

УДК 597.554.3.591.473.31

## ДЕТАЛИ СТРОЕНИЯ СКЕЛЕТА, МЫШЦ И СОЕДИНИТЕЛЬНОТКАННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ГОЛОВЫ БЕЛОГО ТОЛСТОЛОБИКА *HYPOPHthalmichthys molitrix* (CYPRINIDAE) В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЕГО ВИСЦЕРАЛЬНОГО АППАРАТА

© 2019 г. В. В. Махотин<sup>1</sup>, \*, Е. С. Громова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия

\*E-mail: vmakhotin@mail.ru

Поступила в редакцию 24.10.2017 г.

После доработки 04.12.2017 г.

Принята в печать 21.12.2017 г.

В работе подробно рассмотрено строение некоторых мускулов, связок, апоневротических конструкций и остеологических признаков висцерального аппарата белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*. Выявлен ряд признаков челюстного аппарата, свидетельствующий о приспособлении к пульсирующей всасывательной фильтрации. На основании изучения результатов анатомирования и литературных данных анализируются особенности функционирования аппарата питания.

**Ключевые слова:** белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix*, висцеральный аппарат, функциональная морфология, наджаберный орган, фильтрация, цедильный аппарат, способы питания.

**DOI:** 10.1134/S0042875219010053

Исследование строения висцерального аппарата рыб позволяет охарактеризовать принципиальные возможности его функционирования. Анализ работы мышц и соединительнотканых элементов является одним из основных методов, позволяющих понять механизм действия аппарата питания. Идентификация ключевых признаков специализации черепа к определённому способу добычи пищи предоставляет новые возможности для объяснения морфологического сходства челюстного аппарата у неродственных таксонов рыб. Аппарат питания белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* представляет собой уникальный пример приспособления карповых (Cyprinidae) к фильтрации при помощи тупикового отсеивания (Bhave, 1997; Motta et al., 2010). Данный вид обладает сложно устроенным цедильным механизмом, важным составляющим которого является наджаберный орган. Макроскопическое строение последнего является предметом неослабевающего интереса (Bensam, 1964; Nelson, 1967; Bertmar, Stromberg, 1969; Bertmar et al., 1969; Miller, 1969; Vauchot et al., 1993; Pasleau et al., 2010), в том числе у толстолобика (Boulenger, 1901; Веригин, 1950, 1957; Замбриборщ, 1957; Wilamowski, 1972; Susłowska, Urbanowicz, 1983; Hansen et al., 2014). У белого толстолобика улитковые каналы (Замбриборщ, 1957) наджаберного органа, поддерживаемые верхни-

ми элементами жаберных дуг, погружены в ткань нёбного органа (Doosey, Bart, 2011). Это обширное разрастание дорсальной стенки ротовой полости рыбы несёт многочисленные вкусовые почки (Konishi, Zotterman, 1961; Morita, Finger, 1985). Отдельные жаберные тычинки преобразованы в фильтрующие элементы специфического строения, которое напоминает мелкоячеистое сито и позволяет рыбе с помощью него задерживать планктон (Бромлей, 1936; Боруцкий, 1950; Jirasek et al., 1981; Hampl et al., 1983; Kolar et al., 2005; Walleser et al., 2014). Белый толстолобик – объект аквакультуры (Liang et al., 1981; Rimon, Shilo, 1982; Starling, 1993), состав его корма известен (Spataru, 1977; Cremer, Smitherman, 1980; Smith, 1989; Xie, 1999), однако механизм отцеживания пищи его висцеральным аппаратом до сих пор является предметом дискуссии. Имеются немногочисленные описания особенностей черепа (Watanabe, 1951; Веригин, 1957; Богуцкая, 1988, 1990; Johal et al., 2000a, 2000b) и единичные работы, совмещающие описание отдельных висцеральных мускулов и остеологических признаков белого толстолобика (Замбриборщ, 1957; Howes, 1981; Susłowska, Urbanowicz, 1983), которые, на наш взгляд, требуют дополнения и корректировки, поскольку не позволяют составить полную картину строения и функционирования его аппарата питания.

Цель настоящей работы – провести детальный анализ морфологии некоторых мышц и соединительнотканых элементов висцерального аппарата белого толстолобика для исследования их совместной работы в ходе фильтрационного способа питания. Выполнено уточнение мест крепления и иннервации основного мускула (*m. pharyngo-oraеopercularis* – по: Замбриборщ, 1957), осуществляющего расширение улитковых каналов наджаберного органа. Описаны предполагаемые способы очищения фильтрующих элементов и улитковых каналов в процессе питания рыбы.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследовали строение мускулов и соединительнотканых элементов висцерального аппарата белого толстолобика, попутно отмечая особенности конструкции черепа и прохождения некоторых нервов. Изготовили пять спиртовых и три сухих препарата голов по традиционной методике (Ромейс, 1953). Подвижность структур ротового аппарата рыбы анализировали на трёх свежих препаратах головы. Препараты исследовали при помощи стереомикроскопа МБС-1. Рисунки формировали на основе цифровых цветных фотографий препаратов при помощи камеры Panasonic DMC-FZ8. Фотографии обрабатывали в программе Adobe Photoshop CS2, создавая по ним точные контурные рисунки, которые затем корректировали, сравнивая с исходным объектом.

Для описания скелетных элементов жаберных дуг, в том числе образующих стенки улитковых каналов наджаберного органа, используются термины из работы Замбриборща (1957). Для остеологических признаков остальных составляющих висцерального аппарата, нейрокраниума и плечевого пояса используются термины, применяемые в литературе при описании скелета карпообразных рыб (*Cypriniiformes*) (Harrington, 1955; Howes, 1980, 1981; Fink, Fink, 1981; Chen, 1996;

Conway, 2011). В работе также употребляются термины из работ, посвящённых изучению миологии карповых (Takahasi, 1925; Matthes, 1963; Ballintijn et al., 1972; Brousseau, 1976; Sibbing, 1982; Ballintijn, Punt, 1985; Кузнецов, 2007). Кроме того, использованы обозначения соединительнотканых элементов (Kirchhoff, 1958; Alexander, 1966, 1967; Anker, 1974; Staab et al., 2012; Громова, Махотин, 2016) и ветвлений головных нервов (Manigk, 1933; Lekander, 1949; Harrison, 1981; Puzdrowski, 1987; Graaf, 1990; Nakae, Sasaki, 2007; Nakae et al., 2011) различных представителей *Teleostei*. Обозначения ветвей каналов системы боковой линии на голове рыб даны по работе Суми с соавторами (Sumi et al., 2015). Вводятся некоторые термины для обозначения деталей структур мышечной и соединительнотканной систем висцерального аппарата белого толстолобика.

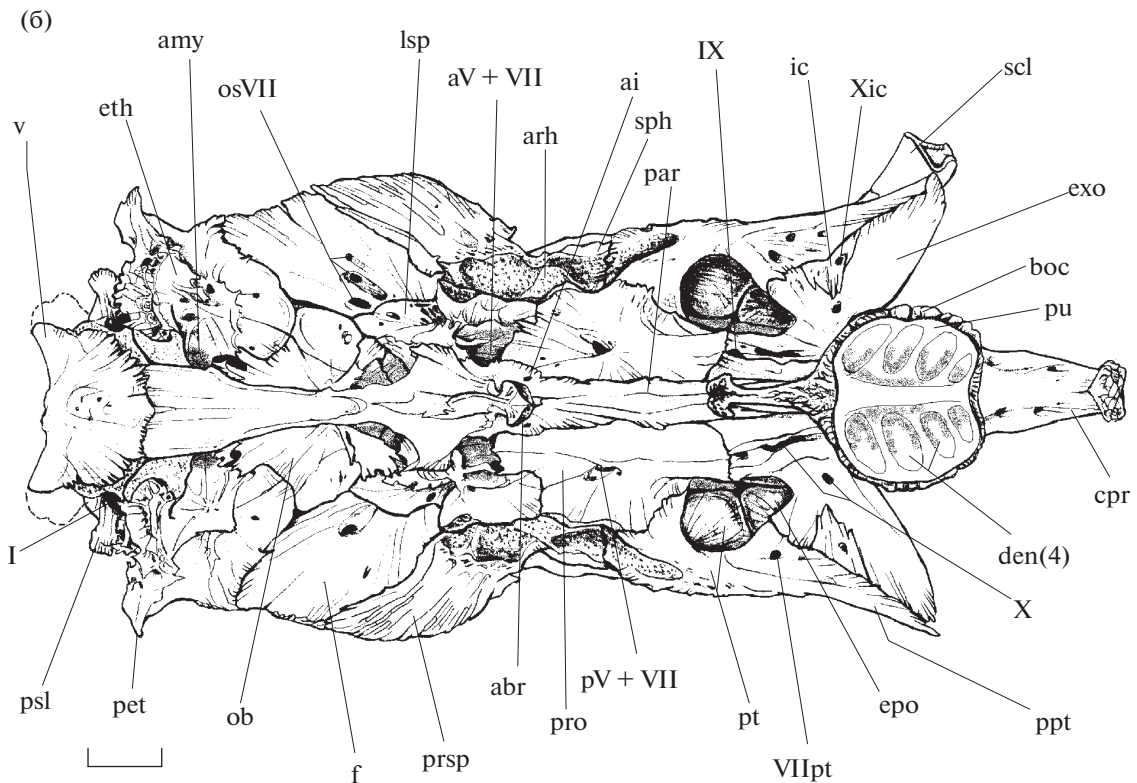
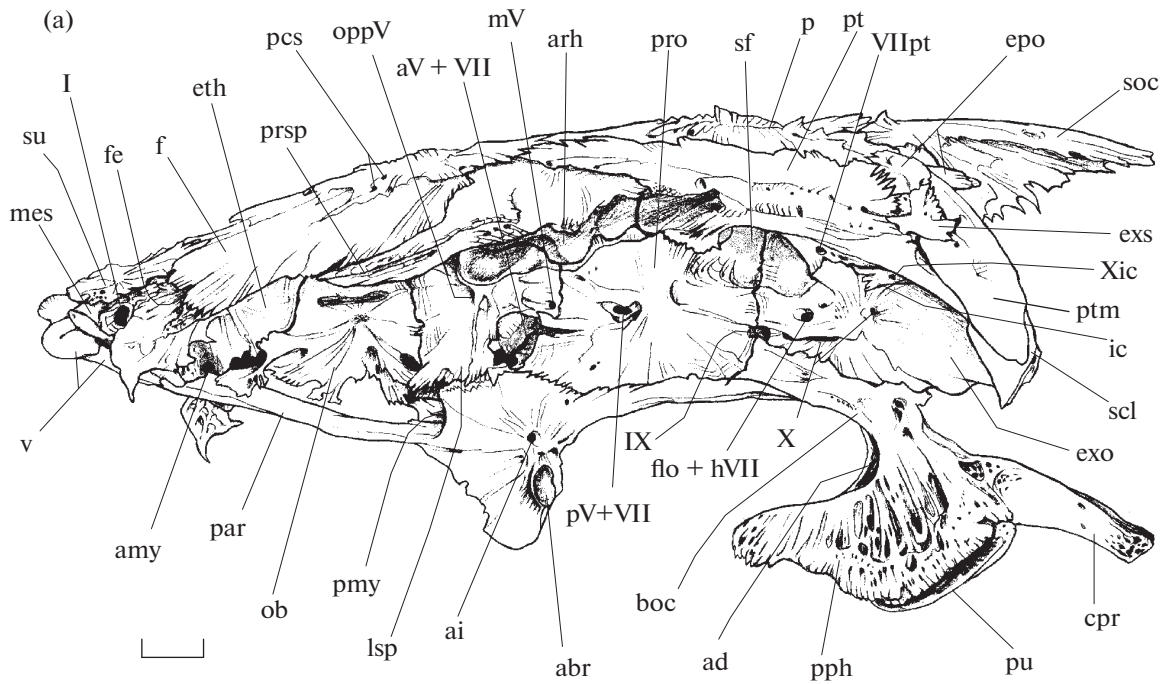
В тексте использованы следующие сокращения: *m.* – мускул (*musculus*), *fas.* – пучок (*fasciculus*), *lig.* – связка (*ligamentum*), *ap.* – апоневроз (*aponeurosis*), *t.* – сухожилие (*tendo*), *pr.* – отросток (*processus*), *f.* – foramen (отверстие), *car.* – cartilago (хрящ), *can.* – canalis (канал системы боковой линии), *n.* – nervus (нерв), *r.* – ramus (ветвь нерва), *tr.* – tractus (нервный тракт).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Особенности строения скелета черепа белого толстолобика

*Нейрокраниум* (рис. 1а, 1б). *Этмоидный отдел*. Хрящ преэтмоида сохраняется у взрослых рыб: он расположен на поверхности вогнутой площадки, которая формируется на границе vomer и mesethmoideum и видна сбоку. (На сухих препаратах нейрокраниума этот хрящ ссыхается, поэтому на рис. 1б место его расположения обозначено пунктирной линией.) *Supraethmoideum* имеет левый и правый латеральные отростки с ребристой вен-

**Рис. 1.** Череп белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*: а, б – нейрокраниум (вид сбоку и снизу); в, г – элементы висцерального скелета (вид снаружи и изнутри). Здесь и на рис. 2–5 обозначения даны по часовой стрелке. I – f. tr. olfactorius (I), fe – fenestra externa, f – frontale, eth – ectoethmoideum, prsp – pr. sphenoticus, pcs – pore can. supraorbitalis, oppV – f. r. ophthalmicus profundus (V), aV+VII – f. complex trigemino-facialis (V+VII) anterior, mV – f. r. mandibularis (V), arh – planum articularis hyomandibulare, pro – prooticum, sf – fossa subtemporale, p – parietale, pt – pteroticum, VIIpt – f. r. can. oticus (VII), epo – epioticum, soc – supraoccipitale, exs – extrascapulare, Xic – f. r. can. supratemporalis (X), ptm – posttemporale, ic – intercalare, scl – supracleithrum, exo – exoccipitale, cpr – pr. pharyngealis caudalis, pu – pulvinar pharyngealis, pph – pr. pharyngealis, ad – f. aorta dorsalis, boc – basioccipitale, X – f. n. vagus (X), flo+hyVII – f. r. levator operculi et hyoideoi (VII), IX – f. n. glossopharyngeus (IX), pV+VII – f. complex trigemino-facialis (V+VII) posterior, abr – planum articularis pharyngobranchiale 3+4, ai – f. arteria carotis interna, lsp – laterosphenoidium, pmy – f. myodome posterior, ob – orbitosphenoidium, par – parasphenoidium, amy – f. myodome anterior, v – vomer, mes – mesethmoideum, su – supraethmoideum; osVII – f. r. ophthalmicus superficialis (VII), sph – sphenoticum, den (4) – dens, ppt – pr. pteroticus, pet – pr. lateralis ectoethmoideum, psl – pr. lateralis supraethmoideum; o – operculum, po – pr. opercularis, hm – hyomandibulare, ch – crista hyomandibularis, fh – f. hyomandibularis externus, mt – metapterygoideum, q – quadratum, en – entopterygoideum, pal – palatinum, lpm – lig. palatosupraethmoideum, lp – lig. palatomaxillare, pc – pr. coronalis, d – dentale, ec – ectopterygoideum, anr – anguloarticulare, ra – retroarticulare, pa – pr. postarticularis, pq – pr. quadratus, sy – symplecticum, prop – praeoperculum, io – interoperculum, so – suboperculum; prh – верхнезадний угол гиомандибуляре (angulus hyomandibularis), fhi – f. hyomandibularis internus, ph – ножка гиомандибуляре (pedunculus hyomandibularis), cm – os coronomeckeli, cmk – car. Meckeli, ih – interhyale. Масштаб здесь и далее: 1 см.



