

УДК 597: 594.1

*Н. Г. Богуцкая, А. М. Насека, О. К. Клишко*

## **ГОРЧАК И МОЛЛЮСК: НЕОБЫЧНЫЙ ПРИМЕР МЕЖВИДОВЫХ ОТНОШЕНИЙ**

### **Введение**

Карповые рыбы подсемейства *Acheilognathinae* (горчаки), в отличие от большинства представителей семейства *Cyprinidae*, проявляют заботу о потомстве и имеют сложное нерестовое поведение. У самок всех видов горчаков к наступлению нерестового периода развивается длинный яйцеклад, а самцы приобретают яркую окраску тела. Самка откладывает икру в жаберную полость моллюска через выводящий сифон, а самец выделяет сперму над приводящим сифоном, через который сперма с током воды попадает в полость моллюска и оплодотворяет икру. Развивающиеся эмбрионы находятся в жабрах моллюска 3–6 недель до стадии плавающей личинки, готовой к переходу на экзогенное питание [7, 8, 12, 13, 19, 30, 35]. Эффективное использование моллюска в качестве нерестового субстрата и укрытия для икры и развивающихся эмбрионов оказывается возможным благодаря сложному комплексу морфологических, физиологических и поведенческих адаптаций. Это сделало горчаков модельным объектом изучения в современной популяционной и эволюционной экологии и этологии [25–27, 38, 39, 44, 46, 51–53, 55–57, 59, 60–62, 64–66].

Горчаки, в свою очередь, могут служить хозяевами для моллюсков, глохидии (личинки) которых являются эктопаразитами рыб. Прикрепляясь к поверхности тела или к жаберным лепесткам, глохидий инцистируется. Являясь для организма рыбы инородным телом и питаясь окружающей тканью хозяина, он может вызывать местное воспаление [7–9]. Полагают, что хозяин также обеспечивает глохидиям осмотические условия, необходимые для его развития [10].

В настоящее время недостает фактических данных для детальной и точной характеристики межвидовых отношений, существующих между горчаками и моллюсками; кроме того, комплексность и динамика явления определяют сложность его однозначной трактовки как в эволюционном, так и в экологическом плане. Цель данного обзора — анализ имеющихся данных, литературных и собственных, о специфике взаимоотношений, возникающих между горчаком и моллюском при реализации ими их жизненных циклов на разных эволюционных (таксономических) уровнях (от подсемейства до популяции) в контексте современных представлений на категоризацию межвидовых экологических отношений. Проанализируем специфику этих отношений в таксономическом плане, а также степень экологической и морфологической специализации как горчаков, так и моллюсков, в качестве критерия для уточнения природы отношений между ними.

## Материал исследования

Основные данные заимствованы из процитированной литературы. Оригинальный материал, использованный в данной работе, собран в озерах Кенон и Арей (Читинская область) в 2004–2006 гг. (колл. О. К. Клишко) и в реках Ленкорань-чай и Кура (бассейн Каспийского моря) в 2008 г. (колл. Н. Г. Богуцкая, А. М. Насека, Н. Мустафев). Всего было исследовано более 500 экз. моллюсков (регистривали количество эмбрионов горчака, их локализацию и стадию развития) и более 100 экз. горчаков (регистривали наличие или отсутствие глохидиев и их локализацию). Проводили также наблюдения над поведением и развитием горчаков и моллюсков в условиях аквариума (О. К. Клишко).

### Общие вопросы терминологии облигатных разновидовых ассоциаций организмов

Для описания межвидовых отношений горчаков и моллюсков традиционно использовали термины *симбиоз* и *мутуализм*, подчеркивая обоюдную пользу — горчак вынашивает глохидиев моллюска и способствует их расселению, а моллюск вынашивает эмбрионов горчака. Однако в последнее время для этих взаимоотношений стали чаще использовать термин *паразитизм*, подчеркивая, что ущерб, наносимый горчаком моллюску, больше, чем польза, которую он приносит, изредка служа хозяином глохидиев [47, 54].

**Экологический аспект.** Использование терминологии и критериев для решения вопроса о том, как следует трактовать взаимоотношения между моллюском и горчаком не является тривиальной задачей. Классификации существующего многообразия облигатных разновидовых ассоциаций организмов строятся на разных критериях; кроме того, между отдельными категориями ассоциаций (отношений) существует огромное множество переходных состояний, классификация которых затруднена. Помимо этого, каждая конкретная система межвидовых отношений, которая проявляется как на организменном, так и на популяционно-видовом уровне, подвержена макро- и микроэволюционным преобразованиям, а также изменчива в зависимости от многих абиотических и биотических факторов. В настоящее время можно выделить два основных взаимодополняющих подхода в классификации типов систем, которые возникают на основе интегративной адаптации (в отличие от индивидуальной адаптации).

