

597.2/.5:577  
574  
ББК 28.082  
48:47.2

РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫЕ ВОДОЁМЫ РОССИИ: фундаментальные и прикладные исследования. Материалы II Всероссийской научной конференции с международным участием (Санкт-Петербург, 2-4 апреля 2018 г.)

Материалы публикуются в авторской редакции

*Верстка В.Г. Хабазовой*

**Для удобства чтения предлагаем воспользоваться следующими возможностями электронного издания:**

- Полноэкранный режим просмотра - клавиши CTRL + L
- Интерактивное содержание (переход к статье – «клик» левой кнопкой мышки по соответствующей строчке содержания)

**ISBN 978-5-91648-039-9**

© ФГБНУ «Государственный научно-исследовательский институт озёрного и речного рыбного хозяйства им. Л.С. Берга» (ФГБНУ «ГосНИОРХ»),  
2018

## МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ БЕЛОГО ТОЛСТОЛОБИКА (*HYPOPHthalmichthys molitrix*)

---

Махотин В.В., Громова Е.С.

Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, кафедра ихтиологии, лаборатория онтогенеза рыб, Москва, [zhenya\\_s@inbox.ru](mailto:zhenya_s@inbox.ru)

**Введение.** Исследование строения висцерального аппарата рыб позволяет охарактеризовать принципиальные возможности его функционирования. Анализ работы мышц и соединительнотканых элементов является одним из основных методов понимания механизма действия аппарата питания. Челюстной аппарат белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*, ценного объекта аквакультуры, представляет собой уникальный пример приспособления к фильтрации при помощи тупикового отсеивания (dead end filter) (Bhave, 1997) у карповых *Cyprinidae*. Данный представитель обладает сложно устроенным цедильным механизмом, важным составляющим которого является наджаберный орган. У белого толстолобика улитковые каналы наджаберного органа, поддерживаемые верхними элементами жаберных дуг, погружены в ткань небного органа (Замбриборщ, 1957). Отдельные жаберные тычинки преобразованы в фильтрующие элементы специфического строения, которое напоминает мелкоячеистое сито и позволяет рыбе с помощью него задерживать планктон (Бромлей, 1936). Хотя белый толстолобик активно разводится (Liang et al., 1981), механизм отцеживания пищи его челюстным аппаратом до сих пор является предметом дискуссии. 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.

**Материал и методы.** Для исследования строения мускулов и соединительнотканых элементов висцерального аппарата белого толстолобика были изготовлены пять спиртовых и три сухих препарата голов по традиционной методике (Ромейс, 1953). Подвижность структур ротового аппарата рыбы анализировали на трех свежих препаратах головы. Препараты исследовали при помощи стереомикроскопа МБС-1. Рисунки формировали на основе цифровых цветных фотографий препаратов при помощи камеры Panasonic DMC-FZ8.

**Результаты и обсуждение.** *Способ фильтрации и функциональное значение связанных с ним морфологических адаптаций белого толстолобика.* На основе исследуемого нами морфологического материала было выяснено, что белый толстолобик в процессе питания использует метод пульсирующей всасывательной фильтрации, который предполагает длительную непрерывную работу структур висцерального аппарата для прокачивания больших объемов воды. Данный метод фильтрации был описан также и для китовой акулы (Colman, 1997). 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 описываемого нами вида демонстрирует многочисленные свидетельства применения всасывания в качестве основы для его способа кормодобывания. Так, для белого толстолобика характерно небольшое округлое отверстие верхнего рта, которое окружено верхним ротовым клапаном, регулирующим ход потока воды. Вследствие значительного развития небного органа ротовая полость рыбы включает ограниченное пространство и сжата сверху вниз. В процессе питания складки небного 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.