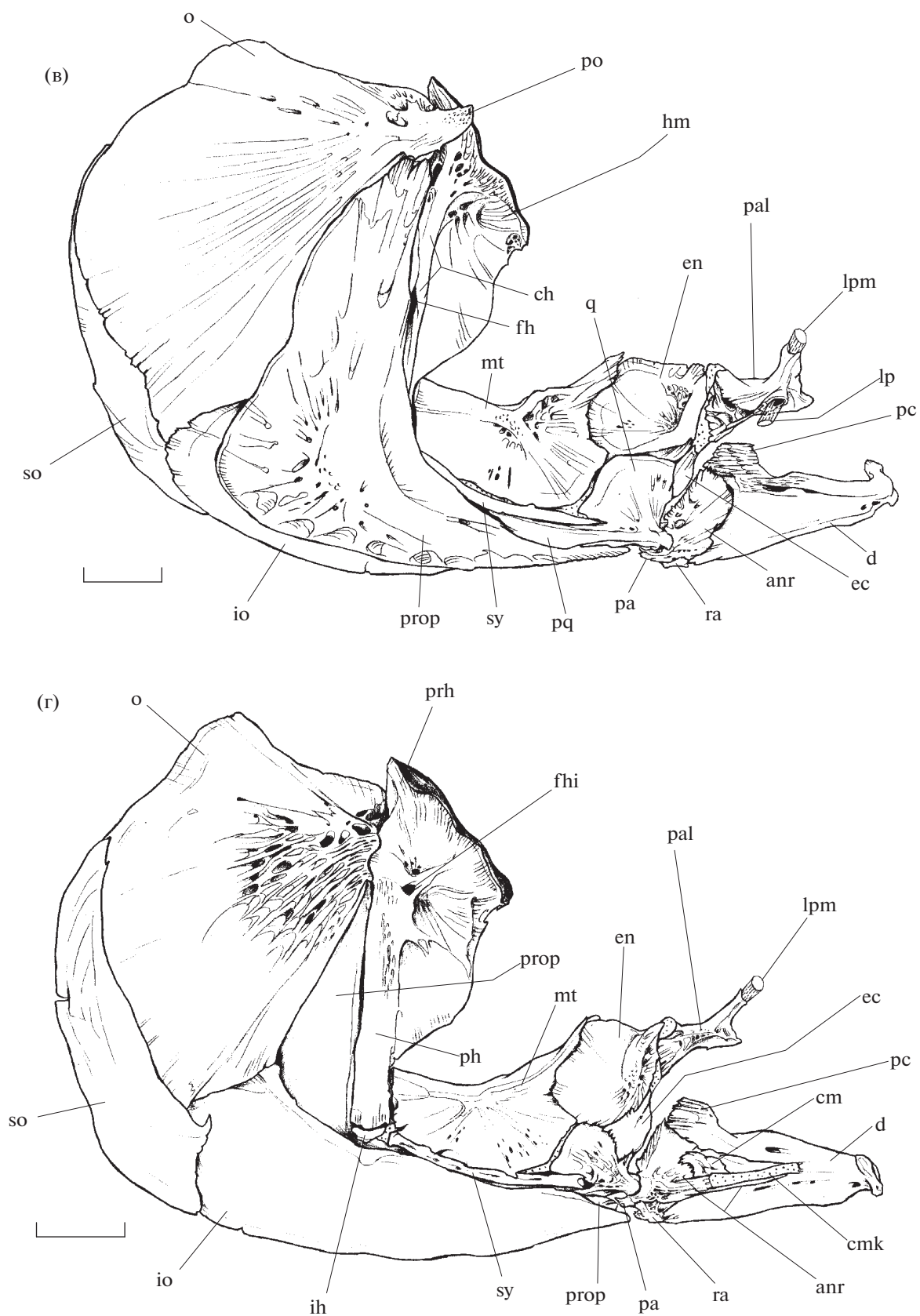


Рис. 1. Окончание

тральной поверхностью для прикрепления толстых *lig. palatosupraethmoideum*.

*Ectoethmoideum* представляет собой костную трубку для прохождения *tr. olfactorius* (I). Дорсальная поверхность кости сильно вогнута. Между ней, крышей *frontale* и крышей *supraethmoideum* образуется окно, заполненное жиром и ведущее в полость нейрокраниума. Входное отверстие окна не поддерживается связками; имеется узкий тяж соединительной ткани. Перед каналом переднего миодома слегка выпуклая вентральная поверхность *ectoethmoideum*, покрытая слоем хряща, образует плоский скользящий сустав, расположенный в поперечной плоскости, со слабо-вогнутым участком контакта *palatinum* и *entopterygoideum*, обитым соединительной тканью. Острый конусообразный латеральный отросток *ectoethmoideum* вставлен между *lacrimalis* и *supraorbitale*, которые прикрепляются к нему при помощи соединительной ткани. Узкий канал переднего миодома формируется вогнутой вентральной поверхностью *ectoethmoideum* и дорсальной поверхностью *parasphenoideum*, прикрытой слоем хряща. Левый и правый каналы лежат в поперечной плоскости, перпендикулярно *parasphenoideum*. Их внутренние отверстия могут сообщаться друг с другом.

*Глазничный отдел.* Пространство глазницы обширно: полость её верхнего отдела, заполненная жиром, формирует впадину, направленную каудально и составленную снизу *laterosphenoideum*, сзади и сверху *sphenoticum*, спереди и сверху *frontale*. Передняя поверхность *laterosphenoideum* в области суставной поверхности с *hyomandibulare* имеет отверстие для выхода *n. ophthalmicus profundus V*. Верхний участок латеральной поверхности *laterosphenoideum* перед границей с *prooticum* даёт выход *n. mandibularis V*. Вентральная сторона *frontale*, обращённая в глазницу, прободена многочисленными отверстиями для выхода *n. ophthalmicus superficialis VII*. На наружной стороне кости расположены гребни, которые открываются порами *can. supraorbitalis*.

Глазничный отдел подстилает передняя ветвь *parasphenoideum*. Ростральное отверстие заднего миодома треугольной формы, образовано срединной частью *parasphenoideum*. Крыша передней части миодома сформирована медиальным отростком этой кости, отделяющей полость миодома от мозговой полости. На дне канала данного участка *parasphenoideum* образует небольшой киль. В создании верхней стенки задней части миодома участвует *prooticum*. Наружная срединная поверхность *parasphenoideum* обеих сторон головы имеет отверстия для выхода *arteria carotis interna* и площадки, формирующие плоские суставы для причленения *pharyngobranchiale 3+4*.

*Слуховой отдел.* Включает в себя два отверстия для прохождения ветвей *complex trigemino-facialis V+VII* – переднее, сформированное задним краем *laterosphenoideum* и передним краем *prooticum*, и заднее, находящееся в центре *prooticum* (оно имеет костную перемычку).

Узкая задняя ветвь *parasphenoideum* располагается позади отверстий для выхода *arteria carotis interna* и сверху граничит с нижним краем *prooticum*. Небольшой участок передней области задней ветви *parasphenoideum* совместно с передним нижним фрагментом *prooticum* служит для причленения медиальной поверхности *epibranchiale 4*. Описываемые плоские сочленовные поверхности с каждой стороны обиты хрящом и представляют собой малоподвижный синхондроз.

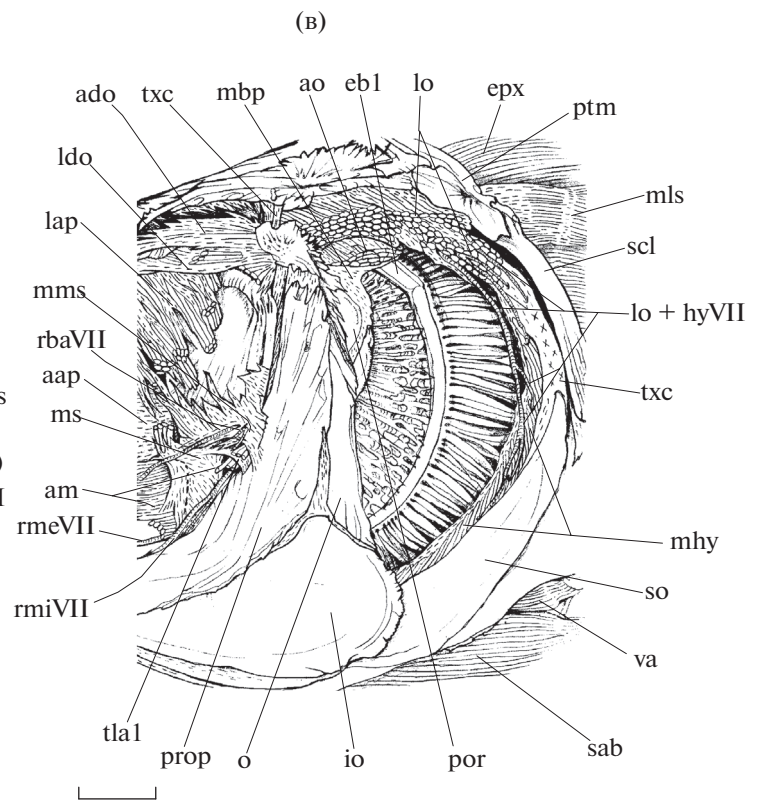
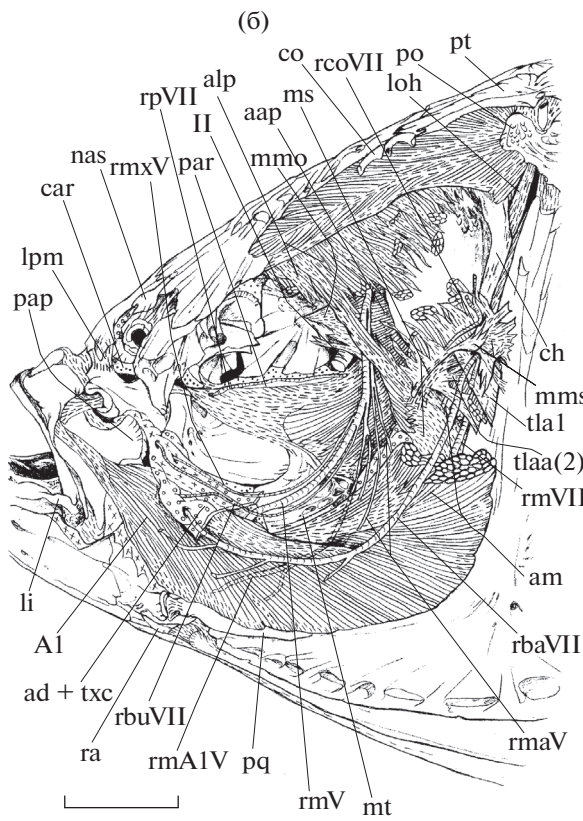
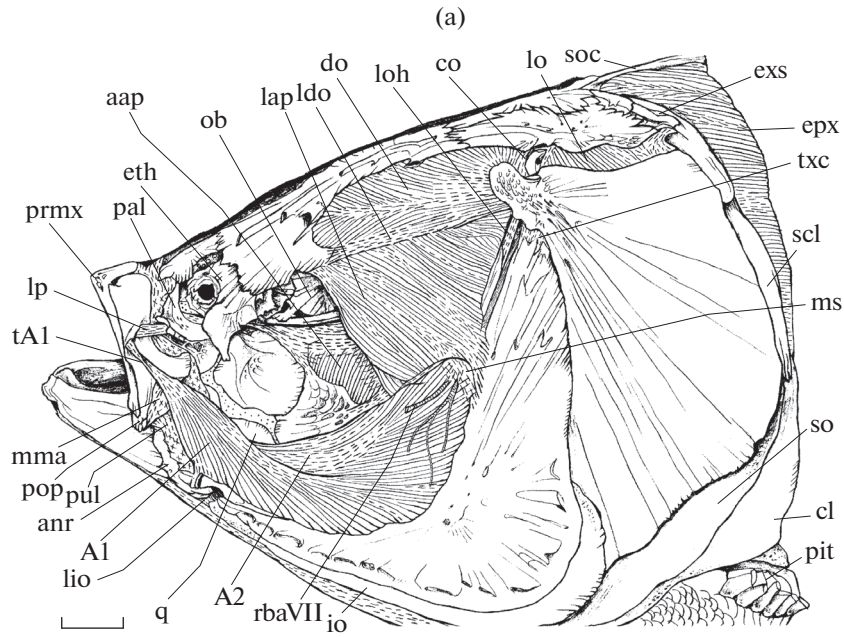
Суставная площадка для *hyomandibulare* образована *laterosphenoideum*, *sphenoticum*, *ptericum* и *prooticum*. Вентральная поверхность *pr. sphenoticus*, участвующего в образовании *fossa dilatator*, покрыта многочисленными рёбрашками для прикрепления *m. levator arcus palatini*. Латеральный край *ptericum* имеет вид сросшихся костных гребней, пронизанных порами *can. oticus*. *Ptericum* имеет хорошо развитый *pr. pteroticus*, который направлен каудально и вентрально граничит с *exoccipitale*. На переднем нижнем участке этого отростка находится отверстие для входа *n. can. oticus VII*. Глубокая *fossa subtemporalis* сформирована на низу *prooticum* и *exoccipitale*, а сверху – *ptericum* и *epioticum*. Небольшой участок впадины между этими четырьмя костями образован хрящом.

*Затылочный отдел.* Передним нижним участком *exoccipitale* несёт удлиненный острый гребень, скрывающий удлиненное отверстие выхода *n. vagus (X)*. Одна из его ветвей, иннервирующая *can. supratemporalis*, отдельно покидает нейрокраниум из центрального участка данной кости. На границе последней с *prooticum* находится округлое отверстие *n. glossopharyngeus (IX)*, а немного выше и позади него *exoccipitale* пронзает *n. levator operculi et hyohyoidei VII*.

Между *exoccipitale* и *ptericum* включено небольшое *intercalare* треугольной формы, через которое проходит *n. can. supratemporalis X*. В крыше черепа присутствует трубчатое *extrascapulare*, являющееся местом перехода *can. oticus* в *can. supratemporalis*. Спереди оно граничит с *ptericum*, сверху – с *epioticum*, а снизу и сзади – с *posttemporale*. *Supraoccipitale* имеет гребень значительного размера, задним нижним краем которого вставляется в глубокую выемку, образуемую обеими сторонами дорсального выроста *supraneurale 3*.

Основание *pr. pharyngealis basioccipitale* пронзает *aorta dorsalis*. Его передняя вытянутая часть формирует костный киль, имеющий вид сагиттально уплощённой пластинки, для крепления медиальной поверхности *can. pharyngobranchiale 4*.





Задняя часть *pr. pharyngealis* образует направленный каудально вырост, соприкасающийся с передней стенкой *vesica pneumatica*. Поверхность контакта кости на данном участке образует многочисленные бороздки и извилины. Соединительнотканная подушка (*pulvinar*), вентрально подстилающая *pr. pharyngealis*, несёт отпечатки четырёх зубов *ceratobranchiale 5*.

**Висцеральный скелет** (рис. 1в, 1г). Имеется максиллярный аппарат, строение которого вместе с *palatinum* описано в другой нашей публикации (Громова, Махотин, 2018). Верхний край *operculum* волнообразной формы, впереди имеется выдающийся рострально *pr. opercularis*. Внутри *operculum* позади сустава с *hyomandibulare* размещена небольшая полость, медиально открывающаяся многочисленными отверстиями для выхода ответвлений *r. opercularis VII*, которые чередуются с костными бороздками и перемычками. Праеоперкулум имеет горизонтальную ветвь, направленную вперёд, и вертикальную – направленную вверх. Верхний край праеоперкулум располагается ниже *pr. opercularis*. Латеральная поверхность *hyomandibulare* несёт мощный костный гребень, нисходящий сверху вниз вдоль всей длины кости. Перед гребнем кость формирует широкий ростральный вырост с гладкой поверхностью. Снизу гребень оканчивается крупным *f. hyomandibularis externus* для выхода обширной развилки *r. hyomandibularis VII*. В месте контакта гребня и переднего края праеоперкулум имеется неглубокая щель. *Pr. opercularis* налегает латерально на острый верхнезадний угол *hyomandibulare*. При взгляде медиально заметно, что задний край *hyomandibulare* представляет собой хорошо развитый нижний отросток (по: Световидов, 1948), который опускается вниз от уровня сустава с *operculum* и служит вместилищем *r. hyomandibularis VII*. Входное отверстие *r. hyomandibularis VII* (*f. hyomandibularis internus*) расположено чуть ниже и впе-

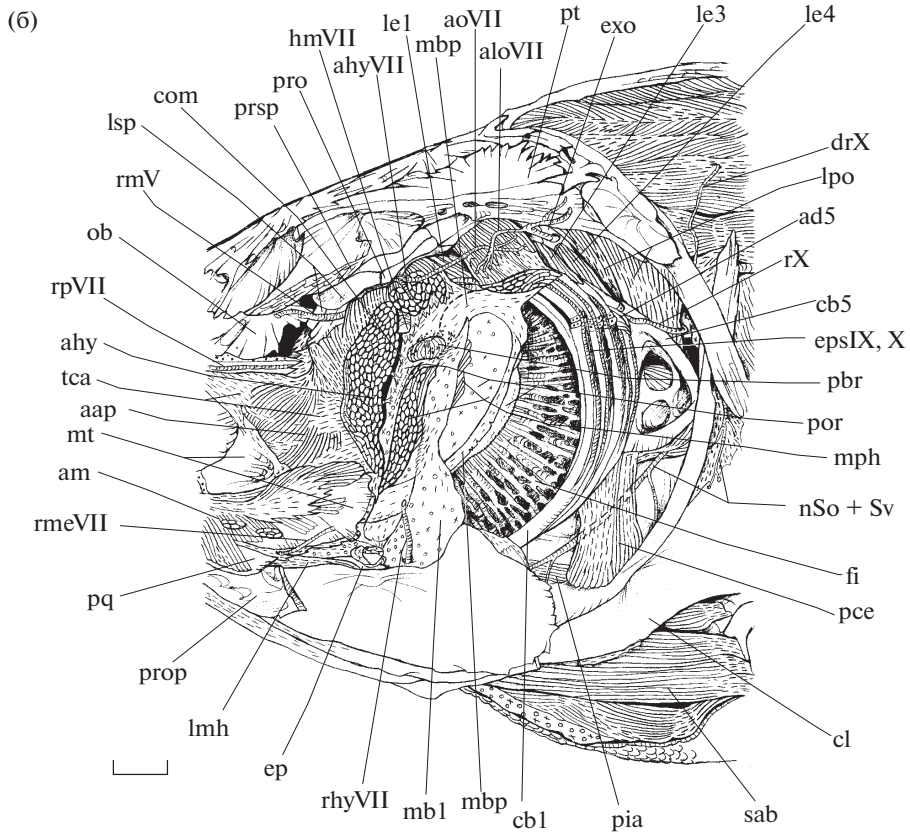
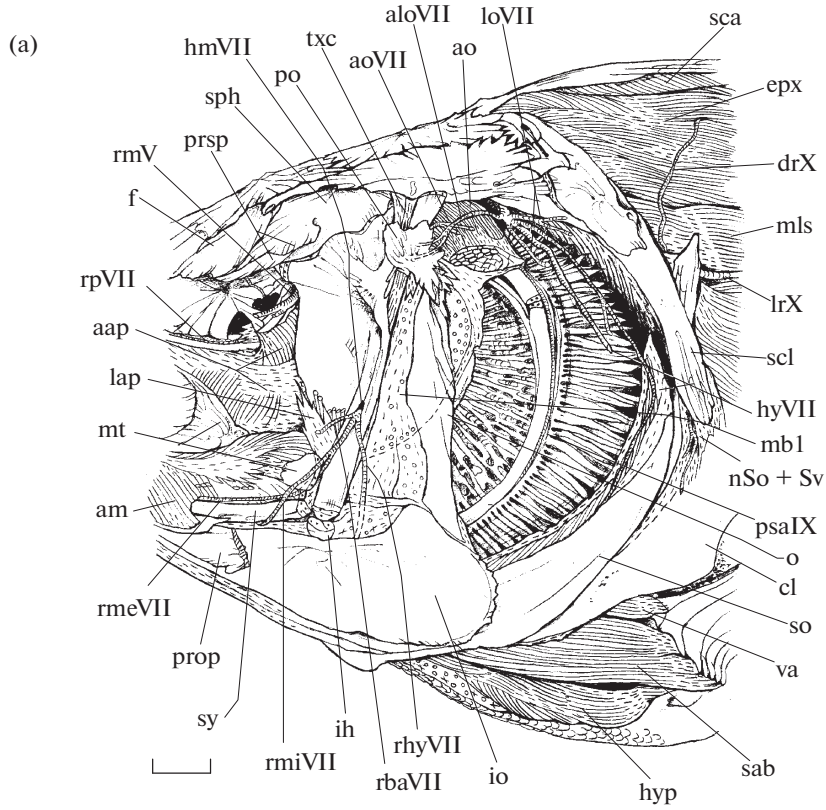
реди этого сустава. Участок праеоперкулум, находящийся между *hyomandibulare* и *operculum*, имеет форму узкого треугольника. *Symplecticum* вытянутое, палочковидной формы. *Interhyale* сильно редуцировано. *Metapterygoideum* обладает вытянутым отростком, направленным ростродорсально и немного медиально, который накладывается снаружи на задний край *entopterygoideum*. Плоский *ectopterygoideum* небольшого размера имеет форму ромба; *entopterygoideum* округлый.

