

## ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПЛАВНИКОВ X "IO DAE

В. В. ОВЧИННИКОВ

Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии и Институт биологии южных морей АН УССР

Строение и расположение плавников на теле рыбы изменяются как в онтогенезе, так и в филогенезе, что определяется различием функций тех или иных плавников на определенной стадии развития. Положение спинного, анального и брюшных плавников относительно переднего конца тела, а также и по отношению друг к другу, длина лучей в плавниках, свидетельствуют, наряду с другими признаками, о различной степени приспособления рыбы к движению (Световидов, 1952). Строение и функция плавников обусловлены в основном приспособлением к стабилизации и изменению направления движения, локомоции, сохранению равновесия и торможению рыбы (Алеев, 1957, 1963). Изучение такого рода приспособлений представляет значительный интерес. В настоящей статье рассматриваются некоторые стороны развития и приводится функциональная характеристика плавников меч-рыбы (*Xiphias gladius* L.), голубого марлина (*Makaira ampla* Poey), копыеносца (*Tetrapturus belone* Raf.) и атлантического парусника (*Histiophorus americanus* Cuv. et Val.). Перечисленные виды относятся к семейству Xiphiidae (*Xiphias*) и Histiophoridae (*Histiophorus*, *Makaira*, *Tetrapturus*). Основное внимание уделено характеристике меч-рыбы и парусника, плавники которых в морфологическом смысле имеют значительные различия.

Материалом послужили сборы автора в тропической зоне Атлантического океана в 1962—1963 гг. на судах Атлантического научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО). Кроме того, использованы материалы Зоологического музея Московского Государственного университета им. М. В. Ломоносова и музея АтлантНИРО. Автор глубоко признателен В. Л. Жарову и А. А. Световидовой за оказанное содействие в использовании этого материала.

## ТОПОГРАФИЯ ФУНКЦИЙ ПЛАВНИКОВ

Ю. Г. Алеев (1957) выделяет на теле рыбы следующие функционально-специфические зоны: I — зона передних рулей и несущих плоскостей, II — зона килей, III — зона стабилизаторов, IV — зона задних рулей и локомоторных органов.

Функции зоны I у Xiphioidae выполняются грудными плавниками. Грудные плавники меч-рыбы, имеющей малую дорсовентральную и латеральную гибкость, осуществляют вертикальный поворот, выполняя тем самым функцию передних вертикальных рулей. Несмотря на то, что грудные плавники меч-рыбы имеют ограниченную способность к собственным движениям, эффект их действия в качестве передних вертикальных рулей довольно велик даже при незначительных углах их отклонения от продольной оси тела, особенно при больших скоростях движения (свыше 100 км/час), которые присущи меч-рыбе (Барсуков, 1960; Kramer, 1960).

Грудные плавники Histiophoridae характеризуются, в отличие от Xiphias, значительно большей подвижностью. При прямолинейном движении они плотно прижаты к телу. Поворот в горизонтальной плоскости осуществляется отведением от тела того плавника, в сторону которого производится поворот. Следовательно, в данном случае грудной плавник выполняет функцию переднего горизонтального руля. При повороте в вертикальной плоскости, как показывают наблюдения за живыми рыбами, парусник ложится на бок. Благодаря большой латеральной гибкости тела парусника вертикальный поворот его осуществляется сгибанием тела не в дорсовентральном направлении, а в латеральном, при котором силы реакции воды имеют минимальную величину, и поворот становится энергетически более выгодным, как это отмечено для многих других рыб, таких как *Esox*, *Rutilus*, *Leuciscus*, *Alburnus*, *Carassius*, *Cyprinus*, *Trachurus*, *Sarda* и др. (Алеев, 1963). При латеральном повороте в вертикальной и горизонтальной плоскости грудные плавники Histiophoridae совершают, надо полагать, аналогичные движения. Интересно отметить, что у некоторых Histiophoridae, в частности у индо-пацифического черного марлина (*Makaira mazara* Jordan et Snyder), грудные плавники жесткие и практически не отводятся от тела (Herald, 1962), т. е. по структуре они близки к грудным плавникам меч-рыбы.

