

Применение метода конечных элементов для визуализации напряженно-деформированного состояния костей рыб

Ю.П. Толмачева^{1,А,В}, А.В. Шматкова^{2,В}, С.А. Зайдес^{3,В}

^А Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, Россия

^В ФГБОУ ВО Иркутский национальный исследовательский
технический университет, Иркутск, Россия

¹ ORCID: 0000-0002-4842-8669, tjul78@mail.ru

² ORCID: 0000-0002-9854-3476, annashmatkova@yandex.ru

³ ORCID: 0000-0002-6555-9321, zsa@istu.edu

Аннотация

Развитие виртуальных методов реконструкции и функционального моделирования анатомических структур открыло новые возможности для эволюционных и онтогенетических исследований, посвященных взаимоотношениям формы и функции. Одним из основных является анализ механических свойств костной ткани, в частности, ее напряженно-деформированного состояния и изменчивости формы под воздействием внешних сил. Для исследования вопросов адаптивного преобразования челюстного аппарата рыб, в настоящей работе был предложен один из современных математических методов расчета напряженно-деформированного состояния объекта с применением метода конечных-элементов. На основе данных компьютерного томографа Gendex GXCB-500 с помощью системы инженерного проектирования Femap V 10 была разработана и проанализирована 3D конечно-элементная модель верхнечелюстной кости висцерального скелета костистых рыб с выдвижным типом ротового аппарата. Установлено, что максимальное напряжение при функционировании челюстного аппарата приходится на восходящие отростки предчелюстной кости, что в свою очередь является причиной редукции выдвижения рта у планкто- и ихтиофагов. При удлинении челюстей планкто- и ихтиофагов, давление на восходящие отростки значительно возрастает, что и обуславливает их постепенную редукцию. Таким образом, изменчивость формы кости, в первую очередь, происходит в местах наибольшего напряжения, возникающего при функционировании челюстного аппарата.

Ключевые слова: функциональная морфология, напряженно-деформированное состояние, конечно-элементная модель, висцеральный скелет, челюстной аппарат, praemaxillare, рыбы.

Введение

Способность костной ткани приспосабливать свою внешнюю и внутреннюю структуру к изменяющимся силовым нагрузкам лежит в основе адаптивных изменений опорно-двигательного аппарата [1]. Процесс преобразования кости с точки зрения биомеханики выглядит следующим образом: изменение функциональных требований к кости – увеличение/уменьшение нагрузки со стороны мускулатуры на соответствующую область кости, перераспределение напряжений в костной ткани – возникновение деформации в «слабом звене». На данной теории основана значительная часть биомеханических исследований, посвященных аспектам функциональной и адаптивной морфологии. Одной из основных задач таких исследований является определение зон максимального напряжения в костной ткани, что дает возможность более полно интерпре-

тировать имеющиеся данные о морфологической изменчивости и функциональных возможностях различных биологических объектов.

Поскольку проведение натурных экспериментов по исследованию механических характеристик биологических объектов зачастую затруднительно, биомеханические исследования возможны методами математического моделирования, в частности на основе метода конечных элементов (МКЭ) [4]. МКЭ универсален и позволяет создать приближенные расчетные модели для исследования напряженно-деформированного состояния объектов любой формы, поэтому получил распространение в исследовании биологических объектов [1, 2, 4, 6, 8]. Рядом исследователей на основе данных компьютерной томографии были созданы конечно-элементные различных отделов скелета некоторых млекопитающих, птиц и ископаемых пресмыкающихся. Скелет низших позвоночных, в частности рыб, ранее не моделировался, что, вероятно, обусловлено низкой плотностью их костной ткани. Очевидно, что недостоверная визуализация делает невозможным анализ трехмерного объекта, полученного на основе компьютерной томографии.

Основываясь на опыте предыдущих исследователей, нами была апробирована методика «ручной» сборки модели из поперечных сечений томографа, используемая при моделировании тканей человека. В результате была создана трехмерная сборная конструкция челюстного аппарата, которая лежит в основе создания биомеханических расчетных моделей для костных рыб (*Teleostei*) с выдвижным типом ротового аппарата [25]. Настоящее исследование является продолжением начатых ранее разработок, посвященных функциональному анализу адаптивных преобразований скелета рыб. Целью данного этапа работы является адаптация метода конечных элементов для моделирования и визуализации напряженно-деформированного состояния костей рыб.