Нижняя челюсть в парасагиттальной плоскости короткая и высокая, в поперечной плоскости дугообразно изогнута. Зубы отсутствуют. *Pr. coronalis* образован *dentale*. Наружная поверхность отростка покрыта продольными рёбрышками, служащими для крепления *pulvinar mandibulae*. *Dentale* пронизано порами *can. mandibularis*. *Retroarticulare* участвует в формировании заднего участка вентрального края нижней челюсти. Сочленовная поверхность нижнечелюстного сустава на *anguloarticulare* обращена каудально. Небольшой *pr. postarticularis* направлен продольно и не участвует в образовании задней части данного сустава. На медиальной стороне нижней челюсти расположено *os coronopoteskelii*, имеющее небольшой выступ, на котором оканчивается *t. portio A2*; кость лежит на границе *car. Meckeli* и *anguloarticulare* и покоится на поверхности последнего.

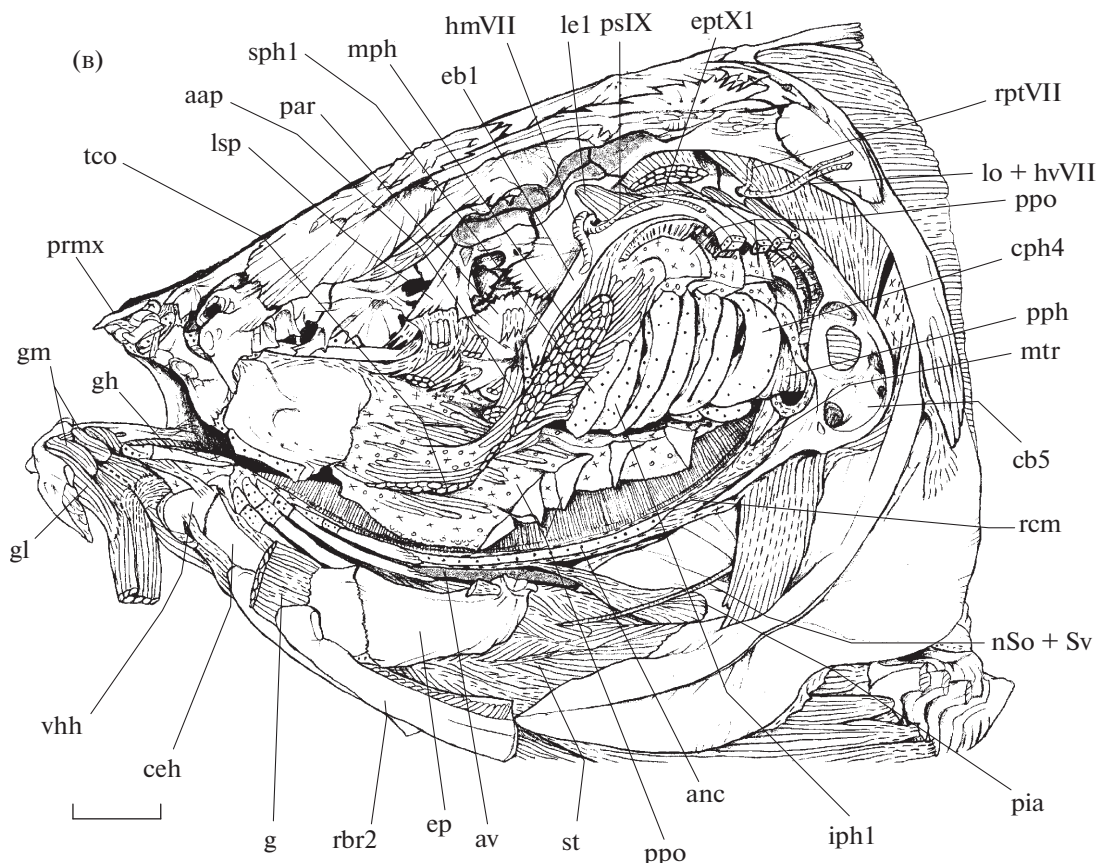
#### Соединительнотканные элементы висцерального аппарата белого толстолобика

Подвешивающая перепонка суспензориума (*membrana suspensorii*) (рис. 2) (Громова, Махотин, 2016) белого толстолобика развита слабо. Она служит для крепления начальной области волокон *m. adductor mandibulae* и конечной части волокон *m. levator arcus palatini*. После снятия кожи головы становится заметно, что верхний край *m. adductor mandibulae* скрывается под плотным

**Рис. 2.** Некоторые мускулы, соединительнотканные структуры и нервы висцерального аппарата белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*, вид сбоку: а – после снятия окологлазничных костей; б – *m. levator arcus palatini* частично удалён, экземпляр с несколькими *t. levator arcus palatini*; в – *operculum* частично снято, экземпляр с одним *t. levator arcus palatini*; (■) – мускулатура, (□) – регулярная соединительная ткань, (□) – нерегулярная соединительная ткань, (□) – хрящ, (□) – жир; tA1 – *t. portio A1 m. adductor mandibulae*, prmx – *praemaxillare*, aap – *m. adductor arcus palatini*, lap – *m. levator arcus palatini*, ldo – *ap. lateralis dilatator operculi*, do – *m. dilatator operculi*, loh – *lig. operculohyomandibulare*, co – *os can. linea lateralis*, lo – *m. levator operculi*, epx – *m. epaxialis*, txc – *textus conjunctivus*, ms – подвешивающая перепонка суспензориума (*membrana suspensorii*), cl – *clethrum*, pit – *pinna thoracalis*, rbaVII – *r. buccalis accessorius (VII)*, A2 – *portio A2 m. adductor mandibulae*, lio – *lig. interoperculomandibulare*, A1 – *portio A1 m. adductor mandibulae*, pul – *pulvinar mandibulae*, pop – *pr. posterior maxillare*, mma – *lig. maxillomandibulare*; pap – *pr. ascendens posterior maxillare*, car – *cartilago*, nas – *nasale*, rmxV – *r. maxillaris (V)*, rpVII – *r. palatinus (VII)*, II – *n. opticus (II)*, alp – *ap. levator arcus palatini*, mmo – *membrana orbitalis*, rcoVII – *r. can. oticus (VII)*, mms – карман подвешивающей перепонки суспензориума (*marcipinum membrana suspensorii*), tla1 – *t. levator arcus palatini*, tlaa (2) – *t. levator arcus palatini accessorius*, rmVII – *r. mandibularis internus et externus (VII)*, am – *m. adductor mandibulae*, rmaV – *r. adductor mandibulae (V)*, rmV – *r. mandibularis (V)*, rmA1V – *r. portio A1 adductor mandibulae (V)*, rbuVII – *r. buccalis (VII)*, ad+txc – *adipem et textus conjunctivus*, li – *labia inferior*; ado – *ap. medius dilatator operculi*, mbp – *membrana palatini*, ao – *m. adductor operculi*, eb1, 2 – *epibranchiale 1, 2*, mls – *m. lateralis superficialis*, lo+hyVII – *r. levator operculi et hyohyoidei (VII)*, mhy – *mm. adductores hyohyoidei*, va – *m. arrector ventralis*, sab – *m. abductor superficialis*, por – *нёбный орган (organum palatinum)*, rmiVII – *r. mandibularis internus (VII)*, rmeVII – *r. mandibularis externus (VII)*; ост. обозначения см. на рис. 1.



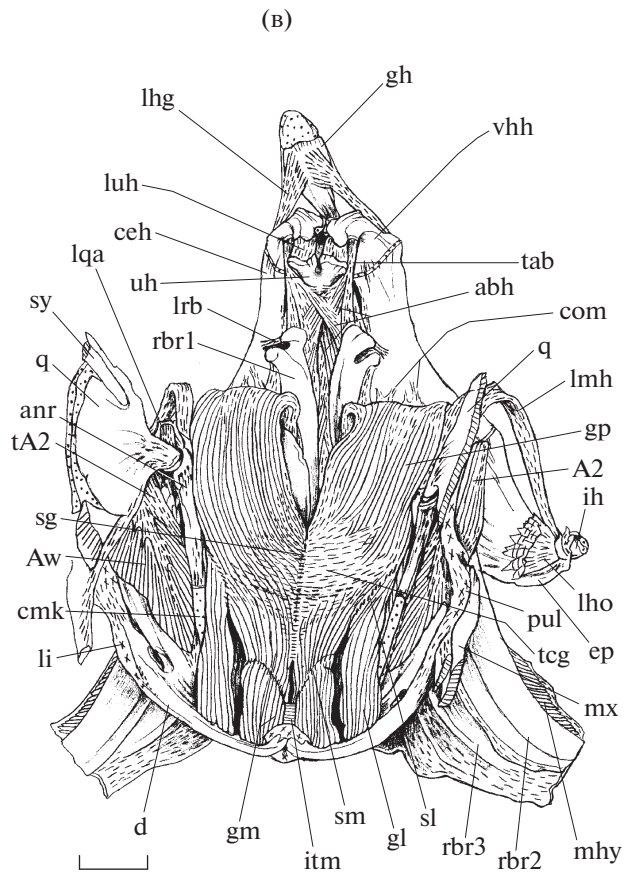
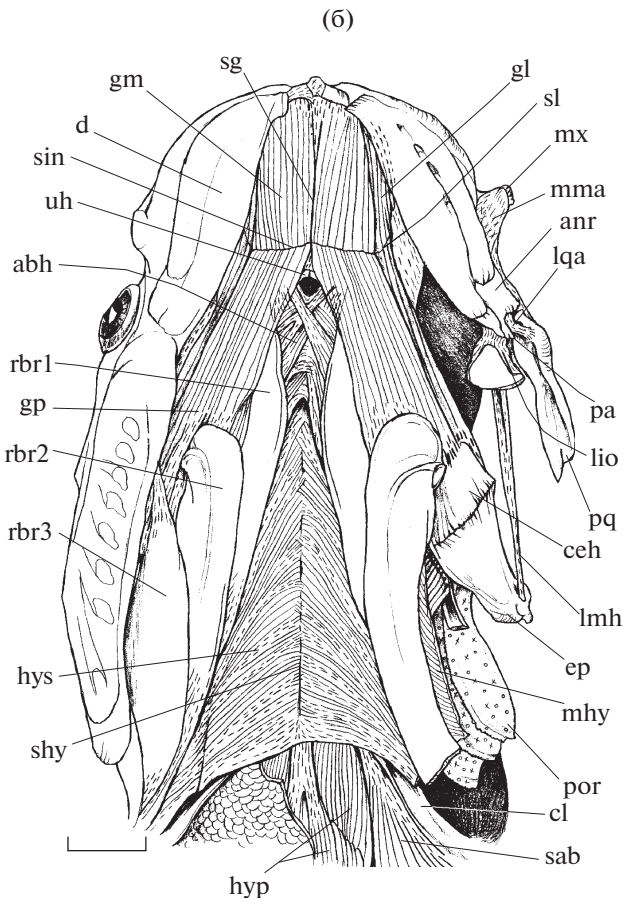
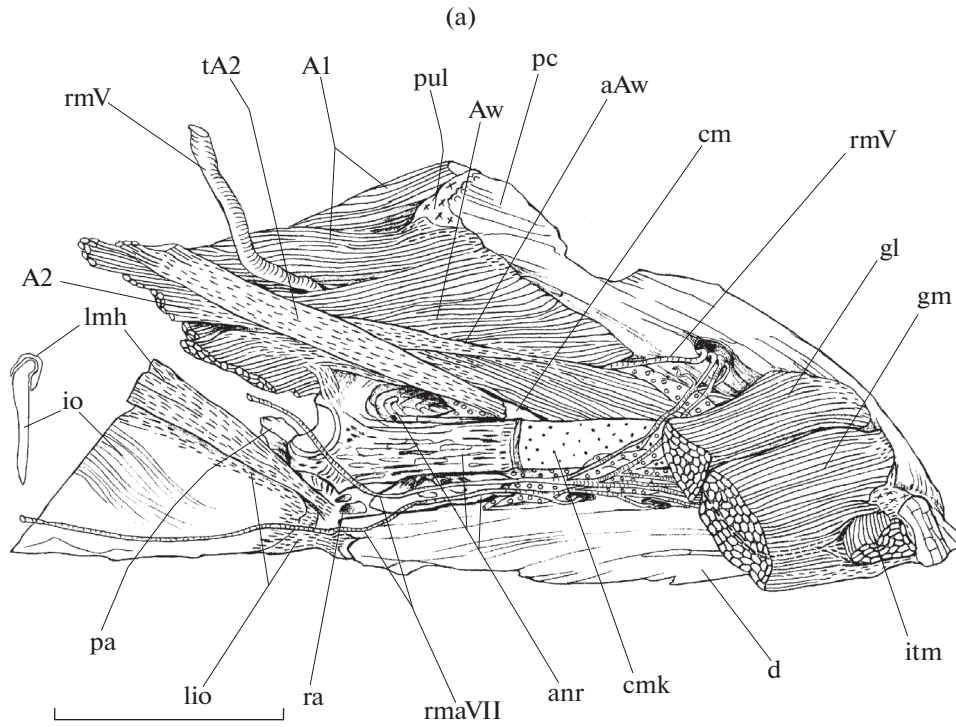




**Рис. 3.** Некоторые мускулы, соединительнотканые структуры и нервы висцерального аппарата белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*, вид сбоку: а – мембрана преоперкулярная и ветвление г. hyomandibularis VII, б – оперкулярная полость после удаления hyomandibulare и operculum, в – m. pharyngo-hyomandibularis и хрящевые улитки наджаберного органа; hmVII – r. hyomandibularis (VII), aoVII – r. adductor operculi (VII), aloVII – r. levator operculi anterior (VII), loVII – r. levator operculi (VII), sca – m. supracarinalis anterior, drX – r. dorsalis corpus linea lateralis (X), lrX – r. corpus linea lateralis (X), hvVII – r. hyohyoidei (VII), mb1 – membrana preopercularis, nSo+Sv – n. occipitalis et rami ventrales n. cerebrospinalis anterior, psaIX – r. posttrematicus externus anterior (IX), hyp – m. hypaxialis, rhyVII – r. hyoideus (VII); com – commissura conjunctiva, ahyVII – r. adductor hyomandibularis (VII), le1–4 – m. levator externus 1–4, lpo – m. levator posterior, ad5 – m. adductor 5, rX – r. n. vagus (X), cb1, 5 – ceratobranchiale 1, 5, epsIX, X – rami posttrematicus externus (IX) et (X), pbr – pseudo-branchia, mph – m. pharyngo-hyomandibularis, fi – filtrum elementum, pce – m. pharyngo-cleithralis externus, pia – m. pharyngo-cleithralis internus anterior, ep – epihyale, lmh – lig. mandibulohyoideum, tca – textus conjunctivus adductor arcus palatini et adductor hyomandibularis, ahy – m. adductor hyomandibularis; gm – fas. medialis geniohyoideus, gh – glossohyale, tco – fibrae muscoli tectum cavum orale, sph1, 2 – suprpharyngobranchiale 1, 2, psIX – r. posttrematicus (IX), eptX1 – r. pre-trematicus externus 1 (X), rptVII – r. can. oticus (VII), ppo – складки нёбного органа (plica organum palatinum), cph4 – car. pharyngobranchiale 4, mtr – m. transversus, rcm – m. rectus communis, iph1, 2 – infrapharyngobranchiale 1, 2, anc – car. anterior ceratobranchiale 5, st – m. sternohyoideus, av – aotra ventralis, rbr1–3 – radii branchiostegii 1–3, g – m. geniohyoideus, ceah – ceratohyale, vhh – hypohyale ventrale, gl – fas. lateralis geniohyoideus; ост. обозначения см. на рис. 1, 2.

