

**Некоторые данные по репродуктивной биологии
двустворчатых моллюсков (Margaritiferidae, Unionidae)
и их взаимоотношениях с горчачами (Cyprinidae)
в водоемах Забайкалья**

О.К. Клишко

*Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН,
Чита 672000, Россия
e-mail: amelik2@mail.ru*

Данные по репродуктивной биологии жемчужниц (*Dahurinaia*), перловиц (*Unio*), беззубок (*Amuranodonta*) и их взаимоотношениям с горчачами (*Rhodeus*) получены на основе наблюдений в природных водоемах Забайкалья и в эксперименте. Показано, что при вынашивании чужого потомства в своем теле и моллюски, и горчачи несут определенные издержки. Выявлено, что в роли хозяев и те, и другие, способны снижать затраты по вынашиванию чужого потомства. Репродуктивные отношения исследованных видов моллюсков с горчачами представляют одну из форм квартиранства – гнездовой паразитизм.

Ключевые слова: жемчужницы (*Dahurinaia*), перловицы (*Unio*), беззубки (*Amuranodonta*), горчачи (*Rhodeus*), репродуктивная биология, гнездовой паразитизм.

**Some data on reproductive biology
of the freshwater mussels (Margaritiferidae, Unionidae)
and their relationships with bitterlings (Cyprinidae)
in Transbaikalye**

O.K. Klishko

*Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology, Siberian Branch,
Russian Academy of Sciences, Chita 672000, Russia
e-mail: amelik2@mail.ru*

The data on reproductive biology of the freshwater mussels (*Dahurinaia*, *Unio*, *Amuranodonta*) and their relationships with bitterlings (*Rhodeus*) in natural conditions of Transbaikalye reservoirs and experiments were obtained. Both mussels and bitterlings bear certain costs when they host young and both mollusks and fish as the hosts are capable to decrease costs when hatching young. Reproductive relationships of studied mussels with bitterling show a type of lodging – cluster parasitism.

Kew words: freshwater mussels (*Dahurinaia*, *Unio*, *Amuranodonta*), bitterlings (*Rhodeus*), reproductive biology, cluster parasitism.

В Забайкальском крае остро стоит проблема сохранения видового разнообразия двустворчатых моллюсков из семейств Margaritiferidae и Unionidae в связи с антропогенным загрязнением водоемов и истреблением ондатрой.

В список редких и исчезающих видов Красной книги Забайкальского края включено 24 вида моллюсков из 11 родов (Постановление Правительства Забайкальского края № 51 от 16.02.2010 г. «Об утверждении перечня объектов животного мира, занесенных в Красную книгу Забайкальского края»). Для принятия мер по сохранению этих видов необходимы сведения по их репродуктивной биологии. Такие данные для двустворчатых моллюсков Забайкалья весьма ограничены [Клишко, 2008]. Известны рыбы-хозяева, на которых паразитируют личинки (глохидии) жемчужниц в Забайкалье, где из лососевых рыб обитают только таймень и ленок.

Известно, что глохидии двустворчатых моллюсков (Margaritiferidae, Unionidae) для превращения в ювенильных моллюсков проходят стадию паразитирования на рыбах-хозяевах, после чего покидают его и переходят к свободному образу жизни [Жадин, 1952]. По образному выражению В.В. Зюганова [2005], биологический смысл паразитирования личинок двустворчатых моллюсков на рыбах заключается в том, что для завершения метаморфоза им необходима «суррогатная мать», обеспечивающая питание, рост, защиту и расселение. При этом успешное прикрепление, инкапсуляция и развитие глохидиев в тканях рыб возможно лишь с подходящим хозяином. У неподходящих рыб-хозяев обычно капсулы не образуются, либо, если капсула и начинает формироваться, то через 1–5 сут после инвазии наблюдается хорошо выраженная гиперплазия тканей хозяина, окружающего глохидий, и происходит отторжение личинок [Ziuganov et al., 1994].

Репродуктивные отношения моллюсков (Margaritiferidae, Unionidae) и рыб (Salmonidae, Cyprinidae), сложившиеся в результате совместной эволюции, привлекали внимание многих исследователей [Жульков, Никифоров, 1988; Зюганов и др., 1993; Богутская и др., 2009; Саенко, Хлопова, 2009; Myers, Millemann, 1977; Smith, Hartel, 1999; Smith et al., 2000, 2001, 2004; Kobayashi, Kondo, 2005; Liu et al., 2006; Reichard et al., 2007]. Большой интерес вызвали исследования, постулирующие симбиотические взаимоотношения европейской жемчужницы *Margaritifera margaritifera* L., 1758 и атлантического лосося рода *Salmo salar* L., 1758 [Зюганов, 2005]. Однако в результате критического анализа этой работы убедительно показано, что заражение глохидиями не влияет на жизненный цикл лосося, а их отношения классифицируются как паразитизм [Махров, Болотов, 2010]. О паразитической природе взаимоотношений глохидиев жемчужниц и лососевых рыб также свидетельствует выживаемость личинок только на особях определенных видов, значительная их гибель даже на «подходящем» хозяине в результате выработки организмом рыб специфических антител и появление у рыбы-хозяина иммунитета [Bauer, 1997]. Исследования по прикреплению и выживанию глохидиев азиатской жемчужницы *Margaritifera laevis* (Haas, 1910) на разных видах лососей *Salmo* и *Oncorhynchus* в Японии показали видоспецифичность рыб-хозяев [Kobayashi, Kondo, 2005], репродуктивные отношения которых также подпадают под определение паразит-хозяин [Taylor, Uyeno, 1965].

Карповые рыбы – горчаки (Acheilognathinae), проявляя заботу о своем потомстве, используют унионид в качестве места нереста и вынашивания своего потомства [Smith et al., 2004]. В процессе коэволюции горчаки приобрели уникальные морфологические, физиологические и поведенческие адаптации. Самка горчака с помощью длинного яйцевода откладывает икру в жабры моллюска через выводной сифон, а самец оплодотворяет ее, выделяя сперму вблизи вводного сифона моллюска. Эмбрионы горчака развиваются в полости жабр моллюска около 1 мес. и выходят из него как активно плавающие предличинки. Горчак выглядит паразитом, значительно снижая функции дыхания и роста моллюсков, а также повреждая их жабры

развивающимися эмбрионами [Стадниченко, Стадниченко, 1981; Smith et al., 2001, 2004; Mills, Reynolds, 2003]. В то же время горчак избегает роли хозяина глохидиев моллюсков [Smith et al., 2001; Liu et al., 2006] или изредка выполняет ее [Mills, Reynolds, 2003; Smith et al., 2004; Reichard et al., 2006], т.е. минимизирует или сводит к нулю свой вклад в репродуктивный успех хозяина [Богутская и др., 2009].

Целью данного исследования было получение фактических данных по репродуктивной биологии редких, исчезающих и малочисленных видов моллюсков родов *Dahurinaia*, *Unio*, *Amuranodonta* из водоемов Забайкалья, выявление роли горчака рода *Rhodeus* в качестве хозяина унионид и характера их репродуктивных взаимоотношений.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили двустворчатые моллюски (Margaritiferidae, Unionidae) и горчаки (*Rhodeus*), собранные в 2004–2005 и 2010–2011 гг. в водоемах верховья бассейна р. Амур на территории Забайкалья. Жемчужницы (*Dahurinaia*) собраны в реках Ингода, Онон и оз. Арей, перловицы (*Unio*) – в оз. Кенон, беззубки (*Amuranodonta*) – в оз. Арей. В тех же водоемах были отловлены горчаки рода *Rhodeus*. Сбор моллюсков на глубине до 1 м осуществлялся визуально вручную, на глубине более 1 м – с лодки с помощью драги, а также при участии аквалангистов. Отлов горчаков выполнялся мальковым неводом, а в период их нереста с помощью специальной каркасной ловушки затянутой сеткой (ячей 10 мм), длиной 1.5 м с квадрат-

ным входным отверстием (0.5x0.5 м) и помещенными в нее моллюсками (для привлечения горчаков). Всего для исследования было собрано более 250 экз. моллюсков и 150 экз. горчаков. Собранных в водоемах моллюсков и горчаков перевозили в лабораторию, где часть из них помешали в аквариумы для экспериментальных исследований, остальных фиксировали 70% этанолом, измеряли, фотографировали и идентифицировали. Моллюсков вскрывали и проверяли на присутствие эмбрионов горчака, ткани рыб осматривали и подсчитывали прикрепившиеся глохидии моллюсков.

Исследования перловиц и горчаков в оз. Кенон (водоем-охладитель Читинской ТЭС) проводились с апреля до конца июня 2004 г. в фоновой и термаль-

ной зоне с различным температурным режимом. Замер температуры воды и ее химический анализ постоянно проводится в гидрохимической лаборатории ТЭС; эти данные были использованы в наших исследованиях. Сбор моллюсков проводился в местах их массового скопления в водоподводящем канале и зоне сброса подогретых вод ТЭС. Перловиц собирали раз в неделю, в период с апреля по июль для сравнения сроков появления и созревания глосидиев в их жабрах. В тех же точках велись наблюдения за нерестом горчаков, а затем сбор моллюсков для выявления количества эмбрионов горчака в их жабрах. Прикрепление глосидиев перловиц на горчаках и их влияние на состояние инфицированных рыб наблюдалось в мае 2005 г. в условиях водоема и в эксперименте.

В оз. Арей исследования моллюсков и горчаков проводились в июне 2004 и в июле 2010 гг., а также в июле–августе 2011 г. в экспериментальных условиях. В 2010 и 2011 гг. были проведены гидрохимические и фаунистические исследования по оценке качества вод, состояния популяций редких и малочисленных видов моллюсков, а также уровня рекреационной нагрузки на этот уникальный водоем-рефугиум плейстоценового времени.¹

Для экспериментальных исследований (в условиях, близких к природным) использовали 200 л емкость, на дно которой помещали песчаный грунт из озера слоем 6–7 см, водную растительность и заполняли озерной водой. Дно емкости было перегородено планками высотой 10 см на 4 отсека, в которые помещали собранных в озере 12 беззубок (по 3 в каждом отсеке) и 4 пары половозрелых горчаков. Горчаков кормили кормом для аквариумных рыб, нитчатыми водорослями, личинками и имаго комаров. Среднесуточная температура воды составляла 24°C, с колебанием от 16°C (утром) до 28°C (вечером). Через 3 нед. после начала нереста горчаков моллюсков (по 2 экз. из каждого отсека) фиксировали, измеряли, определяли, затем вскрывали и считали число эмбрионов горчака в их жабрах. Предличинки горчака измеряли и по морфологическим характеристикам, определяли периоды и этапы развития, используя определитель [Коблицкая, 1981].

Кроме того, с июня по август 2011 г. и с октября 2011 г. по январь 2012 г. в экспериментах проводились наблюдения за выбором и предпочтением горчаков из оз. Арей и р. Чита видов моллюсков для своего нереста, его процессом и результатом развития эмбрионов горчака в жабрах моллюсков.