Создание и тестирование конечно-элементной модели верхнечелюстной кости рыб

Создание пакета изображений сечений головы. Биологическим прототипом настоящей модели являлся экземпляр представителя бентических байкальских коттоидных рыб – *Procottus jeitelesii* (Dyb., 1878). Для получения изображений сечений головы рыбы использовался аппарат конусно-лучевой объемной томографии Gendex GXCB-500 500, применяемый на базе Ангарского стоматологического центра (<http://www.angarsk-stomklinika.ru/technology.html>). Общий размер матрицы кадра изображения составлял 216×216 мм, энергетические характеристики сеанса – kV=120 и mA=5. Шаг сечений был выбран минимальным и равным стороне вокселя, размеры сторон которого по осям координат составляли 0,4 мм. Всего было получено 106 изображений сечений головы. В качестве исходного формата растровых изображений использовался формат jpeg с размером рисунка 312×312 пикселей (рис.1 а).

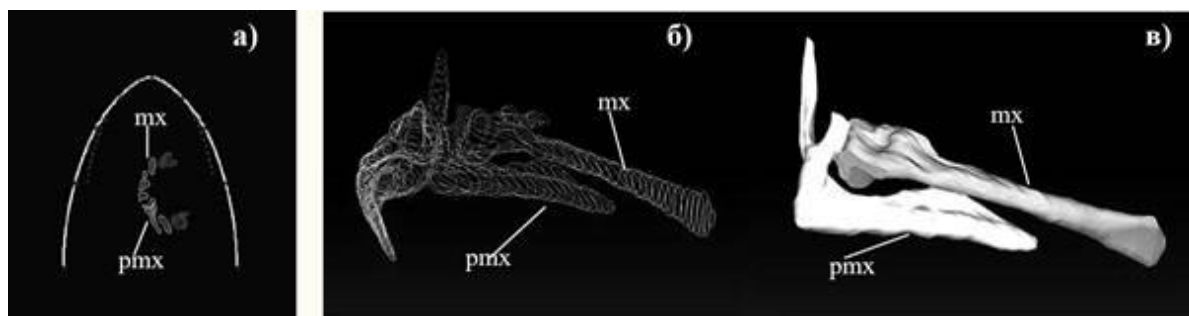


Рис. 1. Последовательность создания 3D твердотельной модели висцерального скелета рыб (*P. jeitelesii*), на примере верхнечелюстных костей: а) контур костей (2D модель) в растровом изображении КТ сечений головы; б) каркасная модель костей верхней челюсти; в) твердотельная модель верхней челюсти. Обозначения основных элементов: *mx* – верхнечелюстная кость, *pmx* – предчелюстная кость.

Анализ растрового изображения головы и создание контура сечений костей челюстного аппарата (2D модель). При анализе растровых изображений с помощью кроссплатформенной программы просмотра изображений XnView 1.98-2 (<http://www.xnview.com>) применена RGB цветовая модель. Для анализа кадра сечения были заданы параметры яркости и контрастности: $W=2149$, $L=960$. При чёрно-белом изображении RGB цветовая модель позволяет формировать любое изображение 255 оттенками серого цвета. Сечения костей исследуемого объекта имели индексы цвета в диапазоне 2 – 112.

Контур сечения кости был создан путём векторизации геометрического места точек при переходе от индекса цвета 0 (соответствующего черному цвету фона) к индексам цвета 2 и более на границе сечения кости (Рис.1 а). Для совместимости полученных данных с программами инженерного анализа контур сечения был переведен в формат dxf и neu.

Создание каркасной модели и формирование твердотельной модели (3D) костей челюстного аппарата. Каркасная модель висцерального скелета объекта была создана с помощью системы Femap V 10 (<http://www.femcomp.com>) в глобальной прямоугольной системе координат путём последовательной установки полученных контуров сечений костей в пространстве, с шагом равным высоте вокселя (рис. 2 б). Для создания твердотельной модели костей челюстного аппарата рыбы использовались встроенные в Femap V 10 наборы команд для геометрического моделирования (Parasolid, Standard), позволяющие в режиме графического редактора трансформировать каркасные модели в твердотельные, путем создания поверхностей (рис. 2 в). Достоверность геометрических данных полученной модели достигалась посредством использования остеологических препаратов и морфометрических данных челюстных костей исследуемого объекта. В итоге, была сформирована симметричная твердотельная модель челюстного аппарата рыбы.

Назначение свойств материала. Основной задачей настоящей работы являлось определение и визуализация напряженно-деформированного состояния в объекте заданной формы, независимо от свойств его материала. Данные о механических характеристиках костной ткани рыб на данный момент отсутствуют, в связи, с чем для тестирования создаваемой конечно-элементной модели (КЭМ) использованы данные о механических характеристиках костной ткани лобной кости пресмыкающихся ($E = 5600$ Па – модуль упругости, $\mu = 0.29$ – коэффициент Пуассона) [19].

