

Ю. Г. АЛЕЕВ

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ХВОСТОВОГО ПЛАВНИКА РЫБ.¹

Как было показано (Алеев, 1957б), на теле каждой рыбы можно различать 4 зоны, для которых специфичны определенные функции плавников. Эти функционально-специфические зоны таковы (в направлении спереди назад):

I — зона передних рулей и несущих плоскостей,

II — зона килей,

III — зона стабилизаторов,

IV — зона задних рулей и локомоторных органов.

Хвостовой плавник у громадного большинства рыб выполняет функции IV функционально-специфической зоны.

Функции хвостового плавника многообразны.

Во-первых, хвостовой плавник участвует в общей локомоторной работе туловища, будучи, таким образом, локомоторным органом, создающим силу, которая толкает рыбу вперед.

Во-вторых, при поворотах в горизонтальной плоскости хвостовой плавник вместе с хвостовым стеблем отгибается вправо или влево, являясь вертикальным рулем.

В-третьих, хвостовой плавник у большинства представителей *Teleostomi* способен производить ряд сложных движений, вызывающих возникновение сил, расположенных в вертикальной плоскости и направленных под углом к продольной оси тела рыбы: в этом случае он служит для изменения направления движения в вертикальной плоскости.

Первые две функции должны быть названы пассивными функциями хвостового плавника, так как при отправлении этих функций он действует просто как плоскость, жестко прикрепленная на конце хвостового стебля.

Последняя же функция является активной, так как при отправлении ее хвостовой плавник выполняет ряд сложных собственных движений и действует не просто как единая плоскость, жестко прикрепленная к хвостовому стеблю, а как сложная система, состоящая из отдельных элементов — лучей, подвижно скрепленных с концом позвоночного столба. Это, несомненно, наиболее сложная функция хвостового плавника.

Особенности функций хвостового плавника у различных рыб определяют его форму. Что же касается формы хвостового плавника, то здесь должны быть отмечены в первую очередь два случая: хвостовой плавник, не разделенный на две лопасти (однолопастной), и хвостовой плав-

^{1/} При выполнении работы автор в числе прочих материалов широко использовал коллекции рыб Бухарестского музея естественной истории «Григор Антипа», чем обязан заведующему отделом ихтиологии и герпетологии музея доктору М. К. Баческо, которому пользуется случаем выразить свою признательность.

ник, разделенный на две лопасти (двулопастной). Большой интерес представляет также гетероцеркия хвостового плавника.

Функции хвостового плавника рассматриваются в ряде работ (Шмальгаузен, 1916; Magnan et Sante — Laguë, 1929; Васнецов, 1941; 1948; Алеев, 1957а, 1957б и др.). Однако вопрос о причинах возникновения важнейшей особенности хвостового плавника рыб — его двулопастной формы — нигде не подвергается специальному и всестороннему рассмотрению, хотя некоторые авторы (Шмальгаузен, 1916; Васнецов, 1948 и др.) рассматривают действие отдельных лопастей хвостового плавника. Вопрос о значении асимметричных форм хвостового плавника разработан более детально (Шмальгаузен, 1916; Васнецов, 1948), однако без учета всех особенностей деятельности этого плавника; наша точка зрения по вопросу о причинах асимметрии хвостового плавника у рыбы в корне отлична от изложенных ранее.

1. Хвостовой плавник однолопастной и двулопастной.

При рассмотрении строения хвостового плавника у разных рыб прежде всего обращает на себя внимание то обстоятельство, что у одних рыб хвостовой плавник поделен на более или менее автономные верхнюю и нижнюю лопасти, тогда как у других это деление отсутствует и плавник является однолопастным, имея закругленную форму или будучи обрезан сзади прямо.

Для того, чтобы понять функциональное значение деления хвостового плавника на две лопасти, необходимо проанализировать работу двулопастного хвоста, для чего в свою очередь нужно рассмотреть работу его отдельных лопастей.

Каждая отдельная лопасть хвостового плавника при изолированной работе может создавать силу, опускающую или поднимающую заднюю часть тела, в зависимости от того, как направлена эта сила относительно центра тяжести. В этом отношении могут иметь место три случая;

а) Сила, создаваемая данной лопастью, направлена выше центра тяжести (рис. 1, А). Как видно из рис. 1, при этом создается вращающий момент $M = p \cdot l$, где p — сила, создаваемая в результате работы лопасти, l — плечо момента, т. е. расстояние от центра тяжести (c) до продолжения вектора p . Момент M вращает тело рыбы головой вниз (показано стрелками на рис. 1).

б) Сила, создаваемая данной лопастью, направлена через центр тяжести (рис. 1, Б). В этом случае плечо $l = 0$ и, следовательно, $M = 0$. В данном случае рыба в результате работы рассматриваемой лопасти движется по направлению силы p ; изменения положения продольной оси тела не происходит.

в) Сила, создаваемая данной лопастью, направлена ниже центра тяжести (рис. 1, В). При этом создается вращающий момент $M_1 = p \cdot l$ способствующий опусканию заднего конца тела (показано стрелками на рис. 1).

Каждый из этих случаев может относиться как к верхней лопасти хвостового плавника, так и к нижней.

Наблюдения за работой хвостового плавника самых различных рыб¹⁾ показывают, что в действительности имеются примеры каждого из

¹⁾ Эти наблюдения были проведены нами преимущественно в аквариумах Севастопольской биологической станции Академии наук СССР.

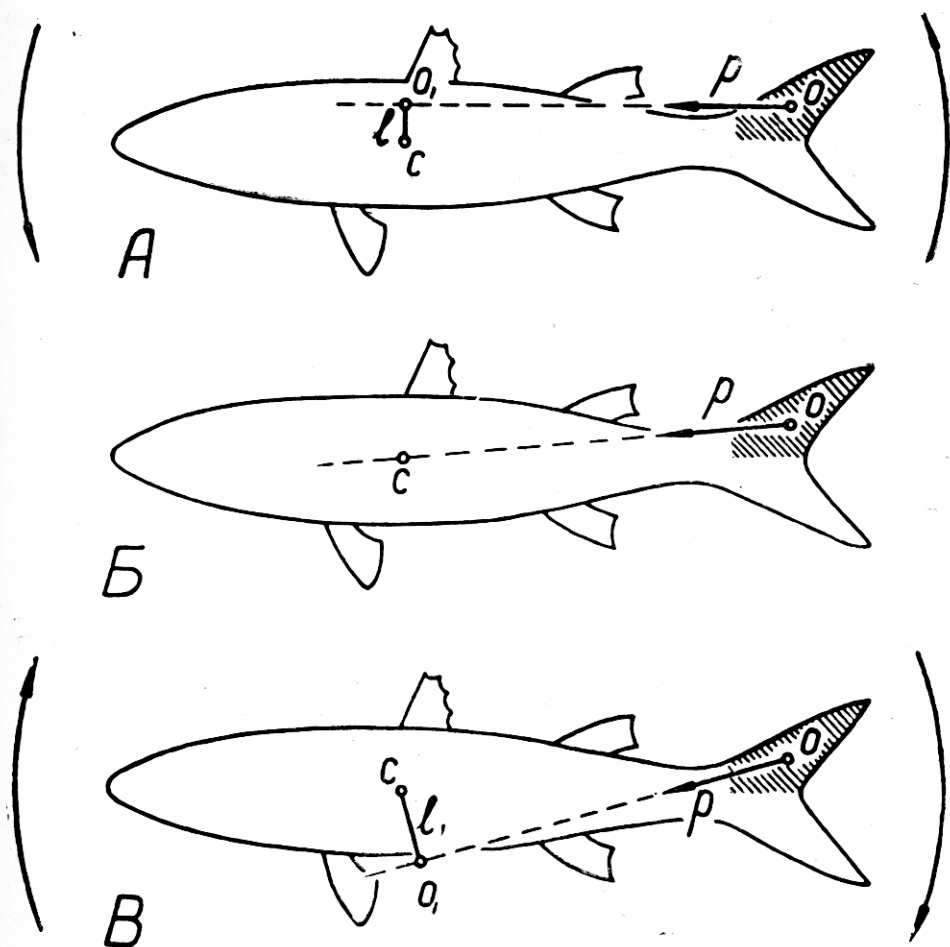


Рис. 1. Эффект действия отдельной лопасти хвостового плавника при различном направлении создаваемой логоторной силы. p — сила, создаваемая в результате работы данной лопасти, l и l_1 — плечо момента, o — действительная точка приложения силы p , o_1 — перенесенная точка приложения силы p , c — центр тяжести. Стрелками показано действие моментов pl и pl_1 . Прочие пояснения — в тексте.

трех перечисленных случаев, как применительно к верхней, так и применительно к нижней лопасти. Эти наблюдения также показывают, что в большинстве случаев у одной и той же рыбы каждая из лопастей хвостового плавника может осуществлять работу соответственно каждому из разнообразных случаев, т. е. может создавать силы, направленные как выше, так и ниже центра тяжести.

Изменение характера работы отдельной лопасти хвостового плавника, приводящее к изменению направления создаваемой ею силы, состоит в изменении направления ритмичных волнообразных изгибаний, которые являются источником этой силы. Здесь необходимо различать два случая.

1. Изгибания лежат в плоскости, параллельной или почти параллельной продольной оси тела рыбы (рис. 2). В этом случае, при одновре-

менной работе обеих лопастей создаваемые ими силы (p_1 и p_2) имеют равнодействующую (P), направленную вдоль продольной оси тела и по величине равную их сумме (рис. 2). Очевидно, что это — наиболее экономичный случай работы хвостового плавника как локомоторного органа, так как силы, создаваемые его отдельными лопастями, имеют максимальную равнодействующую. Наблюдения показывают, что именно таковы

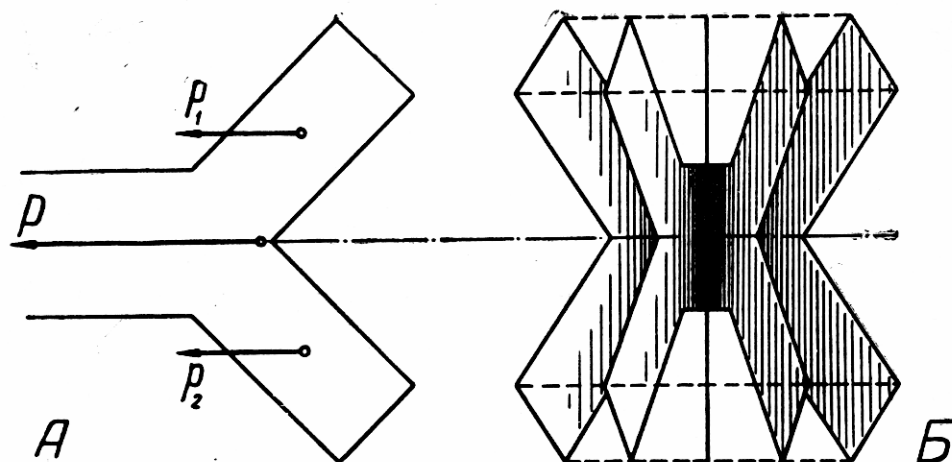


Рис. 2. Схема работы хвостового плавника в том случае, когда плоскость волнообразных изгибаний плавника параллельна продольной оси тела рыбы; А — сбоку, Б — сзади. p_1 и p_2 — локомоторные силы, создаваемые верхней и нижней лопастями хвостового плавника, P — их равнодействующая.

движения хвостового плавника у большинства рыб при быстром плавании, т. е. при выполнении сильных плавательных движений телом. Мы наблюдали это у *Salmo*, *Esox*, *Rutilus*, *Gobio*, *Chalcalburnus*, *Leucaspis*, *Abramis*, *Carassius*, *Cyprinus*, *Belone*, *Odontogadus*, *Mugil*, *Atherina*, *Lucioperca*, *Pomatomus*, *Trachurus*, *Puntazzo*, *Diplodus*, *Spicara*, *Mullus*, *Sarda* и др.

2. Изгибания лежат в плоскости, перпендикулярной или почти перпендикулярной продольной оси тела рыбы. Эти изгибания могут происходить, во-первых, вдоль лучей, когда плоскость изгибаний примерно параллельна продольной оси лопасти (рис. 3). В этом случае создаваемая сила p имеет большую составляющую (n) перпендикулярную к продольной оси тела рыбы. Во-вторых, эти изгибания могут происходить поперек лучей (ундулирующие движения), когда плоскость изгибаний расположена под значительным углом к продольной оси лопасти (рис. 4). В этом случае создаваемая сила перпендикулярна продольной оси тела, так как плоскость колебаний перпендикулярна этой оси.

В том случае, когда изгибания лежат в плоскости, перпендикулярной или почти перпендикулярной продольной оси тела, независимо от того, направлены ли эти изгибания вдоль лучей или поперек лучей, создается сила, также перпендикулярная или почти перпендикулярная продольной оси тела, способствующая отклонению задней части тела вверх или вниз. Однако оба эти типа движения не вполне аналогичны: изгибания вдоль продольной оси лопасти (вдоль лучей) создают силу, имеющую горизон-

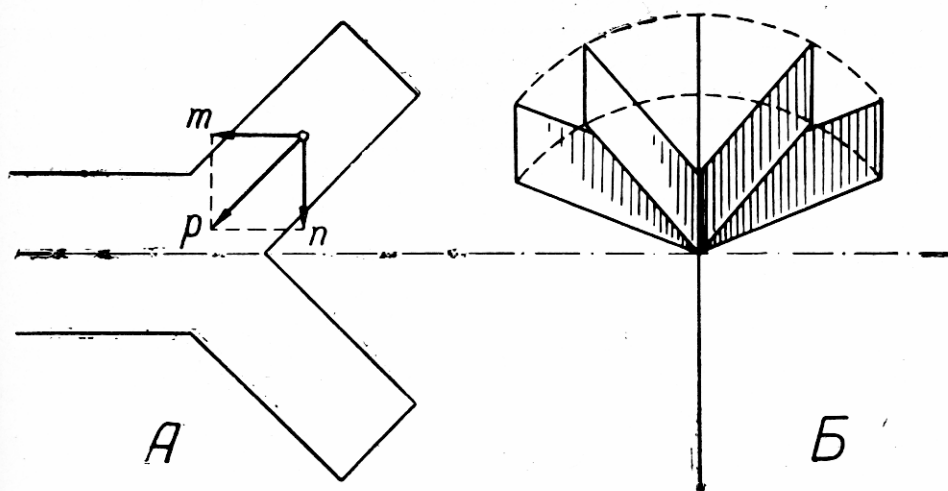


Рис. 3. Схема работы хвостового плавника в том случае, когда плоскость волнообразных изгибаний параллельна продольной оси лопасти (изгибания направлены вдоль лучей); А — сбоку, Б — сзади. p — локомоторная сила, создаваемая при работе данной лопасти (работает одна верхняя лопасть), n и m — ее составляющие. Прочие пояснения в тексте.

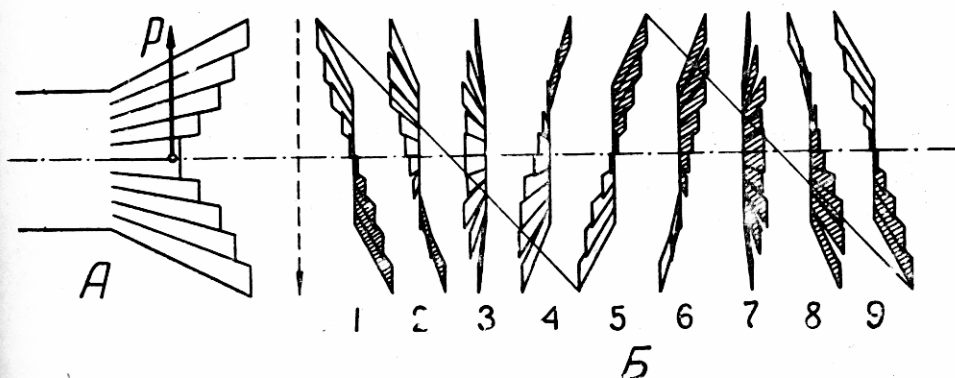


Рис. 4. Схема работы хвостового плавника в том случае, когда плоскость волнообразных изгибаний расположена под значительным углом к продольной оси лопасти (изгибания направлены поперек лучей): А — сбоку, Б — сзади.

Пунктирной стрелкой показано направление движения волны, цифрами обозначены последовательные фазы; P — сила, создаваемая в результате работы плавника.

тальную и вертикальную составляющие, т. е. силу, не только отклоняющую задний конец тела вверх или вниз, но и толкающую рыбу вперед (рис. 3); ундулирующие же движения т. е. изгибания, направленные поперек лучей, создают силу, направленную практически прямо вверх или вниз, не имеющую горизонтальной составляющей. Поэтому в тех случаях, когда поворот в горизонтальной плоскости происходит во время движения, чаще наблюдается изгибание соответствующей лопасти вдоль лучей. При изменении же положения тела в вертикальной плоскости при

отсутствии поступательного движения (при «удифферентовке» в неподвижном состоянии) имеют место, напротив, ундулирующие движения, как не создающие движущей силы в направлении продольной оси тела.

