} , K_{d3} . Показатель K_s был получен только для 2-го участка тела, т. е. K_{s2} . Все 3 показателя — F , K_d и K_s — на каждом участке тела были получены на основе анализа строения 7 смежных чешуй, расположенных в группе, схематически показанной на рис. 3 и 4. Таким образом, любое из значений F , K_d или K_s представляет собой среднее из 7 определений.

Весь комплекс изменений эласмоидного чешуйного покрова в направлении вторичного развития его защитной функции удобно рассмотреть в рамках какой-либо группы близкородственных форм, в пределах которой имеет место достаточно широкая экологическая дивергенция. Идеальным примером такой группы является семейство карповых (Cyprinidae), экологическое разнообразие которого общеизвестно. Именно оно и было выбрано в качестве объекта для исследования рассматриваемых защитных особенностей эласмоидного чешуйного покрова.

Величины F , K_d и K_s были получены для 11 видов Cyprinidae: плотвы *Rutilus rutilus* (L.), головля *Leuciscus cephalus* (L.), язя *Leuciscus idus* (L.), красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (L.), линя *Tinca tinca* (L.), подуста *Chondrostoma nasus* (L.), уклейки *Alburnus alburnus* (L.), густеры *Blicca bjoerkna* (L.), золотого караса *Carassius carassius* (L.), серебряного караса *Carassius auratus gibelio* (Bloch) и сазана *Cyprinus carpio* L.

В табл. 1 исследованные виды рыб 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 способом рядов (табл. 1 и 2) сразу же обращает внимание почти полная их идентичность. Имеет место только очень незначительное отличие, которое состоит в том, что экологически близкие красноперка и подуст, 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} , несомненно, свидетельствует о том, что степень налегания чешуи в чешуйном покрове может быть в равной мере охарактеризована как относительной величиной длины открытой части чешуи (K_d), так и относительной величиной площади открытой части чешуи (K_s). Однако нахождение относительной длины открытой части чешуи методически

Таблица 1

Значения показателя F формы чешуи и показателя K_d степени налегания чешуи для нектонных Cyprinidae

Вид	Длина рыб до конца позвоночного столба (L), см	Участки тела			Вид	Длина рыб до конца позвоночного столба (L), см	Участки тела		
		1	2	3			1	2	3
Уклейка	9,6	1,22	1,33	1,03	Серебряный карась	10,7	1,14	0,96	0,76
		0,63	0,54	0,50			0,44	0,35	0,37
Плотва	12,0	1,10	1,04	0,23	Золотой карась	23,7	1,00	0,98	0,82
		0,60	0,47	0,43			0,38	0,34	0,38
Густера	20,8	1,28	1,17	0,95	Сазан	25,0	0,94	1,13	0,86
		0,53	0,42	0,46			0,36	0,33	0,42
Голавль	17,0	0,94	0,90	0,82	Язь	36,5	0,97	0,97	0,85
		0,44	0,40	0,43			0,37	0,30	0,38
Красноперка	21,2	0,92	1,03	0,75	Линь	26,0	0,47	0,48	0,56
		0,47	0,39	0,42			0,26	0,24	0,38
Подуст	18,0	0,94	0,90	0,82					
		0,44	0,38	0,44					

Примечание. В числителе — F , в знаменателе — K_d .

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 карповых мы видим четкую картину зависимости степени налегания чешуи (рис. 3 и 4) от развития ее защитной функ-

Таблица 2

Значения показателя K_{s2} степени налегания чешуи для нектонных Cyprinidae

Вид	Длина рыб до конца позвоночного столба, (L), см	K_{s2}	Вид	Длина рыб до конца позвоночного столба, (L), см	K_{s2}
Уклейка	9,6	0,45	Золотой карась	23,7	0,23
Плотва	12,0	0,30	Сазан	25,0	0,22
Голавль	17,0	0,28	Серебряный карась	10,7	0,21
Густера	20,8	0,27	Язь	36,5	0,18
Подуст	18,0	0,26	Линь	26,0	0,16
Красноперка	21,2	0,25			

ции. Ряд от уклейки до линя (табл. 1 и 2) обнаруживает исключительную экологическую правильность: экология составляющих его видов изменяется от типичных эунектонных форм (уклейка) к бентонектонным (плотва — линь), причем среди последних экологические связи с дном в целом закономерно усиливаются, что неизбежно увеличивает вероятность травматизации чешуйного покрова в результате жесткого соприкосновения его

с различными подводными предметами (жесткая растительность, грунт и др.). Если первый член ряда — уклейка — типично пелагическая рыба, то последний его член — линь — значительную часть времени проводит полужарывшись в ил.

