

## **Визуализация и тестирование движения костей челюстного аппарата рыб на основе обобщенных структурных модулей**

**Толмачева Ю.П.<sup>\*1,2</sup>, Шматкова А.В.<sup>\*\*2</sup>, Кузлякина В.В.<sup>\*\*\*3,4</sup>**

<sup>1</sup>*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, Россия*

<sup>2</sup>*ФГБОУ ВО Иркутский национальный исследовательский технический университет, Иркутск, Россия*

<sup>3</sup>*Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Дальневосточный федеральный университет», Владивосток, Россия*

<sup>4</sup>*Инженерный компьютерный центр «Vector», Владивосток, Россия*

**Аннотация.** В настоящей работе была использована созданная ранее математическая модель висцерального скелета рыб, которая была совмещена с модифицированной кинематической системой многозвенных механизмов и проанализирована на основе обобщенных структурных модулей. Применение данного подхода позволило осуществить визуализацию, тестирование и расчет различных вариантов движения костей челюстного аппарата рыб.

**Ключевые слова:** функциональная морфология, Visual Structure Editor (VSE), многозвенный механизм, обобщенные структурные модули, висцеральный скелет, челюстной аппарат, рыбы.

### **ВВЕДЕНИЕ**

Исследование строения организма и закономерностей адаптивного преобразования его структур и отделов является одной из основных проблем морфологии человека и животных. Развитие виртуального моделирования скелета лежит в основе ряда биомеханических подходов к исследованию взаимоотношения формы и функций, среди которых наиболее распространенными является моделирование динамики опорно-двигательной системы [1–20].

Среди узлов и отделов опорно-двигательной системы особое место занимает челюстной аппарат, прежде всего, благодаря его связи с трофическими адаптациями. Изучение геометрической конструкции и топографических особенностей челюстной системы дает возможность проанализировать вытекающие из него функциональные свойства и возможности изучаемого аппарата, а также его адаптивность. Одним из подходов, применяемых в исследовании взаимосвязи динамического поведения и геометрии опорно-двигательного аппарата, является использование многозвенных механизмов, традиционных для разработок в машиностроении. Совмещение этих конструктивных данных с моделью биологического объекта позволило описать возможные варианты движения и взаимодействия различных элементов опорно-двигательного аппарата, в том числе челюстной системы позвоночных [7–9, 18].

---

\*tjul78@mail.ru

\*\*annashmatkova@yandex.ru

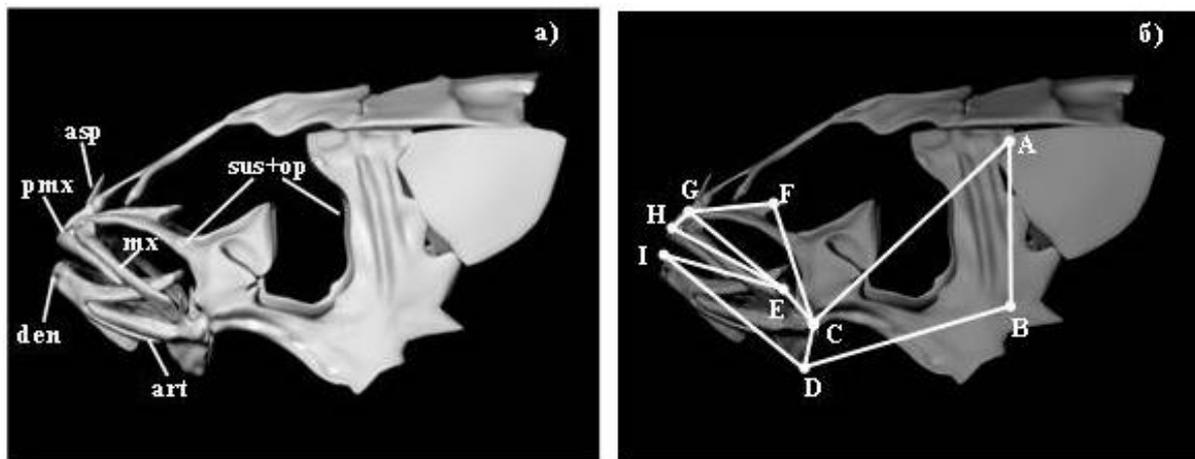
\*\*\*kuzlyakinavv@mail.ru

Целью настоящей работы, является моделирование и детальный анализ движения костей челюстного аппарата как многозвенного механизма с использованием обобщённых структурных модулей.