В рамках первого подхода все многообразие облигатных разновидовых ассоциаций организмов делят в контексте отношений каждого из членов ассоциации к окружающей среде. В рамках этой концепции, обычно называемой экологической, паразит характеризуется как организм, средой обитания которого является другой организм [17, цит. по: 5, 6]. Симбиоз в этом случае понимается как облигатное сожительство таксономически различных организмов в одной и той же среде обитания, иными словами, партнеры обитают в одной и той же общей для них среде, и оба взаимодействуют с ней непосредственно. Симбионты живут в тесном контакте друг с другом (но не один в другом, как в случае паразитизма), используя свойства, имеющиеся у партнера. Таким образом, симбионты друг для друга являются лишь одним из многих факторов внешней среды, регуляция отношений с которой осуществляется через совместную деятельность обоих организмов [6, 14]. В рамках этой концепции понятия паразит и эндосимбионт следует считать синонимами, а паразитизм как способ существования в условиях живой среды обитания должен быть противопоставлен свободному существованию [5].

Вторая концепция основана на использовании критерия «польза — вред» («благоприятное воздействие — неблагоприятное воздействие», «выгода — ущерб»). Исторически

сложилось так, что появившийся первым термин *паразит* очень рано приобрел негативную смысловую окраску (понятие паразита как нахлебника было заимствовано биологией в качестве метафоры из комедий Алексиса, Дифила и Плавта и традиционно ассоциируется с понятием вреда, патогенности). Термин *симбиоз* был введен ботаником А. де Бари в 1879 г. в применении к лишайнику. Впоследствии использование этого термина распространили на многие другие случаи облигатного взаимодействия между разными организмами, а термин *симбиоз*, в понимании де Бари, стали считать синонимом термина *мутуализм*. В современной литературе к симбиозу относят очень многие (если не все) случаи межвидовых ассоциаций и экологических отношений, при которых партнеры вступают в непосредственный контакт («сожительствуют») независимо от длительности, степени обязательности или последствий таких отношений [18, 28, 34, 49, 72]. Классификация симбиотических отношений по природе взаимодействий может быть представлена следующим образом:

- *форезия* — наиболее слабая связь, при которой организм-форонт использует другой организм только в качестве транспортного хозяина; физиологической взаимосвязи или зависимости нет;
- *квартиранство* — связь, которая может быть от очень слабой до сильной, часто антагонистической (одна из форм квартиранства — *гнездовой паразитизм* — рассмотрен ниже); обычно предполагает простое использование тела или нор (гнезд) животных других видов в качестве убежища;
- *комменсализм* — ассоциация, при которой один из партнеров получает выгоду от взаимодействия, тогда как другому партнеру это не приносит ни пользы, ни вреда; это понятие первоначально предполагало совместное питание, но впоследствии стало включать также общее использование места, субстрата, передвижение и т. п.;
- *мутуализм* — форма взаимовыгодных отношений видов от временного необязательного контакта (кооперации) до неразделимой полезной связи двух видов;
- *паразитизм* — форма антагонистических отношений, при которых одному из партнеров (хозяину) эти отношения невыгодны, а другому (паразиту) — выгодны; паразитизм близок к хищничеству, но в отличие от настоящего хищника паразит не убивает хозяина сразу (сложно разграничить некоторые случаи паразитизма и хищничества, формально не относящегося к категории симбиотических отношений);
- *клептопаразитизм* — присвоение чужой пищи, форма «социального» паразитизма, близкая *нахлебничеству* (форме комменсализма, при которой один вид потребляет остатки пищи другого); к клептопаразитизму относят и *гнездовой паразитизм* (*brood parasitism*), наблюдаемый у некоторых видов рыб, птиц и насекомых, когда для высиживания яиц и выкармливания молоди один вид «подкидывает» свои яйца другому виду.

Многие авторы сходятся во мнении, что определить (и количественно сравнить) степень непосредственного «вреда» и «пользы» весьма сложно; «вред» очевиден только в случае нанесения поражений, могущих привести к смерти индивида или, что более точно, к уничтожению такой части популяции, которая делает критическим существование популяции. Граница между паразитизмом и мутуализмом в конкретных ассоциациях может зависеть от факторов внешней среды или демографической ситуации в популяциях как паразита, так и хозяина. Кроме того, суждение фактически принимается не на основе оценки абсолютной пользы или абсолютного вреда, а путем их умозрительного

сопоставления. Защитные меры со стороны хозяина (вред паразиту) могут полностью (почти полностью) нивелировать отрицательное воздействие паразита, т. е. сделать отношения условно нейтральными.

Трудности, возникающие при разграничении приведенных выше понятий, коренятся в относительности самого критерия пользы — вреда, на основе которого они выделены [5]. По мнению В. Н. Беклемишева [2], представление о болезни как бедствии носит антропоцентрический характер; паразиты — это нормальные сочлены ценозов и паразитизм следует рассматривать как эволюционно сложившийся механизм регуляции численности популяций хозяев и стабилизации экосистем. В дальнейшем трактовка паразитизма как популяционного процесса получила широкое распространение, особенно после работ Г. Крофтона, который предложил количественную модель паразитарной системы, показавшей возможность длительного сохранения в этой системе обеих популяций, когда их численность колеблется вблизи некоторых равновесных состояний [29]. Г. Крофтон обозначил пять основных характеристик паразитических отношений: 1) паразитизм — это экологические отношения двух разных организмов, хозяина и паразита; 2) паразит физиологически и метаболически зависим от хозяина; 3) хозяин может погибнуть, будучи инфицирован более определенного уровня; 4) репродукционный потенциал паразита превосходит таковой хозяина (этот критерий позволяет отличить паразитизм от хищничества); 5) распространение паразита в популяции хозяина характеризуется перерассеянным, или агрегированным, распределением. Важно отметить, что при популяционном подходе к определению паразитизма четко разграничены понятия ущерба конкретному организму-хозяину и ущерба популяции. Способность паразитов регулировать популяции хозяев служит причиной эволюционно поддерживаемой толерантности хозяев к паразитам. Однако их отношения на организменном уровне антагонистичны и потому основаны на очень сложных и динамичных взаимных адаптациях, контролируемых генетически в популяциях обоих партнеров.

