

УДК 597.585.4.591.431

Функционирование челюстного аппарата рыб: моделирование и кинематический анализ кривошипно-кулисного механизма

Толмачева Ю.П.^{*1,2}, Шматкова А.В.^{†2}, Ву Динь Туен²,

Кузлякина В.В.^{‡3,4}

¹*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, Россия*

²*ФГБОУ ВО Иркутский национальный исследовательский технический университет, Иркутск, Россия*

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

⁴*Инженерный компьютерный центр «Vector», Владивосток, Россия*

Аннотация. Для исследования функционирования челюстного аппарата рыб была разработана и протестирована кинематическая схема с использованием кривошипно-кулисного механизма. Настоящая модель является модифицированным аналогом, используемой ранее системы шарнирных четырехзвенников. В данной разработке, основанной на эмпирических исследованиях, была учтена неподвижность крыловидной и небной костей, которые в предыдущих работах рассматривались как подвижные элементы. Применение аналитического подхода позволило определить зависимости углов и звеньев механизма, а также кинематических характеристик верхне- и нижнечелюстного блоков. Для реализации кинематического анализа были использованы морфометрические данные челюстного аппарата двух близкородственных видов прибрежных Cottoidei, отличающихся линейными параметрами костей. В результате исследования, было установлено, что увеличение длины челюстей влияет на пространственно-временные кинематические характеристики, изменяя амплитуду и скорость движения. Показано, что угол поворота и угловая скорость верхнечелюстного блока уменьшается при переходе видов на питание крупными объектами, поскольку выдвижение рта становится менее актуальным и компенсируется увеличением его размеров. В то же время, это обеспечивает увеличение угла поворота нижнечелюстного блока и, соответственно, максимальной высоты ротового отверстия. В целом, полученная кинематическая схема и аналитические зависимости, могут быть использованы для расчета диапазона возможных вариантов и скорости движений у различных видов рыб с аналогичным типом челюстного аппарата.

Ключевые слова: функциональная морфология, многозвенный механизм, кулисный механизм, аналоги скоростей, висцеральный скелет, челюстной аппарат, рыбы, скорость точки, аналитический метод расчета.

* tjul78@mail.ru

† annashmatkova@yandex.ru

‡ kuzlyakinavv@mail.ru

ВВЕДЕНИЕ

Развитие виртуальных методов функционального моделирования анатомических структур открыло новые возможности для исследования динамики опорно-двигательного аппарата. Реализация математических моделей и изучение конструкции и механических свойств скелета и его составляющих дает возможность проанализировать движение и динамическое поведение взаимосвязанных структур в зависимости от геометрии анатомической конструкции [1–9]. Основной целью таких исследований является изучение траекторий, силы и скорости движений, которые определяются морфогеометрическими данными конкретного объекта, в том числе в сравнительном аспекте у таксонов разного ранга [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 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, 20, 21]. Однако, анализ эмпирических данных приводит к необходимости модификации общепринятых кинематических схем и их конкретизации для различных групп животных [18–21].

Целью настоящей работы, является моделирование и кинематический анализ кривошипно-кулисного механизма для исследования движения костей челюстного аппарата рыб.

МОДЕЛИРОВАНИЕ КИНЕМАТИЧЕСКОЙ СХЕМЫ ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА РЫБ

В основе построения кинематических расчетных схем лежит созданная ранее математическая модель черепа коттоидных рыб (прототип *Procottus jeitelesii*), общий тип которого сходен для представителей данной таксономической группы [19–21]. Достоверность линейных параметров звеньев конкретного механизма достигалась посредством использования морфометрических данных костей исследуемого объекта, выраженных в процентах (%) длины неврокраниума (табл. 1).

При исследовании кинематики опорно-двигательного аппарата конструкция делится на биокинематические звенья (функционально объединенная анатомическая единица), которые соединяясь между собой, образуют механизмы разного типа.

Во всех представленных ранее моделях, верхнечелюстной механизм рыб был представлен шарнирным четырехзвенником [7–9, 18–21] (рис. 1 и 2,а). Согласно кинематической схеме, во время работы механизма крыловидная кость (стойка *GD*) остаётся неподвижной, челюстная кость (шатун *FE*) соединяет между собой сочленовую кость (входное звено *DE*) и небную кость (выходное звено *FG*). Сочленовая кость (входное звено *DE*), к которой приложено внешнее силовое воздействие, осуществляет ограниченное вращение вокруг квадратно-челюстного сустава (точки *D*) и задает движение остальным звеньям. Таким образом, за счет движения нижнечелюстного блока происходит процесс открытие/закрытия рта.

