МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Романов Алексей Владимирович

Функциональная морфология головы химеровых рыб (Chimaeriformes)

Специальность 1.5.12. Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва – 2026

Диссертация подготовлена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

Научный руководитель: – *Корзун Леонид Петрович* – доктор биологических наук, профессор

Официальные оппоненты: – *Зиновьев Андрей Валерьевич* – доктор биологических наук, доцент, Тверской государственный университет, биологический факультет, кафедра зоологии и физиологии, заведующий кафедрой

Васильева Екатерина Денисовна – доктор биологических наук, старший научный сотрудник, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ, сектор ихтиологии, ведущий научный сотрудник

Скучас Павел Петрович – доктор биологических наук, Санкт-Петербургский государственный университет, биологический факультет, кафедра зоологии позвоночных, профессор

Защита диссертации состоится «21» декабря 2026 г. в 17 часов 30 минут на заседании диссертационного совета МГУ.015.8 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, г. Москва, ул. Ленинские горы, д. 1, стр. 12, биологический факультет, аудитория М-1.

E-mail: ksenperf@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на портале: https://dissovet.msu.ru/dissertation/4101

Автореферат разослан «__» _____ 2026 г.

Ученый секретарь диссертационного совета, кандидат биологических наук К. С. Перфильева

I. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Цельноголовые (Holocephali) – древняя группа хрящевых рыб (Chondrichthyes), рано отделившаяся от остальных представителей этого класса (Воскобойников, 1914; Mallatt, 1996; Inoue et al., 2010; Brownstein et al., 2024). Поскольку большинство химер обитают на больших глубинах, многие аспекты их биологии и экологии остаются неизвестными (Didier, 2012). Не вполне ясны: механизм дыхания, функция затылочно-синаркуального сустава, а также роль предротовых структур и их тесная связь с особым лобным тенакулюмом у самцов. Морфофункциональный анализ скелетно-мышечной системы головы позволит ответить на эти вопросы и даст уникальный материал для уточнения взглядов на проблему происхождения и эволюции челюстноротых позвоночных.

Степень разработанности темы исследования. Необычность и явная обособленность химер от других рыб были очевидны для морфологов еще в додарвиновскую эпоху (Cuvier, 1815; Muller, 1835). Имеются описания скелета и нервной системы химер (Muller, 1835; Hubrecht, 1877; Fürbringer, 1897; Luther, 1909a; Allis, 1917; Severtzoff, 1927; Holmgren, 1942; Ribbink, 1971; Didier, 1995). Однако мускулатура изучена значительно хуже. Дидье (Didier, 1995) проводит миологическое сравнение представителей разных семейств, но топография и строение ряда мышц требует уточнения. Особенно это касается представителей самого загадочного семейства – носатых химер (Rhinochimaeridae).

На протяжении всей истории изучения ряд авторов предпринимали попытки морфофункционального анализа головы химер (Hubrecht, 1877; Luther, 1909; Vetter, 1878; Ribbink, 1971). Однако их размышления не уходили за рамки общих предположений, не подкреплённых биомеханическими моделями, вследствие чего появились диаметрально противоположные взгляды, например, на механизм дыхания химер (Шмальгаузен, 1947; Jollie, 1962, Ribbink, 1972; Mallatt, 1996; Dean et al., 2012).

Объект исследования – представители отряда Chimaeriformes из трёх современных семейств: плугоносые химер (Callorhinchidae), носатые химеры (Rhinochimaeridae) и коротконосые химеры (Chimaeridae).

Предмет исследования – функциональная морфология головы химер.

Цель: выявить морфофункциональную специфику биомеханических узлов головы химер, обеспечивающих дыхание, захват и обработку пищи, а также участвующих в половом поведении.

Задачи: 1. Дать детальное описание мускулатуры, связок, скелета головы и передней части тела представителей трёх семейств химер; **2.** Провести сравнительный анализ морфологии исследованных представителей химер; **3.** Определить характер и диапазон подвижности между элементами скелета головы химер; **4.** На основе полученных данных о строении и подвижности построить биомеханические модели; **5.** Разработать гипотезы о биологической роли выявленных морфофункциональных особенностей и предложить гипотетический эволюционный сценарий их становления.

Методология и методы исследования. Работа опирается на принцип единства формы и функции. Благодаря морфофункциональному подходу в неразрывной связи со сравнительной анатомией мы можем качественно показать специализацию структуры. Выявление адаптации через биомеханическое моделирование позволяет сделать вывод об условиях, в которых отбор поддерживал наблюдаемые преобразования в строении, что открывает путь для реконструкции путей адаптивной радиации. С опорой на данные об экологии животного предлагается гипотеза о биологической роли выявленных адаптаций.

Методы: 1) поэтапное препарирование фиксированных образцов с фотографированием и зарисовкой стадий; 2) МРТ-сканирование и 3D реконструкция органов; 3) гистологическое исследование; 4) манипуляции с синдесмологическими препаратами; 5) изготовление отливок полостей; 6) графический анализ распределения сил в системе с применением правил теоретической механики; 7) построение физических моделей; 8) анализ видеосъемок живых химер.

Научная новизна. Впервые описана анатомия головы *Neoharriotta pinnata* и *Chimaera phantasma*. Выявлен ряд новых структур (*musculus (далее – m.) erector tenaculi, m. epaxialis profundus*). Разработаны биомеханические модели, объясняющие механизм дыхания, захвата и обработки пищи, а также поднимания тенакулюма химер. Предложены гипотезы о биологоческой роли адаптаций.

Теоретическое значение: Данные по строению химер могут быть использованы в сравнительно-анатомических работах. Биомеханические модели, объясняющие специфику дыхания химер, а также их способ захвата и обработки пищи, дополняют представления об эволюции челюстноротых позвоночных. В частности, химеры могут оказаться удобны для интерпретации строения панцирных рыб (Placodermi). **Практическое значение:** Результаты работы могут быть включены в программы анатомических практикумов, курсов

зоологии и сравнительной анатомии. Выявленные особенности биологии химер могут быть востребованы при разработке мер сохранения биоразнообразия.

Положения, выносимые на защиту:

Положение 1: В основе механизма дыхания химер лежит принцип насоса с клапаном на поршне. Роль поршня выполняет глотка, а роль клапанов – продольные складки на жаберных дугах, перекрывающие ток воды из полостей жаберных мешков в ротоглоточную полость.

Положение 2: Сагиттальная подвижность в затылочно-синаркуальном суставе обеспечивает у коротконосых химер возможность отрывания пищевых объектов от субстрата рывковыми движениями головой. Таким образом, формирование синаркуалии связано не только с развитием спинного плавника, но и с пищевой специализацией.

Положение 3: В морфологическом ряду от плугоносых химер к коротконосым химерам выдвижной преднижнечелюстной губной хрящ замещается фиброзной подушечкой и фиксируется на нижней челюсти связочным аппаратом. Верхнечелюстные губные хрящи, меняют функцию: от направляющих преднижнечелюстного хряща, к специализированным округляющим ротовое отверстие структурам. Преобразования предротового аппарата могут быть связаны с переходом от питания зарытой в мягкий грунт добычей к сбору корма с поверхности твердого субстрата.

Положение 4: Поднятие лобного «зацепа» (тенакулюма) осуществляется за счет поджимания под его основание парной мышцы – *m. erector tenaculi*. Учитывая иннервацию тенакулюма от глубокой глазничной ветви тройничного нерва, можно утверждать, что тенакулюм является специализированным кожным образованием.

Личный вклад автора. Соискатель непосредственно участвовал в составлении плана работы, формулировании цели и задач, подборе методов, добыче материалов и обсуждении результатов. Фотографии, рисунки, микропрепараты, измерения, модели получены соискателем лично. При подготовке публикаций личный вклад автора заключался в написании текста, подготовке графических материалов, подаче в печать и работе с рецензентами.