Ключевым в популяционной паразитологии является понятие *приспособленности* (fitness), которое отражает жизненный репродуктивный успех в природных популяциях. Приспособленность организма можно представить в виде функции многих переменных, каждая из которых определяется состоянием некоторого гена [4]. Таким образом, частота определенного генотипа в популяции увеличивается пропорционально приспособленности, которую, таким образом можно количественно определить. Этот подход дал возможность объективной оценки «пользы», т. е. увеличения приспособленности, и «вреда», т. е. уменьшения приспособленности.

Помимо приведенных выше пяти критериев паразитизма Г. Крофтона, можно добавить еще два, которые часто используют для оценки роли хозяев в жизни паразита: 6) степень морфофизиологических адаптаций паразита к хозяину; невозможность самостоятельного (свободного) существования (как на организменном, так и на популяционном уровне); 7) степень участия хозяина в реализации жизненного цикла паразита и, в конечном счете, в воспроизводстве его популяции.

**Эволюционный аспект.** Многие адаптации и специфика разных форм симбиотических отношений возникают вследствие зависимых или сопряженных филогенезов на макроуровне (коэволюция; co-evolution) и микроуровне (co-speciation). Эволюция любого вида организмов протекает как коэволюция с теми или другими видами — партнерами по биоценозу (растения и растительноядные животные, хищники и их жертвы, паразиты и их хозяева, различные формы симбиоза-мутуализма и др.) [11]. Степень эволюционных

взаимодействий групп (видов) организмов, не обменивающихся друг с другом генетической информацией, но тесно взаимосвязанных экологически, может быть весьма различной. Поскольку развитие взаимных приспособлений благоприятно для обоих взаимодействующих видов, отбор способствует коэволюционным изменениям. При кажущейся антагонистичности членов таких коэволюционных пар, как паразит — хозяин, коэволюция всегда обусловлена совместимостью партнеров в биоценозе и ведет к развитию таких взаимоотношений между ними, при которых виды-партнеры становятся взаимно необходимыми. Степень таких взаимно необходимых отношений варьирует от слабо факультативной до строго облигатной. Она может быть оценена, в частности, по тому, насколько специфичны виды и надвидовые таксоны хозяев, используемые паразитами (классификация паразитов на моно-, олиго-, поли- и эвриксенных).

### **Обсуждение специфических черт отношений в паре «горчак — моллюск»**

К подсемейству Acheilognathinae относят 62–68 видов родов *Rhodeus* Agassiz, 1832; *Acanthorhodeus* Bleeker, 1871; *Acheilognathus* Bleeker, 1860 и *Tanakia* Jordan et Thompson, 1914. Группа обыкновенного горчка включает, по крайней мере, четыре вида: *Rhodeus meridionalis* Karaman, 1924; *Rhodeus amarus* (Bloch, 1782); *Rhodeus colchicus* Bogutskaya et Komlev, 2001; *Rhodeus sericeus* (Pallas, 1776), которых ранее обычно объединяли в рамках одного вида *R. sericeus* [3, 22]. У всех без исключения видов горчачков развитие икринки, эмбриона и ранних стадий личинки протекает в жаберной полости моллюска. В современной фауне не сохранилось видов, обладающих какими-либо промежуточными состояниями, поэтому конкретные эволюционные пути формирования этой своеобразной остракофилии не ясны. Во многих группах рыб способность использовать пустые раковины моллюсков в качестве субстрата и некоторой защиты кладки возникла независимо. Некоторые виды родов *Sarcocheilichthys* и *Barbus* (Cyprinidae), возможно, откладывают икру, как на неживой субстрат, так и в мантийную полость живых пресноводных двустворок [1, 24, 74]. Некоторые виды рода *Careproctus* (Liparidae), у самок которых ко времени нереста образуется яйцеклад длиной до 8 см, откладывают икру в жаберную камеру крупных крабов родов *Paralithodes* и *Lithodes* [69, 78]. Японская длиннорылая колюшка *Aulichthys japonicus* Brevoort, 1862 (Aulorhynchidae) откладывает икру в околожаберную полость асцидии *Halocynthia roretzi* [73].

