

УДК 597.5.591.471.43

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ЖАБЕРНОЙ КРЫШКИ И БРАНХИОСТЕГАЛЬНЫХ ЛУЧЕЙ У TELEOSTEI

© 2024 г. Е. С. Громова^{1,*}, В. В. Махотин¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: zhenya_s@inbox.ru

Поступила в редакцию 07.05.2023 г.

После доработки 17.07.2023 г.

Принята к публикации 24.07.2023 г.

Приведён сравнительный анализ разнообразия конструкции жаберной крышки и бранхиостегальных лучей у Teleostei. Систематизированы варианты строения этих костных структур в зависимости от особенностей их функционирования при питании и дыхании. Описана морфология основных мышц жаберной крышки. Обсуждаются особенности работы *m. levator operculi*. Описаны функциональные причины, которые лежат в основе тенденции к уменьшению operculum и формированию мускульной жаберной крышки. Обозначены возможные факторы, влияющие на изменение формы и расположения костей жаберной крышки и бранхиостегальных лучей.

Ключевые слова: Teleostei, функциональная морфология, operculum, жаберная крышка, бранхиостегальные лучи, ротовой аппарат.

DOI: 10.31857/S0042875224020028, **EDN:** GYLQHL

Жаберная крышка и бранхиостегальные лучи (*radii branchiostegii*) являются основными составляющими наружной стенки жаберной полости Teleostei. Функционирование этих костных структур связано с работой гиоида и/или нижней челюсти (Lauder, 1979, 1983; Wainwright et al., 1995; Wainwright, Turingan, 1997; Adriaens, 2003; Westneat, 2006; Schaefer, Provenzano, 2008). Появление обширной жаберной полости, выполняющей во время дыхания и питания роль насоса, было отмечено у Neopterygii (Кэрролл, 1992). Жаберная крышка образована несколькими костями — operculum, interoperculum и suboperculum, которые снизу и сзади окаймлены *radii branchiostegii* (рис. 1) (Барсуков, 1959; Branch, 1966; Howes, 1976; Elshoud-Oldenhave, 1979; Шаховской, 2004, 2007; Sasaki et al., 2006; Grande, Poyato-Ariza, 2010; Воскобойникова, Кудрявцева, 2014). Праеoperculum большинство исследователей рассматривает в составе суспензориума (Osse, 1969; Anker, 1974; Turingan, Wainwright, 1993). Operculum и *radii branchiostegii* обслуживаются несколькими мышцами. Строе-ние последних варьирует. В сравнительно генерализованном варианте устройства черепа Teleostei жаберная крышка смещена в каудальном направлении относительно нейрокраниума, тогда как *radii branchiostegii* занимают заднеventральное положение. Interoperculum

и suboperculum часто малоподвижны относительно operculum и перемещаются вместе с ним как единая скелетная конструкция (Osse, 1969; Elshoud-Oldenhave, 1979; Lauder, Liem, 1980; Sanford, 2000). *Radii branchiostegii*, как правило, прикрепляются к *epihyale* и *ceratohyale* (Прокофьев, 2007; Шелягин, 2010; Воскобойникова, 2015). У большинства Teleostei связки между костями жаберной крышки отсутствуют. На характер движений жаберной крышки влияет строение и положение подвесочной кости, с которой operculum образует сустав. В целом конструкция жаберной крышки Teleostei демонстрирует широкую вариабельность размеров, форм и деталей строения.

Данные об устройстве жаберной крышки и/или *radii branchiostegii* в основном приведены в работах, включающих описание скелета отдельных видов или таксонов более высокого ранга рыб, обычно не выше отряда. Большинство таких исследований содержат лишь описание морфологии указанных структур без интерпретации функции обнаруженных деталей их строения (Sulak, 1977; Fink, Fink, 1981; Fink, Weitzman, 1982; Fink, 1985; Zanata, Vari, 2005; Mirande, 2010; Datovo, Castro, 2012; Birindelli, 2014). У ряда авторов вызывало интерес функционирование жаберной полости рыб во время дыхания (Hughes, Shelton, 1958; Brown, Muir, 1970; Davis, Randall,

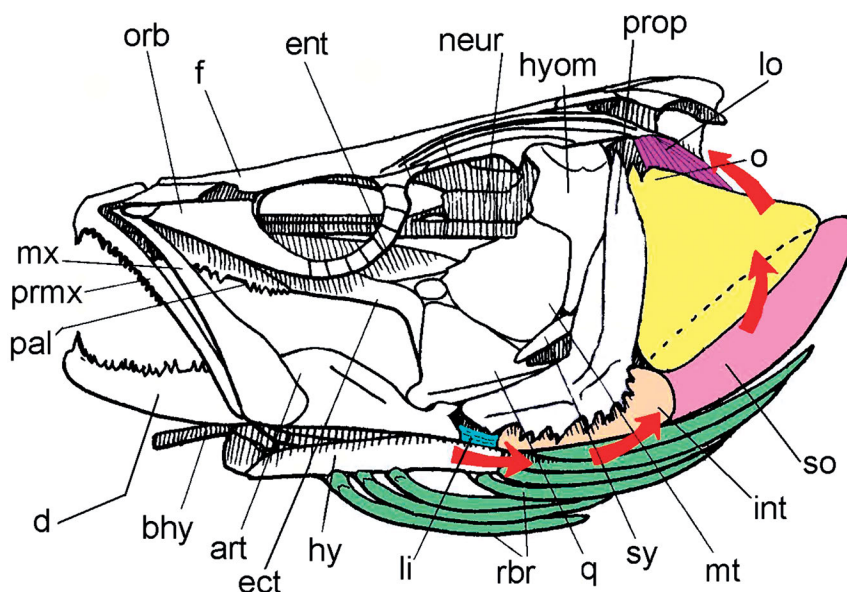


Рис. 1. Генерализованный вариант строения и расположения оперкулярных костей и бранхиостегальных лучей на примере обыкновенного судака *Sander lucioperca* (по: Дзержинский и др., 2013). Рисунок использован с разрешения ООО “Образовательно-издательский центр “Академия”). Здесь и на рис. 2–4 кости жаберной крышки: o – operculum, so – suboperculum, int – interoperculum; art – anguloarticulare, bhy – basihyale, d – dentale, ect – ectopterygoideum, ent – entopterygoideum, f – frontale, hy – hyoideum, hyom – hyomandibulare, li – lig. interoperculo-mandibulare, lo – m. levator operculi, mt – metapterygoideum, mx – maxillare, neur – neurocranium, orb – orbitale, pal – palatinum, prmx – praemaxillare, prop – praeoperculum, q – quadratum, rbr – radii branchiostegii, sy – symplecticum; (→) – смещение оперкулярных костей в ходе сокращения m. levator operculi.

1973; Hooton, Jones, 1975) или питания рыб (Lauder, 1980a, 1980b; Bels, Davenport, 1996), но не конструкция формирующих её костей и мышц. Отдельные исследователи использовали строение radii branchiostegii (McAllister, 1968) или operculum (Kimmel et al., 2017) в качестве систематических признаков при определении филогенетических отношений таксонов Teleostei. Они предполагали, что схожее устройство этих морфологических структур отражает систематическое родство обладающих ими рыб. Однако оказалось, что у представителей родственных таксонов указанные остеологические элементы могут иметь различное строение, так как основной причиной морфологического сходства или различия этих костей является способ питания животного. Так, в работе Киммела с соавт. (Kimmel et al., 2017) сходную форму operculum демонстрировали неродственные представители Teleostei. Поэтому предположения этих авторов не получили широкого распространения.

Цель нашей работы – обобщить имеющуюся информацию по строению костей жаберной крышки и radii branchiostegii и их мускулов для качественной оценки функционального значения выявленных особенностей у представителей ряда таксонов Teleostei (таблица). Использовали индуктивно-синтетический метод интерпрета-

ции функции структур, исходя из морфологических данных (Kummer, 1959; Дзержинский, 1972). Сравнение морфологии описываемых структур проводили относительно генерализованного варианта их устройства, свойственного, например, Salmonidae (Winterbottom, 1973), а также другим представителям Teleostei (Norden, 1961; Muller, 1989; Leysen et al., 2010; Siomava, Diogo, 2018). Устройство и работа костей наружной стенки жаберной полости оказывают значительное влияние на деятельность всего splanchnocranium рыб, в особенности во время питания. Поэтому анализ морфологии жаберной крышки и radii branchiostegii позволит внести вклад в оценку работы всего механизма головы животного. В тексте работы использованы сокращения: lig. – связка (ligamentum), m. – мускул (musculus).

Мускулы жаберной крышки и radii branchiostegii

Основными мускулами, обслуживающими жаберную крышку, являются 1) m. levator operculi (LO), 2) m. dilatator operculi (DO), 3) m. adductor operculi (AO).

1) LO оканчивается на верхней области operculum (Elshoud-Oldenhove, 1979; Harold, 1998), выполняя его смещение вверх и отчасти латерально (Ballintijn, 1969; Osse, 1969; Громова, Махотин, 2020) (рис. 1). Зона прикрепления на черепной

Список таксонов Teleostei, использованных в работе

Таксон	Источник информации
Elopomorpha	
Elopiformes	
Elopidae	
<i>Elops</i>	Arratia, Schultze, 1990
Anguilliformes	
Synphobranchidae	
<i>Simenchelys parasitica</i>	Eagderi et al., 2016
Heterenchelyidae	
<i>Pythonichthys macrurus</i>	Eagderi, 2010
Muraenidae	Gregory, 1933
<i>Gymnothorax prasinus</i>	Eagderi, 2010
<i>Anarchias allardicei</i>	То же
Ophichthidae	Gosline, 1951
Nettastomatidae	
<i>Hoplunnis punctata</i>	Eagderi, 2010
Congridae	
<i>Ariosoma gilberti</i>	То же
Moringuidae	
<i>Moringua edwardsi</i>	“_”
Anguillidae	
<i>Anguilla anguilla</i>	Eagderi, 2010; De Meyer et al., 2018
Saccopharyngiformes	
Eurypharyngidae	
<i>Eurypharynx pelicanoides</i>	Tchernavin, 1947
Saccopharyngidae	
<i>Saccopharynx ampullaceus</i>	То же
Osteoglossomorpha	
Osteoglossiformes	
Osteoglossidae	
<i>Osteoglossum bicirrhosum</i>	Громова и др., 2017
Otocephala	
Clupeiformes	
Engraulidae	
<i>Engraulis encrasicolus</i>	Ridewood, 1904
<i>Coilia nasus</i>	То же
Gonorynchiiformes	
Kneriidae	
<i>Kneria</i>	Grande, Poyato-Ariza, 2010
Cypriniformes	
Cyprinidae	Gosline, 1973
Characiformes	
Cynodontidae	
<i>Hydrolycus scomberoides</i>	Nelson, 1949; Howes, 1976
<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	То же
Characidae	Gosline, 1973; Sidlauskas, Vari, 2008
Siluriformes	Gosline, 1973; Devaere et al., 2001; Birindelli, 2014
Trichomycteridae	
<i>Trichomycterus dali</i>	Rizzato et al., 2011
<i>Vandellia</i>	Adriaens, 2003
Loricariidae	Schaefer, Lauder, 1986; Geerinckx, Adriaens, 2006; Geerinckx et al., 2007; Schaefer, Provenzano, 2008
<i>Ancistrus triradiatus</i>	Alexander, 1965; Howes, 1983
<i>Pseudohemiodon</i>	Howes, 1983; Geerinckx, Adriaens, 2006

Продолжение таблицы

Таксон	Источник информации
<i>Hemiodontichthys</i>	То же
Siluridae	Arratia, Schultze, 1990
Clariidae	Adriaens et al., 2001; Devaere et al., 2001
<i>Channallabes apus</i>	Devaere et al., 2001
Gymnotiformes	Albert et al., 2005
Gymnotidae	Gosline, 1973
Apteronotidae	
<i>Sternarchorhynchus</i>	Marrero, Winemillar, 1993
<i>Apteronotus bonapartii</i>	Hilton, Fernandes, 2017
<i>Platyurosternarchus</i>	De Santana, Vari, 2009
<i>Compsaraia</i>	Evans et al., 2018
Euteleostei	
Stomiiformes	
Gonostomatidae	
<i>Cyclothone</i>	Gunther, Deckert, 1953
<i>Diplophos</i>	Fink, Weitzman, 1982
Stomiidae	
<i>Tactostoma macropus</i>	Fink, 1985
<i>Grammatostomias dentatus</i>	То же
<i>Stomias lampropeltis</i>	“_”
<i>Malacosteus</i>	“_”
<i>Leptostomias gladiator</i>	“_”
<i>Bathophilus pawneeii</i>	“_”
Ateleopodiformes	
Ateleopodidae	
<i>Ateleopus japonicus</i>	Sasaki et al., 2006
Aulopiformes	Baldwin, Johnson, 1996
Ipnopidae	
<i>Bathytyphlops marionae</i>	Sulak, 1977
<i>Bathymicrops regis</i>	То же
Giganturidae	Konstantinidis, Johnson, 2016
Bathysauridae	
<i>Bathysaurus ferox</i>	То же
Anotopteridae	
<i>Anotopterus vorax</i>	Воскобойникова, Назаркин, 2017
Acanthomorpha	Kimmel et al., 2017
Paracanthopterygii	Rosen, Patterson, 1969
Polymixiiformes	
Polymixiidae	
<i>Polymixia</i>	Starks, 1904; Gosline, 1984
Stylephoriformes	
Stylephoridae	
<i>Stylephorus chordatus</i>	Regan, 1924; Pietsch, 1978b
Gadiformes	
Macrouridae	McLellan, 1976
Acanthopterygii	Rosen, Patterson, 1969
Percomorpha	Farina et al., 2015
Ophidiiformes	
Carapidae	
<i>Encheliophis boraborensis</i>	Parmentier et al., 1998
<i>E. gracilis</i>	То же
<i>E. homei</i>	“_”