выростом тяжей соединительной ткани, исходящих со стороны m. levator arcus palatini: это участок латеральной поверхности membrana suspensorii, крепящийся к вертикальной ветви праеоперкулум (рис. 2а). Немного рostrальнее данного образования между двумя мускулами видна лишь полоска узкого сухожильного промежутка. После удаления начальных волокон m. adductor mandibulae при взгляде сбоку membrana suspensorii имеет вид кармана, уплощённого в парасагиттальной плоскости, широкое отверстие которого открывается вентролатерально. Карман имеет большую заднюю и маленькую переднюю стенки, узкий

верхний край. Соединительнотканые волокна membrana suspensorii вентрально крепятся к каудальному краю metapterygoideum и к hyomandibulare в области перехода нижнего отростка в рostrальный вырост. Затем место прикрепления смещается к гребню hyomandibulare и завершается слепо, образуя дно кармана: при этом мембрана suspensorii изгибается латерально в виде арки, формируя вышеописанный вырост, крепящийся к праеоперкулум – переднюю стенку кармана. Соединительнотканые волокна задней и передней стенок membrana suspensorii направлены каудо-



вентрально, за исключением её верхнего края, где они следуют ростровентрально.

Наружная и в меньшей степени внутренняя поверхность рг. *coronalis* нижней челюсти покрыты мягкой желеобразной соединительной тканью, формирующей в данной области упругую подушку (*pulvinar mandibulae*) (Громова и др., 2014) (рис. 2а). У белого толстолобика она менее развита, чем у судака *Stizostedion lucioperca*. Оканчиваясь на внутренней поверхности и заднем крае рг. *posterior maxillare*, *pulvinar* формирует очень толстое *lig. maxillomandibulare* (рис. 2а), которое связано с соединительной тканью нижней губы рыбы (*labia inferior*) (рис. 2б). Немного дорсальнее ткань *pulvinar* крепится латерально к внутренней поверхности рг. *ascendens posterior maxillare*, а медиально — к нижнелатеральной стороне *palatinum*, заполняя всю щель между этими двумя костями и образуя в данной области выстилку ротовой полости. По мере приближения к латеральному отростку *palatinum pulvinar* истончается и превращается в толстую мембрану, находящуюся между задним краем срединной части *maxillare* и передним краем *palatinum*.

Толстое блестящее *lig. operculohuomandibulare* (рис. 2а, 2б) тянется от основания гребня латеральной поверхности *huomandibulare* к вентральному краю рг. *opercularis*. Вентрокаудальнее этой связки в щель между *huomandibulare* и *praeperculum* устремляются соединительнотканые волокна, ориентированные между двумя этими костями в том же направлении, как *lig. operculohuomandibulare*. Их способность к растяжению увеличивается сверху вниз; часть из них медиально крепится к *membrana praepercularis*. Позади связки верхний край *praeperculum* и основание рг. *opercularis* соединено плотной соединительной тканью. От дорсального края рг. *opercularis* к латеральному краю *ptericum* под трубчатой косточкой канала боковой линии пролегает полоска прочной нетянувшейся соединительной ткани (рис. 2в).

*Lig. palatamaxillare* (рис. 1в, 2а) проходит от латерального отростка *palatinum* к гребню на наружной поверхности *maxillare*, оканчиваясь сразу же выше *t. portio A1*. Дорсальный отросток *palatinum* толстым коротким *lig. palatosupraethmoideum* (рис. 1в, 1г, 2б) соединён с вентральной поверхностью латерального отростка *supraethmoideum*. *Lig. palatovomerale* связывает ростральные края

*palatinum* с вентральной поверхностью *vomer*. *Lig. ethmopalatinum* не выражено. *Lig. interoperculo-mandibulare* (рис. 2а) тянется от переднего края *interoperculum*, обхватывая его снизу и сверху, к задней поверхности *retroarticulare*. Волокна связки распространяются на верхний край *interoperculum*, делая его блестящим более чем на 1/3 длины кости с рострального конца.

После удаления основной части *praeperculum* открывается довольно толстая плёнка (*membrana praepercularis*) (рис. 3а, 3б), которая подстилает его и состоит из соединительной ткани, богатой жиром. *Membrana praepercularis* впереди крепится к заднему краю *huomandibulare*, позади — к переднему краю *operculum*, снизу — к верхнему краю *interoperculum*, а медиально — к ткани нёбного органа. После снятия *huomandibulare* и *symplecticum* становится видно, что на месте нижнего отростка *huomandibulare* и выше гиоида эта плёнка переходит в тонкую внутреннюю выстилку ротовой полости.

*M. levator operculi* и *m. adductor operculi* медиально подостланы соединительнотканной мембраной (*membrana palatini*) (рис. 2в, 3б), изолирующей поверхность мускулов от оперкулярной полости. Вентральнее *m. adductor operculi* мембрана становится более тонкой и образует латеральную стенку короткого улиткового канала наружного фильтрующего элемента 1-й жаберной дуги, верхний конец которого покоится на *suprapharyngobranchiale 1*. Затем *membrana palatini* спускается вдоль периметра основания самой латеральной складки нёбного органа и осуществляет крепление её ткани к внутренней поверхности *operculum* (рис. 3б). Между *membrana praepercularis* и *membrana palatini* осуществляется взаимный переход, после которого последняя включается в состав внутренней выстилки ротовой полости.

Ростральнее *m. adductor operculi* *membrana palatini* отделяет *m. adductor huomandibularis* от *mm. levatores externus*, медиально прикрепляясь к *prooticum*. Вентролатеральнее она постепенно истончается, начинает присоединяться к *parasphenoideum*, выходит по наружной стороне *epibranchiale* и выстилает переднюю поверхность ткани нёбного органа, отделяя её от мускульных волокон *m. adductor huomandibularis* и *m. adductor arcus palatini*.

Толстая соединительнотканная перепонка (*membrana orbitalis*) (рис. 2б) протягивается в глазницу от вентрального края *laterosphenoideum* в об-

←  
**Рис. 4.** Элементы нижней части головы белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*: а — снятая нижняя челюсть медиально; б, в — мускулы гиоида и жаберных лучей (б — вид снизу; в — со стороны ротовой полости рыбы); тА2 — *t. portio A2* *m. adductor mandibulae*, Аw — *portio Aw* *m. adductor mandibulae*, аАw — *ap. portio Aw adductor mandibulae*, itm — *m. intermandibularis*, rmaVII — *r. mandibularis (VII)*; sg — *septa sagittalis*, sl — *septa lateralis*, mx — *maxillare*, lqa — *lig. quadratoarticulare*, shy — *septa hyohyoideus superior*, hys — *m. hyohyoideus superior*, gp — *pars posterior m. geniohyoideus*, abh — *m. abductor hyohyoidei*, uh — *urohyale*, sin — *septa inferior*; lhg — *lig. hypoglossohyale*, tab — *t. m. abductor hyohyoidei*, lho — *lig. hyointeroperculare*, tcg — *textus conjunctivus geniohyoideus*, sm — *septa medialis*, lrb — *lig. radius branchiostegalis 1*, luh — *lig. urohypo-hyale*; ост. обозначения см. на рис. 1–3.

ласти шва с *parasphenoideum* и направленного вентрокаудально отростка *orbitosphenoideum*. Она делит глазницу на верхний и нижний отделы. В нижнем отделе помещается глазное яблоко с глазодвигательными мышцами. *Membrana orbitalis* расположена в горизонтальной плоскости, медиально крепится к срединной поверхности *orbitosphenoideum*, а впереди поддерживается вентрокаудально ориентированным отростком *ectoethmoideum*.

*Membrana branchialis* образует дно оперкулярной полости. При взгляде сбоку она прикрепляется с каждой стороны головы: рострально — к вентральному краю *ceratohyale*, каудальнее — к вентральному краю *radius branchiostegalis* 1 и задним участкам *radii branchiostegii* 2 и 3 и, наконец, поднимается вверх вдоль заднего края *suboperculum* и *operculum*. Непосредственно позади области окончания *t. abductor hyohyoidei* обеих сторон головы на *urohyale*, *membrana branchialis* прочно крепится к вентральной поверхности последней кости в области септы *m. hyohyoideus superior*. Данный участок соединения мембраны с *urohyale* проходит в сагиттальной плоскости и оставляет свободным  $\frac{1}{4}$  длины кости с её каудального конца.

Длинное блестящее *lig. mandibulohyoideum* (рис. 4а, 4б) протягивается от верхнего края *erihyale* (начинаясь чуть переднеventральнее точки причленения *interhyale*) к заднему краю *retroarticulare* и оканчивается сразу же выше места прикрепления *lig. interoperculomandibulare*. Примерно на уровне сочленения *erihyale* и *ceratohyale* *lig. mandibulohyoideum* переходит на верхний край *interoperculum* и далее следует вместе с ним, обхватывая его и *lig. interoperculomandibulare* сверху как муфта. *erihyale* сразу же ниже точки причленения *interhyale* крепко соединено с внутренней поверхностью *interoperculum* коротким прочным *lig. hyointeroperculare* (рис. 4в), чьи волокна веерообразно расходятся по медиальной стороне *interoperculum*. Хорошо развитое, поперечно ориентированное *lig. quadratoarticulare* (рис. 4б) тянется от задней поверхности суставной головки *quadratum* к верхнему краю *pr. postarticularis*, укрепляя заднюю область челюстного сустава. *Lig. radius branchiostegalis* 1 тянется дорсокаудально от переднего края соответствующего луча к нижнелатеральной поверхности *ceratohyale*. Толстое и блестящее парное *lig. urohurohyale* (рис. 4в) соединяет переднюю поверхность двураздельной головки *urohyale* с направленным вентрально отростком *hurohyale ventrale* каждой стороны головы. *Lig. hypoglossohyale* направлено вперёд и медиально от верхнелатеральной области *hurohyale ventrale* и веерообразно расходитя по нижнебоковой поверхности костной части *glossohyale*. В небольшой степени область прикрепления захватывает хрящевой конец *glossohyale*.

### Мышцы челюстной и гиоидной дуг и *m. pharyngo-huomandibularis* висцерального аппарата белого толстолобика

*M. adductor mandibulae* состоит из трёх порций: двух верхнечелюстных (A1 и A2) и нижнечелюстной (Aw). Мускул образует вентральный край глазницы и оканчивается на нижней челюсти. При взгляде сбоку в каудальной области аддуктора провести точную границу между порциями A1 и A2 нельзя; щель между ними появляется лишь в срединной зоне мускула. То же самое относится и к той части *m. adductor mandibulae*, которая находится в области *pr. coronalis*: чётко выполнить раздел между порциями A1, A2 и Aw трудно.

Волокна дорсокаудальной неподразделённой области *m. adductor mandibulae* (рис. 2) на наружной стороне суспензориума берут начало с внутренней поверхности всего кармана *membrana suspensorii*, переднего края вертикальной ветви *praeroperculum*, узкого участка нижнего отростка *huomandibulare* ниже *f. huomandibularis externus* и каудального угла *metapterygoideum*. У некоторых экземпляров небольшое количество мускульных волокон *m. adductor mandibulae* устремляется в щель между нижним краем *m. levator arcus palatini* и *m. adductor arcus palatini*, начинаясь с толстого слоя соединительнотканых волокон, покрывающих последний мускул (рис. 2в).

Волокна порции A1 *m. adductor mandibulae* (рис. 2а, 2б) начинаются с передненижней области горизонтальной ветви *praeroperculum*, *pr. quadratus* и передней части *symplecticum*. Впереди они оканчиваются на пластине апоневроза, формирующей внутреннюю поверхность порции. Волокна апоневроза прикрепляются к срединному участку *quadratum*, к заднему краю *anguloarticulare* и при помощи соединительнотканых спаек к *pulvinar* в области *pr. coronalis*. Ростральнее апоневроз переходит в хорошо развитое блестящее *t. portio A1*, которое оканчивается на гребне наружной поверхности *maxillare*. Часть волокон порции устремляются на медиальную сторону нижней челюсти, где оканчивается на заднем участке внутренней поверхности *anguloarticulare* и в небольшом количестве на *t. portio A2* с его верхнего края.

Волокна порции A2 *m. adductor mandibulae* (рис. 2а) начинаются с нижней половины *metapterygoideum*, задней части *symplecticum*, переднего края срединной области *praeroperculum* и *quadratum*. Волокна оканчиваются на большой пластине апоневроза, который постепенно образует длинное мощное *t. portio A2*. Это сухожилие проникает на медиальную сторону нижней челюсти и прикрепляется к *os sogonopomescelii* под углом около 30°. На уровне нижнечелюстного сустава большая часть волокон порции подходят для окончания к *t. portio A2* с его нижнего края. Однако небольшая часть из них проходит дорсальнее



сухожилия и прикрепляется как на нём, так и на внутренней поверхности нижней челюсти в области *pr. coranalis*: таким образом, здесь можно констатировать появление порции *Aw*.

Порция *Aw m. adductor mandibulae* (рис. 4а, 4в) заполняет внутреннее пространство нижней челюсти. Порция начинается слабо развитым апоневрозом (*ap. portio Aw*), отходящим от конечной области *t. portio A2*. Мускульные волокна отходят от апоневроза, от верхнего края и медиальной поверхности *t. portio A2* и оканчиваются на внутренней стороне *pr. coranalis*, срединном участке *dentale, anguloarticulare* и верхнем крае *car. Meckeli*. Щель между сухожилием и вентромедиальной поверхностью *anguloarticulare* заполнена жиром. Волокна порции оканчиваются приблизительно на уровне 2/3 длины *car. Meckeli*.

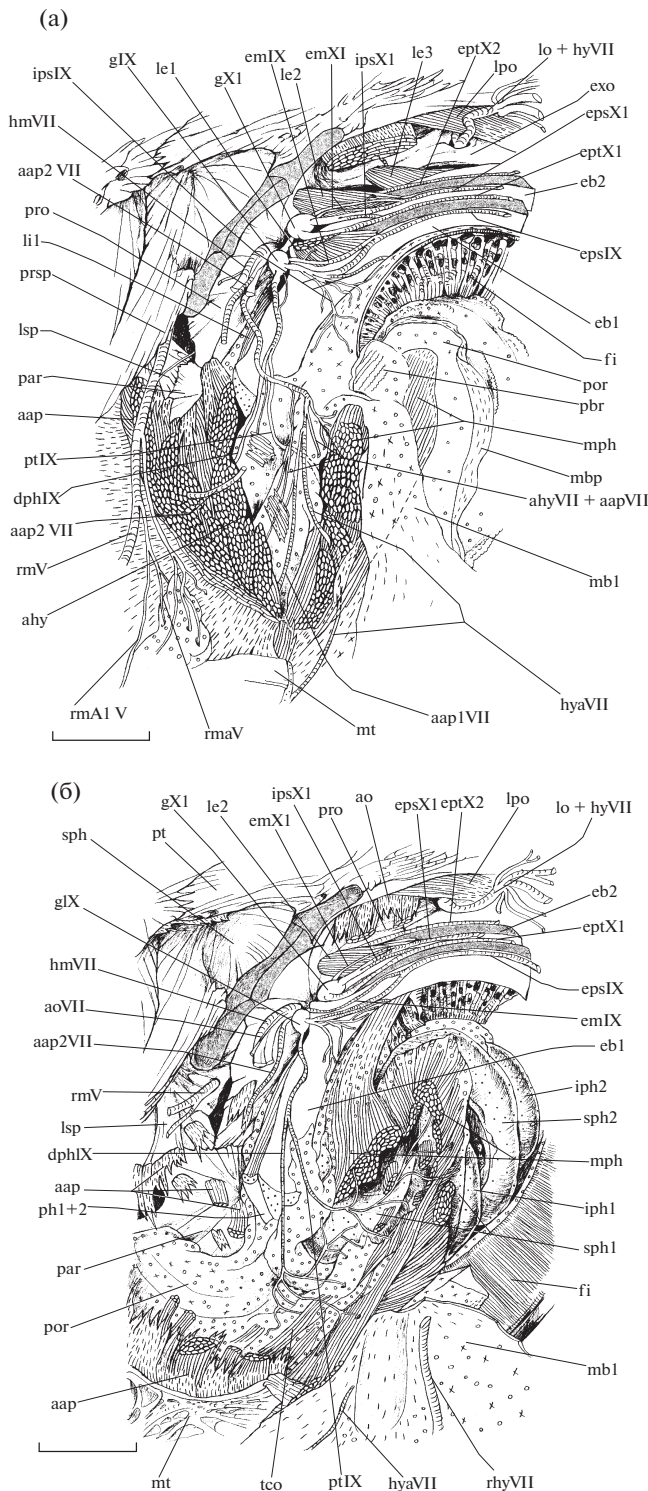
*M. intermandibularis* (рис. 4а, 4в) слабо развит, соединяет две половинки нижней челюсти в области симфиза. *M. levator arcus palatini* (рис. 2) образует задневерхний край глазницы, нависая над *m. adductor arcus palatini*, и приблизительно имеет вид равностороннего треугольника. Наиболее длинные волокна составляют передний край леватора, их протяжённость уменьшается по мере приближения к *pr. opercularis*; глубинные волокна ярко красного оттенка. Мускул расположен выше *m. adductor mandibulae* и напрямую граничит с ним как через небольшой участок подвешивающей перепонки суспензориума (*membrana suspensorii*), так и при помощи своих конечных сухожилий; волокна двух этих мускулов разнонаправлены. *M. levator arcus palatini* включает в себя значительный объём соединительнотканного компонента: при взгляде сбоку его мускульные волокна перемежаются с блестящими сухожильными. Мускул начинается многочисленными узкими апоневрозами (*ap. levator arcus palatini*), их количество и длина увеличиваются в направлении от дорсокаудальной к дорсоростральной вершине мускула. Ростральные волокна следуют с вентральной поверхности латерального участка *frontale* немного впереди *pr. sphenoticus*, затем с нижней стороны упомянутого отростка и частично с вентральной поверхности пластины латерального конечного апоневроза *m. dilatator operculi* (рис. 2в). Каудальные волокна *m. levator arcus palatini* отходят с гладкой наружной области *sphenoticum* позади его отростка, непосредственно над сочленовой впадиной для *hyomandibulare*, и оканчиваются на *pr. opercularis*; на этом участке их трудно дифференцировать от глубинных волокон *m. dilatator operculi*.

