

РАЗНООБРАЗИЕ СПОСОБОВ ЗАХВАТА ПИЩИ КОСТИСТЫХ РЫБ (Teleostei) В СВЯЗИ С МОРФОЛОГИЕЙ ИХ ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА (Обзор)

© 2023 г. Е. С. Громова^а, *, В. В. Махотин^а

^аМосковский государственный университет, Москва, Россия

*e-mail: zhenya_s@inbox.ru

Поступила в редакцию 30.08.2022 г.

После доработки 07.10.2022 г.

Принята к публикации 24.10.2022 г.

Дан обзор особенностей способов начального захвата пищи — всасывания, укуса и броска у различных представителей костистых рыб на дефинитивной стадии развития с характеристикой признаков морфологии их аппарата питания. Описаны новые черты строения челюстного аппарата некоторых видов Teleostei, свидетельствующие о применении ими нескольких вариантов схватывания корма по-отдельности и одновременно во время поимки добычи.

Ключевые слова: костистые рыбы, способы захвата пищи, функциональная морфология, аппарат питания

DOI: 10.31857/S0320965223040113, **EDN:** RVTKUX

Трофическое разнообразие Teleostei поддерживается использованием определенного способа кормодобывания в связи с характерной анатомией аппарата питания (Wainwright et al., 2007). Процесс первичного контакта челюстей особи с пищей у костистых рыб обозначен авторами как изначальное схватывание (захват) добычи (Liem, Lauder, 1980; Lauder, 1980; 1983a; Konow, Sanford, 2008). В большинстве ихтиологических работ, которые содержат описание биомеханики питания вида, подразумевается именно эта операция (Westneat, 1995b; 2006; Wainwright, Shaw, 1999; Waltzek, Wainwright, 2003; Ferry-Graham et al., 2010).

Рыбы осуществляют начальное схватывание добычи разными методами — всасыванием, броском или укусом (Liem, 1980; Westneat, 1995b; Ferry-Graham, Lauder, 2001; Wainwright, Bellwood, 2002; Westneat, 2006). Каждый из этих трех способов связан с определенным строением и функциями аппарата питания животного (Alexander, 1969; Liem, 1980; Lauder, 1982; Wainwright, 1987, 1988; Westneat, 1990). После начального схватывания у некоторых форм Teleostei следует стадия обработки пищи во рту, после чего происходит глотание. Для достижения максимального успеха поимки жертвы (путем всасывания/укуса/броска) рыбе необходимо либо модифицировать поведение (кинематику) данного процесса (Lauder,

1981), либо изменить строение своего аппарата питания (Gibb, Ferry-Graham, 2005). Ряд видов используют оба варианта.

Морфологические черты особи играют ведущую роль в определении ее рациона, поскольку вариация в строении splanchnocranium лежит в основе изменений способности животного кормиться. Последняя имеет ведущее значение в формировании диеты (Wainwright, Richard, 1995). У ряда видов Teleostei изменение устройства челюстей в ходе онтогенеза — одна из причин смены способа кормодобывания в процессе индивидуального развития особи (Wainwright, Richard, 1995; Frederich et al., 2008). По данным некоторых авторов, морфологические свойства аппарата питания на 90% предсказывают способ кормления вида (Sonnenfeld et al., 2014). Специфика строения структур, вовлеченных в процесс схватывания добычи, создает физические ограничения. Эти ограничения влияют на такие функции висцерального аппарата как сила укуса, скорость движения челюстей, поток всасывания корма и др. (Wainwright, 1988; Norton, 1991; Turingan, 1994; Turingan et al., 1995). Таким образом, особенности морфологии обуславливают эффективность ловли добычи и тем самым могут определять способы использования пищевых ресурсов в окружающей среде обитания животного, в частности устанавливать роль хищников в формировании структуры сообщества рыб или косвенно влиять на биогеографическое распределение видов Teleostei (Westneat, 2006).

Сокращения: m. — мускул (musculus); pr. — отросток (processus).

В настоящее время отсутствуют обобщающие обзоры, в которых приводились бы сведения о характере особенностей основных трех способов начального схватывания добычи (всасывание, бросок и укус) у ряда видов Teleostei. В единичных обзорах (Ferry et al., 2015; Gidmark et al., 2019) содержится неполная информация. Большинство отдельных работ, посвященных аспектам вышеуказанных методов питания у определенных представителей данной группы рыб, выполнено при помощи: 1) различных вариантов моделирования аппарата питания (Muller et al., 1982; Westneat, 1990, 1991, 1994; Westneat, 1995a); 2) снятия электромиографии участвующих в этом процессе мышц (Osse, 1969; Liem, 1980; Wainwright et al., 1989; Wainwright, Turingan, 1996); 3) измерения давления в ротовой и оперкулярной полостях рыбы (Lauder, 1983b; Muller, Osse, 1984); 4) высокоскоростной видеосъемки кормящегося животного (Anker, 1978; Grobecker, Pietsch, 1979; Lauder, 1979; Lauder, Shaffer, 1993; Sanford, Wainwright, 2002); 5) исследования кинематики движений аппарата питания (Anker, 1974; Lauder, 1979; 1981; Wassenbergh et al., 2009); 6) техники визуализации потока воды, входящего в рот рыбы (Ferry-Graham, Lauder, 2001; Ferry-Graham et al., 2003); 7) сономикрометрии (Sanford, Wainwright, 2002); 8) анализа морфометрии элементов черепа, в частности нижней челюсти (Westneat, 2004; 2005) и т.д. Анатомирование аппарата питания является перспективным методом оценки особенностей способов кормодобывания представителей Teleostei (Kirchhoff, 1958; Osse, 1969; Westneat, 1995b).

Цель работы – суммировать имеющуюся информацию об особенностях и вариации трех основных способах начального захвата пищи Teleostei (всасывания, броска и укуса) – у большого числа видов группы; привести новые данные об устройстве splanchnocranium, демонстрирующие способность представителей определенных таксонов использовать различные методы питания.

СПОСОБЫ НАЧАЛЬНОГО ЗАХВАТА ПИЩИ TELEOSTEI

Всасывание

Всасывание (движение добычи в сторону охотника) – наиболее распространенный (Alexander, 1967, 1969; Liem, 1980; Lauder, 1983c; Muller, Osse, 1984; Lauder, 1985a; Westneat, 2006) и изученный способ добывания пищи (Lauder, 1985b; Norton, Brainerd, 1993; Bergert, Wainwright, 1997; Day et al., 2015) у Teleostei. Почти половина из >30000 их видов используют всасывание в качестве основного метода кормодобывания (Collar et al., 2014). Питание всасыванием представляет собой увеличенное движение дыхания рыбы (Adriaens, 2003), при котором добыча не испытывает прямого контакта с составляющими аппарата вторичных передних

челюстей (Barel, 1983). Всасывание – процесс расширения полостей головы животного для втягивания корма в рот вместе с небольшим количеством окружающей его воды (Lauder, 1985a). Некоторые авторы придерживаются мнения, что в процессе эволюции Teleostei развитие всасывания добычи предшествовало появлению укуса (Muller, Osse, 1984).

Виды Teleostei, использующие всасывание, в основном, питаются ускользящей добычей в толще водяного столба (Wainwright, 1999; Westneat, 2006). Различные авторы (Osse, 1969; Lauder, 1979, 1980; Gibb, 1995) выделяют несколько этапов всасывания: 1) подготовительную фазу (пространство полости головы рыбы сжато); 2) фазу расширения; 3) фазу сжатия и 4) фазу восстановления (возврата). Характеристику этих фаз также можно встретить в описаниях поведения броска и укуса (Alfaro et al., 2001; Grubich et al., 2008; Konow et al., 2013). Как правило, в процессе захвата пищи всасыванием у особи имеют место опускание гиоида вниз, поднятие neurocranium вверх, абдукция челюстей, суспензориумов и жаберных крышек. Движение элементов черепа животного во время всасывания происходит быстро – в пределах интервала в 10–100 мл/с для рыб размером <50 см (Muller, Osse, 1984; Janovetz, 2002; Day et al., 2015). Наиболее скоростные всасыватели – представители игловых Syngnathidae и бекасовых Macroramphosidae: их начальное схватывание совершается в пределах 5 мл/с (Bergert, Wainwright, 1997; Flammang et al., 2009; Longo et al., 2018). Мгновенное всасывание также используют клоуновые удильщики Antennariidae: 10–15 мл/с (Grobecker, Pietsch, 1979; Janovetz, 2002). Питч (Pietsch, 1978) приводит данные, что палочкохвост *Stylephorus chordatus*, демонстрирующий значительную мощность всасывания, способен затягивать в свою ротовую полость корм, находящийся от него на дистанции >1/2 длины головы рыбы.

Морфологические адаптации особи, захватывающей пищу при помощи всасывания, могут включать: 1) крупную жаберную крышку (Liem, 1993; Ghasemzadeh, 2016; Hilton, Fernandes, 2017); 2) закругленные губы, которые обеспечивают свободный от турбулентности поток воды, входящей в рот рыбы; 3) отсутствие зубов (Motta, 1988; Gonzalez-Castro, Ghasemzadeh, 2016); 4) узкие, тонкие каудальные края operculum, оперкулярного и бранхиостегального клапанов, предупреждающие возникновение областей застоя воды (Muller, Osse, 1984; Vilasri, 2013); 5) малый диаметр округлого ротового отверстия (Alexander, 1967; Barel, 1983; Motta, 1988; Norton, 1991); 6) подвижный симфиз нижней челюсти (Vial, Ojeda, 1992); 7) силовые мускулы, открывающие рот (Sonnefeld et al., 2014); 8) сокращенный размер жаберных отверстий (Turingan, 1994; Farina, Bemis, 2016); 9) гипертрофию бранхиостегальных

лучей (Farina, Bemis, 2016). В ряде работ исследователи рассчитывали “индекс всасывания” путем сочетания количественной оценки строения мускулов (площади их поперечного сечения для определения силы их сокращения) с пространственным моделированием механизма аппарата питания (Muller, Osse, 1984; Lauder et al., 1986; Day et al., 2015).

Во время всасывания добычи у Teleostei происходит попеременное расширение и сжатие внутренних полостей черепа рыбы, при этом давление в них то возрастает, то падает (Norton, 1991; Norton, Brainerd, 1993; Konow, Ferry-Graham, 2013). Анатомические механизмы, ответственные за создание положительного и отрицательного давления в различных полостях головы животного, отличаются друг от друга (Wainwright, Turingan, 1996). К основным полостям головы, функционирование которых обеспечивает вышеуказанный способ потребления добычи, относятся ротовая и оперкулярная. Боковые стенки ротовой полости образуют суспензориумы, тогда как ее дно формирует аппарат гиоида (Drucker, Jensen, 1991). У некоторых видов со значительной степенью выдвигения максиллярного аппарата (Olney et al., 1993; Baldwin, Johnson, 1996) передним отделом ротовой полости выступает “полость вторичных передних челюстей” с соединительнотканными стенками, натянутыми на каркас костей maxillare, praemaxillare и нижней челюсти. При протракции вторичных передних челюстей это пространство может расширяться, прибавляя дополнительный объем к ротовой полости, а затем сжиматься (Liem, 1970; Motta, 1984; Van Leeuwen, Muller, 1984; Drucker, Jensen, 1991). Боковыми стенками оперкулярной полости служат жаберные крышки, позади располагается плечевой пояс, спереди эта полость ограничена от ротовой полости гиоидом и жаберными дугами (Ghasemzadeh, 2016). За счет такого структурного разделения давление в этих двух полостях может различаться (Lauder, 1983b). Движения гиоида будут оказывать влияние как на объем ротовой полости, так и оперкулярной. По мнению Фарина и Бемиса (Farina, Bemis, 2016), изменение пространства ротовой полости, в основном, обусловлено движениями передних вторичных челюстей, суспензориума и гиоида, тогда как вариации объема оперкулярной полости, главным образом, регулируются движениями костей жаберной крышки (operculum, suboperculum и interoperculum) и аппаратом брахиостегальных лучей.

Для создания и поддержания устойчивого потока воды в каудальном направлении, движение увеличения внутреннего пространства головы животного должно происходить спереди назад. Это движение часто называется “последовательностью rostroкаудального расширения” и наблюдается у всех питающихся при помощи вса-

сывания Teleostei (Lauder, 1985a; Carroll, Wainwright, 2003; Gibb, Ferry-Graham, 2005). При всасывании у генерализованных Teleostei увеличение ротовой полости создается за счет разницы градиента давления внутри нее по сравнению с внешней средой (Wainwright, 1999). Величина давления в ротовой полости увеличивается с ростом скорости кинематики движений элементов черепа (Sanford, Wainwright, 2002) и ограничена: 1) силовой способностью мускулов и 2) возможностью скелетных элементов черепа передавать эту силу (Alexander, 1969). При использовании данного способа захвата пищи составляющие splanchnocranium должны быть высоко скоординированы (связаны) друг с другом (Collar et al., 2014). Более значительное расширение ротового пространства будет давать увеличение скорости устремляющегося в него потока воды (Day et al., 2015). Следует отметить, что мощность всасывания, как правило, не прямой и сложной зависимостью связана с сокращением мускулов черепа рыбы. Усилие всасывания имеет многомерную природу, включающую несколько переменных, влияющих на этот процесс (Wainwright et al., 2007). Генерация мощности всасывания формируется, в основном, за счет активности *m. hypaxialis*, *m. sternohyoideus*, *m. levator arcus palatini* и *m. levator operculi* (Barel, 1983; Carroll, Wainwright, 2009; Wassenbergh et al., 2015).

Как правило, движения аппарата питания во время всасывания выполняются быстрее, с большей амплитудой и меньшей силой, чем при укусе (Vial, Ojeda, 1992). Для повышения успеха всасывания животному необходимо снизить объем затягиваемой в рот воды, не содержащей добычу, и уменьшить расстояние между охотником и жертвой (Muller, Osse, 1984; Day et al., 2005). Меньший размер ротового отверстия обеспечивает увеличение скорости входящего в рот потока воды, по сравнению с точно такой же системой, но с более крупным ротовым отверстием (Alexander, 1967). Для успешной поимки добычи путем всасывания поток воды, проникающий в рот рыбы, должен иметь большую скорость и быть очень коротким по продолжительности (Day et al., 2005; Bishop et al., 2008). Вследствие короткой продолжительности акта начального схватывания, высокой и быстрой активности вовлеченных в этот процесс мускулов, всасывание, по мнению Мюллера (Muller et al., 1982), относится к анаэробным процессам. Как только жертва проходит через ротовое отверстие, расширение ротовой полости вперед прекращается, поскольку животное фиксирует изменение параметров гидродинамики потока жидкости, втягиваемой через рот, вследствие присутствия в нем добычи. Причина тому — наличие большого количества механорецепторов на губах и усиках вокруг ротового отверстия у Teleostei (Aerts, 1990). Однако, некоторые авторы по-

лагают, что корм в процессе всасывания воспринимается рыбой как часть жидкости (Muller et al., 1982; Muller, Osse, 1984).

Разнообразие форм всасывания. Для некоторых таксонов Teleostei всасывание характеризуется определенными специализированными чертами. Так, к наиболее сильным всасывателям относятся виды, вытягивающие икру или личинок из ротовой полости у вынашивающих во рту потомство рыб, выполняя плотный контакт со своей жертвой “рот в рот” (паедофагия (по: Barel, 1980)). Увеличенный объем расширенной ротовой полости палочкохвоста *Stylephorus chordatus* в 38 раз превышает объем таковой в сжатом состоянии (Pietsch, 1978). В отличие от этого, Осс (Osse, 1969) сообщает, что в ходе акта схватывания добычи всасыванием обыкновенный окунь *Perca fluviatilis* способен увеличить объем ротовой полости только в 6 раз. По расчетам Питча (Pietsch, 1978), палочкохвост может генерировать отрицательное давление в своей ротовой полости, в 3 раза превышающее то, которое может создавать *Perca fluviatilis*. Американский хиломикт *Chilomycterus schoepfi* при расширении тела создает значительное положительное давление в ротовой полости (48 кПа), превышающее величины давления, развиваемого хищниками, захватывающих пищу при помощи всасывания, например, солнечного окуня *Lepomis* — 18.7 кПа (Wainwright et al., 1995). Использование присасывания для локомоции характерно для бычка-скалолаза Нополи *Sicyopterus stimpsoni* (Cullen et al., 2013) и многих кольчужных сомов Loricariidae (Adriaens, 2003; Geerinckx et al., 2007), обладающих ротовой присоской.