Функция зоны II обеспечивается первым спинным плавником (или частью его, расположенной впереди центра тяжести), который, являясь килем, должен выдерживать действие значительных поперечных сил. В связи с этим лучи спинного плавника у Xiphioidae утолщены, а первые три слиты, как это отмечено для многих Scombroidei (Алеев, 1963). Наибольшая жесткость и прочность слияния плавниковых лучей свойственна

спинному плавнику меч-рыбы, который как при поворотах, так и при прямолинейном движении не изменяет своей площади в отличие от большинства других рыб.

Спинной плавник парусника, имеющий более длинные лучи, при прямолинейном движении рыбы складывается в глубокий

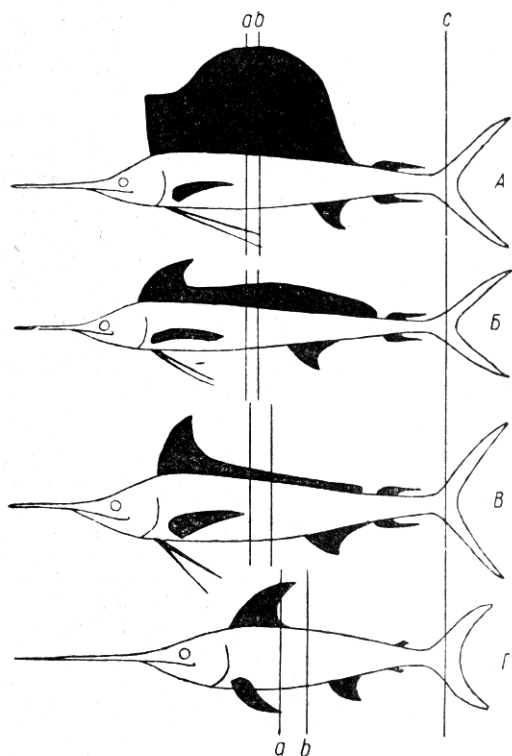


Рис. 1. Типы плавников Xiphioidae. А — *Histiophorus americanus* Cuv. et Val., длина (L, см) до конца позвоночного столба — 150; Б — *Tetrapturus belone* Raf., L — 147; В — *Makaira ampla* (Poe y), L — 180; Г — *Xiphias gladius* L., L — 165. а — вертикаль, проведенная через центр тяжести, b — вертикаль, проведенная через центр проекции, с — вертикаль, проведенная через конец позвоночного столба.

дорсальный желоб, уменьшая тем самым сопротивление корпуса. Наблюдения за живыми рыбами в местах их промысловых скоплений у побережья Западной Африки показали, что при незначительном изменении направления движения парусник, наряду с грудными плавниками, использует и переднюю килевую пластинку спинного плавника (рис. 1, А), расправляя ее.

При резких поворотах парусник расправляет весь спинной плавник, который, как громадный киль, способствует значительному уменьшению динамической устойчивости. Расправление первого спинного плавника свойственно и другим представителям Histiophoridae. Спинной плавник Xiphioidae способствует, таким образом, уменьшению динамической устойчивости рыб, увеличивая их поворотливость.

Для количественной характеристики динамической устойчивости рыб Ю. Г. Алеев (1963) предложил формулы, оценивающие величину вращающих моментов, действующих на рыбу при прямолинейном движении и при повороте:

$$Z_{\min} = l_{\min} \cdot \sqrt{S_{\min}} \cdot L^{-2}$$

$$Z_{\max} = \pm l_{\max} \cdot \sqrt{S_{\max}} \cdot L^{-2},$$

где  $Z_{\min}$  — показатель динамической устойчивости для случая прямолинейного движения,  $Z_{\max}$  — для случая резкого поворота в горизонтальной плоскости,  $l_{\min}$  и  $l_{\max}$  — расстояния между центром тяжести ( $a$ ) и центром продольной вертикальной проекции ( $b$ ) рыбы (рис. 1),  $S_{\min}$  и  $S_{\max}$  — площади продольной вертикальной проекции рыбы и  $L$  — длина рыбы до конца позвоночного столба. Алгебраическое увеличение показателей  $Z_{\min}$  и  $Z_{\max}$  свидетельствует об уменьшении динамической устойчивости и об увеличении поворотливости рыбы.

Показатели динамической устойчивости для Xiphioidae представлены в табл. 1, из которой видно, что при прямолинейном движении парусника, марлина и копыеносца динамическая устойчивость их больше, чем при поворотах, о чем свидетельствуют большие значения  $Z_{\max}$ , по сравнению с  $Z_{\min}$ . Показатель  $Z_{\min}$ , характеризующий динамическую устойчивость при прямолинейном движении, составляет наименьшую величину у парусника (—0,023), а наибольшую у копыеносца (—0,015).