Построение пространственной сетки КЭМ. Сетка конечных элементов создана в интегрирующей среде систем проектирования и моделирования Patran (<http://www.patran.net>). Твердотельная модель кости была импортирована из Femap V10). Генерация сетки конечных элементов реализована в автоматизированном режиме четырехузловыми изопараметрическими тетраэдрическими конечными элементами типа Solid (CTETRA), которые используются для моделирования объемного напряженно-деформированного состояния (НДС).

Задание граничных условий на сетке конечных элементов. Задано ограничение движение кости перпендикулярно плоскости симметрии головы, располагающейся вдоль восходящего отростка.

Определение локализации и вариантов тестовой нагрузки в КЭМ. Варианты приложения тестовой нагрузки были определены на основе литературных данных, характеризующих анатомические и морфофункциональные особенности челюстного аппарата рыб [20, 21]. Сосредоточенные силы были приложены в соответствующих узлах, располагающихся в местах прикрепления действующих мышц и связок, а также вдоль зубной поверхности кости. Основными нагрузками определены растяжение и сжатие за счет опосредствованного комплексного воздействия элементов мышечно-связочной системы (комплекс *m. adductor mandibulae, l. mandibulo-operculare angular, l. maxilla-mandibulare anterius*) и сжатие, возникающее в результате давления жертвы на зубную поверхность *praemaxillare*. Величины $F(x)$, $F(y)$, $F(z)$ – проекции

вектора силы со стороны мышечной ткани на оси системы координат, заданы согласно полученным ранее данным тестирования кинематических моделей челюстного аппарата рыб [22, 23]. К исследуемому элементу была приложена минимальная нагрузка (10 Н на один узел), при которой начинают идентифицироваться зоны максимальных напряжений и возможных деформаций (типа, «изгиб» и «кручение»).

Для анализа конечно-элементных моделей с помощью решателя в программе Nastran (<http://www.mscsoftware.ru/products/msc-nastran>) был проведен статический расчет с учетом наложенных граничных условий и вариантов выбранных нагрузок.