Особь, не имеющие выдвижного максиллярного аппарата, вынуждены втягивать в ходе кормодобывания порцию большого количества воды (т.е. всасывание большими порциями) (рис. 1) помимо целевого объекта охоты и используют высокообъемное всасывание на манер “водопроводной раковины”, как большинство генерализованных сомообразных Siluriformes. Главную мощность этого механизма формирует опускание хорошо развитого аппарата гиоида (Gosline, 1973; Bruton, 1996). “Объемное всасывание” также может быть характерно для видов со слабо выдвижным праemaxillare, в частности, для атлантической трески *Gadus morhua* (Osse, Muller, 1980). К высокообъемным мгновенным всасывателям, обладающими выдвижным аппаратом вторичных передних челюстей, относятся хищники-засадчики, такие как клоуновые удильщики Antennariidae (Wainwright, 1999), плоскоголовые Platycephalidae (Field, 1966), звездочетовые Uranoscopidae (Atz, 1952; Vilasri, 2013), рыба-камень *Synanceia verrucosa* (Grobecker, 1983) (рис. 1). Таким образом, сходный способ питания этих неродственных таксонов Teleostei

эволюционировал на разной анатомической основе (Gosline, 1996).

Другая разновидность всасывания — на манер “пипетки/груши” (более маленькими порциями) — характерна для карповых Cyprinidae (рис. 1). В данной модели маленькое отверстие аппарата вторичных передних челюстей (часто выдвижного) рыбы соответствует узкому носику, а быстро расширяющиеся ротовая и оперкулярная полости — объемистому основанию “груши”. Такой способ всасывания наиболее эффективен при питании мелкими, сравнительно малоподвижными объектами (Gosline, 1973). Его используют также формы с узким передним отделом ротовой полости — трубкорылы *Sternarchorhynchus* и *Platyrosternarchus* (Santana, Vari, 2009; 2010), рыбы-иглы Syngnathidae (Flammang et al., 2009), обыкновенная длиннорылая рыба-бабочка *Forcipiger longirostris* (Motta, 1988) (рис. 1).

Бросок

В основе способа питания путем броска лежит движение охотника с открытым ртом навстречу относительно малоподвижной добыче, находящейся в толще воды (Wainwright, 1999; Konow, Ferry-Graham, 2013). Цель броска, как и всасывания, — уменьшение дистанции между охотником и жертвой (Sanderson et al., 1994; Motta, 2004). Поведение броска включает быстрое передвижение всего корпуса рыбы (бросок тела) (Wainwright, 1999; Grubich et al., 2008; Habegger et al., 2011) и/или ее головы, как правило, челюстей (бросок челюстей) в направлении добычи (Pietsch, 1978; Longo et al., 2016). Размер кормового объекта должен быть меньше диаметра рта животного (Wainwright, Richard, 1995).

Часто бросок тела используют большеротые охотники, питающиеся крупной, ускользящей добычей (Nyberg, 1971; Norton, Brainerd, 1993; Nemeth, 1997), например, хищники-засадчики, выполняющие стремительное приближение к жертве, как обыкновенная щука *Esox lucius* (Day et al., 2015) (рис. 2), или быстроходные пелагические виды — индо-тихоокеанский тарпон *Megalops cyprioides* (Tran et al., 2010), барракуда *Sphyrnaea* (Porter, Motta, 2004; Grubich et al., 2008; Habegger et al., 2011), королевская макрель *Scomberomorus cavalla* (Ferguson, 2014), сарган *Strongylura notata* (Porter, Motta, 2004). Кроме того, бросок тела используют такие неизбежные микрофаги как сельди Clupeidae, анчоусы Engraulidae (Wainwright, 1999) (рис. 2) и циклотон *Cyclothone* (Gunther, Deckert, 1953). Малоротые виды Teleostei в основном принимают бросок челюстей.

В ходе добычи пищи бросок тела и/или челюстей особь часто совмещают с всасыванием, поэтому в ряде работ авторы сообщают о наличии шкалы из-

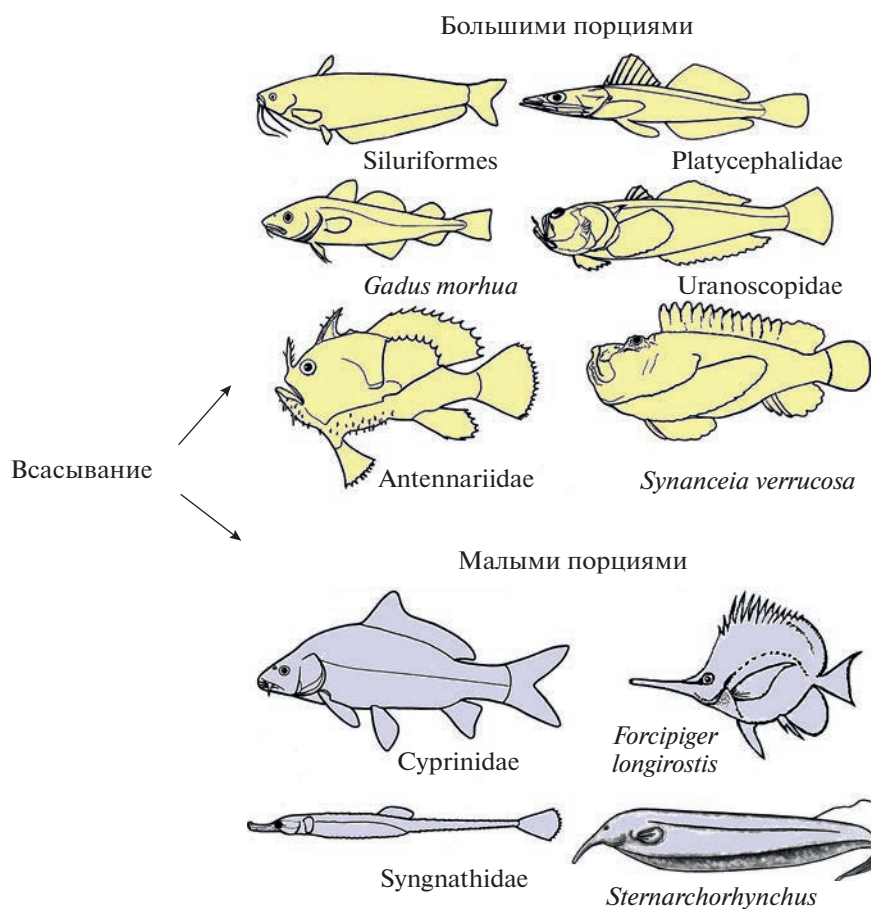


Рис. 1. Разновидности всасывания, используемые представителями Teleostei во время захвата добычи. По: (Nelson, 2006).

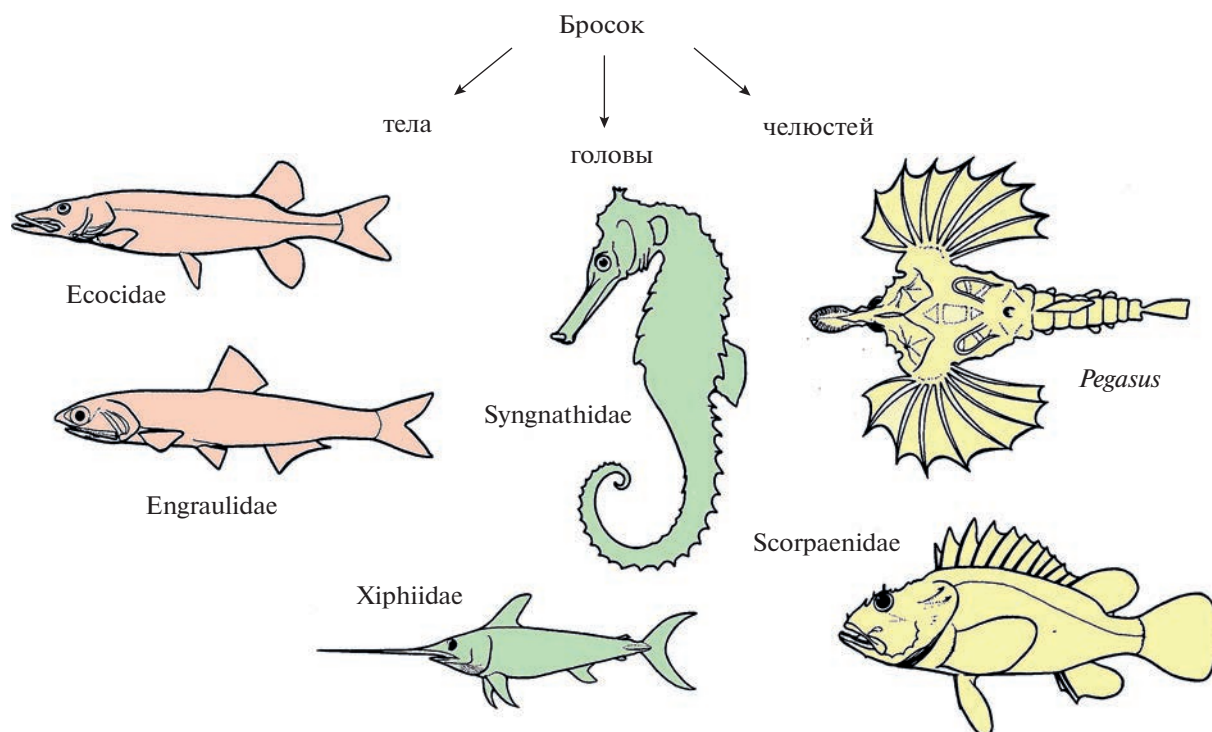


Рис. 2. Разновидности броска, для захвата добычи используемые представителями Teleostei. По: (Nelson, 2006).

менчивости (континуум) питания “броском-всасыванием” (Alexander, 1969; Norton, 1991; Norton, Brainerd, 1993; Wainwright, 1999; Tran et al., 2010). Облигатное применение броска или всасывания представляет собой две теоретические точки экстремумов; между ними присутствует непрерывный ряд промежуточных вариантов, совмещающих использование обоих способов кормодобывания (Wainwright, 1999). Имеются работы, в которых проводится оценка соотношения долей броска и всасывания в процессе питания рыбы (Norton, Brainerd 1993).

Бросок, как и всасывание, — быстрый способ начального схватывания корма (Wainwright, 1999), однако виды, характеризующиеся большей степенью всасывания, приближаются к добыче медленнее (Day et al., 2015). У Teleostei, применяющих бросок и/или всасывание, механические признаки *splanchnocranium* свидетельствуют о его адаптации к более быстрым движениям, нежели у представителей, использующих укусы (Barel, 1983; Wainwright, Richard, 1995). Эффективность питания броском увеличивается с ростом амплитуды высоты пасти (Huskey, Turingan, 2001). Механизмы, используемые Teleostei при открывании рта во время исполнения броска, отличаются меньшей сложностью, чем при всасывании (Day et al., 2015). У видов с несовершенным способом оперкулярного всасывания бросок челюстей/тела увеличивает скорость входящего в рот потока воды, повышая эффективность ловли подвижной, не прикрепленной живой жертвы (Turingan, Wainwright, 1993). Совмещение использования броска и всасывания не исключает присутствия подвижности внутри суспензориума, а также выдвижения нижней челюсти, как у некоторых видов рыб-бабочек Chaetodontidae (Konow, Ferry-Graham, 2013). Аппарат питания рыб, применяющих бросок, характеризуется неробустными передними челюстями и умеренной способностью висцеральных мышц к генерации силы (Sonnefeld et al., 2014). Большинство активных охотников, применяющих бросок тела, демонстрируют неплохое развитие мускулатуры *splanchnocranium* (Porter, Motta, 2004; Janovetz, 2005; Grubich et al., 2008; Ferguson, 2014). Однако этого нельзя сказать о некоторых неизбирательных микрофагах, использующих бросок тела для сбора планктона, например, о циклотоне *Cyclothone* (Gunther, Deckert, 1953) или атлантической сельди *Clupea harengus* (Kirchhoff, 1958). Как и у всасывателей, ротовая полость охотников, осуществляющих бросок, должна обладать способностью к быстрому расширению, однако величина давления внутри нее характеризуется меньшими значениями (Webb, 1984). При питании броском тела нет большой разницы давления внутри ротовой полости рыбы и во внешней среде. Рыбы, питающиеся броском тела, имеют невысокий суспензориум и ротовую

полость цилиндрической формы (Liem, 1993; Wainwright, Richard, 1995).

Многие авторы отмечают, что всасывание пищи у некоторых видов Teleostei происходит путем выдвижения их максиллярного аппарата, чье движение в действительности представляет собой бросок челюстей (рис. 2) (Pietsch, 1978; Lauder, Liem, 1981; Motta, 1984; Muller, 1989; Conkel, 1993; Konow, Ferry-Graham, 2013). Часть исследователей придерживается мнения, что выдвижение передних челюстей увеличивает эффективность питания броском тела, а не всасыванием (Schaeffer, Rosen, 1961; Alexander, 1967; Lauder, Liem, 1981; Westneat, Wainwright, 1989).

Таким образом, бросок челюстей у Teleostei уменьшает радиус всасывательной “трубки” ротового отверстия и увеличивает скорость потока воды, входящего в рот рыбы (“разгоняет” его), позволяя схватить добычу с большей скоростью (Motta, 1982; Van Leeuwen, 1984; Norton, Brainerd, 1993). Бросок дает возможность рыбе выполнить неожиданную атаку “из засады” (Bishop et al., 2008). При броске уменьшается объем воды, затягиваемой в рот вместе с кормовым объектом, повышая эффективность его поимки (Osse, Muller, 1980) и увеличивается сила всасывания, создаваемая ротовой и оперкулярной полостями (Alexander, 1967; Osse, 1969; Lauder, Liem, 1981). Особенности морфологии вторичной верхней челюсти, которые способствуют росту степени ее выдвижения, соответственно, вносят вклад в увеличение производительности броска челюстей (Adriaens, Verraes, 1994).

Разнообразие форм броска. Некоторые виды Teleostei демонстрируют оригинальное поведение при охоте броском. Стратегия питания большерота *Eurypharynx pelicanoides* — умеренно быстрое наплывание с широко открытым ртом на неподвижную или медленно плывущую в толще воды добычу. Эта разновидность схватывания корма, совмещающая использование броска тела с последующим укусом, получила название **заглатывание**, в ходе которого добыча поглощается вместе с большим количеством окружающей ее жидкости. При этом ротовая полость большерота может увеличиваться в объеме в несколько раз по сравнению с остальным телом рыбы (Nielsen et al., 1989; Eagderi, 2010).

Заглатывание при помощи обширных ротовой и оперкулярной полостей и широкой пасти используют сомообразные Siluriformes (Bruton, 1996). Так, сом галпер *Asterophysus batrachus* питается очень крупной рыбой размером сопоставимым с величиной его собственного тела, заглатывая ее целиком. В ходе этой формы поведения он использует прямой укус (Birindelli, 2014). Таким образом, заглатывание галпера отличается от заглатывания большерота, поскольку не включает поглощения больших объемов воды.