Степень достоверности. Достоверность результатов обеспечена благодаря скрупулёзному препарированию и точному описанию строения головы химер с акцентом на места крепления мускулов и связок, направление мышечных волокон, границы апоневрозов, форму сочленений и иннервацию.

Наблюдения зафиксированы на подробных рисунках. Применение графического анализа на основе правил теоретической механики позволяет достаточно точно проиллюстрировать эффект сокращения мышц. Манипуляции с синдесмологическими и свежими препаратами, а также изготовление физических моделей подкрепляют выводы графического анализа.

Апробация результатов и публикации. По теме диссертации опубликовано 5 статей, из них 3 – в рецензируемых научных журналах рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности и отрасли наук. Вклад автора в публикации отражен в списке публикаций на стр. 21. Результаты работы доложены на двух конференциях: II Конференция и Школа памяти Феликса Яновича Дзержинского, ЗБС, 6 — 10 октября 2022 г., «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии» 27-29 ноября 2024 г. (устный и стендовый доклад на каждой). Результаты работы доложены на семинарах лаборатории эволюционной морфологии им. А.Н. Северцова МГУ, кафедры зоологии позвоночных СПбГУ, в ИПЭЭ РАН и заседаниях кафедры зоологии позвоночных МГУ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения, выводов, списка литературы (315 источников, в том числе 296 на иностранном языке) и трёх приложений. Общий объем работы составляет 342 страницы, включая приложения на 59 страницах, содержит 3 таблицы и 98 рисунков в тексте.

II. ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

Цельноголовые обособились от остальных хрящевых рыб, по-видимому, уже в позднем девоне. Современные химеры (Chimaeriformes) – остатки некогда процветавшей палеозойской группы. Хотя плугоносые химеры занимают прибрежные мелководные местообитания, большинство химер – глубоководные рыбы, обитающие на глубинах от 100 до 2500 м. Это затрудняет наблюдение за ними в естественной среде, поэтому о жизни химер часто судят по косвенным свидетельствам. О питании химер известно главным образом по содержимому кишечника. Разнообразие рациона указывает на отсутствие пищевых предпочтений, а песок и гравий в желудочно-кишечном тракте – на захват добычи с поверхности и из толщи грунта.

У химер выражен половой диморфизм. Помимо копулятивных придатков самцы имеют дополнительные «зацепы» – тенакулюмы: парные предтазовые и непарный лобный. Последним самец почесывает самку перед копуляцией.

Причудливое сочетание морфологических признаков привлекает к химерам внимание сравнительных анатомов по сей день. Однако большинство описаний выполнено для ограниченного числа видов, при этом мускулатура носатых химер остается практически неизученной. Несмотря на накопленные данные по скелету и мускулатуре, многое в устройстве головы химер не имеет функционального объяснения: механизм дыхания, роль затылочно-синаркуального сустава, участие предротовых структур в схватывании и обработке пищи, а также механизм поднимания лобного тенакулюма.

Глава 2. Материалы и методы

Материалы. Изучено **20 экземпляров** химер (17 целых и 3 скелета), относящихся к 6 видам: Callorhinchidae: *Callorhinchus capensis* (**2 экз.**, МГУ ИХТ: № 8, 9) *C. callorynchus* (**2 экз.**, СПбГУ ЗП: № 124, 124a), Rhinochimaeridae: *Neoharriotta pinnata* (**2 экз.**, МГУ ИХТ: № 10, 11) *N. pumila* (**3 экз.**, ZMMU: № P-19427, P-19428, P-19429), Chimaeridae: *Chimaera monstrosa* (**1 экз.**, МГУ ИХТ: № 7; **6 экз.**, МГУ ЗП: № I-28, I-29, I-30, I-33, I-299, I-301; **1 экз.**, СПбГУ ЗП: 16) *C. phantasma* (**3 экз.**, МГУ ЗП: I-293, I-294, I-295)

Методы Морфофункциональный подход подразумевает рассмотрение формы органов в неразрывной связи с их функцией (например, механической). Сравнение устройства биомеханических узлов у разных видов химер позволяет оценить различия в их функциональных возможностях. На основе полученных данных и литературных сведений возможно делать заключения об экологии рыб, которые в дальнейшем проверяются путем наблюдения в природе.

1. Изучение строения включало: послойное препарирование с фотографированием и зарисовкой каждой стадии, применение МРТ-сканирования (3 Тл, толщина среза 0.5 мм) с построением трёхмерных моделей, гистологическое исследование, а также окрашивание ализарином и альцианом минерализованных тканей и хрящей осевого скелета.

2. Для оценки подвижности в затылочно-синаркуальном суставе синдесмологические препараты (I-29, I-33, I-293, I-294) вручную двигали до предельного положения, фотографировали и по меткам на нейрокраниуме и синаркуалии определяли угол поворота. Для наглядной демонстрации движений

висцерального аппарата при расширении и сжатии глотки использовали синдесмологический препарат (№ I-293).

4. Изменения объема ротоглоточной полости при поднимании нейрокраниума на 15° (№ I-294) оценивали по изменению площади контура сагиттального среза ротоглоточной полости и с помощью силиконовых отливок.

5. Функцию клапанов внутренних жаберных щелей проверяли на свежем препарате (I-299). Ко рту погруженной в воду химеры подсоединяли шприц объемом 200 мл, которым имитировали повышение и понижение давления в ротоглоточной полости. Для регистрации работы клапанов, через оперкулярное отверстие в полости жаберных мешков вводили эндоскоп.

7. Физическая модель тенакулюма и нейрокраниума напечатана на 3D принтере по МРТ препарата № 8. Связки имитировали спанбондом. Мышцу-подниматель тенакулюма изготовили из латекса и заполнили несжимаемым материалом. Сокращение мышцы натяжением продетой сквозь неё лески обеспечивал присоединённый к тенакулюму микромотор. При натягивании лески поперечник мышцы увеличивался.

8. Покадрово отсмотрены видеозаписи питания и дыхания химер в природе (открытые источники).

Глава 3. Строение головы химер

3.1 Скелет и связочный аппарат

Строение головы сходно у изученных химер. Этмоидный отдел широк, его крыша клиновидная (cr. et.). Позади вентрального края глазниц имеются парные ушные отростки; на дорсальной стороне слухового и затылочного отделов выступает затылочный гребень. Затылочный отдел черепа сочленен с синаркуалией (syn.) (хрящевым блоком, слитым из, как минимум, 10 позвонков) через седловидный сустав (art. cr-vert.), имеющий центральную полость, но лишенный синовиальной выстилки (гемидиартроз). Синаркуалия, в отличие от позади лежащих позвонков, сильно минерализована.

Голостилия (полное сращение верхней челюсти (c. p-q.) с осевым черепом) исключает протракцию челюстей и освобождает подъязычную дугу от функции подвеска. Подъязычная дуга подвешена к черепу двумя связками. Её хрящевые лучи (ra. hy.) лежат напротив оперкулярного отверстия. Лучи от эпигиале сливаются, формируя оперкулярный хрящ. Между подъязычной и первой жаберной дугой лежат рыхлые связки, обеспечивающие дугам независимую подвижность.