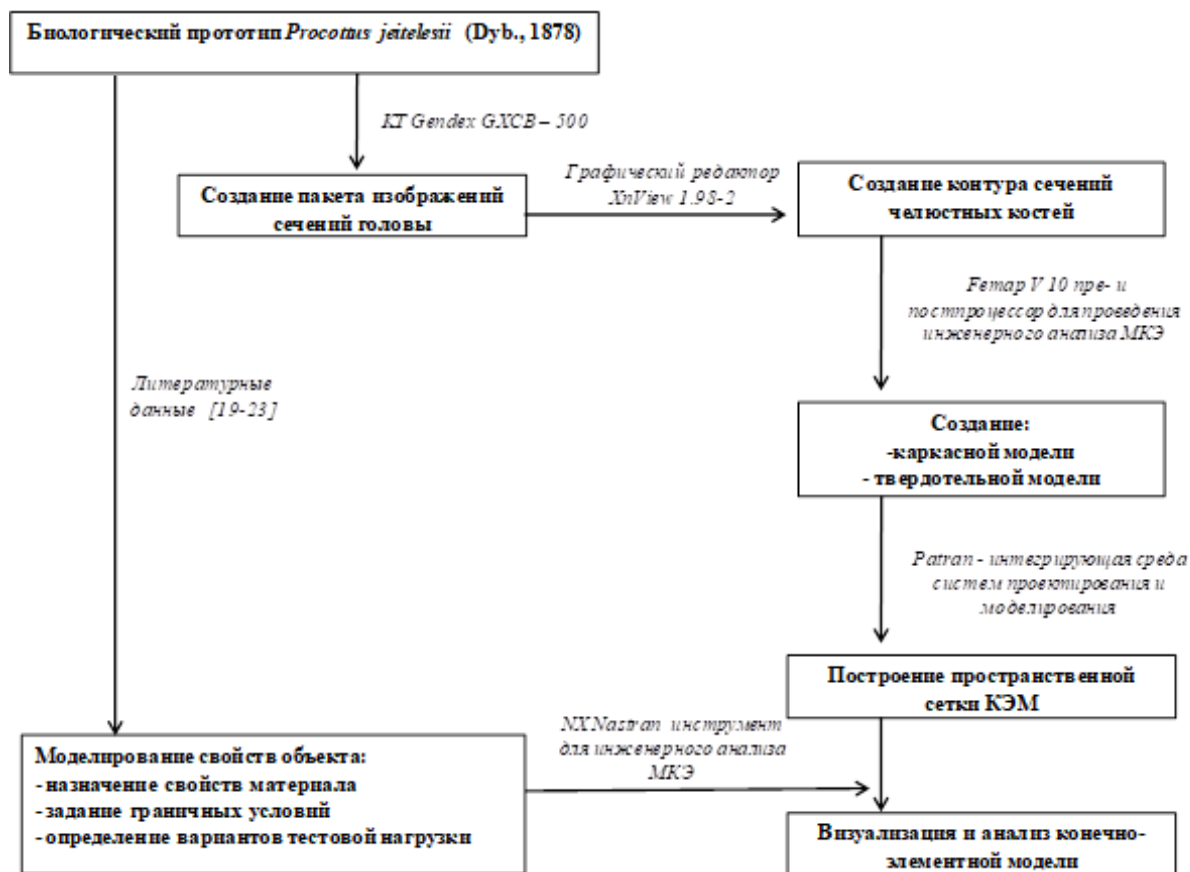


Рис. 2 Основные этапы создания и анализа КЭМ челюстных костей рыб.

Визуализация и анализ напряженно-деформированного состояния КЭМ верхнечелюстной кости рыб

В результате тестирования были определены зоны наибольших напряжений в двух вариантах: 1) «подготовка к захвату добычи» (открытие рта и выдвижение *praemaxillare*) и 2) «захват добычи» (закрытие рта) (рис. 3, 4). Визуализация данных производится в соответствии с цветовой шкалой, характеризующей распределение полей напряжения в представленных объектах.

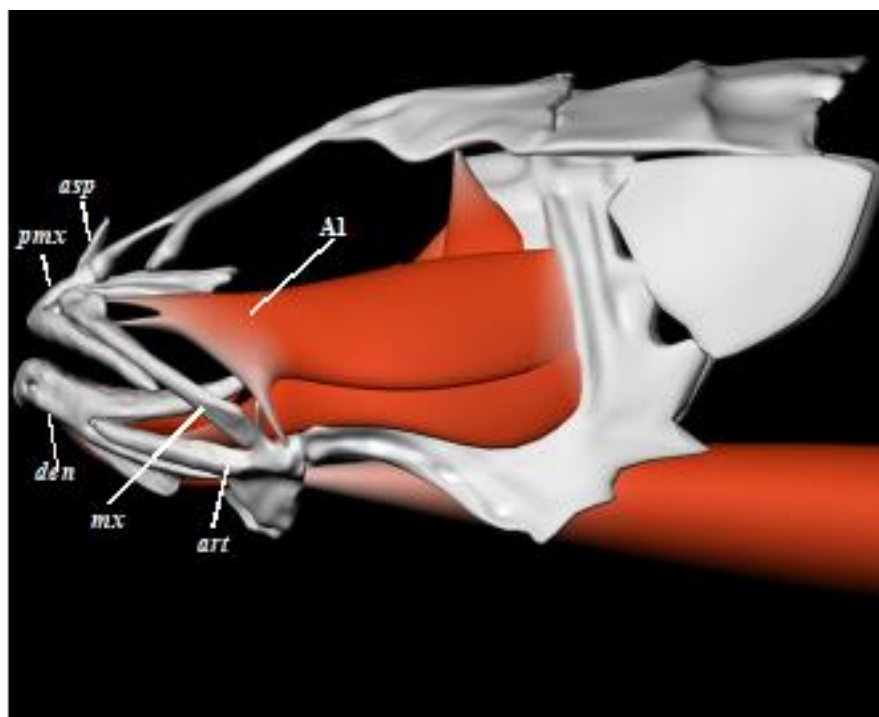


Рис. 3. Челюстной аппарат рыб. Обозначения основных элементов конструкции: Кости: *art* – сочленовая кость, *den* – зубная кость, *mx* – верхнечелюстная кость, *op+sus* – комплекс костей подвеса и жаберной крышки, *pmx* – предчелюстная кость (*asp* – восходящий отросток *pmx*). Мускулатура: *A1* – порция *m. adductor mandibulae*.

Механизм работы челюстного аппарата был подробно визуализирован нами ранее [18], поэтому в данной работе рассмотрены моменты, непосредственно касающиеся исследуемого костного элемента.

Во время открытия рта нижняя челюсть, опускаясь, перемещает соединенные с нею через *l. maxilla-mandibulare anterius* вентральные концы *praemaxillare* и *maxillare* вперед и вниз. С помощью порции *m. adductor mandibulae A1* производится воздействие на верхний отдел *maxillare*, в результате которого она выталкивает подвижно сочлененный с этмоидальным отделом невробрания *praemaxillare* вперед. *Praemaxillare* в результате пассивного выброса за счет воздействия *maxillare* испытывает незначительное напряжение сжатия до 15 Па, в зоне их непосредственного контакта (область сочленового отростка) (рис. 4 а).