Разновидность **броска головой** применяют морские коньки и рыбы-иглы Syngnathidae, используя быстрое поднятие всего черепа (неугоспаниум) для поворота челюстей на близкое от добычи расстояние (Bergert, Wainwright, 1997; Flammang et al., 2009) (рис. 2). Уникальный способ питания рыб-игл Syngnathidae, совмещающий в себе быстрое поднятие рыла и всасывание добычи, получил название **“кормление поворотом головы”** (Ferry-Graham et al., 2001; Ferry-Graham, Wainwright, 2002; Wassenbergh et al., 2013). Бросок головы — длинного роострума — используют рыбы-мечи Xiphiidae (Habegger, 2014; Habegger et al., 2017) (рис. 2). **Совмещение броска тела и броска челюстей** характерно для некоторых рыб-бабочек Chaetodontidae (Ferry-Graham et al., 2001; Konow, Ferry-Graham, 2013) и красивого шукоглава *Luciocephalus pulcher* (Lauder, Liem, 1981). У некоторых бентосных хищников-засадчиков, таких как клоуновые удильщики Antennariidae, жабовидные Batrachoididae, скорпеновые Scorpaenidae (рис. 2) и бородавчатковые Synanceiidae, вклад броска челюстей в начальном схватывании добычи превышает значение в этом процессе расширения ротовой и оперкулярной полостей (Longo et al., 2016). Отдельные специализированные представители Teleostei при питании облигатно используют только бросок челюстей, как например, пегас *Pegasus* в связи с редукцией operculum, гиоида и жаберных лучей и наличием чрезвычайно сильно развитого выдвижного аппарата передних вторичных челюстей (рис. 2) (Pietsch, 1978).

Укус

Укус характеризуется преимущественным использованием в процессе ловли добычи аппарата передних челюстей, главным образом вторичных, который прикладывает значительную силу к объекту схватывания в ходе непосредственного контакта (Barel, 1983; Wainwright, 1999; Westneat, 2004; 2006). Данный способ захвата пищи используют некоторые Teleostei, которые перешли к питанию малоподвижной твердой добычей (Turingan, Wainwright, 1993; Turingan, 1994), как, например, иглобрюховидные Tetraodontoidea (Winterbottom, 1974) или зубатки *Anarhichas* (Барсуков, 1959; Bemis K.E., Bemis W.E., 2015). Укус используют хищники и паразиты (Parmentier et al., 1998). Применение данного способа питания позволяет им оперировать крупной добычей (Mehta, Wainwright, 2007). Ряд авторов для описания разновидностей укуса в ходе начального схватывания корма используют термин “манипуляция” (Liem, 1980; Vial, Ojeda, 1990; 1992; Wainwright, Turingan, 1993; Wainwright, Bellwood, 2002; Sonnefeld et al., 2014). Однако применение данного выражения создает путаницу понятий, поскольку часть исследователей описывают “манипуляцию” в каче-

стве процесса обработки добычи внутри ротовой полости (Grobecker, 1983; Porter, Motta, 2004).

Продолжительность схватывания жертвы укусом — более медленная, чем использование всасывания. Так, у мурен Muraenidae она ~500 мл/с (Mehta, Wainwright, 2007). Известно, что даже Teleostei, ловящие добычу высокоскоростным укусом, демонстрируют более долгое по времени изначальное схватывание, чем виды, всасывающие добычу (Porter, Motta, 2004; Mehta, Wainwright, 2007). Для использующих укус представителей Teleostei характерны более медленные движения челюстного аппарата (Alfaro et al., 2001; Konow, Bellwood, 2005) и более обширная амплитуда ротового отверстия по сравнению с всасывающими формами, которые обладают маленьким ртом и используют быстрые перемещения элементов черепа (Parmentier et al., 2000; Gibb et al., 2015). Моторная модель сокращения мышц во время выполнения укуса у многих видов Teleostei сильно отличается от таковой при всасывании добычи (Turingan, Wainwright, 1993; Wainwright, Turingan, 1993). Изменения касаются присутствия/отсутствия сокращения некоторых мышц (m. adductor mandibulae, m. levator operculi, m. sternohyoideus и др.) (Lauder, Liem, 1980; Sanford, Lauder, 1989) и продолжительности их работы, но не порядка начала их активности (Alfaro et al., 2001). В процессе питания Teleostei, использовавшие укус, демонстрировали: низкие уровни или отсутствие сокращения m. eraxialis и m. sternohyoideus, более позднее начало активности m. adductor mandibulae и меньшее перекрывание сокращения мышц (например, m. adductor mandibulae, m. levator operculi и m. sternohyoideus) в фазе расширения и в фазе сжатия начального схватывания добычи по сравнению с теми, которые использовали всасывание (Alfaro et al., 2001).

Teleostei, использующие укус в качестве основного способа кормодобывания, обладают широким спектром морфологического разнообразия различных элементов аппарата питания (Westneat, 2004; Grubich et al., 2008; Mehta, 2009; Collar et al., 2014). Считается, что у форм, применяющих укус, наблюдается ослабление функционального объединения компонентов черепа, в связи с чем формируется большая вариация анатомии висцерального аппарата нежели у всасывающих видов (Collar et al., 2014). Ряд представителей, использующих укус, имеют хорошо развитые зубы на вторичных передних челюстях — харациновые Characidae (Gosline, 1973), собачковые Blenniidae (Lindquist, Dillaman, 1986), воинственный батизавр *Bathysaurus ferox* (Konstantinidis, Johnson, 2016) и многие другие виды (Purcell, Bellwood, 1993; Eager, 2010). Форма зубов изменяется в зависимости от разновидности укуса, которую использует рыба (Lindquist, Dillaman, 1986). Часто кусающие виды имеют более широкую и короткую голову по

сравнению со всасывающими, как это наблюдается у цихлид Cichlidae (Barel, 1983; Tkint et al., 2012). Увеличение ширины их головы связано с необходимостью размещения на черепе крупного *m. adductor mandibulae* (Visser, Barel, 1996), разрастание которого в медиальном направлении ограничивает объем ротовой полости кусающих видов, сокращая их способность к всасыванию, что имеет место у угрей Anguilliformes (Eagderi, 2010) и клариевых сомов Clariidae (Devaere et al., 2006). Так, гипертрофия *m. adductor mandibulae* наблюдалась у европейского угря *Anguilla anguilla* (Meyer et al., 2018), конгера *Conger conger* (Eagderi, 2010), губана *Choerodon anchorago* (Gibb, Ferry-Graham, 2005), жемчужницы-охотника *Onuxodon fowleri* (Parmentier et al., 2000) и угревидного сома *Channallabes apus* (Devaere et al., 2001). Разрастание *m. adductor mandibulae*, присутствующее у утконосого угря *Hoplunnis punctata* и мурен Muraenidae, позволяет компенсировать недостаток силы укуса, создаваемого их длинной нижней челюстью (Eagderi, 2010). Сильная искривленность вниз *pars ethmo-vomeris neurocranium* у некоторых кусателей считается адаптацией для увеличения силы укуса (Otten, 1983; Bellwood, 1985). Высокий гребень *supraoccipitale* у таких рыб облегчает поднятие вверх черепной коробки (Frederich et al., 2008). У ряда кусающих видов отверстие рта неокруглое, вследствие чего гидродинамически невыгодно для всасывания (Muller, Osse, 1984). Увеличению эффективности укуса способствует отсутствие сильно выдвижного аппарата вторичных передних челюстей (Osse, 1985). Так, цихлиды Cichlidae, которые специализируются на кусании, демонстрируют сокращенное выдвижение *praemaxillare* во время укуса (Otten, 1983). Может наблюдаться фиксированный нижнечелюстной симфиз и отсутствие *m. intermandibularis*. Угол между *dentale* контрлатеральных сторон головы в области симфиза у кусающих Teleostei обычно превышает таковой у всасывающих (Barel, 1983). Часто виды Teleostei, использующие укус, имеют не слишком хорошо развитые жаберные лучи или их небольшое количество (Gosline, 1973). Узкая и/или маленькая жаберная крышка делает эффективное всасывание невозможным (Fink, 1985). Мюллер (Muller, 1987) и Вестнит (Westneat, 1990) выяснили, что гиоид у кусающих рыб часто движется медленнее, чем таковой у всасывающих. У некоторых форм присутствует сильная редукция нескольких значимых компонентов, осуществляющих всасывание: таких, как гиоид, *m. sternohyoideus*, жаберная крышка и плечевой пояс, в частности, у мурен *Muraena retifera* и *Echidna nebulosa*. В связи с наличием этих модификаций и потери способности опускать дно ротовой полости, полагают, что мурены не используют всасывание в процессе схватывания добычи (Mehta, Wainwright, 2007).

Таким образом, комплекс анатомических признаков кусающих форм способствует большему затратам энергии на всасывание, поэтому последний способ кормодобывания будет для них более затратным, чем у специализирующихся на всасывании видов. Соответственно, для использования захвата добычи при помощи всасывания кусающим формам требуется наличие силового аппарата расширения головы — с более крупными и робустными мускулами, чем у всасывающих форм. Поэтому, если определенные кусающие представители применяют всасывание, то эффективно могут затягивать в рот в основном добычу маленького размера (Barel, 1983).

Разнообразие форм укуса. В зависимости от строения *splanchnocranium* (в особенности нижней челюсти) Teleostei чаще всего обладают одним из трех основных вариантов укуса — схватывающим, традиционным (простым) или разгрызающим (дробящим) укусом (рис. 3).

Быстрый несилевой укус (**схватывание**) с большой амплитудой открытия рта демонстрирует саргановый *Belonesox belizanus* (Ferry-Graham et al., 2010), некоторые виды карповых Carapidae (Parmentier et al., 1998), рыбы-ящерицы Synodontinae, батитифлопс *Bathytrophops marionae* и батимикропс *Bathymicrops regis* (Sulak, 1977), определенные рыбы-жабы Batrachoididae (Gosline, 1996; Greenfield et al., 2008), стомия-боа *Stomias boa* (Schnell et al., 2008). Для всех этих форм характерен длинный разрез ротовой щели. Голова может быть сжата в сагиттальной (как у индоокеанского бомбиля *Harpadon nehereu* (Johnson et al., 1996)) или дорсовентральной плоскости (как у воинственного батизавра *Bathysaurus ferox* (Konstantinidis, Johnson, 2016)).

Традиционный (простой) укус демонстрируют губан *Choerodon anchorago* (Gibb, Ferry-Graham, 2005), жемчужница *Encheliophis gracilis* (Parmentier et al., 1998), черный граус *Graus nigra* (Vial, Ojeda, 1992), некоторые иглобрюхообразные Tetraodontiformes (Turingan, 1994), ножегелка *Magosternarchus* (Lundberg et al., 1996), мурены *Muraena retifera* и *Echidna nebulosa* (Mehta, Wainwright, 2007). Эта разновидность укуса наиболее распространена и полифункциональна в использовании различными видами Teleostei (Westneat, 2003; 2004). Данный укус характеризуется усредненными показателями по своей силе и скорости приведения *dentale*.

Разгрызающий, наиболее силовой укус характерен для многих иглобрюхообразных Tetraodontiformes (Turingan, 1994) и мурен-дурофагов, например, полосатой гимномурены *Gymnomuraena zebra* (Mehta, 2009), а также зубатки *Anarchichas* (Барсуков, 1959; Bemis К.Е., Bemis W.E., 2015). Эти формы имеют более массивные кости и мускулы, укрепленные соединения между костями

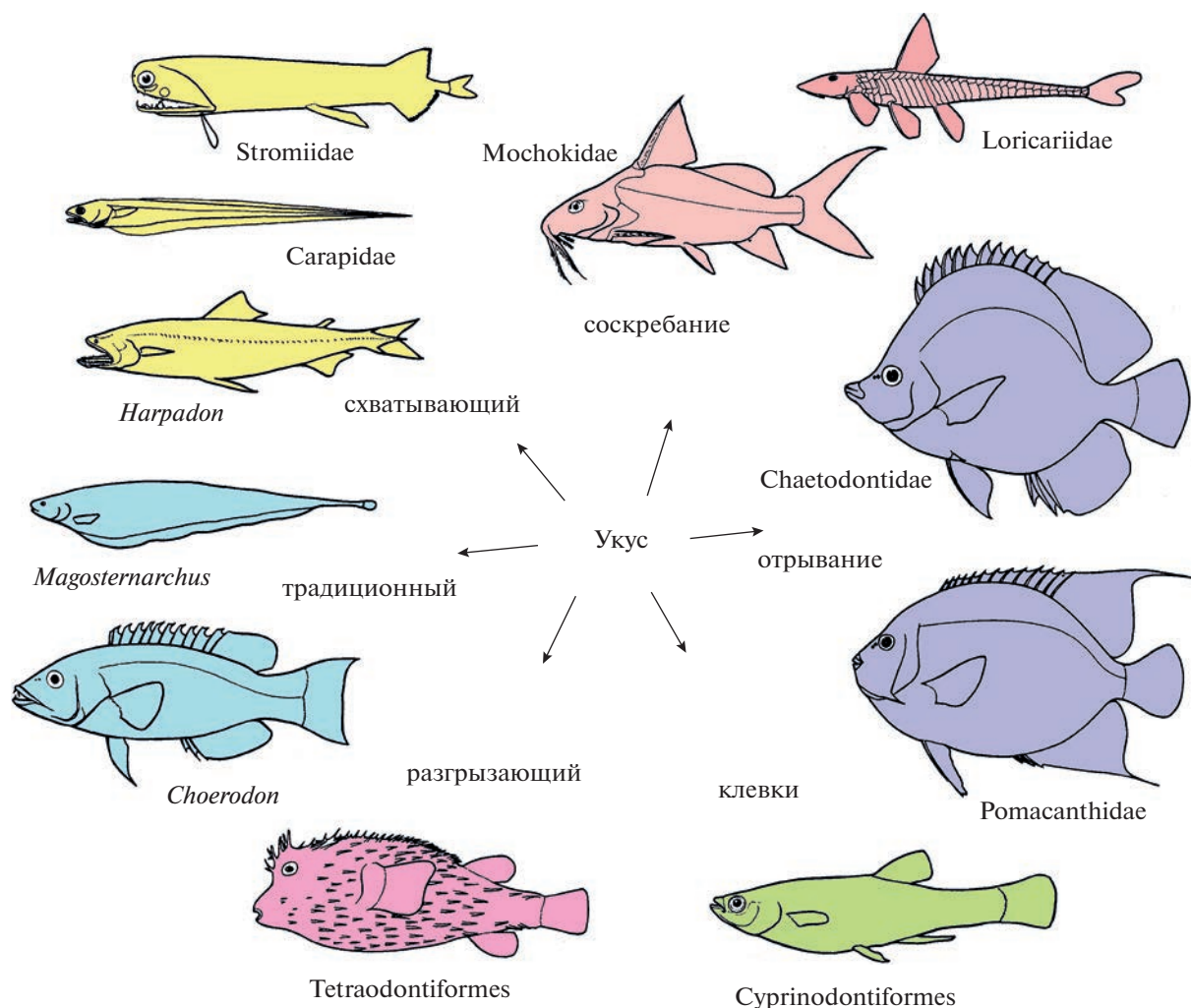


Рис. 3. Разновидности укуса при захвате добычи, применяемые представителями Teleostei. По: (Nelson, 2006).

черепу, в сравнении с "традиционными" кусающими видами (Westneat, 2004). Разгрызающий укус является самым силовым и медленным, в сравнении со схватывающим и традиционным укусами.

Вариация силы укуса, создаваемая разными отделами нижней челюсти, у некоторых видов Teleostei приводит к совмещению в рамках одного аппарата питания разных типов укуса. Так, при схватывании добычи рыбы-жабы *Batrachoididae* используют схватывающий укус ростральной частью аппарата вторичных передних челюстей, а затем обрабатывают ее разгрызающе-режущим укусом при помощи зубов-колев, сидящих на заднем конце нижней челюсти и подобных зубов на vomer и palatinum (Gosline, 1996).

Весьма распространенный вариант видоизменения типа укуса — это соскребание или скребление (Barel, 1983; Gibb et al., 2015) (рис. 3), которое используют для питания прикрепленным к суб-

страту кормом многие карпозубообразные *Cyprinodontiformes* (Hernandez et al., 2009), некоторые рыбы-бабочки *Chaetodontidae* (Konow, Ferry-Graham, 2013), бычок-скалолаз Нополи *Sicyopterus stimpsoni* (Cullen et al., 2013) или полосатый хирург *Ctenochaetus striatus* (Purcell, Bellwood, 1993). По данным Вассенберга и др. (Wassenbergh et al., 2009), у некоторых групп Teleostei соскребание независимо эволюционировало на основе всасывания — у лорикариеподобных *Loricarioidea* и перистоусых *Mochokidae* сомов.