Жаберная корзинка отличается от таковой акул. Эпибранхиале укорочены и связаны направленными вперед стянутыми связками отростками – интерметамерным тяжем (инт. т.) (по Воскобойников, 1914), препятствующим изменению расстояния между ними. Фарингобранхиале 3-5 дуг слиты с эпибранхиале 4-5 дуг в единый элемент, через который жаберная корзинка опирается на плечевой пояс (c. sc-c.) посредством фарингоскапулярного отростка (pr. ph.-sc.). Фарингобранхиале первых двух дуг стянуты фасциями и крепятся связкой к синаркуалии. Дно жаберной корзинки рыхлое; базибранхиале (b-br.) 2 и 3 лежат внутри сети связок, соединяющих гипобранхиале (h-br.). Наиболее подвижны относительно интерметамерного тяжа вытянутые ceратобранхиале (c-br.). Их дистальные концы контактируют с гипобранхиале лежащих за ними дуг.

Предротовые структуры включают три ростральных хряща (опора рострума), пять пар носовых хрящей, формирующих каналы ноздрей, и три пары губных хрящей. У плугоносых химер одинаковые по длине ростральные хрящи расположены на уровне носовых капсул, и направлены косо вперед и вниз. К латеральным хрящам (c. r.l.) связками (lig. r.) крепится предгубной носовой хрящ (c. prlab.). У носатых и коротконосых химер непарный ростральный хрящ (c. r.m.) смещён дорсально на уровень глазницы и направлен вперед. Латеральные хрящи короче медиального и сохраняют связь с предгубным хрящом. Преднижнечелюстной губной хрящ (c. prmnd.) у плугоносых химер формирует «добавочную нижнюю челюсть»; у носатых и коротконосых – в разной степени замещен фиброзной тканью и закреплен на нижней челюсти (c. M.). Верхнечелюстные губные хрящи (c. max. inf. et su.) у плугоносых химер палочковидные, сочленены подвижно; у носатых и коротконосых – широкие, плоские, консолидированные.

Лобный тенакулюм (t.) развит только у самцов, лежит перед глазницами и связан с предглазничными отростками (pr. prorb.) парными связками (lig. ant.). Имеет широкое основание, ствол и головку с крючковидными зубчиками. Иннервируется глубокой глазничной ветвью тройничного нерва.

3.2 Мускулатура

Соматическая. Эпаксиальная мускулатура (m. ep) между головой и синаркуалией специализирована. Дорсальные волокна идут от синаркуалии к широкому апоневрозу, на затылочном гребне. Впервые описан небольшой *m. epaxialis profundus* (m. ep.pr.). В гипаксиальной мускулатуре выделяется латеровентральная мышца, крепящаяся к ушным отросткам черепа сбоку от затылочно-синаркуального сустава. У химер развита вторичная мускулатура плечевого пояса, подвешивающая его к голове и синаркуалии.

В наджаберной мускулатуре выделяется крупный подпозвоночный мускул (m. ssp.), соединяющий проксимальные концы первых двух фарингобранхиале с ушным отростком. Из поджаберных мышц выделяются крупные коракоидно-жаберные мышцы (mm. cor-br.), способные опускать дно ротоглотки.

Висцеральная. Констриктор подъязычной дуги (m. constr.sup.) охватывает, подобно манжете, жаберную область с боков и снизу. Движениями подъязычной дуги управляют мускулы-протракторы и ретрактор. Жаберные аддукторы (mm. add.arc.br.) способны сжимать ротоглотчоную полость. У плугоносых и носатых химер развиты констрикторы жаберных мешков.

Губная мускулатура химер специализирована. У плугоносых химер развиты протракторы преднижнечелюстного губного хряща: нижний (m. lab.inf.) и задний (m. lab.p.) губной мускулы. Задний мускул поделен сухожильной перемычкой, крепящейся к сухожилию челюстного аддуктора (m. add.mnd.a.) в уголке рта, на переднюю и заднюю части. Передняя часть крепится к верхнечелюстным губным хрящам. У коротконосых химер эти мускулы-протракторы рудиментарны. Переднегубной мускул (m. lab.a.) плугоносых химер является продолжением заднегубного мускула до предгубного хряща. У коротконосых и носатых переднегубной мускул переползает на латеральную поверхность верхнечелюстных губных хрящей, становясь их пронатором.

Впервые под основанием тенакулюма описан парный, конический *m. erector tenaculi* (m. er.t.) Его волокна начинаются в задней части тенакулюма, а заканчиваются под ним на соединительнотканной подкожной «подошве».

3.3 Жаберные мешки

Четыре пары налегающих друг на друга жаберных мешков разделены перегородками. Мешки лишены упругого скелета: лучи жаберных дуг лежат у основания перегородок. При сжатой глотке смыкание между лепестками первого порядка соседних мешков нарушается. Мешки имеют общую небольшую парабранхиальную полость. У основания жаберных перегородок лежат продольные высокие складки – клапаны жаберных щелей.

Глава 4. Механизм дыхания химер

4.1 Насос с клапаном на поршне

Независимость движений подъязычной дуги и жаберной корзинки позволяет сохранить наружную стенку жаберных мешков неподвижной при дыхании. При расширении ротоглоточной полости и абдукции жаберных дуг её объем увеличивается, а объем жаберных мешков уменьшается (рис. 1). При

сжатии ротоглоточной полости и приведении дуг – обратный эффект. Стенки ротоглотки работают как поршень, прободённый жаберными щелями.