Таблица 1

Показатели динамической устойчивости Xiphioidae для случая прямолинейного движения ( $Z_{\min}$ ) и поворота ( $Z_{\max}$ )

| Вид                                                    | $L$ , см | $Z_{\min}$ | $Z_{\max}$ |
|--------------------------------------------------------|----------|------------|------------|
| <i>Histiophorus americanus</i> Cuv.<br>et Val. . . . . | 150,0    | —0,023     | —0,017     |
| <i>Xiphias gladius</i> L. . . . .                      | 5,6      | —0,030     | —0,029     |
| <i>Xiphias gladius</i> L. . . . .                      | 49,5     | —0,019     | —0,018     |
| <i>Xiphias gladius</i> L. . . . .                      | 165,0    | —0,017     | —0,017     |
| <i>Makaira ampla</i> (Poey). . . . .                   | 180,0    | —0,018     | —0,016     |
| <i>Tetrapturus belone</i> Raf. . . . .                 | 147,0    | —0,015     | —0,011     |

В ряду *Histiophorus* — *Xiphias* — *Makaira* — *Tetrapturus* происходит увеличение показателей  $Z_{\min}$  и  $Z_{\max}$ . Наименьшая динамическая устойчивость при прямолинейном движении и наибольшая поворотливость свойственны копыеносцу. У меч-рыбы, непарные плавники которой не могут приводиться к телу, динамическая устойчивость остается более или менее постоянной как при прямолинейном движении, так и при поворотах, о чем свидетельствуют равные величины  $Z_{\min}$  и  $Z_{\max}$ . Указанная особенность свойственна лишь взрослым меч-рыбам, в то время как у молодых экземпляров показатель  $Z_{\max}$  имеет большую величину по сравнению с  $Z_{\min}$ , следовательно, взрослые экземпляры меч-рыбы отличаются меньшей маневренностью. Динамическая устойчивость, постоянная как при прямолинейном движении, так и при повороте ( $Z_{\min}=Z_{\max}$ ), свойственна и некоторым другим рыбам, в частности, акулам и осетровым (Алеев, 1963).

В отличие от *Xiphias*, динамическая устойчивость *Histiophoridae* значительно уменьшается при расправленных плавниках, которые, особенно спинной, увеличивают поворотливость этих рыб.

Показано (Алеев, 1959а), что большие значения  $Z_{\max}$  (от  $-0,049$  до  $-0,019$ ) свойственны наиболее быстрым пловцам — *Coryphaena*, *Germo*, *Sarda*, *Scomber* и *Auxis*. В этом отношении *Xiphioidae* также не составляют исключения. Показатели  $Z_{\min}$  от  $-0,023$  до  $0,015$  и  $Z_{\max}$  от  $-0,017$  до  $-0,011$  (табл. 1, взрослые рыбы) свидетельствуют о наибольшей поворотливости названных выше рыб по сравнению с другими, изученными в этом отношении.

Брюшные плавники *Histiophoridae* имеют вид латерально сжатых заостренных пластинок, образованных одним — тремя лучами (Fowler, 1936; Smith, 1950). Функция этих плавников в совокупности с грудными сводится, вероятно, к управлению движением рыбы при различной степени раскрытия спинного плавника. Площадь первого спинного и длина брюшных плавников связаны прямой зависимостью внутри семейства (табл. 2).

Таблица 2  
Значение площади спинного ( $D_s$ ) и длины брюшного ( $V_l$ , %  $L$ ) плавников *Xiphioidae*

| Вид                                                    | $L$ , см | $D_s$ | $V_l$ |
|--------------------------------------------------------|----------|-------|-------|
| <i>Histiophorus americanus</i> Cuv.<br>et Val. . . . . | 150,0    | 0,25  | 0,27  |
| <i>Tetrapturus belone</i> Raf. . . . .                 | 147,0    | 0,14  | 0,20  |
| <i>Makaira ampla</i> (Poeu). . . . .                   | 180,0    | 0,07  | 0,16  |
| <i>Xiphias gladius</i> L. . . . .                      | 165,0    | 0,06  | Нет   |

Функция зоны III у всех Xiphioidae, как и у большинства других рыб, выполняется анальным плавником, а у парусника, кроме того, задней частью сложенного плавника. В отличие от Xiphioidae анальный плавник Histiopterididae при движении с большой скоростью складывается в специальный желоб и полностью бывает расправлен только при поворотах и медленном движении рыбы.