Питание бентосной добычей может вызывать развитие разнообразных вариантов отрывания или удаления кусочков/фрагментов корма от субстрата (рис. 3) (Konow, Ferry-Graham, 2013). Такие формы Teleostei называются вырывающими (Motta, 1988). Так, некоторые рыбы-бабочки *Chaetodontidae* осуществляют выдергивание отдельных пищевых объектов или маленьких кусочков пищи из ее окружения (Gosline, 1966). Точечный, направленный и быстрый укус при отрывании нитей эпи-

литических водорослей — выщипование — характерно для пятнистого хирурга *Acanthurus nigrofusus* (Gosline, 1968; Purcell, Bellwood, 1993). Некоторые специализированные группы рыб-ангелов Pomacanthidae демонстрируют особую разновидность укуса — “схватывание и отрывание” (Konow, Bellwood, 2011).

Точечный сбор/клевки используют виды карпозубообразных Cyprinodontiformes при ловле добычи в толще водяного столба (рис. 3) (Hernandez et al., 2009; Gibb et al., 2015), как это делает меченосец *Xiphophorus helleri* (Mackey et al., 2014). Эта разновидность укуса характеризуется маленькой амплитудой открывания рта и включает быстрые перемещения вторичной верхней челюсти. Для точечного сбора свойственны более слабые, но контролируемые движения передних челюстей по сравнению с простым укусом (Ferry-Graham et al., 2008; Hernandez et al., 2009). Подобный способ питания используют сборщики насекомых (Barel, 1983).

Захват пищи при помощи укуса может сопровождаться интересными вариантами поведения, способствующими увеличению эффективности данного способа кормодобычания. Так, европейские угри *Anguilla anguilla* способны вертеться вокруг собственной оси, вцепившись зубами в крупную жертву, и таким образом вырывать из нее отдельные куски мяса (Meyer et al., 2018). Губан *Choerodon anchorago* для обработки твердой добычи пользуется орудием: он использует камень как наковальню, разбивая об него раковины моллюсков (Gibb, Ferry-Graham, 2005; Bernardi, 2012). Подобный вариант поведения описан для бурого клыкастого *Choerodon schoenleinii* (Jones et al., 2011), желтоголового *Halichoeres garnoti* (Coyer, 1995) и шестиполосного *Thalassoma hardwicke* (Pasko, 2010) губанов. По мнению некоторых авторов (Gibb, Ferry-Graham, 2005; Bernardi, 2012), такая техника питания приобретена всеми четырьмя видами губановых Labridae независимо друг от друга

ИЗМЕНЧИВОСТЬ НАЧАЛЬНОГО ЗАХВАТА ПИЩИ

У большинства исследованных Teleostei **всасывание** отличается наличием генерализованного (т.е. одинакового, стандартного), весьма жестко отрегулированного механизма (Nyberg, 1971; Liem, 1978; Day et al., 2015). Представители различных таксонов разделяют сходные временные характеристики этапов этого процесса, относительно неизменные последовательности электромиографии сокращения мускулов и придерживаются устойчивой модели перемещений элементов черепа во время данного способа питания (Lauder, Liem, 1981; Wainwright et al., 1989; Friel, Wainwright, 1998; Alfaro et al., 2001). Гидродина-

мика захвата пищи при помощи всасывания высоко консервативна (Rand, Lauder, 1981; Jacobs, 2018; Jacobs, Holzman, 2018). Определенные виды Teleostei демонстрируют высокую изменчивость морфологии головы, но обладают лишь малой вариацией в выполнении всасывания. Причины данного факта до сих пор до конца неясны (Carrroll et al., 2004; Jacobs, 2018). У большинства генерализованных представителей группы модель сокращения мускулов (Sanford, Lauder, 1990) при всасывании характеризуется устойчивой очередностью начала их активности (Wainwright et al., 1989; Grubich, 2001). В ранних исследованиях считали, что эта модель не может быть модифицирована (обратным контролем периферической нервной системы) (Nyberg, 1971; Elshoud-Oldenhave, 1979). Однако затем было показано, что моторная модель сокращения мускулов может меняться в ответ на изменения условий питания (Lauder, 1980; 1981; Rand, Lauder, 1981). В более поздних работах появляются упоминания о вариациях генерализованной модели кинематики черепа при всасывании у представителей Teleostei, которые включают изменения амплитуды и времени движений элементов черепа (Janovetz, 2002, 2005; Westneat, 2006). Вариацию кинематики всасывания демонстрируют сильно специализированные виды, такие как рыба-игла *Syngnathus leptorhynchus* или рогатый тюрбо *Pleuronichthys verticalis*, что позволяет им значительно увеличить силу этого процесса (Jacobs, 2018), а также некоторые другие продвинутые виды Teleostei (Lauder, 1985a). Выяснено, что у определенных представителей степень расширения ротовой полости может сильно меняться даже в одинаковых экспериментальных условиях, например у тиляпии *Astatotilapia elegans*. Кинематика движений костей черепа отличается у одной и той же особи при схватывании разных типов добычи — рыба могла использовать или всасывание только при помощи гиоида, или преимущественно за счет абдукции суспензориумов (Aerts, 1990). Лиём (Liem, 1979, 1980) обнаружил, что некоторые цихлиды Cichlidae демонстрируют до восьми различных моделей кинематики и электромиографии во время питания. Также, вариация движений висцерального механизма в ходе всасывания на уровне особи выявлена у большеротого окуня *Micropterus salmoides* (Sanford, Wainwright, 2002) и вымпельной пираньи *Catoprion mento* (Janovetz, 2005).

Некоторые виды Teleostei демонстрируют глубокую перестройку строения splanchnocranium с целью роста эффективности всасывания. Поскольку производительность всасывания увеличивается с ростом скорости потока воды, входящего в рот рыбы, определенные представители формируют различного рода морфологические адаптации для достижения этого эффекта. Так, ношелка муравьед *Orthosternarchus tamandua* (Hil-

ton, 2007), большая змеевидная игла-рыба *Entelurus aequoreus* (Muller, Osse, 1984), обыкновенная длиннорылая рыба-бабочка *Forcipiger longirostris* (Motta, 1988) обладают чрезвычайно длинным рылом, значительная протяженность которого увеличивает скорость жидкости, поглощаемой животным. Скорость потока воды во время всасывания у рыб-игл Syngnathidae в 8 раз превышает таковую у генерализованных Teleostei (Jacobs, 2018). Кроме того, длинное и узкое рыло с маленьким ртом не только увеличивает быстроту схватывания корма, но и делает питание более селективным (точным) (Branch, 1966). Оно также позволяет достичь более низких показателей давления в ротовой полости, по сравнению с висцеральным аппаратом базальных форм (Bergert, Wainwright, 1997). По мнению Якобса (Jacobs, 2018), наблюдаемое среди Teleostei морфологическое разнообразие механизмов всасывания может быть обусловлено отличиями в скорости данного процесса, поскольку рыбы используют различные стратегии для создания потока всасываемой воды. Виды, обладающие высокой способностью к всасыванию, осуществляют его быстро и с большой мощностью, а потому редко приближаются к добыче быстро (имеют малый вклад броска тела) и не нуждаются в варьировании работы и/или строения splanchnocranium. В отличие от этого, рыбы с низкой способностью к всасыванию будут развивать широкий набор разнообразных морфологических и/или функциональных механизмов, увеличивающих успех поимки жертвы. Например, использовать бросок тела, бросок челюстей, вариацию объема воды, который они могут всасывать, или применение силы (укуса) при изъятии корма. Они демонстрируют изменчивость скорости подхода к добыче, поэтому в процессе питания у них будет присутствовать более значительная доля броска тела, чем у особей предыдущей категории (рыбы с высокой способностью к всасыванию).

Бросок — более изменчивая форма захвата пищи среди видов Teleostei, нежели всасывание (Longo et al., 2016). Имеется много работ, описывающих вариацию использования броска тела и/или челюстей (Lauder, Liem, 1981; Ferry-Graham et al., 2001; Longo et al., 2016). Оказалось, что модификация охоты броском — главный фактор, лежащий в основе разнообразия стратегий ловли добычи среди всасывающих рыб (Ferry et al., 2015; Longo et al., 2016). Teleostei способны модулировать поведение броска, в частности, изменяя скорость плавания, с которой они приближаются к жертве (Day et al., 2015) или дистанцию, с которой они начинают это движение. Быстрота выполнения броска телом увеличивается при большем расстоянии хищника от добычи (Tran et al., 2010). Так, индо-тихоокеанский тарпон *Megalops cyprinoides* способен создавать широкий набор вари-

антов скоростей подхода к жертве (Tran et al., 2010). При более значительной скорости броска представители Teleostei открывают рот, поднимают neurocranium с большей амплитудой и сильнее расширяют свою ротовую полость (Tran et al., 2010). При захвате пищи броском быстрота закрывания рта важнее, чем скорость его открывания, по сравнению с таковыми при выполнении всасывания (Lauder, Norton, 1980; Porter, Motta, 2004; Grubich et al., 2008). Ассортимент кинематики движений черепа у различных форм Teleostei, использующих бросок, уникален для каждого вида (Gibb, 1997; Porter, Motta, 2004).

Как и бросок, **укус** — более изменчивая форма захвата пищи, нежели всасывание. Сила укуса в большой степени регулируется самим животным и может сильно варьировать (Barel, 1983; Wainwright, Turingan, 1993). Модификация поведения кусания может происходить на уровне особи: например, у петротилипии *Petrotilapia tridentiger* имеются несколько вариантов схватывания добычи, основанных на укусе (Liem, 1980). При некоторых формах укуса происходит сокращение мускулов-антагонистов (например, m. adductor mandibulae и m. sternohyoideus), а также асимметричная активность мышц splanchnocranium (m. levator arcus palatini, m. dilatator operculi, m. adductor arcus palatini) (Liem, 1980). На уровне особи варьирование укуса имеется и у некоторых помacentровых Pomacentridae, которые способны выполнять быстрые укусы с малой амплитудой или же медленные и силовые укусы (Olivier et al., 2016). Мурены Muraenidae изменяют кинематику движений аппарата питания во время начального схватывания добычи в 5 раз больше, чем всасывающие виды Teleostei (Mehta, Wainwright, 2007). Преимущественно использующий укус королевский спинорог *Balistes vetula* способен изменять модели сокращения мускулов черепа в соответствии с разными типами добычи и в процессе различных стадий процесса питания (Wainwright, Turingan, 1993).

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ НЕСКОЛЬКИХ СПОСОБОВ ЗАХВАТА ПИЩИ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ TELEOSTEI

Исследования способности использования одним и тем же видом Teleostei различных методов добычи пищи получили новые возможности благодаря изучению специфики анатомии висцерального аппарата рыб (Grubich et al., 2008; Schnell, Johnson, 2017). В ранних работах (Wainwright, 1999) присутствовала точка зрения, что для разных способов кормодобывания характерны исключительно разные признаки конструкции механизма питания. Часто эти особенности взаимно исключают друг друга, ввиду чего строение головы рыбы максимизирует исполнение одного

метода кормодобывания в результате функционально зависимой потери другого способа схватывания пищи. На многих уровнях строения аппарата питания черты, необходимые для создания силы и скорости, взаимно противоречат друг другу. Часто в скелетно-мышечной системе изменение одного аспекта в выполнении определенной операции приводит к сокращению эффективности выполнения другой, морфологически связанной с первым действием функции (Van Damme et al., 2002; Pasi, Carrier, 2003; Schondube, Del Rio, 2003). Наиболее явные различия просматриваются в конструкции головы видов, использующих укусы, по сравнению с бросок-всасывающими Teleostei. Так, увеличение специализации какой-либо структуры аппарата питания к всасыванию характеризуется, соответственно, одновременным уменьшением ее адаптации к укусу, и наоборот (Barel, 1983; Ferry-Graham et al., 2001). Имеются данные, что специализированные к укусу формы имеют черты анатомии и работы аппарата питания, диеты и поведение, отличающие их от видов рыб, использующих преимущественно всасывание при ловле добычи (Alfaro et al., 2001). Некоторые авторы (Westneat, 2004), на основе анализа строения лишь одного элемента черепа — нижней челюсти — полагали, что сочетание способности к всасыванию и укусу в одном аппарате питания невозможно, не принимая во внимание конструкцию иных отделов висцерального механизма.

Однако затем было обнаружено, что хотя укусы и всасывание могут входить между собой в функциональный конфликт, они способны сочетаться в определенной степени в одном аппарате питания и с определенной энергетической стоимостью (Barel, 1983; Bouton et al., 1999; Sibbing, Nagelkerke, 2001). Получены данные, что некоторые представители Teleostei, по-видимому, могут эффективно комбинировать разные способы кормодобывания (Turingan, Wainwright, 1993; Janovetz, 2005), в том числе все три их категории — всасывание, бросок и укусы (Janovetz, 2005; Jacobs, 2018). В связи с этим, устройство их висцерального аппарата может нести в различной степени выраженные черты адаптации к этим методам начального схватывания добычи, однако в большинстве случаев с преобладанием приспособлений к какому-либо одному из них, который является ведущим (Ferry-Graham et al., 2001; Frederich et al., 2008; Tran et al., 2010). Последний обычно используют в литературе для категоризации данного представителя к определенной функциональной когорте — всасывателей, кусателей или охотников броском (Carroll et al., 2004; Eagderi, 2010).

Для исследования разнообразия вариантов захвата добычи у особей Teleostei нами было отобрано несколько характерных представителей, которые послужили “центрами кристаллизации”

для сравнительного описания упомянутой стадии питания у ряда таксонов группы. Таким образом, мы создавали ключевые точки, “сетку” для накопления данных об использовании различных способов начального захвата пищи одной и той же особью из Teleostei. Объектами нашего исследования были серебряная аравана *Osteoglossum bicirrhosum*, семга *Salmo salar*, белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* и рубиново-пепельная рыба-попугай *Scarus rubroviolaceus*. Анатомирование головы этих четырех представителей позволило получить новые данные об используемых ими способах захвата добычи.

Серебряная аравана. Полученные новые анатомические данные свидетельствуют, что во время ловли корма серебряная аравана использует схватывающий укус (в качестве ведущего метода) и бросок тела (Громова и др., 2017). Ее длинная, грацильная нижняя челюсть выполняет быструю, но несиловую аддукцию, не имеет развитых коронарного и ретроартикулярного отростков. Строение maxillare и praemaxillare свидетельствует об адаптации к высокоскоростному захвату мелкой ускользящей добычи (рис. 4а). Конструкция аппарата питания серебряной араваны указывает, что использование ею всасывания для схватывания пищи минимально. В связи с этим мы можем поместить данного представителя в группу специализированных видов Teleostei, находящихся в крайнем положении на шкале континуума “бросок-всасывание” (см. выше). У серебряной араваны рг. basipterygoideus служит частью “замочного механизма”, блокирующего излишнее приведение суспензориума в медиальном направлении, словно “ключ” вставляясь в полость “замка” epipterygoideum. Таким образом, у серебряной араваны даже во время сжатия ротовая полость всегда содержит определенный фиксированный “несжимаемый” объем пространства, что невыгодно для всасывания, поскольку эффективность всасывания тем больше, чем сильнее изначально сжата полость, которая будет расширяться в дальнейшем. Всасывание корма предполагает стремление к ограничению количества воды, затягиваемой в рот рыбы вместе с добычей. Схватывание добычи у араваны отличается слабой направленностью: бросок челюстей, как и полость вторичных передних челюстей, отсутствуют. Скоростная и несиловая стратегия охоты рыбы эффективна благодаря тому, что добыча в основном схватывается араваной с поверхности воды или из ее верхних слоев (а также в воздушной среде), поэтому в ротовую полость животного устремляется небольшое количество жидкости и в большом количестве захватывается воздух. Из-за высокоамплитудных движений составляющих аппарата питания поддержание разницы градиентов давления между ротовой и оперкулярной полостями затруднено. Сокращение расстояния до пищево-

го объекта осуществляется при помощи применения броска тела.