Волокна *m. levator arcus palatini* оканчиваются на всей латеральной поверхности *hyomandibulare* и захватывают маленький фрагмент каудального угла *metapterygoideum*. Конечные апоневрозы мускула сопровождают передний край *hyomandibu-*

*lare*. Помимо них многочисленные конечные апоневрозы оканчиваются на внутренней поверхности блестящей задней стенки *membrana suspensorii*, покрывая её всю вплоть до достижения дорсального края её кармана. Из них центральная группа собирается в мощное блестящее *t. levator arcus palatini* (рис. 2в), которое проникает в срединную область пространства кармана *membrana suspensorii* и прикрепляется к переднему краю *praepreoperculum*. У некоторых экземпляров помимо этого образуются ещё несколько более маленьких дополнительных сухожилий, ориентированных веерообразно (рис. 2б). Все описываемые сухожилия уплощены парасагиттально, и между ними располагаются волокна *m. adductor mandibulae*. Пространство между *m. levator arcus palatini* и *m. adductor arcus palatini* заполнено жиром. Поверхность *m. levator arcus palatini*, обращённая в сторону *m. adductor arcus palatini*, составлена из начальных и конечных апоневрозов, плотно контактирующих друг с другом.

*M. dilatator operculi* (рис. 2) имеет вид продольно растянутого веера, расходящегося по верхней поверхности нейрокраниума. Волокна начинаются с дорсальной поверхности *frontale* латеральнее серии *por. can. supraorbitalis*, с верхней стороны *pr. sphenoticus* и небольшого латерального участка *sphenoticum* позади его отростка, непосредственно над сочленовой впадиной для *hyomandibulare*, а также с переднего края *pteroticum*. По периметру области отхождения волокон на нейрокраниуме находятся небольшие начальные апоневрозы. На верхней поверхности мускула покоются несколько наиболее дорсальных окологлазничных костей, имеющих трубчатую форму и сопровождающих переход *can. infraorbitalis* в *can. oticus*. Задний край мускула проходит в месте расположения трубчатой косточки канала боковой линии над *pr. opercularis*. Небольшая часть вентральных волокон начинается с дорсолатеральной области *hyomandibulare*; на данном участке между глубинными волокнами *m. dilatator operculi* и *m. levator arcus palatini* чёткую границу провести нельзя. Волокна оканчиваются на конечных апоневрозах, прикрепляющихся к *pr. opercularis*. Из них наиболее крупными являются две пластины: латерального апоневроза (*ap. lateralis dilatator operculi*), которая находится на границе с *m. levator arcus palatini*, и центрального (*ap. medius dilatator operculi*) (рис. 2в).

*M. levator operculi* (рис. 2а, 2в) уплощён в парасагиттальной плоскости, его передний край находится в месте расположения трубчатой косточки канала боковой линии над *pr. opercularis*. Волокна начинаются с дорсокаудального угла *hyomandibulare*, проходя медиальнее *pr. opercularis*, с латерального края *pteroticum* и наружной поверхности *pr. pteroticus* и переднего края *posttemporale*. Мускул оканчивается на внутренней поверхности



верхней области operculum. По мере приближения к заднему краю m. levator operculi количество соединительнотканых волокон в его составе увеличивается.

Толстый овальный в поперечном сечении m. adductor operculi (рис. 2в) становится заметен после снятия operculum. Область начала его волокон — fossa subtemporale — находится значительно медиальнее участков отхождения других мышц, управляющих движениями жаберной крышки. Волокна оканчиваются на внутренней поверхности operculum приблизительно на уровне или чуть выше сустава с hyomandibulare. Кaudальный край m. adductor operculi составлен толстыми блестящими сухожилиями, их количество и размер уменьшаются в направлении к рoстральному краю мускула.

M. adductor hyomandibularis (рис. 3б) начинается многочисленными небольшими начальными апоневрозами с латеральной поверхности prooticum и заднего участка laterosphenoideum над f. complex trigemino-facialis V+VII anterior, находящегося сразу же ниже суставной площадки для приращения hyomandibulare, а также со срединной области parasphenoideum. Волокна оканчиваются на медиальной поверхности рoстрального выроста и верхней области hyomandibulare, расположенной выше f. hyomandibularis internus. Светлая, гладкая и блестящая поверхность m. adductor hyomandibularis, обращённая в сторону нёбного органа, образована соединительноткаными волокнами. На данном участке мускул прикрепляется к передней поверхности нёбного органа при помощи коротких, но очень прочных прозрачных соединительнотканых спаек (commissura), чьё количество уменьшается медиально по мере того, как m. adductor hyomandibularis без заметной границы переходит в m. adductor arcus palatini, который в свою очередь имеет в основном мускульное окончание на дорсальной поверхности ткани нёбного органа.

Начало m. adductor arcus palatini (рис. 2, 3) при помощи многочисленных маленьких апоневро-

←  
**Рис. 5.** Строение некоторых ветвей n. facialis (VII) и n. glossopharyngeus (IX) белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* в области m. pharyngo-hyomandibularis: а — поверхностный слой, латерально; б — более глубокий слой; ipsIX — r. posttrematicus internus (IX), gIX — ganglion glossopharyngeus, gX1 — ganglion vagus 1 (X), emIX — r. epibranchialis motoricus (IX), emX1 — r. epibranchialis motoricus 1 (X), ipsX1 — r. posttrematicus internus 1 (X), eptX2 — r. pretrematicus externus 2 (X), epsX1 — r. posttrematicus externus 1 (X), aapVII — r. adductor arcus palatini (VII), hyaVII — r. hyoideus anterior (VII), aap1VII — r. adductor arcus palatini 1 (VII), aap2VII — r. adductor arcus palatini 2 (VII), dphIX — r. dorsalis pharyngealis (IX), ptIX — r. pretrematicus (IX), li1 — m. levator internus 1; ph 1+2 — pharyngobranchiale 1+2; ост. обозначения см. на рис. 1–4.

зов включает латеральную поверхность *latero-sphenoideum*, находящуюся перед *f. complex trigemino-facialis V+VII anterior*, передненижний участок срединной области *parasphenoideum* и  $\frac{1}{4}$  длины передней ветви последнего. Часть волокон начинается с заднего края *membrana orbitalis*. Наружную поверхность *m. adductor arcus palatini* в области отхождения от нейрокраниума выстилает толстый слой плотных и блестящих соединительнотканых волокон, распространяющихся по дну глазницы от передней ветви *parasphenoideum*. Часть из них переходит на передний край *m. adductor hyomandibularis* непосредственно перед прикреплением к *hyomandibulare*. Мускульные волокна *m. adductor arcus palatini* оканчиваются на верхнем крае *metapterygoideum* и его отростке, накладываясь на *entopterygoideum*, а позади прикрепляются к ткани нёбного органа, пронизываемой продольными мускульными волокнами, и частично к начинающей обособляться тонкой *membrana palatini*. По мере перехода мускула в *m. adductor hyomandibularis* количество соединительнотканых спаек (*commissura*) в области окончания на передней поверхности нёбного органа начинает увеличиваться.

*M. pharyngo-hyomandibularis* (рис. 2б, 2в) насыщенного красного цвета начинается с передней и латеральной поверхности *suprapharyngobranchiale 1* и с участка дорсальной поверхности *suprapharyngobranchiale 2*. Часть волокон крепится при помощи соединительной ткани к латеральному краю *epibranchiale 1*. Волокна тянутся вентролатерально, проходя сквозь ткань нёбного органа мимо *membrana praepercularis* и ниже *pseudobranchia* (погружённого типа (Mattey, 1981)), и оканчиваются на медиальной поверхности нижнего отростка *hyomandibulare* ниже *f. hyomandibularis internus*. Область окончания *m. pharyngo-hyomandibularis* на *hyomandibulare* отделена от каудальной стороны *m. adductor hyomandibularis* тонкой *membrana palatini* и хорошо заметной щелью. В своей передненижней области *m. pharyngo-hyomandibularis* начинает истончаться. Его волокна расходятся веерообразно, постепенно меняя вентролатеральное направление на ростокаудальное, и следуют в составе нёбного органа дорсальной стенки ротовой полости. Латерально на описываемом участке они крепятся к медиальной поверхности *metapterygoideum*. Ростокаудально продольные мускульные волокна просматриваются вплоть до заднего края *entopterygoideum*, а каудально тянутся непосредственно под нижней поверхностью хрящевых улиток не далее *suprapharyngobranchiale 3*, не проникая в складки вентральной поверхности нёбного органа.

*M. geniohyoideus* (рис. 3в, 4) направлен ростокаудально и включает в себя несколько сухожильных промежутков (миосепт). В сагиттальной плоскости мускул состоит из левой и правой по-

ловинок, разделённых *septa sagittalis*. При взгляде снизу заметно, что *m. geniohyoideus* при помощи поперечной *septa inferior* формирует переднюю и заднюю части (*pars anterior et posterior m. geniohyoideus*). Со стороны ротовой полости *septa inferior* чётко проследить не удаётся: на исследуемом участке мускул покрыт многочисленными поперечными полосками соединительной ткани (*textus conjunctivus geniohyoideus*), и на нём покоится язык рыбы.

Область начала *m. geniohyoideus* помимо мускульных содержит некоторую часть соединительнотканых волокон. Мускул отходит от латеральной поверхности *ceratohyale* в районе *radius bransioستي 2*, в том числе проникая под последний (рис. 4б). Дорсальные волокна *pars posterior* крепятся к верхнему краю *ceratohyale* вплоть до его сочленения с *hyohyale dorsale*. На срединном участке обращённой к *ceratohyale* поверхности *pars posterior* можно обнаружить соединительнотканые спайки (*commissura*), прикрепляющиеся к гиоиду и наружной стороне *radius bransioستي 1* (рис. 4в). Мускул широко оканчивается на нижней челюсти в области симфиза 4 отдельными пучками — двумя медиальными (*fas. medialis*) и двумя латеральными (*fas. lateralis*), которые представляют собой подразделение *pars anterior*. Между *fas. medialis* и *fas. lateralis* одной стороны головы проходит щель, каудально эти пучки граничат друг с другом при помощи *septa lateralis*, частично сливающейся снизу с *septa inferior*. Соседние *fas. medialis* подобным образом отделены друг от друга щелью, а их заднюю часть разделяет *septa sagittalis* (см. выше). Оба *fas. medialis* сверху и снизу обхватывают *m. intermandibularis*: при взгляде со стороны ротовой полости заметна *septa medialis*, которая отделяет формирующиеся при этом верхнюю и нижнюю части в составе каждого пучка.

*M. abductor hyohyoidei* (рис. 4б, 4в) — парный мускул, расположенный в дне ротовой полости. Он начинается мощным *t. abductor hyohyoidei* с вентролатеральной поверхности *hyohyale ventrale*. Волокна мускула оканчиваются на медиальной стороне контрлатерального *radius branchioستي 1*. Часть волокон сухожилия прочно прикрепляется к вентральной поверхности *urohyale* своей стороны головы вплоть до  $\frac{1}{2}$  длины кости с ростокаудального конца. Также волокна *t. abductor hyohyoidei* веерообразно расходятся в составе ростокаудальной части *membrana branchialis*.

*M. hyohyoideus superior* (рис. 4б) включает мускульные волокна в составе *membrana branchialis*. В центре мускула имеется центральная сухожильная септа. Волокна *m. hyohyoideus superior* подходят к ней в среднем под углом  $45^\circ$ . Впереди *m. hyohyoideus superior* незаметно переходит в *m. abductor hyohyoidei* контрлатеральной стороны головы.

*Mm. adductores hyohyoidei* (рис. 2в, 4б, 4в) значительно развиты и тянутся между *radii branchiostegii* с медиальной стороны, дорсальнее соединяют *radius branchiostegalis* 3 с *suboperculum*, затем последнюю кость — с задненижним участком медиальной поверхности *operculum*.

#### Особенности прохождения некоторых ветвей нервов V, VII, IX и X белого толстолобика

*R. mandibularis* V (рис. 2б, 3а, 3б) после выхода из нейрокраниума направляется переднедорсально вдоль поверхности *laterosphenoideum*. Затем он появляется на поверхности *m. adductor hyomandibularis* и стелется по его и *m. adductor arcus palatini* наружной соединительнотканной выстилке. Далее ветвь идёт вдоль вентрального края глазницы по *metapterygoideum* и *quadratum* и переходит на внутреннюю поверхность нижней челюсти, при этом проникая в порцию *Aw* *m. adductor mandibulae*. Здесь она ветвится и устремляется в *f. can. mandibularis*, которые расположены выше и ниже *car. Meckeli*. В последнем случае *r. mandibularis* V проходит в щель между *anguloarticulare* и *car. Meckeli*. В области следования над *m. adductor arcus palatini* от *r. mandibularis* V отходят более тонкие *r. maxillaris* V и *r. buccalis* VII, которые направляются к передненижнему углу глазницы, входя в жир под *lacrimale*. Кроме того, на участке прохождения поверх последнего мускула и *m. adductor hyomandibularis* *r. mandibularis* V отпускает от себя многочисленные тонкие *r. adductor mandibulae* V (рис. 2б), ветвящиеся в неподразделённой области *m. adductor mandibulae*. Наиболее длинная из них — *r. portio A1 adductor mandibulae* V — входит в щель между порциями *A2* и *A1*, проникает в порцию *A1* и подразделяется на более маленькие веточки, иннервируя последнюю.

*R. ophthalmicus superficialis* VII прободает переднюю поверхность *sphenoticum*, обращённую в каудальное углубление верхнего отдела глазницы (см. выше), идёт сквозь заполняющий его жир и ветвится у вентральной поверхности *frontale*, проходя в многочисленные *f. canalis supraorbitalis*.

В срединной области нижнего отдела глазницы можно обнаружить *r. palatinus* VII (рис. 2б, 3а, 3б) небольшой толщины. Он тянется вдоль передней ветви *ragasphenoideum*, повторяя его изгиб.

Крупный *r. hyomandibularis* VII (рис. 2, 3) покидает *f. complex trigemino-facialis* V+VII posterior и подходит к медиальной поверхности *hyomandibulare* в области дорсальных волокон *m. adductor hyomandibularis*. На данном участке от *r. hyomandibularis* VII отходят тонкие *r. adductor hyomandibularis* VII (рис. 3б) и почти сразу отделяется крупный *r. adductor arcus palatini* 2 VII (рис. 5а), который направляется рострально и проникает в толщу волокон соответствующего мускула.

*R. adductor operculi* VII (рис. 3а, 3б), отделившись от *r. hyomandibularis* VII, изначально поднимается вверх, следуя латеральной поверхности *prooticum*, а затем достигает внутренней стороны *hyomandibulare* в области окончания верхнего угла *m. adductor hyomandibularis*. Здесь *r. adductor operculi* VII ветвь поворачивает каудально и ветвится в *m. adductor operculi*, проникая в него с наружной стороны.

Обращает на себя внимание рано отделяющийся от *r. hyomandibularis* VII ствол *r. adductor arcus palatini* 1+ *hyoideus anterior* VII (рис. 5а), который нисходит по наружной поверхности *epibranchiale* 1, а затем проникает в щель между *m. adductor hyomandibularis* и *m. pharyngo-hyomandibularis*, проходя по передней поверхности нёбного органа в составе *membrana palatini*. На данном участке он отдаёт несколько тонких веточек к вентральной поверхности *m. adductor arcus palatini* и медиальной поверхности *hyomandibulare* в области окончания *m. adductor hyomandibularis*, после чего подразделяется на две отдельные ветви — *r. adductor arcus palatini* 1 и *r. hyoideus anterior* VII. *R. adductor arcus palatini* 1 тянется в щель между *m. adductor arcus palatini* и дорсальной поверхностью нёбного органа, образуя многочисленные веточки, проникающие в *m. adductor arcus palatini* с вентральной стороны. *R. hyoideus anterior* VII пронзает толщу *m. pharyngo-hyomandibularis*. Не ветвясь в последнем мускуле, *r. hyoideus anterior* VII транзитом проходит сквозь его волокна и входит в щель между задним краем *metapterygoideum*, *symplecticum* и передним краем нижнего отростка *hyomandibulare*. Далее ветвь тянется в составе соединительнотканной выстилки ротовой полости над верхним краем *epihyale* и *ceratohyale*. По достижении каудальных волокон *m. geniohyoideus* *r. hyoideus anterior* VII начинает ветвиться, иннервируя последний.