Эмпирические исследования показали, что у Cottoidei небная кость (звено *FG*), является анатомически неподвижной, что также было отмечено для других видов рыб [18]. Если принимать во внимание эти анатомические особенности, то очевидно, что

исходный механизм, использующий в основе шарнирный четырехзвенник, не функционален. В связи с этим, в настоящем исследовании анатомически неподвижные элементы – крыловидная кость (звено GD) и небная кость (звено FG) – были объединены в неподвижную стойку DF . Исходя из структурных особенностей новой конструкции, четырехзвенник $DEFG$ заменен на кривошипно-кулисный механизм DEF (рис. 1 и 2,б; табл. 1).

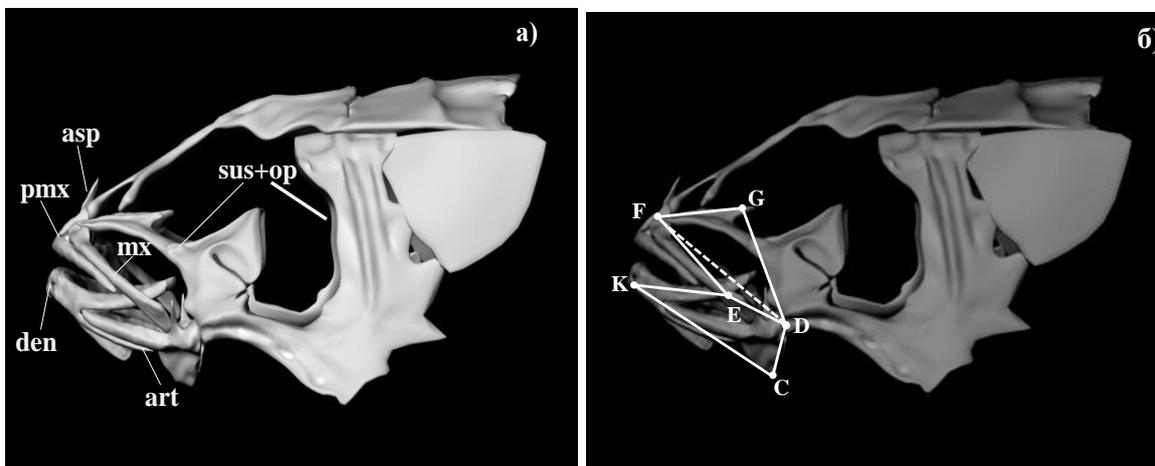


Рис. 1. а) 3D Конструкция висцерального скелета рыб: art – сочленовая кость, den – зубная кость, mx – верхнечелюстная кость, sus+op – комплекс костей подвеса и жаберной крышки, pmx – предчелюстная кость, asp – восходящий отросток pmx. б) Кинематическая схема челюстного механизма висцерального скелета рыб: верхнечелюстной отдел $FEDG$ – шарнирный четырехзвенный механизм, верхнечелюстной отдел FED – кривошипно-кулисный механизм; $KEDC$ – нижнечелюстной отдел.

Таблица 1. Основные элементы многозвенного механизма висцерального скелета рыб

№№ п.п.	Отделы челюстного аппарата рыбы	Морфометрические параметры	Названия звеньев кривошипно-кулисного механизма
1	Верхнечелюстной отдел	DE – верхний отросток anguloarticulare / суставная головка quadratum;	DE – кривошип, звено 1.
		GD – среднкрыловидный отросток palatinum / суставная головка quadratum;	D, F – стойка, звено 4.
		FG – верхний отросток palatinum / среднкрыловидный отросток palatinum	
		FE – вентральный конец maxillare (верхний отросток anguloarticulare) / головка palatinum	FE – кулиса, звено 3, звено 2 – камень кулисы.
2	Нижнечелюстной отдел	KE – длина верхней ветви dentale	KE – кривошип.
		KC – длина нижней челюсти	KC – кривошип.
		CE – суставная головка quadratum / плоскость anguloarticulare	CE – дополнительное звено кривошипа.

В отличие от шарнирного четырехзвенника у которого элементы совершают вращательное движение, кулисный механизм преобразует вращательное движение в прямолинейно-поступательное движение (рис. 2). Во время функционирования челюстного аппарата, как и в исходной модели сочленовая кость (кривошип DE), одним концом вращается вокруг сустава (точки D), а вторым концом соединена с челюстной костью (кулиса FE) в точке E , называемой ползуном (камень кулисы). Анатомически функцию ползуна выполняет связка *ligamentum maxilla – mandibulare*

anterius. Во время открытия рта ползун (камень кулисы E) передвигается по челюстной кости (кулиса FE) вниз, одновременно выталкивая ее вентральные концы вперед, тем самым увеличивая угол раскрытия между челюстями. В процессе «открытие – закрытие рта» ползун движется относительно челюстной кости (кулисы FE) возвратно-поступательно, а сочленовая кость (кривошип DE) и челюстная кость (кулиса EF) совершают вращательные движения вокруг суставов.