Функцию зоны IV выполняют хвостовой плавник, играющий роль движителя, и вторые анальный и спинной плавники, сидящие на хвостовом стебле. Последние имеют длинные лопасти, особенно хорошо развитые у Histiopterididae. По строению они напоминают рулевые лопасти спинного плавника Squalidae (Алеев, 1959б). Однако, небольшие размеры этих плавников значительно снижают их рулевую функцию. Основной функцией этих плавников является управление потоком, притекающим в область хвостового плавника, что улучшает условия его работы как движителя, как это свойственно многим Scombroidei (Алеев, 1963). Удлиненные лопасти в данном случае способствуют выпрямлению потока на большом расстоянии.

Таким образом, все четыре функционально-специфические зоны Xiphioidae обеспечены плавниками, которые выполняют функции передних вертикальных и горизонтальных рулей (грудные), килей (первый спинной) и локомоторных органов (хвостовой, вторые спинной и анальный плавники).

## ОНТОГЕНЕЗ

С увеличением размеров рыбы увеличиваются максимальные доступные для нее скорости движения (Шулейкин, 1953). По мере роста рыбы происходят морфологические изменения, связанные с увеличением влияния сил инерции в процессе движения и с уменьшением сил вязкости (Алеев, 1963).

У малька меч-рыбы длиной 5,6 см (рис. 2,А) спинной плавник простирается от конца жаберной крышки почти до хвостового плавника, а анальный — от ануса до хвостового плавника. Эти плавники участвуют в локомоции, увеличивая поверхность тела, отталкивающуюся от воды. Тип движения угревидный, как наиболее выгодный в условиях действия больших сил вязкости. Об этом же свидетельствует округлая форма концов спинного и анального плавников. Если учесть, что молодь меч-рыбы питается преимущественно малоподвижными формами, такими как *Soropoda* (Arata, 1954), то становится очевидным, что движение рыбы, связанное с захватом пищи, не должно быть быстрым. Большую часть времени мальки проводят во взвешенном состоянии (парение), которое в значительной мере облегчается наличием многочисленных колючек, разбросанных

по всему телу и голове рыбы, увеличивая площадь поверхности тела.

В дальнейшем у меч-рыбы начинается дифференциация спинного и анального плавников (рис. 2, Б, В). На переднем конце первого спинного плавника образуется удлиненная килевая лопасть, значительно увеличивающая площадь передней части плавника. Задний конец спинной плавниковой каймы превращается в обособленный маленький плавничок. Аналогичные изменения происходят в анальном плавнике. Деление плавников приводит к образованию у взрослой меч-рыбы двух спинных плавников, обеспечивающих функционально-специфические зоны II и III, и двух анальных, обеспечивающих зоны II и IV. Подобная дифференциация плавников отмечена и для других представителей *Histiophoridae* (Uchianagi, Hiroshi, 1959; Gehring, 1956). Важно отметить, что с ростом рыбы плавники приобретают заостренную форму, что, по мнению Д. Грея (Gray, 1949), способствует созданию добавочной пропульсивной силы путем срыва водного потока на вершинах плавников.

Горизонтальная поворотливость у большинства подвижных форм с увеличением размеров значительно возрастает (Алеев, 1957; 1963). Меч-рыбы длиной 5,6; 49,5 и 165,0 см имеют показатель  $Z_{min}$ , равный соответственно  $-0,030$ ;  $-0,019$  и  $-0,017$  (табл. 1), что свидетельствует об уменьшении динамической устойчивости и увеличении поворотливости меч-рыбы в онтогенезе. Вместе с тем тело взрослой рыбы (рис. 2, Г) значительно укорачивается, что с одной стороны способствует большей поворотливости рыбы, а с другой, как показано (Anonimous, 1947), значительно улучшает ее обтекаемость и увеличивает способность к быстрым броскам. Эта особенность является наиболее существенной стороной онтогенетического развития меч-рыбы. Увеличение поворотливости по мере роста свойственно всем представителям *Xiphioidae*. У парусника поворотливость значительно улучшается за счет увеличения относительных размеров спинного и грудных плавников с ростом рыбы (Gehring, 1956).

Таким образом, онтогенетическое развитие *Xiphioidae* представляет пример глубокой дифференциации первичной плавниковой каймы на ряд обособленных и различных по функциям плавников.