### СОЗДАНИЕ СИСТЕМЫ МНОГОЗВЕННОГО МЕХАНИЗМА ДЛЯ МОДЕЛИ ВИСЦЕРАЛЬНОГО СКЕЛЕТА РЫБ

В основе работы лежит созданная ранее 3D модель черепа рыб, биологическим прототипом которой являлся экземпляр представителя бентических байкальских коттоидных рыб – *Procottus jeitelesii* (Dyb., 1878) [19, 20]. Для получения изображений сечений головы рыбы использовался аппарат конусно-лучевой объёмной томографии Gendex GXCB-500 (<http://www.east-siberia.ru>). Твёрдотельная модель висцерального скелета объекта была создана с помощью системы инженерного проектирования Femap V 10 путём последовательной установки полученных контуров сечений костей в пространстве и дальнейшего покрытия каркаса геометрическими поверхностями, приближающими модель к форме заданного биологического объекта. Необходимые элементы были реконструированы с использованием программы трёхмерного моделирования и анимации Autodesk Maya 2012 на основе визуализации фиксированных препаратов головы рыб и литературных данных.

Полученная модель была совмещена с системой многозвенного механизма, включающего четыре обобщённых структурных модуля (рис. 1, табл. 1). В настоящей работе рассматривается упрощённая двумерная модель, поскольку при функционировании ротового аппарата основным движением является перемещение нижней челюсти в саггитальной плоскости. Для описания возможных вариантов движения костей висцероокраниума за основу были взяты оперкулярный (ABCD) и верхнечелюстной (DEFGH) механизмы, тестированные ранее на других видах рыб (рис. 3). В настоящей модели обе конструкции были объединены в один механизм и дополнены нижнечелюстным отделом (DEFG), функционирующим как единое звено.



**Рис. 1.** а) 3D конструкция висцерального скелета рыб. Обозначения: art – сочленовая кость, den – зубная кость, mx – верхнечелюстная кость, op + sus – комплекс костей подвеска и жаберной крышки, pmx – предчелюстная кость (asp – восходящий отросток pmx); б) система челюстно-оперкулярного механизма висцерального скелета рыб. Обозначения: ABCD – оперкулярный отдел; DEFGH – верхнечелюстной отдел; CDEI – нижнечелюстной отдел.

Достоверность линейных параметров звеньев механизма достигалась посредством использования морфометрических данных костей исследуемого объекта, выраженных в процентах (%) длины головы.

Многозвенный механизм представляет собой замкнутую систему, состоящую из шарнирно сочлененных элементов, при этом основание (AC – оперкулярный отдел и

FC – верхнечелюстной отдел) является стойкой. Входное звено (AB – оперкулярный отдел), к которому приложено внешнее силовое воздействие, при перемещении полностью задает траекторию движения остальным подвижным элементам механизма.

Локализация узлов приложения нагрузок соответствует расположению основных элементов связочно-мышечного аппарата, участвующих в работе челюстной системы. Направление прилагаемых к моделям внешних сил были заданы согласно полученным ранее результатам тестирования кинематических моделей челюстного аппарата рыб [7–9].

**Таблица 1.** Основные элементы многозвенного механизма висцерального скелета рыб

№№ п.п.	Отделы висцерального скелета рыбы	Морфометрические параметры	Структурные модули	Названия звеньев механизма в системе VSE
1	Оперкулярный отдел	AC – сочленовый отросток huomandibulare / суставная головка quadratum	1. Условный механизм первого вида, обобщённый структурный модуль I <sub>1</sub> (0,1)	AC – стойка звено 0
		AB – сочленовый отросток huomandibulare / угол ветвей праеоперкулум		AB – коромысло, звено 1
		BD – угол ветвей праеоперкулум / плоскость anguloarticulare		BD – шатун, звено 2
		CD – суставная головка quadratum / плоскость anguloarticulare		CD – коромысло, звено 3
2	Верхнечелюстной отдел	FC – среднкрыловидный отросток palantinum / суставная головка quadratum;	2. Обобщённый структурный модуль второго класса первого вида II <sub>1</sub> (2,3)	FC – стойка звено 0
		CE – верхний отросток anguloarticulare / суставная головка quadratum;		CE – дополнительная точка на коромысле CD
		GE – вентральный конец maxillare (верхний отросток anguloarticulare) / головка palantinum		GE – шатун, звено 4
		GF – верхний отросток palantinum / среднкрыловидный отросток palantinum	3. Обобщённый структурный модуль второго класса первого вида II <sub>1</sub> (4,5)	GF – коромысло, звено 5
		HE – вентральный конец праemaxillare – суставная головка maxillare		HE – часть шатуна GE H – дополнительная точка на GE
3	Нижнечелюстной отдел	IE – длина верхней ветви dentale	4. Обобщённый структурный модуль второго класса первого вида II <sub>1</sub> (6,7)	IE – шатун, звено 7
		ID – длина нижней челюсти		ID – шатун, звено 6