Анализируя пространственную структуру чешуйного покрова в зависимости от степени развития его защитной функции, нельзя не обратить внимания на то, что степень налегания чешуи и ее форма находятся в кор-

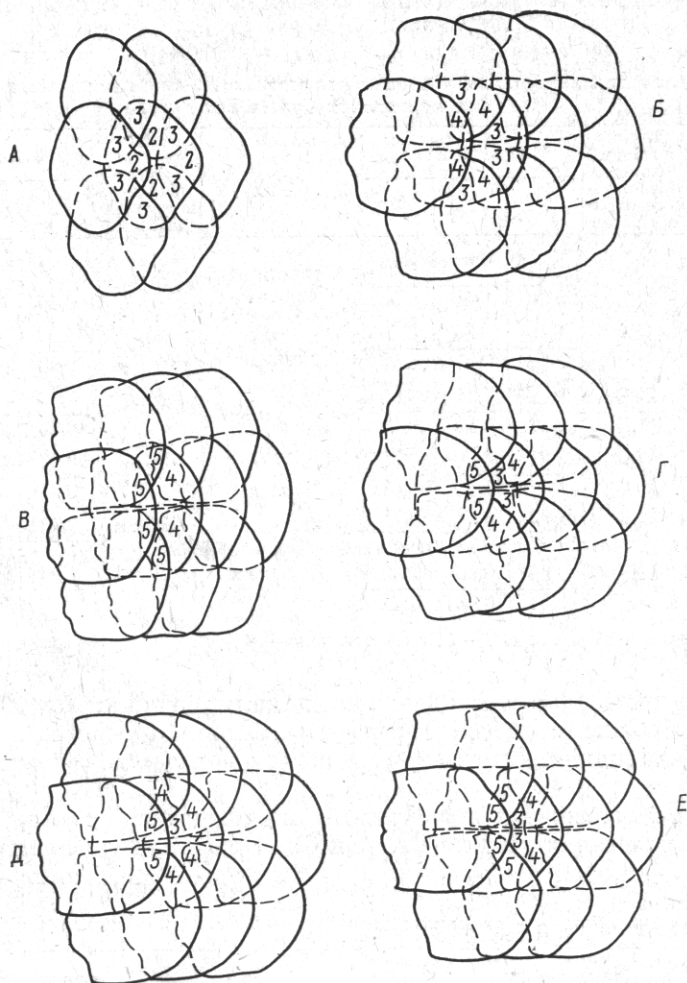


Рис. 3. Схема налегания чешуи в чешуйном покрове, цифры указывают число налегающих слоев чешуи на поле одной чешуи. А — уклейка, $L=9,6$ см; Б — плотва, $L=12,0$ см; В — густера, $L=20,8$ см; Г — голавль, $L=17,0$ см; Д — красноперка, $L=21,2$ см; Е — подуст, $L=18,0$ см

релятивной связи. С особенной четкостью это прослеживается в исследованном нами ряду нектонных карповых, в котором представлены рыбы с очень различной экологией и разной степенью развития защитной функции чешуйного покрова. По мере усиления защитной функции чешуйного покрова число слоев в нем у карповых увеличивается от 2—3 у уклейки до 7 — у линя (рис. 3 и 4), и соответственно этому значения F_2 , характеризующие степень продольного удлинения чешуи, уменьшаются от 1,33 до 0,48 (табл. 1).

Анализируя данные табл. 1, мы можем констатировать, что у уклейки (эунектон) и экологически близкой к ней плотвы (бентонектон) степень

налегания чешуи и возможности чешуйного покрова как защиты от механических повреждений усиливаются от переднего конца тела к заднему, т. е. для них справедливо неравенство $K_{d1} > K_{d2} > K_{d3}$, что иллюстрирует рисунок 5, на котором величины K_d представлены в графической форме в виде функции $K_d = f(n)$, где n — номер участка тела.