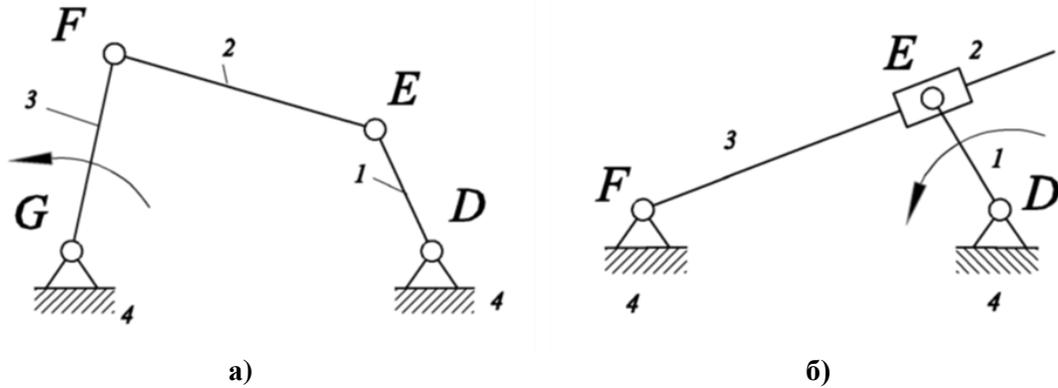


Рис. 2. а) $FEDG$ – шарнирный четырехзвенник: DE – входное звено (1), FE – шатун (2), FG – выходное звено (3), GD – стойка (4); б) FED – кривошипно-кулисный механизм: DE – кривошип (1), E – камень кулисы (2), FE – кулиса (3), DF – стойка (4).

Локализация узлов приложения и направления внешних сил 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, 19–22].

КИНЕМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КРИВОШИПНО-КУЛИСНОГО МЕХАНИЗМА

Кинематический анализ механизмов основывается на том, что при заданном движении одного или нескольких звеньев, число которых равно числу степеней свободы, остальные звенья движутся по определённому закону, обусловленному структурой (строением) механизма. Основные задачи кинематического анализа механизмов – определение положения звеньев и траекторий отдельных точек, их скоростей и ускорений [23].

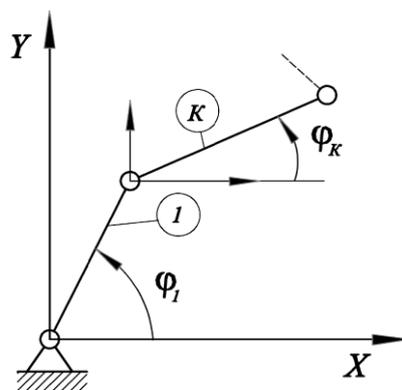


Рис. 3. Кинематическая схема механизма.

При аналитическом методе кинематического анализа в качестве независимого параметра, определяющего положение всех звеньев механизма относительно стойки,

выступает обобщенная координата начального звена, угол поворота кривошипа φ_1 (рис. 3). Задавая различные значения обобщенной координаты, по полученным уравнениям определяют положения исследуемых звеньев в различных положениях механизма. Двойным дифференцированием уравнений перемещений получают уравнения для определения скоростей (линейных или угловых) и ускорений (линейных или угловых) исследуемых звеньев.

Положение любого звена механизма может определяться параметрами: углом φ_k относительно какой-либо координатной оси или координатами X_k и Y_k (рис. 3). Функция положения – это аналитическая зависимость положения или координаты k -го звена (φ_k, X_k или Y_k) от положения ведущего звена φ_1 , т.е. $\varphi_k(\varphi_1)$ или $X_k(\varphi_1)$ и $Y_k(\varphi_1)$, где X_k или Y_k – координаты, определяющие положение k -го звена (ведомого), а φ_1 – угол, характеризующий положение ведущего звена. Угловая скорость k -го звена определяется зависимостью:

$$\omega_k = \frac{d\varphi_k}{dt} = \frac{d\varphi_k}{d\varphi_1} \cdot \frac{d\varphi_1}{dt} = \omega_1 \cdot \frac{d\varphi_k}{d\varphi_1} = \omega_1 \cdot \omega_\varphi$$

где ω_1 – угловая скорость начального звена; ω_φ – аналог угловой скорости звена k .

Для кинематического анализа нами была построена расчетная схема кривошипно-кулисного механизма, изображенная на рисунке 4. Была выбрана система координат XDY , с началом координат в точке D , ($x_D = 0, y_D = 0$). Ось X проведена через две неподвижные точки, D и F . За положительное направление было принято перемещение от точки D к точке F .