В соответствии с этим, у тех рыб, которые часто совершают движение по дуге вниз или вверх, мы обычно видим сильное обособление лопастей хвостового плавника. Таковы, например, многие рыбы, находящие пищу на дне (*Rutilus rutilus heckeli* (Nordmann), *Barbus sp. sp.*, *Vimba vimba* (Linné), *Cyprinus carpio* Linné, *Abramis brama* (Linné), *Abramis sapa* (Pallas), *Mugil sp. sp.*, *Mullus sp. sp.* и др.) или на поверхности воды (*Pelecus* и др.).

Ундулирующие движения хвостового плавника свойственны, видимо, громадному большинству Teleostomi, за исключением представителей некоторых примитивных групп (Acipenseriformes), наиболее быстрых пловцов (Scombroidei, Thunnidae) и форм, у которых хвостовой плавник более или менее сильно редуцирован.

Итак, одна из причин образования двулопастного хвоста состоит в обеспечении автономности действия его нижней и верхней половин, необходимость в которой возникает при создании сил, лежащих в вертикальной плоскости и направленных под углом к продольной оси тела.

Другая и, судя по всему, наиболее важная причина деления хвостового плавника на две лопасти заключена в особенностях обтекания корпуса рыбы встречными токами воды. При обтекании корпуса рыбы струями воды позади наибольшего поперечного сечения тела рыбы возможен отрыв ламинарного потока от поверхности тела и образование зоны вихрей. Вероятность отрыва потока и интенсивность вихреобразования прямо пропорциональны скорости движения. При достаточно больших скоростях движения вихреобразование имеет место не только у рыб с малообтекаемой формой тела, но и у тех, которые имеют наиболее обтекаемую форму тела. Так, например, даже у такой хорошо обтекаемой рыбы, как скумбрия, вихреобразование происходит достаточно интенсивно; об этом свидетельствует наличие свилей на фотографиях движущейся скумбрии, приводимых в работе Грэя (Gray, 1933), на что в свое время обратил внимание В. В. Шулейкин (1953).

Таким образом, есть основания считать, что вихреобразование в той или иной мере имеет место всегда (т. е. у всех рыб) и что с увеличением скорости движения интенсивность его увеличивается.

Несомненно также, что у рыб, медленно двигающихся, имеющих менее обтекаемую форму тела, вихреобразование, при прочих равных условиях (при равных скоростях движения) должно проходить с большей интенсивностью, чем у рыб более обтекаемых.

Очень важное обстоятельство, которое также непременно должно приниматься во внимание при рассмотрении интересующего нас вопроса о форме хвостового плавника рыб, состоит в том, что вокруг движущейся рыбы, как и вокруг всякого движущегося в воде тела, образуется так называемый слой трения, т. е. слой воды, которому движущимся телом сообщается некоторая дополнительная скорость. Этот слой движется как бы вместе с движущимся телом, в данном случае — с движущейся рыбой, причем скорость движения воды в каждой точке этого слоя находится в обратной зависимости от удаленности этой точки от поверхности движущегося тела. Чем больше скорость движения тела относительно окружающей условно неподвижной воды, тем толщина слоя трения больше и скорости движения воды в нем выше.

Д. Р. Джеро (Gero, 1952), изучая обтекание корпуса движущейся рыбы в бентоните (суспензия бентонитовой глины в воде), установил, что зона турбулентности, образующаяся сзади движущейся рыбы, охватывает в основном середину хвостового плавника, тогда как концы его лопастей находятся в почти невозмущенной воде. Д. Р. Джеро также отмечает, что слой трения, окружающий тело движущейся рыбы, образует сзади рыбы струю воды, которая движется за рыбой, причем эта струя охватывает в основном среднюю часть хвостового плавника и в меньшей степени — концы его лопастей.

Из всего сказанного о возникновении вихрей и слое трения вытекают важные для нас следствия.

Из этого следует, во-первых, что хвостовой плавник, будучи расположен на заднем конце тела, у всех рыб в той или иной мере находится в зоне вихрей и слое трения.

Во-вторых, из этого следует, что чем уже хвостовой плавник, т. е. чем меньшую высоту он имеет и чем больше его длина, тем в большей степени он, при прочих равных условиях, находится в зоне вихрей и слое трения. И напротив, чем больше высота (ширина) хвостового плавника и чем он короче, тем меньше он охвачен зоной вихрей и слоем трения и в большей мере остается в ламинарном потоке, расположенном на некотором расстоянии от поверхности тела рыбы, и в то же время, за пределами слоя трения. Наиболее выгодным в этом смысле является хвостовой плавник поперечно-удлиненной формы, имеющий очень малую длину и большую высоту. Такой плавник и при выполнении локомоторной функции (т. е. при выполнении рыбой плавательных движений) и при выполнении функции вертикального руля большей частью своей поверхности опирается на плотный ламинарный поток и находится в основном за пределами слоя трения или, во всяком случае, в основном опирается на те части этого слоя, которые сравнительно далеко отстоят от поверхности тела рыбы и где, следовательно, скорости движения воды относительно окружающей условно неподвижной водной толщи уже малы (рис. 5б). В результате этого эффективность действия плавника оказывается значительно более высокой, чем в случае плавника низкого, лежащего целиком или почти целиком в зоне турбулентности или в слое трения (рис. 5а).

В-третьих, из этого следует, что, чем больше скорость движения, тем при прочих равных условиях (при одной и той же форме тела) больше и, в частности, шире зона турбулентности и толще слой трения и тем, следовательно, выше должен быть хвостовой плавник, чтобы его верхняя и нижняя лопасти выходили за пределы этой зоны и за пределы слоя трения.

Нахождение хвостового плавника в зоне турбулентности понижает как эффективность его работы в качестве локомоторного органа, так и в качестве руля.

Нахождение хвостового плавника в слое трения не влияет на эффективность его работы как локомоторного органа, но существенно затрудняет выполнение функции руля.

В самом деле. Отталкивание от воды, движущейся в направлении движения рыбы, по сути дела даже выгоднее, чем отталкивание от неподвижной воды: чем больше разница в скоростях движения рыбы и воды, тем большая энергия должна быть затрачена рыбой для достижения дан-

ной скорости относительно каких-то условно неподвижных координат и наоборот. В то же время сообщение дополнительных ускорений некоторой массе воды, образующей слой трения, требует определенных затрат энергии со стороны организма рыбы, причем затраты эти практически равны той энергетической выгоде, которую рыба может получить при отталкивании от слоя трения сравнительно с отталкиванием от условно неподвижной воды при теоретическом допущении отсутствия слоя трения. Таким образом, с точки зрения функционирования хвостового плавника как локомоторного органа слой трения может не приниматься во внимание.

Совершенно иначе обстоит дело с рулевой функцией хвостового плавника. Функционирование хвостового плавника как руля, несомненно, затрудняется нахождением его в слое трения, так как в слое трения скорость встречного обтекающего потока меньше, чем за пределами этого слоя, вследствие чего сила лобового сопротивления, действующая на хвостовой плавник, при прочих равных условиях меньше, а следовательно, меньше и составляющие этой силы, нормальные к продольной оси тела, изменяющие направление движения.

Таким образом, вредным является как нахождение хвостового плавника в зоне турбулентности, так и в слое трения.

В полном соответствии с этим у рыб с увеличением скорости движения происходит все большее расширение хвостового плавника: верхняя и нижняя лопасти его располагаются все более и более вертикально, пока, наконец, не превратятся в одну вертикально расположенную лопасть, имеющую вид вытянутого серпа; именно такова форма хвостового плавника у наиболее быстрых пловцов — Cybiidae и Thunnidae (рис. 5)¹⁾.

Все это не означает, конечно, что у какой-то медленно двигающейся рыбы с длинным и сравнительно низким хвостовым плавником, например, у *Corvina*, хвостовой плавник весь находится в зоне вихрей и слое трения, а у какой-нибудь более быстро двигающейся рыбы с коротким и высоким хвостовым плавником, например у *Sarda* или *Auxis*, хвостовой плавник е-

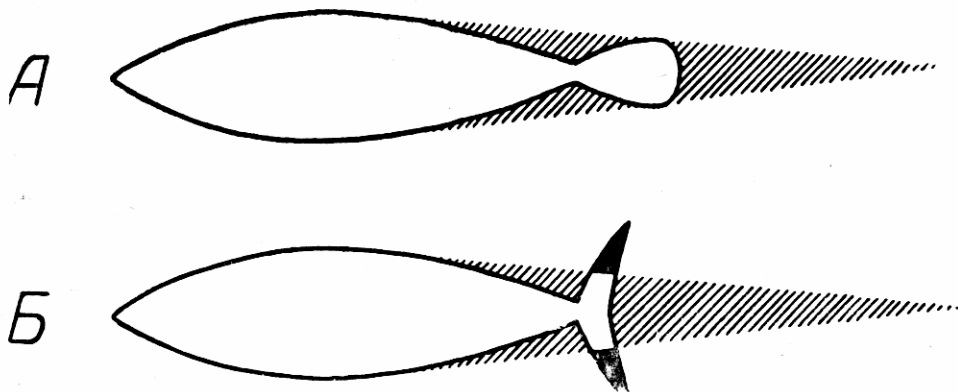


Рис. 5. Схема расположения хвостового плавника различной формы относительно зоны турбулентности при одной и той же форме тела и одинаковом развитии процессов вихреобразования. А — при длинном и низком хвостовом плавнике, Б — при коротком и высоком (поперечно-удлиненном) плавнике. Зона турбулентности заштрихована.

¹⁾ Интересно отметить, что такова же форма хвостового плавника у дельфинов и китов; в этом случае хвостовой плавник подчиняется, несомненно, той же закономерности, хотя и лежит горизонтально.

основном находится вне этой зоны и за пределами слоя трения. При тех небольших скоростях, с которыми движется *Corvina*, вихреобразование идет сравнительно слабо, слой трения тонок и хвостовой плавник этой рыбы также в значительной мере находится вне зоны турбулентности и вне слоя трения. При тех скоростях, с которыми двигаются *Sarda* и *Auxis*, т. е. при скоростях, значительно больших, вихреобразование происходит с большей интенсивностью и слой трения толще, поэтому для того, чтобы выходить в известной мере за пределы зоны турбулентности и за пределы слоя трения, хвостовой плавник *Sarda* и *Auxis* должен был принять иную форму — форму поперечно-удлиненную: он разросся в ширину и укоротился в длину. Следовательно, чем больше скорости движения, тем интенсивнее процесс вихреобразования, толще слой трения и тем более приближается форма хвостового плавника к форме поперечно-удлиненной лопасти.

Таким образом, вертикальная вытянутость хвостового плавника представляет собою приспособление, функциональный смысл которого состоит в вынесении лопастей этого плавника за пределы зоны вихрей и слоя трения в зону ламинарного обтекающего потока, т. е. в зону нетурбулизованной условно неподвижной воды. Это обстоятельство, до сих пор никем не отмеченное, чрезвычайно важно, так как оно, судя по всему, представляет собою главную причину образования двулопастной формы хвостового плавника у рыб.

Интересно отметить, что у рыб с высоким телом, у которых зона вихрей имеет большую вертикальную протяженность, происходит значительное удлинение лопастей хвостового плавника. В свете сказанного выше это вполне понятно: чем выше тело и чем, следовательно, выше зона турбулентности, т. е. чем большую ширину она имеет в вертикальном направлении, тем соответственно длиннее должны быть лопасти хвостового плавника, чтобы выходить за пределы этой зоны. Поэтому, у высокотелых рыб мы обычно видим удлиненные лопасти хвостового плавника. Таковы, например, из Cyprinidae — представители родов *Abramis* и *Blicca*, из Carangidae — *Caranx*, многие Bramidae; из вымерших рыб — *Dorypterus* (Dorypteriformes), *Bobasatrania* (Bobasatraniiformes) и др. (рис. 6 и 7).

Следует оговориться, что указанная зависимость между длиной лопастей хвостового плавника и высотой тела хорошо выражена лишь у рыб,двигающихся более или менее быстро, хотя, в то же время, область действия ее и не ограничивается кругом первоклассных пелагических пловцов. У рыб малоподвижных, обитающих в зарослях, среди скал и коралловых рифов, эта зависимость выражена плохо или вообще отсутствует. Это вполне понятно, так как при медленном движении процессы вихреобразования у заднего конца тела рыбы сведены к минимуму или, быть может, практически не имеют места. Кроме того, при очень сильном латеральном сжатии тела, превращении его в вертикальный лист (что наблюдается, например, у многих рыб коралловых рифов) вихреобразование уменьшается уже в силу особенностей самой формы тела: листообразное тело утоньшается в задней части настолько постепенно, что не имеется достаточного стимула для возникновения сколько-нибудь значительных вихрей. В силу этих причин, у малоподвижных высокотелых рыб, особенно у таких, у которых тело по своей форме напоминает вертикально расположенный лист, лопасти хвостового плавника обычно коротки,

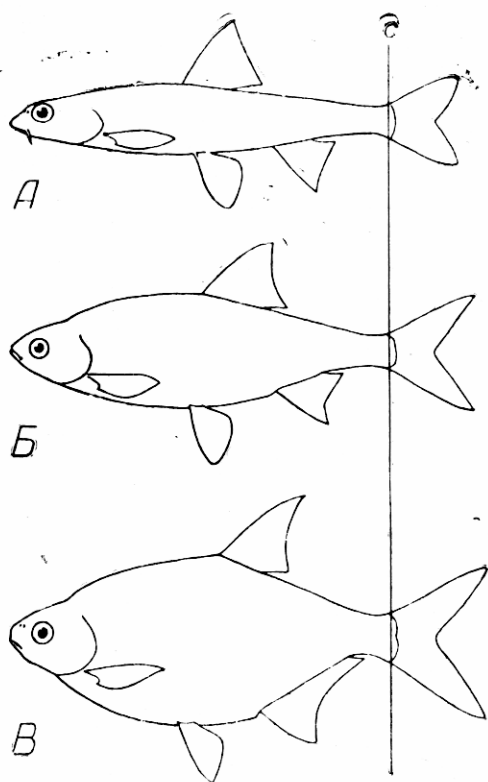


Рис. 6. Зависимость между длиной лопастей хвостового плавника и высотой тела у представителей Cyprinidae. А — *Gobio gobio* (L.), длина до конца позвоночного столба — 11,0 см; Б — *Rutilus rutilus* (L.), длина — 16,8 см; В — *Blicca bjoerkna* (L.), длина — 29,0 см; с — вертикаль, проведенная через конец позвоночного столба.

обусловившая образование двулопастного хвостового плавника.

Особое внимание следует обратить на то, что выполнение плавником пассивных и активных функций предъявляет к устойчивости его лучей прямо противоположные требования.

В случае выполнения хвостовым плавником пассивных функций, т. е. в случае участия хвостового плавника в общей локомоторной работе тела и при выполнении функции вертикального руля, лучи его должны быть жестко скреплены с базальными элементами, так как в противном случае плавник не сможет выполнять свою функцию. Очевидно, что чем больше частота поперечных волнообразных колебаний тела ($\frac{1}{T}$) и чем, следовательно, резче изменения в направлении поперечных движений хвостовой части тела, тем крепче должно быть это соединение лучей с базальными элементами. И наоборот, при малой частоте поперечных колебаний и,

т. е. дифференцированы сравнительно слабо или даже не дифференцированы вовсе. В качестве примеров таких случаев могут быть названы, например, из Cyprinidae — *Carassius carassius* (L.), из Carangidae — *Vomer* и *Selene*, некоторые Sparidae, подавляющее большинство Chaetodontidae и др.

Итак, мы можем отметить, что выход лопастей хвостового плавника из зоны вихрей и слоя трения обусловлен двумя процессами: с одной стороны, — уменьшением величины самой зоны турбулентности за счет изменения формы корпуса рыбы, с другой стороны, — удлинением лопастей хвостового плавника и вертикальным расположением их, при котором плавник превращается фактически в одну сплошную вертикальную лопасть, середина которой скреплена с концом позвоночного столба. Нетрудно видеть, что развитие хвостового плавника в направлении придания ему вида поперечной лопасти предполагает развитие

крайних (верхних и нижних) его лучей и редукцию средних, т. е. усиление автономии его верхней и нижней лопастей. Такова, как мы полагаем, вторая и, вероятно, наиболее общая причина,

следовательно, при более плавных изменениях направления поперечных движений хвоста это соединение может быть менее прочным. В соответствии с этим у рыб с увеличением скорости движения, т. е. с увеличением частоты локомоторных волнообразных движений, наблюдается все более прочное и все менее подвижное скрепление лучей хвостового плавника с базальными элементами. Наибольшей прочности и полной неподвижности это скрепление достигает у самых быстрых рыб — у представителей семейств — *Scomridae*, *Cybiidae*, *Histiophoridae*, *Xiphiidae* и *Thunnidae* у которых основания лучей хвостового плавника образуют особые вилки, охватывающие *hipurale* (Берг, 1955), благодаря чему достигается абсолютно жесткое скрепление лучей с *hipurale* и, одновременно, полностью исключается всякая возможность собственных (автономных) движений отдельных лучей и лопастей: хвостовой плавник превращается в единую жесткую плоскость.