Совершенствование возможностей чешуйного покрова как защиты от механических повреждений в направлении от переднего конца тела к зад-

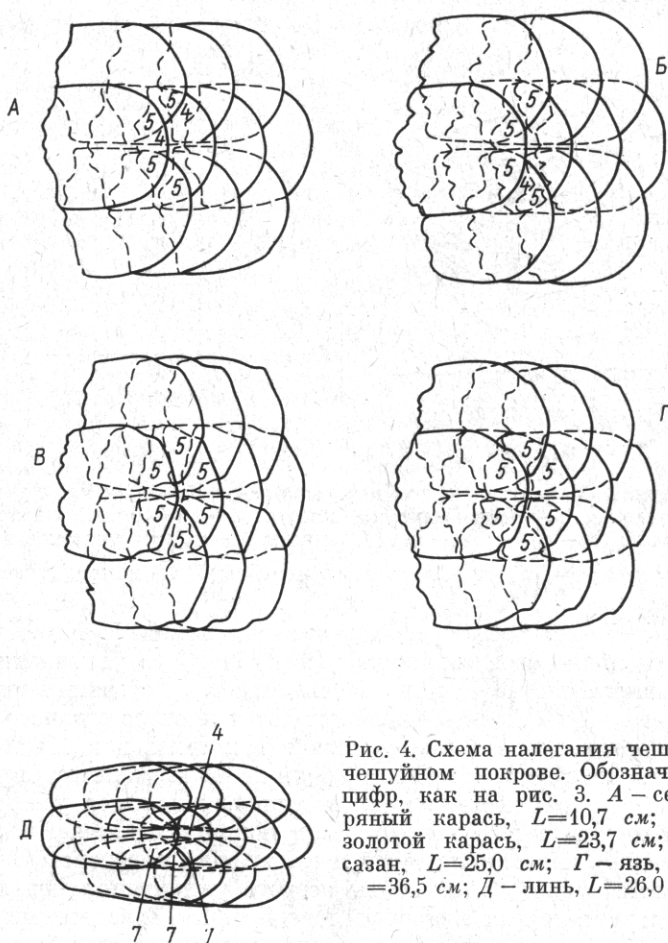


Рис. 4. Схема налегания чешуи в чешуйном покрове. Обозначения цифр, как на рис. 3. А — серебряный карась, $L=10,7$ см; Б — золотой карась, $L=23,7$ см; В — сазан, $L=25,0$ см; Г — язь, $L=36,5$ см; Д — линь, $L=26,0$ см

нему отчасти объясняется увеличением в том же направлении амплитуд и скоростей поперечных локомоторных движений тела рыбы. Увеличение амплитуд и скоростей поперечных локомоторных движений тела в его заднем отделе характерно, как известно (Grau 1933, 1933а, 1933б; Шулейкин, 1934, 1968; Алеев, 1963, 1976), для всех без исключения рыб, в том числе и для всех эуэктонных видов. Естественно, что с увеличением масштабов локомоторных изгибаний тела увеличивается вероятность повреждений чешуйного покрова, что создает предпосылки к усилению его функции как защиты от механических повреждений. Это находит свое отражение в увеличении степени налегания чешуи на более задних участках тела и выражается неравенством $K_{d1} > K_{d2} > K_{d3}$.

В то же время это неравенство объясняется еще и тем, что эласмоидный чешуйный покров при локомоторных изгибаниях тела рыбы обеспечивает также упругость, т. е. выполняет очень важную функцию. В пользу

этого вывода свидетельствует тот факт, что у особенно быстро плавающих рыб появляются специальные приспособления, уменьшающие гибкость заднего отдела тела (Алеев, 1963). Это, очевидно, указывает на то, что у таких рыб упругие свойства чешуйного покрова оказываются уже недостаточными.