Результаты

В числе исследованных видов моллюсков были: жемчужницы *Dahurinaia dahurica* (Middendorff, 1850) и *D. transbaicalica* Klishko, 2008, перловицы *Unio*

pictorum Linnaeus, 1758 и *U. tumidus* (Philipsson in Retzius, 1788), беззубки *Amuranodonta sitaensis* (Bogatov et Starobogatov, 1996), *A. kijaensis* Moskvicheva,

¹ Решается вопрос объявления озера и территории вокруг него «природным парком» со статусом ООПТ. Два вида жемчужниц рода *Dahurinaia* и шесть видов беззубок рода *Amuranodonta* внесены в список Красной книги Забайкальского края.

1973, *A. pulchra* Bogatov et Starobogatov, 1996 и *A. parva* Moskvicheva, 1973. Горчаки, собранные нами в реках и озерах совместно с моллюсками, определены ихтиологами ИПРЭК СО РАН как обыкновенный амурский горчак *Rhodeus sericeus* (Pallas, 1776). Его обитание в водоемах Забайкалья отмечалось и в литературных источниках [Богутская, Насека, 1998; Атлас пресноводных рыб..., 2002; Богутская и др., 2009; Naseka, Bogutskaya, 2004]. По мнению ихтиологов, обитающие в реках и бессточных водоемах-рефугиумах Забайкалья горчаки, морфологически неоднородны (рис. 1) и для их идентификации необходим молекулярно-генетический анализ. Отловленные в период нереста самцы горчаков из рек Чита, Ингода, Онон (рис. 1А, С–F, I), отличались окраской тела и плавников, из озер Арей и Кенон – еще и формой тела (рис. 1G, I). Было выявлено, что в водоемах Забайкалья горчаки нерестятся в жабры жемчужниц *D. dahurica* и *D. transbaicalica* озерной и речных популяций, перловиц *Unio* в одном из водоемов-рефугиумов (оз. Кенон) и беззубок *Amuranodonta* в другом (оз. Арей).

Жемчужницы. У жемчужниц, исследованных в мае–июле, свободное межламеллярное пространство жабр разделяется лишь редко расположенными эластичными соединительными связками (рис. 2А). В этот период во внутренних полужабрах жемчужниц из рек Ингода и Онон были отмечены эмбрионы горчака (рис. 2В). В оз. Арей в жабрах жемчужниц в конце июня развитие эмбрионов горчака достигало периода предличинки (рис. 2С). Начало жаберной беременности у жемчужниц из р. Ингода было зафиксировано в конце августа, когда оплодотворен-

ные яйца начинают перемещаться в жабры. В середине сентября они почти полностью заполняют межламеллярное пространство наружных и внутренних полужабр (рис. 2D). В это время жабры становятся желтовато-белыми, в результате просвечивания через стенки глохидиальной массы. Выброс в воду зрелых глохидиев происходит в конце сентября и октябре при понижении температуры воды до 8–10°C.

По наблюдениям аквалангистов в конце мая, в одном из мест плотного поселения жемчужниц в р. Ингода, горчаки активно использовали их для своего нереста. Было зафиксировано, что в одну жемчужницу по очереди нерестились несколько горчаков. Самки с помощью длинного яйцеклада откладывали икру через выводной сифон жемчужницы. Самцы, стремительно плавая рядом с моллюском, задерживались у ее вводного сифона и выделяли сперму. Во внутренних полужабрах жемчужниц, собранных в этом месте, насчитывали от 5 до 26 эмбрионов горчака (табл. 1). У жемчужниц, собранных в р. Онон в конце июля, количество эмбрионов горчака варьировало от 7 до 48. Размеры эмбрионов в жабрах жемчужниц варьировали от 2.4 до 4.3 мм. При сравнении полученных данных отмечено, что больше эмбрионов горчака было у *D. transbaicalica*, по сравнению с *D. dahurica*, а также у более крупных жемчужниц каждого вида. У отловленных в конце июня жемчужниц *D. transbaicalica* из оз. Арей, были отмечены предличинки горчака. После транспортировки из озера и помещенных в разные аквариумы, из одной из них вышли 12 предличинок горчака длиной 8.7 мм, в жабрах второй после фиксации была обнаружена предличинка длиной 6.7 мм.

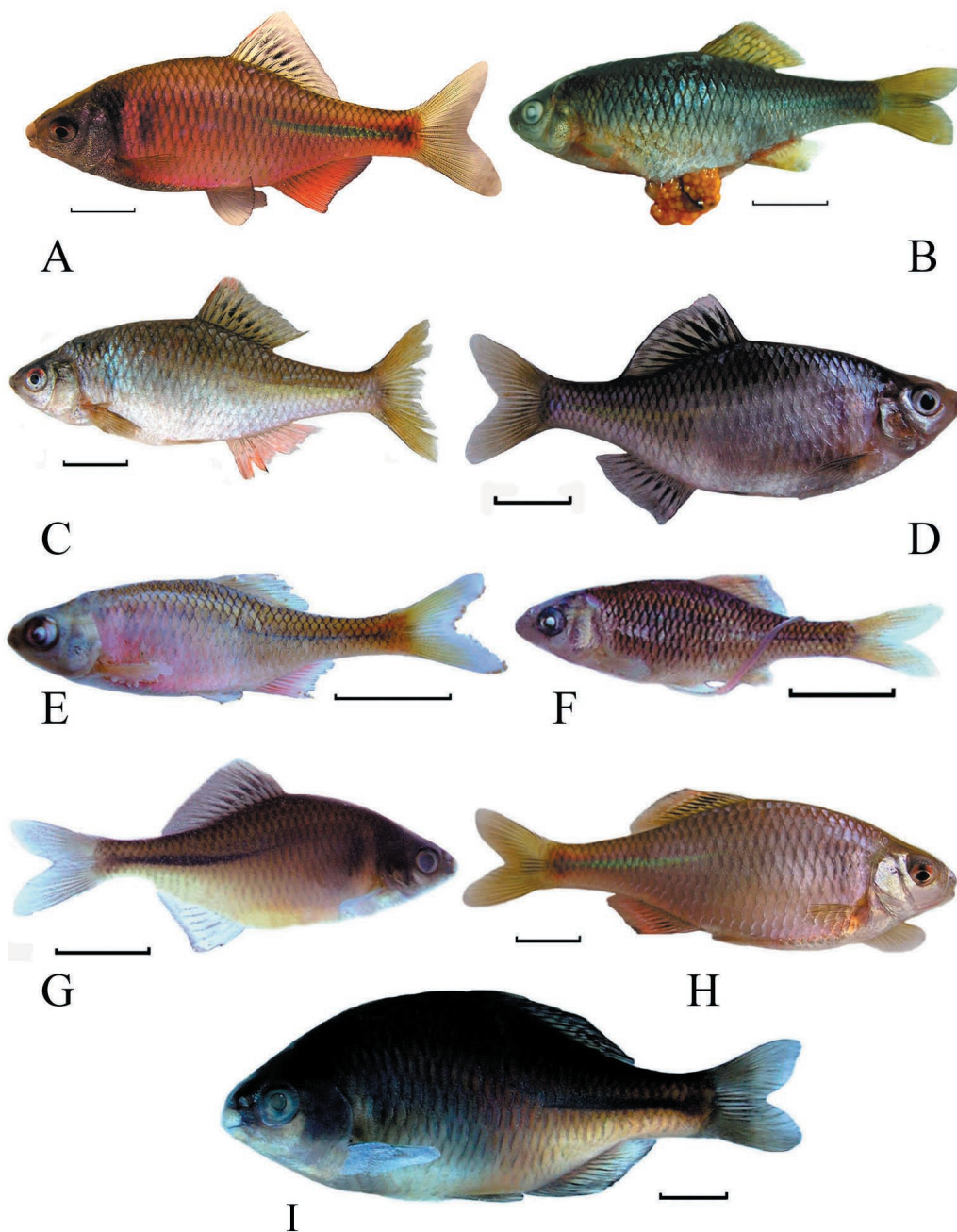


Рис. 1. Горчаки *Rhodeus cericeus* из рек и озер-рефугиумов Забайкалья: **A, B** – из р. Чита, **C, D** – из р. Онон, **E, F** – из оз. Арей, **G, H** – из р. Ингода, **I** – из оз. Кенон. Масштаб 10 мм.

Fig. 1. The bitterlings *Rhodeus cericeus* from rivers and refuge lakes of Transbaikalye: **A, B** – from the Chita River, **C, D** – from the Onon River, **E, F** – from Lake Arey, **G, H** – from the Ingoda River, **I** – from Lake Kenon. Scale bar 10 mm.

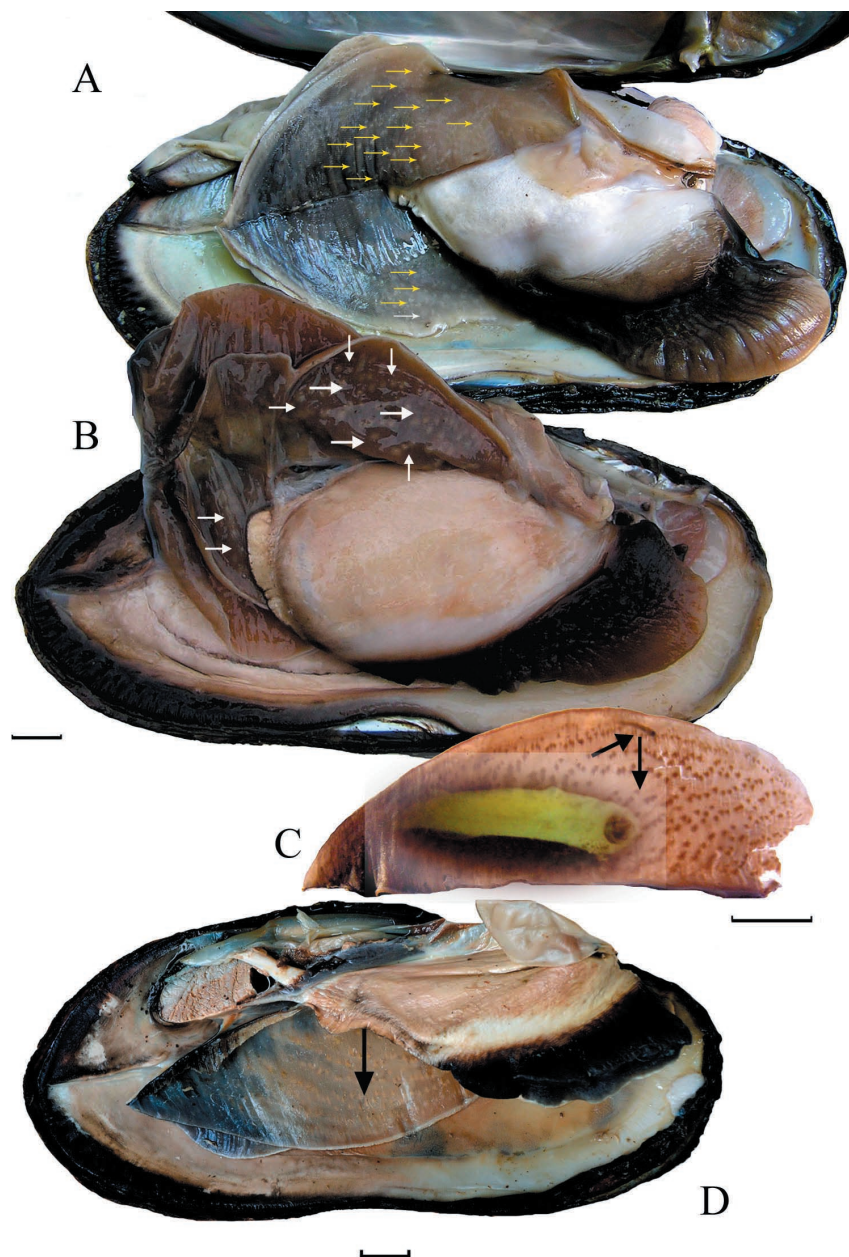


Рис. 2. Жемчужницы *Dahurinaia transbaicalica* из рек Онон и Ингода: **A** – жабры с редко расположенными межламеллярными связками (→), **B** – эмбрионы горчача во внутренних полужабрах (→), **C** – предличинка горчача в одной из внутренних полужабр (→) и увеличено (↓), **D** – выход глохидиальной массы в жабры (↓). Масштаб 10 мм.