Продолжение таблицы

Таксон	Источник информации
<i>Onuxodon fowleri</i>	Parmentier et al., 2000
Ophidiidae	
<i>Acanthonus armatus</i>	Howes, 1992
<i>Monomitopus metriostoma</i>	То же
Bythitidae	
<i>Barathronus bicolor</i>	“_”
Batrachoidiformes	
Batrachoididae	
<i>Porichthys notatus</i>	Gosline, 1989; Greenfield et al., 2008
Gobiiformes	
Gobiidae	
<i>Gobius paganellus</i>	Parmentier et al., 2013
Blenniiformes	
Chaenopsidae	
<i>Chaenopsis alepidota</i>	Baerends, Baerends-Van Roon, 1950
Synbranchiformes	
Synbranchidae	Britz, 1996
Mastacembelidae	
<i>Mastacembelus mastacembelus</i>	Travers, 1984; Britz, 1996
Anabantiformes	
Anabantidae	
<i>Anabas testudineus</i>	Liem, 1987; Davenport, Matin, 1990
Osphronemidae	
<i>Luciocephalus pulcher</i>	Liem, 1967
<i>Betta splendens</i>	Baerends, Baerends-Van Roon, 1950
Nandidae	Liem, 1970
Syngnathiformes	
Pegasidae	
<i>Pegasus</i>	Pietsch, 1978a
Mullidae	Gosline, 1984
Syngnathidae	
<i>Syngnathus acus</i>	Branch, 1966
Scombriformes	
Trichiuridae	
<i>Aphanopus carbo</i>	De Schepper et al., 2008
Perciformes	
Percophidae	Odani, Imamura, 2011
Trichodontidae	
<i>Trichodon trichodon</i>	MacDonald, 2015
Ammodytidae	
<i>Ammodytes personatus</i>	Odani, Imamura, 2011
Uranoscopidae	
<i>Uranoscopus archionema</i>	Vilasri, 2013; MacDonald, 2015
Scorpaenidae	Ishida, 1994
Leptoscopidae	Odani, Imamura, 2011
Acanthuriformes	
Chaetodontidae	
<i>Forcipiger</i>	Ferry-Graham et al., 2001
Lophiiformes	Pietsch, 1972
Lophiidae	
<i>Lophius americanus</i>	Farina, Bemis, 2016

Окончание таблицы

Таксон	Источник информации
Antennariidae	Fish, 1987
<i>Abantennarius sanguineus</i>	Pietsch, 1981
Tetrabrachiidae	То же
<i>Tetrabrachium ocellatum</i>	“_”
Ogcocephalidae	
<i>Dibranchius atlanticus</i>	“_”
Thaumaticthyidae	
<i>Thaumaticthys</i>	Bertelsen, Struhsaker, 1977
Centrophrynidae	
<i>Centrophryne spinulosa</i>	Pietsch, 1972
Gigantactinidae	Bertelsen et al., 1981; Pietsch, Orr, 2007
Tetraodontiformes	
Triacanthodidae	Winterbottom, 1974
Balistidae	
<i>Balistes vetula</i>	Winterbottom, 1974; Tyler, 1980; Turingan, Wainwright, 1993; Turingan, 1994
Monacanthidae	
<i>Pervagor melanocephalus</i>	Winterbottom, 1973
<i>Anacanthus barbatus</i>	Winterbottom, 1974
Molidae	
<i>Mola mola</i>	Gregory, Raven, 1934; Van Roon, ter Pelkwijk, 1939; Tyler, 1980
Tetraodontidae	
<i>Canthigaster rostrata</i>	Winterbottom, 1974; Tyler, 1980
<i>Lagocephalus lunaris</i>	Winterbottom, 1973, 1974
Diodontidae	Winterbottom, 1974; Tyler, 1980
<i>Chilomycterus schoepfi</i>	Wainwright et al., 1995

Примечание. За основу взята приведённая в монографии Нельсона с соавт. (Nelson et al., 2016) классификация Teleostei с некоторыми изменениями (в том числе и названий таксонов), соответствующими современным взглядам (Fricke et al., 2023) на систему рыб.

коробке может включать pteroticum (Ishida, 1994; Diogo, 2008), sphenoticum (Ghasemzadeh, 2016) или подвесочную кость (Vilasri, 2013) в их различных сочетаниях. При разрастании LO область его начала увеличивается. Помимо нейрокраниума она может распространяться на плечевой пояс, например на supracleithrum, как у *Balistes vetula* (Winterbottom, 1974), или на posttemporale, как у некоторых *Uranoscopidae* (Vilasri, 2013). В этом случае зона окончания волокон на operculum расширяется и включает не только латеральную, но и медиальную стороны кости, как это имеет место у *Diodontidae* (Winterbottom, 1974). Гипертрофия LO присутствует у *Anguilla anguilla* (De Meyer et al., 2018), *Sternarchorhynchus* (Marrero, Winemillar, 1993), *Gymnothorax prasinus* и *Anarchias allardicei* (Eagderi, 2010). У некоторых видов Teleostei имеется два мускула-леватора, в частности у *Encheliophis boraborensis* и *E. gracilis* (Parmentier et al., 1998), некоторых

Triacanthodidae (Winterbottom, 1974), а также у *Ariosoma gilberti* (Eagderi, 2010). Тремя подразделениями этого мускула обладает *Uranoscopus archionema* (Vilasri, 2013). Отсутствие LO у некоторых *Loricariidae* обусловлено снижением роли operculum в процессе дыхания и питания рыб (Geerinckx, Adriaens, 2006).

2) DO соединяет переднедорсальную область operculum с латеральной поверхностью нейрокраниума (Branch, 1966; Markle, 1980; Howes, 1985), осуществляя процесс абдукции жаберной крышки (Alexander, 1969; Osse, 1969; Кузнецов, 2007). Область начала волокон включает sphenoticum, pteroticum, frontale, подвесочную кость (Datovo, Castro, 2012). Разрастание DO присутствует у некоторых *Balistidae*, *Tetraodontidae* и *Diodontidae* (Winterbottom, 1974). Значительная гипертрофия DO *Ancistrus triradiatus* связана с участием operculum в защитном механизме, который включает поднятие пучка увеличен-

ных щёчных одонтоидов в сторону противника (Alexander, 1965; Howes, 1983). Этот мускул берёт начало в специальной полости черепа, сформированной значительной вогнутостью его латеральной поверхности: с pteroticum, sphenoticum, frontale, parieto-supraoccipitale, подвесочной кости и дорсального отростка шестого позвонка. Размеры разросшегося DO самцов *A. triradiatus* превышают величину m. adductor mandibulae (AM) рыбы, в связи с чем описываемый мускул жаберной крышки является наикрупнейшим из всех черепных мышц splanchnocranium этих сомов (Geerinckx, Adriaens, 2006). У некоторых видов Teleostei имеется не один, а два DO, как у *Carapus acus*, *E. boraborensis* и *E. homei* (Parmentier et al., 1998), а также у *Onuxodon fowleri* (Parmentier et al., 2000). Дополнительное подразделение DO у *Mastacembelus mastacembelus*, ориентированное в переднезаднем направлении, описывает Траверс (Travers, 1984) (m. intraoperculi). Также оно присутствует у *Aphanopus carbo* (De Schepper et al., 2008). DO очень маленького размера имеется у *Pseudohemiodon* и *Hemiodontichthys* (Geerinckx, Adriaens, 2006).

3) АО осуществляет приведение в движение operculum (Liem, Osse, 1975, Liem, 1984), тем самым уменьшая объём жаберной полости. Волокна могут начинаться с prooticum (Liem, 1967), pteroticum (Anker, 1974), epioticum (Parmentier et al., 2013), exoccipitale (Bishai, 1967), intercalare (Datovo, Rizzato, 2018), opisthoticum (Winterbottom, 1974), подвесочной кости (Howes, 1983). У некоторых видов область окончания АО изменяется: так, у *Pseudacanthicus* и *Panaque* этот мускул прикрепляется к praeoperculum (Geerinckx, Adriaens, 2006). У большинства Teleostei АО однопорционный. Однако у отдельных представителей этот мускул составлен из двух пучков, как у *Gobius paganellus* (Parmentier et al., 2013). Гипертрофия двухпорционного АО свойственна *Pythonichthys macrurus*, одинарного АО — *G. prasinus* (Eagderi, 2010). АО слабо развит у *Loricaria*, *Sturisoma* и *Farlowella*. Мускул отсутствует у *Pseudohemiodon* и *Hemiodontichthys* (Howes, 1983).

Сокращение использования operculum может привести к редукции обслуживающих её мускулов — LO, DO и АО, как это происходит у *Cyclothone* (Gunther, Deckert, 1953).

Перемещения radii branchiostegii осуществляются сокращением mm. hyohyoidei (HYO). В большинстве случаев это mm. adductores hyohyoidei (ADD HYO) и mm. abductores hyohyoidei (ABD HYO). Эти мышцы напрямую или при помощи

соединительной ткани прикрепляются к костям жаберной крышки и могут оказывать влияние на их мобильность (Winterbottom, 1973).

Устройство и функционирование механизма m. levator operculi

У многих Teleostei развит механизм открывания нижней челюсти посредством смещения костей жаберной крышки вверх при помощи сокращения LO — механизм LO (рис. 1). В рамках этой механической системы передний конец interoperculum соединён lig. interoperculo-mandibulare с задним краем нижней челюсти (Van Roon, ter Pelkwijk, 1939; Liem, 1970; Anker, 1974; Pietsch, Orr, 2007). В некоторых случаях функционирование механизма LO дополняется работой DO (Gosline, 1973; Turingan, 1994; Devaere et al., 2001; Eagderi, 2010). Описываемая передаточная система черепа используется не только в процессе питания и дыхания, но также может быть задействована во время проявления других активностей: например, в ходе вибрации нижней челюстью при внутривидовых конфликтах у самцов *Compsaraia samueli* (Evans et al., 2018). У отдельных представителей suboperculum исключено из цепочки этого механизма, в частности у Nandidae (Liem, 1970).

У некоторых видов развиваются различные морфологические приспособления для повышения эффективности работы описываемого механизма. У отдельных форм длина тонкого lig. interoperculo-mandibulare (в сравнении с его протяжённостью у генерализованных представителей Teleostei) возрастает, как у *Mola mola* (Van Roon, ter Pelkwijk, 1939), что способствует увеличению амплитуды смещения нижней челюсти. Протяжённость lig. interoperculo-mandibulare *Barathronus bicolor* практически равна длине стержневидного очень тонкого interoperculum, к которому оно прикрепляется. Ширина кости и связки почти одинакова и очень мала. Довольно длинное lig. interoperculo-mandibulare присутствует у *Acanthonus armatus* и *Monomitopus metriostoma* (Howes, 1992). У Uranoscopidae увеличение толщины lig. interoperculo-mandibulare (Vilasri, 2013) связано с силовым отведением нижней челюсти. У ряда Teleostei степень опускания нижней челюсти прямо пропорциональна степени смещения interoperculum. В связи с этим у некоторых видов interoperculum переориентируется из обычного для окунеподобных (Percoidea) горизонтального положения в вертикальное, чтобы эффективнее передавать вверх тягу, исходящую со стороны LO (Liem, 1970). Это имеет место у длиннорылых форм рода *Forcipiger* (Ferry-Graham et al., 2001) и Scorpaenoidei (Ishida, 1994).

Развитие дополнительных связок позволяет осуществлять направленную передачу силы от LO и/или DO к строго определённой области жаберной крышки. Рост доли соединительнотканного компонента в сочетании с уменьшением костных элементов в описываемом механизме увеличивает степень его управляемости и обеспечивает более тонкую регулировку влияния на нижнюю челюсть сокращения LO и/или DO (манёвренность). Особенно значительного развития эта тенденция достигает у многих иглобрюхообразных (Tetraodontiformes). Так, у *B. vetula* interoperculum редуцировано до тонкого костного стебелька, а протяжённость толстой связки, соединяющей interoperculum с крошечной operculum превышает длину обеих этих костей (Winterbottom, 1973; Tyler, 1980; Turingan, 1994). Подобное строение interoperculum имеется у *Canthigaster rostrata* (Tyler, 1980), *M. mola* (Gregory, Raven, 1934), некоторых представителей Bythitidae (Howes, 1992). Редуцированное interoperculum *B. vetula* фактически освобождается от участия в процессе всасывания насоса жаберной полости и становится анатомическим продолжением lig. interoperculo-operculare (Turingan, Wainwright, 1993). Также хорошо дифференцированная связка между interoperculum и operculum возникает у *Simenchelys parasitica* (Eagderi et al., 2016), *Hoplunnis punctata* (Eagderi, 2010) и *Ateleopus japonicus* (Sasaki et al., 2006). У *Pervagor melanocephalus* на основе ADD NYO развивается m. retractor interoperculi. Его сокращение выполняет подтягивание interoperculum вверх и назад к праеоперкулуму и тем самым способствует увеличению эффективности работы механизма LO (Winterbottom, 1973).