Семга. Исследование морфологии аппарата питания семги *Salmo salar* (Громова, Махотин, 2016) позволило нам получить новые подробности использования ею нескольких вариантов начального схватывания добычи — укусы (в качестве ведущего метода), всасывание и бросок тела. Согласно строению сравнительно длинной нижней челюсти и конструкции *maxillare* и *praemaxillare*, укус передних челюстей семги отнесен нами в категорию традиционного (рис. 46). Известно (Muller, Osse, 1984), что лососи *Salmo* при питании чаще всего используют способ медленного, по сравнению со скоростью всасывания видов, обладающих выдвижным максиллярным аппаратом, всасывания, совмещенного с броском тела. Установлено, что силу всасывания у лососей *Salmo* в основном создает опускание вниз аппарата гиоида в ротовой полости (Lauder, 1979). Проведенный нами анализ устройства черепа семги позволяет также отметить в этом процессе значение отведения суспензориумов. Меньшую роль в формировании отрицательного давления выполняет жаберная крышка (Громова, Махотин, 2016). По сравнению с серебряной араваной, *maxillare* семги свойственна малая степень подвижности в вентральном отделе, которая вносит небольшой вклад в увеличение эффективности всасывания добычи (рис. 46). Таким образом, семга может применять все три основных метода кормодобывания — всасывание, укус и бросок, как микижа *Salmo gairdneri* (Lauder, 1979) и вымпельная пиранья *Catoprion mento* (Janovetz, 2005).

Белый толстолобик. Результаты анатомирования особей данного вида (Gromova, Makhotin, 2018; Махотин, Громова, 2019) свидетельствуют в пользу применения белым толстолобиком в ходе питания метода пульсирующей всасывательной фильтрации (в качестве ведущего метода) на базе тупикового отсеивания “наоборот”, который конвергентно имеет сходство со способом добычи пищи китовой акулы *Rhincodon typus* (Махотин, Громова, 2019). Высокий коронарный отросток нижней челюсти служит для ограничения просвета ротового отверстия с боков, формируя гидродинамически выгодный для всасывания “герметичный туннель” округлого рта (рис. 5а). Такая конструкция нижней челюсти позволяет использовать в процессе питания элементы броска тела, как и у атлантической сельди (Махотин, Громова, 2019). У белого толстолобика уменьшение степени протракции *praemaxillare* свидетельствует об отсутствии использования точечного направленного всасывания отдельных пищевых объектов в связи с переходом к неизбирательной микрофагии (рис. 5а) (Gromova, Makhotin, 2018).

Высокая скорость всасывания (прогонки потока воды через фильтрующие элементы) не подходит для тупикового отсеивания толстолобика (Махотин, Громова, 2019). Несмотря на многочисленные морфологические адаптации к увеличению эффективности всасывания, внутреннее пространство головы белого толстолобика значительно сокращено за счет находящегося в нем крупногабаритных структур, что замедляет процесс всасывания. В связи с этим, внутреннее пространство головы толстолобика сильно сужено и весьма далеко от гидродинамически выгодного для всасывания “цилиндра”. По-видимому, для белого толстолобика характерно сравнительно медленное всасывание. Оно не сверхобъемно и молниеносно, как, например, у удильщика рога-того фонаря *Centrophryne spinulosa* (Pietsch, 1972).

Рубиново-пепельная рыба-попугай. Использует разгрызающий (дробящий) укус (в качестве основного метода). Участие в силовом укусе кормового субстрата *maxillare* поддерживается массивной, разросшейся аддукторной мускулатурой (*m. adductor mandibulae*) (рис. 5б) (Громова, Махотин, 2020). Значительная мощность укуса у рубиново-пепельной рыбы-попугая обусловлена увеличением склонности к duroфагии (Mehta, 2009). В природе для представителей рода *Scarus*, в частности для голубой рыбы-попугая *Scarus coeruleus* (Watson, 2013), описано “веяние”, представляющее собой, по сути, “всасывание наоборот” — выбрасывание изо рта струи воды. Использование данного поведения предполагает изначальное всасывание жидкости в ротовую и оперкулярную полости. На основании новых полученных нами анатомических данных (Громова, Махотин, 2019) предполагается наличие всасывания у рубиново-пепельной рыбы-попугая. Такой же точки зрения относительно данного вида придерживаются и некоторые авторы, в частности Клементс и Беллвуд (Clements, Bellwood, 1988). Использование всасывания в полевых условиях отмечено у ряда видов семейства попугаевых Scaridae — голубой рыбы-попугая *Scarus coeruleus* (Longley, Hildebrand, 1941; Bruggemann et al., 1994), разноцветного попугая *Chlorurus sordidus* (Chen, 2002) и других представителей родов *Scarus* и *Sparisoma* (Kaufman, 1983).

В суспензориуме рубиново-пепельной рыбы-попугая и белого толстолобика обнаружены ранее не описанные области внутреннего кинетизма. Потому всасывание у них может осуществляться при помощи работы механизма внутренней аддукции (Махотин, Громова, 2022) — сжатия внутреннего пространства головы рыбы, которое предшествует всасыванию. В обоих случаях (у рубиново-пепельной рыбы-попугая (Громова, Махотин, 2020) и белого толстолобика (Махотин, Громова, 2019)) внутренняя подвижность (аддукция) широких костных блоков суспензориума

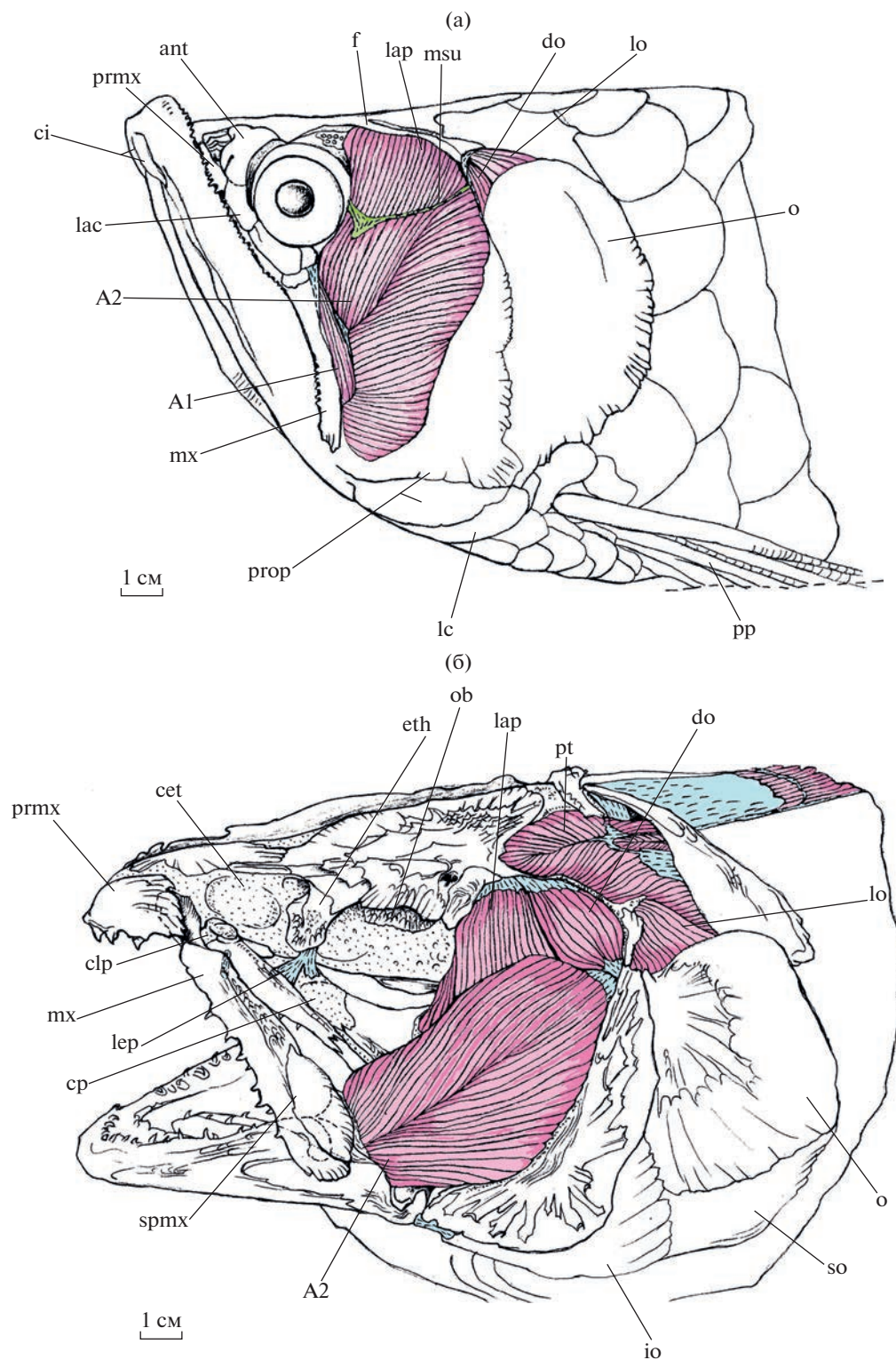


Рис. 4. Голова (вид сбоку) серебряной араваны *Osteoglossum bicirrhosum* (а) и семги *Salmo salar* (б). A1 – portio A1 m. adductor mandibulae, A2 – portio A2 m. adductor mandibulae, ant – antorbitale, cet – cartilago ethmoideum (хрящ этмоидного отдела), clp – cartilago laterale palatinum (хрящевой латеральный вырост os palatinum), cp – autopalatinum, do – m. dilatator operculi, eth – ectoethmoideum, f – frontale, io – interoperculum, lac – lacrimale, lap – m. levator arcus palatini, lc – lobus coriaceus os interoperculum, lep – lig. ethmopalatinum, ms – membrana suspensoria, mx – maxillare, o – operculum, ob – orbitosphenoideum, pp – pinna pectoralis, prmx – premaxillare, prop – preoperculum, pt – pteroticum, ptt – posttemporale, so – suboperculum, spmx – supramaxillare.

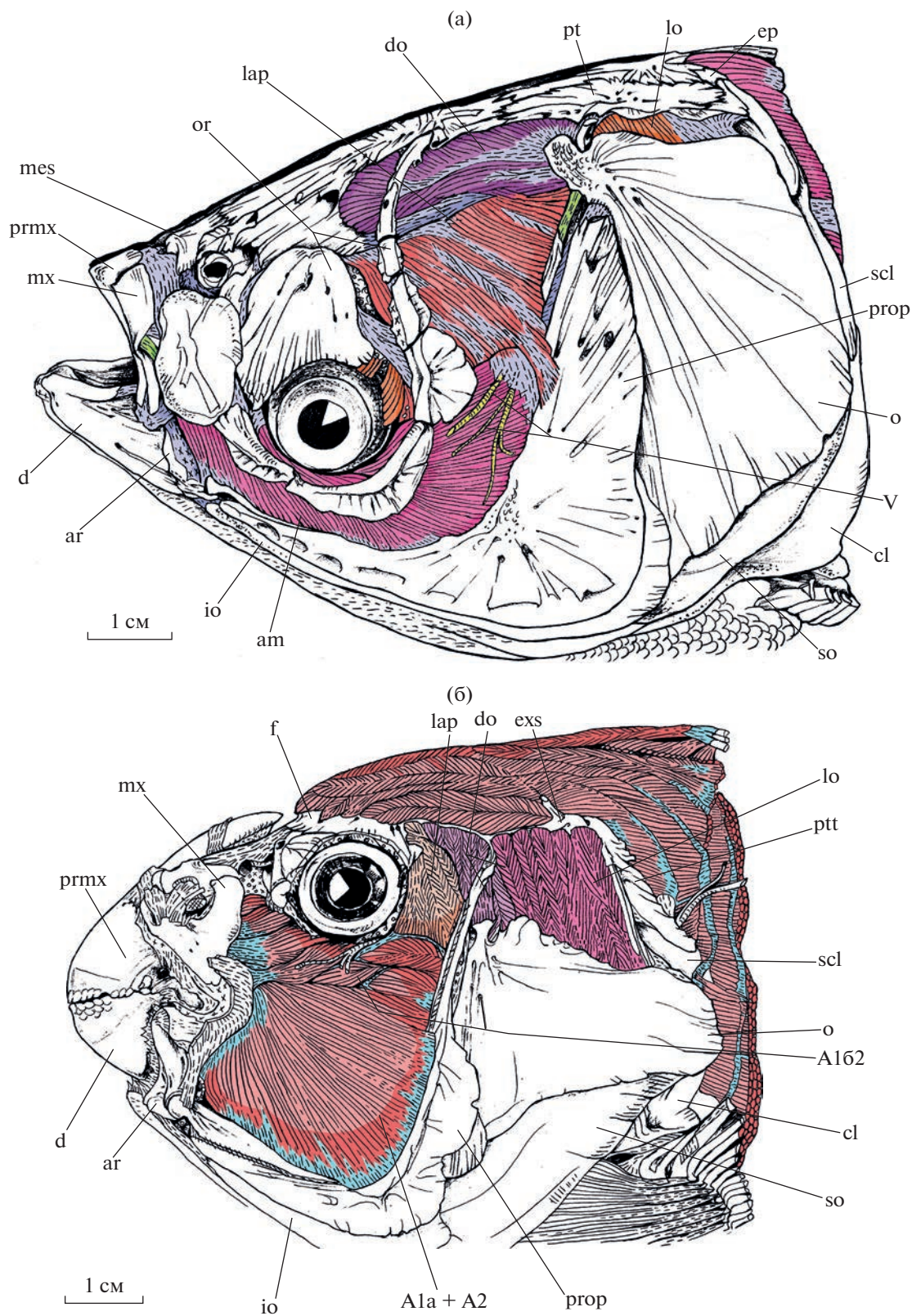


Рис. 5. Голова (вид сбоку) белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (а) и рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus* (б). A1a + A2 – portio A1a + A2 m. adductor mandibulae, A162 – portio A16 № 2 m. adductor mandibulae, am – m. adductor mandibulae, ar – articulare, cl – cleithrum, do – m. dilatator operculi, d – dentale, ep – epioticum, exs – extrascapulare, lo – m. levator operculi, mes – mesethmoideum, or – orbitale, ptt – posttemporale, scl – supracleithrum. Остальные обозначения, как на рис. 4.

обеспечивается сокращением гипертрофированного *m. adductor arcus palatini* и способствует увеличению эффективности всасывания. По-видимому, для рубиново-пепельной рыбы-попугая характерно сравнительно медленное всасывание из-за малого объема ротовой и оперкулярной полостей, заполненных развитым аппаратом глоточных челюстей. Большая скорость начального изъятия корма путем всасывания для рыбы-попугая не столь важна, как для высокообъемных мгновенно всасывающих хищников-засадчиков — клоуновых удильщиков *Antennariidae* (Wainwright, 1999) или звездчатых *Uranoscopidae* (Atz, 1952; Vilasri, 2013). Мы согласны с мнением Барела (Barel, 1983), что, вероятно, эффективность всасывания корма у специализированного разгрызающе-кусающего рубиново-пепельной рыбы-попугая ниже, чем у специализирующихся на всасывании видов *Teleostei*.

Разгрызающий укус в сочетании с всасыванием также используют некоторые виды иглобрюхообразных *Tetraodontiformes*, хотя в литературе их рассматривают в качестве специализирующихся на укусе, как, в частности, королевский спинорог *Balistes vetula* (см. выше). Эти формы поведения начального схватывания корма применяются рыбой при кормлении различными типами добычи (Turingan, Wainwright, 1993). Лабораторные наблюдения авторов (Wainwright, Turingan, 1993) показывают, что королевский спинорог *Balistes vetula* имеет такой же успех в ловле ускользящей добычи, как и виды, обладающие ртом такого же размера и считающиеся сильно всасывающими (солнечный окунь *Lepomis macrochirus*). Специализирующаяся на разгрызающем укусе пирания паку *Piaractus* также в большой степени использует всасывание (Janovetz, 2002). Обладание внутрочелюстным суставом не препятствует возможности всасывания у целующегося гурами *Helostoma temminckii* (Liem, 1967).

Таким образом, устройство *splanchnocranium* серебряной араваны и рубиново-пепельной рыбы-попугая представляют собой две крайние точки в ряду спектра кусающих форм *Teleostei* — вариант длинных грацильных челюстей для использования схватывающего укуса и пример монолитных коротких робустных челюстей, адаптированных к созданию дробящего укуса (рис. 4а, 5б). Семга занимает промежуточную позицию в данном континууме. Отсутствие или снижение подвижности вторичной верхней челюсти обычно свидетельствует о стремлении к созданию более прочного укуса добычи, что справедливо в отношении серебряной араваны, семги и рубиново-пепельной рыбы-попугая (рис. 4а, 4б, 5б).