Fig. 2. Pearl mussel *Dahurinaia transbaicalica* from Onon and Ingoda rivers: **A** – gills with infrequent interlamellar junctions (→), **B** – bitterling embryo in the inner demibranchs (→), **C** – bitterling pre-larva in one of the inner demibranch (→) and magnification (↓), **D** – release of glochidia mass into the gills (→). Scale bar 10 mm.

Таблица 1

Количество эмбрионов горчака (N) в жабрах жемчужниц *Dahurinaia*

Table 1

Number of the bitterling embryo (N) in gills of the pearl mussels *Dahurinaia*

Водоем (дата сбора)	Вид	Длина раковины, мм	N, экз./особь моллюска	Количество исследованных моллюсков, экз.
Р. Ингода (23.05.2010)	<i>D. dahurica</i>	95–152	5–9	6
	<i>D. transbaicalica</i>	175–192	14–26	4
Р. Онон (20-24. 07.2010)	<i>D. dahurica</i>	145–172	7–13	7
	<i>D. transbaicalica</i>	162–202	15–48	5
Оз. Арейское (29.06.2004)	<i>D. transbaicalica</i>	159, 180	1, 12	2

Перловицы. Обитающие в оз. Кенон (водоем-охладитель ТЭС) перловицы *U. pictorum* и *U. tumidus* в настоящее время находятся на грани вымирания в результате техногенного загрязнения озера и истребления ондатрой. Ранее обитавшие в озере беззубки *Anemina*, с появлением ондатры были истреблены ею в первую очередь, очевидно, из-за тонкостенной раковины. Популяция горчака, по-видимому, также находится в критическом состоянии в результате катастрофического снижения численности унионид; в 2011 г. ихтиологами горчак в озере не отмечен. Данные по репродуктивной биологии перловиц и взаимоотношениям с горчаком приводятся за период исследования в 2004 и 2005 гг.

В фоновой и термальной зоне озера температурный режим значительно различается. В термальной зоне озера, где температура воды даже зимой не опускается ниже 12–16°C, зрелые гло-

хидии в жабрах моллюсков отмечались с конца апреля при температуре воды 19–20°C (рис. 3А). В фоновой зоне они отмечались со второй декады мая при температуре воды 17–19°C. Выброс моллюсками зрелых глохидиев в воду и нерест горчаков, очевидно, совпадают во времени. В конце апреля и мае в обеих точках наблюдения озера у перловиц во внутренних полужабрах отмечались эмбрионы горчака (рис. 3В). У отловленных 20 мая горчаков (из обеих зон озера по 5 экз.) были обнаружены прикрепленные глохидии перловиц. Количество глохидиев на плавниках варьировало от 2 до 5, в жабрах – от 7 до 13, в среднем 11 на одной рыбе. Размер глохидиев по высоте створки составлял 195–220 мкм, по длине – 226–229 мкм. В период нереста горчака в июле, на их плавниках были отмечены глохидии перловиц. Отловленных горчаков с глохидиями перловиц, осматривали через 3–5 дней и на рыбах их не обнаружи-

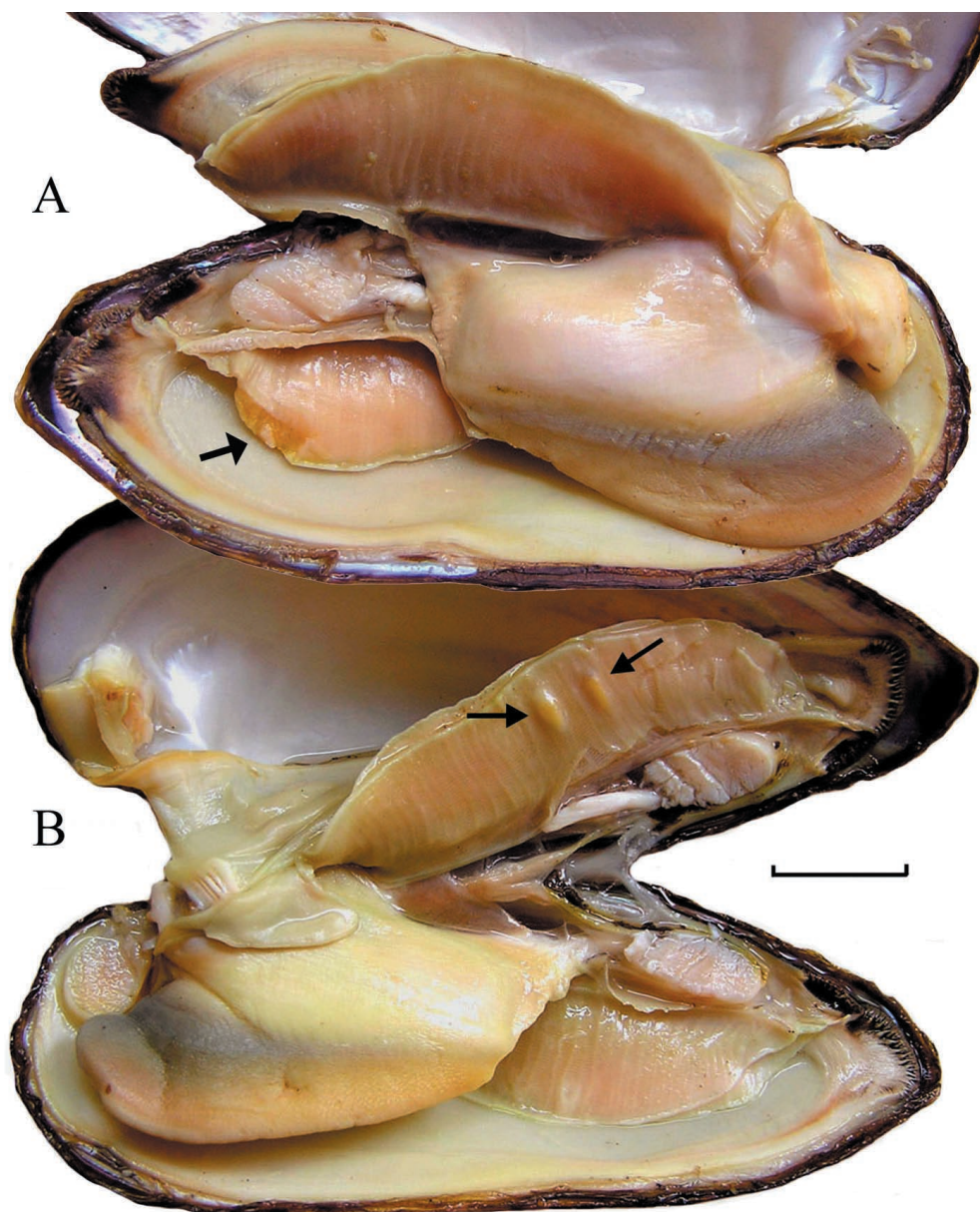


Рис. 3. Перловицы *Unio pictorum* из оз. Кенон: **А** – зрелые глохидии в наружной полужабре (→), часть внутренней полужабры удалена; **В** – эмбрионы горчака во внутренней полужабре (→). Масштаб 10 мм.

Fig. 3. *Unio pictorum* from Lake Kenon: **A** – mature glochidia in the external demibranch (→), part of inner demibranch is cut; **B** – bitterling embryo in the inner demibranch (→). Scale bar 10 mm.

вали. В то же время при наблюдении процесса нереста горчаков в термальной зоне озера было замечено, что перловицы выбрасывали икру, откладывая ее самкой в их жабры, хотя самец активно охранял моллюска от нереста

других горчаков. В это время температура воды была 30–35°C, а содержание растворенного кислорода – 4.6 мг/л. За весь период исследования содержание кислорода в воде сбросного канала была не ниже 6.5 мг/л. В фоновой зоне его содержание в воде варьировало в пределах 7.3–8.6 мг/л, а температура воды – 24–27°C. Из пяти моллюсков, собранных через 2 нед. с места наблюдения в сбросном канале, ни в одном не было обнаружено эмбрионов горчака. В то же время из пяти отобранных моллюсков в фоновой зоне эмбрионы горчака были обнаружены в четырех, их количество в одном моллюске не превышало 1–3.

У всех исследованных с апреля до первой декады июня перловиц (89 экз.),

эмбрионы горчака находились во внутренних полужабрах. Их количество у *U. pictorum* варьировало от 1 до 19, у *U. tumidus* – от 2 до 47, в среднем 13 и 25 эмбрионов, соответственно (табл. 2). Длина предличинок горчака в жабрах перловиц составляла 6.5–7.2 мм, располагались они головой к брюшному краю жабр моллюска (рис. 4А). Отмечено, что растущие эмбрионы горчака деформируют и повреждают септы внутренних полужабр перловиц, где они развиваются. Длина предличинок горчака при выходе из жабр моллюска достигала 10.4–10.9 мм и они значительно повреждали стенки жабр (рис. 4В). В третьей декаде июня у перловиц из обеих зон озера (18 экз.) эмбрионов горчака не отмечено.

Таблица 2

Количество эмбрионов горчака (N) в жабрах перловиц *Unio* из оз. Кенон в 2004 г.