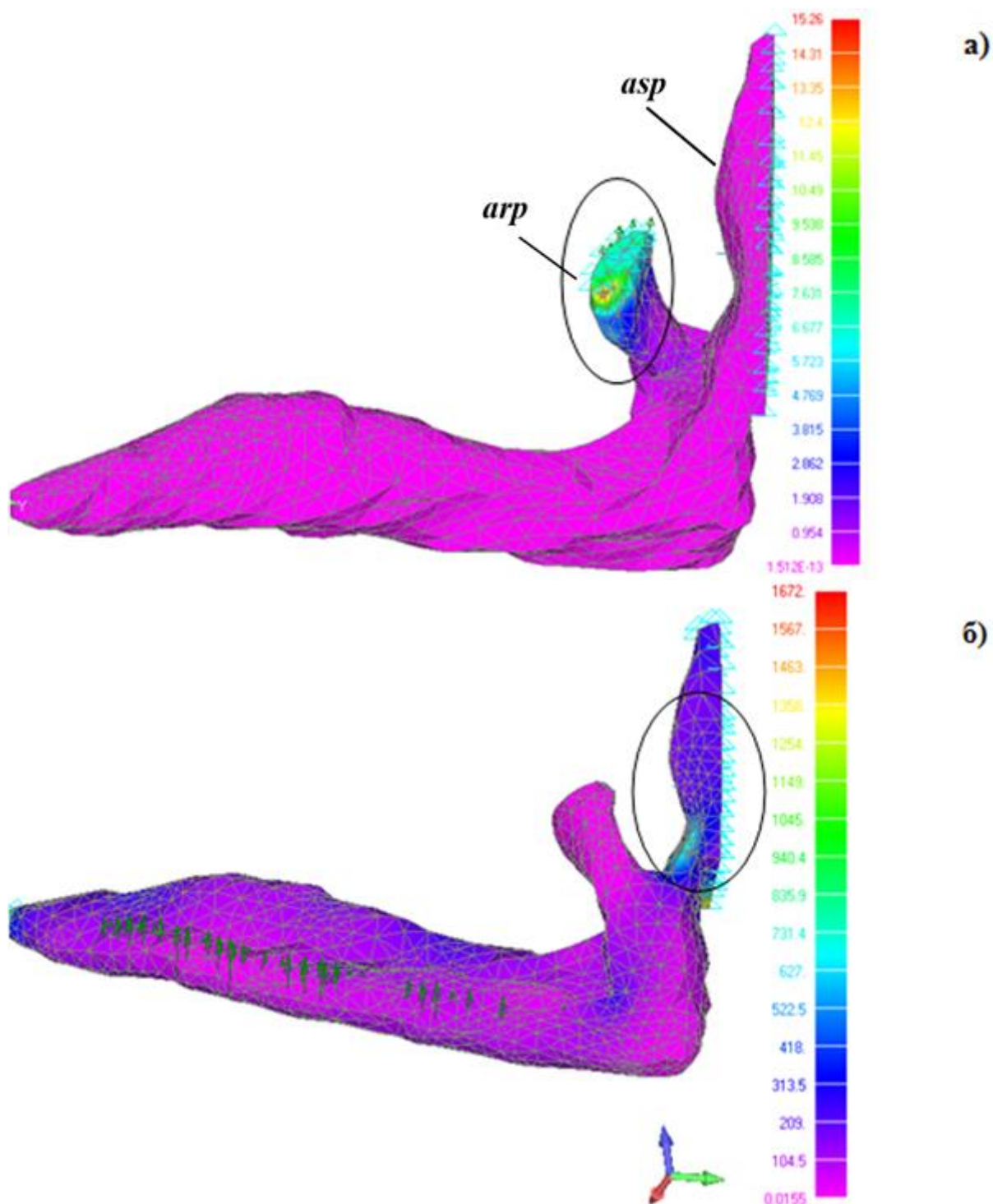


Рис. 4. Поля напряжений на поверхности КЭМ верхнечелюстной кости *praemaxillare* а) вариант «открытие рта» б) вариант «закрытие рта».

Подписи к рисунку. *asp* – восходящий отросток *ptx*, *arp* – сочленовый отросток *ptx*

Примечание: зеленые стрелки – локализация и направление прилагаемых сил; голубые – граничные условия, черный эллипс – выделение зон максимального напряжения.

При закрытии рта комплекс аддукторов, воздействуя на отростки, перемещает нижнюю челюсть назад и вверх. Нижняя челюсть, поднимаясь, через *l. maxilla-mandibulare anterius* тянет вентральные концы *praemaxillare* и *maxillare*, и, таким образом, возвращает их в предыдущую позицию. Напряжение на этом участке кости возрастает до 500 Па. Кроме этого *praemaxillare* под давлением удерживаемой добычи испытывает

напряжение сжатия в горизонтальной плоскости кости, в результате ее сопротивления латеральному изгибу; максимальные напряжения сжатия концентрируются в области верхнего отростка и его основания (до 1672 Па), подвергающегося дорсо-вентральному изгибу (рис. 4 б).