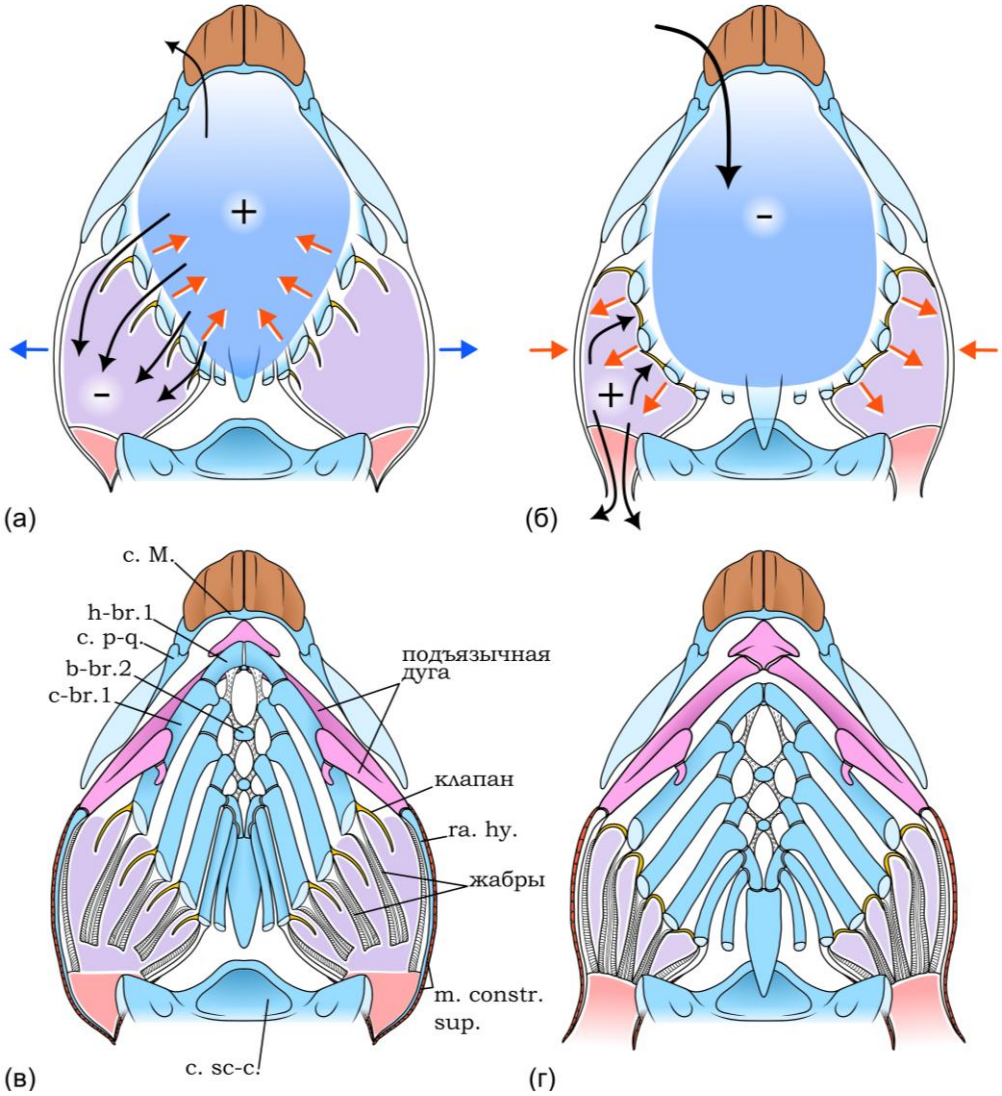


Рисунок 1 – Схема дыхания химер, фронтальный срез на уровне рта: (а, в) – сжатие ротоглотки (синяя); (б, г) – расширение. При сжатии (а) (красные стрелки) давление в ротоглотке (+) вытесняет воду в жаберные мешки и ноздри (черные стрелки). В жаберных мешках (фиолетовые) и парабранхиальной камере (красная) давление снижено (-), за счет упругости лучей подъязычной дуги (ra. hy.) (синие стрелки). При расширении ротоглотки и сжимании мешков констриктором (m. constr.sup.) (красные стрелки) (б) вода поступает в глотку через рот и ноздри и вытесняется из мешков (черные стрелки). Клапаны (желтый) перекрывают внутренние жаберные щели. Движения дуг и жабр показаны на (в-г). При расширении (г) дно ротоглотки растянуто; смыкание лепестков восстановлено.

При раздвигании стенок «поршня», клапаны жаберных щелей блокируют ток воды из мешков в ротоглоточную полость, и вода выдавливается наружу через оперкулярное отверстие. Распяливание жаберной корзинки обеспечивает её

рыхлое дно. Смыкание лепестков первого порядка восстанавливается при расширении глотки (рис. 1 в-г).

Работу мышц жаберной корзинки удобно рассмотреть сбоку (рис. 2). Жаберные аддукторы (mm. add.arc.br.) сжимают ротоглотку, а коракоидно-жаберные мышцы (mm. cor-br.) – расширяют. Опора жаберной корзинки на плечевой пояс через фарингоскапулярный отросток (pr. ph.-sc.) удерживает корзинку от ретракции. Подпозвоночный мускул (m. ssp.) удерживает от опускания крышу ротоглотки. Опускание нейрокраниума при этом предотвращает эпаксиальная мускулатура (m. ep.pr.). Ретракция цератобранхиале относительно интерметамерного тяжа возможна благодаря их подвижному сочленению с гипобранхиале – элементом четырехзвенного контура (рис. 2).

Предложенная модель согласуется с данными о перепадах давления в глотке химер при дыхании (Dean et al., 2012): понижение давления в ротоглоточной полости сопряжено с повышением давления в жаберных мешках. Предложенная этими авторами *accordion-model*, предполагающая изменение расстояния между дугами не согласуется с анатомией химер.

4.2 Химеры и плакодермы

Механизм дыхания химер может стать ключом к реконструкции дыхания панцирных рыб (Placodermi), жаберный аппарат которых располагался медиальнее, по-видимому, неподвижных костных «щёк». С наибольшей вероятностью для плакодерм можно предположить наличие не оперкулярного, а сходного с химерами механизма дыхания

Глава 5. Механизм отрывания прикрепленной добычи

5.1 Подвижность головы

Голова подвижна в затылочном суставе во фронтальной и сагиттальной плоскостях. Средняя амплитуда для *C. phantasma* (№ I-293): сагиттальная – 28.4±0.7°, фронтальная (от крайнего левого до крайнего правого положения) – 47.6±0.8°. Сходные значения получены для препаратов коротконосых химер: № I-294, I-29, I-33. Подъём нейрокраниума обеспечивает эпаксиальный мускул (m. ep.). Боковые движения – латеровентральные мышцы.

5.2 Увеличение объема ротоглоточной полости.

При поднимании нейрокраниума на 15° у *C. phantasma* (№ I-294) объем ротоглоточной полости возрос в 1,77 раза (расчет через площадь контура) или в

1.91 раза (отливки). Расхождение, вероятно, связано с не учитываемыми при оценке через площадь контура изменениями ширины ротоглотки.

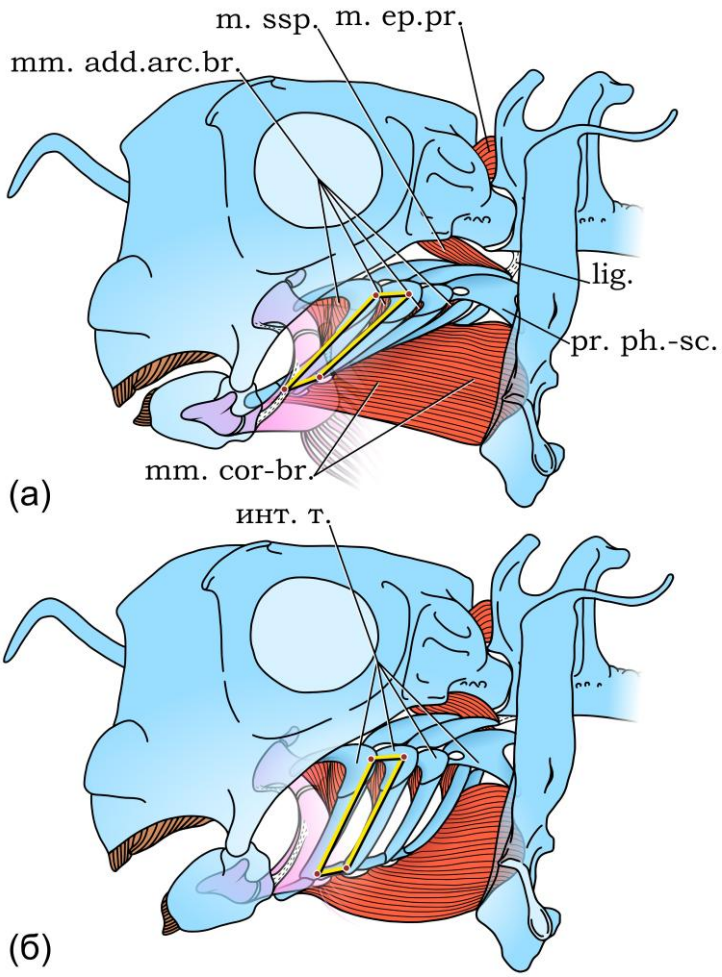


Рисунок 2 – Схема дыхания химер, (вид сбоку, лучи подъязычной дуги скрыты); контур вокруг жаберной щели очерчен желто-черным: (а) – ротоглотка сжата, рот закрыт; (б) – ротоглотка расширена, рот открыт.

5.3 Адаптивное значение сагиттальной подвижности головы

Химеры, как многие другие рыбы, могут использовать подвижность головы для прицеливания на добычу (Frazzetta, Prange, 1987) или увеличения силы всасывания, за счет дополнительного расширения ротоглотки (Camp et al., 2017).

Однако, для химер, часто питающихся малоподвижной и прикрепленной добычей, вероятнее использование рывков головой для её отрывания.

Это объясняет формирование минерализованной синаркуалии, испытывающей при подобных манипуляциях с кормом нагрузку на сжатие (рис. 3). Гипотезу подтверждают редкие видеосъемки (https://www.naturefootage.com/video-clips/PMI221220_0010/ratfish-hunting): химера, зажав корм челюстями, совершает рывки головой и синхронные гребки грудными плавниками (рис. 3).

