

ОБЪЕДИНЕНИЕ МЫШКУЛОВ ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ КОСТИСТЫХ РЫБ (TELEOSTEI): СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ

© 2023 г. Е. С. Громова¹, *, В. В. Махотин¹

¹Московский государственный университет (МГУ), Москва 119991, Россия

*e-mail: zhenya_s@inbox.ru

Поступила в редакцию 06.10.2022 г.

После доработки 10.12.2022 г.

Принята к публикации 26.01.2023 г.

Поперечнополосатые мышцы Teleostei иногда объединяются в сложные “надмышкульные” комплексы. При этом отдельные мускулы у рыб соединяются между собой параллельно и/или последовательно. Группа параллельно расположенных мускулов объединяет свои силы для осуществления единого мощного функционального акта. Последовательно расположенные мускулы соединяются между собой, получая тем самым увеличенную амплитуду и скорость совершаемых движений. Для описываемых “надмышкульных” комплексов предложен термин “сверхмускул”. В работе приведен обзор особенностей строения и функционирования сверхмускулов головы костистых рыб с параллельным и последовательным устройством. Обсуждается разнообразие причин формирования мышечных комплексов для разных таксонов Teleostei.

Ключевые слова: костистые рыбы Teleostei, функциональная морфология, челюстной аппарат, питание, объединение мышц, сверхмускулы

DOI: 10.31857/S0134347523030063, **EDN:** SBDNGJ

Устройство мускулов головы разных представителей костистых рыб неоднократно становилось темой ихтиологических исследований (Bruch, 1862; Greene, Greene, 1913; Alexander, 1967a, 1967b; Howes, 1976; Pietsch, 1989; Sanford, 2000; Datovo, Vari, 2013, 2014; Ghasemzadeh, 2016; Ziermann, Diogo, 2018; Deprá, 2019; Johnson, 2019; Cohen et al., 2023). В отличие от более примитивных хрящевых рыб Chondrichthyes, у большинства видов Teleostei мускулы висцерального скелета хорошо отделены друг от друга (Winterbottom, 1974a; Huby, Parmentier, 2019; Dutra et al., 2021; Pastana et al., 2022). Во второй половине XX века изучение аспектов работы дифференцированных (отдельных) мышц Teleostei получило активное развитие, главным образом, благодаря появлению разнообразных методов анализа, таких как электромиография (ЭМГ) (Lauder, Liem, 1980; Sanford, Lauder, 1989), рентген (Osse, 1969), компьютерная томография (Kenaley, 2012; Brocklehurst et al., 2019; Velasco-Hogan et al., 2021; Tran et al., 2021), скоростная видеосъемка (Sanford, 2001; Konow, Sanford, 2008a, 2008b; Martinez et al., 2022), комплексные статистические способы обработки собранных данных (Grubich, 2001; Konow et al., 2013; MacDonald, 2015; Farina, Bemis, 2016; Finley, 2017; Huby et al., 2019; Olivier et al., 2021). Однако вслед-

ствие огромного разнообразия костистых рыб, определенные особенности анатомии мускулов пищедобывательного аппарата ряда таксономических групп Teleostei до сих пор остаются слабо изученными (Dial et al., 2017), отсутствует функциональная интерпретация результатов их активности в системе висцерального механизма. Сложно предсказать итог совместного сокращения мускулов (особенно многосуставных) пищедобывательного аппарата рыбы исключительно по ЭМГ, без изучения анатомии. У некоторых видов Teleostei в повторяющихся экспериментах при кормлении одной и той же особи каким-либо определенным типом пищи обнаруживались вариации ЭМГ одних и тех же мускулов. Высказано предположение, что такая изменчивость сокращения может быть обусловлена различиями в морфологии областей мускула, в которые были имплантированы электроды (Sanderson, 1988).

В ходе анатомических исследований показано, что у некоторых представителей Teleostei висцеральные и/или соматические мускулы соединяются (по-видимому, вторично), формируя разного рода комплексы (Winterbottom, 1974a). Подобные структуры обнаруживаются как у примитивных (Громова, Махотин, 2016; Громова и др., 2017; Махотин, Громова, 2019), так и у продвинутых

Таблица 1. Препараты четырех исследованных видов Teleostei

Вид	Спиртовые препараты (шт.)	Сухие препараты (шт.)	Свежие препараты (шт.)
Семга <i>Salmo salar</i>	4	3	2
Серебряная аравана <i>Osteoglossum bicirrhosum</i>	2	—	1
Белый толстолобик <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	5	3	3
Рубиново-пепельная рыба-попугай <i>Scarus rubroviolaceus</i>	3	2	3

(Громова, Махотин, 2020) таксонов костистых рыб. В русскоязычной и английской литературе отсутствуют обзоры, в которых описание вариантов слияния различных мышц головы у ряда костистых рыб сопровождается анализом функционального значения этих преобразований. При рассмотрении вариантов объединения мышц в челюстном аппарате Teleostei можно выделить два типа их устройства — с параллельным и последовательным соединением входящих в них компонентов (у большинства рыб — отдельных мышц). В результате подобного слияния формируются сверхмускулы, в которых обособленные у большинства костистых рыб мышцы рассматриваются как “порции”. У Teleostei объединение мышц висцерального черепа в некоторых случаях может быть обусловлено их иннервацией одинаковыми ветвями черепно-мозговых нервов или развитием из одного и того же эмбрионального зачатка (Winterbottom, 1974a). Однако в ряде примеров соединение отдельных мышц несет в себе функциональные причины: преимущества работы образованных комплексов.

Цель обзора — суммирование имеющихся сведений о морфологии мышечных объединений (сверхмускулов) челюстной дуги у Teleostei с качественной оценкой их функциональной роли у ряда таксономических групп этих рыб. В нашей работе мы рассматриваем слияние мышц челюстей, суспензориума и жаберной крышки рыб. Для исследования разнообразия вариантов строения сверхмускулов у особей Teleostei мы отобрали несколько характерных представителей, которые послужили “центрами кристаллизации” для сравнительного описания упомянутых анатомических конструкций у ряда таксонов костистых рыб. Таким образом, мы создали ключевые точки, “сетку” для накопления данных внутри Teleostei для изучения разнообразия устройства и работы этих мышечных комплексов. На основе подробного анализа анатомии групп мышц головы серебряной араваны *Osteoglossum bicirrhosum* (Cuvier, 1829), семги *Salmo salar* Linnaeus, 1758, белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) и рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus* Bleeker, 1847 сделаны функциональные интерпретации роли сверхмускулов в процессе питания этих рыб.

В работе использованы сокращения: AAP — m. adductor arcus palatini, AD HYO — m. adductor hyomandibularis, AM — m. adductor mandibulae, AO — m. adductor operculi, DO — m. dilatator operculi, EP — m. epaxialis, GH — m. geniohyoideus, HX — m. hypaxialis, LAP — m. levator arcus palatini, lig. — связка (ligamentum), LO — m. levator operculi, m. — мускул (musculus), pr. — отросток (processus) и SH — m. sternohyoideus.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследовали строение мышц и соединительнотканых элементов висцерального черепа четырех видов Teleostei: половозрелых особей семги *Salmo salar*, серебряной араваны *Osteoglossum bicirrhosum*, белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* и рубиново-пепельной рыбы-попугая *S. rubroviolaceus*. Отмечены некоторые особенности устройства скелета их головы. Особи рубиново-пепельной рыбы-попугая *S. rubroviolaceus* находились на начальной стадии онтогенеза IP (initial phase) (Bruggemann et al., 1994; Howard et al., 2013). Материал приобретали на личные средства авторов.

В ходе работы изготавливали спиртовые, свежие и сухие препараты голов рыб (табл. 1). Препараты исследовали при помощи бинокулярных МБС-1 (СССР) и Carl Zeiss Stemi SV11 (Германия).

Спиртовые препараты для исследования мускулатуры и соединительнотканых элементов головы готовили по традиционной методике (Ромейс, 1953). Изначально материал фиксировали в 4%-ном формалине, а затем переводили в 70%-ный этанол. Мускулатуру препарировали вручную, постепенно углубляясь в ее толщу. При изучении внутреннего строения внимание уделяли определению областей начала и окончания мышц, основного направления следования волокон, характеру перистости, а также конструкции содержащихся внутри них соединительнотканых структур.

Свежие препараты головы, предназначенные для анализа движений ротового аппарата рыбы, готовили, полностью очистив весь череп, оставляя лишь связки, или же оставив аддукторы нижней челюсти и часть мускулатуры латеральной области головы. На свежих препаратах голов каждого из указанных выше видов изучали возмож-