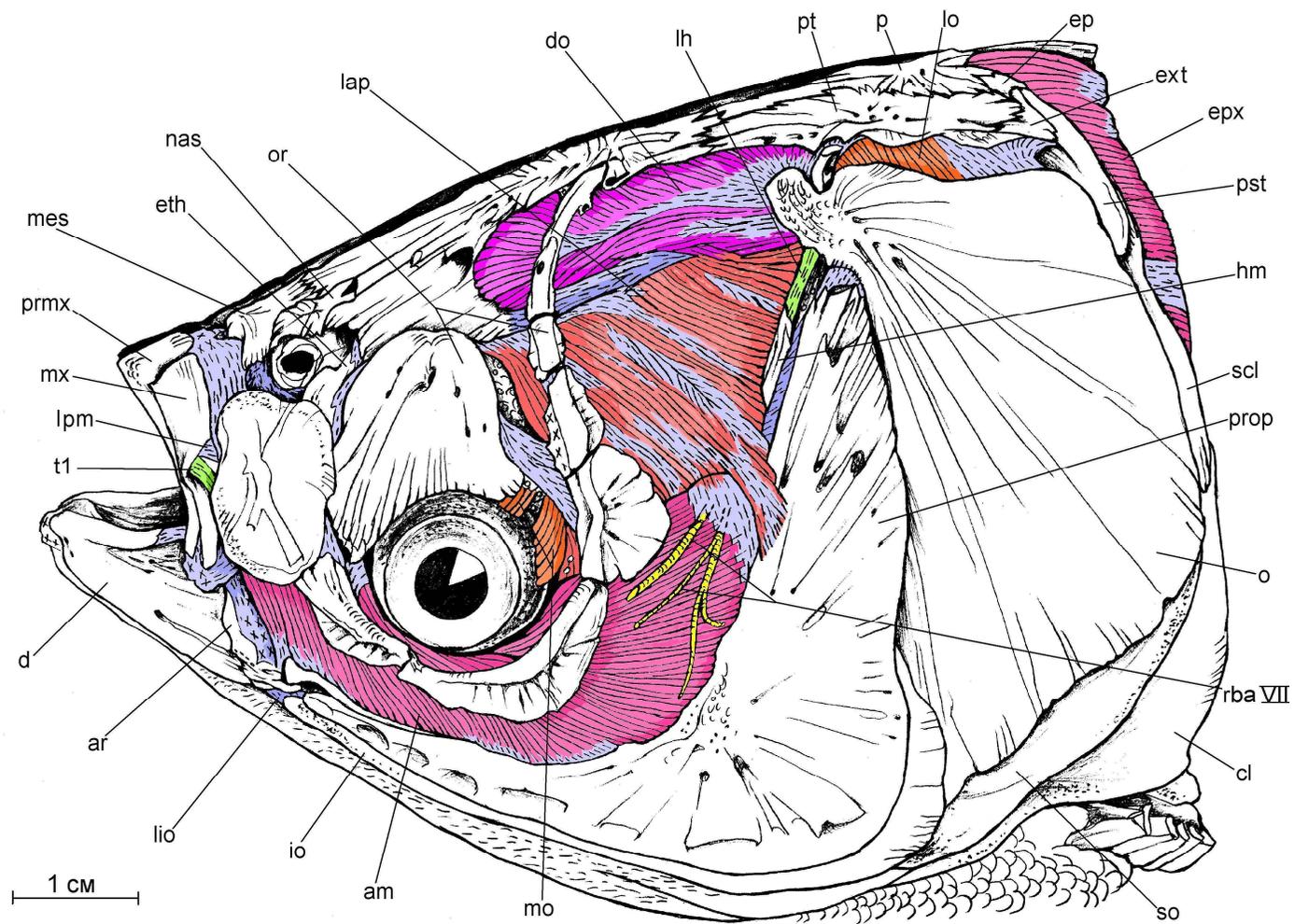


Рисунок 1. Голова белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* после снятия кожи, вид сбоку

Условные обозначения: am – m. adductor mandibulae, ar – anguloarticulare, cl – cleithrum, d – dentale, do – m. dilatator operculi, ep – epioticum, epx – m. epaxialis, eth – ectoethmoideum, ext – extrascapulare, hm – hyomandibulare, io – interoperculum, lap – m. levator arcus palatini, lh – lig. operculohyomandibulare, lio – lig. interoperculare, lo – m. levator operculi, lpm – lig. palatamaxillare, mes – mesethmoideum, mo – m. oculomotorius, mx – maxillare, nas – nasale, o – operculum, or – orbitale 1-8, p – parietale, prmx – premaxillare, prop – preoperculum, pst – posttemporale, pt – pteroticum, rba VII – ramus buccalis accessorius (VII), scl – supracleithrum, so – suboperculum, t1 – tendo portio A1β m. adductor mandibulae.