### ФИЛОГЕНЕЗ

Сравнение формы плавников *Histiophorus*, *Tetrapturus*, *Makaira* и *Xiphias* (рис. 1) и рассмотренные особенности развития плавников *Xiphias* в онтогенезе (рис. 2) указывают на некоторые общие черты их строения у этих рыб. Исходным типом плавника в филогенезе, как и в онтогенезе, является, надо думать, невысокий спинной плавник с длинным основанием (рис. 2, А).

Именно такой тип спинного плавника имели ископаемые предки Xiphiidae в частности, олигоценовый *Palaeorhynchus glarissianus* и эоценовый *Blochioides longirostris* (Woodward, 1901). Современные Xiphiidae имеют подобное строение только на ранних стадиях развития, которое в дальнейшем идет по двум направлениям. С одной стороны, спинной плавник парусника увеличивается в размерах (делается выше) и при движении складывается в дорсальный желоб.

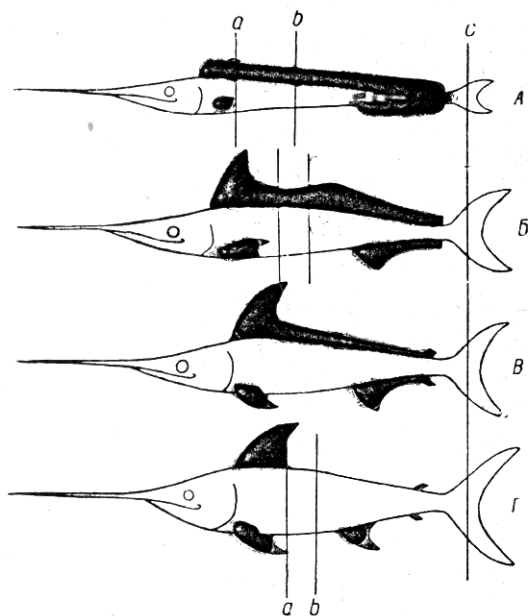


Рис. 2. Развитие плавников *Xiphias gladius* L.  
Длина ( $L$ , см) до конца позвоночного столба:  
А — 5,6; Б — 49,5; В — 69,0; Г — 165,0.

С другой стороны, основание спинного плавника меч-рыбы значительно уменьшается в размерах, и плавник превращается в жесткую неподвижную лопасть, расположенную близко к голове и максимально удаленную от центра тяжести. Спинные плавники *Makaira* и *Tetrapturus* занимают промежуточное положение между этими двумя типами. В онтогенетическом развитии спинного плавника меч-рыбы прослеживаются все типы строения плавника других представителей Xiphiidae (рис. 2).

Изменение спинного плавника от парусообразного до типа, свойственного меч-рыбе, сопровождается постепенным уменьшением его площади (табл. 2), величину которой ( $D_s$ ) можно вы-



разить в виде отношения квадратного корня из площади плавника ( $S$ ) к длине тела рыбы ( $L$ ):

$$D_s = \frac{\sqrt{S}}{L}$$

Как следует из табл. 2, уменьшению площади спинного плавника соответствует редукция брюшных плавников, которые сильнее всего развиты у парусника, а у меч-рыбы отсутствуют.

Грудные плавники меч-рыбы характеризуются значительной жесткостью и не пригибаются к телу. Близкое к такому типу строение имеют грудные плавники черного марлина. У остальных *Xiphioidae* грудные плавники приводятся к телу. Следовательно, в строении плавников *Xiphioidae* имеется два типа. Первый тип характеризуется сильным развитием первого спинного плавника, большой подвижностью первого спинного, грудных, брюшных и анальных плавников (*Histiophorus*); второй — уменьшением площади спинного и анального, редукцией брюшных и практически неподвижной структурой всех плавников (*Xiphias*). Строение плавников *Makaira*, *Tetrapturus* ближе к первому типу, но у последних наблюдаются некоторые черты, свойственные *Xiphias*.