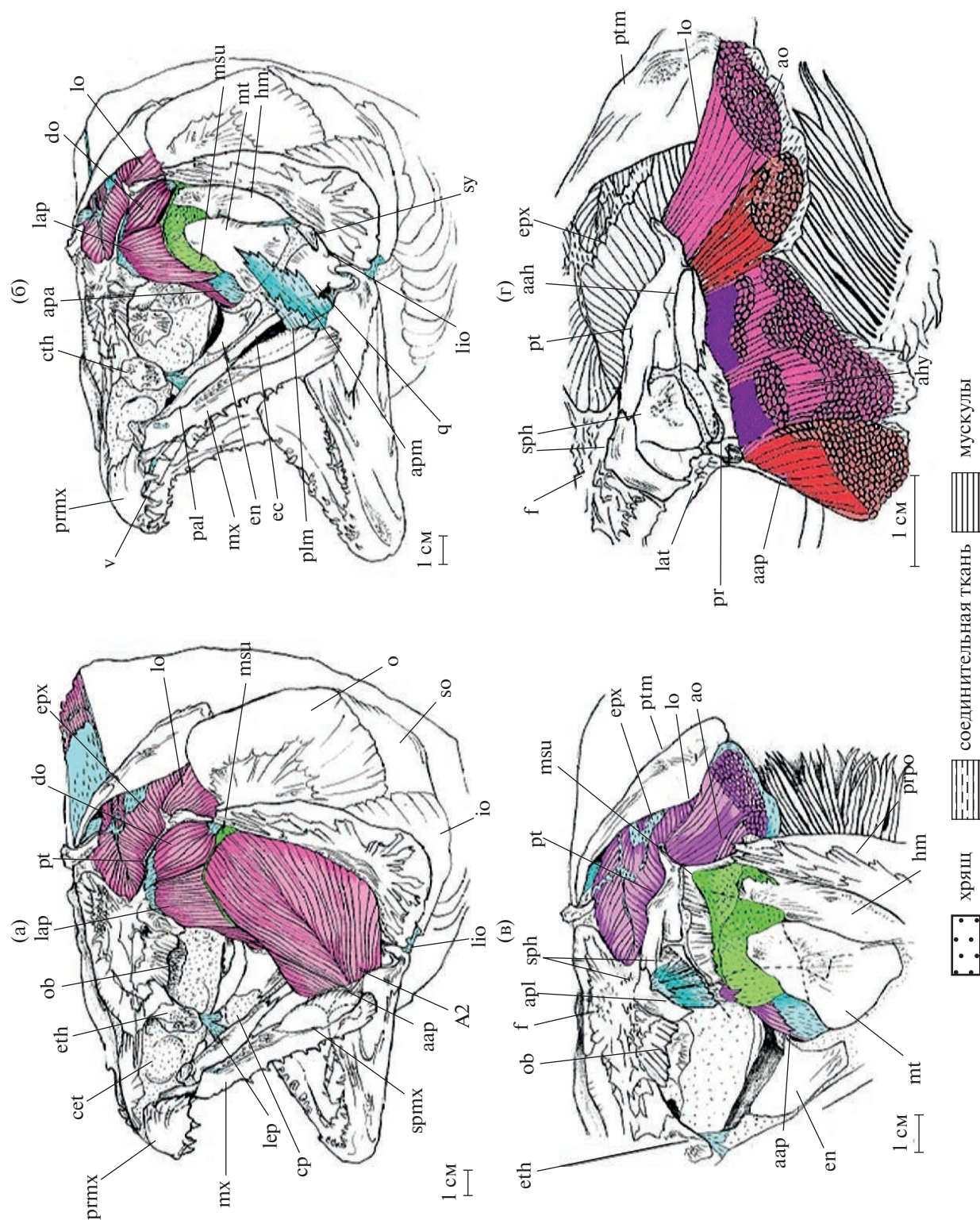


Рис. 1. Голова семги *Salmo salar*, вид сбоку, после снятия окологлазничных костей (а) и части мускулатуры (б). Мембрана suspensoria (отмечена зеленым), вид сбоку. Начальные апоневрозы m. levator agius palatini (LAP) перерезаны (в). Некоторые висцеральные мускулы после снятия hyomandibulare и жаберной крышки (г). Связки, апоневрозы и соединительнотканнные пленки выделены толстыми.

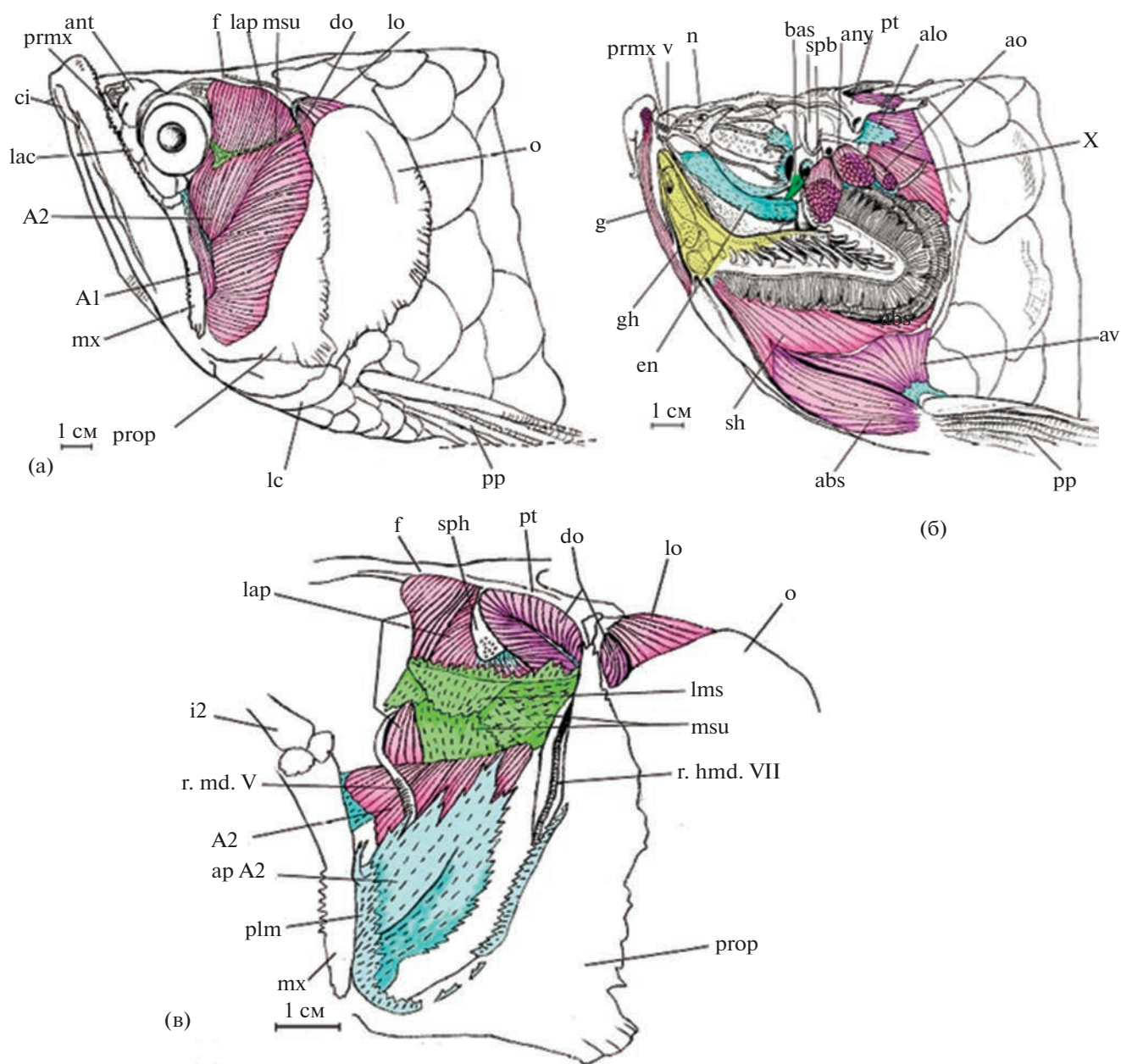


Рис. 2. Голова серебряной араваны *Osteoglossum bicirrhosum*, вид сбоку, после снятия части окологлазничных костей (а), суспензориума (б). Некоторые мускулы и соединительнотканые структуры головы, вид сбоку, после снятия большей части *m. adductor mandibulae* (в). *Membrana suspensoria* выделена зеленым, другие соединительнотканые образования отмечены голубым; базиптеригоидный отросток выделен салатovým. Язык рыбы показан желтым цветом.

ность кинетизма отделов спланхнокраниума. Для определения допустимого размаха перемещений костных элементов исследовали характер их соединений, а также состав и расположение связок в местах этих контактов.

Особенности остеологии черепа выбранных видов анализировали на очищенных по отдельности и высушенных вторичных передних челюстях, суспензориуме, аппарате гиоида, жаберных дугах и нейрокраниуме.

На основе цифровых цветных фотографий препаратов, выполненных с помощью камеры Panasonic Lumix DMC-FZ8 (Япония), сделаны подробные изображения структур головы рыб. Фотографии обрабатывали в программе Adobe Photoshop CS2, создавая по ним точные контурные рисунки, которые затем корректировали, сравнивая с исходным объектом. Для спиртовых препаратов выполняли серии послойных рисунков (в точном масштабе и с сохранением пропор-

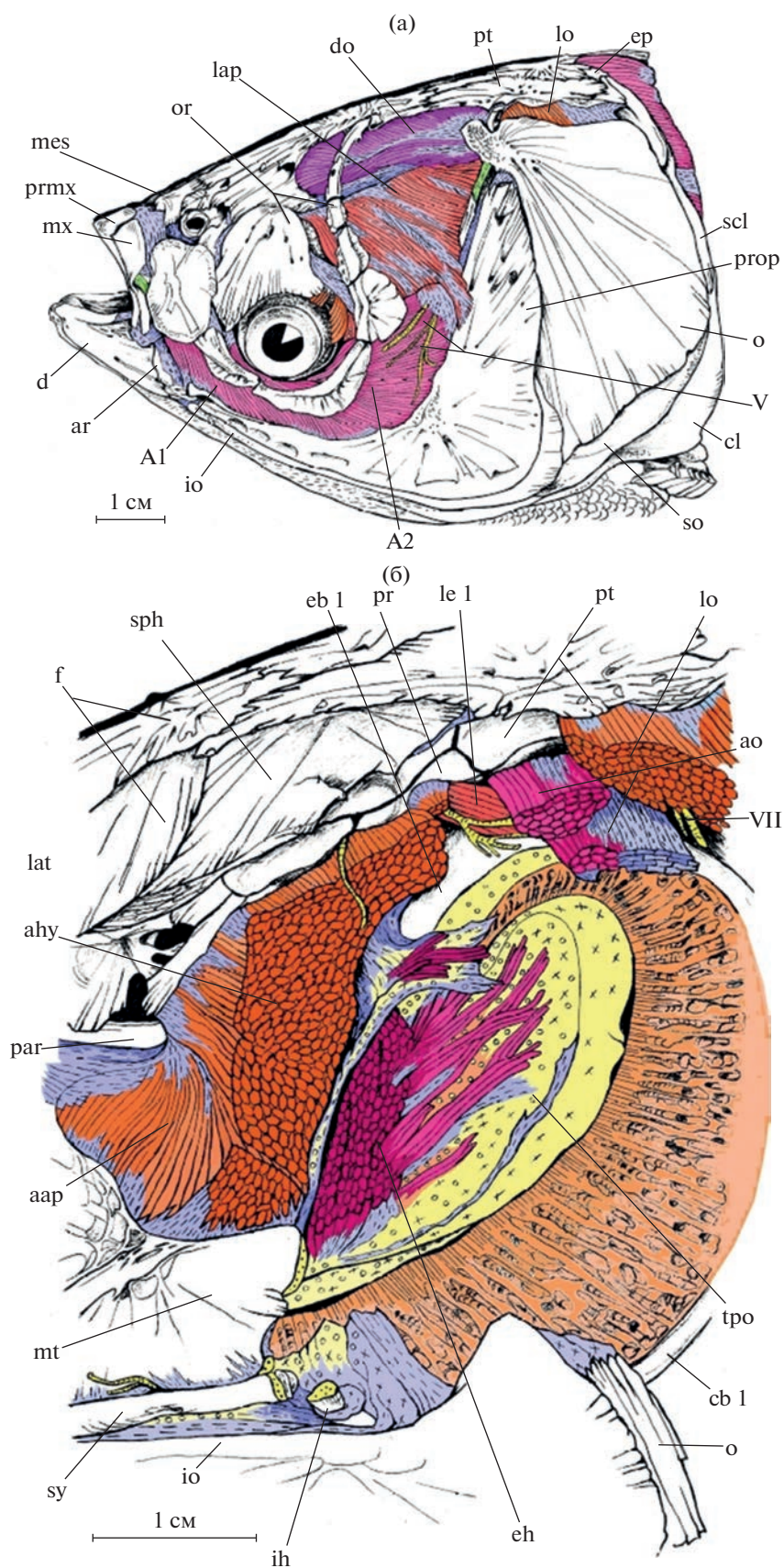


Рис. 3. Некоторые мускулы и соединительнотканые структуры головы белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*, вид сбоку (а), после снятия супензориума (б). Ткань небного органа показана желтым, фильтрующие элементы – бежевым.