Комплексное взаимодействие между костными элементами висцерального скелета рыб было апробировано ранее и имитировалось в программе трехмерного моделирования и анимации Autodesk Maya 2012 [10]. Было установлено, что последовательность движений основных скелетных элементов у анимированной модели, соответствует универсальной схеме функционирования челюстного аппарата рыб [7, 8, 21].

В настоящей работе выполнены моделирование и детальный анализ многозвенного механизма в системе VSE на основе обобщённых структурных модулей [22]

### МОДЕЛИРОВАНИЕ ВИСЦЕРАЛЬНОГО СКЕЛЕТА РЫБ В СИСТЕМЕ VSE

Исследование висцерального скелета рыб с применением методов инженерного анализа расширяет возможности многовариантного решения ряда теоретических и практических задач. Система VSE (Visual Structure Editor) предназначена для моделирования и исследования кинематики плоских механизмов второго класса (по классификации Ассура – Артоболевского) любой степени сложности и любого технологического назначения на основе обобщённых структурных модулей, позволяющих уже на начальной стадии проектирования учесть конструктивные особенности элементов механизмов [23]. В основе алгоритмов моделирования схем механизмов и исследования кинематики положен метод замкнутых векторных контуров – метод Зиновьева В.А. [24].

Система VSE содержит 10 обобщённых структурных модулей разной структуры. В рассматриваемом механизме использованы только два вида (в скобках указаны номера звеньев): механизм первого класса первого вида – обобщённый структурный модуль  $I_1$  (0,1) и три обобщённых структурных модуля второго класса первого вида –  $II_1$  (2,3),  $II_1$  (4,5) и  $II_1$  (6,7) (рис. 2,а и 2,б).

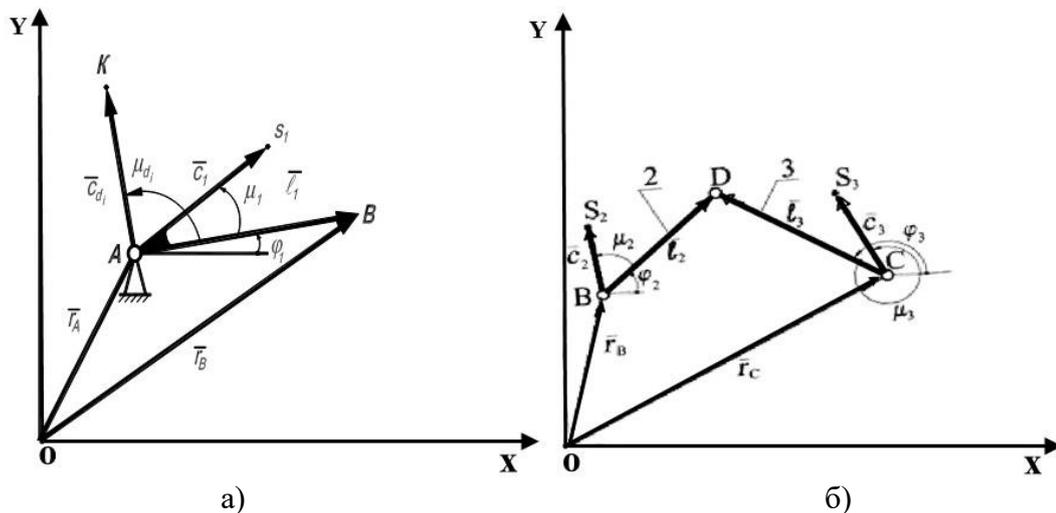


Рис. 2. Обобщённый структурный модуль: а) первого класса первого вида  $I_1$ ; б) второго класса первого вида  $II_1$ .