Подвижный первый спинной плавник парусника, как уже отмечалось выше, значительно увеличивает маневренность этой рыбы путем уменьшения динамической устойчивости. Этого нельзя сказать о меч-рыбе, показатели динамической устойчивости которой постоянны как при прямолинейном движении, так и при повороте (табл. 1), что в основном определяется слабой подвижностью ее плавников. Маневренность парусника значительно увеличивается за счет развития приспособлений, обеспечивающих торможение. Последнее достигается расправлением первого спинного и отведением брюшных и грудных плавников от тела. Неподвижные плавники меч-рыбы не обеспечивают ей торможение при быстром движении. Этим объясняется «нападение» меч-рыбы на суда и понтоны (Smith, 1956; Wisner, 1958), которое по справедливому замечанию В. В. Барсукова (1960) является совершенно случайным при преследовании меч-рыбой жертвы, находящейся вблизи плавающих предметов. Как указывал еще С. Бредер (Breder, 1926), меч-рыба не в состоянии остановить свое быстрое движение.

Отсутствие приспособлений у меч-рыбы к торможению объясняется обитанием в открытом океане, где практически не встречаются препятствия, а также характерным для этих рыб (Okada, 1955) преимущественно одиночным образом жизни. Парусник же образует большие скопления (La Monte, 1952; Овчинников, 1963), в которых значительно возрастает роль

маневренности, исключаяющей возможное столкновение особей одного вида (парусника) при погоне за быстроплавающей жертвой (*Sardinella*, *Trachurus*, *Euthynnus* и др.).

Меч-рыба, таким образом, представляет случай узкой специализации к образу жизни одиночного подвижного хищника открытых морей. По В. Грегори и Ф. Ламонте (Gregory and La Monte, 1947), *Xiphias* представляет рано уклонившуюся ветвь общего филогенетического дерева Xiphioidae.

## ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю. Г. Характеристика и топография функций плавников рыб.— Вопр. ихт., 8, 1957.
- Алеев Ю. Г. Поворотливость рыб.— В кн. Тр. Севаст. биол. станции АН СССР, 12, 1959а.
- Алеев Ю. Г. О строении и функции спинных плавников Squalidae (*Squaloidei*, *Squaliformes*).— В кн. Тр. Севаст. биол. станции АН СССР, 11, 1959б.
- Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. Изд-во АН СССР, М., 1963.
- Барсуков В. В. Скорость движения рыб.— Природа, 3, 1960.
- Овчинников В. В. Новые объекты промысла. Парусник.— Рыбн. хозяй., 11, 1963.
- Световидов А. Н. Сельдевые (*Clupeidae*).— В кн. Фауна СССР. Рыбы, 2, 1, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1952.
- Шулейкин В. В. Физика моря. Изд-во АН СССР, М., 1953.
- Anonymous. Records de vitesse.— La Pêche maritime, 30, 830, 1947.
- Arata G. F. A contribution to the life history of the swordfish, *Xiphias gladius* Linnaeus from the South Atlantic coast of the United States and the Gulf of Mexico.— Bull. Mar. Sci. Gulf and Caribbean, 4, 1954.
- Breder C. M. The locomotion of fishes. Zoologica, V, 4, 5, 1926.
- Fowler H. W. The Marine Fishes of West Africa.— Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 70, 1, 1936.
- Gehringer J. V. Observations on the development of the Atlantic sailfish, *Istiophorus americanus* Cuv. with notes on an unidentified species of istiophorid.— Fish. Bull., 110, U. S. Fish and Wildlife Serv., 57, 1956.
- Gray J. Aquatic locomotion.— Nature, 164, London, 1949.
- Gregory W. K. and La Monte F. R. The world of fishes.— Amer. mus. nat. hist., New York, 1947.
- Herald E. S. Living fishes of the world. New York, 1962.
- Kramer E. Zur form und Funktion des Lokomotionsapparate der fische.— Z. wiss. zool., 163, 1—2, 1960.
- La Monte F. R. Marine game fishes of the world. New York, 1952.
- Okada Y. Fishes of Japan. Tokyo, 1955.
- Smith J. L. B. The sea fishes of Southern Africa.— Cen. News Agen., S. A., 1950.
- Smith G. L. B. Pugnacity of marlins and swordfish.— Nature, L., 178, 4541, 1956.
- Ueuanagi S., Hiroshi Y. Larva of the black marlin (*Eumakaira nigra*).— Rep. of the Nank. Reg. Fish. Res. Lab., 10, 1959.
- Wisner R. L. Is the spear of istiophorid fishes used in feeding?— Pacif. Sci., 7, 1, 1958.
- Woodward A. S. Catalogue of the fossil fishes in the British Museum. Printed by Order of the Trustees, 38, 50, 1901.