Table 2

Number of the bitterling embryo (N) in gills of the pearl mussels *Unio* from Lake Kenon in 2004

Дата	Вид	Длина раковины, мм	N, экз./особь моллюска		Число исследованных моллюсков
			Диапазон	Среднее	
27.04.2004	<i>Unio pictorum</i>	43–69	1–16	14	11
	<i>Unio tumidus</i>	69–105	6–28	16	13
11–18.05.2004	<i>Unio pictorum</i>	54–84	12–18	13	8
	<i>Unio tumidus</i>	76–112	9–24	17	6
01–04.06.2004	<i>Unio pictorum</i>	71–89	4–19	12	15
	<i>Unio</i> sp.	104–117	12–47	23	14
	<i>Unio tumidus</i>	88–102	6–22	13	12
8.06.2004	<i>Unio tumidus</i>	72–97	2–16	8	9
21.06.2004	<i>U. pictorum</i> , <i>U. tumidus</i> , <i>Unio</i> sp.	42–120	0		18

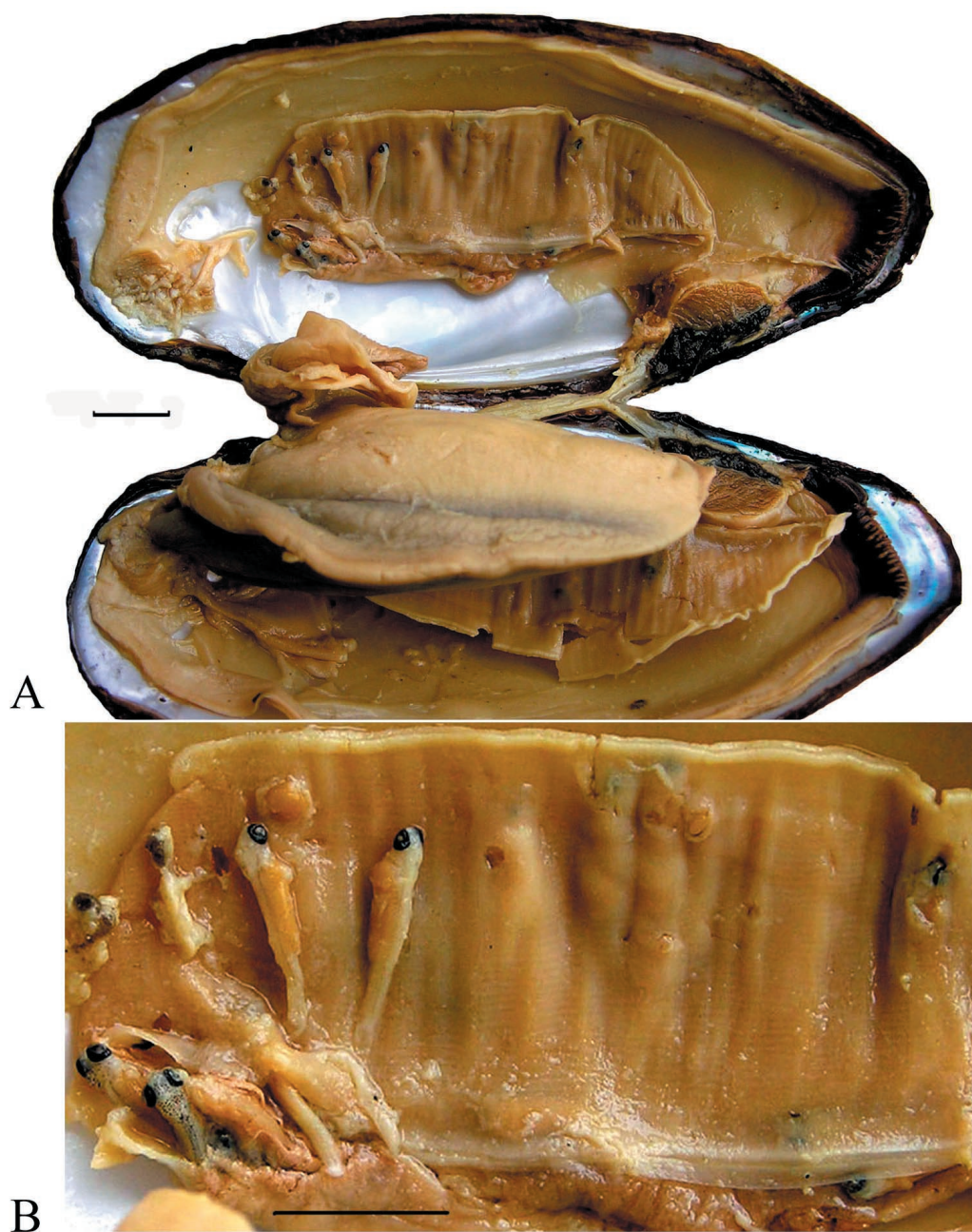


Рис. 4. Перловицы *Unio tumidus* из оз. Кенон: **А** – расположение предличинок горчака во внутренних полужабрах, **В** – деформация септ, перфорация и повреждения стенок жабр предличинками горчака. Масштаб 10 мм.

Fig. 4. *Unio tumidus* from the Lake Kenon: **A** – position of bitterling prelarvae in the inner demibranch, **B** – deformation of septum, perforation and damage of gill walls by bitterling pre-larvae. Scale bar 10 mm.

Беззубки. По результатам комплексного исследования оз. Арей в 2010–2011 гг. качество вод соответствовало высокому, содержание кислорода в пределах 8.6–9.7 мг/л. Состояние популяций жемчужниц *Dahurinaia* и беззубок *Amuranodonta*, обитающих в этом озере, оценено как благополучное.

По данным исследования 2004 г., в начале июня у беззубок *Amuranodonta* (10 экз.) в наружных полужабрах самок были отмечены зрелые глохидии (рис. 5А). В середине июня во внутренних полужабрах всех собранных беззубок (67 экз.) были отмечены эмбрионы горчака раннего этапа развития (рис. 5В–Д). При отборе материала через 2 нед. (29 июня) в жабрах 41 исследованных беззубок находились предличинки горчака длиной 6.1–7.5 мм. Как правило, они находились только в одной из внутренних полужабр беззубок, располагаясь головой к их брюшному краю (рис. 6А). У одной из без-

зубок предличинки горчака (готовые к выходу из моллюска) были расположены между наружной и внутренней полужабрами (рис. 6В). Количество эмбрионов горчака в жабрах исследованных беззубок варьировало от 1 до 16, в среднем 3–12 (табл. 3). У более крупных беззубок их количество было больше, а наибольшим числом вынашиваемого потомства горчака отличались *A. kijaensis* (16) и *A. sitaensis* (9). У *A. parva* и *A. pulchra* количество эмбрионов горчака не превышало 6. Длина предличинок горчака перед выходом из жабр моллюсков достигала 6.9–8.0 мм. Отмечено, что стенки жабр были поврежденными в месте расположения выросших предличинок горчака.

Экспериментальные исследования репродуктивных отношений беззубок и горчаков, отловленных из оз. Арей, проводились в условиях, близких к природным в озере. Наблюдения за нерестом горчака и результатами развития его

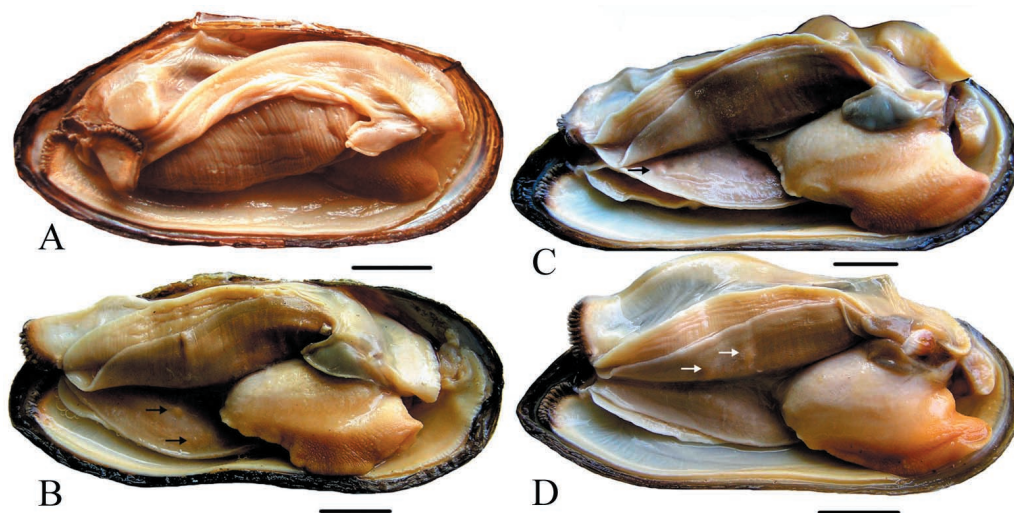


Рис. 5. Беззубки *Amuranodonta* из оз. Арей: А – зрелые глохидии в наружных полужабрах, В–Д – эмбрионы горчака ранних этапов развития во внутренних полужабрах. Масштаб 10 мм.

Fig. 5. Anodontine bivalve *Amuranodonta* from Lake Aray: А – mature glochidia in external demibranch, В–Д – bitterling embryo in the external demibranch. Scale bar 10 mm.