Отсутствие lig. interoperculo-mandibulare свойственно некоторым Lophiiformes, например Gigantactinidae (Bertelsen et al., 1981; Pietsch, Orr, 2007), а также Loricariidae (Schaefer, Lauder, 1986; Geerinckx et al., 2007). У последней группы рыб утрата механизма LO вероятно обусловлена ограничением амплитуды отведения dentale ввиду присасывания животного к субстрату. Таким образом, специализация к всасыванию не всегда сопровождается наличием обособленного механизма LO. Так, потеря самостоятельности этой передаточной системы имеет место у *Syngnathus acus*, адаптированного к всасыванию планктона (Branch, 1966).

Вариация строения и функционирования жаберной крышки

Розен и Паттерсон (Rosen, Patterson, 1969) отмечают, что у многих Acanthopterygii самой

крупной костью жаберной крышки является operculum. У Paracanthopterygii в связи с пространственным в этой группе дорсовентральным уплощением головы и снижением объёма жаберной полости размер остроугольного operculum уменьшен. Взамен этой кости основную долю жаберной крышки у Paracanthopterygii может формировать крупное suboperculum, которое часто отличается тонкой мембранной структурой, придающей ей гибкость и эластичность (Parmentier et al., 1998). Так, величина suboperculum превышает размер operculum у *Porichthys notatus* (Gosline, 1989), некоторых Macrouridae (McLellan, 1976), Batrachoididae (Greenfield et al., 2008) и *Dibranchius atlanticus* (Pietsch, 1981). Acanthomorpha характеризуются более изменчивой формой operculum в сравнении с остальными представителями Teleostei (Kimmel et al., 2017). У некоторых видов Teleostei наблюдается разрастание или, наоборот, редукция отдельных костей жаберной крышки. Величина жаберной крышки относительно размера нейрокраниума среди представителей Teleostei может варьировать от крупной (1) до маленькой (2), в основном в зависимости от экологии питания вида. Между этими двумя экстремумами располагается непрерывная череда видов рыб с жаберной крышкой умеренного размера. Такое устройство жаберной крышки Teleostei обычно свидетельствует о возможности сочетания нескольких способов питания, например укуса и всасывания.

1. Крупной и широкой жаберной крышкой часто обладают виды, захватывающие добычу путём быстрого и объёмного всасывания: они осуществляют это действие посредством скоростной работы жаберной полости (рис. 2а). Их LO, DO и АО хорошо дифференцированы (Winterbottom, 1973). Жаберные отверстия от умеренно широких (Grande, Poyato-Ariza, 2010; Ghasemzadehm, 2016) до уменьшенных (Kindred, 1921; Branch, 1966; Pietsch, 1989; Bergert, Wainwright, 1997). Описываемое строение жаберной крышки характерно, в частности, для представителей Leptoscopidae, некоторых Percophidae, *Ammodytes personatus* (Odani, Imamura, 2011), *S. acus* (Branch, 1966), Uranoscopidae (Vilasri, 2013) и некоторых Gymnotiformes (Albert et al., 2005). Так, широкими operculum и suboperculum обладает *Orthosternarchus tamandua*. Последний radius branchiostegi этого вида обладает чрезвычайно обширной площадью поверхности, фактически играя роль дополнительной кости в жаберной крышке (Hilton et al., 2007). Подобное устройство некоторых radii характерно для

Apteronotus bonapartii (Hilton, Fernandes, 2017) и *Platyurosternarchus* (De Santana, Vari, 2009). У некоторых Gymnotiformes широкая жаберная крышка дополняется срастанием жаберных мембран в области isthmus в единую структуру, что способствует формированию суженных дыхательных отверстий. Описываемые морфологические признаки помогают избежать засорения жаберной полости при питании бентосом (Lundberg et al., 1996). Стоит отметить, что обладание небольшими жаберными отверстиями (с их просветом менее чем 38.5% длины головы) редко свойственно Teleostei, обитающим в пелагиали, в частности представителям клады Percomorpha. Высокие уровни активности и газообмена, характерные для скоростных пловцов, не могут быть поддержаны низкой пропускной способностью малых дыхательных отверстий. Имеются сведения о том, что среди Teleostei различные варианты сокращения протяжённости жаберных щелей являются весьма распространёнными и возникают независимо у нескольких неродственных примитивных и продвинутых таксонов (Farina et al., 2015).

2. Основной причиной уменьшения размера и/или степени развития жаберной крышки следует считать адаптацию аппарата питания к использованию укуса и/или броска челюстями/телом в качестве ведущего способа кормодобывания (рис. 2б). При этом широкая дыхательная щель

(Regan, 1911) снижает герметичность жаберной полости и тем самым уменьшает производительность работы её насоса. Обладание таким вариантом устройства жаберной крышки делает использование ею всасывания при захвате добычи малоэффективным или невозможным. Описываемая конструкция жаберной крышки имеется, в частности, у *Cyclothone* (Günther, Deckert, 1953), *Engraulis encrasicolus*, *Coilias nasus* (Ridewood, 1904), *Tactostoma macropus*, *Grammatostomias dentatus*, *Stomias lampropeltis* (Fink, 1985), *Bathysaurus ferox* (Konstantinidis, Johnson, 2016) и *Anotopterus vorax* (Воскобойникова, Назаркин, 2017). Одной из причин слабого развития и низкой степени окостенения костей жаберной крышки у Giganturidae (Konstantinidis, Johnson, 2016), помимо вышеперечисленных, вероятно, является снижение скорости метаболизма и соответственно интенсивности дыхания в связи с малоподвижным образом жизни в условиях глубоководной окружающей среды.

У видов с малой жаберной крышкой, использующих варианты укуса в качестве основного способа захвата добычи, функции LO и/или DO часто угнетены из-за ограничения пространства для их сокращения вследствие гипертрофии АМ, накладывающегося на них сверху (Parmentier et al., 1998). Такой вариант конструкции жаберной крышки имеется, в частности, у видов семейства Carapidae. Строение их нижней челюсти

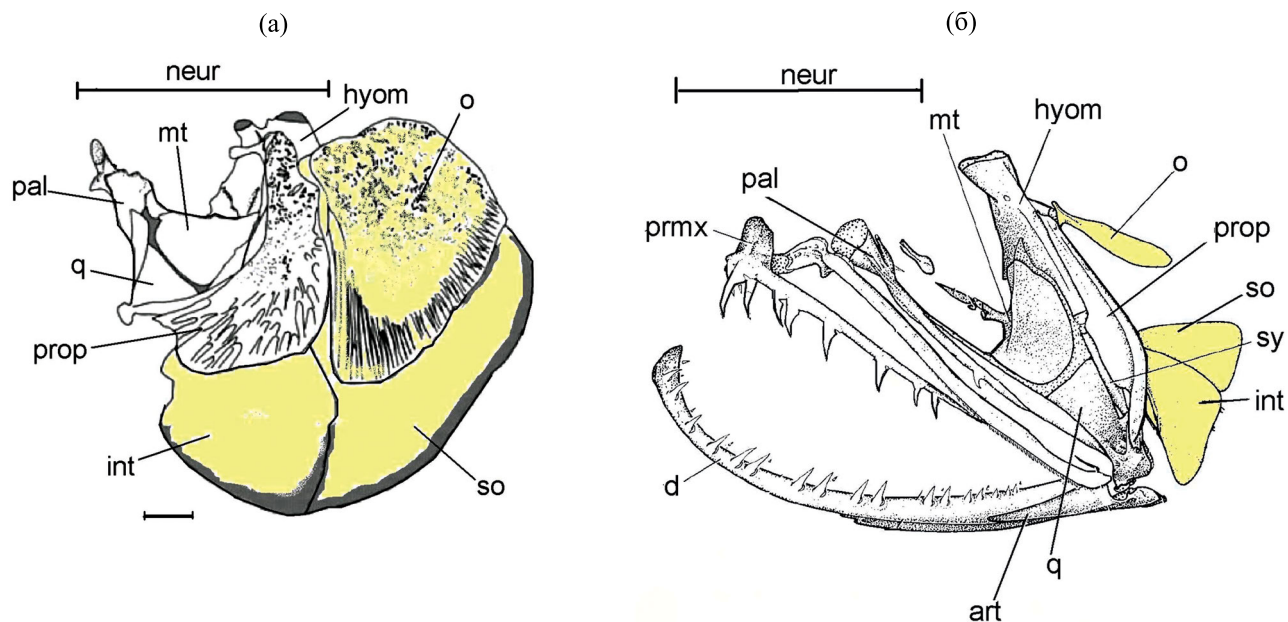


Рис. 2. Вариация размера костей, составляющих жаберную крышку у Teleostei (в сравнении с длиной нейрокраниума): а – крупная и широкая жаберная крышка звездочёта *Ichthyoscopus lebeck* (по: Vilasri, 2013. Рисунок опубликован с разрешения School of Fisheries Sciences, Hokkaido University); б – чрезвычайно малая жаберная крышка стомии *Stomias lampropeltis* (по: Fink, 1985. Рисунок использован с разрешения Museum of Zoology University of Michigan). Масштаб: а – 1 см.

свидетельствует об использовании ими традиционного, среднего по силе, укуса (Westneat, 2004). Характерные для них низкая степень окостенения (мягкость) костей жаберной крышки и слабое соединение между ними обусловлены приспособленностью *Sarapidae* к проникновению внутрь тела хозяина (Parmentier et al., 1998). Так, у *O. fowleri* operculum и suboperculum настолько малы, что их размер сопоставим с размером крупных клыков на передних челюстях этой рыбы. Фактическое отсутствие жаберной крышки (Parmentier et al., 2000) связано с миниатюрностью этого представителя, а также с использованием им для дыхания потока воды, создаваемого внутри организма хозяина, в котором живёт этот комменсал. У многих видов *Tetraodontiformes*, использующих разгрызающий укус (Turingan, 1994; Westneat, 2004), жаберная крышка овальной формы чрезвычайно редуцирована (Winterbottom, 1974).

У некоторых форм *Teleostei* сокращение размера жаберной крышки связано с доминированием использования при всасывании добычи полости вторичных передних челюстей (бросок челюстей) и/или ротовой полости. Роль жаберной полости снижена. Так, выдвижение вторичной верхней челюсти обуславливает уменьшение operculum и suboperculum у некоторых *Scorpaenoidei* (Ishida, 1994), *Acanthonus* (Howes, 1992), отдельных *Macrouridae* (McLellan, 1976), *Pegasus* (Pietsch, 1978a) и *Luciocephalus pulcher* (Liem, 1967). Значительная роль выдвигающегося максиллярного аппарата и гиоида в питании всасыванием *A. japonicus* способствует уменьшению площади костей её жаберной полости (Sasaki et al., 2006). Доминирование роли ротовой полости в осуществлении заглатывания обуславливает полное отсутствие жаберной крышки и radii branchiostegii у *Saccopharynx ampullaceus* и *Eurypharynx pelicanoides* (Tchernavin, 1947). Преобладание значения ротовой полости в питании объясняет малый размер жаберной крышки *Stylephorus chordatus* (Regan, 1924; Pietsch, 1978b). Использование опускания аппарата гиоида при всасывании способствует небольшой величине operculum у ряда *Siluriformes* (Devaere et al., 2001; Birindelli, 2014) и некоторых *Lophiiformes* (Pietsch, 1972). Малый размер жаберной крышки отмечен у *Thaumatichthys*, для которого характерен уникальный механизм броска вторичных верхних челюстей – выдвижение праемахилляре в поперечной плоскости. После захвата верхней челюстью добычи она подвергается укусу со стороны нижней (Bertelsen, Struhsaker, 1977).

У части видов *Teleostei*, обладающих некрупной жаберной крышкой, форма operculum ме-

няется на вилкообразную с глубокой вырезкой (рис. 3а) (Field, 1966; Pietsch, 1981; Farina, Bemis, 2016). Часть пластинки этой кости может дробиться на мягкие выросты (рис. 3б) (Bertelsen, Struhsaker, 1977). Эти преобразования развиваются для увеличения свободной поверхности при размещении соединительнотканного и мускульного компонентов. У отдельных представителей часть или всё operculum и/или другие кости жаберной крышки демонстрируют слабое окостенение или не окостеневают. Благодаря обширному обслуживанию НУО эти кости жаберной крышки формируют “подвижный клапан” (Travers, 1984), способствующий увеличению герметичности жаберной полости, например у *Mastacembelidae* и *Synbranchidae* (Britz, 1996). Описываемая мягкая конструкция наружной стенки жаберной полости главным образом обусловлена использованием особью *медленного всасывания* воды посредством функционирования данного пространства. В отличие от этого особи с крупной хорошо окостеневающей жаберной крышкой применяют быстрое и объёмное классическое всасывание оперкулярной полостью (Turingan, Wainwright, 1993; Farina, Bemis, 2016).