Подтверждение обнаруженных нами данных можно найти в литературе. У спектра видов *Teleostei* встречается сочетание разновидностей двух

основных способов питания: 1) схватывающего укуса и всасывания, как у глазчатого макрогнатуса *Macrognathus aculeatus* (Travers, 1984), европейского угря *Anguilla anguilla* (Eagderi, 2010; Meyer et al., 2018); 2) традиционного укуса и всасывания, например, у генерализованных видов пираний *Serrasalminae* (Janovetz, 2005), у гимнота *Gymnotus*, электрического угря *Electrophorus* (Gosline, 1973), умбры *Umbra limi* (Dineen, Stokely, 1954); 3) разгрызающего укуса и всасывания, как у американского хиломикта *Chilomycterus schoepfi* (Wainwright et al., 1995); 4) всасывания и соскребания, например, у бычка-скалолаза Нополи *Sicyopterus stimpsoni* (Cullen et al., 2013), кольчужных сомов *Loricariidae* (Schaefer, Lauder, 1986; Adriaens, 2003; Geerinckx et al., 2007). Распространенный вариант — сочетание всасывания с броском челюстей, как у рогатого тюрбо *Pleuronichthys verticalis* (Gibb, 1995), кефалевых *Mugilidae* (Ghasemzadeh, 2016), многих оплохообразных *Lampridiformes* (Olney et al., 1993). Специализированный способ питания, обозначенный авторами как “бросок-укус”, используют некоторые быстроходные хищники — королевская макрель *Scomberomorus cavalla* (Ferguson, 2014), ваху *Acanthocybium solandri* и луфарь *Pomatomus saltatrix* (Grubich et al., 2008). Висцеральный аппарат некоторых “полифункциональных” форм совмещает в себе способности к нескольким разновидностям укуса (простой укус, соскребание) и всасыванию, в частности, петролияпии *Petrotilapia tridentiger* (Liem, 1980), или двум видам броска (бросок головы и тела) и схватывающему укусу, как у рыб-мечей *Xiphiidae* (Cancino, Burgos, 2009; Habegger, 2014). Обыкновенная длиннорылая рыба-бабочка *Forcipiger longirostris* захватывает пищу при помощи всасывания в сочетании с броском челюстей и тела (Motta, 1988; Ferry-Graham et al., 2001).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Костно-мышечная система черепа *Teleostei* демонстрирует обширную адаптацию к изменяющимся условиям окружающей среды и выполняет широкий спектр поставленных задач. Выполнение нового способа схватывания корма у *Teleostei* в основном — результат модификации анатомии аппарата питания вида. Сочетание различных морфологических приспособлений в элементах черепа и мускулатуре *splanchnocranium* к нескольким методам кормодобывания позволяет животному использовать новые функциональные возможности висцерального аппарата и расширить свою кормовую базу. Таким образом, развитие определенных анатомических модификаций, увеличивающих выполнение укуса, необязательно подразумевает сокращение способности приобретения корма иным способом, например всасыванием. В связи с этим, хотя оптимальное строение аппарата питания для особи, использу-

ющей укус или всасывание, разное, однако некоторые структурные адаптации для выполнения укуса не входят в компромисс с применением всасывания. Использование одним животным нескольких методов питания свидетельствует о полифункциональности его аппарата кормодобывания, в котором может меняться доминирование той или иной из костно-мышечных систем головы. Для многих представителей характерно применение нескольких способов увеличения и уменьшения пространства в пределах висцерального аппарата. В настоящей работе представлен анализ новых данных анатомии представителей Teleostei с тремя разновидностями укуса для захвата добычи — схватывающим (серебряная аравана), традиционным (семга) и разгрызающим (рубиново-пепельная рыба-попугай). Изучение морфологии белого толстолобика внесло существенные уточнения и дополнения в характеристику его питания и позволило выявить новые особенности кормодобывания этого представителя (в частности, “пульсирующий” характер фильтрации). Таким образом, результат деятельности висцерального аппарата у Teleostei является следствием сложного и многокомпонентного процесса (в частности, одновременного сокращения ряда мускулов) и часто бывает не столь однозначен, как это принималось в ранних работах.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена на личные средства авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барсуков В.В. 1959. Сем. зубаток (Anarhichadidae) // Фауна СССР. Рыбы. М.: Изд-во АН СССР. Т. 5. Вып. 5.
- Громова Е.С., Махотин В.В. 2016. Функциональная морфология висцерального аппарата семги *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 4. С. 410. <https://doi.org/10.7868/S0042875216040068>
- Громова Е.С., Махотин В.В. 2019. Детали строения и функционирования аппарата глоточных челюстей рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus* (Scaridae) // Вопр. ихтиол. Т. 59. № 6. С. 1. <https://doi.org/10.1134/S0042875219060031>
- Громова Е.С., Махотин В.В. 2020. Морфофункциональные особенности висцерального аппарата рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus* (Scaridae) // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 2. С. 137. <https://doi.org/10.31857/S0042875220010075>
- Громова Е.С., Дзержинский Ф.Я., Махотин В.В. 2017. Морфофункциональные особенности висцерального аппарата серебряной араваны *Osteoglossum bicirrhosum* // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 4. С. 379. <https://doi.org/10.7868/S0042875217040038>
- Махотин В.В., Громова Е.С. 2019. Детали строения скелета, мышц и соединительнотканых элементов головы белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Cyprinidae) в связи с особенностями функционирования его висцерального аппарата // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 1. С. 3. <https://doi.org/10.1134/S0042875219010053>
- Махотин В.В., Громова Е.С. 2022. Типология строения суспензориума костистых рыб Teleostei в связи с их питанием // Биология внутр. вод. № 4. С. 342. <https://doi.org/10.31857/S0320965222040192>
- Adriaens D. 2003. Feeding mechanisms in catfishes // Catfishes. V. 1. Enfield, NH. Sci. Publ. P. 221.
- Adriaens D., Verraes W. 1994. On the functional significance of the loss of the interhyal during ontogeny in *Clarias gariepinus* Burchell, 1822 (Teleostei: Siluroidei) // Belg. J. Zool. V. 124. № 2. P. 139.
- Aerts P. 1990. Variability of the fast suction feeding process in *Astatotilapia elegans* (Teleostei: Cichlidae): a hypothesis of peripheral feedback control // J. Zool. Lond. V. 220. P. 653. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1990.tb04741.x>
- Alexander R. McN. 1967. The functions and the mechanisms of the protrusible upper jaws of some acanthopterygian fish // J. Zool. Lond. V. 151. P. 43.
- Alexander R. McN. 1969. Mechanics of the feeding action of a cyprinid fish // J. Zool. Lond. V. 159. P. 1.
- Alfaro M.E., Janovetz J., Westneat M.W. 2001. Motor control across trophic strategies: muscle activity of biting and suction feeding fishes // Amer. Zool. V. 41. P. 1266. <https://doi.org/10.1093/icb/41.6.1266>
- Anker G.C. 1974. Morphology and kinetics of the head of the stickleback *Gasterosteus aculeatus* // Trans. Zool. Soc. London. V. 32. P. 311.
- Anker G. 1978. Analyses of respiration and feeding movements of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. // Neth. J. Zool. V. 28. P. 485.
- Atz J.W. 1952. Internal nares in the teleost, *Astroscomus* // Anat. Record. V. 113. № 1. P. 105.
- Baldwin C.C., Johnson G.D. 1996. Interrelationships of Aulopiformes // Interrelationships of fishes. San Diego: Acad. Press.
- Barel C.D.N. 1980. Vergelijkend biologisch onderzoek aan cichliden // Vakbl. Biol. V. 12. № 60. P. 228.
- Barel C.D.N. 1983. Towards a constructional morphology of cichlid fishes (Teleostei, Perciformes) // Nether. J. Zool. V. 33. № 4. P. 357.
- Bellwood D.R. 1985. The functional morphology, systematics and behavioural ecology of parrotfishes (Scaridae) // Doctoral Diss. James Cook University.
- Bemis K.E., Bemis W.E. 2015. Functional and developmental morphology of tooth replacement in the Atlantic wolffish, *Anarhichas lupus* (Teleostei: Zoarcoidei: Anarhichadidae) // Copeia. V. 103. № 4. P. 886. <https://doi.org/10.1643/OT-14-141>
- 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. P. 563. <https://doi.org/10.1007/s002270050046>
- Bernardi G. 2012. The use of tools by wrasses (Labridae) // Coral Reef. V. 31. № 1. P. 39. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0823-6>

- Birindelli J.L.O. 2014. Phylogenetic relationships of the South American Doradoidea (Ostariophysi: Siluriformes) // *Neotrop. Ichth.* V. 12. № 3. P. 451. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20120027>
- Bishop K.L., Wainwright P.C., Holzman R. 2008. Anterior-to-posterior wave of buccal expansion in suction feeding fishes is critical for optimizing fluid flow velocity profile // *J. Royal. Soc. Interface.* V. 5. P. 1309. <https://doi.org/10.1098/rsif.2008.0017>
- Bouton N., Witte F., Van Alphen J.J.M. et al. 1999. Local adaptations in populations of rock-dwelling haplochromines (Pisces: Cichlidae) from southern Lake Victoria // *Proc. R. Soc. Lond. B.* V. 266. P. 355. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0645>
- Branch G.M. 1966. The feeding mechanism of *Syngnathus acus* Linnaeus // *Zool. Afric.* V. 2. № 1. P. 69.
- Bruggmann J.H., Kuyper M.W.M., Breeman A.M. 1994. Comparative analysis of foraging and habitat use by the sympatric Caribbean parrotfish *Scarus vetula* and *Sparisoma viride* (Scaridae) // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 112. P. 51.
- Bruton M.N. 1996. Alternative life-history strategies of catfishes // *Aquat. Living Resour.* V. 9. P. 35.
- Cancino C., Burgos F. 2009. Consideraciones ecomorfológicas del mecanismo de captura de presas en *Xiphias gladius* (Linnaeus, 1758) // *Lat. Amer. J. Aquat. Res.* V. 37. № 1. P. 17. <https://doi.org/10.3856/vol37-issuel-fulltext-2>
- Carroll A.M., Wainwright P.C. 2003. Functional morphology of prey capture in sturgeon, *Scaphirhynchus albus* // *J. Morph.* V. 256. P. 270. <https://doi.org/10.1002/jmor.10095>
- Carroll A.M., Wainwright P.C. 2009. Energetic limitations on suction feeding performance in Centrarchidae // *J. Exp. Biol.* V. 212. P. 3241. <https://doi.org/10.1242/jeb.033092>
- Carroll A.M., Wainwright P.C., Huskey S.H. et al. 2004. Morphology predicts suction feeding performance in centrarchid fishes // *J. Exp. Biol.* V. 207. P. 3873. <https://doi.org/10.1242/jeb.01227>
- Chen L.S. 2002. Post-settlement Diet Shift of *Chlorurus sordidus* and *Scarus schlegeli* (Pisces: Scaridae) // *Zool. Stud.* V. 41. № 1. P. 47.
- Collar D.C., Wainwright P.C., Alfaro M.E. et al. 2014. Biting disrupts integration to spur skull evolution in eels // *Nat. Commun.* V. 5. № 5505. P. 1. <https://doi.org/10.1038/ncomms6505>
- Conkel D. 1993. Cichlids of North and Central America. New York: T.F.H. Publ.
- Coyer J.A. 1995. Use of a rock as an anvil for breaking scallops by the yellowhead wrasse *Halichoeres garnoti* (Labridae) // *Bull. Mar. Sci.* V. 57. P. 548.
- Cullen J.A., Maie T., Schoenfuss H.L. et al. 2013. Evolutionary novelty versus exaptation: oral kinematics in feeding versus climbing in the waterfall-climbing hawaiian goby *Sicyopterus stimpsoni* // *PLoS One.* V. 8. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053274>
- Day S.W., Higham T.E., Cheer A.Y., Wainwright P.C. 2005. Spatial and temporal patterns of water flow generated by suction-feeding bluegill sunfish *Lepomis macrochirus* resolved by particle image velocimetry // *J. Exp. Biol.* V. 208. P. 2661. <https://doi.org/10.1242/jeb.01708>
- Day S.W., Higham T.E., Holzman R. et al. 2015. Morphology, kinematics, and dynamics: the mechanics of suction feeding in fishes // *Integr. Comp. Biol.* V. 55. № 1. P. 21. <https://doi.org/10.1093/icb/icv032>
- Devaere S., Adriaens D., Verraes W. et al. 2001. Cranial morphology of the anguilliform clariid *Channallabes apus* (Gunther, 1873) (Teleostei: Siluriformes): are adaptations related to a powerful biting? // *J. Zool. Lond.* V. 255. P. 235. <https://doi.org/10.1017/S0952836901001303>
- Devaere S., Adriaens D., Teugels G.G. et al. 2006. Morphology of the cranial system of *Platyclarias machadoi*: interdependencies of skull flattening and suspensorial structure in Clariidae // *Zoomorph.* V. 125. P. 69. <https://doi.org/10.1007/s00435-005-0012-7>
- Dineen C.F., Stokely P.S. 1954. Osteology of the central mudminnow, *Umbra limi* // *Copeia.* V. 1954. № 3. P. 169.
- Drucker E.G., Jensen J.S. 1991. Functional analysis of a specialized prey processing behavior: winnowing by surperches (Teleostei: Embiotocidae) // *J. Morph.* V. 210. P. 267.
- Eagderi S. 2010. Structural diversity in the cranial musculoskeletal system in Anguilliformes: an evolutionary-morphological study // *Diss. Doc. Sci. Biol.*
- Elshoud-Oldenhove M. 1979. Prey-capture in the pikeperch *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) (Teleostei, Percidae): A structural and functional analysis // *Zoomorph.* V. 93. P. 1.
- Farina S.C., Bemis W.E. 2016. Functional morphology of gill ventilation of the goosefish, *Lophius americanus* (Lophiiformes: Lophiidae) // *Zoology.* V. 119. P. 207. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2016.01.006>
- Ferguson A.R. 2014. Feeding performance of king mackerel, *Scomberomorus cavalla* // *Grad. Thes. Diss.* <https://doi.org/10.1002/jez.1933>
- Ferry L.A., Paig-Tran E.M., Gibb A.C. 2015. Suction, ram, and biting: deviations and limitations to the capture of aquatic prey // *Integr. Comp. Biol.* V. 55. P. 97. <https://doi.org/10.1093/icb/icv028>
- Ferry-Graham L.A., Lauder G.V. 2001. Aquatic prey capture in ray-finned fishes: a century of progress and new directions // *J. Morph.* V. 245. P. 99. <https://doi.org/10.1002/jmor.1023>
- Ferry-Graham L.A., Wainwright P.C. 2002. Evaluating suction feeding performance in fishes: implications for evolutionary diversification // *Vertebrate biomechanics and evolution.* Oxford: BIOS Sci. Publ.
- Ferry-Graham L.A., Wainwright P.C., Bellwood D.R. 2001. Prey capture in long-jawed butterflyfishes (Chaetodontidae): the functional basis of novel feeding habits // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 256. P. 167. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00312-9](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00312-9)
- Ferry-Graham L.A., Wainwright P.C., Lauder G.V. 2003. Quantification of flow during suction feeding in bluegill sunfish // *Zoology.* V. 106. P. 159. <https://doi.org/10.1078/0944-2006-00110>
- Ferry-Graham L.A., Gibb A.C., Hernandez L.P. 2008. Pre-maxillary movements in cyprinodontiform fishes: an unusual protrusion mechanism facilitates "picking" prey capture // *Zoology.* V. 111. P. 455. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2007.11.003>