Основной аспект этого явления — перенесение затрат на обеспечение заботы о потомстве на другой организм (alloparental care). У рыб «подбрасывание» икры в чужую кладку встречается нередко как между особями одного вида, так и между представителями разных видов [76]. Наиболее хорошо изучено нерестовое поведение и развитие сомика *Synodontis multipunctatus* Boulenger, 1898 (Mochokidae), икру которого вынашивают во рту разные виды цихлид. Выклеываясь раньше, личинки сомика съедают потомство приемной родительницы, находясь еще у нее во рту. Это явление относят к той же категории, что и гнездовой паразитизм птиц. Следует, однако, отметить, что в случае гнездового паразитизма кукушек, некоторых видов уток и крупных чаек главным мотивом «подбрасывания» яиц в чужое гнездо является избегание родителями затрат на высиживание и питание птенцов, тогда как у большинства рыб функции «приемного родителя» ограничиваются обеспечением пассивной или активной защиты. Однако и обеспечение пищей, и обеспечение защитой является вкладом в репродуктивный успех чужого вида (чужого генотипа).

**Рецепрокные польза и ущерб.** Гистохимическое исследование [15] показало, что развивающиеся эмбрионы *R. amarus* затрудняют нормальную вентиляцию жабр *Unio rostratus* до такой степени, что эмбрионы горчка, находящиеся в камерах жаберной полости,



повреждают ресничный эпителий жабр. В другой публикации [66] авторы отмечают повышение дыхательной активности зараженных моллюсков, что, по их мнению, свидетельствует о конкуренции моллюска и эмбрионов горчака за кислород. Серия специальных экспериментов [54] показала, что наличие эмбрионов *R. amarus* в жабрах *Anodonta* и *Unio* угнетает рост и снижает плодовитость последних. По нашим данным, в популяции *Colletopterum (Piscinaliana) cyreum* (Drouët, 1881) (= *Anodonta cyrea*) из низовьев Куры, характеризующейся интенсивным заражением, жабры моллюсков испытывают, помимо прочего, значительное механическое воздействие, вызывающее разрывы и деформацию стенок жабр. Лепестковидные, расщепленные в прилежащей к выводящему сифону части жабры отмечены у самых крупных экземпляров моллюска, подвергающихся ежегодному многолетнему заражению.

Моллюск способен отторгать икру и эмбрионов горчака [20, 42, 63]. Причины этого могут быть различны, например, ухудшение условий среды, вызывающее общие нарушения физиологии моллюска [58]. Абортирование эмбрионов *Rhodeus ocellatus kurumeus* (Jordan et Thompson, 1914) (живых и постмортально) моллюсками рода *Anodonta* было выше в крупных моллюсках при высокой плотности эмбрионов и при уменьшении количества растворенного кислорода в связи с повышением температуры воды [41]. Абортирование отложенной икры моллюском может иметь и эволюционные причины — недостаточность коэволюционной согласованности адаптаций [63].

Считается [21, 54, 63], что горчаки избегают затрат на вынашивание глохидиев моллюсков, т. е. минимизируют или сводят к нулю свой вклад в репродуктивный успех хозяина. В оз. Кенон, где обитают перловицы родов *Nodularia*, *Tumidiana* и *Unio* и дальневосточные беззубки рода *Anemina*, исследованные в период наблюдения с начала мая по июнь особи вида *R. sericeus* прикрепленных глохидиев не имели. Однако сборы из оз. Арей, напротив, показали, что все горчаки имели прикрепленные и инкапсулированные глохидии беззубок (роды *Buldowskia*, *Amuranodonta*, *Dahurinaia*). Их общее количество на одном экземпляре горчака составляло от 14 до 68 экз.

Количество (пределы и среднее) и расположение глохидиев моллюсков родов *Buldowskia* и *Amuranodonta* на разных участках тела горчака *R. sericeus*, оз. Арей (15 экз.):

Тело 2–4(3)		Плавники	
жаберные крышки	1–4(2)	хвостовой	4–17(10)
ноздри	2–5(2)	грудной	3–9(6)
глаза	1–3(2)	брюшной	2–7(4)
яйцеклад	2–5(3)	анальный	1–5(3)

Наблюдения (2004, 2005) показали, что глохидиоз вызывает гибель наиболее инфицированных особей горчака. Возможно, эти данные можно объяснить необычными условиями озера — небольшой размер (4,6 км<sup>2</sup>), отсутствие притоков, куда могли бы уйти горчаки во время выхода глохидиев, мощные илистые отложения, низкое содержание кислорода. При содержании в аквариуме моллюсков и горчаков глохидии успешно заражали последних.

**Специализация в отношении хозяев.** Горчаки откладывают икру в жаберную полость пресноводных моллюсков семейства Unionidae, намного реже Margaritiferidae [9, 68]. В бассейне Куры и в Ленкорань-чае мы обнаружили горчака в *Colletopterum*