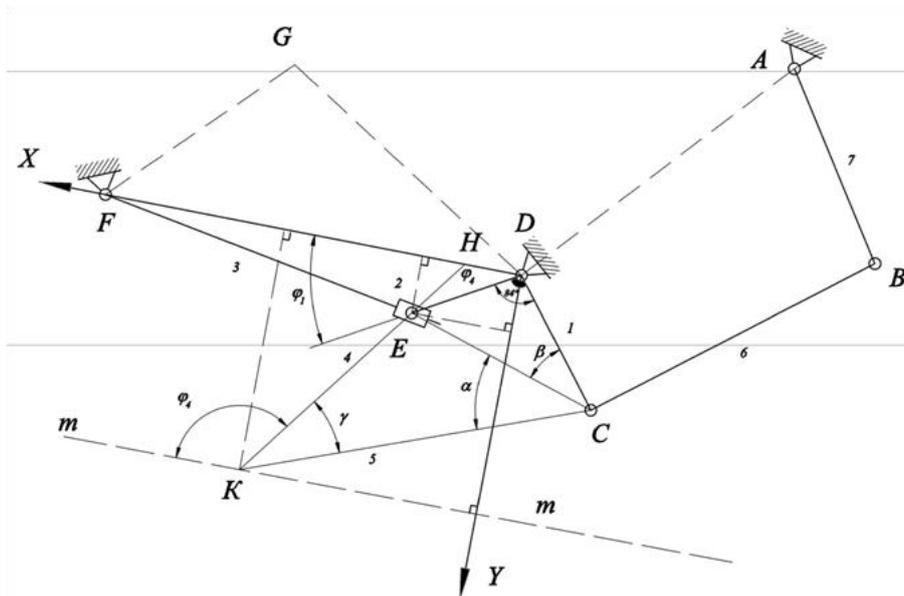


Рис. 4. Расчетная кинематическая схема челюстного аппарата рыб на основе кривошипно-кулисного механизма.

Определение геометрических зависимостей углов и сторон механизма

Найдем функцию $\varphi_4 = \varphi_4(\varphi_1)$, для этого через точку K проведем прямую m , параллельную оси X . Тогда φ_4 – это угол между этой прямой и отрезком KE . Так как прямая m параллельна оси x , то $\varphi_4 = \angle EHD$, где H – точка пересечения KE и DF . Отрезки DE, DC, EC, KE, KC постоянны по величине, т.к. это длины звеньев.

Рассмотрим четырехугольник $DHKS$, в котором угол EDC равен 84° , что равно $\frac{7\pi}{15}$:

$\varphi_4 + \varphi_1 + \frac{7\pi}{15} + \alpha + \beta + \gamma = 2\pi$; откуда получаем

$$\varphi_4 = 2\pi - \frac{7\pi}{15} - \varphi_1 - (\alpha + \beta + \gamma) = \frac{23\pi}{15} - \varphi_1 - (\alpha + \beta + \gamma). \quad (1)$$

Определяем углы α и γ , для этого рассмотрим треугольник KEC :

$$\cos \alpha = \frac{EC^2 + KC^2 - KE^2}{2 \cdot EC \cdot KC} = a = const \Rightarrow \alpha = \arccos(a); \quad (2)$$

$$\cos \gamma = \frac{KE^2 + KC^2 - EC^2}{2 \cdot KE \cdot KC} = b = const \Rightarrow \gamma = \arccos(b). \quad (3)$$

Определяем угол β , для этого рассмотрим треугольник EDC :

$$\cos \beta = \frac{EC^2 + DC^2 - ED^2}{2 \cdot EC \cdot DC} = c = const \Rightarrow \beta = \arccos(c). \quad (4)$$

Подставляем (2)–(4) в (1):

$$\varphi_4 = \frac{23\pi}{15} - \varphi_1 - (\arccos(a) + \arccos(b) + \arccos(c)). \quad (5)$$

Найдем зависимость функции $\varphi_3 = \varphi_3(\varphi_1)$. Для этого рассмотрим треугольник $\triangle DEF$, где $DF = const$, $DE = const$, $\varphi_1 = \angle FDE$. Значение угла $\varphi_3 = \angle DFE$ согласно теореме косинусов, равно:

$$\cos \varphi_3 = \frac{DF^2 + EF^2 - DE^2}{2 \cdot DF \cdot EF}; \quad (6)$$

подставим $EF^2 = DF^2 + DE^2 - 2DF \cdot DE \cos \varphi_1$ в (6):

$$\begin{aligned} \cos(\angle DFE) &= \frac{DF^2 + EF^2 - DE^2}{2 \cdot DF \cdot EF} = \frac{DF^2 + DF^2 + DE^2 - 2 \cdot DF \cdot DE \cdot \cos \varphi_1 - DE^2}{2 \cdot DF \cdot EF} = \\ &= \frac{2 \cdot DF^2 - 2 \cdot DF \cdot DE \cdot \cos \varphi_1}{2 \cdot DF \cdot EF} = \frac{DF - DE \cdot \cos \varphi_1}{EF} = -\cos \varphi_3 \end{aligned}$$

и получим:

$$\cos \varphi_3 = \frac{DE \cdot \cos \varphi_1 - DF}{EF}, \quad (7)$$

где $EF = \sqrt{DF^2 + DE^2 - 2 \cdot DF \cdot DE \cdot \cos \varphi_1}$.