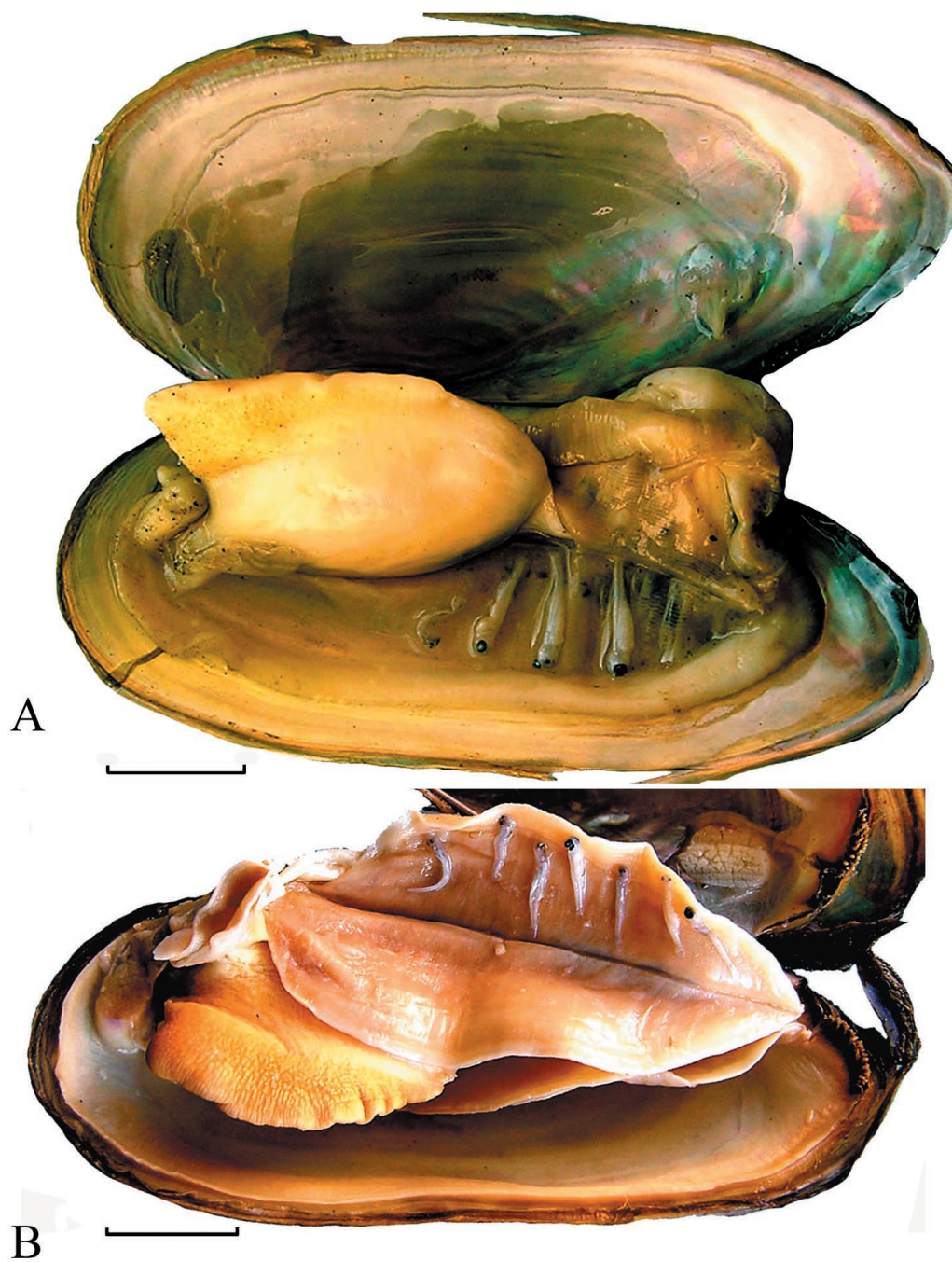


Рис. 6. Расположение предличинок горчака в беззубках: **А** – в одной из внутренних полужабр *A. sitaensis*, **В** – между внутренней и наружной полужабрами *A. kijaensis*. Масштаб 10 мм.

Fig. 6. Position of the bitterling prelarvae in anodontine bivalves: **A** – in one of the inner demibranch of *A. sitaensis*, **B** – between inner and external demibranch of *A. kijaensis*. Scale bar 10 mm.

Таблица 3

Количество эмбрионов горчака (N) в жабрах беззубок *Amuranodonta* из оз. Арей

Table 3

Number of the bitterling embryo (N) in gills of the anodontine bivalves *Amuranodonta* from Lake Arey

Дата	Вид	Длина раковины, мм	N , экз./особь		Число исследованных моллюсков
			Диапазон	Среднее	
В природных условиях					
12.06.2004	<i>A. sitaensis</i>	49–67	2–9	6	25
	<i>A. kijaensis</i>	61–92	1–16	8	22
	<i>A. pulchra</i>	68–75	1–5	3	9
	<i>A. parva</i>	64–77	2–6	4	11
29.06.2004	<i>A. sitaensis</i>	52–69	1–5	3	18
	<i>A. kijaensis</i>	59–88	2–9	5	23
В эксперименте					
22.07.2011	<i>A. sitaensis</i>	51–65	8–11	9	5
	<i>A. kijaensis</i>	69–89	9–13	11	3
29.08.2011	<i>A. sitaensis</i>	45–64	Σ27	7	4

потомства в жабрах беззубок проводились с 1 июля по 30 августа 2011 г. Образования пар горчаков, которые бы нерестились в перегороденных отсеках емкости не отмечено. Однако в каждом отсеке с моллюсками нерестящийся самец активно охранял их от попыток нереста других горчаков. Самка откладывала икру в выводной сифон моллюска и уплывала, а самец оплодотворял икру, выделяя сперму рядом с вводным сифоном этого моллюска. В каждом отсеке с тремя моллюсками это повторялось несколько раз. Было отмечено, что моллюски, в которых икра уже была отложена, при повторной попытке нереста в них горчаков выбрасывали икринки через выводной сифон. Икринки тут же поедали нерестящиеся

рыбы. Активность самок длилась 3 дня, после чего их яйцеклад сокращался до небольшого отростка и интерес к моллюскам исчезал. У самцов сохранялся брачный наряд и высокая активность защиты моллюсков еще в течение более 20 дней. У моллюсков из разных отсеков емкости, вскрытых через 20 дней после нереста горчаков (по 2 экз. из каждого отсека), были отмечены предличинки горчака длиной 6.5–7.2 мм. Располагались они только в одной из внутренних полужабр беззубок. У видов моллюсков, используемых в эксперименте, число вынашиваемых эмбрионов горчака слабо различалось. Их количество у пяти беззубок *A. sitaensis* варьировало от 8 до 11, у трех *A. kijaensis* – от 9 до 13 (табл. 3). Из оставленных 4 моллю-

сков (по одной в отсеке) личинки горчака выходили в ночное время в течение 3 сут. Их общее количество было 47. Развитие эмбрионов горчака в жабрах беззубок длилось около 24 сут.

Начало следующего порционного нереста горчаков было отмечено 3 августа, и проходил он аналогичным образом. 29 августа были обнаружены уже вышедшие из моллюсков личинки горчака (всего 27 экз.). При среднесуточной температуре воды в августе 21–22°C, развитие личинок горчака длилось около 26 сут.

Горчаки. По нашим данным, половозрелые горчаки *R. sericeus* в исследованных водоемах Забайкалья встречались в возрасте от 2+ (длина тела 4.5–4.8 см) до 5+ (длина тела до 8–10 см). В оз. Арей половозрелые самцы были отмечены в возрасте 1+ (длина тела 3.7–3.9 см), половозрелых самок в этом возрасте не отмечалось.

У эмбрионов горчака, извлеченных из жабр перловиц и беззубок, морфологические характеристики были сходными. В период эмбрионального развития в оболочке они имели округло-овальную форму, суженную к заднему краю с диаметром 2.3–2.6 мм и длиной до 4.3 мм. У предличинок I периода (этап А) длиной 4.7–5.2 мм большой желточный мешок грушевидной формы, по бокам с двумя выступами в передней части, плавниковая кайма почти недифференцирована (рис. 7А, 7В сверху). Тело слабо пигментировано, меланофоры звездчатые, на голове хорошо заметно выпячивание, глаза большие и сильно пигментированные, слуховые пузырьки крупные. У предличинок (этап В) желточный мешок небольшой, с двумя симметричными выступами в переднем

отделе, плавниковая кайма дифференцирована на спинную, хвостовую и брюшную части (рис. 7В снизу). У предличинок II периода (этап D₁) длиной 6.5–8.7 мм спинной и анальный плавники дифференцированные, высокие, с косо направленными вниз мезенхимными лучами, хвостовой плавник слабо выемчатый (рис. 7С, D). Голова небольшая, глаза с большим количеством пигмента, рот полунижний. Туловищных сегментов 20–22, хвостовых – 17–18.

Как выяснилось, эмбрионы горчака развивались в жабрах всех исследованных видов моллюсков. При этом сам горчак не избегает роли хозяина для глохидиев беззубок *Amuranodonta*. Их прикрепление на теле горчаков происходит в период нереста горчаков, при тесном контакте с моллюсками. Моллюски в то же время выбрасывают в воду свои глохидии. На горчаках в оз. Арей глохидии беззубок успешно прикреплялись и инкапсулировались. Они были отмечены на коже, глазах, ноздрах, жаберных крышках, плавниках и яйцекладе самок (рис. 8А–F). В жабрах исследованных 147 рыб глохидии не были обнаружены. Судя по расположению и количеству глохидиев на горчаках, более успешное их прикрепление было на плавниках, особенно на хвостовом (табл. 4). Общее число прикрепленных глохидиев на одной рыбе не превышало 49. У горчаков длиной 3.2–4.3 мм, погибших, скорее всего, в результате глохидиоза, тело и плавники были покрыты массой инкапсулированных глохидиев, до 200 и более. В конце июня погибшие рыбы в массе отмечались в прибойной зоне озера, против места с наибольшей плотностью поселения беззубок на глубине 0.8–1.5 м.

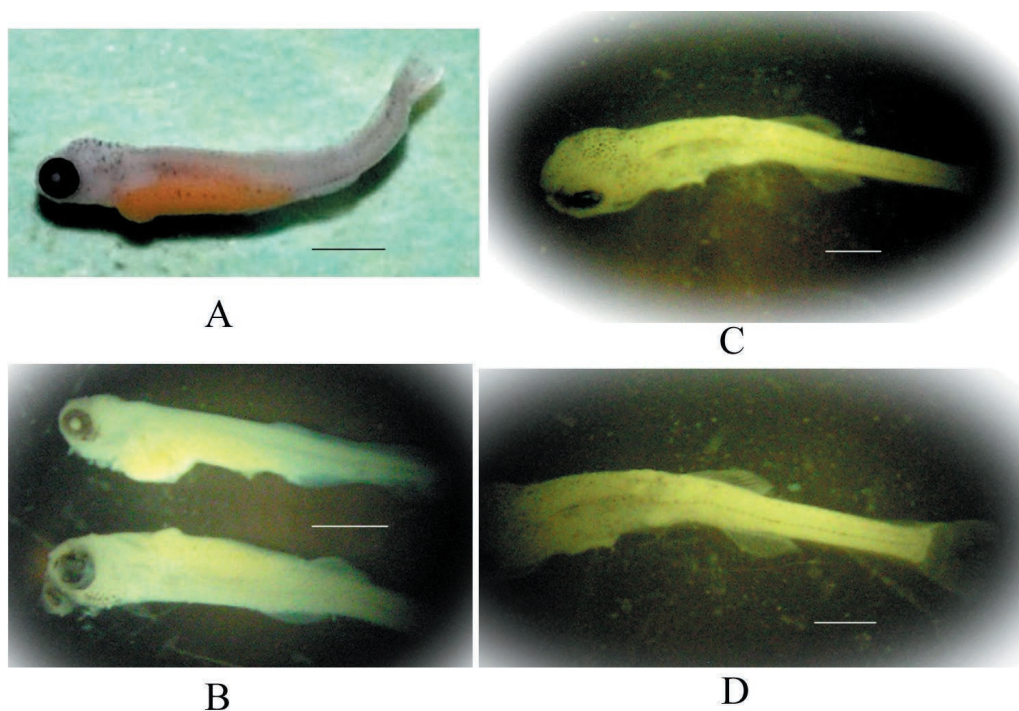


Рис. 7. Предличинки горчака из жабр перловиц *Unio* (оз. Кенон) и беззубок *Amuranodonta* (оз. Арей): **А** и **В** (сверху) – предличинки I период (этап А), **В** (снизу) – предличинка I период (этап В), **С** и **Д** – предличинки II период (этап D₁). Масштаб 1 мм.

Fig. 7. The bitterling pre-larva from gills of *Unio* (Lake Kenon) and *Amuranodonta* (Lake Arey): **A** and **B** (above) – pre-larva of period I (stage A), **B** (below) – pre-larva of period I (stage B), **C** and **D** – prelarva of period II (stage D₁). Scale bar 1 mm.

У рыб, осмотренных снаружи и при вскрытии, других признаков заболевания не отмечено.

