

УДК 597.55: [574.583 + 574.584]

*И. И. Абрамюк, С. А. Афанасьев***ПЛАВАТЕЛЬНАЯ СПОСОБНОСТЬ МОЛОДИ
НЕКОТОРЫХ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ КАК
ПОКАЗАТЕЛЬ ПЕРЕХОДА К НЕКТОННОЙ ФОРМЕ
СУЩЕСТВОВАНИЯ**

Исследована плавательная способность личинок окуня и верховодки. Установлено, что реореакция у исследованных видов проявляется на ранних этапах развития: у пелагической молоди окуня — на этапе A_2 , у личинок верховодки — на этапе B , сразу после открепления от субстрата. При одинаковых размерах максимальная скорость плавания молоди окуня оказалась ниже, чем верховодки. Расчетные значения числа Рейнольдса показали, что по гидродинамическому критерию (достижение критического значения $Re = 5,0 \cdot 10^3$) молодь окуня переходит в нектон при длине тела около 22 мм, верховодки — при 15 мм. Переход сопровождается морфологическими изменениями, направленными на снижение гидродинамического сопротивления тела: исчезает плавниковая кайма, тело покрывается чешуей, его форма становится более обтекаемой.

Ключевые слова: планктон, нектон, реореакция, критическая скорость течения, число Рейнольдса, окунь, верховодка.

Отнесение того или иного плавающего организма к планктону или нектону базируется на его способности сопротивляться течению. Такой критерий в целом правильный, однако недостаточно точный, ведь большинство планктонных организмов также способны к активному движению и отнесение их к той или иной экологической группировке будет зависеть от наличия и скорости течения. И наоборот, многие виды рыб достаточно большие промежутки времени (например, несколько месяцев зимовки) могут проводить практически без движения, зависая в толще воды. Кроме того, для тех гидробионтов, которые в течение онтогенеза проходят и планктонную, и нектонную стадии, вопрос о таком разграничении остается нерешенным.

Ориентация рыб против течения воды обеспечивается рефлексом реотаксиса, а их способность противостоять потоку зависит от того, какую максимальную скорость способна достичь та или иная особь. Известно, что чем больше размер тела рыбы одного и того же вида, тем выше максимальная скорость ее плавания [8, 9, 12, 13]. Очевидно, что наименьшим этот показатель будет на ранних стадиях развития — у личинок и мальков. В зависимости от биологических особенностей вида, личинки после выхода из икры ведут себя по-разному: они могут осуществлять вертикальные движения вверх

© И. И. Абрамюк, С. А. Афанасьев, 2017

и вниз — так называемые «свечи» (окуневые), прикрепляться к подводным предметам (большинство карповых) или же лежать на дне (пескарь, сом) [4, 5]. Четко выраженный реотаксис у личинок большинства рыб проявляется вскоре после выхода из икры, еще до рассасывания желточного мешка. При этом они способны хорошо чувствовать турбулизацию потока, направляясь для предотвращения выноса за пределы местообитаний к наиболее спокойным местам, в которых течение минимально и ламинарно. С другой стороны, неспособность личинок сопротивляться течению и планктонный характер существования обеспечивают расселение вида и являются необходимыми составляющими его жизненного цикла. Ярким примером является речной угорь, планктонные листовидные личинки которого (лептоцефалы) в течение одного — трех лет переносятся Гольфстримом из Саргассова моря к берегам Европы [7], или лососевые, дрейфом личинок которых предусмотрено скатывание вниз по течению от мест нереста к местам нагула [6, 10, 11].

Для характеристики реореакции и плавательной способности рыб был введен показатель «критической скорости течения» (англ. — Critical Swimming Speed, далее — CSS) [8], равный минимальной скорости потока, при которой рыб сносит течением. При отсутствии посторонних факторов (испуг, изменение освещения, преследование хищником), вызывающих переход рыб в режим плавания на бросковой скорости (англ. — Burst Speed, далее — BS), критическая скорость течения практически равна максимальной скорости их движения [9]. В этой связи очевидно, что изучение плавательной способности личинок и мальков и определение максимальной скорости их плавания может дать ключ к количественному определению перехода от планктонной к нектонной форме существования.

Материал и методика исследований. Исследовали личинок окуня *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) и верховодки *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758). В связи с пелагическим образом жизни ранней молодежи окуня в естественных водоемах [14, 15], отловить личинок этого вида проблематично, поэтому для экспериментов они были выведены в лабораторных условиях. Производители окуня (два самца и одна самка) были выловлены в р. Десне в преднерестовый период и помещены в аквариум объемом 70 л с искусственным субстратом, температура в помещении соответствовала температуре окружающей среды. Нерест производителей, инициированный инъекциями гипофиза, состоялся при температуре +12°C. Личинки вышли из икры через десять дней при температуре +13°C. Кормили личинок вначале коловратками, а затем мелкими дафниями. В аквариуме поддерживали круглосуточную аэрацию, через день осуществляли частичную подмену воды, очищали стекла и убирали детрит.