Формула строения механизма запишется так:

$$\begin{array}{c}
 I_1(0,1) \longrightarrow II_1(2,3) \begin{cases} \nearrow II_1(4,5) \\ \searrow II_1(6,7) \end{cases} \quad (1)
 \end{array}$$

Параметрами структурных модулей являются:

$\vec{l}_i$  – вектор длины  $i$ -го звена<sup>1</sup>;

$\vec{c}_i$  – вектор, определяющий положение центра масс  $i$ -го звена;

$\mu_i$  – угол ориентации вектора центра масс относительно вектора длины  $i$ -го звена;

<sup>1</sup> вектор длины  $i$ -го звена – в терминологии теории механизмов и машин название вектора, визуализация звена  $i$  в виде вектора, через его длину  $l$  [24].

$\vec{l}_{i_k}$  – вектор, определяющий положение дополнительной точки на  $i$ -ом звене;

$\mu_{i_k}$  – угол ориентации вектора дополнительной точки относительно вектора длины  $i$ -го звена.

В основе структурирования схемы механизма, визуализации и исследования кинематики лежит метод замкнутых векторных контуров. Уравнение замкнутости любого контура записывается уравнением:

$$\sum \vec{l}_i + \sum \vec{r}_M = 0, \quad (2)$$

где  $\vec{l}_i$  – вектор, соответствующий  $i$ -му звену, входящему в состав рассматриваемого контура;

$\vec{r}_M$  – радиус – вектор соответствующей точки  $M$ .

Уравнение замкнутости векторного контура OABO (рис. 2,а) для определения параметров точки  $B$  обобщенного структурного модуля  $I_1(0, 1)$  с учётом уравнения (2) будет иметь вид:

$$\vec{r}_A + \vec{l}_1 - \vec{r}_B = 0 \quad (3)$$

или в проекциях на оси  $Ox$  и  $Oy$ :

$$\begin{cases} x_B = x_A + l_1 \cdot \cos \varphi_1 \\ y_B = y_A + l_1 \cdot \sin \varphi_1 \end{cases} \quad (4)$$

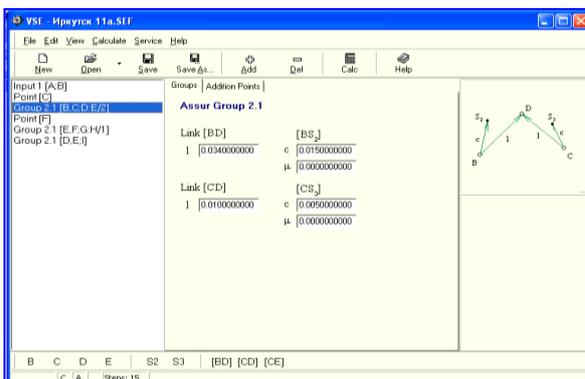
Для обобщённого структурного модуля второго класса первого вида уравнение замкнутости контура OBDCO (рис. 2,б) имеет вид:

$$\vec{r}_B + \vec{l}_2 - \vec{l}_3 - \vec{r}_C = 0.$$

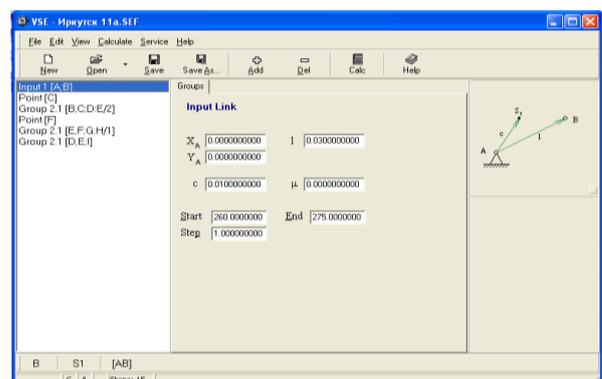
В проекциях на оси  $Ox$  и  $Oy$ :

$$\begin{cases} x_B + l_2 \cdot \cos \varphi_2 - l_3 \cdot \cos \varphi_3 - x_C = 0 \\ y_B + l_2 \cdot \sin \varphi_2 - l_3 \cdot \sin \varphi_3 - y_C = 0 \end{cases} \quad (5)$$

Положение звеньев и точек механизма определяется решением уравнений (4)–(5). На рисунке 3 показан ввод параметров в системе VSE.



а)



б)

**Рис. 3.** Ввод параметров в системе VSE для: а) для обобщённого структурного модуля  $\Pi_1(2,3)$ ; б) для входного звена  $AB$  (для модуля  $I_1$ ).