Анализ результатов тестирования КЭМ показал, что наибольшая силовая нагрузка, возникающая при работе челюстного аппарата у исследуемого объекта, приходится на восходящие отростки *praemaxillare* (рис. 4). Результаты работы не противоречат данным по морфологии челюстного аппарата рыб, полученным ранее [2-4, 24]. Как было описано выше, во время захвата кормовых объектов у большинства видов рыб верхняя челюсть выдвигается вперед, что обеспечивает более эффективный захват добычи. Выдвижение верхней челюсти осуществляется в результате скольжения восходящих отростков *praemaxillare* вдоль этмоидальной части черепа [24]. Степень выдвижения рта определяется двумя взаимосвязанными признаками: длиной *praemaxillare* и высотой ее восходящего отростка [2-4, 24]. Соответственно, удлинение челюстей, сопряженное с укорочением восходящего отростка, ведет к постепенной редукции выдвижения рта, и, как было установлено ранее, обусловлено переходом к ихтио- или планктонофагии (рис. 5) [2-5, 25].

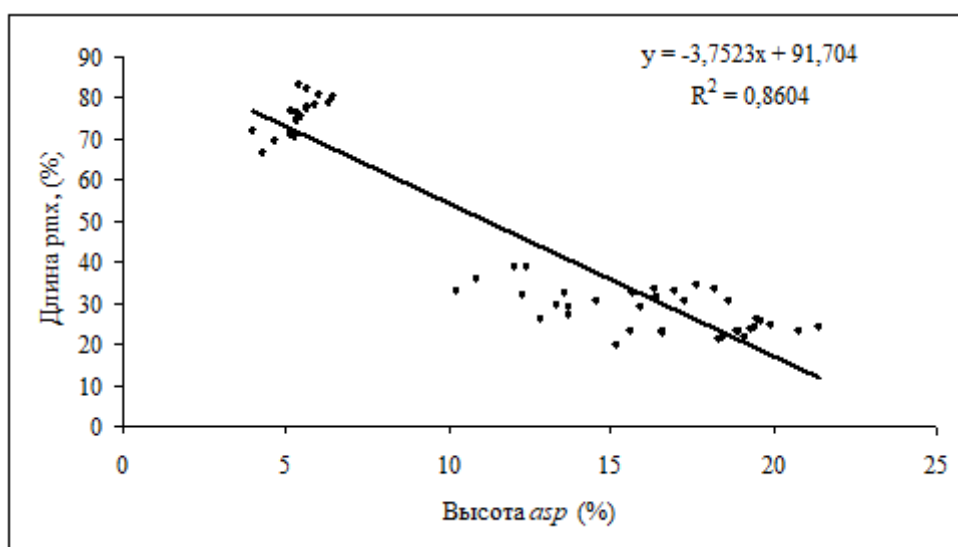


Рис. 5. Корреляционная изменчивость морфологических признаков челюстного аппарата у различных биотопических групп байкальских *Cottoidei*.

По полученным нами ранее данным, отношение высоты восходящего отростка к длине *praemaxillare* у бентофагов в среднем составляет 80%, у видов с частичной ихтиофагией – 50, а у планктонофагов – 15% (рис. 4) [24, 25]. Учитывая, полученные результаты КЭМ, можно полагать, что при удлинении *praemaxillare*, давление на восходящие отростки значительно возрастает, что и обуславливает их постепенную редукцию. Таким образом, изменчивость формы кости, в первую очередь, происходит в местах наибольшего напряжения, возникающего при функционировании челюстного аппарата.

Заключение

Для исследования формообразования костей рыб, в настоящей работе был предложен один из современных математических методов расчета напряженно-деформированного состояния объекта с применением метода конечных элементов. Разработка и применение данного подхода наряду с классическими методами легли в основу изучения адаптивных преобразований морфоструктур, как результата воздействия изменяющейся в процессе эволюции механической нагрузки.

Изменчивость ряда морфологических параметров рыб имеет выраженную адаптивную направленность, что особенно ярко проявляется внутри близкородственных групп, обитающих в различных условиях. Ведущей тенденцией при переходе от бентофагии к планкто- и ихтиофагии у байкальских коттоидных рыб (Cottoidei) является последовательное удлинение челюстей и редукция выдвижения рта, что сопровождается соответствующим изменением размеров и формы костных элементов [2, 5 24, 25]. В первую очередь, изменения происходят в зонах концентрации наибольшего напряжения, возникающего при функционировании челюстного аппарата, в частности это касается дополнительных элементов (отростков) челюстных костей, подвергающихся наибольшему воздействию внешних сил.