(*Piscinaliana*) *cyreum*. В бассейне Амура хозяевами горчаков служат моллюски родов *Nodularia*, *Tumidiana*, *Unio*, *Buldowskia*, *Amuranodonta*, *Dahurinaia*. Следует иметь в виду, что систематика пресноводных моллюсков не устоялась и многие роды и виды, выделяемые отечественными авторами в фауне России и сопредельных стран [16], не признаются в других странах [32, 33]. Икра или эмбрионы горчаков никогда не были обнаружены в моллюсках семейств Corbiculidae, Sphaeriidae или Dreissenidae [37, 43, 45, 48], хотя горчаки симпатричны с ними во всей области обитания последних. Козволюцию на более низком таксономическом уровне — влияние филогенеза внутри Acheilognathinae на филогенез в рамках Unionidae — доказать трудно. Одним из критериев коэволюции может служить согласованность общего строения филогенетических деревьев [50], что было специально проанализировано применительно ко всему подсемейству Acheilognathinae [45]. Было показано, что горчаки рода *Rhodeus* демонстрируют предпочтение моллюскам подсемейств Anodontinae и Unioninae, тогда как *Acheilognathus* (включая *Acanthorhodeus*) и *Tanakia* предпочитают Ableminae. На видовом уровне прослеживается разделение горчаков на специалистов (например, *Acheilognathus peihoensis*) и относительных генералистов (например, *Rhodeus ocellatus*, *R. amarus*), но, по-видимому, на этом таксономическом уровне экологические причины и физиологическая «пригодность» моллюсков-хозяев имеют более существенное значение, нежели коэволюционные ограничения [55]. В Северной Америке, где *R. amarus* был интродуцирован и, естественно, не имеет никакой общей эволюционной истории с обитающими там моллюсками, горчак нерестится с *Anodonta cataracta* Say, 1817 и *Elliptio complanata* (Lightfoot, 1786). В лабораторных условиях успешный нерест зарегистрирован с южно-африканскими видами моллюсков. К. Бредер [23] считал, что любой горчак может нереститься с любым доступным видом из Unionidae. В нетипичных условиях при отсутствии подходящих моллюсков горчак может, по-видимому, выметывать икру и на неживой субстрат [35, 75]. Нам известно сообщение, что в карьерах близ г. Читы, куда горчак попал с паводком из р. Ингоды, он нерестился прямо на камнях.

**Морфологические и этологические адаптации.** Использование живого двустворчатого моллюска в качестве нерестового субстрата требует осуществления трех основных комплексов поведенческих актов: 1) выбор подходящего моллюска или моллюсков (оценка пригодности моллюска для каждого единичного акта откладки икры в серии нерестов); 2) охрана доминантным самцом территории около моллюска (моллюсков) и привлечение самки; 3) синхронизация откладки икры и оплодотворения. В целом нерестовое поведение горчака можно охарактеризовать как весьма сложное, изменчивое, включающее несколько программ, реализуемых в зависимости от особенностей состава нерестовой группы [51, 61, 64–67]. Это приводит к предположению, что очень сильное действие отбора в отношении регуляции схем нерестового поведения и выбора моллюска как ключевых моментов определяет репродуктивный успех.

Последовательность действий самки европейского горчака собственно по откладке икринок в жаберную полость моллюска детально описана [30, 75]. Последующие исследования показали большое сходство этой схемы у всех других видов горчаков. Перед самой откладкой икры мускульный конический орган, расположенный у основания яйцеклада, увеличивается, и в нем располагается 1–6 овулировавших яиц, позади которых скапливается моча; самка вводит конический орган в выводящий сифон моллюска, конус сокращается, и моча под давлением проталкивает икринки по всей длине яйцеклада; в момент прохождения икринок яйцеклад становится ригидным, распрямляясь вдоль основания полужабр

моллюска. Сразу после прохождения икринок яйцеклад снова становится мягким, и самка быстро удаляется в сторону от моллюска [40]. Одноразовая откладка яиц длится менее 1 с. Горчак нерестится порционно в течение всего нерестового сезона, длительность которого зависит от температурных условий. Нерест большинства видов горчаков происходит при температуре воды 18–26 °С. За сезон одна самка откладывает не более 500 яиц, обычно 80–250 у европейского горчака [36, 63].

Высказанное выше предпочтение видам рода *Rhodeus* моллюсков подсемейств Anodontinae и Unioninae, а также видам родов *Acheilognathus* (включая *Acanthorhodeus*) и *Tanakia* — подсемейства Ableminae может быть обусловлено особенностями строения жаберного аппарата моллюсков. У Unionidae выделяют четыре основных типа строения жабры: тип А — внутренние пластины не образуют истинных трубок и не имеют септ (характерен для Ableminae), тип В — полость жабры разделена на трубки, имеющие перфорированные септы (характерен для Unionidae), тип С — полость жабры разделена на трубки, имеющие неперфорированные септы (характерен для Unionidae), тип D — трубки трехраздельные, имеющие неперфорированные септы (характерен для Anodontinae) [77, цит. по: 55]. Тип А — наиболее простой, тип D — наиболее сложный. Эмбрионы *Rhodeus* имеют крылообразные выросты желточного мешка; кроме того, все эмбрионы всех видов рода *Rhodeus* и некоторые из *Tanakia* и *Acheilognathus* имеют чешуйчатые выросты на поверхности желточного мешка [12, 13, 19, 31, 71]. Эти особенности позволяют эмбрионам пассивно закрепляться во внутренних камерах жабр и избегать преждевременного выноса во внешнюю среду с потоком воды, проходящим через жабры.