Система VSE позволяет также выполнять кинематический анализ плоских механизмов и определять геометрические аналоги скоростей и ускорений, являющиеся производными от функций положения соответствующих точек (линейные характеристики) и звеньев (угловые характеристики) (рис. 4, 5).

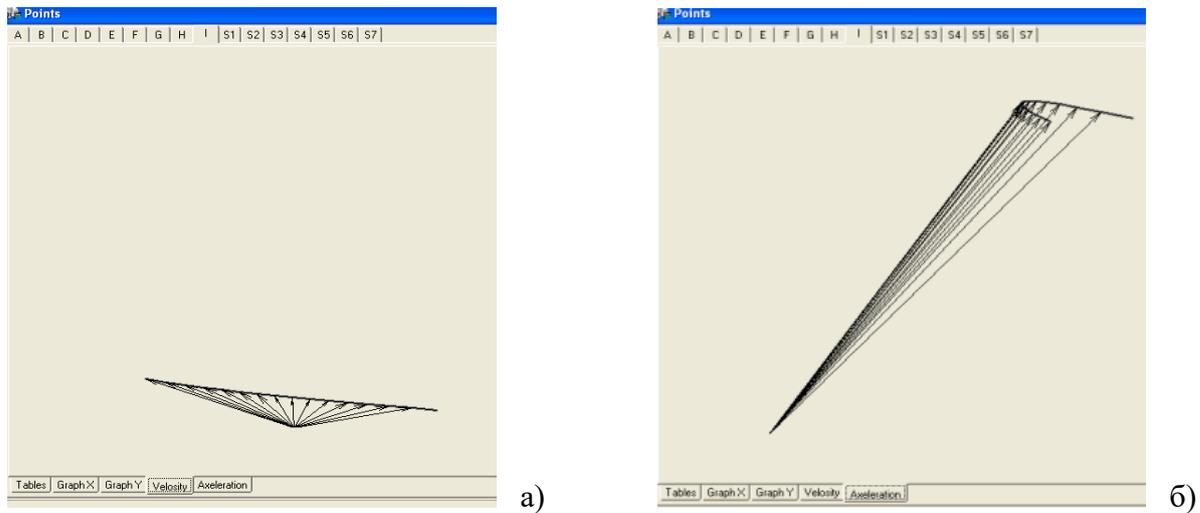


Рис. 4. Годографы аналогов скоростей и ускорений (интерфейс системы VSE): а) аналогии скоростей для точки I; б) аналогии ускорений для точки I.

Angle	Omega	Epsilon	Angle
260°	3.1307149863967	-2.635213348423	162°23'22.96"
261°	3.0891848993553	-2.131645028225	165°29'56.14"
262°	3.0560713730980	-1.668578440185	168°34'15.18"
263°	3.0307748668829	-1.234037332332	171°36'49.23"
264°	3.0128901874729	-0.817599628140	174°38'5.64"
265°	3.0021856121040	-0.409703609369	177°38'30.65"
266°	2.9985932042376	-0.001045609447	180°38'29.91"
267°	3.0022093979121	0.4180063989249	183°38'29.16"
268°	3.0133062117594	0.8580575077952	186°38'54.79"
269°	3.0323548501320	1.3314776171162	189°40'14.50"
270°	3.0600652725188	1.8534647893535	192°42'58.12"
271°	3.0974480354451	2.4435751798435	195°47'38.56"
272°	3.1459091548284	3.1280479883640	198°54'53.02"
273°	3.2073964659661	3.9435113145494	202°5'24.71"
274°	3.2846301550248	4.9431711620113	205°20'5.13"
275°	3.3814776827766	6.2076780556347	208°39'57.51"