Совершенно иные требования к устойчивости лучей и способу их прикрепления к базальным элементам предъявляет другой тип движений хвостового плавника, связанный с выполнением активных функций — движения, создающие силы, расположенные в вертикальной плоскости, направленные под углом к продольной оси тела. В отличие от предыдущего случая, здесь важнейшим условием, обеспечивающим возможность сколько-нибудь эффективной работы плавника, является как раз то, что в первом случае было недопустимо: большая поперечная подвижность лучей в месте их соединения с базальными элементами. При отсутствии поперечной подвижности у отдельных лучей делаются невозможными какие бы то ни было автономные движения отдельных частей плавника, в частности, — автономные движения его верхней и нижней лопастей, а также и ундулирующие движения, охватывающие весь плавник. Особенно большую поперечную подвижность имеют лучи хвостового плавника у таких рыб, как *Cyprinodontiformes* (в частности, *Poeciliidae*), у некоторых *Gobiidae* (*Gobius ophiocephalus* Pallas) и др., у которых хвостовой плавник часто совершает ундулирующие движения.

У большинства рыб хвостовой плавник сохраняет способность как к движениям первого типа, требующим неподвижного прикрепления лучей к базальным элементам, так и к движениям второго типа, требующим поперечной подвижности лучей: во время локомоторных движений и при выполнении функции вертикального руля лучи специальными мышцами удерживаются в среднем по-

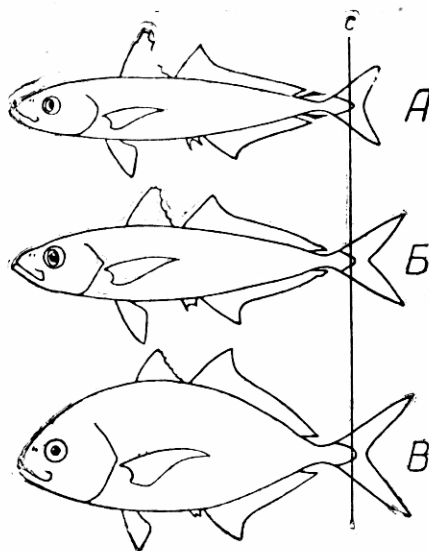


Рис. 7. Зависимость между длиной лопастей хвостового плавника и высотой тела у представителей *Carangidae*. А — *Decapterus punctatus* (Agassiz), длина до конца средних лучей хвостового плавника — 11,9 см; Б — *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev, длина — 17,2 см; В — *Caranx speciosus* (Forskaal), длина — 17,5 см; с — вертикаль, проведенная через конец позвоночного столба.

ложении, при автономном действии лучей они этими же мышцами приводятся в движение. Однако при увеличении скоростей движения и частоты поперечных волнообразных колебаний туловища происходит постоянное увеличение поперечных сил, стремящихся вывести лучи из среднего положения. В конце концов эти силы достигают такой величины, что удерживать лучи в неподвижном среднем положении с помощью мышц становится уже невозможно (или невыгодно с точки зрения общего энергетического баланса организма). В связи с этим возникает более прочное крепление лучей к базальным элементам (*hipurale*), требующее к тому же несравненно меньших энергетических затрат: образуется абсолютно жесткая связь лучей с базальными элементами с помощью особых вилок на проксимальных концах лучей, которые охватывают *hipurale*. В ходе этого процесса создания жесткой связи лучей с базальными элементами способность лучей к собственным поперечным движениям постепенно уменьшается и в конце концов вовсе исчезает, уступая место полной неподвижности лучей, как это имеет место у *Scombroidei* и *Thunnidae*. В этом случае деятельность хвостового плавника ограничивается пассивными функциями: функцией локомоторного органа и функцией вертикального руля. Перед нами, таким образом, хороший пример уменьшения функциональной лабильности органа в связи с его специализацией: предельное развитие функции локомоции, обусловленное приспособлением к длительному быстрому движению, исключило возможность отправления активных функций.

Итак, функциональное значение двулопастной формы хвостового плавника состоит в вынесении его за пределы зоны турбулентности и слоя трения и в обеспечении автономности действия его верхней и нижней половин; и то и другое является, как мы видели, приспособлением к длительному быстрому движению.

Подавляющее большинство современных рыб имеет двулопастной хвостовой плавник. Однолопастной хвостовой плавник свойственен представителям сравнительно немногих групп; он характерен для *Polypteridae*, *Amiidae*, *Lepidosteidae*, *Osteoglossoidei*, *Dallidae*, *Umbridae*, *Saccopharyngiformes*, *Gymnotoidei*, *Cobitidae*, *Siluridae*, *Anguilliformes*, *Halosauriformes*, *Notacanthiformes*, *Muraenolepidae*, *Lotinae*, *Macruriformes*, *Gasterosteiformes*, *Syngnathoidei*, *Trachypteroidei*, для большинства *Cyprinodontiformes*, для *Zeiformes*, *Ophiocephalidae*, *Symbranchiformes*, для большинства *Serranidae* и *Sciaenidae*, для *Cepolidae*, *Labridae*, *Trachinidae*, *Uranoscopidae*, *Blennioidei*, *Ophidioidei*, *Trichiuroidei*, *Gobioidei*, для большинства *Cottoidei*, *Pleuronectiformes*, *Macracembeliformes*, для большинства *Tetrodontiformes*, для *Gobiesocidae*, *Lophiiformes* и некоторых других. Представителей всех перечисленных групп, весьма разнородных как в экологическом, так и в морфологическом отношении, объединяет одна общая особенность: более или менее сильное ослабление функций хвостового плавника, которое выражается либо в ослаблении только отдельных функций (в частности, активных функций), либо в общем ослаблении функций хвостового плавника, сопровождающемся его частичной или полной редукцией.

Ослабление функций хвостового плавника имеет место, во-первых, у придонных и придонно-пелагических неритических форм. Таковы *Amiidae*, *Lepidosteidae*, *Osteoglossoidei*, *Dallidae*, *Umbridae*, *Gasterosteiformes*, *Cyprinodontiformes*, *Zeiformes*, *Ophiocephalidae*, *Serranidae*, *Sciaenidae*, *Labridae*, *Trachinidae*, *Uranoscopidae*, *Gobioidei*, *Cottoidei*, *Pleuronectifor-*

mes, Tetrodontiformes, Gobiesocidae, Lophiiformes. Большинство из них значительную часть времени проводят в неподвижности, плавают медленно, лишь временами совершая отдельные резкие броски. Исключение составляют некоторые представители Tetrodontiformes (Molidae), Cottoidei (Comephoridae и некоторые Cottidae) и Gasterosteiformes (отчасти *Gasterosteus*), ведущие пелагический образ жизни, однако все они плохие пловцы. По характеру питания эти рыбы либо принадлежат к группе хищников подстерегающего типа (Lepidosteidae, Serranidae, Trachinidae, Uranoscopidae, Scorpaenidae, Lophiiformes и др.), либо питаются бентическими или нектонными беспозвоночными (Dalliidae, Umbridae, Gasterosteiformes, Cyprinodontiformes, Zeiformes, Ophiocephalidae, Labridae, Gobioidei, большинство Pleuronectiformes, Gobiesocidae и др.), либо, наконец имеют планктонное питание (Comephoridae и др.). Следовательно, характер питания их таков, что не требует продолжительного быстрого плавания. У всех рыб этой группы ослаблены активные функции хвостового плавника, а у некоторых (например, у Labridae) хвостовой плавник практически сохраняет только функцию вертикального руля. Зависимость формы хвостового плавника от образа жизни хорошо видна на примере подсемейства Cottocomephorinae (Cottidae). При одной и той же, в целом, форме тела придонные виды этого подсемейства (*Procottus*, *Metacottus*, *Batrachocottus*, *Paracottus*) имеют закругленный хвостовой плавник, тогда, как пелагические (*Cottocomephorus*) — двулопастной (Талиев, 1955). То же можно видеть на примере Esocoidae: более подвижные хищные формы (Esocidae) имеют двулопастной хвост, придонные виды, питающиеся беспозвоночными (Dalliidae, Umbridae), — закругленный.

Во-вторых, ослабление функций хвостового плавника наблюдается у рыб, имеющих сильно вытянутое, иногда угреобразное тело. Таковы Polypteridae, Saccopharyngiformes, Gymnotoidei, Cobitidae, Siluridae, Anguilliformes, Halosauriformes, Notacanthiformes, Muraenolepidae, Lotinae, Macruriformes, Syngnathoidei, Trachipteroidei, Symbranchiformes, Cepolidae, Blennioidei, Ophidioidei, Trichiuroidei, Mastacembeliformes. Многие из этих рыб, так же, как и представители предыдущей группы, ведут малоподвижный образ жизни, будучи придонными хищниками подстерегающего типа (Siluridae, частью Lotinae и др.), или питаются всевозможными бентическими беспозвоночными (большинство Gymnotoidei, Cobitidae, частью Anguilliformes, Blennioidei и др.). Другие ведут более подвижный образ жизни и являются обитателями пелагиали (Saccopharyngiformes, частью Anguilliformes, Halosauriformes, Notacanthiformes, отчасти Macruriformes, некоторые Syngnathoidei, Trachipteroidei, Cepolidae, Trichiuroidei и др.); однако быстрых пловцов среди них нет. Всех их объединяет одна общая особенность: вытянутое гибкое тело угреобразного или близкого к нему типа. У рыб такого типа роль хвостового плавника как локомоторного органа значительно ослаблена, так как тело благодаря своей гибкости участвует в локомоторных движениях значительно полнее, чем у рыб обычного типа, у которых эти движения охватывают преимущественно (а в большинстве случаев — почти исключительно) только заднюю половину тела. Роль хвостового плавника как вертикального руля у длинных рыб также понижена; она тем незначительнее, чем больше относительная длина тела рыбы: длинное гибкое тело свободно изгибается по траектории, благодаря чему рулевая функция хвостового плавника становится излишней. Во время поворотов в вертикальной плоскости тело также изгибается по траектории, поэтому функция хвостового плавника как органа, создающего силы, способствующие отклоне-

нию заднего конца тела вверх или вниз, также становится излишней. Следовательно, если в процессе эволюции той или иной группы рыб почему-либо вырабатывается удлинённая, угребобразная или близкая к ней форма тела¹⁾, то это неизбежно вызывает ослабление функции хвостового плавника; все три функции хвостового плавника сводятся к минимуму, а в случае особенно длинного тела — полностью утрачиваются. В связи с этим, у рыб с относительно длинным телом хвостовой плавник всегда развит сравнительно слабо, что выражается в отсутствии деления его на две лопасти и в более или менее сильной редукции его, предельным выражением которой является его полное исчезновение (например, у *Saccopharyngiformes*, *Gymnotoidei*, у некоторых *Anguilliformes* и др.).

Таким образом, среди рыб с однолопастным, закругленным хвостовым плавником нет быстро двигающихся пелагических форм. В то же время все быстрые пловцы (*Scombroidei*, *Thunnidae* и др.) имеют двулопастной хвостовой плавник, причем автономия верхней и нижней лопастей в этом случае достигает максимума. Это, несомненно, подтверждает сказанное выше о функциональном значении двулопастной формы хвостового плавника, именно то, что двулопастная форма хвостового плавника является приспособлением к длительному быстрому движению.

Следует полагать, что у современных *Teleostomi* однолопастной хвостовой плавник есть явление вторичное; он развился, судя по всему, из двулопастного изобатического хвостового плавника. Последний, в свою очередь, является производным гетероцеркального плавника эпибатического типа, на что с несомненностью указывает гомоцеркия хвоста у большинства современных *Teleostomi* и факт преобладания эпибатического типа хвостового плавника у представителей примитивных современных и вымерших групп рыб.

Нам остается коснуться еще одного фактора, несомненно влияющего на форму хвостового плавника и других плавников у рыб. Мы имеем в виду отношение сил инерции к силам трения, которое в физике принято характеризовать так называемым числом Рейнольдса. Число Рейнольдса имеет следующую формулу: $Re = \frac{\rho v l}{\mu}$, где l — длина или ширина потока или движущегося тела (в нашем случае длина рыбы), v — скорость потока или скорость движения тела в какой-то среде (в нашем случае — скорость, с которой движется рыба относительно окружающей ее воды), ρ — плотность (т. е. плотность воды, в которой движется рыба), μ — вязкость жидкости (т. е. вязкость воды). Отношение $\frac{\mu}{\rho}$ называется ки-

нематической вязкостью и обозначается буквой ν . Таким образом, $\nu = \frac{\mu}{\rho}$.

Подставляя выражение для кинематической вязкости в формулу числа Рейнольдса, будем иметь: $Re = \frac{v l}{\nu}$. Если число Рейнольдса мало, значит, в потоке преобладают силы вязкости; наоборот, если число Рейнольдса ве-

1) Коэффициент полезного действия движителя у рыб с удлинённым угребобразным телом значительно выше, чем у рыб с обычной формой тела; в то же время рыбы с угребобразным телом проигрывают в скорости (Шулейкин, 1953). Поэтому, можно думать, что угребобразная форма тела может возникать в филогенезе у тех рыб, которым свойственно очень длительное, но не быстрое движение.

лико, то главную роль в потоке играют силы инерции. Равенство чисел Рейнольдса для двух потоков свидетельствует о механическом подобии этих потоков, т. е. свидетельствует о том, что в подобно расположенных точках сравниваемых потоков отношения трех сил: перепада давления, силы трения и силы инерции — одинаковы.

Естественно, что для рыб различных размеров,двигающихся с одинаковой скоростью в одной и той же среде, число Рейнольдса будет иметь различные значения. Очевидно, что с уменьшением длины рыбы (1 в формуле числа Рейнольдса) значения числа Рейнольдса будут уменьшаться. Если для крупных рыб (при больших числах Рейнольдса) решающее значение будут иметь силы инерции, то для мелких рыб (при малых числах Рейнольдса) — силы вязкости.

Еще большая разница в значениях числа Рейнольдса получится в том случае, если принять, что крупная рыба, как это и имеет место в действительности, движется с большей скоростью, чем мелкая¹⁾. Допустим, что тело рыб имеет одинаковую плотность и что рыбы двигаются в среде с одинаковой кинематической вязкостью и попытаемся получить хотя бы грубо ориентировочное представление о фактических значениях числа Рейнольдса применительно к рыбам, значительно отличающимся по своей величине и скорости движения. Для этого используем два примера: самца гамбузии (*Gambusia affinis holbrooki* Girard) длиной 2 см, движущегося со скоростью около 50 см/сек. (эта скорость замерена нами в аквариуме), и рыбы-меча (*Xiphias gladius* L.), имеющую длину 4 м и двигающуюся со скоростью 90 км/час²⁾. В обоих случаях (для гамбузии и для рыбы-меча) с достаточным приближением можно использовать величину кинематической вязкости для воды при температуре 20°C, приводимую Прандтлем (1949) и равную 0.0100³⁾. Подставляя цифровые значения в формулу числа Рейнольдса, для гамбузии будем иметь:

$$Re = \frac{vl}{\nu} = \frac{50 \cdot 2}{0,0100} = 10^4.$$

Для рыбы-меча таким же путем получим:

$$Re = \frac{vl}{\nu} = \frac{2500 \cdot 400}{0,0100} = 10^8.$$

Полученная большая разница в значениях числа Рейнольдса для гамбузии и для рыбы-меча с несомненностью свидетельствует о том, что большая и маленькая рыбы, двигающиеся в одной и той же среде, не представляют собою примера механического подобия. Для крупной рыбы силы вязкости, при прочих равных условиях, играют несравненно меньшую роль, чем для маленькой. Если бы плавники маленькой рыбы представляли собою уменьшенную модель плавников крупной рыбы, движущейся в той же среде, они не могли бы функционировать надлежащим образом, так как плавники крупной рыбы приспособлены к иному соотношению сил инерции и вязкости, именно к меньшему влиянию сил

1) В. В. Шулейкин (1953) показал, что максимальная доступная для любого водного животного скорость движения пропорциональна корню третьей степени из его длины.

2) Эта скорость получена акад. А. Н. Крыловым на основании расчета скорости рыбы-меча, пробившей корпус судна (Шулейкин, 1949).

3) Для грубо ориентировочного расчета, который мы собираемся произвести, с достаточным приближением можно принять, что кинематическая вязкость пресной и морской воды одинакова.

вязкости. Для того, чтобы соответствовать своему назначению плавники маленькой рыбы должны иметь и н у ю ф о р м у, позволяющую им функционировать в условиях преобладающего влияния сил вязкости. Очевидно, что для этого они прежде всего не должны иметь выдающихся острых углов и выступающих отростков, так как такие отростки в условиях значительного преобладания сил вязкости над силами инерции были бы недостаточно устойчивы.

Именно это и наблюдается в действительности: у мелких рыб и у мальков всех видов плавники имеют более простую, закругленную форму, чем у рыб более крупных.

В онтогенезе плавники первоначально, при малой длине рыбы (т. е. при преобладании сил вязкости, что соответствует малым числам Рейнольдса), всегда имеют более простую и округлую форму и только с увеличением размеров рыбы (т. е. при уменьшении относительного влияния сил вязкости, что соответствует возрастанию чисел Рейнольдса) приобретают всевозможные острые углы, отростки и т. д., характерные для взрослых рыб. Это хорошо видно, в частности, на примере развития кефали и ставриды (рис. 8 и 9).