- Ferry-Graham L.A., Hernandez L.P., Gibb A.C. et al. 2010. Unusual kinematics and jaw morphology associated with piscivory in the poeciliid, *Belonesox belizanus* // *Zoology*. V. 113. P. 140.
<https://doi.org/10.1016/j.zool.2009.09.001>
- Field J.G. 1966. Contributions to the functional morphology of fishes. Part II. The feeding mechanism of the angler-fish, *Lophius piscatorius* Linnaeus // *Zool. African*. V. 2. № 1. P. 45.
- Fink W.L. 1985. Phylogenetic interrelationships of the stomiid fishes (Teleostei: Stomiiformes) // *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*. № 171. P. 1.
- Flammang B.E., Ferry-Graham L.A., Rinewalt C. et al. 2009. Prey capture kinematics and four-bar linkages in the bay pipefish, *Syngnathus leptorhynchus* // *Zoology*. V. 112. P. 86.
<https://doi.org/10.1016/j.zool.2008.04.003>
- Frederich B., Adriaens D., Vandewalle P. 2008. Ontogenetic shape changes in Pomacentridae (Teleostei, Perciformes) and their relationships with feeding strategies: a geometric morphometric approach // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 95. P. 92.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01003.x>
- Friel J.P., Wainwright P.C. 1998. Evolution of motor patterns in tetraodontiform fishes: does muscle duplication lead to functional diversification? // *Brain. Behav. Evol.* V. 52. P. 159.
- 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.
- Ghasemzadeh J. 2016. Musculoskeletal anatomy of the flat-head grey mullet *Mugil cephalus* // *Biology, ecology and culture of grey mullet (Mugilidae)*. Boca Raton: CRC Press Taylor & Francis Group.
- Gibb A.C. 1995. Kinematics of prey capture in a flatfish, *Pleuronichthys verticalis* // *J. Exp. Biol.* V. 198. P. 1173.
- Gibb A.C. 1997. Do flatfish feed like other fishes? A comparative study of percomorph prey-capture kinematics // *J. Exp. Biol.* V. 200. P. 2841.
- Gibb A.C., Ferry-Graham L. 2005. Cranial movements during suction feeding in teleost fishes: are they modified to enhance suction production? // *Zoology*. V. 108. P. 141.
<https://doi.org/10.1016/j.zool.2005.03.004>
- Gibb A.C., Staab K., Moran C. et al. 2015. The teleost intra-mandibular joint: a mechanism that allows fish to obtain prey unavailable to suction feeders // *Integrat. Comp. Biol.* V. 55. № 1. P. 85.
<https://doi.org/10.1093/icb/icv042>
- Gidmark N.J., Pos K., Matheson B. et al. 2019. Functional morphology and biomechanics of feeding in fishes // *Feeding in vertebrates*. Cham Springer.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-13739-7_9
- Gonzalez-Castro M., Ghasemzadeh J. 2016. Morphology and morphometry based taxonomy of *Mugilidae* // *Biology, ecology and culture of grey mullet (Mugilidae)*. Boca Raton: CRC Press Taylor & Francis Group.
- Gosline W.A. 1966. Comments on the classification of the percoid fishes // *Pacific Sci.* V. 20. № 4. P. 409.
- Gosline W.A. 1968. The suborders of perciform fishes // *Proc. Unit. Stat. Nat. Mus.* V. 124. № 3647. P. 1.
- 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.
<https://doi.org/10.2307/1443076>
- Gosline W.A. 1996. Structures associated with feeding in three broad-mouthed, benthic fish groups // *Environ. Biol. Fish.* V. 47. P. 399.
<https://doi.org/10.1007/BF00005053>
- Grobecker D.B. 1983. The 'lie-in-wait' feeding mode of a cryptic teleost, *Synanceia verrucosa* // *Environ. Biol. Fish.* V. 8. № 3/4. P. 191.
- Grobecker D.B., Pietsch T.W. 1979. High-speed cinematographic evidence for ultrafast feeding in antennariid anglerfishes // *Science*. V. 205. P. 1161.
- Gromova E.S., Makhotin V.V. 2018. Maxillary apparatus in feeding of the silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* (Cyprinidae) // *J. Ichthyol.* V. 58. № 6. P. 857.
<https://doi.org/10.1134/S0032945218060036>
- Greenfield D.W., Winterbottom R., Collette B.B. 2008. Review of the toadfish genera (Teleostei: Batrachoididae) // *Proc. Californ. Acad. Sci. Ser. 4*. V. 59. № 15. P. 665.
- Grubich J.R. 2001. Prey capture in Actinopterygian fishes: a review of suction feeding motor patterns with new evidence from an elopomorph fish, *Megalops atlanticus* // *Amer. Zool.* V. 41. P. 1258.
<https://doi.org/10.1093/icb/41.6.1258>
- Grubich J.R., Rice A.N., Westneat M.W. 2008. Functional morphology of bite mechanics in the great barracuda (*Sphyraena barracuda*) // *Zoology*. V. 111. P. 16.
<https://doi.org/10.1016/j.zool.2007.05.003>
- Gunther 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. Okol. Tiere*. V. 42. P. 1.
- Habegger M.L. 2014. Functional morphology and feeding mechanics of billfishes // *Grad. Thes. Diss. Univ. South Florida*.
- Habegger M.L., Motta P.J., Huber D.R. et al. 2011. Feeding biomechanics in the Great Barracuda during ontogeny // *J. Zool.* V. 283. № 1. P. 63.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2010.00745.x>
- Habegger M.L., Huber D.H., Lajeunesse M.J. et al. 2017. Theoretical calculations of bite force in billfishes // *J. Zool.* V. 303. P. 15.
<https://doi.org/10.1111/jzo.12465>
- Hernandez L.P., Gibb A.C., Ferry-Graham L.A. 2009. Trophic apparatus in cyprinodontiform fishes: functional specializations for picking and scraping behaviors // *J. Morph.* V. 270. P. 645.
<https://doi.org/10.1002/jmor.10711>
- Hilton E.J. 2007. Redescription of *Orthosternarchus tamandua* (Boulenger, 1898) (Gymnotiformes, Apteronotidae), with reviews of its ecology, electric organ discharges, external morphology, osteology, and phylogenetic affinities // *Proc. Acad. Nat. Sci. Phil. V.* 156. P. 1.
[https://doi.org/10.1635/0097-3157\(2007\)156\[1:ROOT-BG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1635/0097-3157(2007)156[1:ROOT-BG]2.0.CO;2)

- Hilton E.J., Fernandes C.C. 2017. Identity of “*Apteronotus bonapartii*” (Castelnau, 1855), a sexually dimorphic South American knife-fish from the Amazon, with notes on its cranial osteology and on the taxonomic status of “*Apteronotus*” *apurensis* Fernandez-Yepe, 1968 (Gymnotiformes, Apteronotidae) // Proc. Acad. Nat. Sci. Phil. V. 165. P. 91.
<https://doi.org/10.1635/053.165.0109>
- Huskey S.H., Turingan R.G. 2001. Variation in prey-resource utilization and oral jaw gape between two populations of largemouth bass, *Micropterus salmoides* // Environ. Biol. Fish. V. 61. P. 185.
<https://doi.org/10.1023/A:1011095526939>
- Jacobs C. 2018. Broad scale patterns in the evolution of teleost suction feeding: does the mechanism evolve to maximize suction performance? // J. Exp. Biol. V. 221. № 7. P. 1.
- Jacobs C.N., Holzman R. 2018. Conserved spatio-temporal patterns of suction-feeding flows across aquatic vertebrates: a comparative flow visualization study // J. Exp. Biol. V. 221. P. 1.
<https://doi.org/10.1242/jeb.174912>
- Janovetz J. 2002. Functional morphology of feeding in pacus, silver dollars, and piranhas (Teleostei: Serrasalminae) // Chicago: Ph. D. Thes. Univ.
- Janovetz J. 2005. Functional morphology of feeding in the scale-eating specialist *Catoprion mento* // J. Exp. Biol. V. 208. P. 4757.
<https://doi.org/10.1242/jeb.01938>
- Johnson G.D., Baldwin C.C., Okiyama M. et al. 1996. Osteology and relationships of *Pseudotrichonotus altivelis* (Teleostei: Aulopiformes: Pseudotrichonotidae) // Ichthyol. Res. V. 43. P. 17.
- Jones A.M., Brown C., Gardner S. 2011. Tool use in the tusk-fish *Choerodon schoenleinii*? // Coral Reef. V. 30. № 3. P. 865.
<https://doi.org/10.1007/s00338-011-0790-y>
- Kaufman L.S. 1983. Effects of hurricane Allen on reef fish assemblages near Discovery Bay, Jamaica // Coral Reefs. V. 2 (1). P. 43.
- Kirchhoff H. 1958. Funktionell-anatomische Untersuchung des Visceralapparates von *Clupea harengus* L. // Zool. Jb. Anat. V. 76. P. 461.
- Konow I.M., Bellwood D.R. 2005. Prey-capture in *Pomacanthus semicirculatus* (Teleostei, Pomacanthidae): functional implications of intramandibular joints in marine angelfishes // J. Exp. Biol. V. 208. P. 1421.
<https://doi.org/10.1242/jeb.01552>
- Konow N., Bellwood D.R. 2011. Evolution of high trophic diversity based on limited functional disparity in the feeding apparatus of marine angelfishes (f. Pomacanthidae) // PLoS One. V. 6. № 9. P. 1.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024113>
- Konow N., Ferry-Graham L.A. 2013. Functional morphology of butterflyfishes // The biology of butterflyfishes. Boca Raton. CRC Press. P. 19.
<https://doi.org/10.1201/b15458>
- Konow N., Sanford C.P.J. 2008. Biomechanics of a convergently derived prey-processing mechanism in fishes: evidence from comparative tongue-bite apparatus morphology and raking kinematics // J. Exp. Biol. V. 211. P. 3378.
<https://doi.org/10.1242/jeb.023564>
- Konow N., Krijestorac B., Sanford C.P.J. et al. 2013. Prey processing in the Siamese fighting fish (*Betta splendens*) // J. Comp. Physiol. V. 199. P. 641.
<https://doi.org/10.1007/s00359-013-0819-5>
- Konstantinidis P., Johnson G.D. 2016. Osteology of the teleost fishes of the genus *Gigantura* (Brauer, 1901), Teleostei: Aulopiformes // Zool. J. Linn. Soc. V. 179. № 2. P. 338.
<https://doi.org/10.1111/zoj.12469>
- Lauder G.V. 1979. Feeding mechanisms in primitive teleosts and in the halecomorph fish *Amia calva* // J. Zool. Lond. V. 187. P. 543.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1979.tb03386.x>
- Lauder G.V. 1980. The suction feeding mechanism in sunfishes (*Lepomis*): an experimental analysis // J. Exp. Biol. V. 88. P. 49.
- Lauder G.V. 1981. Intraspecific functional repertoires in the feeding mechanism of the characoid fishes *Lebiasina*, *Hoplias* and *Chalceus* // Copeia. V. 1981. № 1. P. 154.
- Lauder G.V. 1982. Patterns of evolution in the feeding mechanism of actinopterygian fishes // Amer. Zool. V. 22. P. 275.
- Lauder G.V. 1983a. Functional and morphological bases of trophic specialization in sunfishes (Teleostei, Centrarchidae) // J. Morph. V. 178. P. 1.
- Lauder G.V. 1983b. Functional design and evolution of the pharyngeal jaw apparatus in euteleostean fishes // J. Linn. Soc. Zool. V. 77. P. 1.
- Lauder G.V. 1983c. Food capture // Fish biomechanics. New York: Praeger Publ.
- Lauder G.V. 1985a. Aquatic feeding in lower vertebrates // Functional vertebrate morphology. Cambridge: Harvard Univ. Press.
- Lauder G.V. 1985b. Functional morphology of the feeding mechanism in lower vertebrates // Functional morphology in vertebrate. New York: Gustav Fischer.
- 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*. Netherlands: Junk Publ. P. 365.
- Lauder G.V., Liem K.F. 1981. Prey capture by *Luciocephalus pulcher*: implications for models of jaw protrusion in teleost fishes // Environ. Biol. Fish. V. 6. № 3/4. P. 257.
- Lauder G.V., Norton S.F. 1980. Asymmetrical muscle activity during feeding in the gar, *Lepisosteus oculatus* // J. Exp. Biol. V. 84. P. 17.
- Lauder G.V., Shaffer H.B. 1993. Design of feeding systems in aquatic vertebrates: major patterns and their evolutionary interpretations // The skull, functional and evolutionary mechanisms. Chicago: Univ. Chicago Press. V. 3.
- Lauder G.V., Wainwright P., Findeis E. 1986. Physiological mechanisms of aquatic prey capture in sunfishes: functional determinants of buccal pressure changes // Comp. Biochem. Physiol. A. V. 84. P. 729.
- Liem K.F. 1967. Functional morphology of the head of the anabantoid teleost fish, *Helostoma temminckii* // J. Morph. V. 121. P. 135.

- Liem K.F. 1970. Comparative functional anatomy of the *Nandidae* (Pisces: Teleostei) // Field. Zool. Ser. V. 56. P. 1.
- Liem K.F. 1978. Modulatory multiplicity in the functional repertoire of the feeding mechanism in cichlid fishes. I. Piscivores // J. Morph. V. 158. P. 323.
- Liem K.F. 1979. Modulatory multiplicity in the feeding mechanism in cichlid fishes, as exemplified by the invertebrate pickers of Lake Tanganyika // J. Zool. Lond. V. 189. P. 93.
- Liem K.F. 1980. Acquisition of energy by teleosts: adaptive mechanisms and evolutionary patterns // Environmental physiology of fishes. New York: Plenum Press.
- Liem K.F. 1993. Ecomorphology of the teleostean skull // The skull: functional and evolutionary mechanisms. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Liem K.F., Lauder G.V. 1980. The feeding mechanism and cephalic myology of *Salvelinus fontinalis*: form, function, and evolutionary significance // Charrs: salmonids of the genus *Salvelinus*. Netherlands: Junk Publ.
- Lindquist D.G., Dillaman R.M. 1986. Trophic morphology of four western atlantic blennies (Pisces: Blenniidae) // Copeia. V. 1986. № 1. P. 207.
- Longley W.H., Hildebrand S.F. 1941. Systematic catalogue of the fishes of Tortugas, Florida with observations on color, habits, and local distribution. Pap. Tortugas Lab. Publs. Carnegie Inst. Washington. P. 205.
- Longo S.J., McGee M.D., Oufiero C.E. et al. 2016. Body ram, not suction, is the primary axis of suction-feeding diversity in spiny-rayed fishes // J. Exp. Biol. V. 219. P. 119.
<https://doi.org/10.1242/jeb.129015>
- Longo S.J., Goodearly T., Wainwright P.C. 2018. Extremely fast feeding strikes are powered by elastic recoil in a seahorse relative, the snipefish, *Macroramphosus scolopax* // Proc. R. Soc. B. V. 285. P. 1.
- 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.
<https://doi.org/10.2307/1447530>
- Mackey B., Vanderploeg K., Ferry L.A. 2014. Variation in prey capture mechanics in the swordtail, *Xiphophorus helleri* in response to food type // J. Ariz.-Nevad. Acad. Sci. V. 45. № 2. P. 59.
<https://doi.org/10.2181/036.045.0201>
- Mehta R.S. 2009. Ecomorphology of the moray bite: relationship between dietary extremes and morphological diversity // Physiol. Biochem. Zool. V. 82. № 1. P. 90.
- Mehta R.S., Wainwright P.C. 2007. Biting releases constraints on moray eel feeding kinematics // J. Exp. Biol. V. 210. P. 495.
<https://doi.org/10.1242/jeb.02663>
- Meyer J., Goethals T., 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.
<https://doi.org/10.1111/joa.12836>
- Motta P.J. 1982. Functional morphology of the head of the inertial suction feeding butterflyfish, *Chaetodon miliaris* (Perciformes, Chaetodontidae) // J. Morph. V. 174. P. 283.
- Motta P.J. 1984. Mechanics and functions of jaw protrusion in teleost fishes: a review // Copeia. V. 1984. № 1. P. 1.
<https://doi.org/10.2307/1445030>
- Motta P.J. 1988. Functional morphology of the feeding apparatus of ten species of Pacific butterflyfishes, (Perciformes, Chaetodontidae): an ecomorphological // Environ. Biol. Fish. V. 22. № 1. P. 39.
- Motta P.J. 2004. Prey capture behavior and feeding mechanics of elasmobranchs // Biology of sharks and their relatives. Boca Raton: CRC Press.
- Muller M. 1987. Optimization principles applied to the mechanism of neurocranium elevation and mouth bottom depression in bony fishes (Halecostomi) // J. Theor. Biol. V. 126. № 3. P. 343.
- Muller M. 1989. A quantitative theory of expected volume changes of the mouth during feeding in teleost fishes // J. Zool. Lond. V. 217. P. 639.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1989.tb02515.x>
- Muller M., Osse J.W.M. 1984. Hydrodynamics of suction feeding in fish // Trans. Zool. Soc. Lond. V. 37. P. 51.
- Muller M., Osse J.W.M., Verhagen J.H.G. 1982. A quantitative hydrodynamical model of suction feeding in fish // J. Theor. Biol. V. 95. № 1. P. 49.
- Nemeth D.H. 1997. Modulation of attack behavior and its effects on feeding performance in a trophic generalist fish, *Hexagrammos decagrammus* // J. Exp. Biol. V. 200. P. 2155.
- Nielsen J.G., Bertelsen E., Jespersen A. 1989. The Biology of *Eurypharynx pelecanoides* (Pisces, Eurypharyngidae) // Acta Zool. Stock. V. 70. № 3. P. 187.
- Norton S.F. 1991. Capture success and diet of cottid fishes: the role of predator morphology and attack kinematics // Ecology. V. 72. P. 1807.
- Norton S.F., Brainerd E.L. 1993. Convergence in the feeding mechanics of ecomorphologically similar species in the Centrarchidae and Cichlidae // J. Exp. Biol. V. 176. P. 11.
- Nyberg D.W. 1971. Prey capture in the largemouth bass // Amer. Midl. Nat. V. 86. P. 128.
- Olivier D., Parmentier E., Frederich B. 2016. Insight into biting diversity to capture benthic prey in damselfishes (Pomacentridae) // Zool. Anz. V. 264. P. 47.
<https://doi.org/10.1016/j.jcz.2016.07.006>
- Olney J.E., Johnson G.D., Baldwin C.C. 1993. Phylogeny of lampridiform fishes // Bull. Mar. Sci. V. 32. № 1. P. 137.
- Osse J.W.M. 1969. Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis* L.): an electromyographic study // Neth. J. Zool. V. 19. P. 289.
- Osse J.W.M. 1985. Jaw protrusion, an optimization of the feeding apparatus of teleosts? // Acta Biotheor. V. 34. P. 219.
- Osse J.W.M., Muller M. 1980. A model of suction feeding in teleostean fishes with some implications for ventilation // Environmental physiology of fishes. Boston: Springer.
- Otten E. 1983. The jaw mechanism during growth of a generalized *Haplochromis* species: *H. elegans* Trewavas 1933 (Pisces, Cichlidae) // Neth. J. Zool. V. 33. № 1. P. 55.