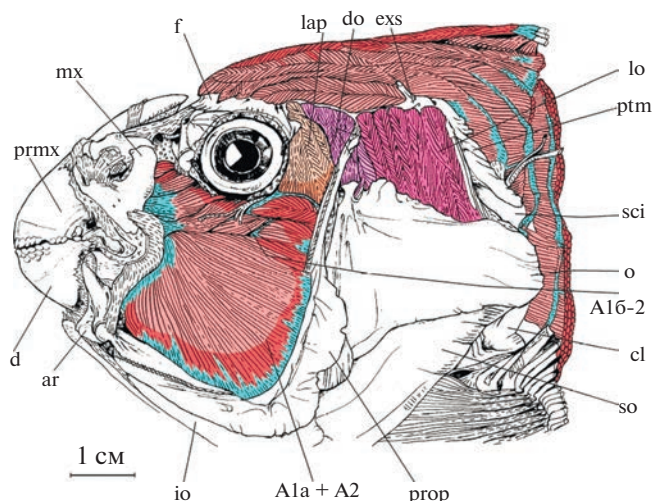


Рис. 4. Некоторые мускулы и соединительнотканые структуры висцерального аппарата рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus*, вид сбоку, после снятия окологлазных костей. Включения соединительной ткани показаны голубым.

ций), отображавших все особенности выявленных анатомических составляющих пищеводового аппарата.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Описаны мускулы висцерального черепа, участвующие в образовании мышечных комплексов (сверхмускулов), четырех видов рыб.

Семга *Salmo salar* (по: Громова, Махотин, 2016)

M. adductor mandibulae (AM) (рис. 1а) состоит из двух порций – верхнечелюстной (A2) и нижнечелюстной (Aw). Мускул оканчивается на нижней челюсти. Внешне порция A2 имеет вид единого мускульного “пера”. Волокна этой порции начинаются на наружной поверхности суспензориума. Вершина “пера” окружена обширной апоневротической оболочкой – подвешивающей перепонкой суспензориума (*membrana suspensoria*) (рис. 1а, 1б, 1в). *Membrana suspensoria* крепится к краю *metapterygoideum*, областям *hyomandibulare* и переднему краю *praeoperculum*.

Волокна LAP, AAP, AD HYO, AO и LO берут начало с латеральной поверхности нейрокраниума.

M. levator arcus palatini (LAP) (рис. 1а, 1б) расположен над AM и непосредственно граничит с ним через участок *membrana suspensoria*. Задняя часть мускула частично непрерывна с волокнами DO. Наиболее передние наружные волокна прикрепляются к верхней и внутренней поверхности перепонки суспензориума, нависая над AM и, по сути, совместно образуя “двухпорционный” сверхмускул. Более глубокие волокна LAP оканчиваются на *hyomandibulare*, *metapterygoideum* и ча-

стично на конечном апоневрозе AAP, который крепится к *hyomandibulare*.

M. adductor arcus palatini (AAP) (рис. 1а–1г) тянется между черепом и суспензориумом. Мускул имеет конечный апоневроз, крепящийся к *entopterygoideum*, *metapterygoideum* и *hyomandibulare*.

Зона прикрепления волокон *m. adductor hyomandibularis* (AD HYO) (рис. 1г) включает внутреннюю поверхность *hyomandibulare*.

Волокна *m. adductor operculi* (AO) (рис. 1г) и *m. levator operculi* (LO) (рис. 1а–1г) обслуживают верхнюю область *operculum* с наружной (LO) и внутренней (AO) сторон.

Границы между AAP, AD HYO, AO и LO отчетливо не прослеживаются.

Серебряная аравака *Osteoglossum bicirrhosum* (по: Громова и др., 2017)

M. adductor mandibulae (AM) (рис. 2а, 2в) состоит из трех порций: маленькой (A1), крупной верхнечелюстной (A2) и нижнечелюстной (Aw). Область начала порции A2 не затрагивает слуховой отдел нейрокраниума. Волокна порции A2 оканчиваются на обширном треугольном верхнечелюстном апоневрозе. Порция A2 сверху начинается с наружной чашеобразной поверхности подвешивающей перепонки суспензориума. Более глубокие волокна порции берут начало с *metapterygoideum*, *hyomandibulare*, *entopterygoideum*, верхушки *quadratum* и переднего края *praeoperculum*.

M. levator arcus palatini (LAP) (рис. 2а, 2в) расположен над AM, образуя совместно с ним “двухпорционный” сверхмускул. Волокна LAP начинаются с нейрокраниума. Мускул, словно муфта, полностью охватывает DO сверху и снизу, однако их волокна не смешиваются. Волокна LAP оканчиваются на верхней поверхности “чаши” *membrana suspensoria*, *hyomandibulare*, *metapterygoideum* и *entopterygoideum*.

Границы между AAP, AD HYO, AO и LO хорошо заметны (рис. 2б).

Белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* (по: Махотин, Громова, 2019)

M. adductor mandibulae (AM) состоит из трех порций: двух верхнечелюстных (A1 и A2) (рис. 3а) и нижнечелюстной (Aw). Точную границу между порциями A1 и A2 провести нельзя. *Membrana suspensoria* развита слабо. Волокна порции A2 начинаются с *praeoperculum*, нижнего отростка *hyomandibulare* и *metapterygoideum*.

Волокна LAP, AAP, AD HYO берут начало с латеральной поверхности нейрокраниума.

Волокна *m. levator arcus palatini* (LAP) (рис. 3а) оканчиваются на *hyomandibulare* и *praeoperculum*, а также захватывают маленький фрагмент *metapterygoideum*. Часть конечных сухожилий LAP, расположенных в области слабо развитой *membrana suspensoria*, проникают между волокнами начала

порции A2 AM. Волокна LAP в задней области непрерывны с глубинными волокнами DO. DO имеет вид продольно растянутого веера, расходящегося по верхней поверхности нейрокраниума.

Область окончания волокон сравнительно большого m. adductor arcus palatini (AAP) (рис. 3б) включает metapterygoideum и его отросток, накладывающийся на entopterygoideum. Основная масса волокон прикрепляется к дорсальной поверхности ткани небного органа. Каудально мускул сливается с AD NYO.

M. adductor hyomandibularis (AD NYO) (рис. 3б) сравнительно крупного размера. Волокна оканчиваются на медиальной поверхности hyomandibulare, мускул также прикрепляется к передней поверхности небного органа при помощи коротких, но очень прочных прозрачных соединительнотканых спаек.

Рубиново-пепельная рыба-попугай *Scarus rubroviolaceus* (по: Громова, Махотин, 2020)

Абдукторный комплекс суспензориума рыбы включает в себя три слабодифференцированных друг от друга мускула: m. levator arcus palatini (LAP), m. dilatator operculi (DO) и m. levator operculi (LO). Волокна LAP, DO и LO берут начало с латеральной поверхности нейрокраниума.

Конусовидный m. levator arcus palatini (LAP) (рис. 4) дорсально прикрепляется к черепной коробке непосредственно над сочленовой впадиной для hyomandibulare. Местом окончания мускульных волокон служит латеральная поверхность hyomandibulare и внутренняя поверхность чрезвычайно слабо развитой membrana suspensoria.

Область начала m. dilatator operculi (DO) (рис. 4) включает не только черепную коробку, но и верхний отдел hyomandibulare. Малая доля поверхностных волокон мускула, берущих начало с нейрокраниума, собирается на вершине hyomandibulare. Основная масса волокон устремляется вентрокаудально, оканчиваясь на внутренней стороне верхней области operculum.

Широкий, сильно уплощенный в парасагитальной плоскости m. levator operculi (LO) (рис. 4) начинается (помимо нейрокраниума) с латеральной поверхности апоневротической пленки m. epaxialis (EP), с маленького фрагмента наружной стороны hyomandibulare, нижнего края extrascapulare и переднего края posttemporale. LO оканчивается на медиальной поверхности верхнего отдела operculum.

ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности функционирования дифференцированных мускулов в челюстном аппарате Teleostei

В работах, описывающих особенности функционирования пищедобывательного аппарата Teleostei, приводятся данные о наличии установленной последовательности сокращения дифференцированных мускулов черепа в процессе начального захвата добычи (Lauder, 1980b, 1981; Lauder, Liem, 1981; Wainwright et al., 1989; Grubich, 2001). Отмечено присутствие тенденции группирования активности определенных отдельных мускулов (LAP, DO, LO, SH, EP) в фазу расширения головы животного во время схватывания корма, тогда как другие мышцы (AM, GH, AAP, AO, NYX) сокращались в основном в процессе фазы сжатия (Liem, Osse, 1975; Lauder, Liem, 1980; Konow et al., 2008). Однако наряду с этими исследованиями имеются работы, авторы которых зафиксировали у Teleostei одновременное сокращение мышц челюстного аппарата, работающих в разные фазы акта питания, например у обыкновенного ерша *Gymnocephalus cernua* (см. Elshoud-Oldenhav, Osse, 1976), обыкновенного окуня *Percu fluviatilis* (см. Osse, 1969), рыбоядных Cichlidae (см. Liem, 1979, 1980a, 1980b) и королевского спинорога *Balistes vetula* (см. Turingan, Wainwright, 1993). Некоторым представителям Teleostei свойственно одновременное функционирование мускулов-антагонистов (Humphrey, Reed, 1983; Lucas, Mambrito, 1987), которое служит разным целям: питанию, звукопроизводству и др. (Lauder, 1981, 1985; Boyle, Tricas, 2011). Антагонистической активностью обладают пары AAP и LAP, AO и DO/LO, SH и AM, а также EP и NYX и др. Одновременное сокращение мышц-антагонистов фиксировали у Teleostei, использующих всасывание в качестве начального захвата добычи (Osse, 1969; Elshoud-Oldenhav, Osse, 1976; Elshoud-Oldenhav, 1979; Lauder, Lanyon, 1980; Lauder, 1980a, 1980b, 1983, 1985). Например, в процессе всасывания корма петротилипией *Petrotilapia tridentiger* наблюдали одновременное сокращение AM и LAP. Амплитуда открывания рта модулировалась единовременной активностью AM, LO и SH (Liem, 1980b). У прибойного окуня *Embiotoca jacksoni* динамический антагонизм проявлялся в процессе одновременной активности AM, GH и LAP во время поведения “веяния” (Drucker, Jensen, 1991).