Личинок верховодки для экспериментов отбирали из природных водоемов. Ловы осуществляли на мелководьях р. Днепр и его притоки р. Виты с помощью сачка из мельничного газа № 11 диаметром 35 см и небольшой пластиковой кюветы. Чтобы исключить возможность травмирования, не вынимая сачок из воды, личинок с помощью кюветы осторожно переливали в сосуды объемом 1,0—1,5 л для транспортировки. В лаборатории их постепенно адаптировали к температуре в помещении (разница, как правило, не

превышала 2°C), после чего переливали в емкости с заранее подготовленной водой. При необходимости рыб подкармливали мелкими дафниями и планктоном, процеженным планктонной сеткой из того же водоема, что и личинки.

Определение *CSS* проводили в специальной установке [1], которая представляет собой удлиненный акриловый каркасный аквариум длиной 1,5 м, шириной 0,2 м и высотой 0,3 м. Аквариум разделен на два продольных отсека перегородкой из оргстекла, расположение входного и выходного отверстия насоса с регулируемой мощностью по разные стороны перегородки обеспечивало циркуляцию воды с заданной скоростью. Личинок с помощью стакана помещали в отсек со стороны входного отверстия насоса, где турбулизация потока была сведена к минимуму с помощью перфорированной акриловой пластины. Попаданию рыб в насос препятствовала ограничивающая сетка из мельничного газа № 11. После включения насоса на минимальном расходе и рефлекторной ориентации личинки против течения скорость потока равномерно и плавно наращивали до того момента, когда личинка уже не была способна ему противостоять. Не изменяя расход воды, скорость течения в установке измеряли поплавковым методом и принимали ее за *CSS*. Во время измерения *CSS* личинок не учитывали. Общее время каждого эксперимента не превышало одну — две минуты. Каждую личинку сразу после опыта вылавливали, фиксировали спиртово-формалиновой смесью и помещали в индивидуальный пакет-зиппер. Определение вида проводили по стандартной методике с использованием бинокулярного микроскопа МБС-9.

На основе полученных значений *CSS* для личинок рассчитывали число Рейнольдса по формуле:

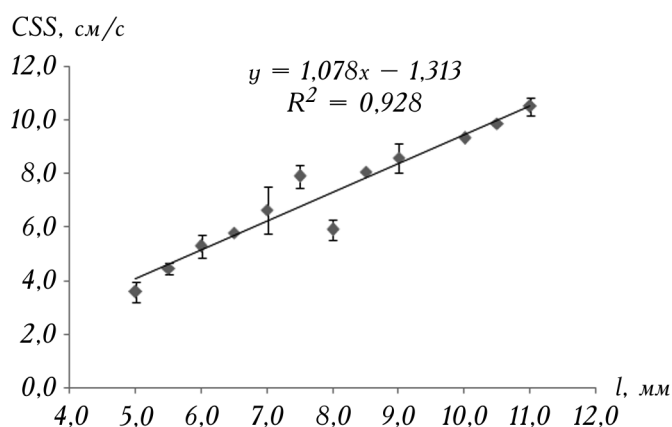
$$Re = \frac{lV}{\nu}$$

где l — длина тела личинки, мм; V — критическая скорость течения (*CSS*), см/с; ν — кинематическая вязкость жидкости, см²/с.

Результаты исследований и их обсуждение

Личинки окуня сразу после выхода из икры, на этапе A_1 , ведут пелагический образ жизни. Однако, в эксперименте на этом этапе они еще не проявляли четкого реотаксиса и двигались преимущественно в вертикальном направлении. Длина личинок окуня на этапах A_2 — D_1 составляла от 5,0 до 11,0 мм. Минимальное значение *CSS* было равно 2,4 см/с, максимальное — 10,8 см/с. Средняя *CSS* размерных групп различалась, имея общую тенденцию к повышению с увеличением длины тела (рис. 1).

Молодь верховодки на этапах B — F имела длину от 5,5 до 17,5 мм. Значения *CSS* колебались от 6,7 см/с на этапе B до 38,4 см/с на этапе F . Аппроксимация результатов показала прямую зависимость между длиной тела и *CSS* личинок (рис. 2).