Глохидии беззубок за период развития в тканях рыб значительно увеличиваются в размерах. Длина только что прикрепившихся на горчаках глохидиев *Amuranodonta* составляла 350–369 мкм, а в конце периода паразитирования, длина ювенильного моллюска, готового покинуть хозяина, достигала 3.8 мм (рис. 9).

В оз. Кенон глохидии перловиц *Unio* прикреплялись на плавниках и жабрах горчака, но завершается ли их метаморфоз в тканях рыб не невы-

яснено. Установлено, что при повторном нересте горчаков в июле глохидии перловиц на них прикреплялись, но инкапсуляции не происходило. Экспериментальное заражение горчаков глохидиями перловиц *Unio* наблюдали в лабораторных условиях. 26 мая 2005 г. в озере были отловлены и посажены в аквариум 15 горчаков (длиной 4–7 см) и три перловицы *U. tumidus* (8–9 см). 31 мая наблюдался выброс зрелых глохидиев у одной из них. Рыбы в аквариуме начали метаться и выпрыгивать из воды. В течение 4–7 дней все горчаки погибли в результате высокой концентрации глохидиев на их теле.

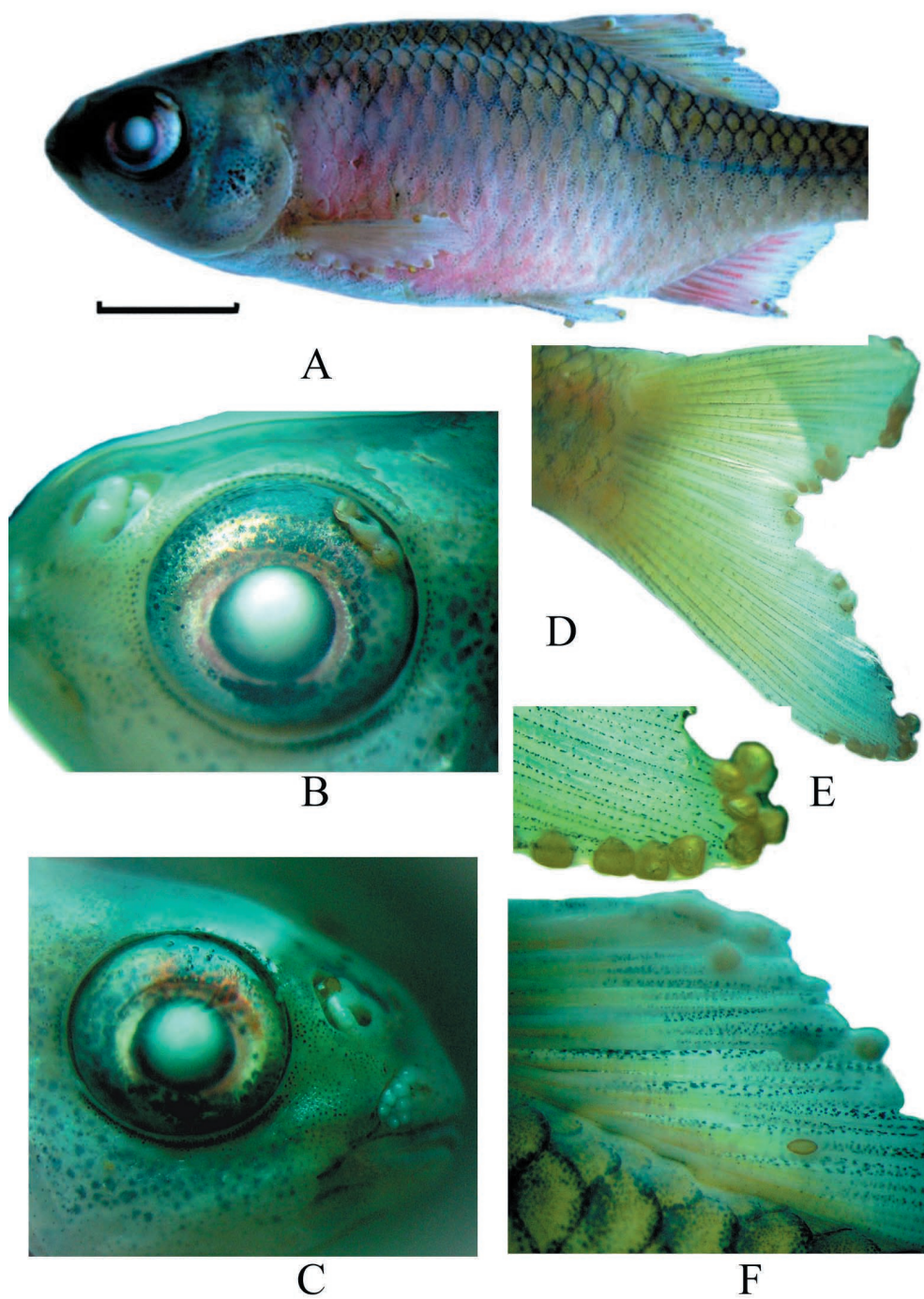


Рис. 8. Расположение глохидиев беззубок *Amuranodonta* на горчаках: **A** – общий вид на теле и плавниках горчака, **B** – на глазах, **C** – на ноздрях, **D, E** – на хвостовом плавнике, **F** – на спинном плавнике.

Fig. 8. Position of the glochidia of *Amuranodonta* on the bitterling: **A** – on the body and fins of bitterling, **B** – on eyes, **C** – on nostrils, **D, E** – on caudal fin, **F** – on spinal fin.

Таблица 4

Расположение и количество (N) глохидиев беззубок *Amuranodonta* на горчаках из оз. Арей

Table 4

Position and number of glochidia of anodontine bivalves *Amuranodonta* (N)
on bitterling from Lake Arey

Длина рыб, мм	Тело рыб					Плавники				
35–103	Кожа	Жаберные крышки	Ноздри	Глаза	Яйцеклад	Спинной	Грудные	Брюшные	Анальный	Хвостовой
N, диапазон	2–7	1–4	2–5	1–3	5–9	4–11	2–6	3–9	3–12	13–21
N, среднее	4	3	3	2	6	7	5	6	7	17

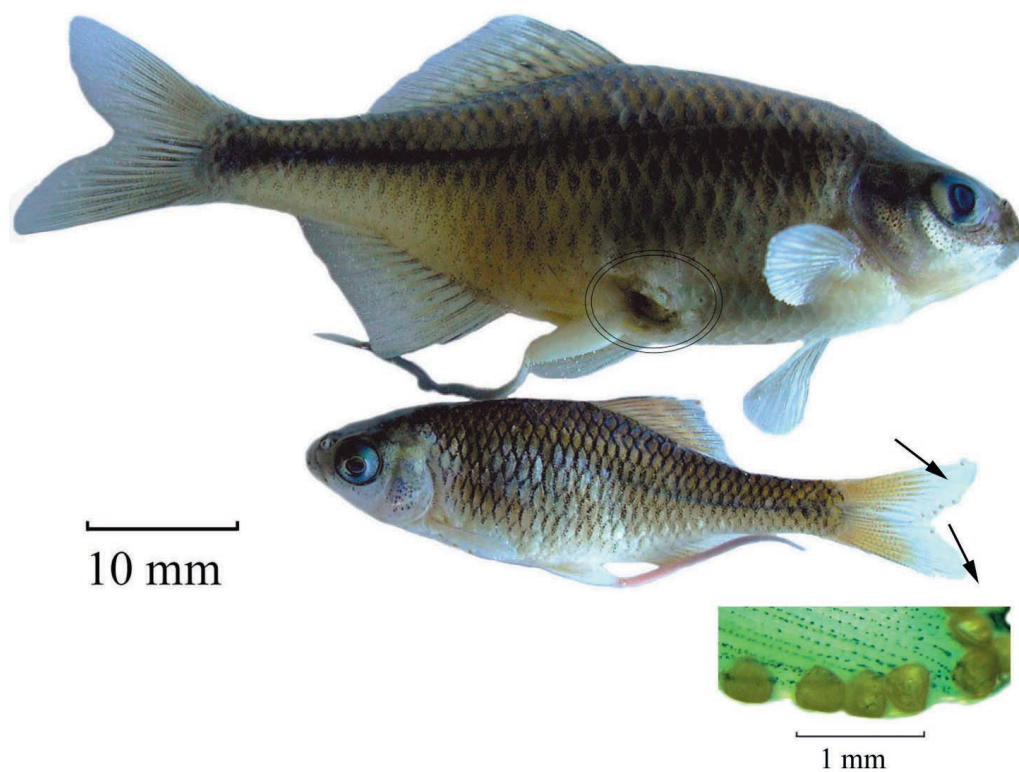


Рис. 9. Самки горчака из оз. Арей: сверху – с ювенильным моллюском *Amuranodonta* (в овале), внизу – с глохидиями на хвостовом плавнике (→).

Fig. 9. The bitterling female from the Lake Arey: above – with juvenile mussel of *Amuranodonta* (in oval), below – with glochidia on the caudal fin (→).

Жабры рыб были вспухшими, а тело и плавники с язвами от массы прикрепившихся и инкапсулированных глохидиев. Собранных во время выброса перловицей живых глохидиев наблюдали под микроскопом МБС-7 (16х). Они активно двигались, переплетаясь очень длинными биссусными нитями, хлопали створками. Длина створок глохидиев составляла 225–229 мкм, высота – 198–205 мкм, длина биссусной нити в 9–14 раз превосходила длину створки глохидиев.

Выбор горчаком видов моллюсков-хозяев. Выбор горчаками видов двустворчатых моллюсков для своего нереста, наблюдался в эксперименте. В конце июня 2011 г. в аквариум с 10 горчаками из оз. Арей были помещены жемчужница *D. dahurica* из р. Ингода, беззубки *Amuranodonta* из оз. Арейского и перловицы *Unio* из оз. Кенон. Горчаки проявили оживленный интерес к жемчужнице и беззубкам, игнорируя перловиц. Тело самцов приобрело фиолетово-розовую окраску, а плавники – ярко-оранжевую с черно-желтыми пятнами. На конце рыльца и у глаз появились сосочки в виде белых пузырьков. У самок сильно удлинился яйцеклад серовато-розового цвета. Поведение самцов горчака отличалось высокой активностью и взаимной агрессивностью. Поведение самок было относительно спокойным, заметного образования пар с самцами не отмечено. Самки горчака некоторое время исследовали выводной сифон жемчужницы и беззубок, касаясь их кончиком рыла. Затем, многократно проплывая рядом с моллюском, терлись о ее сифон своим брюшком. Их яйцеклад приобрел иссиня-розовый

цвет. Наконец они подводили яйцеклад к выводному сифону жемчужницы или беззубки и, прижав его брюшными плавниками, выталкивали икру и сразу уплывали. Самки несколько раз за день повторяли процесс откладывания икры в жемчужницу и в беззубок. Высокая активность самцов продолжалась в течение всего дня. Нерест горчаков длился 3 сут, после чего яйцеклад самок постепенно сокращался до слабо заметного бледно-серого отростка. У самцов брачная окраска сохранялась еще в течение 3 нед., и они не прекращали активно защищать жемчужницу и беззубок с отложенной в них икрой до выхода из них предличинок горчака. Перловиц через 10 дней после нереста горчаков пересадили в аквариум без моллюсков и убедились, что потомства горчаков они не вынашивали.