Определение кинематических характеристик точки нижнечелюстного блока

Определим координаты точки K :

$$x_k = -KE \cos \varphi_4 + ED \cos \varphi_1; \quad (8)$$

$$y_k = KE \sin \varphi_4 + ED \sin \varphi_1. \quad (9)$$

Определяем проекции передаточной функции скорости точки K на оси X и Y . Подставим (8), (9) в формулу вычисления передаточной функции и используем тот факт, что $U_{4-1} = \frac{d\varphi_4}{d\varphi_1} = -1$:

$$V_{qK_x} = \frac{dx_k}{d\varphi_1} = KE \sin \varphi_4 \frac{d\varphi_4}{d\varphi_1} + ED(-\sin \varphi_1) = -KE \sin \varphi_4 - ED \sin \varphi_1;$$

$$V_{qK_y} = \frac{dy_k}{d\varphi_1} = KE \cos \varphi_4 \cdot \frac{d\varphi_4}{d\varphi_1} + ED \cos \varphi_1 = -KE \cos \varphi_4 + ED \cos \varphi_1.$$

Определяем передаточную функцию V_{qK} скорости точки K :

$$V_{qK} = \sqrt{(V_{qK_x})^2 + (V_{qK_y})^2} = \sqrt{(KE \sin \varphi_4 + DE \sin \varphi_1)^2 + (KE \cos \varphi_4 - DE \cos \varphi_1)^2};$$

$$V_{qK} = \sqrt{KE^2 + DE^2 + 2KE \cdot DE \sin \varphi_4 \sin \varphi_1 - 2KE \cdot DE \cos \varphi_4 \cos \varphi_1} =$$

$$= \sqrt{KE^2 + DE^2 - 2 \cdot KE \cdot DE \cos(\varphi_4 + \varphi_1)}. \quad (10)$$

Для определения скорости точки K подставим (10) в формулу вычисления скорости точки $V_K = V_{qK} \cdot \omega_1$;

$$V_{qK} = \omega_1 \cdot \sqrt{KE^2 + DE^2 - 2 \cdot KE \cdot DE \cos(\varphi_4 + \varphi_1)}; \quad (11)$$

где DE, DC, EC, KE, KC – длины звеньев;

$$EC = \sqrt{DE^2 + DC^2 - 2 \cdot DE \cdot DC \cdot \cos \frac{7\pi}{15}};$$

$$a = \frac{EC^2 + KC^2 - KE^2}{2 \cdot EC \cdot KC}; \quad b = \frac{KE^2 + KC^2 - EC^2}{2 \cdot KE \cdot KC}; \quad c = \frac{EC^2 + DC^2 - ED^2}{2 \cdot EC \cdot DC}.$$

$$\varphi_4 = \frac{23\pi}{15} - \varphi_1 - (\arccos(a) + \arccos(b) + \arccos(c)); \quad \varphi_1 = \angle FDE;$$

Определение кинематических характеристик верхнечелюстного блока

Угол поворота звена EF получается в результате дифференцирования (7):

$$-\dot{\varphi}_3 \sin \varphi_3 = -\frac{DE}{EF} \sin \varphi_1 \left(1 + \left(\frac{DE}{EF} \cos \varphi_1 - \frac{DF}{EF} \right) \frac{DF}{EF} \right) \quad (12)$$

Для определения угловой скорости звена EF рассмотрим треугольник DEF . Поскольку для любого треугольника справедливо равенство: $\frac{DE}{\sin \angle EFD} = \frac{EF}{\sin \angle EDF} = \frac{DF}{\sin \angle DEF}$,

или $\frac{DE}{\sin \varphi_3} = \frac{EF}{\sin \varphi_1} = \frac{DF}{\sin(\varphi_3 - \varphi_1)}$, получаем:

$$\begin{cases} \frac{DE}{EF} = \frac{\sin \varphi_3}{\sin \varphi_1} \\ \frac{DF}{EF} = \frac{\sin(\varphi_3 - \varphi_1)}{\sin \varphi_1} \end{cases} \quad (13)$$

Из (12) и (13):

$$-\dot{\varphi}_3 \sin \varphi_3 = -\frac{\sin \varphi_3}{\sin \varphi_1} \sin \varphi_1 \left(1 + \left(\frac{\sin \varphi_3}{\sin \varphi_1} \cos \varphi_1 - \frac{\sin(\varphi_3 - \varphi_1)}{\sin \varphi_1} \right) \frac{\sin(\varphi_3 - \varphi_1)}{\sin \varphi_1} \right)$$

$$\dot{\varphi}_3 = 1 + \frac{\sin \varphi_3 \cos \varphi_1 - \sin \varphi_3 \cos \varphi_1 + \cos \varphi_3 \sin \varphi_1}{\sin \varphi_1} \cdot \frac{\sin(\varphi_3 - \varphi_1)}{\sin \varphi_1}$$