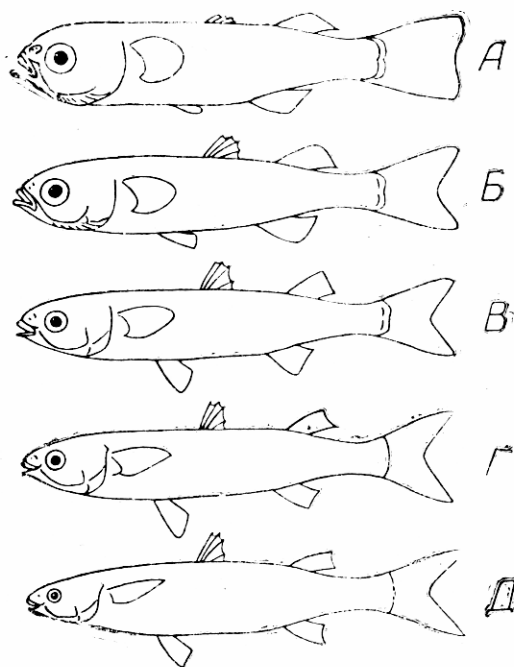


Рис. 8. Развитие формы плавников у *Mugil saliens* Risso. Длина рыб до конца позвоночного столба: А — 0,73 см, Б — 1,41 см, В — 4,85 см; Г — 8,15 см; Д — 33,0 см. По Бурдак (1957), с изменениями.

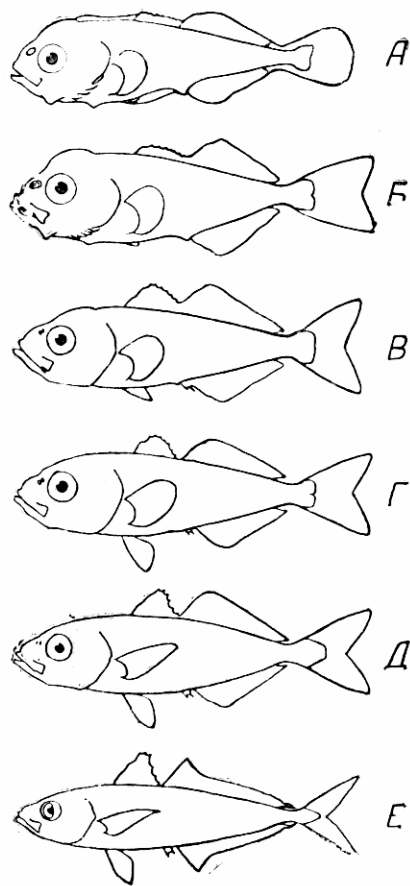


Рис. 9. Развитие формы плавников у *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev. Длина рыб до конца средних лучей хвостового плавника: А — 0,77 см, Б — 0,9 см, В — 1,1 см, Г — 1,7 см, Д — 3,0 см; Е — 17,2 см. По Алееву (1957 а).

Мелкие рыбы, такие как *Cyprinodontiformes*, *Gasterosteiformes*, многие мелкие *Gobioidei*, *Syngnathoidei*, *Gobiesocidae* и т. п., в подавляющем большинстве случаев имеют очень упрощенную форму плавников, без острых выступающих углов; для всех для них характерным является, в частности, круглый хвостовой плавник. Нет сомнения в том, что у этих мелких рыб округлая форма хвостового плавника в значительной мере определяется преобладанием влияния сил вязкости среды сравнительно с влиянием сил инерции. Именно этим и объясняется, надо полагать, тот факт, что такие сравнительно очень подвижные рыбки (хотя и не быстрые пловцы), как *Poecillidae* и *Gasterosteidae*, имеют все же однолопастной, закругленный хвостовой плавник: их маленькие размеры делают целесообразным деление хвостового плавника на две лопасти, так как эти лопасти были бы слишком нежны и слишком неустойчивы при тех незначительных величинах сил инерции (сравнительно с силами вязкости), которые обусловлены их малой величиной.

Известно, что с изменением температуры воды вязкость ее очень сильно изменяется: при увеличении температуры происходит значительное уменьшение вязкости. Это, естественно, приводит к тому, что меняется упомянутое выше соотношение сил инерции и сил вязкости, отображаемое числом Рейнольдса: для рыб одного и того же размера в более теплой воде число Рейнольдса будет больше, чем в более холодной. Посмотрим, насколько же велико изменение числа Рейнольдса с изменением температуры, скажем, на 20°C (от 0° до 20°), при условии сохранения одних и тех же размеров рыбы и одной и той же скорости движения. Примем что $l = 5$ см и $v = 50$ см/сек; величину ν позаимствуем у Прандтля (1949): при 0°C $\nu = 0,0178$, при 20°C — 0,0100. Подставив эти значения в формулу числа Рейнольдса будем иметь:

$$Re_1 = \frac{vl}{\nu_1} = \frac{50 \cdot 5}{0,0178} = 1,4 \cdot 10^4 \quad (\text{при температуре } 0^\circ\text{C})$$

$$Re_2 = \frac{vl}{\nu_2} = \frac{50 \cdot 5}{0,0100} = 2,5 \cdot 10^4 \quad (\text{при температуре } 20^\circ\text{C})$$

Таким образом, для рыб одинаковой величины,двигающихся с одинаковой скоростью, при температуре 20°C число Рейнольдса (Re_2) имеет примерно вдвое большее значение, чем при температуре 0°C (Re_1). Это свидетельствует о том, что силы вязкости при температуре воды 0°C оказывают (при прочих равных условиях) примерно вдвое более сильное влияние на движение рыбы, сравнительно с силами инерции, чем при температуре 20°C. Отсюда следует, что, например, у рыб тропических мы даже при маленьких размерах особей можем встретить остроконечные формы плавников. Это и наблюдается в действительности. Так, например, у маленьких тропических пресноводных и солоноватоводных рыбок из отряда *Phallostethiformes*, достигающих в длину всего 1,5—2,0 см, имеет место очень угловатая форма плавников (рис. 10), встречающаяся в северных широтах только у более крупных рыб.

В связи с изложенным интересно вспомнить, что при более низких температурах у более северных рыб, оформление личинки в малька и приобретение мальком более или менее дефинитивной формы плавников происходит при более крупных размерах, чем в условиях более высоких температур, в более низких широтах (Расс, 1941, 1948). Это, несомненно, также связано с изменением числа Рейнольдса для рыб одного и того же размера в меридианальном направлении, т. е., иначе говоря, с тем, что в холодной воде силы вязкости при прочих равных условиях (при равных

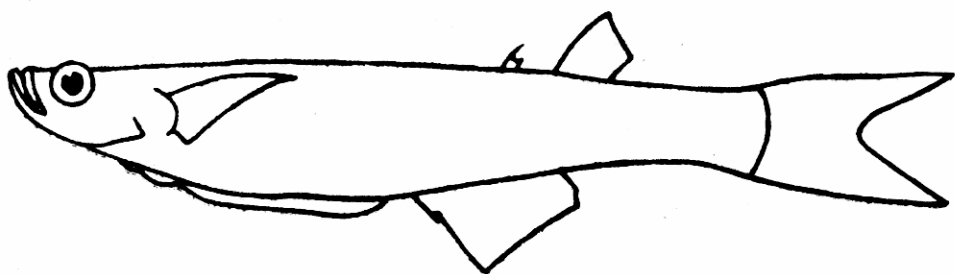


Рис. 10. *Neostethus amaricola* (Villadolid et Manacor). Филиппинские о-ва. Самка. X 6 $\frac{1}{9}$. По Villadolid и Manacor (1934), из Берга (1955); с изменениями.

размерах рыб) оказывают значительно большее влияние на движение рыб, чем в воде с более высокой температурой. Для того, чтобы определенные стадии онтогенеза у одного и того же вида (или внутри близко родственных групп) при различных температурах оставались механически подобными, т. е. чтобы они проходили при одинаковых соотношениях сил инерции и вязкости, к которым исторически приспособлен данный вид (или представители иной группы) на данном этапе онтогенеза, для этого необходимо, чтобы превращение личинки в малька и оформление плавников у малька при различных температурах совершалось при разной длине особей. В более холодной воде (в условиях большего влияния сил вязкости) эти процессы должны проходить при больших размерах особи, чем в воде более теплой; только в этом случае будет сохранено механическое подобие процессов движения на аналогичных стадиях развития. Именно это, как мы видели выше, и имеет место в действительности.

Итак, есть все основания считать, что однолопастная, закругленная форма хвостового плавника у мелких рыб (и у мальков) в значительной мере обусловлена приспособлением к движению в условиях преобладающего влияния сил вязкости, т. е. иначе говоря, в условиях, соответствующих малым числам Рейнольдса.

2. Хвостовой плавник симметричный и асимметричный

Двулопастной хвостовой плавник может быть симметричным относительно продольной оси тела в том случае, когда обе лопасти его имеют одинаковую величину, и асимметричным, когда одна из лопастей — верхняя (эпицеркия) или нижняя (гипоцеркия) — больше другой.

Наибольшей асимметрией отличается хвостовой плавник гетероцеркального типа, для которого характерна внешняя и внутренняя асимметрия при пресоблающем развитии верхней лопасти. Из ныне живущих рыб гетероцеркальный хвостовой плавник свойствен селяхиям и осетровым; в более слабой степени гетероцеркия встречается и у представителей некоторых других групп (*Lepidosteiformes* и др.).

Согласно почти общепринятому в настоящее время взгляду (Шмальгаузен, 1916; Васнецов, 1941), увеличенная верхняя лопасть гетероцеркального хвостового плавника создает силу, направленную вниз, под некоторым углом к продольной оси тела и отклоняющую заднюю часть тела вниз, благодаря чему передний конец тела отклоняется вверх; во время движения это, как полагают, способствует поддержанию тела рыбы во

взвешенном состоянии. По мнению И. И. Шмальгаузена (1916), «гетероцеркальный хвостовой плавник сельхий и осетровых рыб... вследствие значительного преобладания спинного отдела... является источником силы, направленной не прямо вперед, а под некоторым углом к главной оси тела... Эта сила может быть разложена на большую силу..., направленную вдоль главной оси и движущую вперед, и значительно меньшую, перпендикулярную к ней, направленную вниз... и вращающую тело около некоторой средней точки хвостом вниз. У тех рыб, у которых имеется эпицеркальный хвост, туловище имеет приблизительно трехгранную форму; вследствие этого брюшная сторона оказывает большее сопротивление движению тела вперед, что должно бы также вызывать вращение около некоторой средней точки головой вниз... Очевидно, что гетероцеркальный хвост, действуя в противоположном смысле, устраняет вредное влияние неравномерного распределения сопротивления воды и делает возможным прямолинейное движение без особой работы других плавников. Когда рыба теряет трехгранную форму тела, являющуюся наиболее выгодной для быстро плавающих рыб высокого удельного веса, и приобретает dorso-ventrally симметричную форму, как, например, Chimaeridae со сжатым с боков телом, то хвостовой плавник становится вторично симметричным». Итак, по мнению И. И. Шмальгаузена, значительное преобладание спинного отдела в хвостовом плавнике приводит к тому, что такой плавник создает силу, направленную не прямо вперед, а несколько вниз, под некоторым углом к продольной оси тела, за счет чего задний конец тела рыбы опускается вниз.

Выше, в разделе 1, мы рассмотрели условия, при которых верхняя лопасть хвостового плавника может создавать силу, направленную вперед и вниз: такая сила создается верхней лопастью в том случае, если совершаемые лопастью поперечные колебания лежат в плоскости, параллельной или почти параллельной продольной оси этой лопасти (рис. 3). Для совершения таких движений верхняя лопасть хвостового плавника должна обладать определенной подвижностью не только в горизонтальном (латеральном), но и в вертикальном (дорзо-вентральном) направлении, так как разбираемые движения имеют не только горизонтальную, но и вертикальную составляющую, как это хорошо видно на рис. 3(Б).

Наблюдения за работой хвостового плавника акул [*Squalus acanthias* L.) и осетровых (*Acipenser güldenstädti colchicus* V. Marti, *Acipenser stellatus* Pallas, *Huso huso* (L)¹⁾] показывают, что у этих рыб во время плавания хвостовой плавник совершает поперечные колебания в горизонтальной плоскости, параллельной продольной оси тела, действуя при этом так, как показано на рис. 2. Следовательно, в результате работы гетероцеркального хвостового плавника акул и осетровых создается сила, направленная прямо вперед, и не имеющая вертикальных составляющих.

Поперечные движения хвостового плавника в горизонтальной плоскости, параллельной продольной оси тела, облегчаются большой горизонтальной подвижностью (гибкостью) этого плавника, которая характерна и для акул и для осетровых.

Поперечных колебаний, лежащих в плоскости, параллельной продольной оси лопасти, верхняя лопасть хвостового плавника ни у акул, ни

¹⁾ Все наблюдения были проведены в аквариумах Севастопольской биологической станции АН СССР.

у осетровых не совершает и, соответственно, не может создавать силу, направленную вниз. Это обусловлено весьма малой (практически равной нулю) подвижностью хвостового плавника и, в частности, его верхней лопасти, в вертикальном направлении: как у акул, так и у осетровых хвостовой плавник в целом и его верхняя лопасть практически не способны сгибаться (или сжиматься) в вертикальном направлении.

У акул препятствием к такого рода вертикальным изгибаниям верхней лопасти хвостового плавника служит ее большая ширина, которая сообщает ей большую жесткость в дорзо-вентральном направлении.

У осетровых, у которых верхняя лопасть хвостового плавника сравнительно узкая, имеется другой механизм, создающий жесткость верхней лопасти в дорзо-вентральном направлении. Таким механизмом являются у осетровых фулькры, сидящие на верхней стороне хвостового плавника и образующие его эпихордальную лопасть. Наличие фулькр обуславливает, одновременно, большую горизонтальную подвижность хвостового плавника и практически полную неподвижность его в дорзо-вентральном направлении. Плотно прижатые друг к другу и неподвижно соединенные друг с другом по всей своей длине, фулькры образуют на верхнем крае плавника жесткую систему, теоретически исключающую всякую возможность дорзо-вентральных изгибаний верхней лопасти плавника; практически эта возможность сводится к минимуму. В то же время фулькры не обеспечивают какой-либо жесткости верхней лопасти и всего плавника в латеральном (горизонтальном) направлении, благодаря чему как верхняя лопасть, так и весь плавник свободно могут отгибаться в стороны. Роль фулькр в создании дорзо-вентральной жесткости верхней лопасти хвостового плавника у осетровых доказывается экспериментально: если нарушить целостность связок между фулькрами (хотя бы в нескольких местах), верхняя лопасть приобретает значительную дорзо-вентральную подвижность (рис. 11).

Для более детального исследования деятельности гетероцеркального хвостового плавника был проделан ряд экспериментов с осетрами (*Acipenser güldenstädti colchicus* V. Marti). Искусственное уничтожение гетероцеркии у молодых осетров¹⁾ путем обрезания части верхней лопасти хвостового плавника (рис. 12) показало, что осетр с «симметрич-

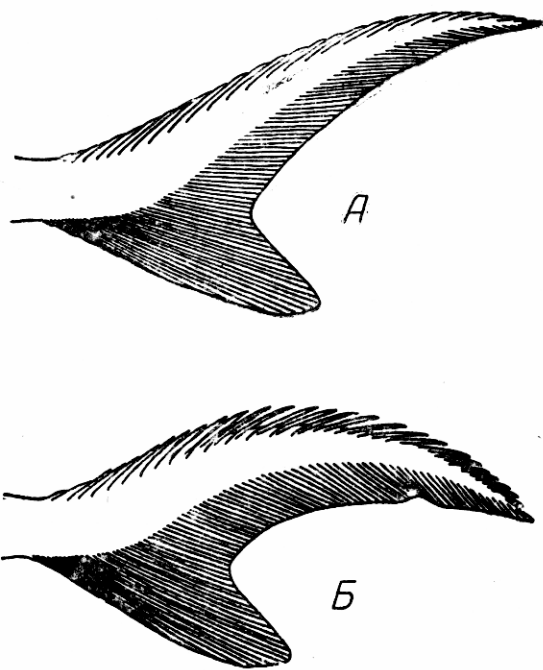


Рис. 11. Хвостовой плавник *Acipenser güldenstädti* Brandt. А—нормальный; Б—связки между фулькрами разрезаны, плавник свободно отгибается вниз.

¹⁾ Для опытов были использованы экземпляры длиной 30—40 см.

ным» хвостовым плавником плавают так же, как и с нормальным гетероцеркальным, не обнаруживая никаких признаков, свидетельствующих о каких-либо затруднениях; деятельность грудных плавников при этом никак не изменяется. Что самое главное — у оперированных осетров не обнаруживается никакой тенденции к опусканию переднего конца тела, что должно было бы иметь место, если бы гетероцеркия хвостового плавника во время движения постоянно способствовала бы отклонению заднего конца тела вниз. Чтобы исключить возможные компенсационные действия со стороны грудных плавников, последние у оперированных осетров в ряде случаев также отрезались. В этом случае осетр с «симметричным» хвостом по-прежнему плавал нормально, с той лишь разницей, что затруднились повороты в вертикальной плоскости, осуществляемые, в основном, с помощью грудных плавников, и появлялась тенденция к опусканию на дно, так как включались несущие плоскости (грудные плавники), однако это опускание совершалось, как правило, при сохранении горизонтальности продольной оси тела; никакой тенденции к хроническому опусканию переднего конца тела во время движения не обнаруживалось. Чтобы установить более точно, чем вызвана тенденция к опусканию на дно — укорочением верхней лопасти хвостового плавника или только отсутствием грудных плавников, — был поставлен контрольный опыт: у осетра были отрезаны грудные плавники и оставлен полностью хвостовой. Эффект получился совершенно такой же, как и в только что разобранным случае, когда были отрезаны грудные плавники и верхняя лопасть хвостового: точно так же обнаруживалась тенденция к опусканию на дно и точно так же это опускание совершалось, как правило, при сохранении горизонтальности продольной оси тела. Эти опыты лишний раз показывают, что удлиненная верхняя лопасть гетероцеркального хвостового плавника во время движения создает силу, направленную прямо вперед, не имеющую составляющих, которые способствовали бы отклонению заднего конца тела вниз.