Обширное перекрывание сокращения мускулов, расширяющих и сжимающих ротовую полость рыб в процессе фазы начального схватывания добычи, обеспечивает присутствие так называемого эффекта предварительного напряжения мышц (Aerts, 2009). При сокращении мышц-антагонистов и/или мускулов, работающих в раз-

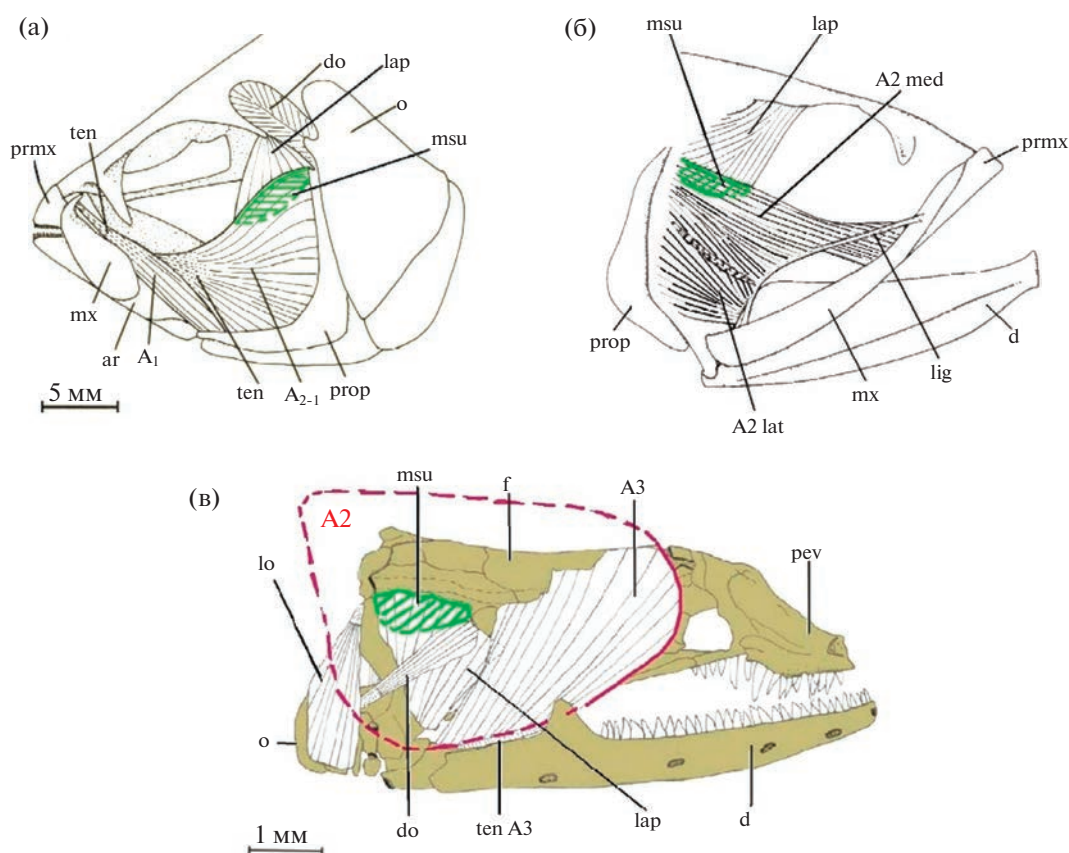


Рис. 5. Соединение *m. adductor mandibulae* (AM) с *m. levator arcus palatini* (LAP) в сверхмускул последовательной конструкции: а – у ксенохаракса *Xenocharax spilurus* (по: Vari, 1979), б – диплофоса *Diplophos taenia* (по: Fink, Weitzman 1982), в – анархиаса *Anarchias allardicei* (по: Eagderi, 2010). Область контакта AM и LAP – соединительнотканная мембрана – отмечена зеленым. У анархиаса порция A2 челюстного аддуктора, контактирующая с LAP, удалена и отмечена красным пунктиром.

ные фазы процесса питания, у Teleostei происходит запасание эластической (упругой) энергии натяжения в структурах головы рыбы. При расслаблении этих мускулов энергия высвобождается, вкладываясь в перемещение ранее неподвижных структур ротового аппарата животного. Механизм запасания эластической энергии необходим для выполнения быстрых и силовых движений элементов черепа, например для осуществления ловли ускользящей добычи (Wassenbergh et al., 2014). Результативное преобладание активности какой-либо одной или группы мышц-антагонистов может быть обусловлено наличием дифференцированного нервного контроля (например, увеличенной стимуляции) этих мускулов со стороны нервной системы (Lauder, 1980b). Ингибирование при помощи обратного периферического нервного импульса активности мышц-антагонистов первой группы будет вызывать всплеску сокращения мускулов второй категории. Так происходит модуляция амплитуды открывания рта рыбы, степени расширения ротовой и оперкулярной полостей и т.д. (Lauder, 1983).

Последовательное объединение мускулов

В процессе захвата добычи у ряда костистых рыб LAP сокращается в ходе фазы расширения головы для увеличения ее внутреннего объема путем абдукции суспензориумов, тогда как AM действует в фазе сжатия ротовой полости, приводя нижнюю челюсть (Liem, Osse, 1975). У большинства Teleostei эти мышцы хорошо отделены друг от друга (Tulenکو, Currie, 2020; Vita et al., 2020; Peixoto, Pinna, 2022). Однако у некоторых видов определенных семейств костистых рыб, например у семги (рис. 1а) (Salmonidae) и серебряной араваны (рис. 2а) (Osteoglossidae), эти мускулы на своей обширной площади плотно контактируют друг с другом, объединяясь в крупный сверхмускул. На основании полученных нами анатомических данных, мы приводим доказательства в пользу одновременного сокращения этих мышц в ходе начального захвата добычи (Громова, Махотин, 2016; Громова и др., 2017). У семги и серебряной араваны AM и LAP контактируют между собой посредством мощно развитой подвешивающей перепонки суспензориума (*membrana sus-*

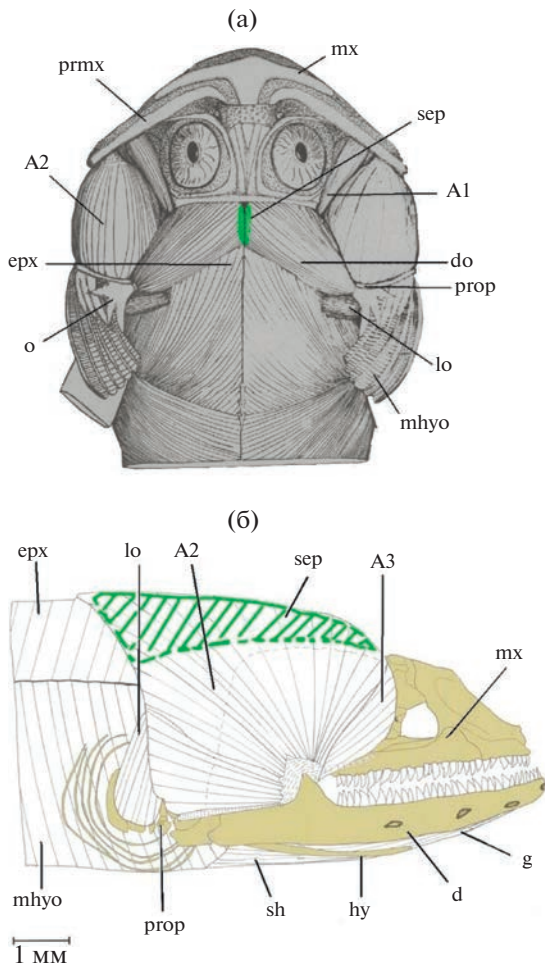


Рис. 6. Объединение гипертрофированных мышц контралатеральных сторон головы: а – mm. dilatatores operculi (DO) у жабуна *Opsanus tau* (по: Pankratz, 1927), б – mm. adductores mandibulae (AM) у анархиаса *Anarchias allardicei* (по: Eagderi, 2010). Расположенные в сагиттальной плоскости сухожильные зоны контакта целевых для просмотра мускулов выделены зеленым.

pensoria) (рис. 1б, 1в, 2в). *Membrana suspensoria* предстает в виде сухожильного промежутка в составе единого двухпорционного сверхмускула с последовательным соединением его компонентов. Пленка представляет собой комплекс мускульных апоневрозов от двух встретившихся мускулов AM и LAP в результате наползания аддуктора снизу и снаружи на леватор. У серебряной араваны и семги соединительнотканые волокна двух слоев *membrana suspensoria* одинаковым образом разнонаправлены. Это означает, что передача силы между AM и LAP у этих рыб происходит сходным образом. Благодаря последовательному расположению AM и LAP в составе двухпорционного сверхмускула, скорость и амплитуда сокращения комплекса возрастают (Иорданский, 1990), что важно во время ловли ускользящей добычи, которую потребляют сем-

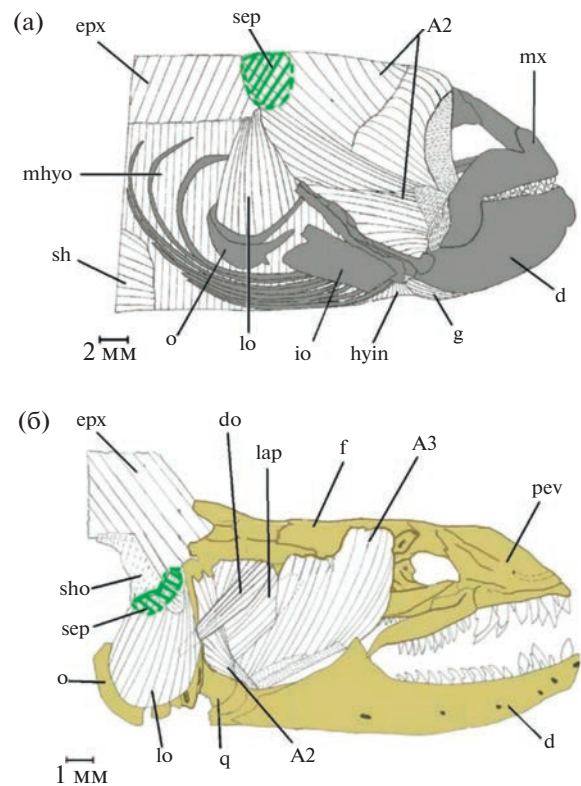


Рис. 7. Последовательное соединение висцеральных и соматических по происхождению мускулов: а – m. adductor mandibulae (AM) и m. epaxialis (EP) у курносого угря *Simenchelys parasitica* (по: Eagderi et al., 2016), б – m. levator operculi (LO) и m. epaxialis (EP) у гимноторакса *Gymnothorax prasinus* (по: Eagderi, 2010). Область контакта целевых для просмотра мускулов отмечена зеленым.