Удивительную заботу самца горчака о выживаемости своего потомства удалось наблюдать в домашнем аквариуме. В нем длительное время содержались две перловицы *Unio* из оз. Кенон, а в конце сентября была помещена жемчужница *Dahurinaia* из р. Ингода, выбросившая незрелые глохидии. В октябре 2011 г. в р. Чита были отловлены 5 самцов и 3 самки *R. sericeus*. У двух вскрытых самок часть икринок была диаметром 2.4–2.6 мм, очевидно, зрелой (см. рис. 1В). Одну самку и 4 самца поместили в этот аквариум. Температура воды в аквариуме была 18°C и вода постоянно аэрировалась. В конце ноября у самцов появилась брачная окраска, у самки длинный яйцеклад. Из 4 самцов одинаковой длины (около 6 см) сразу выделился лидер с более яркой окраской и очень активным, агрессивным поведением. Он без усталости отгонял остальных

самцов от жемчужницы, охраняя ее до нереста и после него. Самку, отложившую икру в жемчужницу, самец-лидер также отгонял от нее, как и остальных самцов. При этом он постоянно возвращался к жемчужнице, исследовал ее выводной сифон своим рыльцем и вновь гонял остальных горчаков. Окраска всех самцов, кроме отнерестившегося лидера, потускнела, яйцеклад самки сократился и стал незаметным. К перловицам горчаки не проявляли внимания и их отсадили в другой аквариум с целью дальнейшего наблюдения за поведением горчаков, у которых не будет выбора моллюсков (кроме перловиц) для следующего нереста. Активная защита жемчужницы самцом, не утратившим яркую окраску, продолжалась 46 дней, пока из ее раковины не вышли 7 предличинок горчака. Это количество, очевидно, и составляло порцию зрелой икры у самки горчака в октябре перед зимовкой. Предличинки горчака, выйдя

из жемчужницы, в течение трех дней держались в основном под ее раковиной. Они изредка выплывали на открытое пространство и кормились обрастаниями водорослей и сухим измельченным кормом для аквариумных рыб. В последующие дни они уже смело плавали стайкой по всему аквариуму.

Таким образом, в экспериментальных условиях горчаки *R. sericeus* из оз. Арей для своего нереста предпочли беззубок *Amuranodonta* из этого же озера и жемчужницу *Dahurinaia* из р. Ингода, не проявляя репродуктивного интереса к перловицам *Unio* из оз. Кенон. Также в эксперименте пара горчаков *R. sericeus* из р. Чита отнерестилась в жемчужницу, игнорируя перловиц. Самец активно охранял жемчужницу до и после нереста, не давая приближаться к ней другим рыбам. При этом постоянно исследовал ее выводной сифон до выхода из жемчужницы своего потомства – плавающих предличинок.

Обсуждение

В результате исследования выявлено, что в реках Ингода и Онон, а также в оз. Арей горчак *R. sericeus* использует жемчужниц *Dahurinaia* в качестве убежища для инкубации своей икры и развития эмбрионов в их жабрах. Нерест и вынашивание потомства горчака жемчужницами происходит до наступления у них жаберной беременности. У жемчужниц *D. dahurica*, *D. transbaicalica* рек Ингода и Онон число эмбрионов (в оболочке) варьировало от 5 до 48, у *D. transbaicalica* из оз. Арей отмечено 1, 12 предличинок. Ранее сообщалось о нахождении 15 эмбрионов горчака *Rhodeus* у жемчужниц *Margaritana*

sachalinensis Shadin, 1938 из р. Тымь (о-в Сахалин) [Жульков, Никифоров, 1988]. Их также нашли у *D. dahurica* из р. Белая (бассейн р. Амур) в количестве 10 [Smith, Hartel, 1999].

В бессточных водоемах-рефугиумах Забайкалья горчак *R. sericeus* использует для нереста и вынашивания своего потомства перловиц *Unio* (оз. Кенон) и беззубок *Amuranodonta* (оз. Арей). Выявлено, что и перловицы *Unio*, и беззубки *Amuranodonta* в этих озерах, вынашивая потомство горчаков, испытывают издержки от растущих в их жабрах эмбрионов рыб. Большое количество растущих эмбрионов

горчака (до 47) у перловиц из оз. Кенон наносило значительный вред нормальному функционированию их жабр в результате сжатия и деформации септ, а также перфорации и повреждения стенок жабр (см. рис. 3В). Стенки жабр беззубок *Amuranodonta* также повреждались растущими эмбрионами горчака (см. рис. 6А). Ранее сообщалось о воздействии европейского горчака *R. amarus* на перловиц *U. rostratus*, развивающиеся эмбрионы которого повреждают ресничный эпителий жабр и значительно затрудняют их нормальную вентиляцию [Стадниченко, Стадниченко, 1981]. Также отмечено, что высокая плотность эмбрионов горчака в жабрах моллюска, может создавать неблагоприятные условия для дыхания, как эмбрионов рыбы, так и самого моллюска, конкурирующих за потребление кислорода [Smith et al., 2001]. Однако эмбрионы горчака приспособлены к низкому и даже критическому содержанию кислорода в жабрах моллюсков, переходя на анаэробный гликолиз [Smith et al., 2004]. Это характеризует их высокую приспособленность в качестве паразита для выживания в жабрах хозяина.

Забота горчаков о выживаемости своих эмбрионов в жабрах моллюсков проявляется в защите моллюсков с отложенной в них икрой от нереста других пар [Smith et al., 2004]. Такое поведение самцов горчака наблюдалось и в наших исследованиях, как в природных условиях, так и в эксперименте. Кроме того, предполагалось, что выбор и предпочтение горчаками хозяина-моллюска обусловлен анатомической структурой жабр моллюска [Liu et al., 2006]. Горчаки *Acheilognathus*

thus и *Tonakia* оказывали предпочтение, главным образом, *Amblesinae* с наиболее простой структурой жабр, тогда как горчаки *Rhodeus* предпочитали моллюсков *Anodontinae* и *Unioninae* с более сложным строением жабр [Liu et al., 2006, fig. 1]. Наши исследования показали, что горчаки *Rhodeus* в водоемах Забайкалья нерестятся не только в перловиц *Unio* и беззубок *Amuranodonta* со сложной структурой жабр, но и в жемчужниц *Dahurinaia*, имеющих наиболее простую их структуру. Эмбрионы горчаков успешно развивались в жабрах жемчужниц и выходили из них как плавающие предличинки, что подтвердилось и в экспериментах. Эмбрионы горчака рода *Rhodeus* имеют крыловидные выступы на поверхности желточного мешка, помогающие им закрепляться в жабрах моллюсков [Suzuki et al., 1986]. Описаны морфологические особенности икры и крыловидных выступов у предличинок обыкновенного амурского горчака *R. sericeus* [Хлопова, Вараксин, 2011; Хлопова и др., 2011]. Делается вывод, что форма икры и наличие крыловидных выступов у предличинок горчака *R. sericeus* способствуют закреплению и успешному развитию в жабрах перловиц *Nodularia* и беззубок *Sinanodonta* [Саенко, Хлопова, 2009; Хлопова и др., 2011; Sayenko, Khlopova, 2009]. Предличинки горчака *R. sericeus* из водоемов Забайкалья имеют сходное морфологическое строение, закрепляются и выживают в жабрах моллюсков как с простой структурой (жемчужницы *Dahurinaia*), так и со сложной (перловицы *Unio* и беззубки *Amuranodonta*).

При высокой приспособленности для нереста и вынашивания потомства в

жабрах моллюсков, сами горчаки избегают роли хозяина их глохидиев [Smith et al., 2001; Liu et al., 2006] или сводят к минимуму затраты на их вынашивание [Богутская и др., 2009; Mills, Reynolds, 2003; Smith et al., 2004; Reichard et al., 2006]. Нами было отмечено, что большое число паразитирующих глохидиев моллюсков на теле горчаков даже в благоприятных условиях среды оз. Арей, ослабляло их вплоть до гибели. У погибших в результате глохидиоза горчаков количество инкапсулированных глохидиев достигало 200 и более. Зараженные в эксперименте глохидиями перловиц горчаки из оз. Кенон, также погибли от высокой концентрации глохидиев на их теле и жабрах. О негативном воздействии высокого уровня инфекции глохидиями моллюсков горчаков, вплоть до летального исхода, сообщалось в работе Майерс и Миллерманна [Myers, Millermann, 1977]. Однако существуют данные о низком уровне инфекции горчаков глохидиями моллюсков, по сравнению с другими видами рыб [Holčík, Lohniský, 1958]. Авторами в лабораторных условиях выявлено, что глохидии *Unio* sp. быстро прикреплялись на плотве и окуне, но не на горчаках. Ими также замечено, что глохидии *Anodonta* хотя и прикреплялись на горчаках, но не сохранялись через 5 дней. Подобные исследования также показали, что горчаки глохидиями моллюсков инфицируются редко [Fucuhara et al., 1986]. Полагают, что у горчаков проявляется иммунологическая реакция на глохидиев, которая защищает их против инфекции или обуславливает низкий уровень инфекции горчаков глохидиями моллюсков [Smith et al., 2004]. В наших исследованиях по оз. Кенон

также отмечалось прикрепление глохидиев *Unio* на горчаках при повторном нересте в июле, но инкапсуляции глохидиев не происходило. Возможно, это также связано с приобретенной иммунологической реакцией горчаков, которую можно считать адаптивной.

Полагают, что и моллюски способны снижать затраты по вынашиванию эмбрионов горчака в своих жабрах [Smith et al., 2004]. Авторами отмечено, что моллюски выбрасывают «излишек» икры, откладываемой горчаками в их жабры, тем самым, снижая конкуренцию за кислород. По нашим наблюдениям в оз. Кенон, перловицы в условиях высокой температуры воды и низкого содержания кислорода выбрасывали откладываемую в них икру горчака, ограничивая количество паразитирующих эмбрионов в своих жабрах. Беззубки *Amuranodonta* в благоприятных природных условиях оз. Арей и в эксперименте, также «регулировали» откладываемую в их жабры икру горчака. Однако причиной этого может быть более низкий уровень толерантности беззубок в качестве хозяина по сравнению с перловицами. Снижая количество паразитирующих эмбрионов горчака в своих жабрах, беззубки вынашивали их в меньшем количестве (в среднем 3–8), чем перловицы (в среднем 13–25) и только в одной из внутренних полужабр.