Морфофизиологические адаптации, характеризующие эмбриональное развитие горчака, заметно отличают его от развития других карповых рыб, протекающего во внешней среде. Определяющим фактором является ограниченное количество кислорода, которое может изредка достигать даже критических летальных величин, если моллюск плотно закрывает створки в силу разных причин. Первой адаптацией к низкому содержанию кислорода является ранний выклев — через 36 ч после оплодотворения при длине примерно 3,3 мм. Это намного раньше, чем у других карповых умеренной зоны, и даже раньше, чем у тропического вида *Danio rerio* (Hamilton-Buchanan, 1822) [19]. Полагают, что выход из яйцевой оболочки значительно облегчает дыхание поверхностью тела; кроме того, эмбрионы горчака способны переходить на анаэробный гликолиз [63]. Исключительное развитие получает сосудистая система желточного мешка и спинной и анальной плавниковых складок [12, 70]. Выход из моллюска сопровождается исключительно быстрыми и значительными морфологическими изменениями, затрагивающими, прежде всего, скелетную систему. По нашим данным, элементы жаберных дуг, челюстей, грудного и хвостового плавников начинают окостеневать непосредственно сразу по выходе из моллюска.

### Заключение

Проанализированные данные дают основание считать, что симбиотические связи между горчаком и моллюском включают две отдельные системы отношений: 1) моллюск — хозяин (носитель) для развивающихся эмбрионов горчака; 2) горчак — хозяин Glochidies моллюска. Эти системы реализуются в жизненных циклах как горчака, так и моллюска, без явной взаимной детерминации как на организменном, так и на популяционном уровне, поэтому в методическом плане они должны рассматриваться как условно независимые, пока не будет доказано обратное.



По типу среды обитания горчак (каждый вид подсемейства *Acheilognathinae*) на ранней стадии развития (от зиготы до начала личиночной стадии) должен быть отнесен к онтобионтам. По природе взаимодействий между моллюском и эмбрионом горчака эта ассоциация может быть охарактеризована как одна из форм паразитизма, поскольку наблюдается соответствие нескольким основным критериям, определяющим паразито-хозяйинные отношения. Приведенные выше данные показывают, что в большинстве случаев защитные меры со стороны хозяина полностью (или почти полностью) нивелируют отрицательное воздействие паразита, что делает отношения условно нейтральными. Однако толерантность хозяина находится в динамической зависимости от факторов внешней среды или демографической ситуации в популяциях как горчака, так и моллюска, и их отношения могут принимать антагонистический характер. Горчаки как подсемейство и почти все его отдельные виды могут быть отнесены к поликсенным паразитам, а использование ими того или иного конкретного хозяина определяется широким спектром экологических и биологических факторов, а также доступностью хозяев.

Развивающиеся эмбрионы горчака физиологически зависимы от хозяина — прежде всего от уровня активности его дыхания и степени потребления кислорода на собственные нужды. Однако данных, указывающих на то, что моллюск может погибнуть, будучи инфицирован более определенного уровня, нет. В отличие от типичных паразитов, репродукционный потенциал горчака примерно равен таковому хозяина-моллюска, поскольку оба зависят в значительной степени от физического объема жаберных полостей, в которых происходит развитие как глосидиев, так и эмбрионов горчака.

Морфофизиологические адаптации эмбрионов горчака к развитию в жаберной полости моллюска весьма значительны. При низкой индивидуальной и популяционной плодовитости защита сравнительно немногочисленных развивающихся эмбрионов позволяет сохранять воспроизводительную способность популяции. На организменном уровне возможно развитие эмбрионов во внешней среде, что доказывается высоким процентом выживаемости эмбрионов в экспериментальных условиях при свободном содержании в чашках Петри. Однако на популяционном уровне воспроизводство горчака без участия моллюска-хозяина невозможно.

По форме взаимодействия отношения горчака и моллюска могут считаться своеобразным примером гнездового паразитизма как типа межвидовых отношений, при которых один вид обеспечивает пищей и/или защитой потомство другого вида, способствуя репродуктивному успеху чужого генотипа. Этот вывод согласуется с мнением некоторых других авторов [54, 67]. Однако отношения горчака и моллюска отличаются от истинного гнездового паразитизма птиц, поскольку энергетические потери приемных родителей — хозяев паразитирующего чужого птенца всегда велики и могут быть количественно оценены (затраты энергии на полеты за пищей для чужого птенца и утрата инвестированной в свои яйца энергии при их гибели или гибели птенцов), тогда как ущерб, наносимый моллюску, в паре горчак — моллюск может значительно варьировать или вообще отсутствовать.

\* \* \*

Авторы благодарны Н. Мустафаеву и Ш. Ибрагимову (Институт зоологии Азербайджана) за помощь в организации полевых работ в Азербайджане и А. Клишко за всестороннюю поддержку во время экспедиционных выездов и при содержании горчаков и моллюсков в аквариумах.