$$\dot{\varphi}_3 = 1 + \cos \varphi_3 \frac{\sin(\varphi_3 - \varphi_1)}{\sin \varphi_1} = 1 + \frac{\sin(2\varphi_3 - \varphi_1) - \sin \varphi_1}{2 \sin \varphi_1} = 1 + \frac{\sin(2\varphi_3 - \varphi_1)}{2 \sin \varphi_1} - \frac{1}{2}$$

$$\dot{\varphi}_3 = \frac{1}{2} + \frac{\sin(2\varphi_3 - \varphi_1)}{2 \sin \varphi_1} = \frac{\sin \varphi_1 + \sin(2\varphi_3 - \varphi_1)}{2 \sin \varphi_1} = \frac{2 \sin \varphi_3 \cos(\varphi_1 - \varphi_3)}{2 \sin \varphi_1}$$

$$\dot{\varphi}_3 = \frac{\sin \varphi_3 \cos(\varphi_1 - \varphi_3)}{\sin \varphi_1} = \frac{DE}{EF} \cos(\varphi_1 - \varphi_3) = \frac{DE}{EF} \cos \Delta\varphi$$

В итоге имеем $\dot{\omega}_3 = \dot{\varphi}_3 = \frac{\sin \varphi_3 \cos(\varphi_1 - \varphi_3)}{\sin \varphi_1} = \frac{DE}{EF} \cos \Delta\varphi$, где $\Delta\varphi = \varphi_1 - \varphi_3$.

Таким образом, аналитически по полученным зависимостям можно рассчитать необходимые параметры, при разных значениях длины кулисы и угла поворота входного звена.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ КИНЕМАТИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК РАЗЛИЧНЫХ МЕХАНИЗМОВ

Изучение геометрической конструкции скелета и его составляющих дает возможность проанализировать вытекающие из него функциональные возможности конкретного объекта. В основе движения новой кинематической системы лежит кулисный механизм *DEF* – преобразующий вращательное движение кривошипа *ED* в прямолинейно-поступательное движение кулисы *FE* (рис. 5).

Процесс открытия рта у рыб инициируется каскадом сокращений челюстных мышц висцерального скелета, в результате которого нижнечелюстной блок (*DEKC*) вращается вниз вокруг квадратно-челюстного сустава (узел *D*) [20–22]. Нижняя челюсть опускаясь, скользит свободным концом верхнего отростка сочленовой кости (узел *E* кривошипа *ED*) вниз по челюстной кости (кулиса *FE*), выталкивая ее вентральные концы вперед. Таким образом, происходит увеличение угла между челюстями и рот открывается.

Диапазон перемещения ползуна (узел *E*) вниз ограничен длиной челюстной кости (кулисы *FE*), при достижении критической величины, движение прекращается, поскольку возникает риск разрыва мягких соединительных тканей (связки *ligamentum maxilla-mandibulare anterius*). Соответственно, угол вращения челюстной кости (кулисы *FE*) относительно верхнечелюстного сустава (φ_3), и угол поворота верхнего отростка сочленовой кости (*ED*) относительно квадратно-челюстного сустава (φ_1) также регулируются длиной челюстной кости (кулисы *FE*).

Для реализации кинематического анализа были использованы морфометрические данные двух близкородственных видов прибрежных *Cottoidei*, отличающихся по трофическим предпочтениям: каменная широколобка *Paracottus knerii* (зоофаг) и большеголовая широколобка *Batrachocottus baicalensis* (зоо- и ихтиофаг) (табл. 2). Известно, что расхождение трофических ниш происходит в результате потребления разных размерных групп кормовых объектов. Одной из причин избирательности разных размерных групп жертв являются линейные параметры челюстного аппарата хищника [24–26].