- 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. P. 391.
- 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) // Zoomorph. V. 120. P. 29.
<https://doi.org/10.1007/s004359900020>
- Pasi B.M., Carrier D.R. 2003. Functional trade-offs in the limb muscles of dogs selected for running vs. fighting // J. Evol. Biol. V. 16. P. 321.
<https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00512.x>
- Pasko L. 2010. Tool-like behavior in the sixbar wrasse, *Thalassoma hardwicke* (Bennett, 1830) // Zool. Biol. V. 29. P. 767.
<https://doi.org/10.1002/zoo.20307>
- Pietsch T.W. 1972. A review of the monotypic deep-sea anglerfish family Centrophrynidae: taxonomy, distribution and osteology // Copeia. V. 1972. № 1. P. 17.
- Pietsch T.W. 1978. The feeding mechanism of *Stylephorus chordatus* (Teleostei: Lampridiformes): functional and ecological implications // Copeia. V. 1978. № 2. P. 255.
- Porter H.T., Motta P.J. 2004. A comparison of strike and prey capture kinematics of three species of piscivorous fishes: florida gar (*Lepisosteus platyrhincus*), redfin needlefish (*Strongylura notata*), and great barracuda (*Sphyrna barracuda*) // Mar. Biol. V. 145. P. 989.
<https://doi.org/10.1007/s00227-004-1380-0>
- Purcell S.W., Bellwood D.R. 1993. The functional analysis of food procurement in two surgeonfish species, *Acanthurus nigrofusus* and *Ctenochaetus striatus* (Acanthuridae) // Environ. Biol. Fish. V. 37. P. 139.
- Rand D.S., Lauder G.V. 1981. Prey capture in the chain pickerel, *Esox niger*: correlations between feeding and locomotor behavior // Can. J. Zool. V. 59. P. 1072.
- Sanderson S.L., Cech J.J., Cheer A.Y. 1994. Paddlefish buccal flow velocity during ram suspension feeding and ram ventilation // J. Exp. Biol. V. 186. P. 145.
- Sanford C.P., Lauder G.V. 1989. Functional morphology of the "tongue-Bite" in the Osteoglossomorph fish *Notopteris* // J. Morph. V. 202. P. 379.
- Sanford C.P.J., Lauder G.V. 1990. Kinematics of the tongue-bite apparatus in osteoglossomorph fishes // J. Exp. Biol. V. 154. P. 137.
- Sanford C.P.J., Wainwright P.C. 2002. Use of sonomicrometry demonstrates the link between prey capture kinematics and suction pressures in largemouth bass // J. Exp. Biol. V. 205. P. 3445.
<https://doi.org/10.1242/jeb.205.22.3445>
- Santana C.D., Vari R.P. 2009. The South American electric fish genus *Platyurosternarchus* (Gymnotiformes: Apteronotidae) // Copeia. V. 2009. № 2. P. 233.
<https://doi.org/10.1643/CI-08-082>
- Santana C.D., Vari R.P. 2010. Electric fishes of the genus *Sternarchorhynchus* (Teleostei, Ostariophysi, Gymnotiformes): phylogenetic and revisionary studies // Zool. J. Linn. Soc. V. 159. P. 223.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00588.x>
- Schaefer S.A., Lauder G.V. 1986. Historical transformation of functional design: evolutionary morphology of feeding mechanisms in loricarioid catfishes // Syst. Zool. V. 35. № 4. P. 489.
- Schaeffer B., Rosen D.E. 1961. Major adaptive levels in the evolution of the actinopterygian feeding mechanism // Amer. Zool. V. 1. P. 187.
- Schnell N.K., Johnson G.D. 2017. Evolution of a functional head joint in deep-sea fishes (Stomiidae) // PLoS ONE. V. 12. № 2. P. 1.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170224>
- Schnell N.K., Bernstein P., Maier W. 2008. The "Pseudocraniovertebral articulation" in the deep-sea fish *Stomias boa* (Teleostei: Stomiidae) // J. Morph. V. 269. P. 513.
<https://doi.org/10.1002/jmor.10584>
- Schondube J.E., Del Rio C.M. 2003. The flowerpiercers' hook: an experimental test of an evolutionary trade-off // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 270. P. 195.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2231>
- Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J. 2001. Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics // Rev. Fish Biol. Fisher. V. 10. P. 393.
<https://doi.org/10.1023/A:1012270422092>
- Sonnefeld M., Turingan R.G., Sloan T.J. 2014. Functional morphological drivers of feeding mode in marine teleost fishes // Advan. Zool. Bonat. V. 2. № 1. P. 6.
<https://doi.org/10.13189/azb.2014.020102>
- Tkint T., Verheyen E., Kegel B. et al. 2012. Dealing with food and eggs in mouthbrooding cichlids: structural and functional trade-offs in fitness related traits // PLoS ONE. V. 7. № 2. P. 1.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031117>
- Tran H.Q., Mehta R.S., Wainwright P.C. 2010. Effects of ram speed on prey capture kinematics of juvenile Indo-Pacific tarpon, *Megalops cyprinoides* // Zool. V. 113. P. 75.
<https://doi.org/10.1016/j.zool.2009.08.002>
- Travers R.A. 1984. A review of the Mastacembeloidei, a sub-order of synbranchiform teleost fishes. Part 1. Anatomical descriptions // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. V. 46. № 1. P. 1.
- Turingan R.G. 1994. Ecomorphological relationships among Caribbean tetraodontiform fishes // J. Zool. Lond. V. 233. P. 493.
<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. Morph. V. 215. P. 101.
- Turingan R.G., Wainwright P.C., Hensley D.A. 1995. Interpopulation variation in prey use and feeding biomechanics in Caribbean triggerfishes // Oecologia. V. 102. P. 296.
- Van Damme R., Wilson R., Vanhooydonck B., Aerts P. 2002. Performance constraints in decathletes // Nature. V. 415. P. 755.
<https://doi.org/10.1038/415755b>
- Van Leeuwen J.L. 1984. A quantitative study of flow in prey capture by rainbow trout, with general consideration of actinopterygian feeding mechanisms // Trans. Zool. Soc. Lond. V. 37. P. 137.
- Van Leeuwen J.L., Muller M. 1984. Optimum sucking techniques for predatory fish // Trans. Zool. Soc. Lond. V. 37. P. 137.

- Vial C.I., Ojeda F.P. 1990. Cephalic anatomy of the herbivorous fish *Girella laevis* (Osteichthyes: Kyphosidae): mechanical considerations of its trophic function // *Rev. Chil. Hist. Nat.* V. 63. P. 247.
- Vial C.I., Ojeda F.P. 1992. Comparative analysis of the head morphology of Pacific temperate kyphosid fishes: a morpho-functional approach to prey-capture mechanisms // *Rev. Chil. Hist. Nat.* V. 65. P. 471.
- Vilasri V. 2013. Comparative anatomy and phylogenetic systematics of the family Uranoscopidae (Actinopterygii: Perciformes) // *Memor. Facult. Fish. Sci.* V. 55. № 1–2. P. 1.
- Visser J., Barel C.D.N. 1996. Architectonic constraints on the hyoid's optimal starting position for suction feeding of fish // *J. Morph.* V. 228. P. 1.
- Wainwright P.C. 1987. Biomechanical limits to ecological performance: mollusc-crushing by the Caribbean hogfish, *Lachnolaimus maximus* (Labridae) // *J. Zool. Lond.* V. 213. P. 283.
- Wainwright P.C. 1988. Morphology and ecology: the functional basis of feeding constraints in Caribbean labrid fishes // *Ecology*. V. 69. P. 635.
- Wainwright P.C. 1999. Ecomorphology of prey capture in fishes // *Advanc. Ichthyol. Res.* Jiwaji: Univ. Press.
- Wainwright P.C., Bellwood D.R. 2002. Ecomorphology of feeding in coral reef fishes // *Coral reef fishes dynamics and diversity in a complex ecosystem*. Orlando: Acad. Press.
- Wainwright P.C., Richard B.A. 1995. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes // *Environ. Biol. Fish.* V. 44. P. 97.
- Wainwright P.C., Shaw S.S. 1999. Morphological basis of kinematic diversity in feeding sunfishes // *J. Exp. Biol.* V. 202. P. 3101.
<https://doi.org/10.1242/jeb.202.22.3101>
- Wainwright P.C., Turingan R.G. 1993. Coupled versus uncoupled functional systems: motor plasticity in the queen triggerfish *Balistes vetula* // *J. Exp. Biol.* V. 180. P. 290.
- Wainwright P.C., Turingan R.G. 1996. Muscular basis of buccal pressure: inflation behavior in the striped burrfish *Chilomycterus schoepfi* // *J. Exp. Biol.* V. 199. P. 1209.
- Wainwright P.C., Sanford C.P.J., Reilly S.M. et al. 1989. Evolution of motor patterns: aquatic feeding in salamanders and ray-finned fishes // *Brain Behav. Evol.* V. 34. P. 329.
- 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.
<https://doi.org/10.2307/1446758>
- Wainwright P., Carroll A.M., Collar D.C. et al. 2007. Suction feeding mechanics, performance, and diversity in fishes // *Integr. Comp. Biol.* V. 47. № 1. P. 96.
<https://doi.org/10.1093/icb/icm032>
- Waltzek T.B., Wainwright P.C. 2003. Functional morphology of extreme jaw protrusion in neotropical cichlids // *J. Morph.* V. 257. P. 96.
<https://doi.org/10.1002/jmor.10111>
- Wassenbergh S., Roos G., Genbrugge A. et al. 2009. Suction is kids play: extremely fast suction in newborn seahorses // *Biol. Lett.* V. 5. P. 200.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0765>
- Wassenbergh S., Leysen H., Adriaens D. et al. 2013. Mechanics of snout expansion in suction-feeding seahorses: musculoskeletal force transmission // *J. Exp. Biol.* V. 216. P. 407.
<https://doi.org/10.1242/jeb.074658>
- Wassenbergh S., Day S.W., Hernandez L.P. et al. 2015. Suction power output and the inertial cost of rotating the neurocranium to generate suction in fish // *J. Theor. Biol.* V. 372. P. 159.
<https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.03.001>
- Watson J. 2013. Fine-scale behavior of coral reef fishes in a small Floridian marine reserve // *SNS Master's Theses*.
- Webb P.W. 1984. Body and fin form and strike tactics of four teleost predators attacking fathead minnow (*Pimephales promelas*) prey // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 41. P. 157.
<https://doi.org/10.1139/f84-016>
- Westneat M.W. 1990. Feeding mechanics of teleost fishes (Labridae; Perciformes): a test of four-bar linkage models // *J. Morph.* V. 205. P. 269.
<https://doi.org/10.1002/jmor.1052050304>
- Westneat M.W. 1991. Linkage biomechanics and evolution of the jaw protrusion mechanism of the sling-jaw wrasse, *Epibulus insidiator* // *J. Exp. Biol.* V. 159. P. 165.
<https://doi.org/10.1242/jeb.159.1.165>
- Westneat M.W. 1994. Transmission of force and velocity in the feeding mechanisms of labrid fishes (Teleostei, Perciformes) // *Zoomorphology*. V. 114. P. 103.
<https://doi.org/10.1007/BF00396643>
- Westneat M.W. 1995a. Phylogenetic systematics and biomechanics in ecomorphology // *Environ. Biol. Fish.* V. 44. P. 263.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-1356-6_18
- Westneat M.W. 1995b. Feeding, function and phylogeny: analysis of historical biomechanics in labrid fishes using comparative methods // *Syst. Biol.* V. 44. P. 361.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/44.3.361>
- Westneat M.W. 2003. A biomechanical model for analysis of muscle force, power output and lower jaw motion in fishes // *J. Theor. Biol.* V. 223. № 3. P. 269.
[https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(03\)00058-4](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(03)00058-4)
- Westneat M.W. 2004. Evolution of levers and linkages in the feeding mechanisms of fishes // *Integr. Comp. Biol.* V. 44. P. 378.
<https://doi.org/10.1093/icb/44.5.378>
- Westneat M. W. 2005. Skull biomechanics and suction feeding in fishes // *Fish Physiol.* V. 23. P. 29.
[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(05\)23002-9](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(05)23002-9)
- Westneat M.W. 2006. Skull biomechanics and suction feeding in fishes // *Fish physiology: fish biomechanics*. Chapt. 2. *Fish Physiol.* Ser. V. 23.
- Westneat M.W., Wainwright P.C. 1989. The feeding mechanism of the sling-jaw wrasse *Epibulus insidiator* (Labridae, Teleostei): evolution of a novel functional system // *J. Morph.* V. 202. P. 129.
<https://doi.org/10.1002/jmor.1052020202>
- Winterbottom R. 1974. The familial phylogeny of the *Tetraodontiformes* (Acanthopterygii: Pisces) as evidenced by their comparative myology // *Smiths. Contrib. Zool.* V. 155. P. 1.

Diversity Methods of the Strike Teleostei in Connection with Morphology Their Jaw Apparatus (Review)

E. S. Gromova¹, * and V. V. Makhotin¹

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

**e-mail: zhenya_s@inbox.ru*

The paper provides a review features of the strike Teleostei methods — suction, ram and bite, in different representatives at the definitive stage of development with characteristic morphology traits their feeding apparatus at qualitative level. In the paper we describe new traits of construction jaw apparatus some Teleostei species, those testify in favour application them several methods of the strike separately or at a time during feeding.

Keywords: Teleostei, methods of the strike, functional morphology, feeding apparatus, suction, ram, variants of the bite