Основной вклад в расширение ротовой полости вносит отведение латерально суспензориумов, поскольку при опускании вниз гиоида фильтрующие элементы утратили бы связь со складками небного органа, необходимую для осуществления отсеивания планктона. В ходе пульсирующей фильтрации белый толстолобик непрерывно осуществляет абдукцию и аддукцию суспензориумов в поперечной плоскости. В этот процесс основной вклад вносит сокращение мощно развитого *m. levator arcus palatini* (рис. 1), 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 отведенном положении (для кашля и прочистки улитковых каналов). *Membrana suspensorii* белого толстолобика развита слабо, в сравнении с семгой *Salmo salar* (Громова, Махотин, 2016) или серебряной араваной *Osteoglossum bicirrhosum* (Громова и др., 2017), что свидетельствует об отсутствии значимого взаимодействия между *m. levator arcus palatini* и *m. adductor mandibulae* (рис. 1, 2).

Приведение суспензориумов медиально, вызывающее уменьшение объема 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. Сустав *ectoethmoideum* и *palatinum* белого толстолобика, адаптированный к движениям в поперечной плоскости, лишен прикладываемых нагрузок. Взамен него ведущее значение в причленении переднего конца суспензориума к нейрокраниуму принимает чашевидный сустав *palatinum* и преэтноидом, движения в котором *palatinum* латерально ограничены *lig. palatovomerale*, а медиально - толстым *lig. mesethmopalatinum* (рис. 2).

*M. adductor mandibulae* белого толстолобика развит слабо и включает меньшее количество порций, нежели у других представителей карповых питающихся всасыванием, таких как карп *Cyprinus carpio* или щуковидный лжепескарь *Pseudogobio esocinus* (Takahasi, 1925). Наличие обширных областей взаимного перехода между порциями свидетельствует о низкой степени их дифференцировки, по-видимому являющейся вторичной, вследствие простоты и единообразия движений челюстного аппарата.

Оптимальный размер ротового отверстия, необходимый для пульсирующей всасывательной фильтрации, меньше такого в сравнении с представителями, которые используют непрерывную таранную фильтрацию перекрестным потоком (Bhave, 1997). В связи с этим, при достаточном содержании фитопланктона в воде, большая амплитуда отведения нижней челюсти белому толстолобику не нужна: основным мускулом, контролирующим механизм открывания его рта является *m. levator operculi*. В процессе всасывательной фильтрации значимость приобретают мускулы антагонисты, изменяющие объем оперкулярной полости, осуществляя медиолатеральные движения жаберных крышек. Для достижения большей степени абдукции *m. dilatator operculi* (рис. 1, 2) расширяет свою область прикрепления на нейрокраниуме, которая включает *frontale*. В процесс его сокращения вкладывается *m. levator arcus palatini* за счет своих хорошо развитых *tendo levator arcus palatini*, оканчивающихся на *preoperculum*, поскольку кости жаберной крышки у белого толстолобика крепко соединены между собой. Область сустава *operculum* и *hyomandibulare* укрепляет *lig. operculohyomandibulare* (рис. 1) и нижележащие соединительнотканые волокна между *hyomandibulare* и *preoperculum*. 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.