У бентонектонных рыб по мере усиления контактов с дном и твердым субстратом вероятность механических повреждений чешуйного покрова

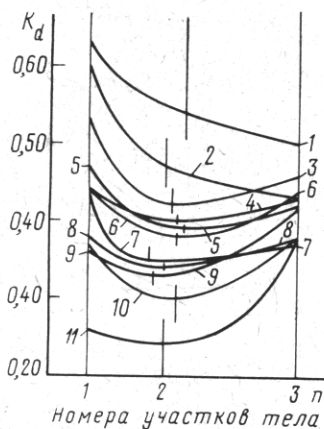


Рис. 5

Рис. 5. Функция $K_d=f(n)$ для нектонных карповых. 1 — уклейка; 2 — плотва; 3 — густера; 4 — голавль; 5 — красноперка; 6 — подуст; 7 — серебряный карась; 8 — золотой карась; 9 — сазан; 10 — язь; 11 — линь; n — номера участков тела

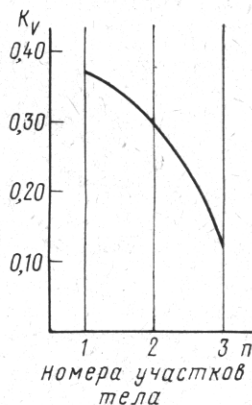


Рис. 6

Рис. 6. Функция $K_v=f(n)$ для нектонных карповых. n — номера участков тела

усиливается и соответственно усиливается защитная функция чешуйного покрова, что находит свое отражение (рис. 3 и 4) в увеличении степени налегания чешуи (плотва — линь) и выражается уменьшением величин K_d и K_s . 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 эта степень налегания остается в пределах некоторого постоянного диапазона, оптимального для работы осевого ундуляционного движителя.

Отсюда следует другая интересная особенность в строении эласмоидного чешуйного покрова у нектонных рыб, которая может быть выявлена при рассмотрении данных табл. 1 и рис. 5; в ряду нектонных карповых имеет место резкое снижение изменчивости величин K_d в направлении от переднего конца тела к заднему. Выразив эту изменчивость показателя K_d как разность между его наибольшими ($K_{dn \max}$) и наименьшими ($K_{dn \min}$) значениями в рассматриваемом ряду на участке n , мы получим показатель K_{vn} изменчивости степени налегания чешуи:

$$K_{vn} = K_{dn \max} - K_{dn \min}. \quad (4)$$

Полученные таким путем значения K_{vn} для 11 видов нектонных карповых составляют для 1-го участка 0,37, для 2-го — 0,30, для 3-го — 0,13 и в графической форме показаны на рис. 6. Рисунки 5 и 6 показывают, что для исследованного ряда нектонных карповых можно записать неравенство:

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

Неравенство (5), судя по всему, справедливо не только для нектонных карповых и не только для нектонных представителей отряда Cypriniformes,

но и вообще для всех нектонных рыб с эласмоидным чешуйным покровом.

В качестве одного из экспериментальных подтверждений рассмотренной зависимости, отражаемой неравенством (5), можно указать на известный факт из опыта создания культурных рас карпа. При селекции мало-чешуйных и бесчешуйных рас карпа сплошной чешуйный покров дольше всего не удается уничтожить именно на хвостовом стебле.

Можно думать, что 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 определенной зависимостью.

Поступила
18.V.1978 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю. Г. 1963. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М., Изд-во АН УССР.— 1976. Нектон. Киев. «Наукова думка».
- Барсуков В. В. 1960. О возрасте обского муксуна и о некоторых теоретических вопросах. Зоол. ж., т. 39, вып. 10.
- Бурдак В. Д. 1968. О функциональном значении ктеноидов на чешуе рыб. Зоол. ж., т. 47, вып. 5.— 1973. Типы чешуи как этапы исторического развития гидродинамической функции кожного покрова рыб. Там же, т. 52.
- Шулейкин В. В. 1934. Внешняя и внутренняя динамика рыбы. Изв. АН СССР, сер. 7. Отд. матем. и естеств. наук, № 8.— 1968. Физика моря. М., «Наука».
- Gray J. 1933. Studies in animal locomotion. I. The movement of fish with special reference to the eel. J. Exptl Biol., v. 10, № 1.— 1933a. Studies in animal locomotion. II. The relationship between waves of muscular contraction and the propulsive mechanism of the eel. J. Exptl Biol., v. 10, № 4.— 1933b. Studies in animal locomotion. III. The propulsive mechanism of the whiting (*Gadus merlangus*). J. Exptl Biol., v. 10, № 4.
-