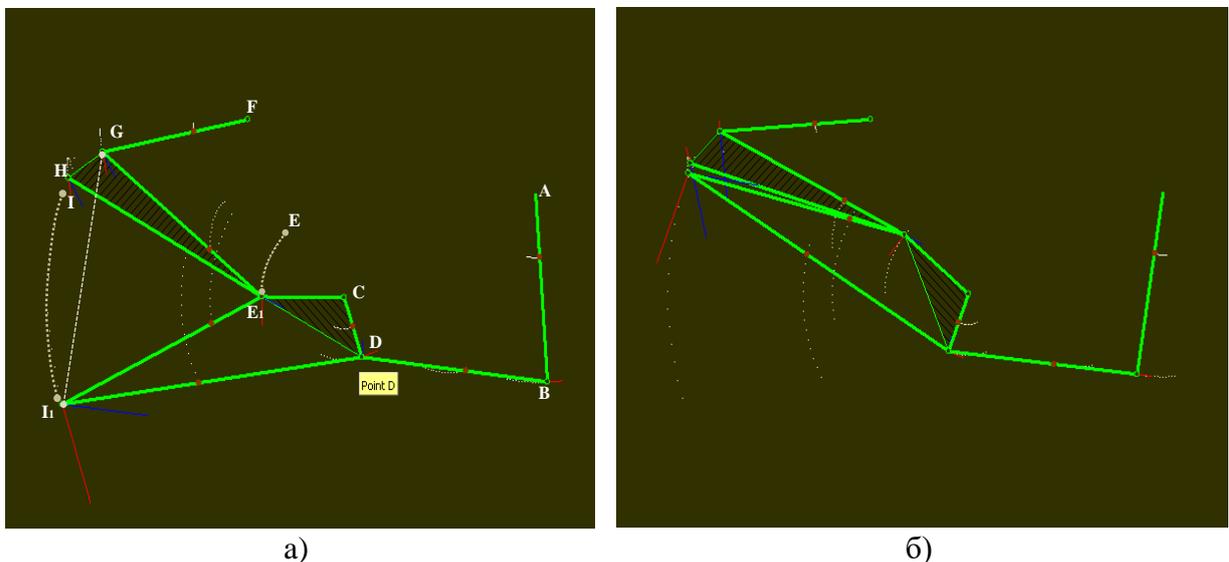
Рис. 5. Таблица результатов исследования (интерфейс системы VSE) для звена EI. Обозначения: Omega – аналог угловой скорости; Epsilon – аналог углового ускорения; Angle – угол наклона.

В данной работе приведены только аналогии скоростей и ускорений, которые определяются, исходя из структуры и геометрии механизма, и показывают в каком направлении, изменяются эти параметры во время действия данного механизма.

Скорость и ускорения зависят от приложенных сил и определяются после исследования динамики (определения закона движения входного звена АВ).

Изучение геометрической конструкции скелета и его составляющих дает возможность проанализировать вытекающие из него функциональные возможности конкретного объекта. Использование системы VSE и визуализация модели позволили исследовать возможные перемещения элементов висцерокраниума и определить звенья-ограничители движений.

Процесс открытия рта у рыб инициируется посредством входного звена (АВ) оперкулярного отдела, который осуществляет перемещение жаберной крышки вверх. Угол поворота звена АВ в настоящем механизме составляет  $15^\circ$ , исходя из геометрических параметров многозвенника. Оперкулярный механизм передает движение нижнечелюстному блоку через общий узел D (контакт звеньев CD и ID), воздействуя на передний конец нижней челюсти (звено ID) в направлении назад и вниз. Нижнечелюстной блок (CDIE), опускаясь, перемещает звено CE вперед и вниз, который тянет в этом же направлении, соединенные с нею вентральные концы челюстной кости (звено GE).



**Рис. 6.** Динамическая визуализация функционирования челюстного аппарата рыб на основе обобщенных структурных модулей в системе VSE: а) открытое положение рта; б) закрытое положение рта. Обозначения как на рисунке 1.

Лимитирующие условия для всей системы задают два звена верхнечелюстной конструкции: анатомически неподвижная крыловидная кость (звено CF) и небная кость (звено FG), движение которой возможно в ограниченном диапазоне. Оба звена регулируют свободу движения челюстной кости (звено GE) и остальных элементов. Вращение звена GE возможно только до критической величины ( $\angle FGE_1 = 53^\circ$ ), после достижения которой возникает риск разрыва мягких соединительных тканей в месте контакта нижней и верхней челюстей (точка E/E<sub>1</sub>) (рис. 1 и 6,б).

Угол поворота верхнего отростка сочленовой кости (звено CE) является основной величиной, определяющей диапазон вертикального движения (опускания) нижней челюсти. При рассматриваемых геометрических параметрах максимально возможный угол поворота нижней челюсти  $\angle ECE_1$  составляет  $46^\circ$ , траектория движения этого звена представляет собой дугу EE<sub>1</sub>, длина которой составляет 12 % от длины головы (радиус CE<sub>1</sub> составляет 15 % длины головы) (табл. 1; рис. 6,б).