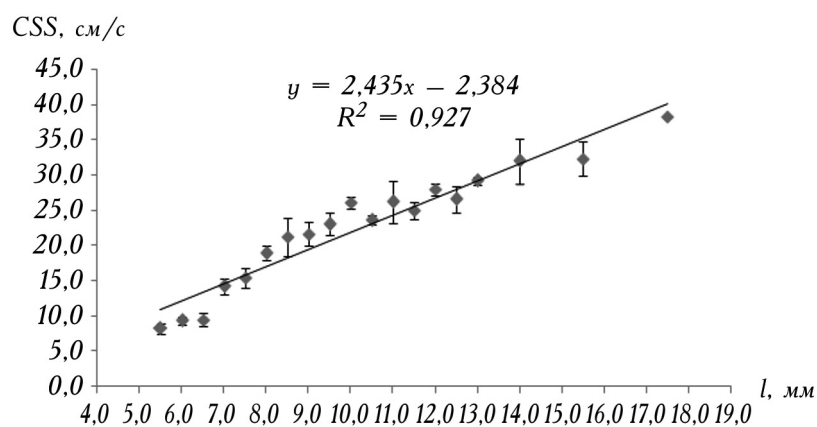
1. Зависимость CSS от размера личинок у окуня.

Значения CSS личинок позволили нам рассчитать число Рейнольдса (Re), которое представляет собой отношение сил инерции к силам трения и указывает на режим обтекания объекта потоком — ламинарный или турбулентный. Планктонные организмы находятся в ламинарном режиме обтекания, а нектонные — в турбулентном, при этом чем меньше линейный раз-

мер и скорость обтекания, тем меньше значения Re , и наоборот. На многих гидробионтах, в частности на рыбах, показано, что переход от планктонной к нектонной форме существования происходит примерно на границе значений Re порядка $5,0 \cdot 10^3$ [2]. Выше указанного значения движение объекта характеризуется преобладанием сил инерции, поэтому биологически целесообразной и энергетически выгодной будет удлиненная обтекаемая форма тела без выступающих частей. Такие приспособления характерны для нектонтов [3]. Ниже этого значения при любой форме объекта будет доминировать сила трения, вследствие чего у планктонных организмов появляется возможность формирования самых разнообразных листовидных, нитевидных и других форм придатков, которые обеспечивают парение в толще воды и дрейф в потоке.

Рассчитанные значения Re личинок верховодки размером 5,5—17,5 мм колебались от 371 до 6714, а личинок окуня длиной 5,0—11,0 мм — от 122 до 1193. Для выяснения того, при каких размерах тела молодь окуня перейдет границу $Re = 5,0 \cdot 10^3$, на основе экспериментальных данных и полученного уравнения прямой $y = 1,078x - 1,313$ были рассчитаны теоретические значения CSS для особей длиной 11,5—23,0 мм и соответствующие им значения числа Рейнольдса. Для молоди верховодки (таблица) такие расчеты были проведены на основании уравнения $y = 2,435x - 2,384$.

Полученные результаты показали, что у окуня значения порядка $Re = 5,0 \cdot 10^3$ будут достигнуты при размерах 22,0—22,5 мм, что соответствует стадии вполне сформированного малька (этап G), для которого характерны пропорции тела, свойственные взрослым рыбам. Молодь верховодки достигает критического значения Re при существенно меньшей длине — 15,0 мм, что соответствует завершению этапа F, который характеризуется началом появления чешуйчатого покрова на хвосте и вдоль боковой линии, исчезновением плавниковой каймы и завершением формирования всех плавников, включая и парные брюшные, которые у личинок большинства видов рыб развиваются в последнюю очередь. Таким образом, число Рейнольдса как



2. Зависимость CSS от размера личинок у верховодки.

гидродинамическая характеристика движения находит достаточно четкое биологическое отражение в морфологии молоди рыб. В процессе перехода от планктонного периода существования к нектонному у личинок происходит ряд морфологических изменений. Для планктонной молоди карповых характерно наличие плавниковой складки и нетипичные для взрослых особей пропорции тела. У личинок окуня в связи с пелагическим образом жизни сильно увеличены грудные плавники и удлинена хвостовая отдел. При переходе к нектонному периоду тело становится более обтекаемым и приобретает пропорции, свойственные взрослым рыбам, плавниковая кайма редуцируется, появляется чешуйчатый покров. Все эти изменения в строении направлены на снижение гидродинамического сопротивления тела.