Виды с узкой, вертикально вытянутой жаберной крышкой умеренного размера, как у *Hydrolycus scomberoides*, *Rhaphiodon vulpinus* (Nelson, 1949; Howes, 1976), *Diplophos* (Fink, Weitzman, 1982), *Osteoglossum bicirrhosum* (Громова и др., 2017), *Malacosteus*, *Leptostomias gladiator* и *Bathophilus pawneeii* (Fink, 1985), часто используют быстрый несиловой укус (Westneat, 2004) или бросок телом (Konow, Bellwood, 2005) при ловле добычи. Вытянутое, узкое operculum, тянущееся параллельно подвесочной кости, имеется у *Bathytyphlops marionae* и *Bathymicrops regis* (Sulak, 1977). Эти представители не используют всасывание во время ловли жертвы, так как не имеют сильно развитой жаберной полости. Описываемая форма жаберной крышки позволяет перечисленным видам осуществлять быстрые, несиловые смещения operculum посредством сокращения LO.

Переориентация элементов жаберной крышки и бранхиостегальных лучей

У некоторых таксонов *Teleostei* имеет место *переориентация* жаберной крышки по отношению к её расположению относительно нейрокраниума у генерализованных представителей (рис. 1). Так, удивительную модификацию размещения костей жаберной крышки демонстрирует *Anacanthus barbatus*. Его operculum,

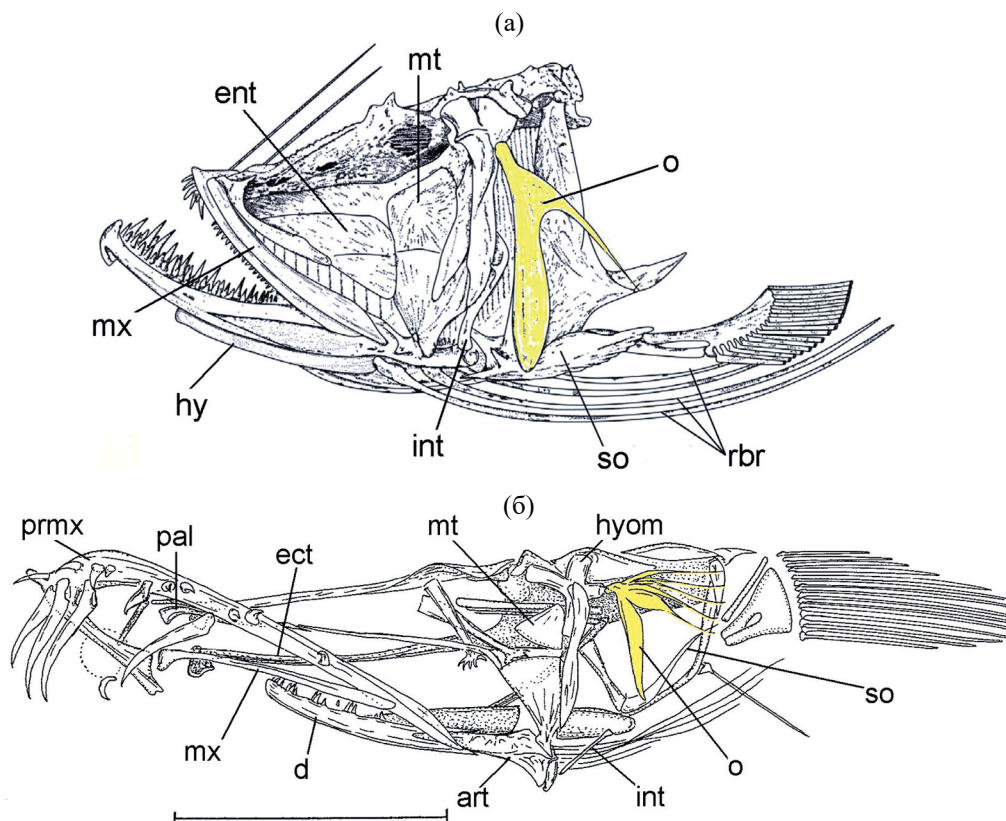


Рис. 3. Разнообразие формы operculum у представителей Teleostei: а – вилкообразное с вентральной вырезкой operculum удильщика *Lophius americanus* (по: Farina, Bemis, 2016); б – часть пластинки operculum тауматихтуса *Thaumichthys binghami* дробится на мягкие, слабо окостеневающие выросты (по: Bertelsen, Struhsaker, 1977. Рисунок использован с разрешения Natural History Museum of Denmark). Масштаб: б – 1 см.

suboperculum, interoperculum и radii branchiostegii значительно сдвинуты вперёд и вниз под глаз рыбы (Winterbottom, 1974). Столь драматичные изменения строения жаберной крышки, по-видимому, являются следствием значительного удлинения рыла животного с целью точечного захвата кормовых объектов. У *B. marionae* и *B. regis* operculum имеет необычную ориентацию: оно расположено над подвесочной костью, а не позади неё, и смещено каудально относительно нейрокраниума (рис. 4) (Sulak, 1977). Такое специфическое положение operculum, вероятно, связано с необходимостью увеличения протяжённости ротовой щели для быстрого укуса крупной добычи.

У некоторых представителей Teleostei наблюдается тенденция смещения костных элементов небольшой по размеру жаберной крышки и/или radii branchiostegii в *вентральном направлении* относительно нейрокраниума (в отличие от генерализованного варианта размещения) (Winterbottom, 1973; Gosline, 1989; Turingan, Wainwright, 1993; Eagderi et al., 2016). При этом

накачивание воды в жаберную полость осуществляется преимущественно путём расширения нижнего отдела головы рыбы (Turingan, 1994). Часто это происходит при опускания вниз аппарата гиоида (Gregory, Raven, 1934; Wainwright et al., 1995). В рамках описываемой тенденции виды Tetraodontidae, Diodontidae и Molidae демонстрируют значительное увеличение первого radius branchiostegi, который у них представляет собой широкую костную пластинку (Tyler, 1980). Её работа способствует расширению нижнего отдела жаберной полости, по сути дела принимая на себя функцию редуцированных костей жаберной крышки (Gabriel, 1940; Wainwright et al., 1995). Расширенный radius branchiostegi формирует шарнирный сустав с ceratohyale, его отведение осуществляет гипертрофированный ABD NYO (Wainwright et al., 1995). Крайне вентральное положение operculum относительно подвесочной кости характерно для многих Loricariidae (рис. 4) (Schaefer, Provenzano, 2008).

Одной из причин смещения костей жаберной крышки и radii branchiostegii в вентральном на-

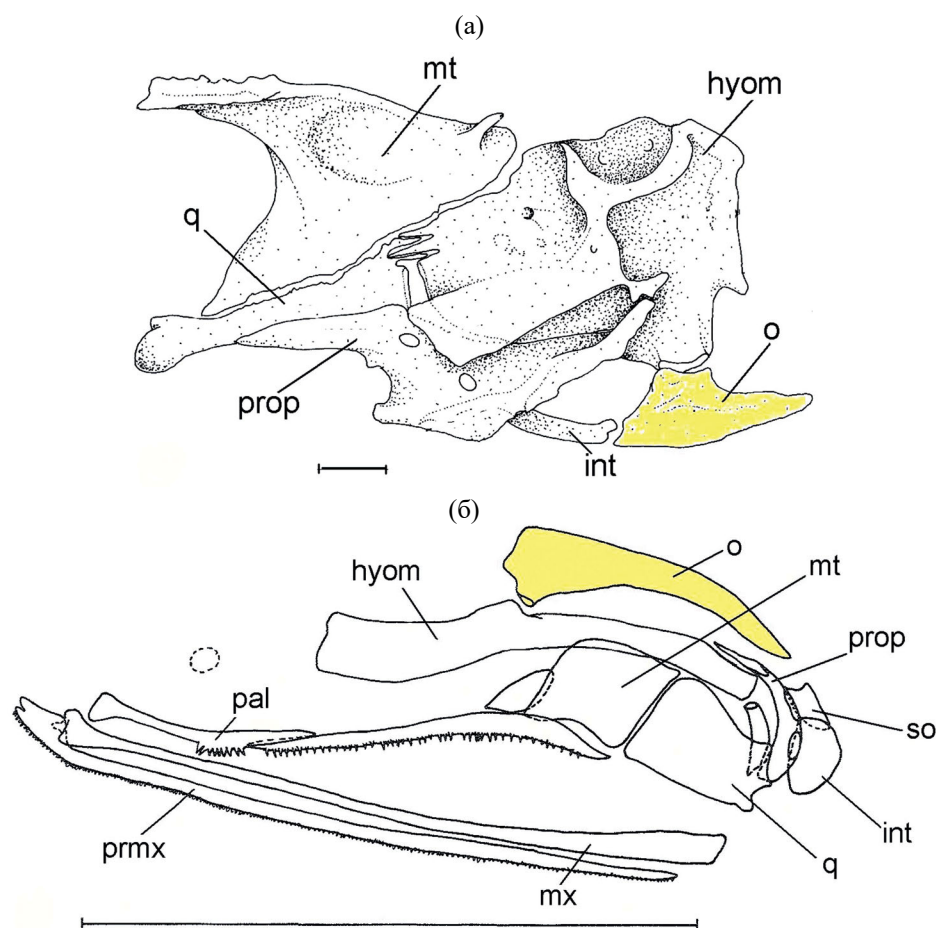


Рис. 4. Переориентация operculum относительно его расположения по отношению к нейрокраниуму у генерализованных представителей: а – вентрально ориентированное operculum литогенуса *Lithogenes wahari* (по: Schaefer, Provenzano, 2008), б – смещённое дорсокаудально operculum батимикропса *Bathymicrops regis* (по: Sulak, 1977. Рисунок использован с разрешения Natural History Museum of Denmark). Масштаб: 1 см.

правлении является преимущественное использование донного образа жизни и/или зарывания в грунт. Это имеет место у Anguilliformes (Eagderi, 2010), *Sternarchorhynchus* (Marrero, Winemillar, 1993), многих Clariidae (Devaere et al., 2001; Adriaens et al., 2001), Mastacembeloidei (Travers, 1984). В основе этой тенденции лежит принцип функционирования жаберной полости, описанный для *Trichodon trichodon* и Uranoscopidae (MacDonald, 2015). У указанных представителей силовое выталкивание жидкости посредством жаберных крышек в направлении вниз, под голову рыбы, способствует облегчению закапывания в грунт. Сдвиг назад и вниз дыхательных щелей на голове у *S. parasitica*, *A. allardicei* и *G. prasinus* может быть полезен для избежания засорения органов дыхания при нахождении рыбы внутри тела жертвы. Эта морфологическая адаптация конвергентно напоминает решение, используемое миксинами Myxinidae (Strahan, 1962).

Вариация строения и функционирования бранхиостегальных лучей. Формирование мускульной жаберной крышки

Radii branchiostegii у Teleostei (рис. 1) значительно варьируют по длине, форме и площади поперечного сечения. Большое число длинных radii увеличивает эффективность всасывания корма жаберной полостью, вследствие удлинения передневентральной части свободного клапана жаберной крышки (Baglioni, 1907; Hughes, 1960; Liem, 1970; Britz, Kottelat, 2003). За счёт сокращения *m. sternohyoideus* при всасывании область *isthmus* рыбы смещается назад, открывая нижнюю область жаберной полости и создавая угрозу её герметичности. Более широкий по площади клапан лучше перекрывает это открытое пространство. Radii branchiostegii при этом действуют на манер раскрывающегося веера (Gosline, 1973; Devaere et al., 2001; Sasaki et al., 2006). Также росту эффективности всасы-

вания способствует увеличение площади поверхности radii в направлении спереди назад у ряда видов Teleostei (Nelson, 1970; Matsuoka, 1997). У примитивных таксонов короткие radii branchiostegii могут иметься в большом количестве как, например, у некоторых видов Aulopiformes (Baldwin, Johnson, 1996) и Stomiidae (Fink, 1985). У представителей этих систематических подразделений рыб они прикрепляются не только к ериhyale и ceratohyale, но и к hypohyale ventrale. У сёмги *Salmo salar* многочисленные широкие radii branchiostegii имеют малую длину и расположены плотным рядом, напоминая таковые у ранних Palaeonisciformes (McAllister, 1968). Они не могут создавать большой перепад давления, необходимый для засасывания добычи, свойственный Neoteleostei. Эти короткие элементы не обеспечивают хорошую герметичность жаберной полости. Стоит отметить, что среди различных групп низших Teleostei часто происходит конвергентное уменьшение числа radii branchiostegii. Так, у Characidae (Sidlauskas, Vari, 2008), Gymnotidae и Cyprinidae, как правило, три–пять radii (Gosline, 1973). Виды Siluriformes, у которых череп в большей степени характеризуется дорсовентральным уплощением в сравнении с более генерализованными представителями этого отряда, имеют сокращённое число radii (Gosline, 1973). Radii branchiostegii часто редуцируются у глубоководных форм Teleostei (McAllister, 1968; Farina et al., 2015) в рамках тенденции к облегчению скелета животного для увеличения плавучести. Стоит отметить, что общее число radii branchiostegii, как и места их причленения к гиоиду, могут варьировать между отдельными особями одного вида Teleostei, как это происходит у разноразмерных индивидов *Elops*. Число radii также может изменяться в процессе роста особи и различаться между контралатеральными сторонами головы одной рыбы, в частности у Siluroidea (Arratia, Schultze, 1990).