После выхода из *f. hyomandibularis externus* *r. hyomandibularis* VII сразу же отдаёт несколько ветвей. Из-под участка латеральной поверхности *membrana suspensorii*, крепящегося к вертикальной ветви *praеoperculum*, на наружную поверхность *m. adductor mandibulae* выходит *r. buccalis accessorius* VII (рис. 2б, 2в, 3а). Начальная область *r. buccalis accessorius* VII прободает дно кармана *membrana suspensorii* и проходит латеральнее *t. levator arcus palatini*. На протяжении своего пути по наружной поверхности аддуктора основной *r. buccalis accessorius* VII отдаёт несколько более тонких ветвей (первая из них самого крупного размера (рис. 2а)), подразделяющихся в свою очередь на ещё более мелкие, которые следуют вентрально и оканчиваются в отверстиях *can. praеopercularis*. *R. buccalis accessorius* VII проходит в слое жира, находящегося медиальнее *infraorbitalia*, иннервируя на данном участке *can. infraorbitalis*.



Общий ствол *г. mandibularis internus et externus VII* (рис. 3а) небольшой протяжённости идёт вентрально по переднему краю нижнего отростка *hyomandibulare*. Затем уже самостоятельный *г. mandibularis internus VII* тянется вдоль переднего края *праеорепкулум* и переходит на внутреннюю поверхность *суспензориума* в области границы последнего с *symplecticum*. *г. mandibularis externus VII* следует по нижнему краю латеральной поверхности *metapterygoideum* вдоль *symplecticum*. *г. hyoideus VII* нисходит относительно нижнего отростка *hyomandibulare* вентрокаудально и устремляется медиальнее *праеорепкулум*, проникая в толщу *мембрана праеорепкулярис*. На участке внутренней поверхности *interoperculum* позади заднего края *epihale* и выше *radius branchiostegalis 3* в составе соединительнотканной выстилки оперкулярной полости, в которую вентрально переходит *мембрана праеорепкулярис*, *г. hyoideus VII* образует обширную развилку нервных ветвей, иннервирующую *mm. adductores hyohyoidei* и *г. hyohyoideus superior* в составе *membrana branchialis*.

*г. levator operculi et hyohyoidei VII* (рис. 2в, 3) входит в *г. levator operculi* с медиальной стороны и обильно делится в нём, образуя букет ветвей. Волокна переднего отдела *г. levator operculi*, начинающиеся с дорсокаудального угла *hyomandibulare*, контролируют направляющийся рострально из описываемой развилки *г. levator operculi anterior VII*, который проходит медиальнее *г. праеорепкулярис*. Каудальную область *г. levator operculi* обслуживает собственно *г. levator operculi VII*. Некоторые наиболее длинные из ветвей общего *г. levator operculi et hyohyoidei VII*, определяемые как *г. hyohyoidei VII*, проходят транзитом через *г. levator operculi*, не ветвясь в нём, и входят в соединительнотканную плёнку, выстилающую внутреннюю поверхность *operculum*. Здесь они проникают в *mm. adductores hyohyoidei*, многократно ветвясь и иннервируя эти мышцы. Сразу же после выхода из нейрокраниума *г. levator operculi et hyohyoidei VII* от него отделяется *г. can. oticus VII* (рис. 3в), который поднимается дорсолатерально вдоль поверхности *exoccipitale* и *ptericum*, прикрываемый сверху волокнами *г. levator posterior*. *г. can. oticus VII* проникает в *ptericum*, иннервируя соответствующий канал системы боковой линии.

*г. posttrematicus IX* перед участком деления на *г. posttrematicus externus et internus* образует сеть веерообразно расходящихся по латеральной поверхности *epibranchiale 1* тонких веточек (рис. 5а), проникающих в расположенную по соседству ткань *нёбного органа*. По-видимому, они содержат те же волокна, что и *г. posttrematicus internus IX*. *г. pharyngealis dorsalis IX* и *г. pretrematicus IX* (рис. 5) покидают ганглий *г. glossopharyngeus (IX)* общим стволом, стелющимся по передненаружной поверхности *epibranchiale 1* под тонким слоем ткани *нёбного органа*. Затем ствол подразделяет-

ся на две ветви. *г. pretrematicus IX* входит в толщу *нёбного органа* и достигает латеральной поверхности *suprapharyngobranchiale 1*. После этого он поворачивает вверх и многократно делится; образующиеся тонкие веточки проникают вглубь *г. pharyngo-hyomandibularis*, иннервируя последний. *г. pharyngealis dorsalis IX* направляется вентрально и входит в ткань дорсальной поверхности *нёбного органа*, расположенную перед *suprapharyngobranchiale 1*. Здесь он отдаёт множественные веточки к мускульным волокнам в составе дорсальной стенки ротовой полости, которые являются продолжением рострально *г. pharyngo-hyomandibularis*. Некоторые веточки поворачивают назад и тянутся к латеральной поверхности *suprapharyngobranchiale 1*, достигая при этом *г. pharyngo-hyomandibularis*. *г. can. supratemporalis X* стелется дорсолатерально, прикрываемый сверху волокнами *г. levator posterior*. *г. can. supratemporalis X* проникает в *intercalare*, иннервируя соответствующий канал системы боковой линии.

## ОБСУЖДЕНИЕ

### Способ фильтрации и функциональное значение связанных с ним морфологических адаптаций белого толстолобика

Фильтрация неоднократно становилась основной процесса добычи пищи разных представителей группы *Pisces* в ходе эволюции (Friedman, 2011). В настоящее время такой способ питания характерен для ряда видов пластиножаберных рыб (*Elasmobranchii*), таких как китовая *Rhincodon typus* (Colman, 1997), гигантская *Cetorhinus maximus* (Matthews, Parker, 1950) и большеротая *Megachasma pelagios* (Tomita et al., 2011) акулы, скатов рода *Manta* и *Mobula* (Paig-Tran et al., 2013), а также некоторых осетрообразных (*Acipenseriformes*), например, веслоноса *Polyodon spathula* (Hoover et al., 2000) и *Teleostei*. Среди перечисленных видов необходимо выделить китовую и гигантскую акул, которые используют два разных метода фильтрации, связанные с уникальными особенностями их висцерального аппарата. Китовая акула в качестве основного метода употребляет пульсирующую фильтрацию на основе всасывания (Colman, 1997; Stewart, Wilson, 2005; Martin, 2007; Kumari, Raman, 2010; Borrell et al., 2011) с использованием тупикового фильтра (Bhave, 1997; Motta et al., 2010). Гигантская акула облигатно применяет непрерывную таранную фильтрацию (Sims, 2008) при помощи фильтра перекрёстного потока (Bhave, 1997). Большая скорость передвижения, которая необходима для способа питания последнего вида, обуславливает наличие у него внешних морфологических признаков скомбридного пловца (Maia et al., 2012). В процессе фильтрации челюсти рыбы, играющие роль жёсткого каркаса, длительное время удерживаются

открытыми против встречного потока воды, напором которого жаберные дуги пассивно расправляются. Ротоглоточная полость, изрезанная огромными жаберными щелями, фактически не имеет цельной поверхности и потому теряет способность к прокачиванию воды. В процессе питания огромное округлое ротовое отверстие необходимо для стационарного удержания элементов расправленного висцерального аппарата в сильном встречном потоке. Одновременно оно снижает степень их деформации, имеющей место в ходе этого процесса. Форма ротоглоточной полости напоминает воронку, что способствует возникновению в ней гидроциклонических эффектов, которые благоприятствуют отсеиванию корма (Paig-Tran et al., 2011). Висцеральная мускулатура по сравнению с всасывающими фильтраторами развита слабо (Pavesi, 1874). Среди Teleostei подобным способом питания обладает атлантическая сельдь *Clupea harengus*.

На основе исследуемого нами морфологического материала можно заключить, что белый толстолобик в процессе питания использует метод пульсирующей всасывательной фильтрации, который предполагает длительную непрерывную работу структур висцерального аппарата для прокачивания большого объёма воды. Для этого метода добычи корма характерен ряд специфических адаптаций, которые позволяют предположить, что белый толстолобик при помощи модификации жаберных тычинок эволюционировал от предковой формы, использующей облигатное всасывание (Tomita et al., 2011). Морфология висцерального аппарата этого вида демонстрирует многочисленные свидетельства применения всасывания в качестве основы для его способа питания. Так, для белого толстолобика характерно небольшое округлое отверстие верхнего рта, которое окружено верхним ротовым клапаном, регулирующим ход потока воды. Широкий платибазальный нейрокраниум уплощён дорсовентрально. Вследствие значительного развития нёбного органа ротовая полость рыбы включает ограниченное пространство и сжата сверху вниз. В процессе питания складки нёбного органа не покидают своего местоположения в щелях между внутренними сторонами соседних фильтрующих элементов. Максиллярный аппарат демонстрирует небольшую способность к выдвиганию при отведении суспензориумов латерально вследствие отсутствия необходимости точечного сбора добычи. Другим признаком исходного приспособления к всасыванию является развитая оперкулярная полость, снабжённая хорошо дифференцированным клапаном в виде *membrana branchialis*, которая вентрально включает *m. hyohyoideus superior*, играющего роль *m. constrictor superficialis hyoideus et mandibularis ventralis* таких придонных акул, как катран *Squalus acanthias* (Marinelli, Strenger, 1959): при сокраще-

нии он снизу препятствует излишнему расхождению вбок жаберных крышек. Также у белого толстолобика значительного развития достигают мускулы, управляющие жаберными лучами, такие как *mm. abductores et adductores hyohyoidei*.

У белого толстолобика основной вклад в расширение ротовой полости вносит отведение латерально суспензориумов, а не поворот нижнего отдела гиоидной дуги — *ceratohyale* — заднецентрально, поскольку при опускании вниз гиоида фильтрующие элементы утратили бы связь со складками нёбного органа, необходимую для осуществления отсеивания планктона. В ходе пульсирующей фильтрации данный вид непрерывно осуществляет абдукцию и аддукцию суспензориумов в поперечной плоскости. В качестве адаптации к такому способу питания череп белого толстолобика имеет хорошо развитый сагиттальный гребень *supraoccipitale*, характерный для хищников, таких как обыкновенный судак. Гребень увеличивает площадь крепления *m. eraxialis*, что способствует статическому удержанию нейрокраниума в неподвижном положении относительно позвоночника в ходе постоянных поворотов суспензориумов из стороны в сторону. В этот процесс основной вклад вносит сокращение мощно развитого *m. levator arcus palatini*, составленного преимущественно из красных мускульных волокон, что свидетельствует о его адаптации к длительной непрерывной работе. Развитый апоневротический каркас мускула говорит о наличии статической функции изометрического сокращения, которая необходима для удержания суспензориумов в отведённом положении (для кашля и прочистки улитковых каналов). В ходе процесса фильтрации основная нагрузка прикладывается к небольшому участку *hyomandibulare* ниже *f. hyomandibularis externus*, который является местом прикрепления волокон сразу нескольких близко расположенных друг к другу мускулов с латеральной и медиальной сторон кости — *m. levator arcus palatini*, *m. adductor mandibulae*, *m. adductor hyomandibularis* и *m. pharyngo-hyomandibularis*. На препаратах хорошо заметно (рис. 2), что значимость функционирования *m. levator arcus palatini* на описываемом участке суспензориума является доминирующей: именно в этой области формируется *membrana suspensorii*, которая служит местом прикрепления огромного количества конечных апоневрозов этого мускула. Направление волокон *membrana suspensorii* совпадает с таковым у *m. levator arcus palatini*. Помимо этого *t. levator arcus palatini* занимают пространство кармана *membrana suspensorii* и оканчиваются на *praeperculum*, тем самым “разгружая” данный сектор *hyomandibulare*. *Membrana suspensorii* белого толстолобика развита слабо в сравнении с сёмгой *Salmo salar* (Громова, Махотин, 2016) или серебряной араваной *Osteoglossum bicirrhosum* (Громова и др., 2017), что свидетельствует об от-

сутствии значимого взаимодействия между *m. levator arcus palatini* и *m. adductor mandibulae*.

Приведение суспензориумов медиально, вызывающее уменьшение объёма ротовой полости, осуществляет сильно развитый *m. adductor hyomandibularis*, волокна которого оканчиваются на всей медиальной стороне *hyomandibulare* фактически под прямым углом, делая всю силу сокращения мускула вращательной, тем самым значительно повышая его эффективность в качестве аддуктора. В отличие от белого толстолобика у китовой акулы основная роль в уменьшении пространства ротоглоточной полости отводится гипертрофированным *m. adductor mandibulae*, *m. preorbitalis*, *m. levator hyomandibularis* (Denison, 1937), а также, по-видимому, *mm. adductores*, расположенным между *epibranchiale* и *ceratobranchiale*, которые сжимают ротоглоточную полость специфическим образом в дорсовентральном, а не в латеромедиальном направлении. В связи с вышесказанным можно заключить, что в процессе пульсирующей всасывательной фильтрации в областях своего причленения к нейрокраниуму суспензориум белого толстолобика не подвергается воздействию горизонтальных (перемещающих) нагрузок, которые смещали бы его относительно нейрокраниума в продольном направлении (Иорданский, 1990). Об этом свидетельствует отсутствие *lig. ethmopalatinum*, которое укрепляет каудально сустав *ectoethmoideum* и *palatinum* у других видов, например у обыкновенного судака, висцеральный аппарат которого подвергается воздействию вырывающейся добычи (Громова и др., 2014). Сустав *ectoethmoideum* и *palatinum* белого толстолобика, адаптированный к движениям в поперечной плоскости, лишён прикладываемых нагрузок. Взамен него ведущее значение в причленении переднего конца суспензориума к нейрокраниуму принимает чашевидный сустав *palatinum* и преттмоида, движения в котором *palatinum* латерально ограничены *lig. palatovomerale*, а медиально — толстым *lig. palatosupraethmoideum*.

*M. adductor mandibulae* белого толстолобика развит слабо и включает меньшее количество порций, нежели у других представителей карповых, питающихся при помощи всасывания, таких как карп *Cyprinus carpio* или шуковидный лжепескарь *Pseudogobio esocinus* (Takahasi, 1925). Наличие обширных областей взаимного перехода между порциями свидетельствует о низкой степени их дифференцировки. По-видимому, невысокий уровень их обособленности является вторичным явлением вследствие простоты и единообразия движений челюстного аппарата. Несмотря на отсутствие зубов, нижняя челюсть белого толстолобика выглядит довольно робустной с небольшой длиной нижнечелюстного рычага и относительно высоким механическим преимуществом закрытия *dentale*. Это связано с тем, что нижняя че-

люсть рыбы должна противостоять нагрузке, прикладываемой к ней вследствие необходимости регулярного и непрерывного процесса её приведения в ходе пульсирующей всасывательной фильтрации. Скорость закрытия *dentale* не важна. Повышение механической эффективности *m. adductor mandibulae* по отношению к рычагу нижней челюсти достигается смещением места прикрепления *t. portio A2* вперёд относительно челюстного сустава (Иорданский, 1990). При наклонном положении мио вектора порции *A2* её плечо силы относительно челюстного сустава также увеличивается за счёт развития *pg. coronalis*. Это связано с тем, что хотя на *pg. coronalis* оканчивается лишь малая часть волокон порции *A2*, последняя и *Aw*, по сути, могут функционировать в качестве двубрюшного мускула, волокна которого приобретают обширное крепление на вышеупомянутом отростке. Возникающие при сокращении порции *A2* продольные нагрузки не оказывают существенного влияния на челюстной сустав, так как *pg. postarticularis* направлен продольно и не укрепляет заднюю часть последнего. *Pulvinar mandibulae* обеспечивает мягкое скольжение нижней челюсти относительно верхней, что становится необходимым при непрерывном открывании и закрывании рта.

*M. geniohyoideus* функционирует в качестве стабилизатора положения языка во время питания, поскольку в ходе этого процесса ротовая полость белого толстолобика подвержена большим перепадам давления. Поэтому мускул расширяет область своего окончания на *dentale* путём формирования четырёх пучков. Такая морфологическая особенность при закрывании рта способствует приведению двух половинок нижней челюсти друг к другу. Вследствие этого роль *m. intermandibularis* снижается, что выражено в довольно значительной степени его редукции.