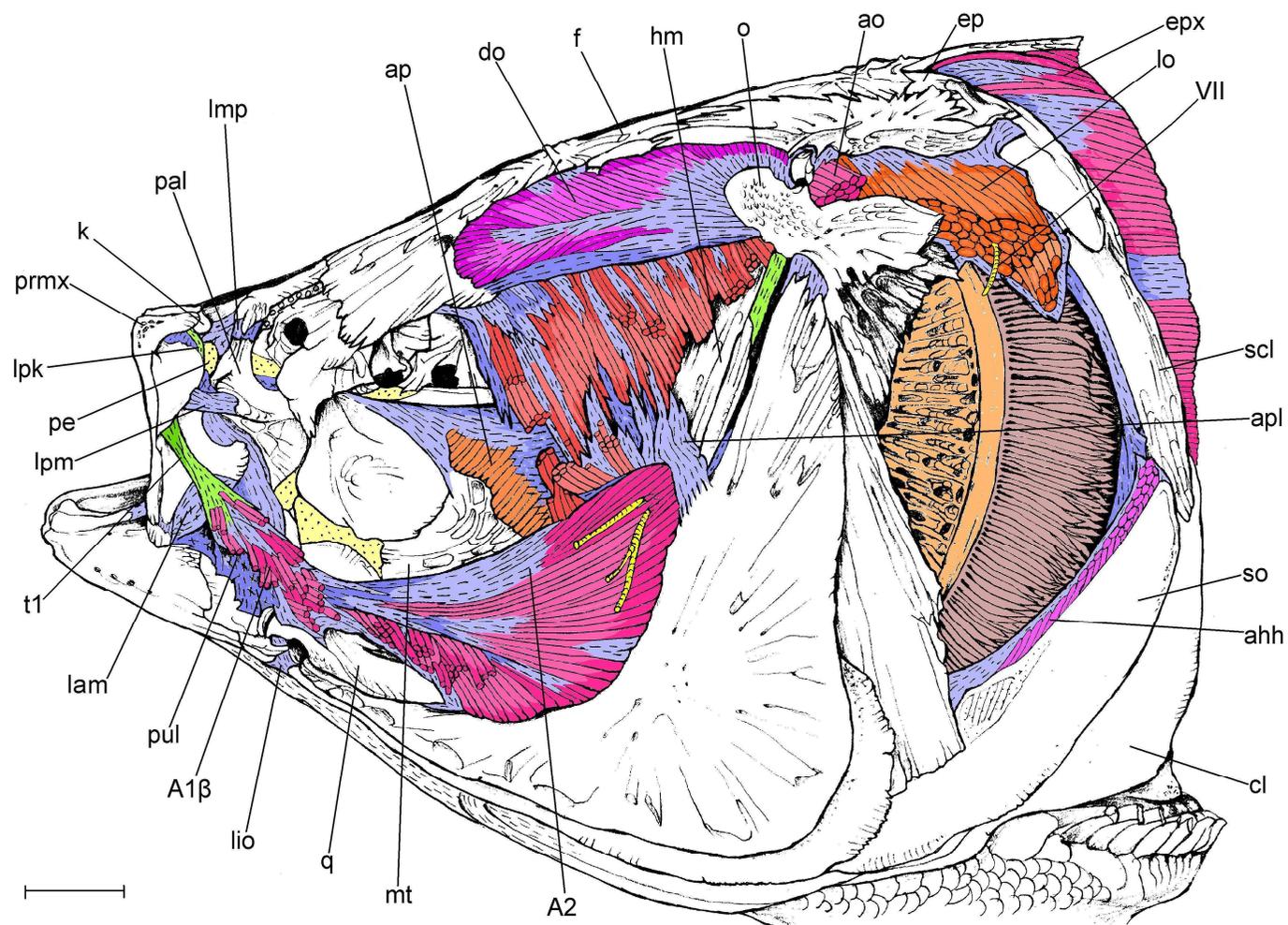


Рисунок 2. Некоторые мускулы и соединительнотканые структуры висцерального аппарата белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*, вид сбоку

Условные обозначения: VII – nervus facialis (VII), A1  $\beta$  - portio A1 $\beta$  m. adductor mandibulae, A2 - portio A2 m. adductor mandibulae, ahh - m. adductores hyochoidei, ao - m. adductor operculi, ap - m. adductor arcus palatini, apl – aponeurosis m. levator arcus palatini, f – frontale, lam - lig. articulomaxillare, Imp – lig. mesethmopalatinum, lpm – lig. palatokinethmoideum, mt – metapterygoideum, pal – palatinum, pe – preethmoideum, pul – pulvinar, q – quadratum; остальные обозначения см. на рис. 1.

*Фильтр белого толстолобика: строение и принципы работы.* Тип строения фильтра белого толстолобика относится к варианту тупикового (dead end filter) (Bhave, 1997), который независимо возник также и у китовой акулы (Motta et al., 2010). Стратегией белого толстолобика стало создание тупикового фильтра «наоборот»: в нем более мелкие отверстия первыми оказываются на пути входящей в ротовую полость взвеси корма и быстро забиваются, формируя на поверхности фильтра слой скопившегося фитопланктона. Преимуществами такого решения являются быстрая скорость концентрации корма, а также возможность сбора частиц не только самого маленького, но и более крупного размера. По мере забивания тупикового фильтра «наоборот» слой скопившегося корма на его поверхности становится всё 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. Описываемый вариант фильтра подходит для использования в медленнотекущих континентальных водоемах с низкой скоростью потока исходной взвеси корма. Основная роль направленных продольно складок небного органа белого толстолобика заключается в подразделении ламинарного потока, который входит через ротовое отверстие, тем самым повышая его турбулентность. В области турбулентности создается зона пониженного давления, подсасывающая в щель между фильтрующими элементами исходную взвесь планктона. В пользу такого заключения свидетельствует тот факт, что складки небного органа достигают своего максимального размера напротив наибольшей площади фильтрующих элементов.