Одновременно были проделаны опыты по созданию «искусственной» гетероцеркии у рыб с симметричным (гомоцеркальным) хвостовым плавником. Для этих опытов были использованы ставрида (*Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev) и смарида (*Spicara smaris* (L)¹⁾. Отрезая одну из лопастей хвостового плавника — нижнюю или верхнюю, — мы получали таким образом, «эпицеркальный» или «гипоцеркальный» хвостовой плавник. Чтобы исключить компенсирующее влияние других плавников, все плавники при этом обрезались, кроме первого спинного, играющего

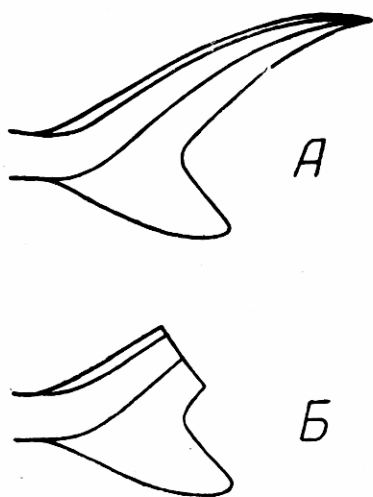


Рис. 12. Хвостовой плавник *Acipenser guldénstädti* Brandt. А — нормальный; Б — с укороченной верхней лопастью.

¹⁾ Экземпляры длиной 12—15 см.

роль кия и не способного к созданию сил, имеющих вертикальные составляющие (этот плавник оставлялся для сохранения устойчивости рыбы). Результат всегда был один и тот же: рыба с асимметричным эпицеркальным или гипоцеркальным хвостом плавала почти совершенно нормально, с той лишь разницей, что все повороты были явно затруднены; никакой тенденции к изменению положения продольной оси тела в вертикальной плоскости во время движения не обнаруживалось. Контролем в опытах являлись рыбы, у которых были удалены все плавники, кроме первого спинного и хвостового (рис. 13). Оперированные рыбы в большинстве случаев жили долго (несколько недель), и характер движения их все время оставался прежним.

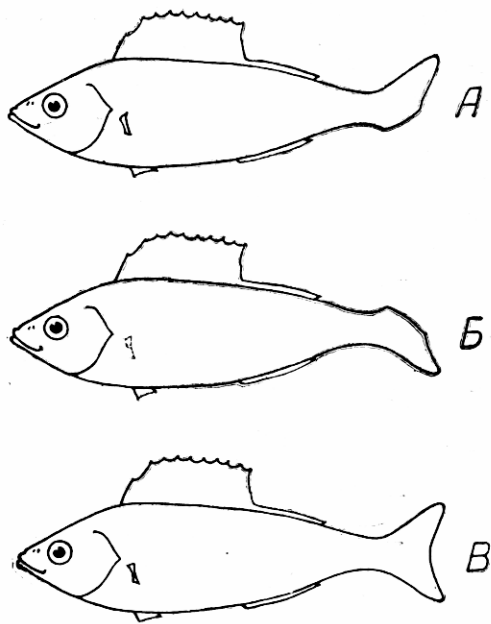


Рис. 13. Схема частичного удаления плавников у *Spicara smaris* (L). А — «Эпицеркальный» вариант, Б — «гипоцеркальный» вариант, В — контроль.

Таким образом, как опыты по уничтожению гетероцеркии, так и опыты по созданию искусственной гетероцеркии, дают результаты, полностью соответствующие сказанному выше (в 1 разделе) о механизме работы отдельных лопастей хвостового плавника и всего плавника в целом. Эти опыты, как, равным образом, и наблюдения за деятельностью нормального гетероцеркального хвостового плавника акул и осетровых, свидетельствуют о том, что гетероцеркальный хвостовой плавник во время поступательного движения рыбы создает прямо вперед направленную силу и не имеет отношения к созданию сил, лежащих в вертикальной плоскости и направленных под углом к продольной оси тела, т. е. иначе говоря, не имеет отношения к изменению направления движения в вертикальной плоскости.

Чтобы понять функциональное значение гетероцеркии, необходимо представить себе условия динамического равновесия рыбы во время движения. И. И. Шмальгаузен (1916) считает, что равновесие рыбы во время движения «...обусловлено следующим: 1) локомоторная сила должна быть приложена к главной оси тела и направлена вдоль этой оси по направлению движения, 2) центр тяжести должен находиться на главной оси тела и 3) равнодействующая всех сил сопротивления воды (движению вперед) должна располагаться на той же оси».

Рассмотрим первоначально первые два пункта, согласно которым центр тяжести и точка приложения локомоторной силы должны быть расположены на главной оси тела. Прежде всего следует подчеркнуть, что сущность дела заключается не в том, чтобы локомоторная сила была

приложена на главной (продольной) оси тела, а в том, чтобы она была приложена на прямой, проходящей через центр тяжести и параллельной направлению движения. Только в этом случае будут отсутствовать вращающие моменты, о которых мы говорили в начале 1-го раздела (рис. 1), где шла речь о работе отдельных лопастей хвостового плавника; все сказанное там в полной мере приложимо и к хвостовому плавнику в целом. Прохождение упомянутой прямой через центр тяжести делает плечо вращающего момента равным нулю, благодаря чему вращающий момент также становится равным нулю.

Упомянутую прямую, проходящую через центр тяжести и параллельную направлению движения, мы, для краткости, в дальнейшем будем называть горизонталью центра тяжести (рис. 14).

Известно, что основным двигателем рыбы является ее тело, тогда как хвостовой плавник как движитель обычно играет второстепенную роль. Локомоторная сила, создаваемая хвостовым плавником, является лишь частью общей локомоторной силы P , сообщающей рыбе поступательное движение. Сила P может быть разложена, таким образом, на две составляющие: 1) силу P_1 , создаваемую корпусом рыбы, и 2) силу P_2 , создаваемую хвостовым плавником. С достаточным приближением можно принять, что как общая локомоторная сила P , так и обе ее составляющие — P_1 и P_2 — приложены на горизонтали центра тяжести. В случае составляющей P_1 правомощность такого допущения очевидна, так как расположение самого центра тяжести определяется в основном или, во всяком случае — в значительной мере, именно расположением в теле мышц, являющихся источником локомоторной силы. В случае составляющей P_2 это допущение также вполне правомочно, так как центр тяжести и центр пластинки хвостового плавника практически всегда находятся, как мы увидим, на одной горизонтали (в случае, если хвостовой плавник выполняет локомоторную функцию).

И. И. Шмальгаузен (1916) отмечает, что если имеет место движение с постоянной скоростью, то расположение центра тяжести вне прямой, параллельной направлению движения, на которой приложена локомоторная сила, не оказывает влияния на направление движения. Действительно, если иметь в виду случай прямолинейного равномерного движения, то положение центра тяжести на горизонтали, на которой приложена локомоторная сила, не обязательно. Если же, однако, учесть, что в громадном большинстве случаев ускорение не равно нулю, т. е., что рыба на протяжении почти любого данного отрезка времени движется неравномерно, то делается очевидным, что положение центра тяжести на указанной горизонтали представляет собою, по существу, совершенно необходимое условие.

В полном соответствии с этим, центр пластинки хвостового

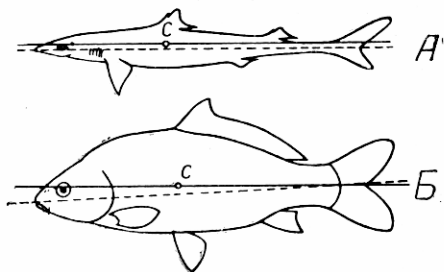


Рис. 14. Горизонталь центра тяжести (сплошная линия) и продольная ось тела рыбы (пунктир). c — центр тяжести; А — *Squalus acanthias* L., Б — *Cyprinus carpio* L.

плавника ¹⁾, являющийся точкой приложения создаваемой этим плавником локомоторной силы, располагается обычно отнюдь не на главной (продольной) оси, а на горизонтали центра тяжести. На этой же горизонтали располагается, как правило, и точка приложения силы лобового сопротивления, о чем подробнее говорится ниже. В связи с этим, если тело рыбы имеет более выпуклый верхний профиль, так что точка прикрепления хвостового плавника к позвоночному столбу ²⁾ находится ниже центра тяжести, то хвостовой плавник разрастается вверх, т. е. становится эпицеркальным, благодаря чему центр его пластинки — точка приложения создаваемой им локомоторной силы — перемещается вверх и приближается к горизонтали центра тяжести (рис. 15, Б). Если тело рыбы имеет более выпуклый нижний профиль, то точка прикрепления хвостового плавника находится выше центра тяжести, и хвостовой плавник соответственно разрастается вниз, т. е. становится гипоцеркальным; в этом случае точка приложения локомоторной силы, создаваемой плавником, также приближается к горизонтали центра тяжести (рис. 15, В). В этом, как мы полагаем, заключается одна из причин асимметрии хвостового плавника.

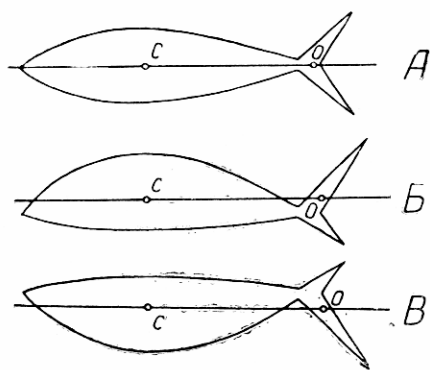


Рис. 15. Зависимость формы хвостового плавника от взаиморасположения центра тяжести и точки прикрепления хвостового плавника к позвоночному столбу. А — точка прикрепления хвостового плавника к позвоночному столбу лежит на горизонтали центра тяжести (изоцеркия), Б — точка прикрепления хвостового плавника лежит ниже горизонтали центра тяжести (эпицеркия), В — точка прикрепления хвостового плавника лежит выше горизонтали центра тяжести (гипоцеркия); с — центр тяжести, а — центр пластинки хвостового плавника, сплошная линия — горизонталь центра тяжести.

предпосылки к сохранению изоцеркии. Если рыба имеет тело явно асимметричное относительно продольной оси, то, естественно, и зона турбулен-

Другая и, вероятно, не менее важная причина асимметрии хвостового плавника заключена в особенностях расположения зоны турбулентности, возникающей сзади движущейся рыбы, и слоя трения. Подобно тому, как самый факт существования зоны вихрей, окружающей заднюю часть тела рыбы, и слоя трения приводит к делению хвостового плавника на две лопасти (см. раздел 1), так как форма этой зоны вихрей и расположение слоя трения определяют в известной мере форму двулопастного хвостового плавника, делая его то эпицеркальным, то гипоцеркальным, то изоцеркальным. Если тело рыбы более или менее симметрично относительно его продольной оси, то возникающие сзади рыбы зона вихрей и слой трения также более или менее симметричны относительно этой оси. В этом случае для выхода из зоны вихрей и слоя трения верхняя и нижняя лопасти хвостового плавника должны удлиниться в рав-

ной мере, что создает пред-

¹⁾ Эту точку мы находили как центр тяжести картонного шаблона хвостового плавника, вычерченного в определенном масштабе.

²⁾ Под этой точкой мы всюду понимаем точку середины хвостового стебля на вертикали начала хвостового плавника (его верхней или нижней лопасти).

тности и слой трения оказываются в такой же мере асимметричными относительно этой оси: при более выпуклом или более шероховатом верхнем профиле зона турбулентности и слой трения будут передвинуты относительно продольной оси тела рыбы несколько вверх, при более выпуклом или более шероховатом нижнем профиле — вниз. В соответствии с этим, для того, чтобы обе лопасти хвостового плавника в одинаковой мере выходили за пределы зоны турбулентности и слоя трения, должна быть удлинена в большей степени та лопасть, которая обращена в сторону более выпуклого (или более шероховатого) профиля: при более выпуклом или более шероховатом верхнем профиле — верхняя (что создает эпицеркию), при более выпуклом или более шероховатом нижнем профиле — нижняя (что приводит к гипоцеркии) (рис. 16).

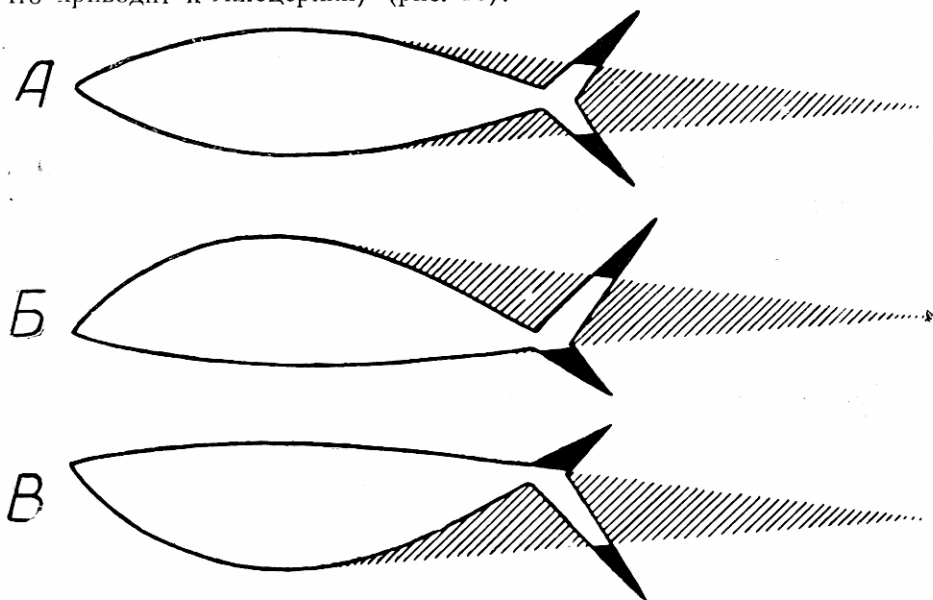


Рис. 16. Схема расположения лопастей хвостового плавника относительно зоны турбулентности при разной форме тела. А — при симметричном профиле (изоцеркия), Б — при более выпуклом верхнем профиле (эпицеркия), В — при более выпуклом нижнем профиле (гипоцеркия), Зона турбулентности заштрихована.

Таким образом, обе эти причины, обуславливающие возникновение асимметричных форм хвостового плавника, — расположение центра тяжести и расположение зоны вихрей и слоя трения — как бы складываются и изменяют строение хвостового плавника в одном и том же направлении: при большей выпуклости верхнего профиля тела возникает, как правило, эпицеркия, при большей выпуклости нижнего профиля — гипоцеркия, при более или менее симметричном профиле — изоцеркия.

Обратимся теперь к третьему пункту, указываемому И. И. Шмальгаузен (1916), в качестве условия равновесия рыбы во время движения. Согласно этому пункту, равнодействующая всех сил лобового сопротивления должна быть приложена на главной оси тела, на которой должны быть расположены также центр тяжести и точка приложения локомоторной силы. Здесь, как и при разборе первых двух пунктов, следует заметить, что существенно не то, будут ли расположены точка приложения равнодействующей сил лобового сопротивления и точка приложения ло-

комоторной силы на продольной оси тела, а то, будут ли эти точки лежать на горизонтали центра тяжести.

При движении рыбы вперед различные участки поверхности ее тела, в зависимости от того, как они наклонены относительно направления движения, создают силы, направленные вверх или вниз, являясь, таким образом, несущими плоскостями или углубителями. Схематично это показано на рис. 17. Как видно из рис. 17, условием динамического равновесия ры-

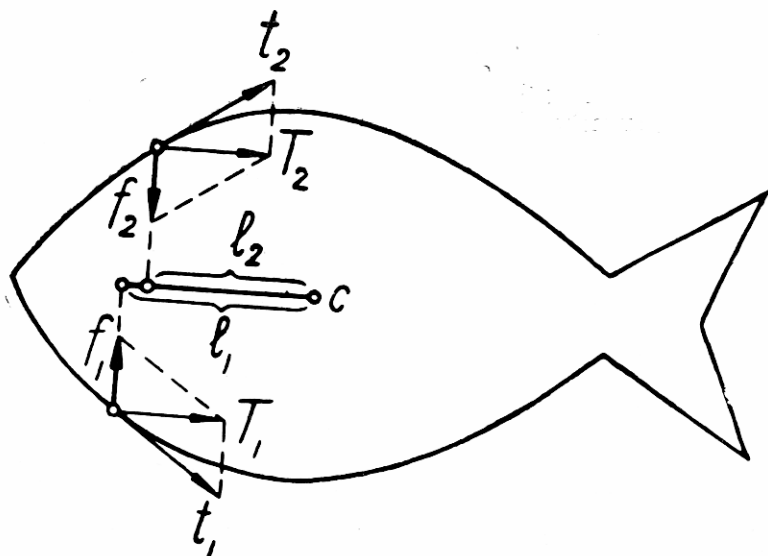


Рис. 17. Схема приложения сил лобового сопротивления, действующих на рыбу. T_1 — составляющая силы лобового сопротивления, приложенная на поверхности, играющей роль несущей плоскости; T_2 — составляющая силы лобового сопротивления, приложенная на поверхности, играющей роль углубителя; f_1 и f_2 — составляющие T_1 ; f_2 и t_2 — составляющие T_2 ; l_1 — плечо вращающего момента, создаваемого силой f_1 ; l_2 — плечо вращающего момента, создаваемого силой f_2 ; C — центр тяжести.