У некоторых неродственных таксонов Teleostei наблюдается увеличение размера, рост числа и интенсификация функционирования radii branchiostegii. Во многих случаях это сопровождается уменьшением или даже значительной редукцией размера жаберных костей (Gregory, 1933; Gosline, 1951, 1989; Field, 1966; Winterbottom, 1973; Tyler, 1980; Turingan, Wainwright, 1993; Sasaki et al., 2006). Так, число тонких radii на одной стороне (левой или правой) гиоидной дуги у Ophichthidae достигает 32 (Gosline, 1951). Удлинение radii branchiostegii у Teleostei способствует увеличению пространства жаберной полости (Farina, Bemis, 2016). При этом размер жаберных

щелей часто уменьшен (Wainwright et al., 1995). Кроме того, они могут смещаться значительно каудальнее задней границы жаберной крышки, во многих случаях располагаясь у основания грудных плавников (Tyler, 1980). Таким образом, у форм описываемой категории имеет место формирование разросшейся наружной *мышцельной стенки* жаберной полости (Elshoud, 1986) (см. ниже). Ведущее значение в изменении объёма этого пространства принадлежит гипертрофированным, сложно устроенным ADD NYO, ABD NYO и другим дифференцирующимся на их основе мышцам (в частности, m. hyohyoideus inferioris и m. hyohyoideus superior). Эти мышцы натянуты на эластичный, гибкий каркас radii branchiostegii (Gregory, 1933; Gosline, 1989; Ishida, 1994; Britz, 1996). В такой системе за расширение жаберной полости ответственны ABD NYO. ADD NYO функционируют в качестве её констрикторов (Winterbottom, 1973). Они осуществляют принудительное изменение её объёма и, по сути, воспроизводят устройство жаберных мешков катрана *Squalus acanthias* (Держинский, 2005). Таким образом, у Teleostei вышеописанных форм имеет место значительное разрастание бранхиостегальных мембран (клапанов) (Gregory, 1933; Ishida, 1994; Eagderi et al., 2016). Разросшиеся NYO не только осуществляют контакт radii друг с другом, но также выполняют их крепление к гиоиду, cleithrum, аппарату глоточных челюстей и другим частям черепа рыбы, а также к соседним мускулам (помимо прикрепления к костям жаберной крышки) (Winterbottom, 1973). Так, у представителей Tetraodontiformes NYO могут соединяться при помощи фасции с m. sternohyoideus и m. sternobranchialis, например у Balistidae; с m. pharyngoclavicularis internus — у Diodontidae; или прикрепляться к m. obliquus inferioris, как у *Lagocephalus lunaris*. У последнего вида ADD NYO сливаются с m. levator branchialis 4 (Winterbottom, 1973, 1974). У Diodontidae ADD NYO мышечной стенки жаберной полости сильно гипертрофированы: их волокна приобретают прикрепление на нейрокраниуме (с pteroticum) и подвесочной кости (Winterbottom, 1973). У *M. mola* NYO прирастают к переднему краю cleithrum, поэтому вместо широкой жаберной щели у животного формируются лишь маленькие дыхательные отверстия. Интересно, что открыванию дыхательных отверстий способствует приведение нижней челюсти путём сокращения АМ. Сокращение этого мускула подтягивает interoperculum вперёд, заставляя operculum смещаться передневентрально, воспроизводя работу механизма LO “наоборот” (Gregory, Raven, 1934).

У *Lophius americanus* ADD НУО контрлатеральных сторон головы распространяются на корпус рыбы и встречаются друг с другом дорсально на срединной линии спины животного. Здесь они соединяются между собой сухожильным промежуток (Farina, Bemis, 2016). Разросшиеся ADD НУО *M. mastacembelus* имеют обширную область прикрепления не только на всех костях жаберной крышки, но и на m. epaxialis, posttemporale, supracleithrum и cleithrum (Travers, 1984).

Яркая тенденция к формированию мускульной жаберной крышки проявляется у многих Anguilliformes (рис. 5) (Eagderi, 2010). Так, снижение роли уменьшенных костей жаберной крышки в сочетании со значительным удлинением radii branchiostegii наблюдается у *S. parasitica*. Протяжённость radii этого вида намного превосходит размер operculum: их верхние концы достигают уровня позвоночного столба (Eagderi et al., 2016). Подобной конструкцией жаберной крышки обладает *P. macrurus* и *Moringua edwardsi* (Eagderi, 2010). У многих Anguilliformes жаберные мембраны обеих сторон головы могут срастаться между собой вентрально в единую структуру. При этом формируется герметичный “мешок”, который покрывает всю жаберную полость животного. Дыхание рыбы представляет собой процесс принудительной вентиляции этого “мешка” путём сокращения его мускульной стенки (перистальтика). Мускулатура “мешка” в основном составлена гипертрофированными НУО superior и inferior. Разрастание НУО может

обуславливать их крепление к горизонтальной септе между m. epaxialis и m. hypaxialis (Eagderi, 2010). В связи с рассмотрением особенностей строения висцерального аппарата Anguilliformes (Eagderi, 2010) мы не можем согласиться с мнением Хьюгеса (Hughes, 1960) о том, что дыхание особей этого таксона осуществляется при помощи доминирования работы “силового насоса” негерметичной ротовой полости. Вышеуказанное устройство мускульной жаберной крышки также характерно и для Clariidae, например для *Channallabes apus*. У этого вида одной из причин значительного уменьшения operculum, вероятно, является дыхание атмосферным воздухом (Devaere et al., 2001). О наличии мускульного оперкулярного насоса у Muraenidae сообщает Грегори (Gregory, 1933). У Batrachoididae (Greenfield et al., 2008), а также у некоторых Lophiiformes, например *Tetrabrachium ocellatum*, *Abantennarius sanguineus* (Pietsch, 1981) или *Centrophryne spinulosa* (Pietsch, 1972), согласно конструкции их черепа имеет место подобное устройство наружной стенки жаберной полости. Аппарат radii branchiostegii играет ведущую роль в работе жаберной полости при раздувании во время опасности у *Chilomycterus schoepfi* (Wainwright et al., 1995).

В рамках механизма мускульной жаберной крышки гипертрофия и увеличение плеч мио-векторов LO, DO и AO (Gosline, 1983; Wainwright et al., 1995; Devaere et al., 2001; Eagderi, 2010) позволяют осуществлять более силовые смещения

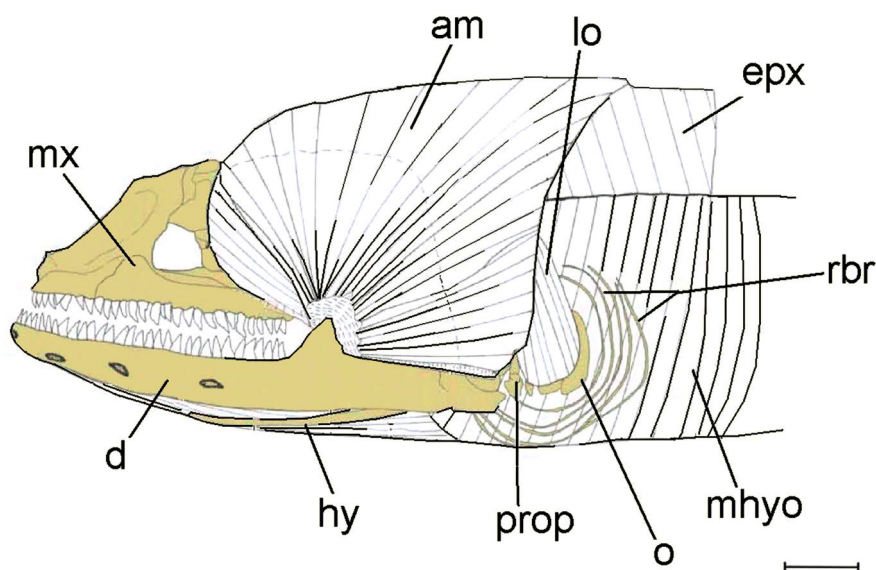


Рис. 5. Мускульная жаберная крышка мурены *Anarchias allardicei* (по: Eagderi, 2010), сформированная разросшимися мышечным “мешком” mm. hyohyoidei, которые обслуживают branhiostegальные лучи: am – m. adductor mandibulae, epх – m. epaxialis, mhyo – mm. hyohyoidei; ост. обозначения см. на рис. 1. Масштаб: 1 мм.

operculum в сочетании с их большей манёвренностью. В сравнении с этим вариантом движения operculum генерализованных форм Teleostei характеризуются большей универсальностью и однотипностью. По крайней мере, у части видов из описываемой категории – с укрупнёнными мышцами жаберной крышки – присутствует крупный ретроартикулярный отросток нижней челюсти (Eagderi, 2010). Его наличие свидетельствует о силовом открывании dentale посредством механизма LO. Преимуществом мускульной стенки жаберной полости является её самостоятельная способность эффективно освобождаться от нежелательных фрагментов корма и/или донного субстрата, вблизи которого часто обитают виды с подобным устройством головы. Мускульная стенка жаберной полости в фазе своего сокращения может прилегать к жаберным дугам значительно плотнее, чем негнущаяся костная жаберная крышка. Потому рыбы, обладающие мускульной жаберной крышкой, могут гораздо эффективнее использовать объём пространства жаберной полости как во время дыхания, так и при питании особи, делая процесс всасывания более производительным. Последнее особенно важно для представителей, живущих у дна, внутри грунта или на большой глубине со сниженным содержанием кислорода в воде. Потребление бентоса и/или закапывание в субстрат во многих случаях способствует попаданию в жаберную полость нежелательных частиц, которые могут быть эффективно удалены из этого пространства путём энергичной перистальтики мускулатуры её наружной стенки (Gosline, 1971; Smith, 1989). Уменьшению количества осадка и/или детрита (содержащегося в воде или вблизи грунта), попадающего в жаберную полость, также способствует наличие сокращённых жаберных отверстий (De Schepper et al., 2005; Eagderi, 2010).

Разнообразие использования аппарата жаберной полости

У многих представителей Teleostei жаберная крышка и/или *radii branchiostegii* принимают участие не только в процессах дыхания и питания.

У отдельных форм Teleostei жаберная крышка вносит вклад в *передвижение* и/или *фиксацию* животного относительно опоры. Значительная модификация operculum и interoperculum характерна для некоторых видов Trichomycteridae, например для *Trichomycterus dali* (Rizzato et al., 2011). *Vandellia* использует для локомоции и прикрепления внутри тела рыбы-хозяина видоизменённую поднимающуюся operculum и шип

interoperculum (Adriaens, 2003). У самцов *Kneria* на наружной поверхности operculum образуется оперкулярная чашечка круглой формы. Operculum и оперкулярная чашечка составлены преимущественно из соединительной ткани с поверхностными кератиновыми папиллами и гребнями. Существует предположение о том, что подобная специфическая жаберная крышка у самцов *Kneria* функционирует как присоска, которая помогает им прикрепляться к камням в быстро текущих водоёмах или к самке во время размножения (Grande, Poyato-Ariza, 2010). Отдельные виды Teleostei используют свои ограниченные дыхательные отверстия для реактивного плавания, например Antennariidae. Эти животные применяют работу мускульного респираторного мешка и сифоноподобного маленького дыхательного отверстия для создания силового потока выдыхаемой жидкости для медленного перемещения в толще водяного столба (Fish, 1987). Некоторые Diodontidae совмещают высокоскоростное выбрасывание воды из дыхательных отверстий с быстрыми движениями плавников и тела в ходе быстрого ускользания от хищника (escape mechanism) (Breder, 1924). Использование жаберной крышки для наземной локомоции присутствует у *Anabas testudineus* (Liem, 1987). В отличие от других Teleostei, у *A. testudineus* operculum и suboperculum прочно не соединены друг с другом в единую костную пластину. Они сочленены между собой шарнирно-качательно и могут двигаться отдельно друг от друга. Эти две кости снабжены острыми шипами для закоривания в субстрате во время движения по суше. При этом operculum рыбы отводится латерально гораздо дальше, чем у неспециализированных Teleostei. Максимальная скорость перемещения, наблюдаемая у данного вида на земле, составляет 1.8 длины его тела в секунду (Davenport, Matin, 1990).

Исключительно *защитную роль* выполняет маленькое operculum у *P. notatus*. Сокращение крупных в сравнении с вышеуказанной костью DO, LO и AO осуществляет ориентацию большого шипа operculum в сторону потенциального врага (Gosline, 1989). Перемещения модифицированного operculum Loricariidae обеспечивают работу защитного механизма, который включает поднятие пучка увеличенных щёчных одонтоидов в направлении противника. Сустав operculum с подвесочной костью сильно видоизменён, будучи удлинённым и ориентированным в продольной оси (горизонтально) (Geerinckx, Adriaens, 2006; Schaefer, Provenzano, 2008).

Самцы некоторых видов Teleostei используют свою ярко окрашенную бранхиостегальную мембрану для привлечения самок (Semler, 1971; Ragland, Fischer, 1987). Кроме того, они могут сигнализировать ею в процессе агрессивной демонстрации самцам своего вида, вторгающимся на их территорию. Такое поведение свойственно *Betta splendens* или *Chaenopsis alepidota* (Baerends, Baerends-Van Roon, 1950).