Боковая подвижность, возможно, используется при прицеливании на добычу или при плавании, но её биологическая роль пока не вполне ясна.

Возможно, в процессе эволюции синаркуалия формировалась не только как опора спинного плавника, но и как упор для нейрокраниума, совершающего высокоамплитудные нагруженные движения при вытаскивании добычи.

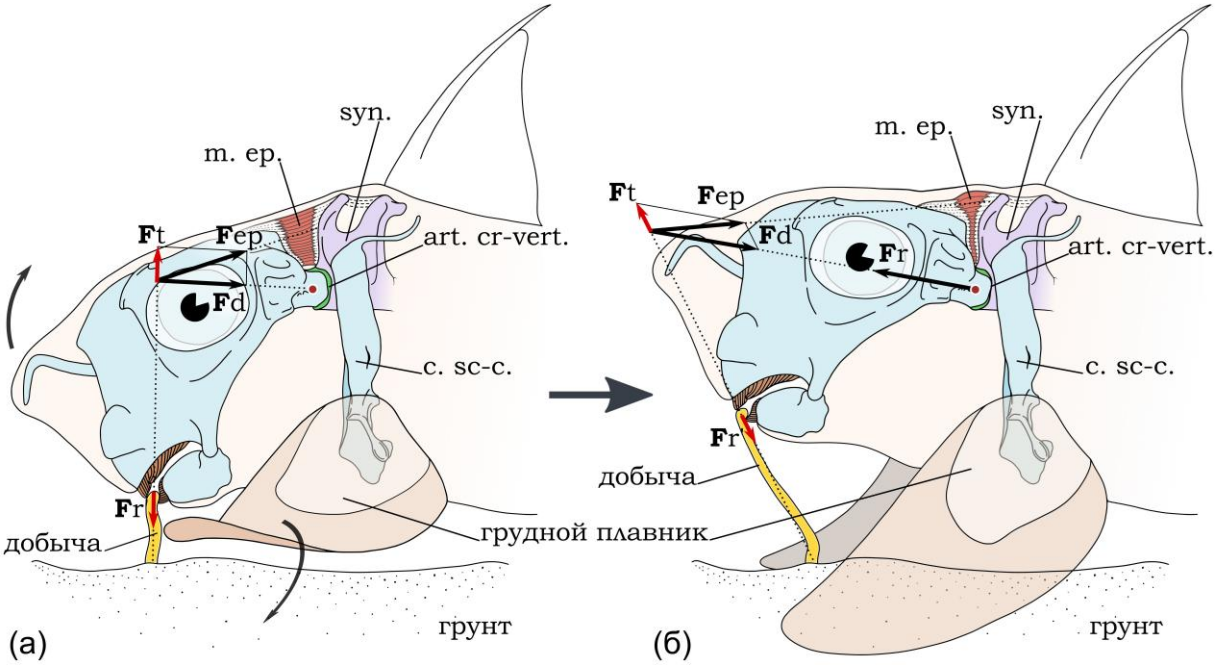


Рисунок 3 (по Романов и др., 2025 с изменениями) – Извлечение добычи рывками головы: (а) – добыча зажата челюстями, химера поднимает голову и гребет грудными плавниками. Сила эпаксиального мускула (*Fep*) раскладывается на компоненту «вытягивания» добычи (*Ft*) и давления (*Fd*) на сустав (сила реакции (*Fr*) не показана); (б) – добыча извлечена, эпаксиальный мускул (m. ep.) сокращён. Чёрные кривые стрелки – движения головы и грудных плавников.

Глава 6. Предротовые структуры

6.1 Интерпретация и происхождение предротовых хрящей

Три парных губных хряща (розовые на рисунках 3-5) лежат позади носовых капсул в уголках рта и нижней губе. Хрящи, формирующие каналы ноздрей – носовые (по Северцову, 1948) (зеленые на рисунках 3-5). Губные хрящи могут быть частью особого предчелюстного скелета (Mallatt, 1996), но позднее развитие и обособление их мускулатуры от челюстного аддуктора склоняет к версии о возникновении этих структур вторично «по требованию природы» (Müller, 1835). Сравнительно анатомических данных недостаточно для однозначного ответа, внести ясность может эмбриологическая работа.

6.2 Морфофункциональные преобразования предротового аппарата

У плугоносых химер предротовые хрящи (губные и носовые) заменяют выдвижные челюсти (рис. 4). При броске на добычу, сокращение губных мышц-протракторов выдвигает преднижнечелюстной губной хрящ (c. prmnd.) и