бы во время движения¹⁾ является алгебраическое равенство суммы всех элементарных моментов ($f_1 l_1$), стремящихся приподнять передний конец ее тела, и суммы всех элементарных моментов ($f_2 l_2$), стремящихся опустить его. Иначе говоря, должно иметь место следующее равенство: $\Sigma f_1 l_1 = -\Sigma f_2 l_2$. Если корпус рыбы не удовлетворяет этим требованиям, то появляется необходимость в создании дополнительных моментов с помощью плавников. Так, например, если $\Sigma f_1 l_1 < -\Sigma f_2 l_2$, то возникает необходимость в специальных несущих плоскостях, создающих подъемную силу и поднимающих передний конец тела, в результате чего восстанавливается равенство $\Sigma f_1 l_1 = -\Sigma f_2 l_2$. Функцию несущих плоскостей выполняют обычно грудные плавники (это имеет место, например, у акул, осетровых и др.).

Необходимость в несущих плоскостях возникает и в другом случае — когда удельный вес рыбы значительно больше удельного веса воды, что характерно, например, для молоди акул; в этом случае несущие плоскости представляют собою приспособление, нейтрализующее отрицательную плавучесть. Аналогичную функцию несущие плоскости выполняют и у

¹⁾ Имеется в виду динамическое равновесие в дорзо-вентральной плоскости; равновесие в латеральном направлении для всех рыб (за исключением камбал) обусловливается двусторонней симметрией тела рыбы и априори принимается существующим.

других рыб с высоким удельным весом, к числу которых относится большинство придонных форм, в частности *Uranoscopus scaber* L. и *Trachinus draco* L.; удельный вес каждой из этих рыб составляет, по нашим определениям, около 1.08.

Итак, мы установили, что на рыбу могут действовать два вращающих момента. Один из них создается локомоторной силой в том случае, если она не приложена на горизонтали центра тяжести. Другой момент создается силой лобового сопротивления, ее вертикальными составляющими в том случае, если сумма моментов сил, направленных вверх, не равна сумме моментов сил, направленных вниз (т. е. если $\Sigma f_1 l_1 \neq -\Sigma f_2 l_2$). Кроме того, на рыбу может оказывать заметное влияние сила остаточного веса, если удельный вес рыбы значительно превышает удельный вес воды. Действие всех этих сил и моментов нейтрализуется специальными приспособлениями, в числе которых не последнее место занимают приспособления, связанные со строением и функциями хвостового плавника. Рассмотрим три основных случая:

1. Тело в дорзо-вентральном направлении симметрично (точнее — почти симметрично).

Вследствие симметрии тела точка прикрепления хвостового плавника находится на горизонтали центра тяжести или в непосредственной близости от этой горизонтали и потому хвостовой плавник симметричный. Эта симметрия хвостового плавника обуславливается также и тем, что зона вихрей, образующаяся у заднего конца тела, симметрична относительно продольной оси тела. Сила F лобового сопротивления благодаря симметрии тела создает в вертикальной плоскости только взаимоуничтожающиеся вращающие моменты ($\Sigma f_1 l_1 = -\Sigma f_2 l_2$) и потому оказывает лишь тормозящее действие.

Если плавучесть близка нейтральной, т. е. если сила G тяжести и сила Q гидростатического давления воды практически уравнивают друг друга (т. е. $G = Q$)¹⁾, то в несущих плоскостях нет надобности. Примерами такого случая может служить большая часть пелагических рыб.

Если плавучесть отрицательная, то возникает необходимость в несущих плоскостях, создающих дополнительную подъемную силу, которая нейтрализует влияние силы остаточного веса. Примером такого положения могут служить многие придонные рыбы с большим удельным весом, в частности — *Uranoscopus*, *Trachinus*, *Neogobius*, *Scorpaena* и др.²⁾. Несущими плоскостями у них являются не только грудные плавники, но и вся вентральная поверхность передней части тела. В соответствии с этим, у всех таких рыб грудные плавники увеличены, а передняя часть тела час-

1) Точки приложения сил G и Q , строго говоря, различны. Сила тяжести G приложена в центре тяжести, сила гидростатического давления воды Q — в геометрическом центре объема рыбы; благодаря этому указанные силы образуют пару с вращающим моментом, плечом которого является проекция на горизонтальную плоскость расстояния между точками приложения сил G и Q . Однако эта проекция очень мала. Так, из девятнадцати видов рыб, исследованных Маньяном (Magnan et Saint-Laguë, 1929), у одиннадцати она составляет не более 1% абсолютной длины рыбы, у шести — от 1 до 3% той же длины и у двух — от 3 до 5%. Вследствие незначительной величины плеча, действие возникающего момента настолько незначительно, что им можно пренебречь, с достаточным приближением приняв его равным нулю.

2) Удельный вес *Uranoscopus scaber* L. равен, по нашим определениям, 1.08, *Trachinus draco* L. — 1.08, *Neogobius melanostomus* (Pallas) — 1.08, *Scorpaena porcus* L. — 1.07—1.08,

то бывает расширена (рис. 18—21). Характерно также, что центры пластинок грудных плавников, выполняющих функцию несущих плоскостей, при расправленных плавниках находятся вблизи поперечной вертикальной плоскости, проходящей через центр тяжести; это гарантирует минимальную величину (или полное отсутствие) вредных вращающих моментов, которые могут возникать в результате действия подъемной силы, создаваемой грудными плавниками и всей вентральной поверхностью передней части тела: центр всей этой поверхности, играющей роль несущей плоскости, должен находиться вблизи поперечной вертикальной плоскости, проходящей через центр тяжести. Основная подъемная сила создает

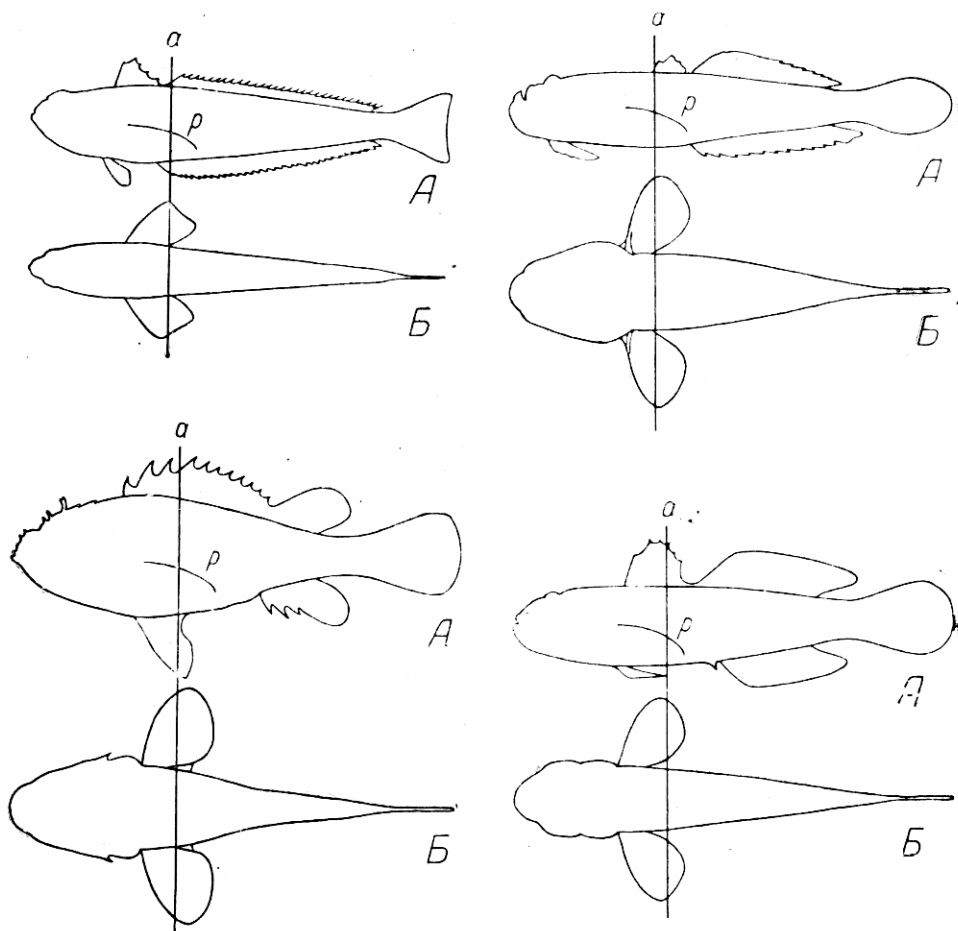


Рис. 18. *Trachinus draco* L., длина (здесь и на рис. 19—25 до конца позвоночного столба) — 16,6 см. Вертикальная (А) и горизонтальная (Б) продольные проекции, а — вертикальная плоскость, проходящая через центр тяжести; р — грудной плавник.

Рис. 19. *Uranoscopus scaber* L., длина — 15,8 см. Вертикальная (А) и горизонтальная (Б) продольные проекции. Обозначения — как на рис. 18.

Рис. 20. *Scorpaena porcus* L., длина — 22,0 см. Вертикальная (А) и горизонтальная (Б) продольные проекции. Обозначения — как на рис. 18.

Рис. 21. *Neogobius melanostomus* (Pallas), длина — 12,8 см. Вертикальная (А) и горизонтальная (Б) продольные проекции. Обозначения — как на рис. 18.

ся, несомненно, грудными плавниками, так как они имеют более плоскую поверхность, чем нижняя поверхность головы и передней части туловища, и, кроме того, пластинки их расположены под большим углом к направлению движения (увеличен угол атаки, с увеличением которого до известного предела подъемная сила возрастает). В связи с этим, именно местоположение грудных плавников должно быть скоординировано с положением центра тяжести: именно центры пластинок грудных плавников должны быть расположены вблизи от поперечной вертикальной плоскости, проходящей через центр тяжести, что и наблюдается в действительности (рис. 18—21).

2. Верхний профиль тела более выпуклый или более шероховатый, чем нижний.

Вследствие того, что верхний профиль тела более выпуклый, центр тяжести находится выше продольной оси тела. Зона вихрей несимметрична относительно продольной оси тела, она смещена вверх. Точка прикрепления хвостового плавника находится или на горизонтали центра тяжести и, одновременно, примерно на средней оси зоны вихрей, или — ниже центра тяжести и ниже средней оси зоны вихрей. В первом случае локомоторная сила P_2 , создаваемая хвостовым плавником, оказывается приложенной на горизонтали центра тяжести при условии симметричности формы хвостового плавника (рис. 22, А—Б); во втором случае таким условием является эпицеркия, благодаря которой достигается перемещение центра пластинки плавника (т. е. точки приложения силы P_2) вверх (рис. 22, В—Д). Благодаря тому, что верхний профиль тела более выпуклый, при движении вперед создается постоянный вращающий момент, стремящийся опустить передний конец тела, т. е., иначе говоря, $\Sigma f_{11} < -\Sigma f_{21}$. Равенство $\Sigma f_{11} = -\Sigma f_{21}$ восстанавливается путем создания в передней части тела несущих плоскостей (грудные плавники), образующих дополнительный момент, стремящийся приподнять передний конец тела.

Если плавучесть близка к нейтральной, то подъемная сила, образуемая несущими плоскостями, уравнивает только действие вращающего момента $f_2 l_2$, создаваемого силой лобового сопротивления и стремящегося опустить передний конец тела рыбы. Примером этого случая могут служить некоторые придонные карповые, в частности, сазан (*Cyprinus carpio* L.), *Triglidae* и др.¹⁾

Если плавучесть отрицательная, то создаваемая несущими плоскостями подъемная сила нейтрализует не только действие момента $f_2 l_2$, но и силу остаточного веса $G = G - Q$. Примерами такого положения являются многие представители *Teleostomi*, ведущие придонный образ жизни (в частности *Mullidae*²⁾ и др.

Из вымерших рыбообразных в качестве примера подобного соотношения сил могут быть названы представители *Cephalaspidiformes* (*Cephalaspides*), имевшие массивный головной панцирь. Более чем вероятно, что *Cephalaspidiformes* имели резко отрицательную плавучесть, так как многочисленные скелетные образования на поверхности тела должны были значительно увеличить их удельный вес. В пользу этого предположения говорит и факт наличия у них специальных несущих плоскостей — грудных плавников (Берг, 1955). Поскольку верхний профиль тела,

1) Удельный вес *Cyprinus carpio* L. составляет около 1.00, *Trigla lucerna* L. — 1.02.

2) Удельный вес *Mullus barbatus* L. равен 1.06.

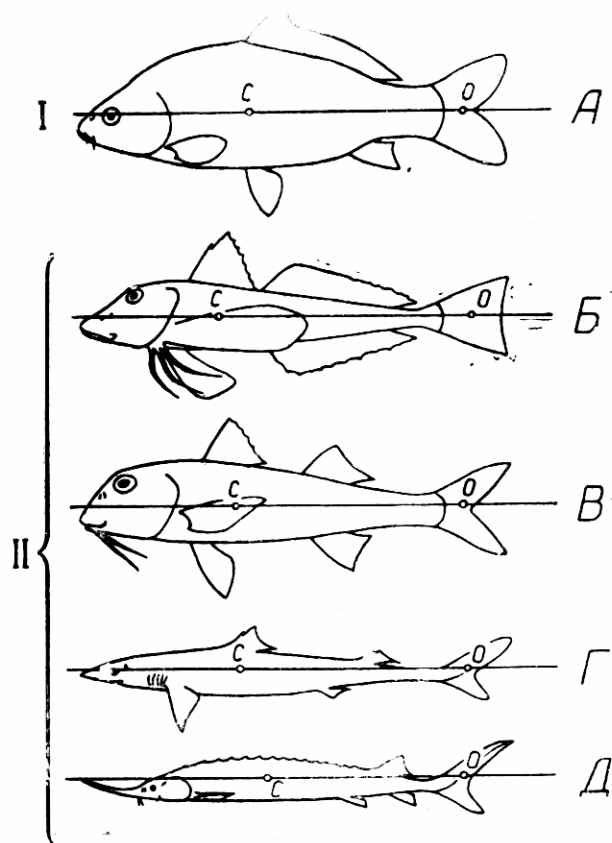


Рис. 22. Расположение и форма хвостового плавника у рыб с более выпуклым верхним профилем тела. I — точка прикрепления хвостового плавника к позвоночному столбу лежит на горизонтали центра тяжести (изоцеркия), II — точка прикрепления хвостового плавника к позвоночному столбу находится ниже горизонтали центра тяжести. А — *Cyprinus carpio* L., длина — 43,0 см; Б — *Trigla lucerna* L., длина — 49,2 см; В — *Mullus barbatus ponticus* Essipow, длина — 17,5 см; Г — *Squalus acanthias* L., длина — 117,5 см; Д — *Acipenser stellatus* Pallas, длина — 98,5 см. с — центр тяжести, с — центр пластинки хвостового плавника; сплошная линия — горизонталь центра тяжести.

сравнительно с нижним, у *Cephalaspidiformes* был заметно более выпуклый, хвостовой плавник сделался резко эпицеркальным (рис. 23).

Таким образом, в группе рыб с более выпуклым верхним профилем тела мы встречаем или виды, обитающие у дна, имеющие как нейтраль-

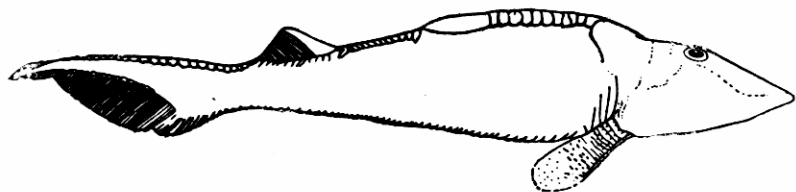


Рис. 23. *Hemicyclaspis murchisoni* (Egerton) (*Cephalaspidiformes*) Реставрация. Уменьшено. Верхний силур (даунтонский ярус Англии). По Stensiö (1932), из Бейра 1955), с изменениями.

ную, так и отрицательную плавучесть, или пелагические формы с отрицательной плавучестью (например, молодь акул).

Придонным рыбам такая форма тела, с прямым или почти прямым нижним профилем и более выпуклым верхним, позволяет захватывать пищу со дна, не изменяя, или почти не изменяя горизонтального положения тела, а также помогает повороту по дуге вниз, важному при захвате пищи со дна. Кроме того, такая форма тела помогает более «плотно» сидеть на грунте, что для придонных форм важно как в смысле сопротивления действию токов воды (речные течения, действие волн в зоне прибоя и др.), так и в смысле маскировки.

У пелагических рыб с отрицательной плавучестью — у акул — большая выпуклость верхнего профиля тела, сравнительно с нижним, является следствием уплощения нижней поверхности тела, которая играет роль несущей поверхности (Шмальгаузен, 1916).