В процессе открытия ротового отверстия различают две функциональные фазы: 1) подготовка к захвату добычи (открытие рта – предчелюстная кость выдвинута);

2) захват добычи (предчелюстная кость плотно прилегает к челюстной кости). Во время открытия рта и подготовки к захвату добычи максимальный угол поворота  $\angle HE_1I_1$  нижней челюсти (звено  $IE_1$ ) относительно предчелюстной кости (звено  $E_1H$ ) равен  $56^\circ$ . Траектория ее движения представляет собой дугу  $\Pi_1$  длиной 36.5 % длины головы (радиус  $IE_1$  составляет 38 % длины головы) (рис. 6).

На этапе захвата добычи, в расчетах используется угол  $GEI$ , равный  $66^\circ$ , образованный нижней челюстью (звено  $IE$ ) и челюстной костью (звено  $GE$ ), поскольку предчелюстная кость (звено  $EH$ ) в этот момент плотно прилегает к верхнему отделу висцерального скелета. Максимальная высота ротового отверстия у модели равна:  $IG$  – 41.4 % (рис. 6), что соответствует полученным ранее эмпирическим данным для этого вида *Cottoidei*, которые составляют в среднем 41–45 % длины неврокраниума [25]. Ранее было показано, что высота ротового отверстия является лимитирующим фактором при размерной избирательности жертв из потенциального диапазона [26, 27]. Согласно полученным исследованиям параметры ротового аппарата определяются не только его линейными размерами, а также общей геометрической конструкцией висцерального отдела и взаимодействием его костных элементов.

Таким образом, применение представленного выше подхода позволяет объединить традиционные методы исследований, используемые в биологии, и методы инженерного анализа, построенных на основе обобщённых структурных модулей. С помощью системы VSE была протестирована модифицированная система челюстно-оперкулярного механизмов и рассмотрены возможные варианты движения челюстных костей рыб. Дальнейшее планирование работ в этом направлении связано с разработкой ряда подобных конструкций для других видов рыб, что позволит осуществить сравнительный анализ возможных движений костных элементов висцерального скелета с учетом их видоспецифичной геометрии.

Исследование выполнено в рамках проекта СО РАН: VI.50.1.4. Молекулярная экология и эволюция живых систем Центральной Азии в условиях глобальных экологических изменений (0345-2016-0002).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Osse J.W. Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis*): An electromyographic study. *Neth. J. Zool.* 1969. V. 10. P. 289–392.
2. Anker G.Ch. Morphology and kinetics of the stickleback. *Gasterosteus aculeatus*. *Trans. Zool. Soc. (London)*. 1974. V. 32. P. 311–416. doi: [10.1111/j.1096-3642.1974.tb00030.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1974.tb00030.x).
3. Liem K.F. Modulatory multiplicity in the functional repertoire of the feeding mechanism in cichlids. *J. Morph.* 1978. V. 158. P. 323–360.
4. Liem K.F. Adaptive significance of intra- and interspecific differences in the feeding repertoires of cichlid fishes. *Amer.Zool.* 1980. V. 20. P. 295–314.
5. Lauder G.V. Evolution of the feeding mechanism in primitive actinopterygian fishes: A functional anatomical analysis of Polypterus, Lepisosteus, and Amia. *J. Morph.* 1980. V. 163. P. 283–317. doi: [10.1002/jmor.1051630305](https://doi.org/10.1002/jmor.1051630305).
6. Lauder G.V. Intraspecific functional repertoires in the feeding mechanism of the characoid fishes Lebiasina, Hoplias and Chalceus. *Copeia*. 1981. P. 154–168. doi: [10.2307/1444050](https://doi.org/10.2307/1444050).
7. Westneat M.W. Feeding mechanics of teleost fishes (Labridae: Perciformes): A test of four-bar linkage models. *J. Morph.* 1990. V. 205. P. 269–295. doi: [10.1002/jmor1052050304](https://doi.org/10.1002/jmor1052050304).