Полученные на настоящем этапе исследования результаты нуждаются в дальнейшем развитии, что необходимо для более глубокого понимания адаптивных «деформаций» скелета. Дальнейшее планирование этой работы направлено на определение механических свойств костной ткани рыб и анализ напряженно-деформированного состояния целостной конструкции челюстного аппарата для интегрированного исследования механических и геометрических свойств скелета.

Работа выполнена в рамках темы 0345-2019-0002 (AAAA-A16-116122110066-1) «Молекулярная экология и эволюция живых систем Центральной Азии в условиях глобальных экологических изменений».

Список литературы

1. Gregory W.K. Fish skulls. A study of the evolution of natural mechanism. *Trans. Amer. Phil. Soc.* 1933. V. 23. P. 75–481.
2. Gosline W.A. Comments on the classification of the percoid fishes. *Pacif. Sci.* 1966. V. 4. P. 409–418.
3. O'Kamura O. Studies of the Macrouroid fishes of Japan. Morphology, ecology and phylogeny. *Rept. U. S. Mar. Biol. Stat.* 1970. 32 p.
4. 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.
5. Wolff J. *Das Gesetz der Transformation der Knochen.* Berlin: Hirshwald. 1892. 235p.
6. Camp A.L., Brainerd E.L. Reevaluating musculoskeletal linkages in suction-feeding fishes with X-ray reconstruction of moving morphology (XROMM). *Integr. Comp. Biol.* 2015. V. 55. P. 36–47. doi: 10.1093 / icb / icv034.
7. Cowin S.C. Wolff's law of trabecular architecture at remodeling equilibrium. *J. Biomech. Engng.* 1986. V. 108. P. 83–88.
8. Curtis N.K., Kupczik M.J., Fagan D. Finite element modelling of the cat skull. *Journal of Morphology.* 2007. V. 268. P. 1053.
9. Gunz P., Mitteroecker P., Neubauer S. Principles for the virtual reconstruction of hominin crania. *J. Human. Evol.* 2009. V. 57. P. 48–62. doi: 10.1016 / j.jhevol.2009.04.004.
10. Dumont E.R., Grosse I.R., Slater G.J. Requirements for comparing the performance of finite element models of biological structures. *J Theor Biol.* 2009. V. 256. P. 96–103. doi: 10.1016 / j.jtbi.2008.08.017.
11. Fagan M.J., Julian S., Siddall D.J., 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.
12. 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.

13. 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.
14. Kupczik K. Finite element analysis of craniofacial morphology in primates. *Bulletin der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie*. 2009. V. 14. P. 40–48.
15. 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.
16. 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.
17. 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.
18. 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.
19. Currey J.D. The evolution of the mechanical properties of amniote bone. *Journal of Biomechanics*. 1987. V.20. P.1035–1044. doi:10.1016./0021-9290(87)90021-2
20. Dobben W.N. Über der Kiefermechanismus der Knochenfische. *Archiv neerland. Zoolog*. 1935. V. 50. P. 1–72.
21. Yabe M. *Comparative osteology and miology of the superfamily Cottoidea (Pisces: Scorpaeniformes), and its phylogenetic classification*. Reprinted from Memoirs of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University. 1985. V. 32. P. 130.
22. 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.
23. 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.
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.
25. Толмачева Ю.П., Петухов С.Ю. Коррелятивная изменчивость морфогеометрических параметров челюстных костей байкальских Cottoidei. *Естественные и математические науки в современном мире*. 2012. Т.1. №1. С. 98–103.

Using the finite-element method for visualization of the stress-strain state of fish