га и аравана. Ранее неоднократно отмечали высокую скорость приведения нижней челюсти аравановых (Westneat, 2004; Konow, Sanford, 2008a, 2008b). Питаясь, семга и серебряная аравана используют скобление – внутриротовую обработку добычи при помощи своего озубленного языка (Громова, Махотин, 2016; Громова и др., 2017). Мы предполагаем, что у этих рыб в процессе скобления возникает эффект предварительного напряжения AM и LAP для запасания эластической энергии, которая затем высвобождается ударом языка рыбы по добыче. Кроме того, соединение AM и LAP у исследуемых представителей обусловлено необходимостью поддерживать целостность заднего сустава суспензориума с нейроракриумом, т.к. в процессе скобления он испытывает значительную нагрузку в результате переднезадних смещений языка.

Определенные виды Teleostei формируют двухпорционный мышечный комплекс с той же целью – для увеличения скорости ловли добычи. Соединение AM с LAP при помощи соединительнотканного промежутка описано для стомиаса

Stomias (см. Fink, 1985), диплофоса *Diplophos* (см. Fink, Weitzman, 1982) и ксенохаракса *Xenocharax* (см. Vari, 1979), посредством фасции — для мурен *Anarchias allardicei* (рис. 5) и *Gymnothorax prasinus* (см. Eagderi, 2010). Стоит отметить, что у мурен *A. allardicei* и *G. prasinus*, помимо увеличения скорости приведения *dentale*, имеется еще одна причина соединения АМ и LAP (Eagderi, 2010). Эти рыбы не применяют внутриротовое скобление добычи, но у них происходят обширные перемещения аппарата гиоида и жаберных дуг для высокоамплитудного внутриротового переноса схваченной добычи в каудальном направлении. Гиоид соединен с внутренней стороной суспензориума связками. Мы полагаем, что во время передвижения корма в каудальном направлении, сустав *hyomandibulare* с нейрокраниумом подвергается значительным нагрузкам со стороны вырывающейся, часто крупной, добычи, которая с усилием затягивается в рот рыбы. Решением проблемы поддержания целостности черепа стало формирование двухпорционного сверхмускула АМ + LAP. Похожая ситуация отмечена у некоторых представителей *Stomiiformes* (см.: Fink, Weitzman, 1982; Fink, 1985), которые также заглатывают крупную добычу. У белого толстолобика небольшая часть конечных волокон LAP проникает между начальными волокнами порции А2 АМ. Поскольку эти волокна обоих мускулов разнонаправлены, говорить о функциональном слиянии АМ и LAP не приходится. Описываемая особенность свидетельствует о доминировании функции LAP над АМ на данном участке черепа ввиду слабого развития АМ и гипертрофии LAP.

Возможность образования сверхмускула АМ + LAP также может быть обусловлена общей иннервацией его компонентов пятым черепно-мозговым нервом (*n. trigeminus*), хотя и разными его ветвями: АМ — *n. mandibularis*; LAP — *n. maxillo-mandibularis* (Winterbottom, 1974a). Однако мы полагаем, что главной причиной объединения АМ и LAP у семги и серебряной араваны являются сходные и независимо приобретенные особенности работы их ротового аппарата. По-видимому, это может быть примером возникновения конвергентного морфологического сходства у неродственных филогенетических таксонов.

У некоторых *Teleostei* можно обнаружить интересную разновидность сверхмускулов с последовательным расположением компонентов. Объединение одних и тех же мышц контрлатеральных сторон головы приводит к повышению эффективности работы обеих. Как правило, такие комплексы образуют гипертрофированные мускулы. Так, у жабуна *Opsanus tau* разросшиеся DO контрлатеральных сторон головы контактируют друг с другом через сухожильный промежуток (рис. 6a) (Pankratz, 1928). У мурен (рис. 6b) (Mehta, 2009; Eagderi, 2010) и европейского угря *Anguilla anguilla*

(см.: Eagderi, Adriaens, 2010; Meyer et al., 2018) чрезмерно гипертрофированные АМ левой и правой сторон головы граничат друг с другом соединительнотканым промежуток, встречаясь по средней линии на верхней поверхности нейрокраниума.

Интересны примеры последовательного соединения висцеральных и соматических по происхождению мускулов *Teleostei*. Разросшийся АМ рыб может контактировать с позади расположенной ЕР посредством сухожильных промежуток, что служит приспособлением для увеличения способности рыться в грунте головой вперед. Подобная морфологическая адаптация характерна для многих *Anguilliformes* (De Schepper et al., 2005; Eagderi, 2010), например для рисового угря *Pisodonophis boro* и угря-спагетти *Moringua edwardsi* (см. De Schepper et al., 2007). Подобное поведение использует курносый угорь *Simenchelys parasitica* при проникновении в тушу мертвой жертвы или в тело животного-хозяина. Контакт двух мышц увеличивает производительность работы обеих, создавая вариант системы многопорционного сверхмускула, сочетающего компоненты висцерального (АМ) и соматического (ЕР) происхождения (рис. 7a). При этом совместная активность ЕР и АМ помогает рыбе выполнять движения головы вверх и назад, а также более прочно фиксировать нижнюю челюсть. Силовое приведение *dentale* необходимо угрообразным для поддержания целостности челюстного сустава, поскольку нагрузка, возникающая при встрече с грунтом или тканями жертвы, ориентирована назад и стремится разъединить суставные поверхности. Таким образом, единовременное сокращение АМ и ЕР позволяет этим животным поднимать голову с плотно закрытой нижней челюстью, осуществляя эффективное проникновение в толщу субстрата или тело добычи (Eagderi, 2010; Eagderi et al., 2016). У мурены *Gymnothorax prasinus* разросшийся LO берет начало с ЕР и передней части *septum horizontale* (рис. 7b) (Eagderi, 2010). Возможная причина этого в сильном разрастании у данного вида АМ, приводящем к смещению в каудальном направлении областей прикрепления части висцеральных мускулов.

Параллельное объединение мускулов

У ряда представителей костистых рыб встречается объединение отдельных мышц, расположенных параллельно относительно друг друга. При этом между соединяющимися мускулами отсутствуют развитые сухожильные септы. Области начала мышц, включенных в описываемый комплекс, находятся по соседству. Для семги характерен сверхмускул на основе объединения ААР, АД НУО и АО — мускулов, сокращающихся во время фазы сжатия в процессе захвата добычи.

Такое объединение описано ранее в литературе (Winterbottom, 1974a) без функционального анализа мышечного комплекса. Упомянулось сходство процессов внутриротовой обработки добычи (скобление) у *Salmoniformes* и *Osteoglossiformes* (Sanford, Lauder 1989, 1990; Konow, Sanford, 2008a, 2008b). Такого рода поведение накладывает отпечаток на строение мышц и костей всего пищедобывательного аппарата этих рыб. У представителей *Osteoglossiformes* ранее обнаружено приспособление задействованной в процессе скобления костно-мышечной системы языка к высокой скорости работы. Аппарат глоточных челюстей видов *Salmoniformes*, например американского гольца *Salvelinus fontinalis*, демонстрировал морфологические адаптации и к большой скорости, и к значительной силе функционирования (Camp et al., 2009). Авторы этих работ отмечали редкость таких особенностей функционирования пищедобывательного аппарата у представителей *Teleostei*, не давая объяснений обнаруженным ими приспособлениям. Основываясь на анализе строения мышц и скелета их суспензориума, мы приводим новые морфофункциональные причины описываемых выше характеристик процесса питания семги и серебряной араваны.

При внутриротовом скоблении добычи у семги преобладает скорее режущий и разрывающий, нежели давящий компонент (Громова, Махотин, 2016). В процессе такой внутриротовой обработки *basihyale* выполняет силовые переднезадние перемещения, оказывая значительную нагрузку на суспензориум в том же направлении посредством *interhyale*. Двойное приращение передней области суспензориума к нейрокраниуму семги тугое и малоподвижное. Вероятно, такой способ крепления первичной верхней челюсти к черепу недостаточно эффективен для сохранения его целостности в процессе скобления добычи. Потому у семги развивается крупный аддукторный комплекс AAP, AD NYO и AO – сверхмускул с параллельным устройством (рис. 1г). Его сокращение блокирует возникающие во время скобления переднезадние смещения суспензориума относительно нейрокраниума. Данный сверхмускул увеличивает силу аддукции суспензориума и служит эффективной заменой базиптеригоидному суставу, имеющемуся у серебряной араваны. Добавление к этому сверхмускулу LO, вероятно, объясняется необходимостью блокировки смещений *operculum* вперед-назад. В целом, для мышечной системы головы семги характерна консолидация мускулов друг с другом, которая выражается в присоединении мышц-антагонистов LO и LAP к медиальному аддукторному сверхмускулу суспензориума с целью создания эффекта предварительного напряжения. Используя разные комбинации областей совместно сокращающихся компонентов такого сверхмускула, рыба может

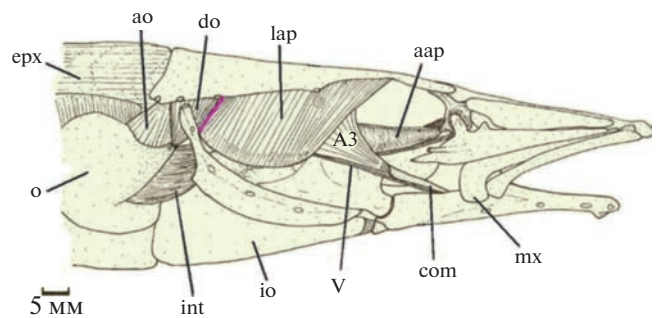


Рис. 8. Взаимный переход волокон *m. dilatator operculi* (DO) и *m. levator arcus palatini* (LAP) при образовании сверхмускула параллельного устройства у хоботнорыла *Mastacembelus mastacembelus* (по: Travers, 1984). Область контакта DO и LAP выделена розовым.

добиться разнообразия движений суспензориумов и нижней челюсти, обеспечивая оптимальное приложение сил к удерживаемому в челюстях объекту (Иорданский, 1990).

Отсутствие развитого аддукторного сверхмускула суспензориума у серебряной араваны, также примитивного представителя *Teleostei*, вызвано наличием у нее базиптеригоидного отростка (рис. 2б), который в ее пищедобывательном аппарате анатомически заменяет комплекс AAP, AD NYO, AO и LO. У *Osteoglossum bicirrhosum* имеется примитивное базиптеригоидное сочленение, образованное за счет конусовидного *pr. basiptyergoideus os parasphenoideum*, которым обладали еще ископаемые *Palaeonisciformes* (см. Кэрролл, 1992). Из ныне живущих костистых рыб такой сустав имеется только у некоторых представителей *Osteoglossomorpha* (см. Hilton, 2003). У *O. bicirrhosum* для каждого базиптеригоидного отростка на заднемедиальной поверхности *entopterygoideum* формируется небольшая трубкообразная ямка, покрытая плотной соединительной тканью, в которую этот отросток вкладывается в состоянии покоя, когда суспензориумы находятся в приведенном положении и рот рыбы закрыт. Иной по происхождению базиптеригоидный отросток (Moritz, Britz, 2005) присутствует у определенных мормировых *Mormyridae*, а также у платитроктных *Platytrichtidae* (например, на парасфеноиде у *Searsia koefoedi*) и *Bathylaco nigricans* из *Alepocephalidae* (см. Johnson, Patterson, 1996). В литературе отсутствуют данные о функциональном значении базиптеригоидного сочленения для процесса питания у современных *Teleostei*. Подробное изучение спланхнокраниума серебряной араваны позволило нам сделать ряд заключений, касающихся данного вопроса.