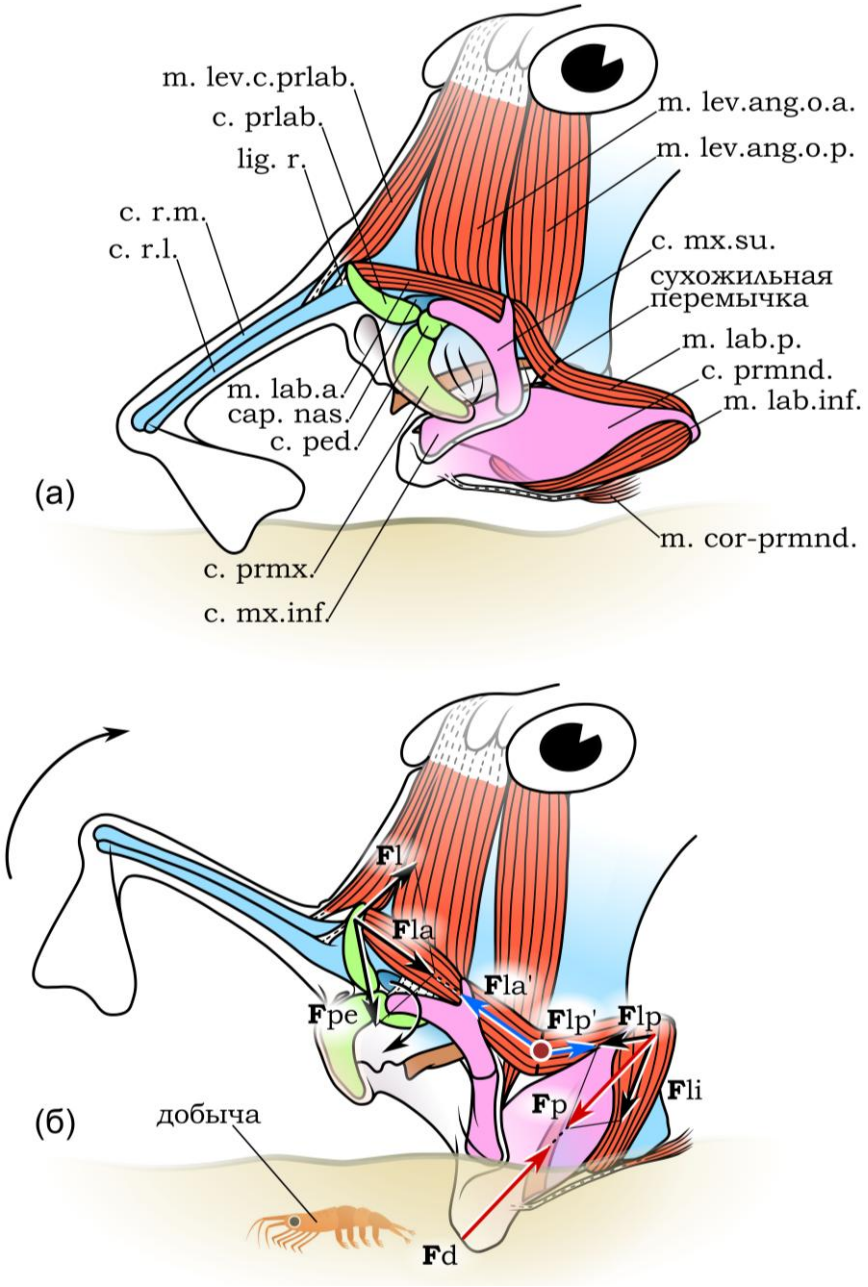


Рисунок 4 – Протракция носогубного комплекса плугоносой химеры, вид сбоку: (а) – исходное и (б) – выдвинутое положение. При внедрении преднижнечелюстного хряща (c. prmnd) в грунт, возникнет сила (Fd), которой сопротивляются мускулы-протракторы (m. lab.p. et inf.) силой (Fp) – результирующей усилий Flp и Fli. Сокращение заднегубной мышцы и переднегубной мышцы (m. lab.a.) (Fla) приложенное к предгубному хрящу (c. prlab.) раскладывается вдоль ростральной связки (lig. r.) (Fl) и его контакта с опорным хрящом (c. ped.) (Fpe). Fl –поднимает рострум (большая кривая стрелка), а Fpe – отгибает опорный хрящ вниз (маленькая кривая стрелка). Это вызывает протракцию предверхнечелюстного хряща (c. prmx.) и расправление носогубной складки. Синие векторы (Fla’) и (Flp’) – нагрузка на сухожильную перемычку.

поворачивает вверх и назад предгубной хрящ (c. prlab). Это приводит к подниманию рострума и расправлению носогубной складки. Обратное движение осуществляют подниматели уголков рта (m. lev.ang.o.a. et p.) и коракоидно-преднижнечелюстной мускул (m. cor-prmnd).

У коротконосых и носатых химер мускулы-протракторы редуцируются, преднижнечелюстной хрящ замещается фиброзной тканью (ф.м.н.г.) и иммобилизируется связочным аппаратом (*T*). Верхнечелюстные губные хрящи (c. mx.inf. et su.) консолидируются, расширяются и уплощаются с боков. Переднегубной мускул становится их пронатором. При броске на добычу, эти хрящи формируют боковые стенки рта, округляя рот. Обратное движение осуществляют подниматели уголков рта и заднегубной мускул-супинатор.

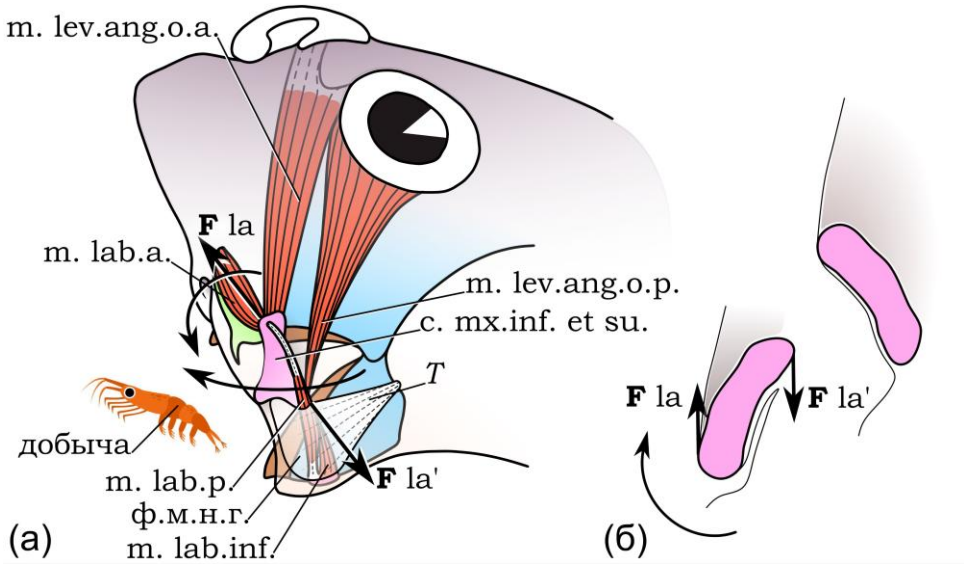


Рисунок 5 – Округление рта у *Chimaera*: (а) – вид сбоку; переднегубной мускул (m. lab.a.) (Fla) пронирует (большая кривая стрелка) верхнечелюстные губные хрящи (c. max. inf. et. su.). Их передний вентральный выступ связан с инертной фиброзной массой нижней губы (ф.м.н.г.), в которой возникает сила Fla’. Протракция губных хрящей сопряжена с пово-ротом вбок и вниз носовых (зеленые) хрящей (маленькая кривая стрелка); (б) – вид сверху на верхнечелюстные губные хрящи; пара сил (Fla и Fla’) пронирует хрящ (кривая стрелка).

Выдвижная трубка из предротовых структур позволяет плугоносым химерам охотится на скрытую в мягком грунте добычу. Вероятно, изменения в строении и функции связаны со сменой местообитаний с песчаных или илистых грунтов на более каменистые и переходом к питанию эпибентосом.

Глава 7. Механизм поднимания и опускания тенакулюма

7.1 Биомеханическая модель

При сокращении *m. erector tenaculi*, вздувающееся брюшко мускула втягивается под тенакулюм (рис. 6), выдавливая находящуюся между брюшками мышцы (m. er.t.) клиновидную крышу черепа (cr. et.). Скользя вверх по поверхности клина, они поднимают тенакулюм (t.) (рис. 6). Возврат тенакулюма в исходное положение обеспечивает передний подниматель уголков рта (m. lev.ang.o.a.): клин крыши черепа заходит между брюшками эректоров, и они принимают исходную форму (рис. 6 д-е).