В литературе описан способ воспроизводства звуковых сигналов у Gobiidae, согласно которому звуки генерируются при помощи силового выбрасывания воды через маленькие дыхательные отверстия из-под жаберных крышек (гидродинамический механизм) (Parmentier et al., 2013).

Первые radii branchiostegii Mullidae приобретают повышенную подвижность и поддерживают гиоидные усики, которые рыба использует для осязания добычи, а также для копания дна при поиске корма (Gosline, 1984). Стоит отметить, что у личинок барабулевых все radii branchiostegii имеют расположение, характерное для генерализованных Teleostei. Однако в ходе онтогенеза первый radius, формирующий скелетную поддержку подбородочного усика, смещается вперёд вдоль гиоида и заметно отделяется от остальных radii (Gosline, 1984). Описываемые модифицированные radii branchiostegii формируют шаровидные суставы с передним концом ceratohyale. Каждый из двух гиоидных усиков несёт многочисленные сенсорные органы, снабжён своей собственной мускулатурой и может функционировать независимо от усика контралатеральной стороны головы. Относительно гиоида усик может двигаться за счёт мускулов протрактора и ретрактора, сформированных из модифицированных НУО (Winterbottom, 1973). Кроме того, усик может перемещаться совместно с гиоидом, опускаясь при помощи сокращения m. sternohyoideus и поднимаясь посредством активности m. geniohyoideus (Gosline, 1984). Гиоидные усики *Polymixia* развиваются независимо от таковых у Mullidae. Каждый из двух усиков *Polymixia* поддерживают три модифицированных radii branchiostegii (Starks, 1904). Область прикрепления этих трёх radii так же, как и у барабулевых, значительно смещена вдоль гиоида роstralно: усик подвижно сочленяется с нижней поверхностью hyopohyale ventrale и способен к поворотам в этом суставе (Gosline, 1984).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У Teleostei можно выделить два противоположных устройства латеральной стенки жабер-

ной полости: 1) обладание широкой негнушейся жаберной крышкой, составленной жёсткими костными структурами, или же 2) присутствие мягкой, упругой, преимущественно мускульной наружной стенки жаберной полости, скелетную конструкцию которой формируют гибкие radii branchiostegii. В последнем случае radii берут на себя роль сокращённых жаберных костей, создавая функционально иную разновидность латеральной стенки жаберной полости. Форма operculum может меняться с целью размещения в наружной стенке жаберной полости соединительнотканного и мускульного компонентов. Развитие первого или второго из вышеописанных вариантов строения стенки жаберной полости может происходить конвергентно в рамках различных таксонов Teleostei как примитивных, так и продвинутых, и напрямую не связано с их систематическим положением. У донных или глубоководных особей Teleostei обладание мускульной стенкой жаберной полости даёт возможность более эффективно использовать объём жаберного пространства. На ряде примеров было показано, что строение жаберной крышки и radii branchiostegii тесно взаимосвязано с особенностями их работы в механизме черепа рыб. Основное влияние на конструкцию жаберной крышки и radii branchiostegii оказывают способы пищедобывания вида. Представители Teleostei, использующие разновидности укуса во время захвата добычи, демонстрируют большее разнообразие конструкции жаберной крышки, нежели полагающиеся на всасывание, главным образом путём работы жаберной полости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барсуков В. В. 1959. Семейство зубаток (Anarhichadidae) // Фауна СССР. Рыбы. Т. 5. Вып. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 173 с.
- Воскобойникова О. С. 2015. Сравнительная остеология *Bathylutichthys balushkini* и родственные отношения семейства Bathylutichthyidae (Cottoidei) // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 3. С. 251–259.
<https://doi.org/10.7868/S0042875215030194>
- Воскобойникова О. С., Кудрявцева О. Ю. 2014. Развитие костного скелета в онтогенезе пинагора *Cyclopterus lumpus* (Cyclopteridae, Scorpaeniformes) // Там же. Т. 54. № 3. С. 251–260.
<https://doi.org/10.7868/S0042875214030163>
- Воскобойникова О. С., Назаркин М. В. 2017. Остеология южноокеанского кинжалозуба *Anotopterus vorax* и положение рода *Anotopterus* в отряде Aulopiformes // Там же. Т. 57. № 1. С. 4–14.
<https://doi.org/10.7868/S0042875217010167>

- Громова Е. С., Махотин В. В. 2020. Морфофункциональные особенности висцерального аппарата рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus* (Scaridae) // Там же. Т. 60. № 2. Р. 137–164.
<https://doi.org/10.31857/S0042875220010075>
- Громова Е. С., Держинский Ф. Я., Махотин В. В. 2017. Морфофункциональные особенности висцерального аппарата серебряной араваны *Osteoglossum bicirrhosum* (Osteoglossidae) // Там же. Т. 57. № 4. С. 379–392.
<https://doi.org/10.7868/S0042875217040038>
- Держинский Ф. Я. 1972. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М.: Изд-во МГУ, 155 с.
- Держинский Ф. Я. 2005. Сравнительная анатомия позвоночных животных. М.: Аспект Пресс, 304 с.
- Держинский Ф. Я., Васильев Б. Д., Малахов В. В. 2013. Зоология позвоночных. М.: Академия, 460 с.
- Кузнецов Ю. К. 2007. Описание мышечной системы верхохвоста *Carassius auratus gibelio* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 5. С. 621–641.
- Кэрролл Р. 1992. Палеонтология и эволюция позвоночных. Т. 1. М.: Мир, 279 с.
- Прокофьев А. М. 2007. Остеология *Bathysphyraenops simplex* и диагноз семейства Howellidae (Perciformes: Percoidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 5. С. 601–614.
- Шаховской И. Б. 2004. Строение черепа летучей рыбы *Cheilopogon papilio* (Echocetidae) // Там же. Т. 44. № 3. С. 332–339.
- Шаховской И. Б. 2007. Строение черепа летучей рыбы *Cheilopogon pinnatibarbatus* (Beloniformes, Echocetidae) // Там же. Т. 47. № 3. С. 284–291.
- Шелягин Д. И. 2010. Остеология галозавровых рыб (Halosauridae, Notacanthiformes) // Там же. Т. 50. № 4. С. 454–470.
- Adriaens D. 2003. Feeding mechanisms in catfishes // Catfishes. V. 1. Enfield: Sci. Publ. P. 221–248.
- Adriaens D., Aerts P., Verraes W. 2001. Ontogenetic shift in mouth opening mechanisms in a catfish (Clariidae, Siluriformes): a response to increasing functional demands // J. Morphol. V. 247. № 3. P. 197–216.
[https://doi.org/10.1002/1097-4687\(200103\)247:3<197::AID-JMOR1012>3.0.CO;2-S](https://doi.org/10.1002/1097-4687(200103)247:3<197::AID-JMOR1012>3.0.CO;2-S)
- Albert J. S., Crampton W. G. R., Thorsen D. H., Lovejoy N. R. 2005. Phylogenetic systematics and historical biogeography of the Neotropical electric fish *Gymnotus* (Teleostei: Gymnotidae) // Syst. Biodivers. V. 2. № 4. P. 375–417.
<https://doi.org/10.1017/S1477200004001574>
- Alexander R. Mc N. 1965. Structure and function in catfish // J. Zool. V. 148. № 1. P. 88–152.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1966.tb02943.x>
- Alexander R. Mc N. 1969. Mechanics of the feeding action of a cyprinid fish // Ibid. V. 159. № 1. P. 1–15.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1969.tb03067.x>
- Anker G. CH. 1974. Morphology and kinetics of the head of the stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Trans. Zool. Soc. Lond. V. 32. № 5. P. 311–416.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1974.tb00030.x>
- Arratia G., Schultze H.-P. 1990. The urohyal: development and homology within osteichthyans // J. Morphol. V. 203. № 3. P. 247–282.
<https://doi.org/10.1002/jmor.1052030302>
- Baerends G. P., Baerends-Van Roon J. M. 1950. An introduction to the study of the ethology of the cichlid fishes // Behaviour. Suppl. 1. P. 1–243.
- Baglioni S. 1907. Der Atmungsmechanismus der Fische. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Atemrhythmus // Z. Allg. Physiol. V. 7. P. 177–282.
- Baldwin C. C., Johnson G. D. 1996. Interrelationships of *Aulopiformes* // Interrelationships of fishes. San Diego: Acad. Press. P. 355–404.
- Ballintijn C. M. 1969. Functional anatomy and movement co-ordination of the respiratory pump of the carp (*Cyprinus carpio* L.) // J. Exp. Biol. V. 50. № 3. P. 547–567.
<https://doi.org/10.1242/jeb.50.3.547>
- Bels V. L., Davenport J. 1996. A comparison of food capture and ingestion in juvenile two flatfish species, *Pleuronectes platessa* and *Limanda limanda* (Teleostei: Pleuronectiformes) // J. Fish Biol. V. 49. № 3. P. 390–401.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb00036.x>
- Bergert B. A., Wainwright P. C. 1997. Morphology and kinematics of prey capture in the syngnathid fishes *Hippocampus erectus* and *Syngnathus floridae* // Mar. Biol. V. 127. № 4. P. 563–570.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s002270050046>
- Bertelsen E., Struhsaker P. J. 1977. The ceratioid fishes of the genus *Thaumatichthys*: osteology, relationships, distribution and biology // Galathea Rep. V. 14. P. 7–40.
- Bertelsen E., Pietsch W. T., Lavenberg R. J. 1981. Ceratioid anglerfishes of the family Gigantactinidae: morphology, systematics and distribution // Contrib. Sci. V. 332. P. 1–74.
<https://doi.org/https://doi.org/10.5962/p.241266>
- Birindelli J. L. O. 2014. Phylogenetic relationships of the South American *Doradoidea* (Ostariophysi: Siluriformes) // Neotrop. Ichthyol. V. 12. № 3. P. 451–564.
<https://doi.org/10.1590/1982-0224-20120027>
- Bishai R. M. 1967. Cranial muscles of *Mormyrus caschive* (L.) // Anat. Anz. V. 121. № 1. P. 12–25.
- Branch G. M. 1966. Contributions to the Functional Morphology of Fishes. Pt. III. The feeding mechanism of *Syngnathus acus* Linnaeus // Zool. Afr. V. 2. № 1. P. 69–89.
<https://doi.org/10.1080/00445096.1966.11447334>
- Breder C. M., Jr. 1924. Respiration as a factor in locomotion of fishes // Am. Nat. V. 58. № 655. P. 145–155.
<https://doi.org/10.1086/279966>
- Britz R. 1996. Ontogeny of the ethmoidal region and hyopalatine arch in *Macragnathus pancalus* (Percomorpha, Mastacembeloidei), with critical remarks on Mastacembeloid inter- and intrarelationships // Am. Mus. Novit. № 3181. 18 p.
- Britz R., Kottelat M. 2003. Descriptive osteology of the family *Chaudhuriidae* (Teleostei, Synbranchiformes,