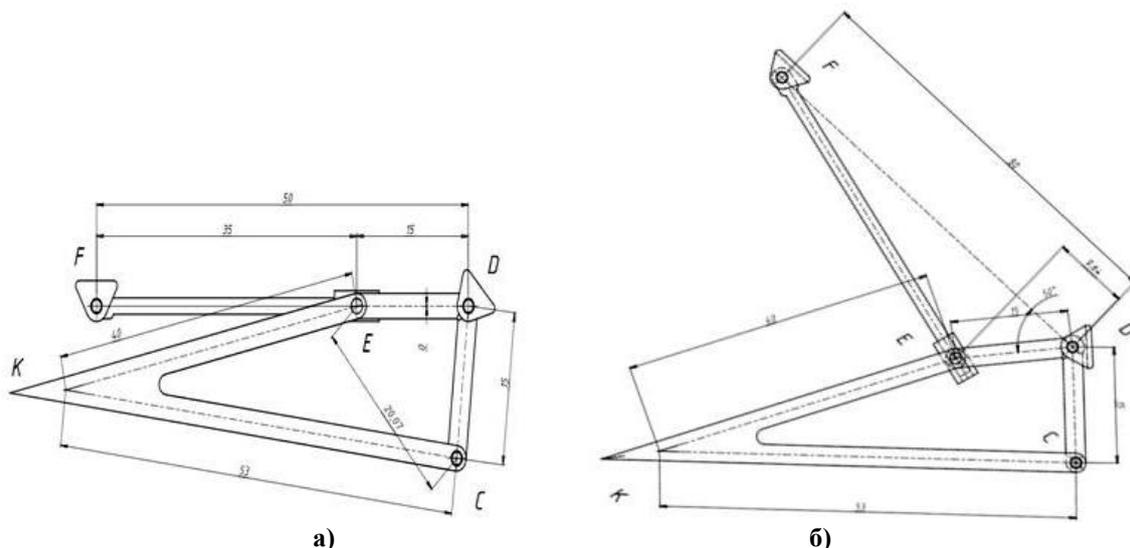


Рис. 5. Схема положения механизма челюстного аппарата *B. baicalensis* при крайних значениях входного звена: а) $\varphi_3 = 0^\circ$; б) $\varphi_3 = 50^\circ$.

Таблица 2. Исходные морфометрические и аналитические характеристики кинематической модели челюстного аппарата рыб

Исходные параметры						Расчетные данные					
φ_1	DE	DC	DF	KE	KC	φ_3	φ_4	EF	$H_{расч}/H_{эмп}^1$	V_{qK}	ω_5
град	мм					град		мм		мм/с	
<i>P. knerii</i>											
0	15	15	43	34	45	0	151.8	28.0	49.4/48.6	51.7	0
10						5.3	141.8	28.3			0.53
20						10.1	131.8	29.4			0.50
30						14.0	121.8	30.9			0.47
40						17.0	111.8	33.0			0.43
<i>B. baicalensis</i>											
0	15	15	53	42	54	0	158.2	38.0	63.0/63.3	60.2	0
10						3.9	148.2	38.3			0.39
20						7.5	138.2	39.2			0.38
30						10.6	128.2	40.7			0.35
40						13.1	118.2	42.6			0.33
50						14.8	108.2	44.9			0.30

Исследуемые виды относятся к группе рыб с выдвижным ртом, механизм функционирования которого был изучен очень подробно [1–9, 20–22, 24–28]. Во время захвата кормовых объектов верхняя челюсть выдвигается вперед. Механически это происходит в результате поворота челюстной кости относительно верхнечелюстного сустава и скольжения восходящих отростков вдоль этмоидальной части черепа. Неоднократно, в литературе у многих близкородственных групп рыб рассматривалась следующая причинно-следственная связь: увеличение размера кормовых объектов – удлинение челюстей – укорочение восходящего отростка – редукции выдвижения рта [24–30].

Анализ расчетных схем в настоящей работе показал, что при удлинении челюстной кости уменьшается угол ее вращения (φ_3) относительно верхнечелюстного сустава; максимальный поворот у *P. kherii* составляет 17° , у *B. baicalensis* – 14.8° (табл. 2). По полученным нами ранее результатам [24], отношение высоты восходящего отростка к длине предчелюстной кости у *P. kherii* в среднем составляет 80, у *B. baicalensis* – 50 %. При сопоставлении данных, очевидно, что при удлинении верхнечелюстных костей

угол их поворота уменьшается, в связи с чем сохранение длины восходящего отростка функционально не оправдано, поэтому происходит его редукция.

Поскольку величина поворота верхнечелюстного комплекса у более крупных видов рыб уменьшается, то одновременно происходит увеличение угла поворота нижней челюсти (рис. 6). В настоящей работе была выведена формула (14) и рассчитана кинематическая характеристика, определяющая угловую скорость поворота челюстной кости ($\dot{\omega}_{EF}$). Данный параметр, ранее именуемый в биологической терминологии, как «угловой показатель» является обобщенной мерой и характеризует степень поворота верхней челюсти по отношению к нижней челюсти (количество градусо-поворотов челюстной кости на один градус поворота нижней челюсти).