Pr. basiptyergoidei серебряной араваны в процессе скобления обеспечивают надежную опору для *entopterygoideum* каждой стороны головы, на которые при этом снизу давит *basihyale* (рис. 2б)

(Громова и др., 2017). Расположенные на внутренней поверхности суспензориума серебряной араваны многочисленные маленькие и неострые зубы указывают на то, что в процессе скобления у нее преобладает скорее давящий, нежели режущий компонент. Схожее анатомическое решение, как адаптация к duroфагии, проявляется в устройстве суспензориума большинства *Albulidae*: впереди он имеет прочное сочленение с крыловидным латеральным отростком парасфеноида (Figueiredo et al., 2002).

В процессе скобления язык серебряной араваны выполняет обширные переднезадние перемещения относительно суспензориума рыбы. За счет наличия *interhyale* эти движения оказывают значительную нагрузку в ростокаудальном направлении на суспензориум с его внутренней стороны. В данной ситуации конструкция первичной верхней челюсти могла бы подвергаться разрушающей ее деформации. Решением послужило развитие базиптеригоидного отростка, который полностью блокирует какие-либо смещения суспензориума в переднезаднем направлении. Базиптеригоидный сустав араваны настолько надежен, что у ее суспензориума за ненадобностью отсутствует сильное развитие аддукторной мускулатуры. Базиптеригоидный отросток ограничивает аддукцию суспензориумов, поэтому ААР и АД НУО у этой рыбы небольшого размера. В ходе внутриворотной манипуляции добычей могут иметь место и асимметричные движения *basihyale*, поэтому необходима прочная фиксация суспензориума. Базиптеригоидный отросток не препятствует обширной абдукции суспензориумов рыбы, происходящей во время схватывания добычи.

Во время фильтрации пищи белым толстолобиком (*Cyprinidae*) происходит принудительная аддукция суспензориумов, энергично уменьшающая пространство ротовой полости. Поэтому в висцеральном механизме этой рыбы присутствует сверхмускул с параллельным устройством, сформированный на основе слияния волокон разорванных ААР и АД НУО, работающих при сжатии ротовой полости рыбы (рис. 3б). Причина формирования данного комплекса, по-видимому, в присутствии области внутреннего кинетизма в суспензориуме белого толстолобика. Она расположена между малым передним сегментом суспензориума (*palatinum*) и его более крупной задней частью, передний край которой составлен *epipterygoideum*. Комплекс ААР и АД НУО обслуживает каудальный костный сегмент черепа. Аддукция заднего сегмента суспензориума широко задействована в процессе работы внутреннего гидравлического механизма, играющего важную роль в ходе пульсирующей всасывательной фильтрации толстолобика на базе тупикового отсеивания (Махотин, Громова, 2019). Таким образом, сокращение сверхмускула ААР + АД НУО спо-

собствует увеличению силы всасывания у данного вида. Вероятно, в определенной мере та же причина лежит в основе формирования мышечного комплекса ААР и АД НУО с нечеткими границами (Winterbottom, 1974a) у утконосого угря *Hoplunnis punctata*, садового угря Гилберта *Ariosoma gilberti* (см. Eagderi, 2010), ханоса *Chanos chanos* (см. Howes, 1985) и европейского удильщика *Lophius piscatorius* (см. Field, 1966).

У представителей *Teleostei* можно найти ряд примеров наличия абдукторного комплекса LAP, DO и LO, контролирующего расширение ротовой и оперкулярной полостей (Werneburg, 2015). Взаимный переход медиальных и/или передних волокон DO в состав LAP присутствует у королевского спинорога *Balistes vetula* (см. Winterbottom, 1974b), хоботнорыла *Mastacembelus mastacembelus* (рис. 8) (Travers, 1984) и обыкновенного угольщика *Aphanopus carbo* (см. De Schepper et al., 2008). Гипертрофированный DO иглобрюховых *Tetraodontidae* демонстрирует взаимный переход с волокнами редуцированного LAP, перенимая у последнего функцию отведения суспензориумов (Winterbottom, 1974b).

LAP, DO и LO рубиново-пепельной рыбы-попугая вторично теряют свои границы, формируя единый сверхмускул, отводящий суспензориум и жаберную крышку (рис. 4). Причиной такого объединения служит необходимость повышения силы сокращения, достигаемая за счет увеличения массы мышечных волокон, входящих в состав такого единого сложноперистого образования. Компактный размер описываемого абдукторного комплекса свидетельствует о присутствии небольшой амплитуды увеличения внутреннего пространства головы, и основная сила всасывания у данного вида, вероятно, создается путем приведения суспензориумов сокращением ААР, предваряющим расширение ротовой полости. У белого толстолобика кости жаберной крышки крепко соединены между собой, DO и LAP (рис. 3а) взаимно переходят друг в друга: сокращения LAP вкладываются в DO за счет хорошо развитых *tt. levator arcus palatini*, оканчивающихся на *praeoperculum*. У семги также имелось частичное слияние волокон LAP и DO.

Таким образом, морфологически обособленные у большинства *Teleostei* мускулы головы у некоторых таксонов этих рыб оказываются анатомически объединенными, что свидетельствует в пользу сложного комплексного управления элементами висцерального черепа. Функциональные причины соединения отдельных мышц весьма разнообразны. У четырех подробно исследованных нами видов *Teleostei* присутствуют признаки объединения висцеральных мускулов пищедобывательного аппарата как на функциональном, так и на морфологическом уровнях.

Последовательно расположенные АМ и LAR, сокращающиеся в пределах двухпорционного сверхмышца семги и серебряной араваны, можно интерпретировать как адаптацию, повышающую общую скорость и амплитуду сокращения такого единого мышечного комплекса. В отличие от араваны, пищедобывательный аппарат семги демонстрирует более широкие функциональные возможности за счет обладания дополнительной морфологической адаптацией к увеличению силы его работы – параллельным соединением, которое на небольшом участке формируют мышцы-антагонисты ААР и LAR. Работа фильтра белого толстолобика требует дополнительной нагрузки к его поверхности. Морфологическая адаптация в виде образования сложноперистого сверхмышца с параллельным устройством (ААР + AD НУО) обеспечивает увеличение производства силы в ходе движений суспензориума толстолобика. С наружной стороны суспензориума и жаберная крышка обслуживаются параллельным сверхмышцом на основе слияния LAR и DO. У рубиново-пепельной рыбы-попугая параллельное слияние LAR, DO и LO служит для увеличения эффективности отведения костных “щеки” рыбы латерально.

Условные обозначения

V – m. trigeminus, VII – n. facialis, X – n. vagus, A1 – portio A1 m. adductor mandibulae, A1a + A2 – portio A1a + A2 m. adductor mandibulae, A1b-2 – portio A1b-2 m. adductor mandibulae, A2 – portio A2 m. adductor mandibulae, A2-1 – portio A2-1 m. adductor mandibulae, A2 lat – portio lateralis m. adductor mandibulae, A2 med – portio medialis m. adductor mandibulae, A3 – portio A3 m. adductor mandibulae, aah – fossa hyomandibulare, aap – m. adductor arcus palatini, abs – m. abductor superficialis, ahy – m. adductor hyomandibularis, alo – aponeurosis m. levator operculi, am – m. adductor mandibulae, ant – orbitale, ao – m. adductor operculi, ap A2 – aponeurosis portio m. adductor mandibulae, apa – aponeurosis palatini m. adductor arcus palatini, apl – aponeurosis m. levator arcus palatini, apm – aponeurosis maxillaris portio superior m. adductor mandibulae, ar – articulare, av – m. arrector ventralis, bas – pr. basipterygoideus os parasphenoideum, cb 1 – ceratobranchiale 1, cet – cartilago ethmoidale, ci – cirri, cl – cleithrum, com – os coronomeckeli, cp – cartilago palatini, d – dentale, do – m. dilatator operculi, eb 1 – epibranchiale 1, ec – ectopterygoideum, eh – m. pharyngo-hyomandibularis, en – entopterygoideum, ep – epioticum, epx – m. epaxialis, eth – ectoethmoideum, exs – extrascapulare, f – frontale, g – m. geniohyoideus, gh – basihyale, hm – hyomandibulare, hy – hyoideum, hyin – m. hyohyoideus interius, i2 – infraorbitale 2, ih – interhyale, int – m. intraoperculi, io – interoperculum, lac – lacrimale, lap – m. levator arcus palatini, lat – laterosphenoideum, lc – lobus coriaceus os interoperculum, le 1 – m. levator

branchialis 1, lep – lig. palato-ethmoidale, lig – ligamentum, lio – lig. interoperculare, lms – lingua membrana suspensoria, lo – m. levator operculi, mes – mesethmoideum, mhyo – mm. hyohyoidei, msu – membrana suspensoria, mt – metapterygoideum, mx – maxillare, n – nasale, o – operculum, ob – orbitosphenoideum, or – orbitale, pal – palatinum, par – parasphenoideum, pev – premaxilloethmovomer, plm – pars lateralis aponeurosis maxillaris m. adductor mandibulae, pp – pinna pectoralis, pr – prooticum, prmx – praemaxillare, prop – praeoperculum, pt – pteroticum, ptm – posttemporale, q – quadratum, r. hmd. VII – ramus hyomandibularis VII, r. md. V – ramus mandibularis V, scl – supracleithrum, sep – septum textus conjunctivus, sh – m. sternohyoideus, sho – septum horizontale, so – suboperculum, sph – sphenoticum, spmx – supramaxillare, sy – symplecticum, ten – tendo, ten A3 – tendo portio A3 m. adductor mandibulae, tpo – textus organum palatinum, v – vomer.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Громова Е.С., Махотин В.В. Функциональная морфология висцерального аппарата семги *Salmo salar* // Вопр. ихтиол. 2016. Т. 56. № 4. С. 410–426.
- Громова Е.С., Махотин В.В. Морфофункциональные особенности висцерального аппарата рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus* (Scaridae) // Вопр. ихтиол. 2020. Т. 60. № 2. С. 137–164.
- Громова Е.С., Держинский Ф.Я., Махотин В.В. Морфофункциональные особенности висцерального аппарата серебряной араваны *Osteoglossum bicirrhosum* // Вопр. ихтиол. 2017. Т. 57. № 4. С. 379–392.
- Иорданский Н.Н. Эволюция комплексных адаптаций. Челюстной аппарат амфибий и рептилий. М.: Наука. 1990. 310 с.
- Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных. М.: Мир. 1992. Т. 1. 280 с.
- Махотин В.В., Громова Е.С. Детали строения скелета, мышц и соединительнотканых элементов головы белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Cyprinidae) в связи с особенностями функционирования его висцерального аппарата // Вопр. ихтиол. 2019. Т. 59. № 1. С. 3–27.
- Ромейс Б. Микроскопическая техника // М.: Изд. иностранной литературы. 1953. 719 с.