8. Westneat M.W. A biomechanical model for analysis of muscle force, power output and lower jaw motion in fishes. *J. Theoretical Biology*. 2003. V. 223. P. 269–281. doi: [10.1016/S0022-5193\(03\)00058-4](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(03)00058-4).
9. Westneat M.W. Evolution of levers and linkages in the feeding mechanisms of fishes. *Integrative and Comparative Biology*. 2004. V. 44. P. 378–389. doi: [10.1093/ICB/44.5.378](https://doi.org/10.1093/ICB/44.5.378).
10. Martin R.B., Burr N.A. *Sharkey Skeletal tissue mechanics*. New York: Springer-Verlag, 1998. 392 p. doi: [10.1007/978-1-4757-2968-9](https://doi.org/10.1007/978-1-4757-2968-9).
11. Symanovskaya E.Y., Bolotova M.Ph., Nyashin Y.I. Mechanical pressure as generator of growth, development and formation of the dentofacial system. *Russian Journal of Biomechanics*. 2001. V. 3. P. 3–11. doi: [10.1243/09544110260216577](https://doi.org/10.1243/09544110260216577).
12. Fagan M.J, Julian S., Siddall DJ., Mohsen A. Patient-specific spine models – Part 1: finite element analysis of the lumbar intervertebral disc – a material sensitivity study. *Proc IME H J Eng Med*. 2002. V. 216. P. 299–314. doi: [10.1243/09544110260216577](https://doi.org/10.1243/09544110260216577).
13. Curtis N.K., Kupczik M.J., Fagan D. Finite element modelling of the cat skull. *Journal of Morphology*. 2007. V. 268. P. 1053.
14. Kupczik K. Virtual biomechanics: basic concepts and technical aspects of finite element analysis in vertebrate morphology. *Journal of Anthropological Sciences*. 2008. V. 86. P. 193–198.
15. Kupczik K. Finite element analysis of craniofacial morphology in primates. *Bulletin der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie*. 2009. V. 14. P. 40–48.
16. Werneburg I., Hertwig St. Head Morphology of the Ricefish, *Oryzias latipes* (Teleostei: Beloniformes). *Journal of morphology*. 2009. V. 270. P. 1095–1106. doi: [10.1002/jmor.10746](https://doi.org/10.1002/jmor.10746).
17. O’Higgins P., Fitton L., Phillips R., Shi J.F., Liu J., Groening F., Cobb S.N., Fagan M.J. Virtual functional morphology: novel approaches to the study of craniofacial form and function. *Evolutionary Biology*. 2009. doi: [10.1007/s11692-012-9173-8](https://doi.org/10.1007/s11692-012-9173-8).
18. Richmond B.G., Wright W., Grosse I., Dechow P.C., Ross C., Spencer M., and Strait D. Finite element analysis in functional morphology. *Anat. Rec*. 2005. V. 283. P. 259–274. doi: [10.1002/ar.a20169](https://doi.org/10.1002/ar.a20169).
19. Tolmacheva Yu.P., Pachkov V.P., Pyhalov A.A. Creation 3d Solid-State Model of The Maxillary Device of Fishes. *International journal of applied and fundamental research*. 2012. V. 8. P. 14–16.
20. Толмачева Ю.П., Долид Е.А., Петухов С.Ю., Пашков В.П., Пыхалов А.А. 3D-моделирование и анимация висцерального скелета рыб: тестирование системы четырехзвенных механизмов. *Математическая биология и биоинформатика*. 2013. Т. 8. № 2. С. 513–519. doi: [10.17537/2013.8.513](https://doi.org/10.17537/2013.8.513).
21. Dobben W.N. Uber der Kiefermechanismus der Knochenfische. *Archiv neerland. Zoolog*. 1935. V. 50. P. 1–72.
22. Kuzlyakina V.V., Slepenco U.N. Visualization of linkage diagrams by system Visual Structure Editor (VSE). *Materials of IEEE International Conference on Information and Automation June 20-23*. Harbin; 2010. 7 p.
23. *Исследование и разработка интегральных систем автоматизации проектирования машинных агрегатов: отчет о научно-исследовательской работе по теме 4/2/2007*, научн. рук. Кузлякина В.В., МГУ им Г.И. Невельского, Владивосток: МГУ им Г.И. Невельского, 2011. 100 с.
24. Зиновьев В.А. *Курс теории механизмов и машин*. М.: Наука. 1972. 384 с.
25. Талиев ДН. *Бычки-подкаменщики Байкала*. Л.: Изд-во АН СССР. 1955. 603 с.
26. Михеев В.Н. Размеры потребляемых жертв и избирательность питания у молоди рыб. *Вопр. ихтиологии*. 1984. Т. 24. Вып. 2. С. 243–252.

27. Толмачева Ю.П. Сравнительная характеристика питания трех видов байкальских Cottoidei в литорали Южного Байкала (мыс Березовый). *Вопр. ихтиологии*. 2008. Т. 48. № 4. С. 501–506. doi: [10.1134/S0032945208070035](https://doi.org/10.1134/S0032945208070035).

Рукопись поступила в редакцию 02.12.2016.  
Дата опубликования 20.02.2017.