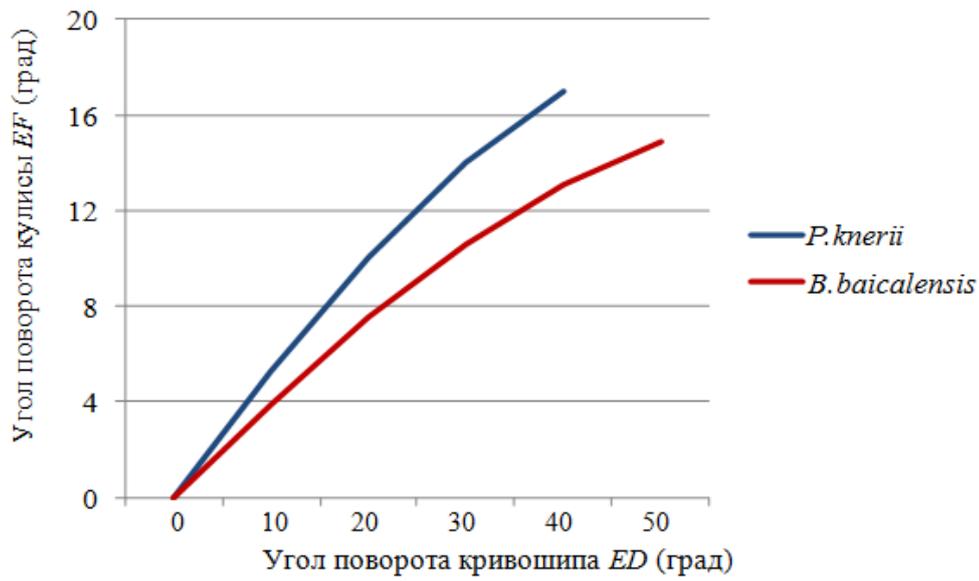


Рис. 6. Зависимость угла поворота кулисы EF от угла поворота кривошипа ED.

Согласно, нашим и литературным данным, угловая скорость/угловой показатель уменьшается при переходе видов на питание крупными объектами, поскольку выдвигание рта становится менее актуальным и компенсируется увеличением его размеров. Ранее было показано, что высота ротового отверстия является лимитирующим фактором при размерной избирательности жертв из потенциального диапазона [24–26]. Соответственно, при рассматриваемых геометрических параметрах максимально возможный угол поворота нижней челюсти (φ_1) больше у *B. baicalensis*, питающегося более крупными объектами. Моделируемая высота ротового отверстия ЖК соответствует полученным ранее эмпирическим данным для этих видов (табл. 2) [24].

Таким образом, использование кривошипно-кулисного механизма в моделировании челюстного аппарата рыб, позволило учесть такие анатомические особенности, как неподвижность крыловидной и небной костей, которые не были рассмотрены в предыдущих моделях. При этом последовательность движений основных скелетных элементов у модифицированной модели не изменена и соответствует универсальной схеме функционирования челюстного аппарата рыб с выдвигаемым ртом. Аналитический подход позволил осуществить расчет диапазона возможных вариантов движения костей челюстного аппарата двух различных видов рыб. Установлено, что изменение длины челюстей влияет на пространственно-временные кинематические характеристики, изменяя амплитуду и скорость движения.

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: Belontiiformes). *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. Hulsey C., Garcia de Leon FJ. Cichlid jaw mechanics: linking morphology to feeding specialization. *Funct. Ecol.* 2005. V.19. P. 487–494. doi: [10.1111/j.1365-2435.2005.00987.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.00987.x).
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. Толмачева Ю.П., Шматкова А.В., Кузлякина В.В. Визуализация и тестирование движения костей челюстного аппарата рыб на основе обобщенных структурных модулей. *Математическая биология и биоинформатика.* 2017. Т. 12. № 1. С. 73–82. doi: [10.17537/2017.12.73](https://doi.org/10.17537/2017.12.73).
22. Dobben W.N. Uber der Kiefermechanismus der Knochenfische. *Archiv neerland. Zoolog.* 1935. V. 50. P. 1–72.
23. Зиновьев В.А. *Курс теории механизмов и машин.* М.: Наука. 1972. 384 с.
24. Толмачева Ю.П. Строение ротового и глоточного аппаратов трех видов байкальских Cottoidei в связи их питанием. *Вопр. ихтиологии.* 2010. Т. 50. № 1. С. 69–76. doi: [10.1134/S003294521001008X](https://doi.org/10.1134/S003294521001008X).
25. Толмачева Ю.П. Сравнительная характеристика питания трех видов байкальских Cottoidei в литорали Южного Байкала. *Вопр. ихтиологии.* 2008. Т. 48. № 4. С. 501–506. doi: [8.1134/S003294521001008X](https://doi.org/8.1134/S003294521001008X).
26. Михеев В.Н. Размеры потребляемых жертв и избирательность питания у молоди рыб. *Вопр. ихтиологии.* 1984. Т. 24. Вып. 2. С. 243–252.
27. Gregory W.K. Fish skulls. A study of the evolution of natural mechanism. *Trans. Amer. Phil. Soc.* 1933. V. 23. P. 75–481.
28. Gosline W.A. Comments on the classification of the percoid fishes. *Pacif. Sci.* 1966. V. 4. P. 409–418.
29. O’Kamura O. Stadies of the Macrouroid fishes of Japan. Morfology, ecology and philogeny. *Rept. U. S. Mar. Biol. Stat.* 1970. 32 p.
30. Воскобойникова О.С. Эволюционные преобразования висцерального скелета и вопросы филогении нототениевидных рыб (Nototheniidae). *Тр. Зоол. ин-та АН СССР.* 1986. Т. 153. С. 46–66.

Рукопись поступила в редакцию 07.09.2018.
Дата опубликования 27.12.2018.