- Mastacembeloidei), with a discussion of its relationships // *Ibid.* № 3418. 62 p.
[https://doi.org/10.1206/0003-0082\(2003\)418<0001:DOOTFC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0082(2003)418<0001:DOOTFC>2.0.CO;2)
- Brown C. E., Muir B. S. 1970. Analysis of ram ventilation of fish gills with application to skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 27. № 9. P. 1637–1652.
<https://doi.org/10.1139/f70-184>
- Datovo A., Castro R. M. C. 2012. Anatomy and evolution of the mandibular, hyopalatine, and opercular muscles in characiform fishes (Teleostei: Ostariophysi) // *Zoology*. V. 115. № 2. P. 84–116.
<https://doi.org/10.1016/j.zool.2011.09.008>
- Datovo A., Rizzato P. P. 2018. Evolution of the facial musculature in basal ray-finned fishes // *Front. Zool.* V. 15. Article 40.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1186/s12983-018-0285-6>
- Davenport J., Matin A. K. M. A. 1990. Terrestrial locomotion in the climbing perch, *Anabas testudineus* (Bloch) (Anabantidea, Pisces) // *J. Fish Biol.* V. 37. № 1. P. 175–184.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05938.x>
- Davis J. C., Randall D. J. 1973. Gill irrigation and pressure relationships in rainbow trout, *Salmo gairdneri* // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 30. № 1. P. 99–104.
<https://doi.org/10.1139/f73-013>
- De Meyer J., Goethals T., Van Wassenberg S. et al. 2018. Dimorphism throughout the European eel's life cycle: are ontogenetic changes in head shape related to dietary differences? // *J. Anat.* V. 233. № 3. P. 289–301.
<https://doi.org/10.1111/joa.12836>
- De Santana C. D., Vari R. P. 2009. The South American electric fish genus *Platyrosteronarchus* (Gymnotiformes: Apterodontidae) // *Copeia*. V. 2009. № 2. P. 233–244.
<https://doi.org/10.1643/CI-08-082>
- De Schepper N., Adriaens D., De Kegel B. 2005. *Moringua edwardsi* (Moringuidae: Anguilliformes): cranial specialization for head-first burrowing? // *J. Morphol.* V. 266. № 3. P. 356–368.
<https://doi.org/10.1002/jmor.10383>
- De Schepper N., van Wassenbergh S. V., Adriaens D. 2008. Morphology of the jaw system in trichiurids: trade-offs between mouth closing and biting performance // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 152. № 4. P. 717–736.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00348.x>
- Devaere S., Adriaens D., Verraes W., Teugels G. G. 2001. Cranial morphology of the anguilliform clariid *Channallabes apus* (Günther, 1873) (Teleostei: Siluriformes): are adaptations related to a powerful biting? // *J. Zool.* V. 255. № 2. P. 235–250.
<https://doi.org/10.1017/S0952836901001303>
- Diogo R. 2008. On the cephalic and pectoral girdle muscles of the deep sea fish *Alepocephalus rostratus*, with comments on the functional morphology and phylogenetic relationships of the Alepocephaloidei (Teleostei) // *Anim. Biol.* V. 58. № 1. P. 23–39.
<https://doi.org/10.1163/157075608X303636>
- Eagderi S. 2010. Structural diversity in the cranial musculoskeletal system in *Anguilliformes*: an evolutionary-morphological study: PhD Thesis. Ghent: Ghent Univ., 157 p.
- Eagderi S., Christiaens J., Boone M. et al. 2016. Functional morphology of the feeding apparatus in *Simenchelys parasitica* (Simenchelyinae: Synbranchidae), an alleged parasitic eel // *Copeia*. V. 104. № 2. P. 421–439.
<https://doi.org/10.1643/CI-15-329>
- Elshoud G. C. A. 1986. Fish and chips. Computer models and functional morphology of fishes: PhD Thesis. Leiden: Rijksuniv., 124 p.
- Elshoud-Oldenhove M. 1979. Prey-capture in the pikeperch *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) (Teleostei, Percidae): a structural and functional analysis // *Zoomorphologie*. V. 93. № 1. P. 1–32.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1007/BF02568672>
- Evans K. M., Bernt M. J., Kolmann M. A. et al. 2018. Why the long face? Static allometry in the sexually dimorphic phenotypes of Neotropical electric fishes // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 186. № 3. P. 633–649.
<https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zly076>
- Farina S. C., Bemis W. E. 2016. Functional morphology of gill ventilation of the goosefish, *Lophius americanus* (Lophiiformes: Lophiidae) // *Zoology*. V. 119. № 3. P. 207–215.
<https://doi.org/10.1016/j.zool.2016.01.006>
- Farina S. C., Near T. J., Bemis W. E. 2015. Evolution of the branchiostegal membrane and restricted gill openings in actinopterygian fishes // *J. Morphol.* V. 276. № 6. P. 681–694.
<https://doi.org/10.1002/jmor.20371>
- Ferry-Graham L. A., Wainwright, P. C., Hulsey C. D., Bellwood D. R. 2001. Evolution and mechanics of long jaws in butterflyfishes (Family Chaetodontidae) // *Ibid.* V. 248. № 2. P. 120–143.
<https://doi.org/10.1002/jmor.1024>
- Field J. G. 1966. Contributions to the functional morphology of fishes. Pt. II. The feeding mechanism of the angler-fish, *Lophius piscatorius* Linnaeus // *Zool. Afr.* V. 2. № 1. P. 45–67.
<https://doi.org/10.1080/00445096.1966.11447333>
- Fink W. L. 1985. Phylogenetic interrelationships of the stomiid fishes (Teleostei: Stomiiformes) // *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*. № 171. P. 1–127.
- Fink S. V., Fink W. L. 1981. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei) // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 72. № 4. P. 297–353.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1981.tb01575.x>
- Fink W. L., Weitzman S. H. 1982. Relationships of the stomiiform fishes (Teleostei), with a description of *Diplophos* // *Bull. Mus. Comp. Zool.* V. 150. № 2. P. 31–93.
- Fish F. E. 1987. Kinematics and power output of jet propulsion by the frogfish genus *Antennarius* (Lophiiformes: Antennariidae) // *Copeia*. V. 1987. № 4. P. 1046–1048.
<https://doi.org/10.2307/1445573>

- Fricke R., Eschmeyer W. N., van der Laan R. (Eds.). 2023. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 05/2023).
- Gabriel M. L. 1940. The inflation mechanism of *Sphoeroides maculatus* // Biol. Bull. V. 79. Program and abstracts of scientific papers: presented at the marine biological laboratory, summer of 1940. P. 372. <https://doi.org/10.1086/BBLv79n2p340>
- Geerinckx T., Adriaens D. 2006. The erectile cheek-spine apparatus in the bristlenose catfish *Ancistrus* (Loricariidae, Siluriformes), and its relation to the formation of a secondary skull roof // Zoology. V. 109. № 4. P. 287–299. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2006.04.001>
- Geerinckx T., Brunain M., Herrel A. et al. 2007. A head with a suckermouth: a functional-morphological study of the head of the suckermouth armoured catfish *Ancistrus* cf. *triradiatus* (Loricariidae, Siluriformes) // Belg. J. Zool. V. 137. № 1. P. 47–66.
- Ghasemzadeh J. 2016. Musculoskeletal anatomy of the flathead grey mullet *Mugil cephalus* // Biology, ecology and culture of grey mullet (Mugilidae). Boca Raton: CRC Press; Taylor and Francis Group. P. 128–164. <https://doi.org/10.1201/b19927-11>
- Gosline W. A. 1951. The osteology and classification of the ophichthid eels of the Hawaiian Islands // Pac. Sci. V. 5. № 4. P. 298–320.
- Gosline W. A. 1971. Functional morphology and classification of teleostean fishes. Honolulu: Univ. Press Hawaii, 208 p.
- Gosline W. A. 1973. Considerations regarding the phylogeny of cypriniform fishes, with special reference to structures associated with feeding // Copeia. V. 1973. № 4. P. 761–776. <https://doi.org/10.2307/1443076>
- Gosline W. A. 1983. The relationships of the Mastacembelid and Synbranchid fishes // Jpn. J. Ichthyol. V. 29. № 4. P. 323–328. <https://doi.org/10.11369/jji1950.29.323>
- Gosline W. A. 1984. Structure, function, and ecology in the goatfishes (Family Mullidae) // Pac. Sci. V. 38. № 4. P. 312–323.
- Gosline W. A. 1989. Movable head armature in higher teleostean fishes // Environ. Biol. Fish. V. 24. № 1. P. 75–79. <https://doi.org/10.1007/BF00001612>
- Grande T., Poyato-Ariza F. J. 2010. Reassessment and comparative morphology of the gonorynchiform head skeleton // Gonorynchiformes and Ostariophysan relationships. A comprehensive review. Enfield: Sci. Publ. P. 1–39. <https://doi.org/10.1201/b10194-1>
- Greenfield D. W., Winterbottom R., Collette B. B. 2008. Review of the toadfish genera (Teleostei: Batrachoididae) // Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. 4. V. 59. № 15. P. 665–710.
- Gregory W. K. 1933. Fish skulls. A study of the evolution of natural mechanisms // Trans. Am. Phil. Soc. V. 23. № 2. P. i–vii + 75–481. <https://doi.org/10.2307/3231917>
- Gregory W. K., Raven H. C. 1934. Notes on the anatomy and relationships of the ocean sunfish (*Mola mola*) // Copeia. V. 1934. № 4. P. 145–151. <https://doi.org/10.2307/1435841>
- Günther K., Deckert K. 1953. Morphologisch-anatomische und vergleichend ökologische Untersuchungen über die Leistungen des Viszeralapparates bei Tiefseefischen der Gattung *Cyclothone* (Teleostei, Isospondyli) // Zool. Morph. U. Ökol. Tiere. V. 42. № 1. P. 1–66. <https://doi.org/10.1007/BF00408123>
- Harold A. S. 1998. Phylogenetic relationships of the Gonostomatidae (Teleostei: Stomiiformes) // Bull. Mar. Sci. V. 62. № 3. P. 715–741.
- Hilton E. J., Fernandes C. C., Sullivan J. P. et al. 2007. Redescription of *Orthosternarchus tamandua* (Boulenger, 1898) (Gymnotiformes, Apterontidae), with reviews of its ecology, electric organ discharges, external morphology, osteology, and phylogenetic affinities // Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. V. 156. № 1. P. 1–25. [https://doi.org/10.1635/0097-3157\(2007\)156\[1:ROOTBG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1635/0097-3157(2007)156[1:ROOTBG]2.0.CO;2)
- Hilton E. J., Fernandes C. C. 2017. Identity of “*Apterontus*” *bonapartii* (Castelnau, 1855), a sexually dimorphic South American knifefish from the Amazon, with notes on its cranial osteology and on the taxonomic status of “*Apterontus*” *apurensis* Fernandez-Yepe, 1968 (Gymnotiformes, Apterontidae) // Ibid. V. 165. № 1. P. 91–103. <https://doi.org/10.1635/053.165.0109>
- Holeton G. F., Jones D. R. 1975. Water flow dynamics in the respiratory tract of the carp (*Cyprinus carpio* L.) // J. Exp. Biol. V. 63. № 3. P. 537–549. <https://doi.org/10.1242/jeb.63.3.537>
- Howes G. J. 1976. The cranial musculature and taxonomy of characoid fishes of the tribes Cynodontini and Characini // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. V. 29. № 4. P. 203–245. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.6923>
- Howes G. J. 1983. The cranial muscles of the loricarioid catfishes, their homologies and value as taxonomic characters (Teleostei: Siluroidei) // Ibid. V. 45. № 6. P. 309–345. <https://doi.org/10.5962/BHL.PART.28003>
- Howes G. J. 1985. Cranial muscles of gonorynchiform fishes, with comments on generic relationships // Ibid. V. 49. № 2. P. 273–303.
- Howes G. J. 1992. Notes on the anatomy and classification of ophidiiform fishes with particular reference to the abyssal genus *Acanthonus* Gunther, 1878 // Ibid. V. 58. № 2. P. 95–131.
- Hughes G. M. 1960. A comparative study of gill ventilation in marine teleosts // J. Exp. Biol. V. 37. № 1. P. 28–45. <https://doi.org/10.1242/jeb.37.1.28>
- Hughes G. M., Shelton G. 1958. The mechanism of gill ventilation in three freshwater teleosts // Ibid. V. 35. № 4. P. 807–823. <https://doi.org/10.1242/jeb.35.4.807>