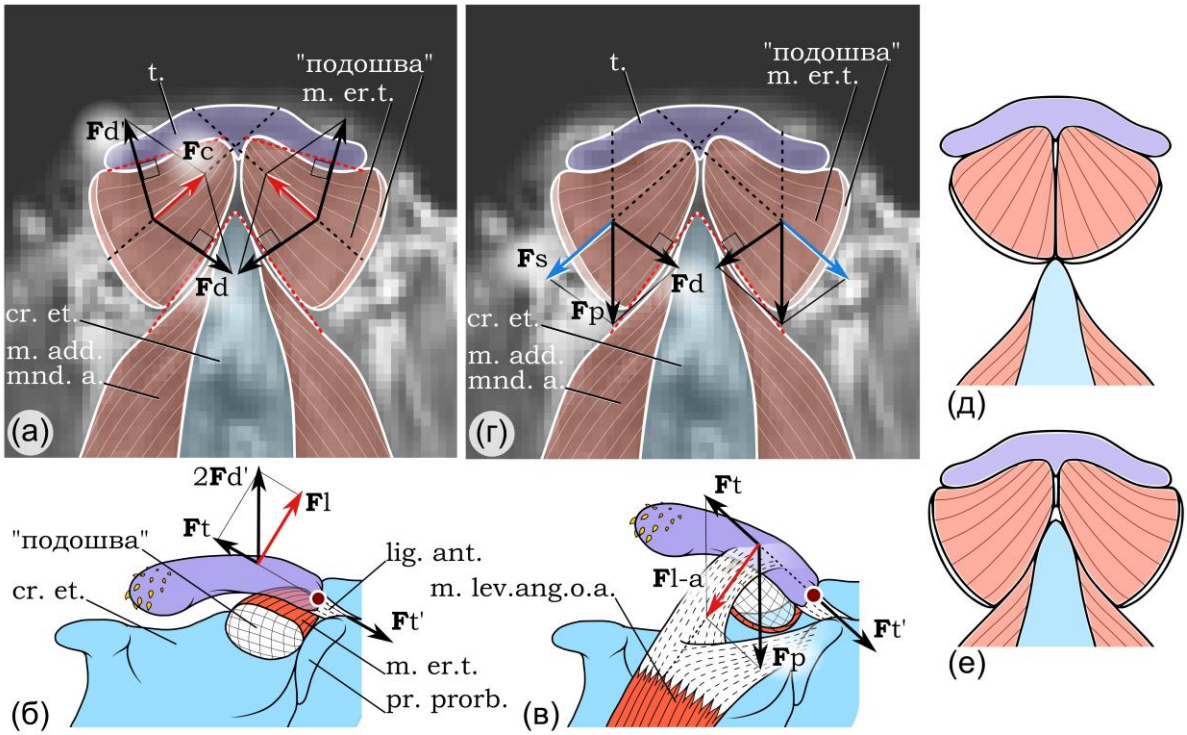


Рисунок 6 – Поднимание (а-б) и опускание (в-е) тенакулюма у *Callorhinchus*: (а, в, д, е) – поперечный срез области тенакулюма (t.); (б, г) – вид сбоку. (а) – *M. erector tenaculi* (m. er.t.) с силой Fc втягивает «подошву» под основание тенакулюма и давит на крышу черепа (cr. et.) и тенакулюм силами Fd и Fd’ соответственно; (б) – Поднимает тенакулюм суммарная сила 2*Fd’*: раскладывается на силу Ft, растягивающую связки (lig. ant) (сила реакции Ft’) к предглазничным отросткам (pr. prorb.) и Fl, поворачивающую тенакулюм; (в) – усилие m. *levator anguli oris anterior* (Fl-a) раскладывается вдоль связок на силу Ft (сила реакции Ft’) и преодолевающую сопротивление вздувшегося *m. erector tenaculi* опускающую силу Fp; (г) – Fp раскладывается на силу Fd, прижимающую мышцу к крыше черепа (cr. et.), и силу (Fs) растягивающую мышцу вдоль волокон; (д-е) – возврат мышцы в исходное положение.

Физическая биомеханическая модель области тенакулюма *Callorhinchus* соответствует результатам графического анализа (рис. 7)

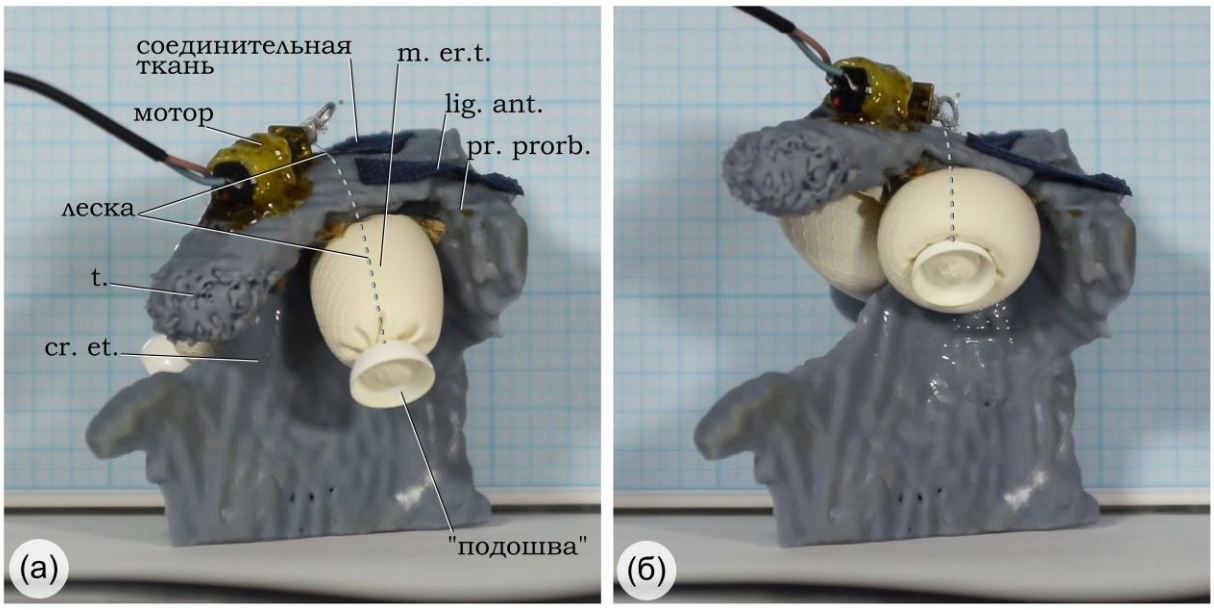


Рисунок 7 – Физическая модель тенакулюма и части нейрокраниума *Callorhinchus* (№ 8) с искусственными мышцами: (а) – исходное положение; (б) – мышцы сокращены.

7.2. Происхождение и эволюционные преобразования тенакулюма

Тенакулюм управляется мускулатурой челюстной дуги и иннервируется от глубокой глазничной ветви тройничного нерва. Это позволяет предположить, что прототенакулюм, лежал поверх аддукторов и происходил из кожи между носовыми капсулами и глазницами. Хотя, по-видимому, тенакулюм составлен минерализованным волокнистым хрящом, гистологическое исследование тенакулюма важно для уточнения его строения. Гипотеза происхождения тенакулюма от челюстного симфиза (Cohen et al., 2025) не согласуется с биомеханическими, сравнительно-анатомическими данными и известными ископаемыми тенакулюмами. Мы поддерживаем гипотезу, выводящую тенакулюм из кожного «шипа». Его исходная функция, вероятно, была демонстрационной, а подвижность приобретена в процессе ухаживания, когда самец покусывал самку (подобно акулам и скатам). Лежащие под шипом брюшки аддуктора вспучивались и приводили шип в движение. Так, подвижный шип мог заменить челюсти в роли «инструмента ухаживания».

III. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложен новый оригинальный механизм дыхания химер. Ключевую роль играют клапаны внутренних жаберных щелей, обеспечивающие при расширении ротоглотки вытеснение воды из жаберных мешков через оперкулярное отверстие.

Ранняя специализация в питании бронированной зарытой или прикрепленной добычей изменила челюстной аппарат: верхние челюсти срослись с черепом и укоротились, а серии зубов сменились режущими и дробящими зубными пластинами. Рывки головой при извлечении добычи способствовали формированию синаркуалии и затылочного сустава.

Предложен сценарий морфофункциональных преобразований предротовых хрящей в ряду от плугоносых к коротконосым химерам.

Впервые расшифрован механизм движений тенакулюма. Иннервация от глубокой глазничной ветви подтверждает гипотезу о его кожном происхождении.

Совокупность выявленных особенностей морфофункциональной организации висцерального аппарата химер согласуется с представлениями (Mallatt, 1996; Inoue et al., 2010; Brownstein et al., 2024) об их раннем отделении от ствола хрящевых рыб. Результаты морфофункционального анализа расширяют представления об образе жизни и эволюции химер, обозначая новые направления для исследований.

ВЫВОДЫ

1. Глубоких отличий в строении головы изученных видов не обнаружено. Наиболее ярко выраженные морфофункциональные различия связаны с предротовыми структурами.

2. Подъязычная и жаберные дуги функционально разобщены. Связки и мускулатура позволяют подъязычной дуге самостоятельно манипулировать с пищевым объектом.

3. Жаберная решетка обеспечивает изменение объема ротоглоточной полости в широких пределах. При этом благодаря интерметамерному тяжу расстояние между дугами не меняется.