Оптимальный размер ротового отверстия, необходимый для пульсирующей всасывательной фильтрации (Denison, 1937), меньше такого у рыб, которые используют непрерывную таранную фильтрацию перекрестным потоком (Matthews, Parker, 1950). В связи с этим при достаточном содержании фитопланктона в воде большая амплитуда отведения нижней челюсти белому толстолобику не нужна: основным мускулом, контролирующим механизм открывания рта, является *m. levator operculi*. Однако у данного вида имеются некоторые морфологические особенности висцерального аппарата, обусловленные его способом питания, которые привносят изменения в распространённую конструкцию этого механизма, имеющуюся к примеру у окуны *Perca fluviatilis* (Osse, 1969). *Epihyale* белого толстолобика утратило большую подвижность относительно нижнего отростка *hyomandibulare* из-за практически полностью исчезнувшего *interhyale*. В данной

ситуации ерихале способно выполнять лишь повороты в этом суставе, в котором interhyale стало выполнять функцию мениска. Точка прикрепления lig. mandibulohyoideum к ерихале находится настолько близко к центру вращения описываемого сустава, что поворот гиоида вентрокаудально практически не способен оказать какого-либо влияния на степень растяжения данной связки. Это обусловлено тем, что основные движения висцерального аппарата в процессе фильтрации происходят в поперечной, а не в продольной плоскости. Поэтому путь передачи силы сокращения *m. sternohyoideus* через lig. mandibulohyoideum к нижней челюсти становится невыгоден. Однако хорошо развитое lig. mandibulohyoideum не потеряло своей значимости для механизма открывания рта, находясь под контролем другого мускула — *m. levator operculi*. Lig. hyointeroperculare прочно скрепляет ерихале с interoperculum в области отхождения lig. mandibulohyoideum, вследствие чего эти две кости двигаются как единое целое. Благодаря изменению формы lig. mandibulohyoideum словно муфта обхватывает верхний край этой кости, а впереди — верхнюю область lig. interoperculo-mandibulare, двигаясь согласованно вместе с ними.

В процессе всасывательной фильтрации значимость приобретают мускулы-антагонисты, которые изменяют объём оперкулярной полости, осуществляя медиолатеральные движения жаберных крышек. Для достижения большей степени абдукции *m. dilatator operculi* расширяет свою область прикрепления на нейрокраниуме, которая включает даже frontale. В процесс его сокращения вкладывается *m. levator arcus palatini* за счёт своих хорошо развитых tt. levator arcus palatini, оканчивающихся на праеоперкулум, поскольку кости жаберной крышки у белого толстолобика крепко соединены между собой. Область сустава operculum и hyomandibulare укрепляют lig. operculo-hyomandibulare и нижележащие соединительнотканые волокна между hyomandibulare и праеоперкулум. Глубокие fossa subtemporale вмещают мощные mm. adductor operculi, получающие благодаря месту прикрепления медиальнее боковой поверхности нейрокраниума возможность увеличить свою массу и длину плеча силы относительно оси вращения сустава operculum с hyomandibulare. В результате механическая эффективность данного мускула в качестве аддуктора значительно возрастает. Толстые сухожилия в составе *m. adductor operculi* служат ограничителями степени отведения жаберных крышек. Таким образом, перистая структура *m. dilatator operculi* и *m. adductor operculi* рассчитана на значительную силу, а не на высокую скорость сокращения, которая необходима для многократных движений operculum, насыщающих воду в оперкулярную полость.

Уточнены места прикрепления *m. pharyngo-hyomandibularis*: в работах предыдущих авторов

(Замбриборщ, 1957; Howes, 1981) он был обозначен как *m. pharyngo-praeopercularis*. Однако было выяснено, что праеоперкулум не входит в область окончания данного мускула, которая включает лишь нижний отросток hyomandibulare. Точность рисунка мускула, представленного в работе Ховеса (Howes, 1981. Р. 33) сомнительна. На основе полученных данных мы предлагаем добавить в старое название этого мускула обозначение области его окончания на суспензориуме. Также выяснили, что *m. pharyngo-hyomandibularis* нельзя считать “сегментом *m. adductor hyomandibulae*”, как пишет Ховес (Howes, 1981. Р. 32), поскольку эти два мускула иннервируются разными нервами. *M. adductor hyomandibularis* иннервируется тонкими г. adductor hyomandibularis VII, отходящими от г. hyomandibularis VII и г. adductor arcus palatini 1+ hyoideus anterior VII (рис. 5а). *M. pharyngo-hyomandibularis* иннервируется г. pretrematicus IX и в небольшой степени г. pharyngealis dorsalis IX (рис. 5б), поэтому является мускулом жаберных дуг, который в качестве адаптации к специфической форме пульсирующей всасывательной фильтрации приобрёл место окончания на суспензориуме. По своей функции он является дилататором, расширяющим пространство улитковых каналов наджаберного органа, боковые поверхности хрящей которых плотно связаны друг с другом соединительноткаными спайками, а медиально прочно крепятся к переднему костному килю рг. pharyngealis basioccipitale (рис. 1а). Мускульные волокна, расходящиеся от *m. pharyngo-hyomandibularis* в составе нёбного органа дорсальной стенки ротовой полости, поддерживают её тонус, но не проникают в складки нёбного органа. Поэтому мы не можем согласиться с Замбриборщом (1957), который пишет о возможности самостоятельной ундуляции этих складок. Сокращение *m. adductor arcus palatini* подтягивает дорсальную стенку ротовой полости дорсомедиально.

#### **Фильтр белого толстолобика: строение и принципы работы**

Важное значение при использовании определённого способа фильтрации имеет строение фильтра. У белого толстолобика внутренняя поверхность фильтрующих элементов жаберных дуг обращена в сторону ротовой полости и складок нёбного органа. Между жаберными тычинками имеются узкие крошечные щели. На срезе фильтрующего элемента видно, что дистально между жаберными тычинками образуются анастомозы, размер которых увеличивается по мере продвижения в направлении оперкулярной полости. Величина отверстий между этими перемычками постепенно возрастает, и наиболее крупные из них обращены в сторону оперкулярной полости (Hansen et al., 2014). Необходимо отметить, что толщина филь-



трующих элементов увеличивается к их основанию на жаберной дуге. Таким образом, каждый фильтрующий элемент представляет собой мелкоячеистое сито. Такой тип строения фильтра относится к варианту тупикового (Bhave, 1997), который конвергентно возник также и у китовой акулы (Motta et al., 2010). Обозначим воду с фитопланктоном, входящую через ротовое отверстие белого толстолобика, как исходную взвесь. Для работы тупикового фильтра необходимо прикладывать к его поверхности значительное давление, которое процеживает сквозь него исходную взвесь, на выходе производя чистую отфильтрованную воду, которая далее омывает жаберные лепестки. Технология фильтрации конечной целью процесса предполагает получение этого фильтрата, однако для питания белого толстолобика необходим не он, а скопившийся осадок. Поэтому стратегией данного вида стало создание тупикового фильтра «наоборот»: в нём более мелкие отверстия первыми оказываются на пути исходной взвеси и быстро забиваются, формируя на поверхности фильтра слой скопившегося фитопланктона. Преимуществами такого решения являются быстрая концентрация корма, а также возможность сбора частиц не только самого маленького, но и более крупного размера. Поэтому в кишечнике белого толстолобика обнаруживают не только фитопланктон, но и зоопланктон (Kolar et al., 2005). В ходе фильтрации края двух фильтрующих элементов, расположенных на соседних жаберных дугах, смыкаются, не пропуская между ними воду так, чтобы у потока исходной взвеси был единственный путь движения — через фильтр. По мере забивания тупикового фильтра «наоборот» слой скопившегося корма на его поверхности становится более толстым, что вынуждает рыбу прикладывать всё большее давление для осуществления процесса фильтрации. Вскоре такой фильтр окончательно забивается и его работа должна быть прекращена для процедуры очистки, что демонстрирует прерывистость процесса данного метода фильтрации. Такой вариант фильтра подходит для использования в медленнотекущих континентальных водоёмах с низкой скоростью потока исходной взвеси, попадающего в рот рыбы, в сравнении с морскими акваториями с быстрыми течениями, где лучшим решением становится фильтр перекрёстного потока (Bhave, 1997). В ходе циклов фильтрации последний вариант фильтра не должен забиваться, поскольку только будучи чистым, он способен эффективно осуществлять свою работу, создавая два потока конечных продуктов — пермеат (отфильтрованная вода) и ретентат (осадок), который не должен задерживаться на поверхности фильтра.

Основную роль в отцеживании фитопланктона белого толстолобика играют суспензориумы рыбы. В отличие от китовой акулы, у которой

фильтрационные подушки (Motta et al., 2010) расположены дорсовентрально, фильтрующие элементы белого толстолобика выгодным образом ориентированы в сагиттальной плоскости. Это происходит для того, чтобы вектор давления, оказываемого со стороны суспензориумов, прикладывался к поверхности фильтрующих элементов под большим углом, тем самым максимально увеличивая эффективность процесса отцеживания фитопланктона. Главная роль направленных продольно складок нёбного органа заключается в подразделении ламинарного потока, который входит через ротовое отверстие, тем самым повышая его турбулентность. Зона турбулентности образуется между боковой поверхностью складки и обращённой к ней стороной фильтрующего элемента. Во время прохождения воды через ротовую полость определённая степень турбулентности для процесса фильтрации является полезной, поскольку частицы фитопланктона, попадающие в эту зону, изменяют траекторию движения и с большей вероятностью провазаимодействуют с поверхностью фильтра. Кроме того, в области турбулентности создаётся зона пониженного давления, подсасывающая в щель между фильтрующими элементами исходную взвесь. В пользу такого заключения свидетельствует тот факт, что складки нёбного органа достигают максимального размера напротив наибольшей площади поверхности фильтрующих элементов. В процессе пульсирующей всасывательной фильтрации максимальное количество отцеженного фитопланктона скапливается на дне щели между внутренними сторонами фильтрующих элементов одной жаберной дуги. Надо отметить, что такое структурное приспособление, увеличивающее эффективность фильтрации белого толстолобика, напоминает решения, которые используют такие облигатные тараные фильтраторы, как гигантская акула и веслонос. У этих видов формируется длинный соединительнотканый вырост, располагающийся между рядами расчётковидных жаберных тычинок одной жаберной дуги, который кое-где даже превышает их длину. У белого толстолобика складки нёбного органа менее развиты и длина их не столь протяжённая, поскольку свой функциональный эффект они применяют в основном для проксимальной, более тонкой на срезе, части фильтрующих элементов.

Мы предполагаем, что наличие тупикового фильтра у белого толстолобика обуславливает доминирование значимости ротовой полости в качестве силового насоса для отсеивания планктона в сравнении с функцией оперкулярной полости. Характерной особенностью белого толстолобика является сопряжение процессов питания и дыхания, что послужило причиной изменения функционирования и строения висцерального аппарата, исходно приспособленного к всасыванию. У

донных рыб с небольшой скоростью вентиляции жабр в процессе дыхания ведущую роль играет изменение давления в оперкулярной полости; у пелагических рыб с быстрым и регулярным ритмом дыхания, как правило, велико значение ротовой полости, активность которой усиливает поток воды, направляемый к жабрам (Hughes, 1959). Для белого толстолобика потребовалось увеличить давление, оказываемое на поверхность фильтра, а также частоту подачи потока исходной взвеси, что в итоге привело к возникновению пульсирующего типа всасывания. Поэтому размер мускулов, управляющих *hyomandibulare* (см. выше), возрастает. Стоит отметить, что среди карповых имеются примеры других видов (например, линь *Tinca tinca*), у которых во время дыхания давление в ротовой полости (как отрицательное, так и положительное) превышает таковое в оперкулярной, что свидетельствует в пользу большего значения первой (Hughes, Shelton, 1958). Для уточнения полученных данных необходимо исследование, позволяющее снимать точные показатели давления в ротовой и оперкулярной полостях при помощи манометра с одновременным проведением видеосъёмки процесса дыхания по методу Хьюгеса (Hughes, 1959).

#### Особенности процесса питания белого толстолобика

Имеющиеся представления Замбриборща (1957) касательно процесса питания белого толстолобика в связи с полученными нами морфологическими данными требуют некоторой корректировки. Фитопланктон, скапливающийся на внутренних поверхностях фильтрующих элементов в процессе фильтрации, время от времени подсасывается в улитковые каналы наджаберного органа за счёт работы *m. pharyngo-hyomandibularis*. Этот мускул может сокращаться независимо от *m. adductor hyomandibularis* и *m. levator arcus palatini*. Об этом свидетельствует большое количество соединительнотканых спаек, позволяющих передней части нёбного органа до некоторой степени скользить относительно расположенного ротрально *m. adductor hyomandibularis*. При расслаблении *m. pharyngo-hyomandibularis* хрящи улитковых каналов пассивно возвращаются в исходное нерастянутое состояние за счёт своей эластичности, однако при этом фитопланктон из них не выдавливается вследствие капиллярного эффекта (Leverett, Member, 1941), присутствующего в узких просветах улитковых каналов. Для очистки фильтрующих элементов рыбе необходимо регулярно применять гидравлический удар или так называемый “кашель” (Hughes, Shelton, 1958; Osse, 1969). Это явление часто регистрировали также у других видов карповых, таких как карп (Ballintijn, Punt, 1985), линь и плотва *Leuciscus ru-*

*tilus* (Hughes, Shelton, 1958). В ходе данного события рот полностью закрывается при помощи сокращения *m. adductor mandibulae*, после чего происходит внезапная абдукция суспензориумов за счёт сокращения *m. levator arcus palatini*. Оперкулярная полость всё ещё открыто контактирует с окружающей средой. При этом поток воды, проходящий спереди назад через висцеральный аппарат, резко останавливается и меняет направление на противоположное, выбивая застрявшие сгустки фитопланктона из щелей фильтрующих элементов. Для белого толстолобика кашель является регулярным и неотъемлемым этапом процесса фильтрации, без которого эффективное питание стало бы невозможным. При помощи кашля сгустки фитопланктона попадают в ротовую полость и засасываются в улитковые каналы. Мы не обнаружили наличия значительно развитой “собственной мускулатуры” в улитковых каналах, которая могла бы сокращать их объём и “с силой выталкивать их содержимое в глотку”, как отмечает Замбриборщ (1957. С. 592–593). После нескольких событий кашля просветы улитковых каналов заполняются и работа *m. pharyngo-hyomandibularis* становится неэффективной. Наличие крупных уплощённых зубов *ceratobranchiale 5* подразумевает, что их функция состоит в разделении довольно крупных кусочков корма, которым могут удовлетворять слежавшиеся в улитковых каналах комки фитопланктона, но никак не отдельные его частицы в виде взвеси. Мы предполагаем, что для энергичной тотальной прочистки улитковых каналов белый толстолобик путём сокращения *m. adductor hyomandibularis* и *m. adductor operculi*, сила которого превышает развиваемую ими в ходе фильтрации, выталкивает воду из ротовой и оперкулярной полостей и затем плотно закрывает рот *m. adductor mandibulae* и прикрывает жаберные крышки. Таким образом, давление в ротовой полости становится меньше такового в полостях улитковых каналов. Сгустки фитопланктона являются преградой на пути выравнивания градиента давления между этими двумя камерами. Белый толстолобик отводит суспензориумы при помощи сокращения *m. levator arcus palatini*, высвобождая запасённую в сжатых мускульных и соединительнотканых элементах энергию, создавая за счёт этого в ротовой полости значительное отрицательное давление, которое и является силой, способной вытянуть из улитковых каналов крупные комки слежавшегося фитопланктона. Затем рыба расширяет отверстие пищевода, в просвете которого имеет место меньшее, чем ротовой полости, давление, направляющее кусочки корма к *pr. pharyngealis basioccipitale* и зубам *ceratobranchiale 5*.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют в пользу применения белым толстолобиком в ходе питания метода пульсирующей всасывательной фильтрации на базе тупикового отсеивания “наоборот”, который конвергентно имеет сходство со способом добычи пищи китовой акулы. Висцеральный аппарат белого толстолобика демонстрирует адаптацию к сопряжению процессов питания и дыхания. Основные его движения происходят в поперечной, а не в продольной плоскости. Облигатное всасывание являлось механизмом захвата добычи у предковых белому толстолобику эволюционных форм. Небольшая степень выдвижения максиллярного аппарата, робустная нижняя челюсть и нижний отдел гиоидной дуги, не способный к большой амплитуде движений относительно hyomandibulare, демонстрируют адаптацию к высоким нагрузкам, регулярно возникающим в процессе прокачивания ротовой полостью большого объёма воды. Помимо участия во вкусовом анализе потребляемого корма складки разросшегося нёбного органа служат для создания полезной турбулентности, увеличивающей эффективность работы фильтрующих элементов аппарата питания рыбы. Процесс отведения нижней челюсти регулируется преимущественно *m. levator operculi* взамен *m. sternohyoideus* вследствие потребности небольшой амплитуды открывания рта, которая необходима для пульсирующей всасывательной фильтрации. Выявленные морфологические адаптации висцерального аппарата свидетельствуют о доминировании значимости ротовой полости для процедуры отцеживания фитопланктона. На основе уточнения прохождения ветвей VII и IX черепномозговых нервов установлено происхождение *m. pharyngo-hyomandibularis*, ранее считавшегося мускулом гиоидной дуги. Предполагаемым способом очистки засорённой в процессе фильтрации внутренней поверхности фильтрующих элементов является применение гидравлического удара (кашля). Улитковые каналы наджаберного органа опорожняются при помощи силового отведения суспензориумов в условиях пониженного давления в ротовой полости рыбы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богуцкая Н.Г. 1988. Объем и морфологические особенности подсемейства Leuciscinae карповых рыб (Cyprinidae) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 181. С. 96–113.
- Богуцкая Н.Г. 1990. Морфологические основы системы карповых рыб подсемейства ельцовых (Leuciscinae, Cyprinidae). 2 // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 6. С. 920–933.
- Боруцкий Е.В. 1950. Материалы о питании амурского толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) // Тр. Амур. ихтиол. экспедиции 1945–1949 гг. Т. 1. С. 287–302.
- Бромлей Г. 1936. Планктонное питание амурского толстолоба // Рыб. хоз-во СССР. № 9. С. 33–36.
- Веригин Б.В. 1950. Возрастные изменения молоди толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) в связи с её биологией // Тр. Амур. ихтиол. экспедиции 1945–1949 гг. Т. 1. С. 303–318.
- Веригин Б.В. 1957. Строение жаберного аппарата и наджаберного органа толстолобика // Зоол. журн. Т. 36. Вып. 4. С. 595–602.
- Громова Е.С., Махотин В.В. 2016. Функциональная морфология висцерального аппарата семги *Salmo salar* (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 4. С. 410–426.
- Громова Е.С., Герасимов К.Б., Дзержинский Ф.Я. 2014. Сходство строения мускулов, участвующих в кормежке лососевых и аравановых рыб в сравнении с сельдевыми и окуневыми // Матер. V Всерос. конф. “Поведение рыб”. Борок: Костром. печат. дом. С. 48–53.
- Громова Е.С., Дзержинский Ф.Я., Махотин В.В. 2017. Морфофункциональные особенности висцерального аппарата серебряной араваны *Osteoglossum bicirrhosum* (Osteoglossidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 4. С. 379–392.
- Замбриборщ Ф.С. 1957. Строение и функция наджаберного органа амурского толстолобика // Зоол. журн. Т. 36. Вып. 4. С. 587–594.
- Иорданский Н.Н. 1990. Эволюция комплексных адаптаций: челюстной аппарат амфибий и рептилий. М.: Наука, 308 с.
- Кузнецов Ю.К. 2007. Описание мышечной системы вереховоста *Carassius auratus gibelio* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 5. С. 621–641.
- Ромейс Б. 1953. Микроскопическая техника. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 718 с.
- Световидов А.Н. 1948. Фауна СССР. Рыбы. Трескообразные // Тр. ЗИН АН СССР. Т. IX. Нов. сер. № 34. Вып. 4. 222 с.
- Alexander R. McN. 1966. The functions and mechanisms of the protrusible upper jaws of two species of cyprinid fish // J. Zool. V. 149. P. 288–296.
- Alexander R. McN. 1967. The functions and mechanisms of the protrusible upper jaws of some acanthopterygian fish // Ibid. V. 151. P. 43–64.
- Anker G. Ch. 1974. Morphology and kinetics of the head of the stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Trans. Zool. Soc. London. V. 32. P. 311–416.
- Ballintijn C. M., Punt G. J. 1985. Gill arch movements and the function of the dorsal gill arch muscles in the carp // Respir. Physiol. V. 60. P. 39–57.
- Ballintijn C. M., Burg A., Egberink B. P. 1972. An electromyographic study of the adductor mandibulae complex of a free-swimming carp (*Cyprinus carpio* L.) during feeding // J. Exp. Biol. V. 57. P. 261–283.
- Bauchot R., Ridet J.-M., Diagne M. 1993. The epibranchial organ, its innervation and its probable functioning in *Heterotis niloticus* (Pisces, Teleostei, Osteoglossidae) // Environ. Biol. Fish. V. 37. P. 307–315.
- Bensam P. 1964. The pharyngeal pockets in the Indian oil sardine, *Sardinella longiceps* Valenciennes and a few other clupeiformes from Indian waters // Indian J. Fish. V. 11. № 1. P. 175–180.