По мнению К. Смита с соавторами [Smith et al., 2004], характер репродуктивных отношений унионид и горчаков по реализации жизненных циклов, имеет некую двусмысленность. Очевидность их симбиотических отношений слаба, а оценить их, чтобы количественно сравнить степень «пользы» и «вреда», довольно сложно [Crofton,

1971]. Тем не менее, данные наших исследований, как и литературные сведения, показывают, что «аренда» своего тела невыгодна как моллюску, конкурирующему за кислород и терпящему повреждения от растущих в жабрах эмбрионов рыбы, так и горчаку, испытывающему издержки от паразитирующих на нем глохидиев моллюсков, вплоть до летального исхода. Это дает основание репродуктивные взаимоотношения исследованных видов жемчужниц *Dahurinaia*, перловиц *Unio* и беззубок *Amuranodonta* с горчаками *Rhodeus* в водоемах Забайкалья охарактеризовать как одну их форм квартиранства – гнездовой паразитизм.

При обсуждении выбора горчаками хозяев-моллюсков для нереста и вынашивания потомства в эксперименте было показано их предпочтение жемчужницам *Dahurinaia* и беззубкам *Amuranodonta*. В природных условиях выбор горчаком хозяев-моллюсков, очевидно, обусловлен наличием обитающих совместно с ним видов моллюсков. В реках Ингода и Онон горчак нерестится в жемчужницах, в одном из бессточных водоемов-рефугиумов – в жемчужницах и беззубках, а в другом – в перловицах *Unio*.

Осталось невыясненным – какие виды рыб являются хозяевами для глохидий жемчужниц озерной и речных популяций в Забайкалье, где из лососевых рыб в реках обитают только таймень и ленок, а в оз. Арей лососевые рыбы отсутствуют. Все современные данные говорят о том, что глохидии жемчужниц могут развиваться только в жабрах рыб семейства лососевых. Глохидии европейской и азиатских жемчужниц развиваются на лососевых рыбах *Salmo*, *Oncorhynchus*, *Salvelinus* [Зюганов и др., 1993; Ziuganov et al., 1994; Kobayashi, Kondo, 2005]. У рыб из других семейств глохидии жемчужниц находили только на жабрах гольяна [Жадин, 1952]. Гольян *Phoxinus phoxinus* (L., 1758) указывался в качестве основного хозяина европейской жемчужницы [Быховский, 1962]. Экспериментальное заражение гольянов глохидиями жемчужниц показало, что глохидии в их жабрах более 11 сут не задерживаются и не способны развиваться до полного метаморфоза [Зюганов и др., 1990]. Выявление видов рыб-хозяев для жемчужниц озерной и речных популяций в Забайкалье и характера их репродуктивных отношений требует дальнейших специальных исследований.

Благодарности

Работа выполнена в ИПРЭК СО РАН при финансовой поддержке Министерства природных ресурсов и экологии Забайкальского края (Государственный контракт 20-10/П 2010) и гранта РФФИ № 12-04-00594а. Автор выражает искреннюю признательность д.б.н. А.В. Чернышёву (ИБМ ДВО РАН) за критические замечания и помощь в

поиске литературных источников. Автор также считает приятным долгом выразить благодарность И.Е. Михееву (ИПРЭК СО РАН) за помощь в отлове и определении горчаков, а также начальнику А.Н. Иванову и группе аквалангистов поисково-спасательной службы при Забайкальском крае за помощь в сборе моллюсков.

Литература

- Атлас пресноводных рыб России*. 2002. Том 2. М.: Наука. 379 с.
- Богутская Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Тов-во научных изданий КМК. 389 с.
- Богутская Н.Г., Насека А.М., Клишко О.К. 2009. Горчак и моллюск: необычный пример межвидовых отношений // Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. Серия 3. Вып. 3. С. 31–42.
- Быховский Б.Е. (ред.) 1962. Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 776 с.
- Жадин В.И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Т. 46. С. 1–376.
- Жульков А.И., Никифоров С.Н. 1988. Некоторые данные по морфологии и биологии горчака *Rhodeus sericeus* из р. Тымь (Сахалин) // Вопросы ихтиологии. Т. 28. С. 149–153.
- Зюганов В.В. 2005. Парадокс паразита, продлевающего жизнь хозяина. Как жемчужница выключает программу ускоренного старения у лосося // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. № 4. С. 435–441.
- Зюганов В.В., Зотин А.А., Третьяков В.А. 1993. Жемчужницы и их связь с лососевыми рыбами. М.: ЦНИИТЭИлегпром. 132 с.
- Зюганов В.В., Незлин Л.П., Зотин А.А., Розанов А.С. 1990. Взаимоотношения паразит-хозяин у глосидиев европейской жемчужницы *Margaritifera margaritifera* (Margaritiferidae: Bivalvia) и массовых рыб европейского севера // Паразитология. Т. 24, № 4. С. 315–321.
- Клишко О.К. 2008. Взаимоотношения моллюсков (Bivalvia: Unionidae) и рыб (Cyprinidae) как популяционно-видовые адаптации // Живые объекты в условиях антропогенного пресса: Материалы X Международной научно-практической конференции, 15–18 сентября 2008 г., Белгород. Белгород: БГУ. С. 87–88.
- Коблицкая А.Ф. 1981. Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность. 208 с.
- Махров А.А., Болотов И.Н. 2010. Влияет ли европейская жемчужница (*Margaritifera margaritifera*) на жизненный цикл атлантического лосося (*Salmo salar*)? // Успехи геронтологии. Т. 23, № 3. С. 382–391.
- Саенко Е.М., Хлопова А.В. 2009. Новые данные по репродуктивным взаимоотношениям горчаков (Cyprinidae: Acheilognathinae) и перловиц (Unionidae: Nodulariinae) бассейна реки Амур // X Съезд Гидробиологического общества при РАН: Тезисы докладов (г. Владивосток, 28 сентября – 2 октября 2009 г.). Владивосток: Дальнаука. С. 349–350.
- Стадниченко А.П., Стадниченко Ю.А. 1981. О воздействии личинок горчака на пластинчатожабберного моллюска *Unio rottratus gentiles* Naas // Гидробиологический журнал. Т. 17, вып. 5. С. 57–61.
- Хлопова А.В., Вараксин А.А. 2011. Строение яйцеклада и гонад самок, некоторые особенности размножения амурского горчака *Rhodeus sericeus* (Cyprinidae: Acheilognathinae) // Вопросы ихтиологии. Т. 51, № 2. С. 250–259.
- Хлопова А.В., Новомодный Г.В., Кульбачный С.Е. 2011. Особенности биологии размножения самокгорчаков (Cyprinidae: Acheilognathinae) из бассейна реки Амур // Вопросы ихтиологии. Т. 51, № 3. С. 367–378.
- Bauer G. 1997. Host relationships at reversed generation times: *Margaritifera* (Bivalvia) and salmonids // Ecological Studies. V. 130. P. 69–79.
- Crofton H. D. 1971. A quantitative approach to parasitism // Parasitology. V. 62. P. 178–194.
- Fucuhara S., Nagata Y., Yamada T. 1986. Glochidium parasitic period, host-fish and parasitic site of *Anadonta woodiana* in small pond // Venus (Japanese Journal of Malacology). V. 45. P. 43–52.
- Holčik J., Lohniský L. 1958. On the parasitism of glochidia in aquarium fishes // Akvarium Terrarium. N. 1. P. 20–22.
- Kobayashi O., Kondo T. 2005. Difference in host preference between two populations of the freshwater pearl mussel *Margaritifera laevis* (Bivalvia: Margaritiferidae) in the Shinano River system, Japan // Venus (Japanese Journal of Malacology). V. 64, N 1–2. P. 63–70.
- Kondo T., Matsumura N., Hashimoto M., Nagata Y. 1987. Emergence of the rose bitterling larvae from the host mussel // Japanese Journal of Ichthyology. V. 36. P. 23–26.
- Liu H.-Z., Zhu Y.-R., Smith C., Reichard M. 2006. Evidence of host specificity and congruence

- between phylogenies of bitterling and freshwater mussels // Zoological Studies V. 45, N 3. P. 428–434.
- Mills S.C., Reynolds D.C. 2003. The bitterling-mussels interaction as a test case for co-evolution // Journal of Fish Biology. V. 63 (Suppl. A) P. 84–104.
- Myers T.R., Millemann R.E. 1977. Glochidiosis of salmonid fishes. Comparative susceptibility to experimental infection with *Margaritifera margaritifera* (L.) (Pelecypoda: Margaritiferidae) // Journal Parasitology. N. 63. P. 728–733.
- Naseka A.M., Bogutskaya N.G. 2004. Contribution to taxonomy and nomenclature of freshwater fishes of Amur drainage area and Far East (Pisces, Osteichthyes) // Zoosystematica Rossica. V. 12, N 2. P. 279–290.
- Reichard M., Ondrackova M., Przybylski M., Liu H., Smith C. 2006. The hosts and benefits in an unusual symbiosis: experimental evidence that bitterling fish (*Rhodeus sericeus*) are parasites of unionid mussels in Europe // Journal Evolutionary Biology. V. 19. P. 788–796.
- Reichard M., Przybylski M., Kanewska P., Liu H., Smith C. 2007. A possible evolutionary lag in the relationship between freshwater mussels and European bitterling. // Journal of Fish Biology. N 70. P. 709–725.
- Sayenko E.V., Khlopova A.V. 2009. Some new data on reproductive interrelation between cyprinid fishes (Cyprinidae, Acheilognathinae, Gobioninae) and freshwater bivalves (Unionidae) in the Amur River, Russia // X International Congress on Medical and Applied Malacology, August 26–29, 2009, Busan, Korea: Abstracts. P. 53.
- Smith C., Reynolds J.D., Sutherland W.J., Jurajda P. 2000. Adaptive host choice and avoidance of superparasitism in the spawning decisions of bitterling (*Rhodeus sericeus*) // Behavior. Ecology. Sociobiology. V. 48. P. 29–35.
- Smith C., Rippon K., Douglas A., Jurajda P. 2001. A proximate cue for oviposition site choice in the bitterling (*Rhodeus sericeus*) // Freshwater Biology. V. 46. P. 903–911.
- Smith C., Reichard M., Jurajda P., Przybylski M. 2004. The reproductive ecology of the European bitterling (*Rhodeus sericeus*) // Journal of Zoology. V. 262. P. 107–124.
- Smith D.G., Hartel K.E. 1999. Margaritiferidae (Mollusca: Unionida): host for *Rhodeus* (Pisces: Cyprinidae) // Polish Archives of Hydrobiology. V. 46. P. 272–281.
- Suzuki N., Oka A., Sugon Y., Yamakawa K., Hibiya T. 1986. Development of the bitterling *Tanakia tanago* (Cyprinidae) with a note on minute tubercles on the skin surface // Japanese Journal of Limnology. V. 33. P. 225–231.
- Taylor D.W., Uyeno T. 1965. Evolution of host specificity of freshwater salmonid fishes and mussels in the North Pacific Region // Venus (Japanese Journal of Malacology) V. 24. P. 199–209.
- Ziuganov V., Zotin A., Nezlin L., Tretiakov V. 1994. The Freshwater Pearl Mussels and their Relationships with Salmonid Fish. Moscow: VNIRO Publishing House. 104 p.