## Литература

1. Барабаничиков Е. И. Обнаружение икры пескаря-леля *Sarcocheilichthys sinensis* (Cyprinidae) в мантийной полости двустворчатых моллюсков рода *Lanceolata* (Bivalvia, Unionidae) // Вопр. ихтиол. 2004. Т. 44, № 4. С. 565–566.
2. Беклемишев В. И. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М., 1970. 499 с.
3. Босуцкая Н. Г., Насека А. М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М., 2004. 389 с.
4. Бурцев М. С. Пасквиль на эволюцию. Искусственная жизнь, как метод компьютерного моделирования нелинейных процессов. URL: [http://www.keldysh.ru/pages/mrbur-web/publ/burtsev.\(2007\).perm.pdf](http://www.keldysh.ru/pages/mrbur-web/publ/burtsev.(2007).perm.pdf)
5. Гиченок Л. А. Экологическая концепция паразитизма А. А. Филиппченко и ее развитие // Материалы I Всесоюз. симпоз. «Эволюция паразитов». Тольятти, 1991. С. 37–42.
6. Догель В. А. Курс общей паразитологии. Л., 1941. 287 с.
7. Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Определители по фауне СССР. М.; Л., 1952. Т. 46. 376 с.
8. Жадин В. И. Семейство Unionidae. Фауна СССР. Вып. 1. Моллюски. М.; Л., 1938. Т. 4. 170 с.
9. Жульков А. И., Никифоров С. Н. Некоторые данные по морфологии и биологии горчака *Rhodeus sericeus* реки Тымь (Сахалин) // Вопр. ихтиол. 1988. Т. 28. Вып. 1. С. 149–153.
10. Зюганов В., Зотин А., Незлин Л., Третьяков В. Жемчужницы и их связь с лососевыми рыбами. М., 1994. 104 с.
11. Иорданский Н. Н. Эволюция жизни. М., 2001. 425 с.
12. Крыжановский С. Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (Cyprinoidei и Siluroidei) // Труды Института морфологии животных АН СССР. 1949. Вып. 1. С. 5–332.
13. Крыжановский С. Г., Смирнов А. И., Соин С. Г. Материалы по развитию рыб реки Амура. Труды Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. М., 1951. Т. 2. С. 5–22.
14. Скрыбин К. И. Симбиоз и паразитизм в природе. Введение в изучение биологических основ паразитологии. Петроград, 1923. 206 с.
15. Стадниченко А. П., Стадниченко Ю. А. О воздействии личинок горчака на пластинчатожабного моллюска *Unio rostratus gentilis* Naas // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17. Вып. 5. С. 57–61.
16. Старобогатов Я. И., Прозорова Л. А., Богатов В. В., Саенко Е. М. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Моллюски, полихеты, немертины / под ред. С. Я. Цалолыхина. СПб., 2004. Т. 6. С. 94–92.
17. Филиппченко А. А. Экологическая концепция паразитизма // Уч. зап. ЛГУ. 1937. Вып. 4. Т. 13.
18. Ahmadjian V., Paracer S. Symbiosis: an introduction to biological associations. Hanover; New Hampshire, 1986. 212 p.
19. Aldridge D. C. Development of European bitterling in the gills of freshwater mussels // J. Fish Biol. 1999. Vol. 54. P. 138–151.
20. Balon E. K. Note on the number of Danubian bitterlings developmental stages in mussels // Věstn. Česk. Spol. Zool. 1962. Vol. 26. P. 250–256.
21. Blažek R., Jurajda P., Koubková B., Gelnar M. Distribution of glochidial larval stages of unionean mussels (Mollusca: Unionidae) within the populations of host fishes // Books of abstracts of the 5th International Symposium on Fish Parasites. České Budějovice, Institute of Parasitology Academy of Science of the Czech Republic. České Budějovice, 1999. P. 15–211.
22. Bohlen, J., Slechtova, V., Bogutskaya N., Freyhof J. Across Siberia and over Europe: phylogenetic relationships of the freshwater fish genus *Rhodeus* in Europe and the phylogenetic position of *R. sericeus* from the river Amur // Mol. Phylogen. Evol. 2006. Vol. 40. P. 856–865.
23. Breder C. M. *Rhodeus amarus* spawning in American mussels // Copeia. 1933. P. 147–148.
24. Breder C. M., Rosen D. E. Modes of reproduction in fishes. New York, 1966. 941 p.
25. Candolin U., Reynolds J. D. Adjustments of ejaculation rates in response to risk of sperm competition in a fish, the bitterling (*Rhodeus sericeus*) // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Biol. Sci. 2002. Vol. 269. P. 1549–1553.
26. Candolin U., Reynolds J. D. Sexual signaling in the European bitterling: females learn the truth by direct inspection of the resource // Behav. Ecol. 2001. Vol. 12. P. 407–411.
27. Candolin U., Reynolds J. D. Why do males tolerate sneakers? Tests with the European bitterling, *Rhodeus sericeus* // Behav. Ecol. Sociobiol. 2002. Vol. 12. P. 407–411.