Следует отметить, что у исследованных видов рыб отмечено наличие *BS*. При этом визуально были видны различия в характере и количестве бросков разноразмерных личинок разных видов. Наиболее мелкие личинки окуня (этап A_2 , средняя длина 5,0 мм), осуществляли броски только во время охоты на живой планктон или вследствие испуга, при этом они сначала сгибали тело в виде буквы *S*, после чего стремительно распрямлялись подобно пружине, захватывая коловраток и других мелких планктонтов. Для борьбы с течением личинки на ранних этапах развития броски не использовали и при достижении *CSS* плавно сносились течением, при этом сохраняя ориентацию против потока и свою максимальную скорость плавания. Броски личинок окуня против течения наблюдали лишь у отдельных экземпляров начиная с размера 9,0 мм после достижения *CSS*. Такой размер тела соответствует этапу C_2 , на котором начинается формирование непарных плавников.

Личинки верховодки двигались рывками значительно чаще. Броски против течения они осуществляли при значительно меньших размерах — 6—7 мм (этапы C_1 и C_2), причем наблюдались они практически у всех подопытных личинок. Как и у окуня, переход к броскам у верховодки проявлялся при наращивании скорости потока до *CSS*. В отличие от окуня для верховодки не были характерны выраженные броски на добычу.

Расчетные значения Re для окуня и верховодки размером 11,5—23,0 мм

l , мм	Окунь		Верховодка	
	CSS , см/с	Re	CSS , см/с	Re
11,5	11,1	1275	25,6	2946
12,0	11,6	1395	26,8	3220
12,5	12,2	1520	28,1	3507
13,0	12,7	1651	29,3	3805
13,5	13,2	1787	30,5	4116
14,0	13,8	1929	31,7	4439
14,5	14,3	2076	32,9	4774
15,0	14,9	2229	34,1	5121
15,5	15,4	2386	35,4	5481
16,0	15,9	2550	36,6	5852
16,5	16,5	2718	37,8	6236
17,0	17,0	2892	39,0	6632
17,5	17,6	3072	40,2	7040
18,0	18,1	3256	41,4	7460
18,5	18,6	3447	42,7	7893
19,0	19,2	3642	43,9	8337
19,5	19,7	3843	45,1	8794
20,0	20,2	4049	46,3	9263
20,5	20,8	4261	47,5	9744
21,0	21,3	4478	48,8	10238
21,5	21,9	4701	50,0	10743
22,0	22,4	4929	51,2	11261
22,5	22,9	5162	52,4	11791
23,0	23,5	5401	53,6	12333

П р и м е ч а н и е. Жирным шрифтом выделены размеры окуня и верховодки, соответствующие переходу к значениям $Re > 5,0 \cdot 10^3$.

Значение BS у окуня было существенно выше, чем у верховодки. За один рывок личинки окуня в зависимости от размера перемещались на расстояние от 7 до 10 см, а верховодки — на 3—5 см. Примечательно, что все личинки верховодки при одинаковых размерах имели более высокие значения CSS , то есть были быстрее личинок окуня. На наш взгляд, это может объясняться тем, что, в отличие от окуневых, ранняя молодь карповых заселяет прибрежные участки, для удержания на которых она вынуждена постоянно бороться с разного рода течениями. Вероятно, именно поэтому CSS верхо-

водки выше, а броски используются для движения против течения чаще, чем у окуня, который на ранних этапах развития ведет пелагический образ жизни. В то же время, BS у личинок окуня выше, поскольку он тратит энергию броска преимущественно на охоту (что, вероятно, связано с подготовкой к переходу к хищничеству).

Заключение

Плавательная способность молоди рыб, выраженная через возможность достигать те или иные значения максимальной скорости плавания (CSS) и бросковой скорости (BS) в пределах одного вида находится в линейной зависимости от длины тела личинки (малька). При одинаковых размерах CSS ранней молоди окуня оказалась существенно ниже, чем у верховодки. В то же время BS выше у окуня, что, вероятно, связано с подготовкой к хищничеству.

Реореакция у личинок рыб проявляется уже на ранних этапах развития. У личинок окуня, которые сразу после выхода из икры ведут пелагический образ жизни, она наблюдается при достижении этапа развития A_2 , когда личинки от вертикальных движений (свечей) переходят к горизонтальным перемещениям. У молоди верховодки реотаксис проявляется в конце этапа B , когда личинка открепляется от субстрата и начинает активно двигаться.