- Aerts P. Variability of the fast suction feeding process in *Astatotilapia elegans* (Teleostei: Cichlidae): a hypothesis of peripheral feedback control // J. Zool. 2009. V. 220. № 4. P. 653–678.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1990.tb04741.x>
- Alexander R.McN. The functions and the mechanisms of the protrusible upper jaws of some acanthopterygian fish // J. Zool. 1967a. V. 151. P. 43–64.
- Alexander R.McN. Mechanisms of the jaws of some atheriniform fish // J. Zool. 1967b. V. 151. № 2. P. 233–255.
- Boyle K.S., Tricas T.C. Sound production in the longnose butterflyfishes (genus *Forcipiger*): cranial kinematics, muscle activity and honest signals // J. Exp. Biol. 2011. V. 214. № 22. P. 3829–3842.
<https://doi.org/10.1242/jeb.062554>
- Brocklehurst R., Porro L., Herrel A. et al. A digital dissection of two teleost fishes: comparative functional anatomy of the cranial musculoskeletal system in pike (*Esox lucius*) and eel (*Anguilla anguilla*) // J. Anat. 2019. V. 235. P. 189–204.
- Bruch K. Die Wirbeltheorie des Schädels, am Skelette des Lachsesgeprüft // Aus den Abhandlungen der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft. 1862. V. 4. Frankfurt am Main: V. Kramer. P. 1–58.
- Bruggemann J.H., Kuyper M.W.M., Breeman A.M. Comparative analysis of foraging and habitat use by the sympatric Caribbean parrotfish *Scarus vetula* and *Sparisoma viride* (Scaridae) // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1994. V. 12. P. 51–66.
- Camp A.L., Konow N., Sanford C.P.J. Functional morphology and biomechanics of the tongue bite apparatus in salmonid and osteoglossomorph fishes // J. Anatomy. 2009. V. 214. № 5. P. 717–728.
- Cohen K.E., Lucanus O., Summers A.P., Kolmann M.A. Lip service: Histological phenotypes correlate with diet and feeding ecology in herbivorous pacus // Anat. Rec. 2023. V. 306. № 2. P. 326–342.
<https://doi.org/10.1002/ar.25075>
- Datovo A., Vari R.P. The jaw adductor muscle complex in teleostean fishes: evolution, homologies and revised nomenclature (Osteichthyes: Actinopterygii) // PLoS One. 2013. V. 8. № 4. P. 1–23.
- Datovo A., Vari R.P. The adductor mandibulae muscle complex in lower teleostean fishes (Osteichthyes: Actinopterygii): comparative anatomy, synonymy, and phylogenetic implications // J. Linn. Soc. London, Zool. 2014. V. 171. P. 554–622.
- De Schepper N., Adriaens D., De Kegel B. *Moringua edwardsi* (Moringuidae: Anguilliformes): cranial specialization for head-first burrowing? // J. Morphol. 2005. V. 266. № 3. P. 356–368.
- De Schepper N., De Kegel B., Adriaens D. *Pisodonophis boro* (Ophichthidae: Anguilliformes): specialization for headfirst and tail-first burrowing? // J. Morphol. 2007. V. 268. № 2. P. 112–126.
- De Schepper N., Wassenbergh S.V., Adriaens D. Morphology of the jaw system in trichiurids: trade-offs between mouth closing and biting performance // J. Linn. Soc. London, Zool. 2008. V. 152. № 4. P. 717–736.
- Deprá G.C. Relações filogenéticas em Geophagini (Acanthopterygii, Cichlidae), utilizando caracteres miológicos. Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais). Universidade Estadual de Maringá. 2019. 234 p.
- Dial T.R., Hernandez L.P., Brainerd E.L. Morphological and functional maturity of the oral jaws covary with offspring size in Trinidadian guppies // Sci. Rep. 2017. V. 7. № 1. P. 1–10, 5771.
- Drucker E.G., Jensen J.S. Functional analysis of a specialized prey processing behavior: winnowing by surfperches (Teleostei: Embiotocidae) // J. Morphol. 1991. V. 210. № 3. P. 267–287.
- Dutra G.M., Peixoto L.A.W., Abrahao V.P. et al. Morphology-based phylogeny of Eigenmanniinae Mago-Leccia, 1978 (Teleostei: Gymnotiformes: Sternopygidae), with a new classification // J. Zool. Syst. Res. 2021. P. 1–50.
<https://doi.org/10.1111/jzs.12535>
- Eagderi S. Structural diversity in the cranial musculoskeletal system in *Anguilliformes*: an evolutionary-morphological study // Cand. Sci. (Biol.) Dissertation. Gent (Belgium): Universiteit Gent. 2010. P. 1–157.
- Eagderi S., Adriaens D. Cephalic morphology of *Pythonichthys macrurus* (Heterenchelyidae: Anguilliformes): specializations for head-first burrowing // J. Morphol. 2010. V. 271. P. 1053–1065.
- Eagderi S., Christiaens J., Boone M. et al. Functional morphology of the feeding apparatus in *Simenchelys parasitica* (Simenchelyinae: Synbranchidae), an alleged parasitic eel // Copeia. 2016. V. 104. № 2. P. 421–439.
- Elshoud-Oldenhove M. Prey-capture in the pikeperch *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) (Teleostei, Percidae): A structural and functional analysis // Zoomorphologie. 1979. V. 93. P. 1–32.
- Elshoud-Oldenhove M.J.W., Osse J.W.M. Functional morphology of the feeding system in the ruff – *Gymnocephalus cernua* (L. 1758) (Teleostei, Percidae) // J. Morphol. 1976. V. 150. № 2. P. 399–422.
<https://doi.org/10.1002/jmor.1051500210>
- Farina S.C., Bemis W.E. Functional morphology of gill ventilation of the goosefish, *Lophius americanus* (Lophiiformes: Lophiidae) // Zoology. 2016. V. 119. P. 207–215.
- Field J.G. Contributions to the functional morphology of fishes. Part II. The feeding mechanism of the anglerfish, *Lophius piscatorius* Linnaeus // Zool. Afr. 1966. V. 2. № 1. P. 45–67.
- Figueiredo F.J., Gallo V., Santos H.R.S. A new appraisal of the suspensorium of albulid fishes // Arq. Mus. Nac. Rio de Janeiro. 2002. V. 60. № 3. P. 127–130.
- Fink W.L. Phylogenetic interrelationships of the stomiid fishes (Teleostei: Stomiiformes) // Misc. Publ. - Mus. Zool. Univ. Michigan. 1985. № 171. P. 1–127.
- Fink W.L., Weitzman S.H. Relationships of the stomiiform fishes (Teleostei), with a description of *Diplophos* // Bull. Mus. Comp. Zool. 1982. V. 150. № 2. P. 31–93.
- Finley N.L. Jaw-dropping sculpins: comparative functional morphology and evolution of the cottoid feeding apparatus. Honors Theses, Whitman College. 2017. 29 p.
- Ghasemzadeh J. Musculoskeletal anatomy of the flathead grey mullet *Mugil cephalus* // Biology, Ecology and Culture of Grey Mullet (Mugilidae). Florida: CRC Press. 2016. P. 128–164.