- Ishida M.* 1994. Phylogeny of the suborder Scorpaenoidei (Pisces: Scorpaeniformes) // *Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.* № 27. P. 1–112.
- Kimmel C. B., Small C. M., Knope M. L.* 2017. A rich diversity of opercle bone shape among teleost fishes // *PLoS One*. V. 12. № 12. Article e0188888. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188888>
- Kindred J. E.* 1921. The chondrocranium of *Syngnathus fuscus* // *J. Morphol.* V. 35. № 2. P. 424–456. <https://doi.org/10.1002/jmor.1050350205>
- Konow N., Bellwood D. R.* 2005. Prey-capture in *Pomacanthus semicirculatus* (Teleostei, Pomacanthidae): functional implications of intramandibular joints in marine angelfishes // *J. Exp. Biol.* V. 208. № 8. P. 1421–1433. <https://doi.org/10.1242/jeb.015552>
- Konstantinidis P., Johnson G. D.* 2016. Osteology of the teleost fishes of the genus *Gigantura* (Brauer, 1901), Teleostei: Aulopiformes // *Zool. J. Linn. Soc. T.* 179. № 2. C. 338–353. <https://doi.org/10.1111/zoj.12469>
- Kummer B.* 1959. Bauprinzipien des Saugerskeletes. Stuttgart: Georg Thieme, 235 p.
- Lauder G. V. Jr.* 1979. Feeding mechanics in primitive teleosts and in the halecomorph fish *Amia calva* // *J. Zool.* V. 187. № 4. P. 543–578. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1979.tb03386.x>
- Lauder G. V.* 1980a. Hydrodynamics of prey capture by teleost fishes // *Biofluid Mechanics*. V. 2. Boston: Springer. P. 161–181. https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-1-4757-4610-5_9
- Lauder G. V.* 1980b. The suction feeding mechanism in sunfishes (*Lepomis*): an experimental analysis // *J. Exp. Biol.* V. 88. № 1. P. 49–72. <https://doi.org/10.1242/jeb.88.1.49>
- Lauder G. V.* 1983. Functional design and evolution of the pharyngeal jaw apparatus in euteleostean fishes // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 77. № 1. P. 1–38. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1983.tb01719.x>
- Lauder G. V., Liem K. F.* 1980. The feeding mechanism and cephalic myology of *Salvelinus fontinalis*: form, function, and evolutionary significance // *Charrs: salmonids of the genus Salvelinus*. Leiden: Junk Publ. P. 365–390.
- Leysen H., Jouk P., Brunain M. et al.* 2010. Cranial architecture of tube-snouted Gasterosteiformes (*Syngnathus rostellatus* and *Hippocampus capensis*) // *J. Morphol.* V. 271. № 3. P. 255–270. <https://doi.org/10.1002/jmor.10795>
- Liem K. F.* 1967. A morphological study of *Luciocephalus pulcher*, with notes on gular elements in other recent teleosts // *Ibid.* V. 121. № 2. P. 103–134. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051210203>
- Liem K. F.* 1970. Comparative functional anatomy of the Nandidae (Pisces: Teleostei) // *Fieldiana Zool.* V. 56. 166 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.3081>
- Liem K. F.* 1984. The muscular basis of aquatic and aerial ventilation in the air-breathing teleost fish *Channa* // *J. Exp. Biol.* V. 113. № 1. P. 1–18. <https://doi.org/10.1242/jeb.113.1.1>
- Liem K. F.* 1987. Functional design of the air ventilation apparatus and overland excursions by teleosts // *Fieldiana Zool.* V. 37. 29 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.2823>
- Liem K. F., Osse J. W. M.* 1975. Biological versatility, evolution and food resource exploitation in African cichlid fishes // *Am. Zool.* V. 15. № 2. P. 427–454. <https://doi.org/10.1093/icb/15.2.427>
- Lundberg J. G., Fernandes C. C., Albert J. S., Garcia M.* 1996. *Magosternarchus*, a new genus with two new species of electric fishes (Gymnotiformes: Apterontidae) from the Amazon River basin, South America // *Copeia*. V. 1996. № 3. P. 657–670. <https://doi.org/10.2307/1447530>
- MacDonald I.* 2015. Burial mechanics of the pacific sandfish: the role of the ventilatory pump and physical constraints on the behavior: M. Sci. Thesis. Flagstaff: North. Arizona Univ., 49 p.
- Markle D. F.* 1980. A new species and a review of the deep-sea fish genus *Asquamiceps* (Salmoniformes: Alepocephalidae) // *Bull. Mar. Sci.* V. 30. № 1. P. 45–53.
- Marrero C., Winemiller K. O.* 1993. Tube-snouted gymnotiform and mormyroid fishes: convergence of a specialized foraging mode in teleosts // *Environ. Biol. Fish.* V. 38. № 4. P. 299–309. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/BF00007523>
- Matsuoka M.* 1997. Osteological development in the Japanese sardine, *Sardinops melanostictus* // *Ichthyol. Res.* V. 44. № 2–3. P. 275–295. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/BF02678707>
- McAllister D. E.* 1968. The evolution of branchiostegals and associated opercular, gular and hyoid bones and the classification of teleostome fishes, living and fossil // *Bull. Natl. Mus. Can.* V. 221. 239 p.
- McLellan T.* 1976. Functional anatomy of the Macrouridae (Teleostei, Gadiformes): PhD Thesis. Cambridge: MIT, 305 p.
- Mirande J. M.* 2010. Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy // *Neotrop. Ichthyol.* V. 8. № 3. P. 385–568. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252010000300001>
- Muller M.* 1989. A quantitative theory of expected volume changes of the mouth during feeding in teleost fishes // *J. Zool.* V. 217. № 4. P. 639–661. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1989.tb02515.x>
- Nelson E. M.* 1949. The swim bladder and Weberian apparatus of *Rhaphiodon vulpinus* Agassiz, with notes on some additional morphological features // *J. Morphol.* V. 84. № 3. P. 495–523. <https://doi.org/10.1002/jmor.1050840306>
- Nelson G. J.* 1970. The hyobranchial apparatus of teleostean fishes of the families Engraulidae and Chirocentridae // *Am. Mus. Novit.* № 2410. P. 1–30.

- Nelson J. S., Grande T. C., Wilson M. V. H. 2016. Fishes of the World. Hoboken: John Wiley and Sons, 752 p. <https://doi.org/10.1002/9781119174844>
- Norden C. R. 1961. Comparative osteology of representative salmonid fishes with particular reference to the grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny // J. Fish. Res. Board Can. V. 18. № 5. P. 679–791. <https://doi.org/10.1139/f61-052>
- Odani K., Imamura H. 2011. New phylogenetic proposal for the family Leptoscopidae (Perciformes: Trachinoidei) // Bull. Fish. Sci. Hokkaido Univ. V. 62. № 2/3. P. 49–63.
- Osse J. W. M. 1969. Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis* L.): an electromyographic study // Neth. J. Zool. V. 19. № 3. P. 289–392. <https://doi.org/10.1163/002829669X00134>
- Parmentier E., Chardon M., Poulicek M. et al. 1998. Morphology of the buccal apparatus and related structures in four species of Carapidae // Aust. J. Zool. V. 46. № 4. P. 391–404. <https://doi.org/10.1071/ZO97035>
- Parmentier E., Castro-Aguirre J. L., Vandewalle P. 2000. Morphological comparison of the buccal apparatus in two bivalve commensal Teleostei, *Encheliophis dubius* and *Onuxodon fowleri* (Ophidiiformes, Carapidae) // Zoomorphologie. V. 120. № 1. P. 29–37. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s004359900020>
- Parmentier E., Kéver L., Boyle K., Corbisier Y.-E. et al. 2013. Sound production mechanism in *Gobius paganellus* (Gobiidae) // J. Exp. Biol. V. 216. № 17. P. 3189–3199. <https://doi.org/10.1242/jeb.087205>
- Pietsch T. W. 1972. A review of the monotypic deep-sea anglerfish family Centrophrynidae: taxonomy, distribution and osteology // Copeia. V. 1972. № 1. P. 17–47. <https://doi.org/10.2307/1442779>
- Pietsch T. W. 1978a. Evolutionary relationships of the sea moths (Teleostei: Pegasidae) with a classification of gasterosteiform families // Ibid. V. 1978. № 3. P. 517–529. <https://doi.org/10.2307/1443620>
- Pietsch T. W. 1978b. The feeding mechanism of *Stylophorus chordatus* (Teleostei: Lampridiformes): functional and ecological implications // Ibid. V. 1978. № 2. P. 255–262. <https://doi.org/10.2307/1443560>
- Pietsch T. W. 1981. The osteology and relationships of the anglerfish genus *Tetrabrachium* with comments on lophiiform classification // Fish. Bull. V. 79. № 3. P. 387–419.
- Pietsch T. W. 1989. Phylogenetic relationships of trachinoid fishes of the family Uranoscopidae // Copeia. V. 1989. № 2. P. 253–303. <https://doi.org/10.2307/1445425>
- Pietsch T. W., Orr J. W. 2007. Phylogenetic relationships of deep-sea anglerfishes of the suborder Ceratioidei (Teleostei: Lophiiformes) based on morphology // Ibid. V. 2007. № 1. P. 1–34. [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2007\)7\[1: PRODAO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2007)7[1: PRODAO]2.0.CO;2)
- Ragland H. C., Fischer E. A. 1987. Internal fertilization and male parental care in the scalyhead sculpins, *Artedius harringtoni* // Ibid. V. 1987. № 4. P. 1059–1062. <https://doi.org/10.2307/1445578>
- Regan C. T. 1911. The anatomy and classification of the teleostean fishes of the order Iniomi // Ann. Mag. Nat. Hist. V. 7. № 37. P. 120–133. <https://doi.org/10.1080/00222931108692913>
- Regan C. T. 1924. The morphology of a rare oceanic fish, *Stylophorus chordatus*, Shaw; based on specimens collected in the Atlantic by the «Dana» expeditions 1920–1922 // Proc. R. Soc. London. B. V. 96. № 674. P. 193–207. <https://doi.org/10.1098/rspb.1924.0021>
- Ridewood W. G. 1904. On the cranial osteology of the fishes of the families Mormyridae, Notopteridae and Hyodontidae // Zool. J. Linn. Soc. V. 29. № 190. P. 188–217. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1904.tb00435.x>
- Rizzato P. P., Costa-Junior E. P. D., Trajano E., Bichuette M. E. 2011. *Trichomycterus dali*: a new highly troglomorphic catfish (Siluriformes: Trichomycteridae) from Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul State, Central Brazil // Neotrop. Ichthyol. V. 9. № 3. P. 477–491. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252011000300003>
- Rosen D. E., Patterson C. 1969. The structure and relationships of the paracanthopterygian fishes // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. V. 141. Article 3. P. 357–474.
- Sanford C. P. J. 2000. Salmonoid fish osteology and phylogeny (Teleostei: Salmonoidei) // Thes. Zool. V. 33. 264 p.
- Sasaki K., Tanaka Y., Takata Y. 2006. Cranial morphology of *Ateleopus japonicus* (Ateleopodidae: Ateleopodiformes), with a discussion on metamorphic mouth migration and lampridiform affinities // Ichthyol. Res. V. 53. № 3. P. 254–263. <https://doi.org/10.1007/s10228-006-0343-5>
- Schaefer S. A., Lauder G. V. 1986. Historical transformation of functional design: evolutionary morphology of feeding mechanisms in loricarioid catfishes // Syst. Biol. V. 35. № 4. P. 489–508. <https://doi.org/10.2307/2413111>
- Schaefer S. A., Provenzano F. 2008. The Lithogeninae (Siluriformes, Loricariidae): anatomy, interrelationships, and description of a new species // Am. Mus. Novit. № 3637. 49 p. <https://doi.org/10.1206/625.1>
- Semler D. E. 1971. Some aspects of adaptation in a polymorphism for breeding colours in the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) // J. Zool. V. 165. № 3. P. 291–302. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1971.tb02188.x>
- Sidlauskas B. L., Vari R. P. 2008. Phylogenetic relationships within the South American fish family Anostomidae (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes) // Zool. J. Linn. Soc. V. 154. № 1. P. 70–210. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00407.x>

- Siomava N., Diogo R.* 2018. Comparative anatomy of zebrafish paired and median fin muscles: basis for functional, developmental, and macroevolutionary studies // *J. Anat.* V. 232. № 2. P. 186–199. <https://doi.org/10.1111/joa.12728>
- Smith D. G.* 1989. Family Muraenesocidae // *Orders Anguilliformes and Saccopharyngiformes*. Pt. 9. V. 1. New Haven: Yale Univ. Press. P. 432–440. <https://doi.org/10.2307/j.ctvbc0dm.16>
- Starks E. C.* 1904. The osteology of some berycoid fishes // *Proc. US Natl. Mus.* V. 27. № 1366. P. 601–619. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.27-1366.601>
- Strahan R.* 1962. Variation on *Eptatretus burgeri* (family Myxinidae), with a further description of the species // *Copeia*. V. 1962. № 4. P. 801–807. <https://doi.org/10.2307/1440682>
- Sulak K. J.* 1977. The systematics and biology of *Bathypterois* (Pisces, Chlorophthalmidae) with a revised classification of benthic myctophiform fishes // *Galathea Rep.* V. 14. P. 49–108.
- Tchernavin V. V.* 1947. Six specimens of *Lyomeri* in the British Museum (with notes on the skeleton of *Lyomeri*) // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 41. № 279. P. 287–350. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1940.tb02078.x>
- Travers R. A.* 1984. A review of the Mastacembeloidei, a suborder of synbranchiform teleost fishes. Pt. 1. Anatomical descriptions // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool.* V. 46. № 1. P. 1–133.
- Turingan R. G.* 1994. Ecomorphological relationships among Caribbean tetraodontiform fishes // *J. Zool.* V. 233. № 3. P. 493–521. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1994.tb05279.x>
- Turingan R. G., Wainwright P. C.* 1993. Morphological and functional bases of durophagy in the queen triggerfish, *Balistes vetula* (Pisces, Tetraodontiformes) // *J. Morphol.* V. 215. № 2. P. 101–118. <https://doi.org/10.1002/jmor.1052150202>
- Tyler J. C.* 1980. Osteology, phylogeny, and higher classification of the fishes of the order Plectognathi (Tetraodontiformes) // *NOAA Techn. Rep. NMFS Circ.* 434. 422 p.
- Van Roon J. M., ter Pelkwijk J. J.* 1939. Mechanism of the jaw and body muscles of *Orthragoriscus mola* L. // *Zool. Meded.* V. 22. № 2. P. 65–75.
- Vilasri V.* 2013. Comparative anatomy and phylogenetic systematics of the family Uranoscopidae (Actinopterygii: Perciformes) // *Mem. Fac. Fish. Sci. Hokkaido Univ.* V. 55. № 1–2. P. 1–106.
- Wainwright P. C., Turingan R. G.* 1997. Evolution of pufferfish inflation behavior // *Evolution*. V. 51. № 2. P. 506–518. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb02438.x>
- Wainwright P. C., Turingan R. G., Brainerd E. L.* 1995. Functional morphology of pufferfish inflation: mechanism of the buccal pump // *Copeia*. V. 1995. № 3. P. 614–625. <https://doi.org/10.2307/1446758>
- Westneat M. W.* 2004. Evolution of levers and linkages in the feeding mechanisms of fishes // *Integr. Comp. Biol.* V. 44. № 5. P. 378–389. <https://doi.org/10.1093/icb/44.5.378>
- Westneat M. W.* 2006. Skull biomechanics and suction feeding in fishes // *Fish. Physiol.* V. 23. P. 29–75. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(05\)23002-9](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(05)23002-9)
- Winterbottom R.* 1973. A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei // *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* V. 125. P. 225–317.
- Winterbottom R.* 1974. The familial phylogeny of the Tetraodontiformes (Acanthopterygii: Pisces) as evidenced by their comparative myology // *Smiths. Contrib. Zool.* V. 155. 201 p. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.155>
- Zanata A. M., Vari R. P.* 2005. The family Alestidae (Ostariophysi, Characiformes): a phylogenetic analysis of a trans-Atlantic clade // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 145. № 1. P. 1–144. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2005.00183.x>