CSS и линейный размер особи определяют важный биогидродинамический показатель — число Рейнольдса. Переход от планктонной к нектонной форме существования происходит на рубеже $Re = 5,0 \cdot 10^3$, который сопровождается заметными морфологическими изменениями, направленными на уменьшение суммарного гидродинамического сопротивления тела: исчезновением плавниковой каймы, развитием чешуи, сглаживанием контуров тела для большей обтекаемости. За счет более низкой CSS молодь окуня достигает критического значения Re на этапе сформированного малька (G), при длине тела около 22 мм, молодь верховодки, которая характеризуется высокой скоростью плавания, согласно гидродинамическому критерию переходит в нектон по завершению этапа F , при длине около 15 мм.

**

Досліджено плавальну здатність личинок окуня і верховодки. Встановлено, що реореакція у досліджених видів проявляється на ранніх етапах розвитку: у пелагічної молоді окуня — на етапі A_2 , у личинок верховодки — на етапі B , одразу після відкріплення від субстрату. При однакових розмірах максимальна швидкість плавання молоді окуня виявилась нижчою, ніж у верховодки. Розрахункові значення числа Рейнольдса показали, що за гідродинамічним критерієм (досягнення критичного значення $Re = 5,0 \cdot 10^3$) молодь окуня переходить у нектон при довжині тіла близько 22 мм, верховодки — при 15 мм. Перехід супроводжується морфологічними змінами, спрямованими на зниження гідродинамічного опору тіла: зникає плавцева складка, тіло вкривається лускою, його форма стає більш обтічною.

**

Swimming performance of perch and bleak larvae was investigated. It has been found that the studied species show the resistance to flow from the early life stages: the pelagic

perch larvae at A_2 , and B for the carp fish larvae. The critical swimming speed for perch larvae at the same length turned out to be lower than for carps. Estimated values of Reynolds number have shown that by the hydrodynamic criterion (reaching the value of $Re = 5,0 \cdot 10^3$), perch larvae turn to nekton reaching the approximate length of 22 mm, and bleak — of 15 mm. This transition implies morphological changes which reduce hydrodynamic resistance of the fish body: the fin fold disappears, scale develops, the body gets more streamlined shape.

**

1. Абрам'юк І.І., Афанасьєв С.О. Застосування гідродинамічного критерію для виокремлення іхтіопланктону (на прикладі молоді корошових риб) // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол. — 2015. — № 3—4. — С. 25—29.
2. Алєєв Ю.Г. О биогидродинамических различиях планктона и нектона // Зоол. журн. — 1972. — Т. 51, вып. 1. — С. 5—12.
3. Алєєв Ю.Г. Нектон. — Киев: Наук. думка, 1976. — 391 с.
4. Белый Н.Д. Скот судака *Lucioperca lucioperca* (L.) и его питание в низовье Днепра на ранних стадиях развития // Вопр. ихтиологии. — 1972. — Т. 12, № 3. — С. 513—520.
5. Коблицкая А.Ф. Определитель молодежи пресноводных рыб. — М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1981. — 208 с.
6. Кузицин К.В., Павлов Д.С., Савваитова К.А. и др. Покатная миграция молодежи проходной камчатской микижи *Parasalmo mykiss* в реках западной Камчатки // Вопр. ихтиологии. — 2001. — Т. 41, № 2. — С. 220—231.
7. Мовчан Ю.В. Рыбы Украины (визначник-довідник). — К.: Золоті ворота, 2011. — 444 с.
8. Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. Миграции рыб в зарегулированных реках. — М.: КМК, 2014. — 413 с.
9. Павлов Д.С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. — М.: Наука, 1979. — 319 с.
10. Elliot J.M. Downstream movement of trout fry (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream // J. Fish. Res. Board. Can. — 1966. — Vol. 23, N 1. — P. 157—159.
11. Elliot J.M. Growth, size, biomass and production for different life-stages of migratory trout *Salmo trutta* in a lake district stream // J. Am. Ec. — 1985. — Vol. 54. — P. 985—1001.
12. Hockley F.A., Wilson C.A. M. E., Brew A., Cable J. Fish responses to flow velocity and turbulence in relation to size, sex and parasite load // J. R. Soc. Interface. — 2014. — Vol. 11, Iss. 91. — 20130814. — Режим доступу: <http://rsif.royalsocietypublishing.org/>.
13. Holthe E. Lund E., Finstad B. et al. Swimming performance of the European minnow // Bor. Environ. Res. — 2009. — Vol. 14. — P. 272—278.
14. Kratochvíl M., Čech M., Vašek M. et al. Diel vertical migrations of age 0+ percids in a shallow, well-mixed reservoir // J. Limnol. — 2010. — Vol. 69, N 2. — P. 305—310.
15. Wang N., Eckmann R. Distribution of perch (*Perca fluviatilis* L.) during their first year of life in Lake Constance // Hydrobiologia. — 1994. — Vol. 277. — P. 135—143.