Чтобы закончить с группой рыб, имеющих более выпуклый верхний профиль тела, рассмотрим три случая, которые, как нам кажется, представляют особый интерес с точки зрения строения хвостового плавника: случай кефалей, случай акул и случай осетровых.

У кефалей (*Mugilidae*) верхний и нижний профили тела имеют более или менее одинаковую кривизну, однако у большинства видов тело в передней части заметно расширено дорзально, благодаря чему центр тяжести перемещен к спине и находится обычно выше продольной оси тела. Работами лаборатории ихтиологии Севастопольской биологической станции было показано, что между формой тела и формой хвостового плавника у кефалей имеется

определенная связь: у видов, у которых спина расширена слабо (*Mugil saliens* Risso), верхняя и нижняя лопасти хвостового плавника имеют одинаковую длину, тогда как у форм с наиболее широкой спиной (*Mugil cephalus* L.) верхняя лопасть значительно длиннее нижней, т. е. имеет место эпицеркия, причем эта эпицеркия выражена тем сильнее, чем шире спина (рис. 24). Расширенная передняя часть спины и широкий плоский лоб кефалей являются специальным «углубителем», облегчающим поворот вниз, часто совершаемый рыбой при захвате пищи со дна (Бурдак, 1957).

Таким образом, с

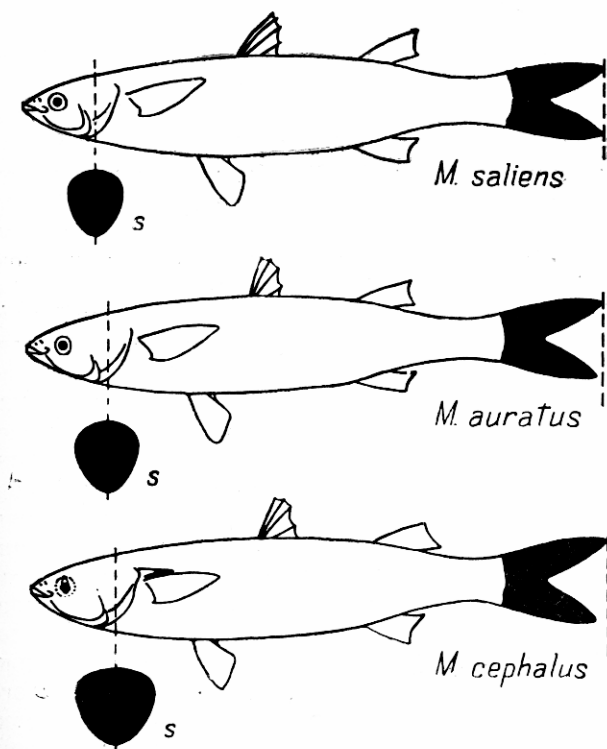


Рис. 24. Поперечное сечение тела (S) и форма хвостового плавника у *Mugil*. А — *M. saliens* Risso, Б — *M. auratus* Risso, В — *M. cephalus* L. По Бурдак (1957):

расширением спины и перемещением центра тяжести вверх, происходит увеличение верхней лопасти хвостового плавника, благодаря чему центр пластинки плавника также перемещается вверх, вслед за горизонталью центра тяжести (рис. 25). Этот пример для нас особенно важен, так как он показывает, что положение центра пластинки хвостового плавника, являющегося точкой приложения создаваемой

этим плавником локомоторной силы P_2 , действительно связано именно с положением центра тяжести: при перемещении центра тяжести, даже если продольный профиль тела остается более или менее симметричным относительно его продольной оси (как это имеет место у кефалей), точка приложения создаваемой хвостовым плавником силы P_2 — центр пластинки хвостового плавника — перемещается в том же направлении, что и центр тяжести, оставаясь на горизонтали центра тяжести. Это лишний раз доказывает правильность наших рассуждений.

Не менее интересный пример представляют собою акулы. Акулы считаются обычно «тяжелыми» рыбами, удельный вес которых значительно выше удельного веса воды (Шмальгаузен, 1916). Мы можем только отчасти согласиться с этим, так как взрослые экземпляры *Squalus acanthias* L. имеют, как мы установили, удельный вес 1,01—1,02¹⁾, т. е. плавучесть их близка к нейтральной; мелкие экземпляры этого вида, длиной 30—40 см имеют, правда, удельный вес 1,04, т. е. плавучесть их заметно отрицательная. Можно думать, что представление об отрицательной плавучести акул сложилось благодаря исследованию мелких экземпляров; вероятно, не только у *Squalus acanthias*, но и у ряда других видов акул во взрослом состоянии плавучесть близка к нейтральной. Возрастная динамика удельного веса у акул до настоящего времени практически не исследована, да и вообще удельный вес определен только у отдельных видов. Во всяком случае, нам достоверно известен пример акулы с нейтральной плавучестью (*Squalus acanthias*). В тех случаях, когда плавучесть акулы заметно отрицательная (как, например, в случае молоди *Squalus acanthias*), поддержание тела во взвешенном состоянии осуществляется за счет несущих плоскостей, функцию которых у акул выполняют грудные плавники и вся нижняя поверхность тела. В связи с уплощением нижней поверхности тела верхний профиль тела обычно более выпуклый, чем нижний и центр тяжести находится выше точки прикрепления хвостового плавника. Соответственно этому хвостовой плавник эцицеркальный, причем эцицеркия эта выражена тем сильнее, чем больше выпуклость верх-

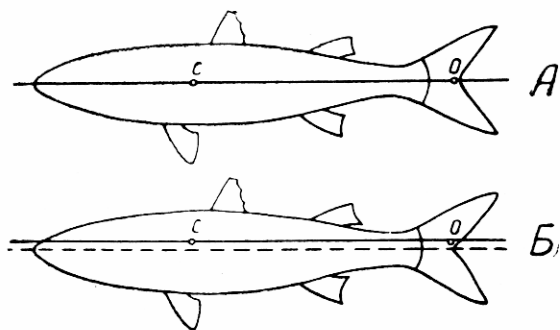


Рис. 25. Зависимость между формой хвостового плавника и положением центра тяжести у Mugil. А — *M. saliens* Risso, длина — 30,5 см; Б — *M. cephalus* L., длина — 41,0 см; с — центр тяжести, о — центр пластинки хвостового плавника, сплошная линия — горизонталь центр тяжести, пунктир — продольная ось тела.

¹⁾ Малый удельный вес взрослых экземпляров *Squalus acanthias* обусловлен главным образом накоплением жира в печени.

него профиля тела сравнительно с нижним. Если не считать *Alopiinae* (*Lamnidae*, *Lamniformes*), у которых чрезвычайно сильное удлинение верхней лопасти хвостового плавника определяется, видимо, какими-то особыми причинами, то у остальных акул наблюдается правильная зависимость между формой тела и формой хвостового плавника. Наиболее резко выражена гетероцеркия (эпицеркия) у форм с наиболее выпуклым верхним профилем тела и наиболее прямым нижним, в частности у *Rhineodon*; несколько менее выпуклый верхний профиль тела и несколько менее резкая эпицеркия хвоста наблюдается у *Sphyrnidae*; еще более симметричный профиль тела и еще менее резкую эпицеркию хвоста мы находим у *Carcharhinidae*; далее идут *Squalidae*, у которых тело еще более симметрично, а верхняя лопасть хвоста — еще короче; наконец, почти симметричное тело и почти изоцеркальный

хвостовой плавник мы видим у *Lamna* и *Isurus* (Fowler 1936; Bigelow and Schroeder, 1948), (рис. 26).

Очень резко выражена асимметрия хвостового плавника также у *Hexanchiformes* и *Scyliorhinidae*. Однако у представителей этих групп хвостовой плавник по своей форме (Bigelow and Schroeder, 1948) слишком далек от двухлопастного хвоста в обычном понимании этого термина: нижней лопасти плавника фактически почти нет, на месте будущей нижней лопасти гипохордальная лопасть образует только незначительное возвышение, (рис. 27 А). На примере этих акул мы видим одну из сравнительно ранних стадий образования гетероцеркии из протоцеркии: в связи с этим интересно отметить, что такая же форма хвостового плавника характерна также для эмбрионов более высокоорганизованных акул, в частности *Squalidae* (рис. 27, Б). Таким образом, как данные эмбриологии, так и сравнение хвостового плавника *Hexanchiformes* и *Scylior-*

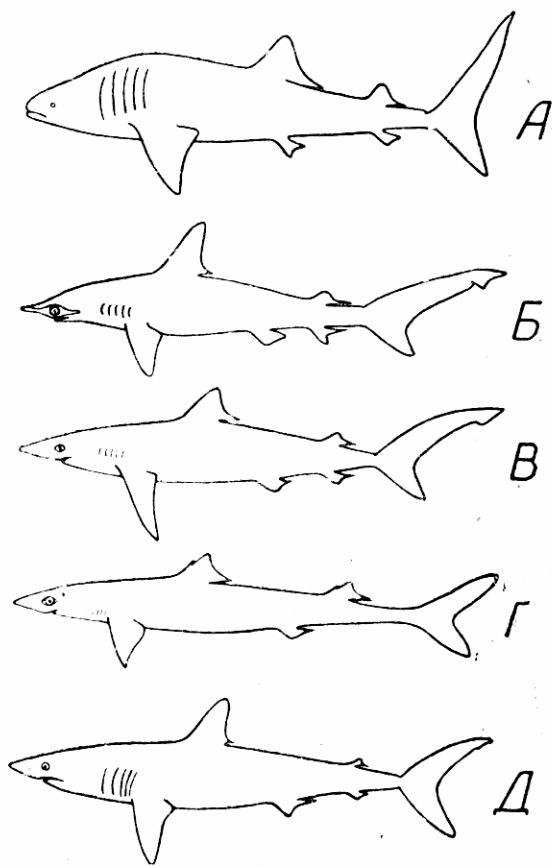


Рис. 26. Зависимость формы хвостового плавника от формы тела у акул. А — *Rhineodon typus* (Smith), длина (абсолютная) — 528,5 см, по Bigelow и Schroeder (1948), с изменениями; Б — *Sphyrna zygaena* (L.), длина — 68,7 см, по Bigelow и Schroeder (1948), В — *Prionace glauca* (L.), длина — 182,5 см; Г — *Squalus acanthias* L., длина — 117,5 см; Д — *Isurus paucus* Rafinesque, длина — 164,0 см; по Bigelow и Schroeder (1948). Пояснения в тексте.

hinidae с хвостовым плавником других акул, свидетельствуют о примитивности этой формы хвостового плавника.

Весьма интересную особенность представляет собою дополнительная лопастинка на конце хвостового плавника у Hexanchiformes, Scyliorhinidae и некоторых других акул (рис. 28). Эта лопастинка расположена выше точки прикрепления хвостового плавника, и потому ее надо рассматривать как приспособление, способствующее увеличению площади верхней части плавника, т. е. способствующее перемещению центра пластинки плавника вверх. О функциональном значении этого смещения говорилось уже неоднократно выше. Одновременно, указанная лопастинка увеличивает площадь той части плавника, которая дальше всего отстоит от оси зоны вихрей (см. выше) и которая, следовательно, может работать с наибольшей продуктивностью.

Рис. 27. Строение хвостового плавника у *Scyliorhinus* и *Squalus*. А — *Scyliorhinus boa* Goode and Bean длина (абсолютная) — 31.6 см, по Bigelow и Schroeder (1948), с изменениями; Б — *Squalus acanthias* L., эмбрион длиной 16.0 см; В — *Squalus acanthias* L., длина — 117.5 см. Пояснения в тексте.

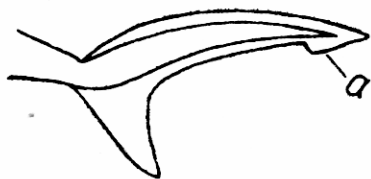


Рис. 28. Дополнительная лопастинка (а) на хвостовом плавнике у *Prionace glauca* (L.). Длина рыбы — 182.5 см.

речное сечение в виде пятигранника, одна из сторон которого обращена вниз). Благодаря этому, верхний профиль тела сильно выпуклый, тогда как нижний — почти совершенно прямой; эта асимметрия профиля у осетровых выражена еще более резко, чем у акул. Дорзовентральная асимметрия тела у осетровых усугубляется еще и наличием

Попутно обратим внимание на одно обстоятельство, которое состоит в том, что высота хвостового плавника связана прямой зависимостью с высотой тела, определяющей вертикальный поперечник зоны вихрей. У акул эта зависимость хорошо выражена: у форм с наиболее высоким телом имеется и наиболее высокий хвостовой плавник, и наоборот (рис. 29).

Осетровые так же, как и акулы, имеют резко гетероцеркальный хвостовой плавник. Большой плавательный пузырь осетровых и значительные запасы жира в теле делают плавучесть этих рыб (взрослых экземпляров) близкой к нейтральной или только слегка отрицательной¹⁾. Придонный образ жизни, связанный с частым нахождением у дна и захватыванием пищи со дна, обусловил нижнее положение рта, выпрямление нижнего профиля тела и некоторое уплощение его брюшной поверхности (тело имеет попе-

¹⁾ Удельный вес *Acipenser güldenstädti* Brandt при длине 80—100 см составляет, по нашим определениям, —1.01—1.02; удельный вес *Acipenser stellatus* Pallas при той же длине — 1.02—1.03. Эти цифры (1.01—1.03) являются средними для большинства пелагических рыб.

на середине спины ряда жучек, отсутствующего на середине брюха; вообще жучки на верхней половине тела (спинной и боковые ряды) развиты всегда сильнее, чем на нижней (брюшные ряды). Это делает верхнюю поверхность тела по сравнению с нижней более шероховатой, что усиливает асимметрию вышеупомянутой зоны вихрей и слоя трения, асимметричных уже в результате асимметрии тела, еще более смещающих их вверх. В связи с этим хвостовой плавник резко гетероцеркальный.

Поскольку верхний профиль тела значительно более выпуклый, чем нижний, $\Sigma f_1 l_1 < -\Sigma f_2 l_2$ поэтому требуются специальные несущие плоскости, создающие дополнительную подъемную силу, благодаря которой восстанавливается равенство $\Sigma f_1 l_1 = -\Sigma f_2 l_2$. Роль несущих плоскостей играют грудные плавники.

Интересно, что у мальков осетровых, у которых асимметрия тела выражена еще более резко, чем у взрослых особей, а верхний профиль еще более шероховатый, асимметрия хвостового плавника также выражена сильнее, чем у взрослых рыб. В своем развитии хвостовой плавник осетровых проходит ту же стадию, что и хвостовой плавник акул, т. е. стадию, не имеющую нижней лопасти (рис. 27, А, Б).

3. Нижний профиль тела более выпуклый, чем верхний. Вследствие того, что нижний профиль тела более выпуклый, чем верхний, центр тяжести находится ниже точки прикрепления хвостового плавника. Зона вихрей несимметрична относительно продольной оси тела, она смещена вниз. Таким образом, точка прикрепления хвостового плавника лежит выше горизонтали центра тяжести и выше средней оси зоны вихрей. Вследствие этого для смещения центра пластинки плавника вниз, на горизонталь центра тяжести, нижняя лопасть его удлиняется, т. е. хвост становится гипоцеркальным. Поскольку нижний профиль тела более выпуклый, чем верхний, то, рассуждая теоретически, следует полагать, что при движении вперед создается постоянный вращающий момент, стремящийся приподнять передний конец тела, т. е. что $\Sigma f_1 l_1 > -\Sigma f_2 l_2$. Необходимо, однако, заметить, что в данном случае разница в величинах $\Sigma f_1 l_1$ и $\Sigma f_2 l_2$, вероятно, очень незначительна, если даже не равна нулю, так как нижний профиль тела хотя и более выпуклый, чем верхний, но зато и более приостренный, и имеющий иногда вид острого киля (большинство Clupeidae, Pelecus и др.), благодаря чему он практически вряд ли может играть роль несущей плоскости, создающей сколько-нибудь заметную подъемную силу: выпуклость нижнего профиля сводится на нет его приостренностью и поэтому практически имеет место равенство $\Sigma f_1 l_1 = -\Sigma f_2 l_2$.

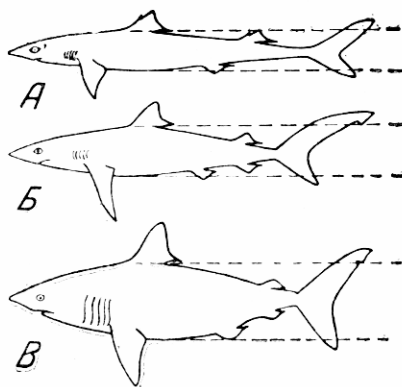


Рис. 29. Зависимость высоты хвостового плавника от высоты тела у акул. А — *Squalus acanthias* L., длина (абсолютная) — 117,5 см; Б — *Prionace glauca* (L) длина — 182,5 см; В — *Isurus nasus* (Bonnaterre), длина — 70,0 см; по Wowler (1936). Пунктиром проведены горизонтали верхней и нижней точек профиля тела.