Y.P. Tolmacheva^{1,A,B}, A.V. Chmatkova^{2,B}, S.A. Zaides^{3,B}

^A Limnological Institute of Siberian Branch of the RAS, Russia, Irkutsk

^B Irkutsk National Research Technical University, Russia, Irkutsk

¹ ORCID: 0000-0002-4842-8669, tjul78@mail.ru

² ORCID: 0000-0002-9854-3476, annashmatkova@yandex.ru

³ ORCID: 0000-0002-6555-9321, zsa@istu.edu

Abstract

The development of virtual methods of reconstruction and functional modeling of anatomical structures has opened new opportunities for evolutionary and ontogenetic studies on the relationship of form and function. One of the main is the analysis of the mechanical properties of bone tissue, in particular, its stress-strain state and variability of shape under the influence of external forces. To study the issues of adaptive transformation of the jaw apparatus of fish, in this paper we have proposed one of the modern mathematical methods for calculating the stress-strain state of the object using the finite element method. Based on the data of the computer tomograph Gendex GXCB-500 with the help of engineering design system Femap V 10, a 3D finite element model of the maxillary bone of the visceral skeleton of bony fish with a retractable type of oral apparatus was developed and analyzed. It is established that the maximum tension in the functioning of the jaw apparatus falls on the ascending processes of the premaxillary bone, which in turn is the cause of the reduction of the mouth extension in the plankto- and ichthyophages. With the elongation of the jaws of the plankto- and ichthyophages, the pressure on the ascending processes increases significantly, which causes their gradual reduction. Thus, the variability of bone shape, first of all, occurs in places of greatest stress, arising during the functioning of the jaw apparatus.

Keywords: functional morphology, stress-strain state, finite element model, visceral skeleton, jaw apparatus, praemaxillare, fish.

References

1. Wolff J. *Das Gesetz der Transformation der Knochen*. Berlin: Hirshwald. 1892. 235p.
2. Gregory W.K. Fish skulls. A study of the evolution of natural mechanism. *Trans. Amer. Phil. Soc.* 1933. V. 23. P. 75–481.
3. Gosline W.A. Comments on the classification of the percoid fishes. *Pacif. Sci.* 1966. V. 4. P. 409–418.
4. O'Kamura O. Studies of the Macrouroid fishes of Japan. Morphology, ecology and phylogeny. *Rept. U. S. Mar. Biol. Stat.* 1970. 32 p.
5. Voskoboinikova, O.S., Evolutionary Changes in Visceral Skeleton and Phylogenetic of Nototheniid Fishes, in *Morfologiya i raspredelenie ryb Yuzhnogo okeana* (Morphology and Distribution of Fishes of the Southern Ocean), *Tr. Zoot. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 1986, vol. 153, pp. 46–66.
6. Camp A.L., Brainerd E.L. Reevaluating musculoskeletal linkages in suction-feeding fishes with X-ray reconstruction of moving morphology (XROMM). *Integr. Comp. Biol.* 2015. V. 55. P. 36–47. doi: [10.1093/icb/icv034](https://doi.org/10.1093/icb/icv034).
7. Cowin S.C. Wolff's law of trabecular architecture at remodeling equilibrium. *J. Biomech. Engng.* 1986. V. 108. P. 83–88.

8. Curtis N.K., Kupczik M.J., Fagan D. Finite element modelling of the cat skull. *Journal of Morphology*. 2007. V. 268. P. 1053.
9. Gunz .P., Mitteroecker P., Neubae S. Principles for the virtual reconstruction of hominin crania. *J. Human. Evol.* 2009. V. 57. P. 48–62. doi: 10.1016/j.jhevol.2009.04.004.
10. Dumont E.R., Grosse I.R., Slater G.J. Requirements for comparing the performance of finite element models of biological structures. *J Theor Biol.* 2009. V. 256. P. 96–103. doi: 10.1016/j.jtbi.2008.08.017.
11. Fagan M.J., Julian S., Siddall D.J., 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.
12. 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.
13. 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.
14. Kupczik K. Finite element analysis of craniofacial morphology in primates. *Bulletin der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie*. 2009. V. 14. P. 40–48.
15. 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.
16. 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.
17. 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.
18. Tolmacheva Yu. P., Dolid E. A., Pachkov V. P., Pykhalov A. A. 3D modeling and animation of visceral skeleton fish: testing four-bar mechanisms. *Matematical biology and bioinformatics*. 2013. T. 8. № 2. C. 513–519. doi: 10.17537/2013.8.513.
19. Currey J.D. The evolution of the mechanical properties of amniote bone. *Journal of Biomechanics*. 1987. V.20. P.1035-1044. doi:10.1016./0021-9290(87)90021-2
20. Dobben W.N. Über der Kiefermechanismus der Knochenfische. *Archiv neerland. Zoolog.* 1935. V. 50. P. 1–72.
21. Yabe M. *Comparative osteology and miology of the superfamily Cottoidea (Pisces: Scorpaeniformes), and its philogenetic classification*. Reprinted from Memoirs of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University. 1985. V. 32. P. 130.
22. 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.
23. 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.
24. Tolmacheva Yu.P., The structure of the oral and pharyngeal apparatus of three species of Baikal Cottoidei in connection with their nutrition. *Journal of Ichthyology*. 2010. T.50. №1. C. 69-76. doi: 10.1134/S003294521001008X.
25. Tolmacheva Yu.P., Petukhov S.Yu. Correlative variability of morphogeometric parameters of jaw bones of Baikalian Cottoidei. *Natural and mathematical sciences in the modern world*. 2012. T.1. №1. C. 98-103.