- Greene C.W., Greene C.H. The skeletal musculature of the king salmon // Bull. US Bureau Fish. 1913. V. 33. P. 21–60.
- Grubich J.R. Prey capture in Actinopterygian fishes: a review of suction feeding motor patterns with new evidence from an elopomorph fish, *Megalops atlanticus* // Amer. Zool. 2001. V. 41. P. 1258–1265.
- Hilton E.J. Comparative osteology and phylogenetic systematics of fossil and living bony-tongue fishes (Actinopterygii, Teleostei; Osteoglossomorpha) // J. Linn. Soc. London, Zool. 2003. V. 137. P. 1–100.
- Howard K.G., Claisse J.T., Clark T.B. et al. Home range and movement patterns of the redlip parrotfish (*Scarus rubroviolaceus*) in Hawaii // Mar. Biol. 2013. V. 160. № 7. P. 1583–1595.
<https://doi.org/10.1007/s00227-013-2211-y>
- Howes G.J. The cranial musculature and taxonomy of characoid fishes of the tribes Cynodontini and Characini // Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool. 1976. V. 29. № 4. P. 203–248.
- Howes G.J. Cranial muscles of gonorynchiform fishes, with comments on generic relationships // Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool. 1985. V. 49. № 2. P. 273–303.
- Huby A., Lowie A., Herrel A. et al. Functional diversity in biters: the evolutionary morphology of the oral jaw system in pacus, piranhas and relatives (Teleostei: Serrasalminae) // Biol. J. Linn. Soc. 2019. V. 127. № 4. P. 722–741.
- Huby A., Parmentier E. Actinopterygians: head, jaws and muscles // Heads, jaws and muscles. Fascinating Life Sciences. Springer, Cham. 2019. P. 93–117.
- Humphrey D.R., Reed D.J. Separate cortical systems for control of joint movement and joint stiffness: reciprocal activation and coactivation of antagonist muscles // Adv. Neurol. 1983. V. 39. P. 347–372.
- Johnson G.D. Revisions of anatomical descriptions of the pharyngeal jaw apparatus in moray eels of the family Muraenidae (Teleostei: Anguilliformes) // Copeia. 2019. V. 107. № 2. P. 341–357.
<https://doi.org/10.1643/CI-19-211>
- Johnson G.D., Patterson C. Relationships of Lower Euteleostean Fishes / Interrelationships of Fishes. Eds M.L.J. Stiassny, L.R. Parenti, G.D. Johnson. New York: Acad. Press. 1996. P. 251–332.
- Kenaley C.P. Exploring feeding behaviour in deep-sea dragonfishes (Teleostei: Stomiidae): jaw biomechanics and functional significance of a loosejaw // Biol. J. Linn. Soc. 2012. V. 106. № 1. P. 224–240.
- Konow N., Sanford C.P.J. Biomechanics of a convergently derived prey-processing mechanism in fishes: evidence from comparative tongue-bite apparatus morphology and raking kinematics // J. Exp. Biol. 2008a. V. 211. P. 3378–3391.
- Konow N., Sanford C.P.J. Is a congruently derived muscle-activity pattern driving novel raking behaviours in teleost fishes? // J. Exp. Biol. 2008b. V. 211. P. 989–999.
<https://doi.org/10.1242/jeb.013078>
- Konow N., Bellwood D.R., Wainwright P.C., Kerr A.M. Evolution of novel jaw joints promote trophic diversity in coral reef fishes // Biol. J. Linn. Soc. 2008. V. 93. P. 545–555.
- Konow N., Krijestorac B., Sanford C.P.J. et al. Prey processing in the Siamese fighting fish (*Betta splendens*) // J. Comp. Physiol. 2013. V. 199. P. 641–651.
<https://doi.org/10.1007/s00359-013-0819-5>
- Lauder G.V. Evolution of the feeding mechanism in primitive actinopterygian fishes: a functional anatomical analysis of *Polypterus*, *Lepisosteus* and *Amia* // J. Morph. 1980a. V. 163. № 3. P. 283–317.
- Lauder G.V. The suction feeding mechanism in sunfishes (*Lepomis*): an experimental analysis // J. Exp. Biol. 1980b. V. 88. № 1. P. 49–72.
- Lauder G.V. Intraspecific functional repertoires in the feeding mechanism of the characoid fishes *Lebiasina*, *Hoplias* and *Chalceus* // Copeia. 1981. P. 154–168.
- Lauder G.V. Food capture. Fish biomechanics. Eds P.W. Webb, D. Weihs. Praeger Publishers, New York. 1983. 311 p.
- Lauder G.V. Aquatic feeding in lower vertebrates / Functional vertebrate morphology. Eds M. Hildebrand, D.M. Bramble, K.F. Liem, D.B. Wake. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press. 1985. 229 p.
- Lauder G.V., Lanyon L.E. Functional anatomy of feeding in the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*: *in vivo* measurement of bone strain // J. Exp. Biol. 1980. V. 84. P. 33–55.
- Lauder G.V., Liem K.F. The feeding mechanism and cephalic myology of *Salvelinus fontinalis*: form, function, and evolutionary significance // Charrs: Salmonids of the Genus *Salvelinus*. Ed. E.K. Balon. Netherlands: Junk Publishers. 1980. P. 365–390.
- Lauder G.V., Liem K.F. Prey capture by *Luciocephalus pulcher*: implications for models of jaw protrusion in teleost fishes // Environ. Biol. Fishes. 1981. V. 6. № 3/4. P. 257–268.
- Liem K.F. Modulatory multiplicity in the feeding mechanism in cichlid fishes, as exemplified by the invertebrate pickers of Lake Tanganyika // J. Zool. 1979. V. 189. № 1. P. 93–125.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1979.tb03954.x>
- Liem K.F. Adaptive significance of intra- and interspecific differences in the feeding repertoires of cichlid fishes // Amer. Zool. 1980a. V. 20. P. 295–314.
- Liem K.F. Acquisition of energy by teleosts: adaptive mechanisms and evolutionary patterns. Environmental physiology of fishes // Plenum Press. New York. 1980b. P. 299–334.
- Liem F.K., Osse J.W.M. Biological versatility, evolution, and food resource exploitation in african cichlid fishes // Am. Zool. 1975. V. 15. № 2. P. 427–454.
- Luca C.J., Mambrito B. Voluntary control of motor units in human antagonist muscles: coactivation and reciprocal activation // J. Neurophysiol. 1987. V. 58. № 3. P. 525–542.
- MacDonald I. Burial mechanics of the pacific sandfish: the role of the ventilatory pump and physical constraints on the behavior // MSc Thesis, Northern Arizona University, Flagstaff, AZ. 2015. 49 p.
- Martinez C.M., Tovar A.J., Wainwright P.C. A novel intra-mandibular joint facilitates feeding versatility in the sixbar

- distichodus // J. Exp. Biol. 2022. V. 225. № 2. P. 1–16.
<https://doi.org/10.1242/jeb.243621>
- Mehta R.S. Ecomorphology of the moray bite: relationship between dietary extremes and morphological diversity // Physiol. Biochem. Zool. 2009. V. 82. № 1. P. 90–103.
- Meyer J., Herrel A., Belpaire C. et al. Broader head, stronger bite: *In vivo* bite forces in European eel *Anguilla anguilla* // J. Fish Biol. 2018. V. 92. № 1. P. 268–273.
- Moritz T., Britz R. Ontogeny and homology of the basipterygoid articulation in *Pantodon buchholzi* (Teleostei: Osteoglossomorpha) // Zool. J. Linn. Soc. 2005. V. 144. № 1. P. 1–13.
- Olivier D., Wassenbergh S., Parmentier E., Frederich B. Unprecedented biting performance in herbivorous fish: how the complex biting system of Pomacentridae circumvents performance trade-offs // Am. Nat. 2021. V. 197. № 5. P. 156–172.
- Osse J.W.M. Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis* L.): an electromyographic study // Neth. J. Zool. 1969. V. 19. P. 289–392.
- Pankratz D.S. The cranial musculature of the toadfish (*Opsanus tau*) // J. Morph. Physiol. 1927. V. 45. P. 209–231.
- Pastana M.N.L., Johnson G.D., Datovo A. Comprehensive phenotypic phylogenetic analysis supports the monophyly of stromateiform fishes (Teleostei: Percomorphacea) // Zool. J. Linn. Soc. 2022. V. 195. № 3. P. 841–963.
- Peixoto L.A.W., Pinna M. Patterns of diversification and phylogenetic structure in the dorsolateral head musculature of Neotropical electric eels (Ostariophysi: Gymnotiformes), with a myological synonymy // Neotrop. Ichthyol. 2022. V. 20. № 1. P. 1–117.
<https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0009>
- Pietsch T.W. Phylogenetic relationships of trachinoid fishes of the family *Uranoscopidae* // Copeia. 1989. V. 1989. № 2. P. 253–303.
- Sanderson S.L. Variation in neuromuscular activity during prey capture by trophic specialists and generalists (Pisces: Labridae) // Brain Behav. Evol. 1988. V. 32. № 5. P. 257–268.
<https://doi.org/10.1159/000116554>
- Sanford C.P.J. Salmonoid fish osteology and phylogeny (Teleostei: Salmonoidei) // Thes. Zool. 2000. V. 33. P. 1–264.
- Sanford C.P.J. Kinematic analysis of a novel feeding mechanism in the brook trout *Salvelinus fontinalis* (Teleostei: Salmonidae): behavioral modulation of a functional novelty // J. Exp. Biol. 2001. V. 204. P. 3905–3916.
<https://doi.org/10.1242/jeb.204.22.3905>
- Sanford C.P., Lauder G.V. Functional morphology of the “tongue-bite” in the osteoglossomorph fish *Notopterus* // J. Morphol. 1989. V. 202. P. 379–408.
- Sanford C.P.J., Lauder G.V. Kinematics of the tongue-bite apparatus in osteoglossomorph fishes // J. Exp. Biol. 1990. V. 154. P. 137–162.
- Tran L.X., Maekawa Y., Soyano K., Ishimatsu A. Morphological comparison of the feeding apparatus in herbivorous, omnivorous and carnivorous mudskippers (Gobiidae: Oxudercinae) // Zoomorphology. 2021. V. 140. № 3. P. 387–404.
<https://doi.org/10.1007/s00435-021-00530-8>
- Travers R.A. A review of the Mastacembeloidei, a suborder of synbranchiform teleost fishes. Part 1. Anatomical descriptions // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool. 1984. V. 46. № 1. P. 1–133.
- Tulenok F.J., Currie P. Zebrafish myology // The zebrafish in biomedical research. Biology, husbandry, diseases and research applications. Academic Press. 2020. P. 115–121.
- Turingan R.G., Wainwright P.C. Morphological and functional bases of durophagy in the queen triggerfish, *Balistes vetula* (Pisces, Tetraodontiformes) // J. Morphol. 1993. V. 215. P. 101–118.
- Vari R.P. Anatomy, relationships and classification of the families Citharinidae and Distichodontidae (Pisces, Characoidea) // Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.), Zool. 1979. V. 36. № 2. P. 261–344.
- Velasco-Hogan A., Huang W., Serrano C. et al. Tooth structure, mechanical properties, and diet specialization of Piranha and Pacu (Serrasalminae): a comparative study // Acta Biomater. 2021. V. 134. P. 531–545.
- Vita G., Zanata A.M., Datovo A. Anatomy and ontogenetic changes of the facial and gular musculature of the tetra *Astyanax brucutu*: a remarkable case of adaptation to durophagy // J. Anat. 2020. V. 237. № 2. P. 1–15.
<https://doi.org/10.1111/joa.13280>
- Wainwright P.C., Sanford C.P.J., Reilly S.M., Lauder G.V. Evolution of motor patterns: aquatic feeding in salamanders and ray-finned fishes // Brain Behav. Evol. 1989. V. 34. № 6. P. 329–341.
- Wassenbergh S., Dries B., Herrel A. New insights into muscle function during pivot feeding in seahorses // PloS One. 2014. V. 9. № 10. P. 1–9.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109068>
- Werneburg I. Morphology of the jaw, suspensorial, and opercle musculature of Beloniformes and related species (Teleostei: Acanthopterygii), with a special reference to the m. adductor mandibulae complex // PeerJ. 2015. V. 3. P. 1–53.
- Westneat M.W. Evolution of levers and linkages in the feeding mechanisms of fishes // Integr. Comp. Biol. 2004. V. 44. № 5. P. 378–389.
- Winterbottom R. A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei // Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 1974a. V. 125. P. 225–317.
- Winterbottom R. The familial phylogeny of the Tetraodontiformes (Acanthopterygii: Pisces) as evidenced by their comparative myology // Smiths. Contrib. Zool. 1974. V. 155. P. 1–201.
<https://doi.org/10.5479/si.00810282.155>
- Zierrmann J.M., Diogo R. Development of head muscles in fishes and notes on phylogeny-ontogeny links. A basis for evo-devo and developmental research on fish muscles // Evolution and development of fishes. Cambridge Univ. Press. 2018. V. 172. P. 172–187.
<https://doi.org/10.1017/9781316832172.011>

Muscle Complexes in the Jaw Apparatus of Teleost Fishes: Structure and Function

E. S. Gromova^a and **V. V. Makhotin^a**

^a*Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991, Russia*

Striated muscles of the teleost fishes sometimes combine into complicated “supramuscular” complexes. In these complexes, individual muscles are connected into parallel combinations and/or in sequential series. A group of parallel muscles combines their forces to carry out a single powerful functional act. Consistently connected muscles obtain thereby an increased amplitude and speed of movements. For the described “supramuscular” complexes, the term “supermuscle” has been proposed. The paper provides an overview of the features of the structure and the function of the supermuscles of the teleost fishes heads with parallel and sequential structures. A variety of causes for the formation of muscle complexes is discussed for different taxa of *Teleostei*.

Keywords: Teleostei, functional morphology, jaw apparatus, feeding, muscle complexes, supermuscles