Во всяком случае, мы не знаем примеров, когда бы имели место специальные постоянно действующие углубители, призванные восстанавливать равенство $\Sigma f_1 l_1 = -\Sigma f_2 l_2$, как это наблюдается в случае с несущими плоскостями. Известные нам рыбы с наиболее выпуклым нижним профилем тела и наиболее прямым верхним (*Pelecus*, *Scardinius*) не употребляют грудные плавники в качестве постоянно действующих углубителей и пользуются ими не иначе, как при изменении направления движения. Поэтому, с достаточным приближением можно принять, по крайней мере — применительно к ныне живущим рыбам¹⁾, что в разобранным случае, т. е. когда нижний профиль тела более выпуклый, чем верхний, равенство $\Sigma f_1 l_1 = -\Sigma f_2 l_2$ в достаточной мере обеспечивается уже самой формой корпуса рыбы, несмотря на его асимметрию.

Все ныне живущие рыбы, у которых нижний профиль тела более выпуклый, чем верхний, имеют плавучесть, близкую к нейтральной. Таковы, в большинстве своем, Clupeidae, Elopidae, Megalopidae, из Cyprinidae — *Pelecus*, *Abramis*, *Blicca*, *Alburnus*, *Alburnoides*, *Chalcalburnus*, *Aspius*,

и др. У всех у них хвостовой плавник гипоцеркальный, причем гипоцеркия эта выражена тем сильнее, чем более выпуклый нижний профиль, по сравнению с верхним и чем толще нижняя часть тела, т. е., иначе говоря, чем сильнее смещены вниз центр тяжести и средняя ось зоны вихрей (рис. 30). О функциональном значении возникающей в этом случае гипоцеркии уже говорилось.

В некоторых случаях гипоцеркия определяется отчасти, быть может, усилением активной функции хвостового плавника, если это усиление связано с усиленной работой его нижней лопасти. Не исключена возможность, что именно таково отчасти происхождение гипоцеркии у *Adramis brama* (L.), *Adramis sapa* (Pallas) и *Blicca bjoerkna* (L.), захватывающих пищу со дна и часто совершающих поворот по дуге вниз, который обеспечивается отчасти работой нижней лопасти хвостового плавника. Однако у *Adramis ballerus* (L.), имеющего «конечный рот и питающегося планктоном», гипоцеркия хвостового плавника выражена еще более

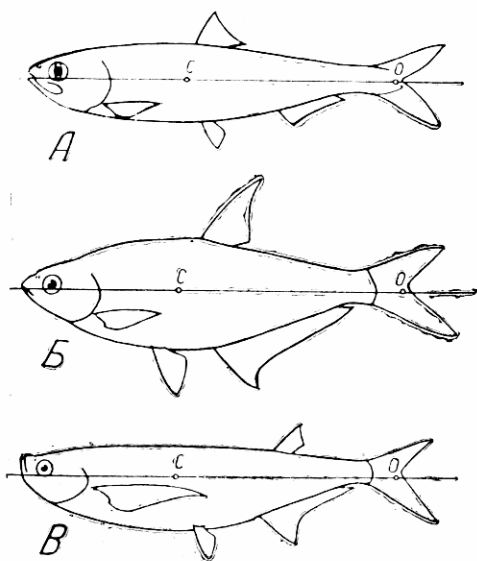


Рис. 30. Расположение и форма хвостового плавника у рыб с более выпуклым нижним профилем тела. А — *Alosa kessleri pontica* (Eichwald), длина до конца позвоночного столба — 25,0 см; Б — *Adramis ballerus* (L), длина — 28,2 см; В — *Pelecus cultratus* (L), длина — 29,9 см; с — центр тяжести, о — центр пластинки хвостового плавника, сплошная линия — горизонталь центра тяжести.

¹⁾ Среди вымерших рыбообразных мы знаем примеры, когда безусловно имело место неравенство $\Sigma f_1 l_1 > -\Sigma f_2 l_2$.

резко, чем у перечисленных трех бентосоядных видов с полунижним ртом. Это заставляет думать, что гипоцеркия у *Adramis* и *Blicca* обусловлена не только и не столько усилением активной функции нижней лопасти хвостового плавника, сколько общей формой тела и расположением центра тяжести: у взрослых особей *Blicca* и *Abramis* точка прикрепления хвостового плавника лежит выше горизонтали центра тяжести и потому для перенесения центра пластинки хвостового плавника на эту горизонталь необходимо увеличение нижней лопасти плавника, что и имеет место в действительности (рис. 31). Такова, как мы полагаем, основная причина гипоцеркии у *Abramis* и *Blicca*. Кроме того, у большинства представителей этих родов нижний профиль тела более выпуклый, чем верхний, что уже само по себе ведет к гипоцеркии, благодаря возникающей асимметрии зоны вихрей. Наиболее резко выражена гипоцеркия у *Abramis ballerus* и

Adramis sapa, у которых нижний профиль тела, сравнительно с верхним, наиболее выпуклый и центр тяжести лежит наиболее низко (рис. 31). У *Adramis brama* верхний профиль тела обычно слегка более выпуклый, чем нижний, хотя бывает и наоборот; однако центр тяжести всегда находится ниже точки прикрепления хвостового плавника и потому хвост всегда гипоцеркальный.

Гипоцеркия у *Exocoetidae* не связана непосредственно с движением в водной среде и является, как показал В. В. Шулейкин (1928), приспособлением для взлета с поверхности воды.

Виды с более выпуклым нижним профилем тела и отрицательной плавучестью мы находим среди вымерших рыбообразных. Собственно говоря, правильнее сказать, что мы знаем некоторые вымершие виды, у которых можно предполагать наличие последнего качества в сочетании с более выпуклым нижним профилем тела. Примером такого положения может, видимо, служить девонский *Pteraspis* (*Pteraspiformes*, *Pteraspides*), который имел широкий панцирь, закрывавший переднюю часть тела, сильно выпуклый снизу и слегка вогнутый сверху (рис. 32). Надо полагать, что многочисленные скелетные образования делали плавучесть *Pteraspis* резко отрицательной. Несомненно, что широкий, приподнятый кверху рострум и выпуклый брюшной диск панциря, а также корнуальные пластинки панциря (рис. 32) выполняли функцию несущих плоскос-

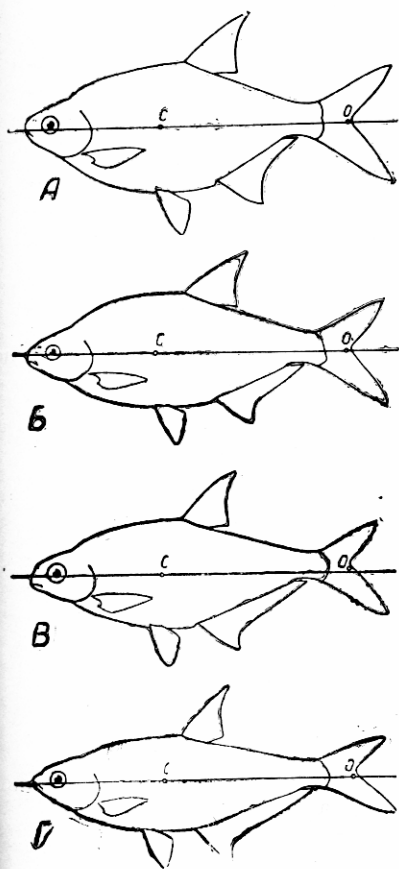


Рис. 31. *Blicca* и *Adramis*. А — *Blicca bjoerkna* (L.), длина до конца позвоночного столба — 25,9 см; Б — *Adramis brama* (L.), длина — 28,6 см; В — *Adramis sapa* (Pallas), длина — 24,0 см; Г — *Adramis ballerus* (L.), длина — 28,2 см; с — центр тяжести, о — центр пластинки хвостового плавника, сплошная линия — горизонталь центра тяжести.

тей, создавая подъемную силу, нейтрализующую значительную, как надо полагать, силу остаточного веса. Общая форма тела *Pteraspis* чрезвычайно характерна для водного животного, имеющего резко отрицательную плавучесть: профиль передней части тела представляет собою как бы половинку серпа, обращенного выпуклостью вниз (рис. 32). Естественно, что при движении вперед тело такой формы, особенно, если учесть приподнятость его переднего конца, его значительную ширину и дорзо-вентральную уплощенность в передней части, не могло не создавать значительной подъемной силы. Вследствие общей выгнутости тела по направлению вниз, центр тяжести должен был находиться ниже точки прикрепления

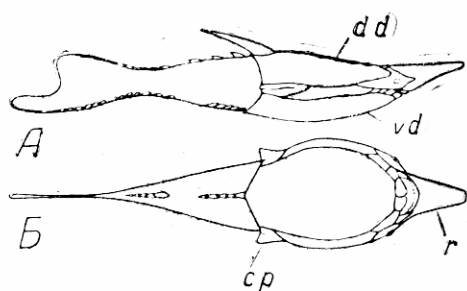


Рис. 32. *Pteraspis rostrata* (Agassiz) var. *toombi* White. Слегка уменьшено. Нижний девон Англии. А — вид сбоку, Б — вид снизу, r — рострум, d. d. — спинной диск, v. d. — брюшной диск, c. p. — корнуальные пластинки. По White. (1935), из Берга (1955), с изменениями.

хвостового плавника. В связи с этим, центр пластинки плавника, чтобы оставаться на горизонтали центра тяжести, должен был переместиться вниз, для чего должна была возникнуть гипоцеркия, что и произошло в действительности: хвостовой плавник у *Pteraspis* резко гипоцеркальный.

Итак, мы рассмотрели три случая соотношений формы тела и формы хвостового плавника (симметричное тело, тело с более выпуклым верхним и с более выпуклым нижним профилем). В каждом из этих случаев наша концепция находится в полном согласии с фактами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Двулопастная форма хвостового плавника, характерная для громадного большинства современных рыб, является приспособлением, способствующим вынесению хвостового плавника за пределы зоны турбулентности, которая образуется во время движения у заднего конца тела рыбы, и за пределы слоя трения, который как чехлом покрывает все тело движущейся рыбы. Вынесение лопастей хвостового плавника за пределы зоны турбулентности и слоя трения делает его работу более эффективной. Наиболее выгодна в этом смысле поперечно-удлиненная форма хвостового плавника, которую мы находим у наиболее быстрых рыб (Cybiidae, Thunnidae) и т. п.

2. В расположении хвостового плавника заключается одно из важнейших условий динамического равновесия рыбы во время движения: точка приложения создаваемой хвостовым плавником локомоторной силы — центр пластинки хвостового плавника — должна быть расположена на горизонтали центра тяжести.

3. Если точка прикрепления хвостового плавника к позвоночному столбу (средняя точка его основания) лежит на горизонтали центра тяжести, то центр пластинки плавника лежит на этой горизонтали; в этом случае плавник изоцеркальный.

4. Если точка прикрепления хвостового плавника к позвоночному столбу находится ниже горизонтали центра тяжести, то увеличивается

верхняя часть плавника, благодаря чему центр его пластинки перемещается вверх и, таким образом, остается на горизонтали центра тяжести, в силу чего условие динамического равновесия рыбы соблюдается. В этом случае плавник эпицеркальный.

5. Если точка прикрепления хвостового плавника к позвоночному столбу находится выше горизонтали центра тяжести, то увеличивается нижняя часть плавника, центр его пластинки перемещается вниз и остается на горизонтали центра тяжести, благодаря чему условие динамического равновесия рыбы и в этом случае оказывается соблюденным. В этом случае плавник гипоцеркальный.

6. Следовательно, асимметрия хвостового плавника есть результат определенного расположения центра пластинки хвостового плавника относительно горизонтали центра тяжести.

7. В то же время форма хвостового плавника в значительной мере зависит от того, как расположена точка прикрепления хвостового плавника к позвоночному столбу относительно средней оси вышеупомянутой зоны турбулентности и слоя трения.

8. Если верхний профиль тела более выпуклый или более шероховатый, чем нижний, то зона турбулентности и слой трения относительно продольной оси рыбы и относительно точки прикрепления хвостового плавника оказываются смещенными вверх. В этом случае для того, чтобы обе лопасти хвостового плавника в более или менее одинаковой мере выходили за пределы зоны турбулентности и слоя трения, что является условием равенства создаваемых ими локомоторных сил и, следовательно, условием динамического равновесия рыбы, необходимо, чтобы верхняя лопасть была бы длиннее (выше), чем нижняя. В связи с этим в этом случае возникает эпицеркия.

9. Если нижний профиль тела более выпуклый или более шероховатый, чем верхний, то зона турбулентности и слой трения относительно продольной оси рыбы и относительно точки прикрепления хвостового плавника оказываются смещенными вниз. В этом случае, для того, чтобы обе лопасти хвостового плавника в более или менее одинаковой степени выходили за пределы зоны турбулентности и слоя трения, необходимо, чтобы нижняя лопасть была бы длиннее (выше), чем верхняя. В связи с этим, в этом случае возникает гипоцеркия.

10. Следовательно, асимметрия хвостового плавника есть также результат симметричного расположения верхней и нижней лопастей его относительно верхней и нижней границ зоны турбулентности и слоя трения.

11. Необходимо подчеркнуть, что оба фактора, влияющие на форму хвостового плавника в смысле ее симметрии, — расположение пластинки плавника относительно горизонтали центра тяжести и расположение верхней и нижней лопастей плавника относительно верхней и нижней границ зоны турбулентности и слоя трения — действуют, обычно, в одном и том же направлении. В случае, если верхний профиль тела в ходе филогенеза почему-либо становится, сравнительно с нижним, более выпуклым, то точка прикрепления хвостового плавника обычно оказывается расположенной ниже центра тяжести и, одновременно, ниже средней оси зоны турбулентности и слоя трения. Поэтому эпицеркия в этом случае обуславливается сразу двумя факторами. То же имеет место и в том случае, когда более выпуклым является нижний профиль тела: центр тяжести, зона турбулентности и слой трения смеща-

ются вниз и точка прикрепления хвостового плавника оказывается расположенной выше горизонтали центра тяжести и выше средней оси зоны турбулентности и слоя трения. Поэтому гипоцеркия в этом случае также обуславливается двумя факторами.

12. Таким образом, два фактора определяют двуплодную форму хвостового плавника и степень его симметрии:

1) расположение точки прикрепления хвостового плавника относительно горизонтали центра тяжести и

2) наличие зоны турбулентности у заднего конца тела движущейся рыбы и слоя трения, окружающего ее тело и расположение их относительно точки прикрепления хвостового плавника к позвоночному столбу.

13. У мелких рыб (и у мальков) плавники имеют, при прочих равных условиях, более простую (более закругленную) форму, чем у более крупных, что связано с иным соотношением сил инерции и вязкости, отражаемым числом Рейнольдса.

ЛИТЕРАТУРА

- Алсеев Ю. Г., 1955 — О функциональном и филогенетическом значении некоторых морфологических особенностей рыб подсемейства Caranginae (Carangidae, Perciformes) ДАН, т. 100, № 2.
- Алсеев Ю. Г., 1957 а — Ставриды (Trachurus) морей СССР. Тр. Севастоп. биол. ст., т. IX.
- Алсеев Ю. Г., 1957 б — Характеристика и топография функций плавников рыб. Вопр. Ихтиол., 8.
- Берг Л. С., 1955 — Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. Тр. Зоол. инст., т. XX.
- Бурдак В. Д., 1957 — Особенности онтогенетического развития и филогенетические отношения черноморских кефалей (*Mugil saliens* Risso, *Mugil auratus* Risso и *Mugil cephalus* Linné). Тр. Севастоп. биол. ст., т. IX.
- Васнецов В. В., 1941 — Функция плавников костистых рыб. ДАН, т. XXXI, № 5.
- Васнецов В. В., 1948 — Особенности движения и деятельности плавников леща, воблы и сазана в связи с питанием. Сборник: Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития. Изд. АН СССР, Москва—Ленинград.
- Прандтль Л. (Prandtl L., 1949) — Гидроаэромеханика. Перевод с немецкого. Изд. Ин. лит., Москва.
- Расс Т. С., 1941 — Географические параллелизмы в строении и развитии костистых рыб северных морей. Москва.
- Расс Т. С., 1941 — О периодах жизни и закономерностях развития и роста у рыб. Изв. АН СССР, Серия биологическая, № 3.
- Талиев Д. Н., 1955 — Бычки-подкаменщики Байкала (Cottoidei). Изд. АН СССР, Москва—Ленинград.
- Шмальгаузен И. И., 1916 — О функциональном значении плавников рыб. Русск. зол. журн., т. I, вып. 6—7.
- Шулейкин В. В., 1928 — Аэродинамика летучей рыбы. Изв. АН СССР, серия VII. Отделение Физ.-мат. наук, № 6—7.
- Шулейкин В. В., 1949 — Очерки по физике моря.
- Шулейкин В. В., 1953 — Физика моря. Изд. АН СССР, Москва—Ленинград.
- Bigelow H. B. and Schroeder W. T. 1948. Fiches of the Western North Atlantic. Part New Haven.
- Fowler H. W. 1936. The Marine Fishes of West Africa. Bull. of the Am. mus. of nat. hist., v. LXX. p. I.
- Gero D. R. 1952 — The hydrodynamic aspects of fish propulsion. Am. mus. novitates, 1601.
- Gray J. 1933. Studies of Animal Locomotion. Journ. exp. biol., v, 10.
- Magnan A. et Sainte-Laguë A. 1929. Essai de théorie du poisson. Serv. Techn. de l'aeronautique, Bull. Techn., № 58.