4. При спокойном дыхании расширение ротоглоточной полости может обеспечиваться упругостью жаберной корзинки, а сжимание – жаберными аддукторами. Для активного расширения ротоглоточной полости (гипервентиляция, бросок на добычу) помимо наджаберной подключается туловищная эпаксиальная мускулатура.

5. На моделях показано, что при дыхании объём жаберных мешков увеличивается при выдавливании воды из ротоглоточной полости. При её последующем расширении вода изгоняется из жаберных мешков наружу через оперкулярное отверстие. Показано, что обратный ток предотвращают клапаны на жаберных дугах.

6. Строение седловидного затылочно-синаркуального сустава свидетельствует о его способности обеспечивать нагруженную на сжатие

высокоамплитудную подвижность головы во фронтальной и сагиттальной плоскостях, но при этом исключается продольное скручивание. Сагиттальная подвижность используется коротконосыми химерами при отрывании прикреплённой добычи.

7. Предротовые структуры делятся на ростральные, носовые и губные хрящи. Критерий отнесения хряща к носовым – формирование канала ноздри; губного хряща –положение позади ноздри в складках вокруг рта.

8. У плугоносых химер выдвижной преднижнечелюстной хрящ компенсирует неспособность челюстей к протракции, полезной для внедрения в грунт при извлечении добычи. У коротконосых и носатых химер этот хрящ иммобилизирован, а ключевую роль играют верхнечелюстные губные хрящи, округляющие ротовое отверстие при всасывании добычи. Вероятно, это свидетельствует об историческом переходе от питания энтобентосом к эпибентосу.

9. Известные палеонтологические, эмбриологические и наши функциональные данные позволяют выводить тенакулюм от непарного кожного «шипа», расположенного над челюстными аддукторами. Этот «шип» принял участие в половом поведении самца, механически стимулируя партнершу. Эволюция тенакулюма как «инструмента» ухаживания позволила освободить от этой роли челюстной аппарат. При стимулирующем «покусывании» контралатеральные *m. erector tenaculi*, сокращаясь, выдавливают лежащий между их брюшками клин крыши черепа, поднимая тенакулюм.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В. Ломоносова по специальности и отрасли наук:

1. **Romanov A.V.**, Shakhparonov V.V., Gerasimov K.B., Korzun L.P. Occipital-synarcual joint mobility in ratfishes (Chimaeridae) and its possible adaptive role // Journal of Morphology. – 2024. – Vol. 285. – № 6. – e21740. EDN: VAUWLI. Импакт-фактор 0,474 (SJR). (2,41 п.л./2,04 п.л.)

2. **Романов А.В.**, Шахпаронов В.В., Капитанова Д.В., Корзун Л.П. Гистологическое строение затылочно-синаркуального сустава ювенильной серебристой химеры *Chimaera phantasma* (Chimaeridae): гемидиартроз как адаптация к высокоамплитудным движениям головой // Вопросы ихтиологии. – 2025. – Т. 65. – № 6. – С. 647-662. EDN: BVYYDW. Импакт-фактор 0,619 (РИНЦ). (1,26 п.л./1,13 п.л.) (ПЕРЕВОДНАЯ ВЕРСИЯ: **Romanov A.V.**, Shakhparonov V.V., Kapitanova D.V., Korzun L.P. Histological Structure of the Occipital-Synarcual Joint of the Juvenile Silver Chimaera *Chimaera phantasma* (Chimaeridae): Hemidiarthrosis as Adaptation to High-Amplitude Head Movements // Journal of Ichthyology. – 2025. – Vol. 65. – № 6. – pp. 962-977. EDN: XHMFEG. Импакт-фактор 0,313 (SJR). (1,34 п.л./1,21 п.л.)

3. **Romanov A.V.**, Shakhparonov V.V., Korzun L.P. The function of the symplecticum in *Pteronisculus* White, 1933 (Actinopterygii) // Proceedings of the Zoological Institute of the RAS. – 2025. – Vol. 329. – № 4. – pp. 374-381. EDN: BEGBPT. Импакт-фактор 0,205 (SJR). (0,55 п.л./0,49 п.л.)

Прочие публикации

4. **Романов А.В**., Герасимов К.Б., Корзун Л.П., Шахпаронов В.В. Функциональная морфология висцерального аппарата химеровых рыб (Chimaeriformes) // Эволюционная и функциональная морфология позвоночных: материалы II Всероссийской конференции и школы для молодых учёных памяти Феликса Яновича Дзержинского. – Москва: Т-во научных изданий КМК, 2022. – С. 262-268. ISBN: 978-5-907533-46-2, https://vertebrata.bio.msu.ru/wp-content/uploads/2018/10/dzerzh_2022.pdf

5. **Романов А.В**., Герасимов К.Б., Корзун Л.П. Механизм задирания головы у химеровых рыб (Chimaeriformes) // Эволюционная и функциональная морфология позвоночных: материалы II Всероссийской конференции и школы для молодых учёных памяти Феликса Яновича Дзержинского. – Москва: Т-во научных изданий КМК, 2022. – С. 269-273. ISBN: 978-5-907533-46-2, https://vertebrata.bio.msu.ru/wp-content/uploads/2018/10/dzerzh_2022.pdf

Благодарности. Автор глубоко признателен научному руководителю Л.П. Корзуну за всестороннюю поддержку; В.В. Шахпаронову за помощь в написании и редактуре статей; К.Б.Герасимову за уроки анатомирования и наставления. Сотрудникам биологического факультета МГУ, Зоологического музея МГУ, ИПЭЭ РАН, Российского центра неврологии и нейронаук за предоставление материала, консультации и техническую помощь. Коллегам из СПбГУ, МГУ, ПИН РАН, ГИН РАН за обсуждение результатов и ценные советы.

Список сокращений:

art. cr-vert. – *articulatio craniovertebralis*;
b-br. – *basibranchiale*;
c. M – *c. Meckeli*;
c. mx.inf. – *c. maxillaris inferior*;
c. mx. su. – *c. maxillaris superior*;
c. ped. – *c. pedicularis*;
c. p-q. – *c. palatoquadrata*;
c. prlab. – *c. praelabialis*;

c. prmnd. – *c. premandibularis*;
c. prmx. – *c. premaxillaris*;
c. r. l. – *c. rostralis lateralis*;
c. r. m. – *c. rostralis medialis*;
c. sc-c. – *c. scapulocoracoidea*;
cap. nas. – *capsula nasalis*;
c-br. – *ceratobranchiale*;
cr. et. – *crista ethmoidalis*;
h-br. – *hypobranchiale*;
lig. ant. – *ligamentum antorbitale*;
lig. r. – *ligamentum rostrale*;
lig. – *ligamentum*;
m. add.mnd.a. – *m. adductor mandibulae anterior*;
m. constr.sup. – *m. constrictor superficialis*;
m. cor-prmnd. – *m. coracopraemandibularis*;
m. ep. pr. – *m. epaxialis profundus*;
m. ep. – *m. epaxialis*;
m. er. t. – *m. erector tenaculi*;
m. lab. a. – *m. labialis anterior*;
m. lab.inf. – *m. labialis inferior*;
m. lab. p. – *m. labialis posterior*;
m. lev. ang. o. a. et p.– *m. levator anguli oris anterior* et *posterior*;
m. ssp. – *m. subspinalis*;
mm. add.arc.br. – *mm. adductores arcuum branchialium*;
mm. cor-br. – *mm. coracobranchiales*;
pr. ph.-sc. – *processus pharyngoscapularis*;
pr. prorb. – *processus praeorbitalis*;
ra. hy. – *radii hyoidei*;
syn. – *synarcuale*;
t. – *tenaculum*;
T – удерживающие нижнюю губу связки
инт. т. – интерметамерный тяж;
ф.м.н.г. – фиброзная масса нижней губы.