- Bertmar G., Stromberg C. 1969. The feeding mechanisms in plankton eaters. I. The epibranchial organs in whitefish // *Mar. Biol.* V. 3. P. 107–109.
- Bertmar G., Kapoor B.G., Miller R.V. 1969. Epibranchial organs in lower teleostean fishes – an example of structural adaptation // *Int. Rev. Gener. Exp. Zool.* V. 4. P. 2–44.
- Bhave R.R. 1997. Cross-flow filtration // *Fermentation and biochemical engineering handbook – principles, process design and equipment* / Eds. Vogel H.C., Todaro C.L. New Jersey: Noyes Publ. P. 271–322.
- Borrell A., Aguilar A., Gazo M. et al. 2011. Stable isotope profiles in whale shark (*Rhincodon typus*) suggest segregation and dissimilarities in the diet depending on sex and size // *Environ. Biol. Fish.* V. 92. P. 559–567.
- Boulenger G.A. 1901. On the presence of a superbranchial organ in the cyprinoid fish *Hypophthalmichthys* // *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7–8.* V. 45. P. 186–188.
- Brousseau R.A. 1976. The pectoral anatomy of selected Ostariophysi. II. The Cypriniformes and Siluriformes // *J. Morphol.* V. 150. P. 79–116.
- Chen X.-Y. 1996. Morphology, phylogeny, biogeography and systematics of *Phoxinus* (Pisces: Cyprinidae). Bonn: Zool. Forschungsinstitut; Mus. Alexander Koenig, 227 p.
- Colman J.G. 1997. A review of the biology and ecology of the whale shark // *J. Fish Biol.* V. 51. P. 1219–1234.
- Conway K.W. 2011. Osteology of the south Asian genus *Psi-lorhynchus* McClelland, 1839 (Teleostei: Ostariophysi: Psilorhynchidae), with investigation of its phylogenetic relationships within the order Cypriniformes // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 163. P. 50–154.
- Cremer M.C., Smitherman R.O. 1980. Food habits and growth of silver and bighead carp in cages and ponds // *Aquaculture.* V. 20. P. 57–64.
- Denison R.H. 1937. Anatomy of the head and pelvic fin of the whale shark, *Rhincodon* // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* V. 73. Art. 5. P. 477–515.
- Doosey M.H., Bart H.L.Jr. 2011. Morphological variation of the palatal organ and chewing pad of catostomidae (Teleostei: Cypriniformes) // *J. Morphol.* V. 272. P. 1092–1108.
- Fink S.V., Fink W. 1981. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei) // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 72. P. 297–353.
- Friedman M. 2011. Parallel evolutionary trajectories underlie the origin of giant suspension-feeding whales and bony fishes // *Proc. Biol. Sci.* V. 279. P. 944–951. doi 10.1098/rspb.2011.1381
- Graaf P.J.F. 1990. Innervation pattern of the gill arches and gills of the carp (*Cyprinus carpio*) // *J. Morphol.* V. 206. P. 71–78.
- Gromova E.S., Makhotin V.V. 2018. Maxillary apparatus in the feeding of the silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* (Cyprinidae) // *J. Ichthyol.* V. 58. № 6. P. 857–877. doi 10.1134/S0032945218060036
- Hampl A., Jirasek J., Sirotek D. 1983. Growth morphology of the filtering apparatus of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*). II. Microscopic anatomy // *Aquaculture.* V. 31. P. 153–158.
- Hansen A., Ghosal R., Caprio J. et al. 2014. Anatomical and physiological studies of bigheaded carps demonstrate that the epibranchial organ functions as a pharyngeal taste organ // *J. Exp. Biol.* V. 217. P. 3945–3954.
- Harrington R.W. 1955. The osteocranium of the American cyprinid fish, *Notropis bifrenatus*, with an annotated synonymy of teleost skull bones // *Copeia.* № 4. P. 267–290.
- Harrison G. 1981. The cranial nerves of the teleost *Trichurus lepturus* // *J. Morphol.* V. 167. P. 119–134.
- Hoover J.J., Killgore K.J., George S.G. 2000. Horned serpents, leaf dogs, and spoonbill cats: 500 years of paddlefish ponderings in North America // *Amer. Cur.* V. 26. № 2. P. 1–10.
- Howes G.J. 1980. The anatomy, phylogeny and classification of bariliine cyprinid fishes // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool.* V. 37. № 3. P. 129–198.
- Howes G.J. 1981. Anatomy and phylogeny of the Chinese major carps *Ctenopharyngodon* Steind., 1866 and *Hypophthalmichthys* Blkr., 1860 // *Ibid.* V. 41. № 1. P. 1–52.
- Hughes G.M. 1959. A comparative study of gill ventilation in marine teleosts // *J. Exp. Biol.* V. 37. № 1. P. 28–45.
- Hughes G.M., Shelton G. 1958. The mechanism of gill ventilation in three freshwater teleosts // *Ibid.* V. 35. № 4. P. 807–823.
- Jirasek J., Hampl A., Sirotek D. 1981. Growth morphology of the filtering apparatus of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*). I. Gross anatomy state // *Aquaculture.* V. 26. P. 41–48.
- Johal M.S., Esmaeili H.R., Tandon K.K. 2000a. Reliability of urohyal bone of silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* (Val. 1844) for age determination // *Cur. Sci.* V. 79. № 1. P. 27–28.
- Johal M.S., Esmaeili H.R., Tandon K.K. 2000b. Postcleithrum of silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* (Val. 1844), an authentic indicator for age determination // *Ibid.* V. 79. № 7. P. 945–946.
- Kirchhoff H. 1958. Funktionell –anatomische Untersuchung des Visceralapparates von *Clupea harengus* L. // *Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontogen. Tiere.* Bd. 76. S. 462–540.
- Kolar C.S., Chapman D.C., Courtenay W.R. et al. 2005. Asian carps of the genus *Hypophthalmichthys* (Pisces, Cyprinidae) – a biological synopsis and environmental risk assessment. Washington: US Fish and Wildlife Service Publ., 183 p.
- Konishi J., Zotterman Y. 1961. Taste functions in the carp. An electrophysiological study on gustatory fibres // *Acta Physiol. Scand.* V. 52. P. 150–161.
- Kumari B., Raman M. 2010. Whale shark habitat assessments in the northeastern Arabian Sea using satellite remote sensing // *Int. J. Remote Sensing.* V. 31. № 2. P. 379–389.
- Lekander B. 1949. The sensory line system and the canal bones in the head of some Ostariophysi // *Acta Zool.* V. 30. № 1–2. P. 1–131.
- Leverett M.C., Member A.I.M. 1941. Capillary behavior in porous solids // *Trans. AIME.* V. 142. № 1. P. 152–169.
- Liang Y., Melack J.M., Wang J. 1981. Primary production and fish yields in Chinese ponds and lakes // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 110. P. 346–350.
- Maia A.M.R., Wilga C.A.D., Lauder G.V. 2012. Biomechanics of locomotion in sharks, rays and chimaeras // *Biology of Sharks and Their Relatives* / Eds. Musick J. et al. Boca Raton, Florida: CRC Press. P. 125–151.
- Manigk W. 1933. Der trigemino-facialiskomplex und die innervation der kopfseitenorgane der elritze (*Phoxinus laevis*) // *Zeit. Morphol. Okol. Tiere.* V. 28. № 1. P. 64–106.
- Marinelli W., Strenger A. 1959. Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. V. III. Lieferung (*Squalus acanthias*). Wien: Franz Deuticke. P. 173–308.
- Martin R.A. 2007. A review of behavioural ecology of whale sharks (*Rhincodon typus*) // *Fish. Res.* V. 84. P. 10–16.

- Mattey D.L. 1981. Studies on the structure and function of the teleost pseudobranch: Ph. D. Thesis. Plymouth Univ., 334 p.
- Matthes H.A. 1963. A comparative study of the feeding mechanisms of some African Cyprinidae (Pisces, Cypriniformes) // *Bijdragen Dierkunde*. V. 33. № 1. P. 3–35.
- Matthews L.H., Parker H.W. 1950. Notes on the anatomy and biology of the basking shark (*Cetorhinus maximus* (Gunner)) // *Proc. Zool. Soc. London*. V. 120. P. 535–575.
- Miller R.V. 1969. Constancy of epibranchial organs and fourth epibranchial bones within species groups of clupeid fishes // *Copeia*. № 2. P. 308–312.
- Morita Y., Finger T.E. 1985. Topographic and laminar organization of the vagal gustatory system in the goldfish, *Carassius auratus* // *J. Comp. Neurol.* V. 238. P. 187–201.
- Motta P.J., Maslanka M., Hueter R.E. et al. 2010. Feeding anatomy, filter-feeding rate, and diet of whale sharks *Rhincodon typus* during surface ram filter feeding off the Yucatan Peninsula, Mexico // *Zoology*. V. 113. P. 199–212.
- Nakae M., Sasaki K. 2007. Review of spino-occipital and spinal nerves in Tetraodontiformes, with special reference to pectoral and pelvic fin muscle innervation // *Ichthyol. Res.* V. 54. P. 333–349.
- Nakae M., Sasaki K., Nakajima T. et al. 2011. Homologies of the branchial arch muscles in *Zacco platypus* (Teleostei: Cypriniformes: Cyprinidae): evidence from innervation pattern // *J. Morphol.* V. 272. P. 503–512.
- Nelson G.J. 1967. Epibranchial organs in lower teleostean fishes // *J. Zool.* V. 153. P. 71–89.
- Osse J.W.M. 1969. Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis* L.): an electromyographic study // *Netherl. J. Zool.* V. 19. № 3. P. 289–392.
- Paig-Tran E.W.M., Bizzarro J.J., Strother J.A. et al. 2011. Bottles as models: predicting the effects of varying swimming speed and morphology on size selectivity and filtering efficiency in fishes // *J. Exp. Biol.* V. 214. P. 1643–1654.
- Paig-Tran E.W.M., Kleinteich T., Summers A.P. 2013. The filter pads and filtration mechanisms of the devil rays: variation at macro and microscopic scales // *J. Morphol.* V. 274. № 9. P. 1026–1043.
- Pasleau F., Diogo R., Chardon M. 2010. The epibranchial organ and its anatomical environment in the Gonorynchiformes, with functional discussions // *Gonorynchiformes and Ostariophysan relationships: a comprehensive review*. Enfield: Sci. Publ. P. 145–171.
- Pavesi P. 1874. Contribuzione alla storia naturale del genere *Selache* // *Ann. Mus. Stor. Nat. Genova*. V. 6. P. 5–72.
- Puzdrowski R.L. 1987. The peripheral distribution and central projections of the sensory rami of the facial nerve in goldfish, *Carassius auratus* // *J. Comp. Neurol.* V. 259. P. 382–392.
- Rimon A., Shilo M. 1982. Factors which affect the intensification of fish breeding in Israel. I. Physical, chemical, and biological characteristics of the intensive fishponds in Israel // *Bamidgeh*. V. 34. P. 87–99.
- Sibbing F.A. 1982. Pharyngeal mastication and food transport in the carp (*Cyprinus carpio* L.): a cineradiographic and electromyographic study // *J. Morphol.* V. 172. P. 223–258.
- Sims D.W. 2008. Sieving a living: a review of the biology, ecology and conservation status of the plankton-feeding basking shark *Cetorhinus maximus* // *Adv. Mar. Biol.* V. 54. P. 171–220.
- Smith D.W. 1989. The feeding selectivity of silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* Val. // *J. Fish. Biol.* V. 34. P. 819–828.
- Spataru P. 1977. Gut contents of silver carp – *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) – and some trophic relations to other fish species in a polyculture system // *Aquaculture*. V. 11. P. 137–146.
- Staab K.L., Ferry L.A., Hernandez L.P. 2012. Comparative kinematics of cypriniform premaxillary protrusion // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 115. P. 65–77.
- Starling F.L.R. 1993. Control of eutrophication by silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) in the tropical Paranao Reservoir (Brasilia, Brazil): a mesocosm experiment // *Hydrobiologia*. V. 257. P. 143–152.
- Stewart B.S., Wilson S.G. 2005. Threatened fishes of the world: *Rhincodon typus* (Smith 1828) (Rhincodontidae) // *Environ. Biol. Fish.* V. 74. P. 184–185.
- Sumi K., Asaoka R., Nakae M., Sasaki K. 2015. Innervation of the lateral line system in the blind cavefish *Astyanax mexicanus* (Characidae) and comparisons with the eyed surface-dwelling form // *Ichthyol. Res.* V. 62. P. 420–430.
- Susłowska W., Urbanowicz K. 1983. Specific skull structure features and the filter and suprabranchial apparatus of the silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) // *Zool. Polon.* V. 30. № 1–4. P. 71–95.
- Takahasi N. 1925. On the homology of the cranial muscles of the cypriniform fishes // *J. Morphol.* V. 40. № 1. P. 1–109.
- Tomita T., Sato K., Suda K. et al. 2011. Feeding of the megamouth shark (Pisces: Lamniformes: Megachasmidae) predicted by its hyoid arch: a biomechanical approach // *Ibid.* V. 272. P. 513–524.
- Walleser L.R., Howard D.R., Sandheinrich M.B. et al. 2014. Confocal microscopy as a useful approach to describe gill rakers of Asian species of carp and native filter-feeding fishes of the upper Mississippi River system // *J. Fish Biol.* V. 85. № 5. P. 1777–1784.
- Watanabe M. 1951. The osteological studies of some Chinese cyprinoid fishes introduced into Japan // *Misc. Rept. Inst. Nat. Res. Tokyo*. V. 19–21. № 2. P. 14–18.
- Wilamowski A. 1972. Structure of the gill apparatus and the suprabranchial organ of *Hypophthalmichthys molitrix* Val. (silver carp) // *Bamidgeh*. V. 24. № 4. P. 87–98.
- Xie P. 1999. Gut contents of silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix*, and the disruption of a centric diatom, *Cyclotella*, on passage through the esophagus and intestine // *Aquaculture*. V. 180. P. 295–305.