*Особенности процесса питания белого толстолобика.* Имеющиеся представления Замбриборщ (1957) касательно процесса питания белого толстолобика, в связи с полученными нами морфологическими данными, требуют некоторой корректировки. Скопившийся на внутренних поверхностях фильтрующих элементах в ходе процесса фильтрации фитопланктон время от времени подсасывается в улитковые каналы наджаберного органа за счет работы *m. pharyngo-hyomandibularis*. Этот мускул может сокращаться независимо от *m. adductor hyomandibularis* и *m. levator arcus palatini*. При расслаблении *m. pharyngo-hyomandibularis* хрящи улитковых каналов будут пассивно возвращаться в исходное нерастянутое состояние за счет 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» (coughing) (Hughes, Shelton, 1958). Это явление часто регистрировали также у других видов карповых, таких как карп, линь *Tinca tinca* и плотва *Leuciscus rutilus* (Hughes, Shelton, 1958). В ходе данного события рот полностью закрывается при помощи сокращения *m. adductor mandibulae*, после чего происходит внезапная абдукция суспензориумов за счет 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 свое направление на противоположное, выбивая из щелей фильтрующих элементов застрявшие в них сгустки фитопланктона. Для белого толстолобика кашель является регулярным и неограниченным этапом процесса фильтрации, без которого эффективное питание стало бы невозможным. При помощи кашля сгустки фитопланктона попадают в ротовую полость рыбы и засасываются в улитковые каналы. После нескольких событий кашля просветы улитковых каналов заполняются и работа *m. pharyngo-hyomandibularis* становится не эффективной. Мы предполагаем, что для энергичной тотальной прочистки улитковых каналов белый толстолобик путем 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 запасенную в сжатых мускульных и соединительнотканых элементах энергию, создавая за счет этого в ротовой полости значительное отрицательное давление, которое и является силой, способной вытянуть из улитковых каналов крупные комки слежавшегося фитопланктона.

**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 кормодобывания китовой акулы. Облигатное всасывание являлось механизмом захвата добычи для 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 больших объемов воды. Предполагаемым способом очистки засоренной 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.

### Литература

- Бромлей Г.* 1936. Планктонное питание амурского толстолоба // Рыбн. хоз. СССР. № 9. С. 33 –36.
- Громова Е.С., Дзержинский Ф.Я., Махотин В.В.* 2017. Морфофункциональные особенности висцерального аппарата серебряной араваны *Osteoglossum bicirrhosum* (Osteoglossidae) // Вопр. ихтиол. Т. 57. № 4. С. 379 –392.
- Громова Е.С., Махотин В.В.* 2016. Функциональная морфология висцерального аппарата семги *Salmo salar* (Salmonidae) // Вопр. ихтиол. Т. 56. № 4. С. 410 –426.
- Замбриборц Ф.С.* 1957. Строение и функция наджаберного органа амурского толстолобика // Зоол. журн. Т. 36. Вып. 4. С. 587- 594.
- Ромейс Б.* 1953. Микроскопическая техника. М.: Изд. иностр. лит-ры, 718 с.
- Bhave R.R.* 1997. Cross-flow filtration // In: Vogel HC, Todaro CL, editors. Fermentation and biochemical engineering handbook. USA: Noyes Publications. P. 271–322.
- Colman J.G.* 1997. A review of the biology and ecology of the whale shark // J. Fish Biol. V. 51. P. 1219- 1234.
- Hughes G.M., Shelton G.* 1958. The mechanism of gill ventilation in three freshwater teleosts // V. 35. № 4. P. 807 –823.
- 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.
- 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 // Zool. V. 113. P. 199-212.
- Takahasi N.* 1925. On the homology of the cranial muscles of the cypriniform fishes // J. Morph. 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 // J. Morph. V. 272. P. 513 –524.