28. Combes C. Parasitism. The Ecology and Evolution of Intimate Interactions. Chicago, 2001. 552 p.
29. Crofton H. D. A quantitative approach to parasitism // Parasitology. 1971. Vol. 62. P. 179–194.
30. Duyvené de Wit J. J. Some observations on the European bitterling (*Rhodeus amarus*) // S. Afr. J. Wetenskap. 1955. Vol. 51. P. 249–251.
31. Fukuhara S., Nagata Y., Maekawa W. Miniature scaly tubercles on the yolk sac of rhodeine cyprinid fishes in prolarval stages // Japan. J. Ichthyol. 1982. Vol. 29. P. 232–236.
32. Graf D. L. Palearctic freshwater mussel (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) diversity and the Comparative Method as a species concept // Proc. Acad. Nat. Sci. 2007. Vol. 156. P. 71–88.
33. Graf D. L., Cummings K. S. Review of the systematics and global diversity of freshwater mussel species (Bivalvia: Unionoida) // J. Mollusc. Stud. 2007. Vol. 73. P. 291–314.
34. Hoeksema J. D., Bruna E. M. Pursuing the big questions about interspecific mutualism: a review of theoretical approaches // Oecologia. 2000. Vol. 125. P. 321–330.
35. Holčík J. Density, age composition and sex ratio of the bitterling (*Rhodeus sericeus amarus*) in an oxbow and a running water body // Biologia (Bratislava). 1959. Vol. 14. P. 652–664.
36. Holčík J. *Rhodeus sericeus* // The Freshwater Fishes of Europe. Vol. 5/I. Cyprinidae / ed. by P. M. Bănărescu. Wiesbaden, 1999. P. 1–32.
37. Huang Y., Liu H., Wu X., Ouyang S. Testing the relationships of Chinese freshwater Unionidae (Bivalvia) based on analysis of partial mitochondrial 16S rRNA sequences // J. Mollusc. Stud. 2002. Vol. 68. P. 359–363.
38. Kanoh Y. Pre-oviposition ejaculation in externally fertilizing fish: how sneaker male rose bitterlings contrive to mate // Ethology. 1996. Vol. 102. P. 883–899.
39. Kanoh Y. Reproductive success associated with territoriality, sneaking and grouping in male rose bitterlings, *Rhodeus ocellatus* (Pisces: Cyprinidae) // Environ. Biol. Fishes. 2000. Vol. 57. P. 143–154.
40. Keenleyside M. H. A. Diversity and adaptation in fish behaviour. Berlin, 1979.
41. Kitamura J. Factors affecting seasonal mortality of rosy bitterling (*Rhodeus ocellatus kurumeus*) embryos on the gills of their host mussel // Popul. Ecol. 2005. Vol. 47. P. 41–51.
42. Kondo T., Matsumura N., Hashimoto M., Nagata Y. Emergence of the rose bitterling larvae from the host mussel // Japan. J. Ichthyol. 1987. Vol. 36. P. 23–26.
43. Kondo T., Yamashita J., Kano M. Breeding ecology of five species of bitterling (Pisces: Cyprinidae) in a small creek // Physiol. Ecol. Japan. 1984. Vol. 21. P. 53–62.
44. Košík R. Choice of mussels in the reproduction behaviour of bitterling (*Rhodeus sericeus amarus*, Bloch 1782) // Acta Fac. Paed. Univ. Tyrnaviensis, Ser. B. 2001. Vol. 5. P. 51–57.
45. Liu H.-Zh., Zhu Y.-R., Smith C., Reichard M. Evidence of host specificity and congruence between phylogenies of bitterling and freshwater mussels // Zoological Studies. 2006. Vol. 45. N 3. P. 428–434.
46. Mills S. C., Reynolds J. D. Mussel ventilation rates as approximate cue for host selection by bitterling, *Rhodeus sericeus* // Oecologia (Berlin). 2002. Vol. 131. P. 473–478.
47. Mills S. C., Reynolds J. D. The bitterling-mussel interaction as a test case for co-evolution // J. Fish Biol. 2003. Vol. 63 (Suppl. A). P. 84–104.
48. Okazaki M., Naruse K., Shima A., Arai R. Phylogenetic relationships of bitterlings based on mitochondrial 12S ribosomal DNA sequences // J. Fish Biol. 2001. Vol. 58. P. 89–106.
49. Paracer S., Ahmadjian V. Symbiosis. Oxford, 2000. 232 p.
50. Poulin R. Evolutionary ecology of parasites: from individuals to communities. London, 1998. 212 p.
51. Przybylski M., Reichard M., Spence R., Smith C. Spatial distribution of oviposition sites determines variance the reproductive rate of European bitterling (*Rhodeus amarus*) // Behaviour. 2007. Vol. 144. P. 1403–1417.
52. Reichard M., Bryja J., Ondračková M., Dávidová M., Kaniewska P., Smith C. Sexual selection for male dominance reduces opportunities for female mate choice in the European bitterling (*Rhodeus sericeus*) // Mol. Ecol. 2005. Vol. 14. P. 1533–1542.
53. Reichard M., Jurajda P., Smith C. Male-male interference competition decreases spawning rate in the European bitterling (*Rhodeus sericeus*) // Behav. Ecol. Sociobiol. 2004. Vol. 56. P. 34–41.
54. Reichard M., Ondračková M., Przybylski M., Liu H., Smith C. The costs and benefits in an unusual symbiosis: experimental evidence that bitterling fish (*Rhodeus sericeus*) are parasites of unionid mussels in Europe // J. Evol. Biol. 2006. Vol. 19. P. 788–796.
55. Reichard M., Przybylski M., Kaniewska P., Liu H., Smith C. A possible evolutionary lag in the relationship between freshwater mussels and European bitterling // J. Fish Biol. 2007. Vol. 70. P. 709–725.

56. Reichard M., Smith C., Jordan W. C. Genetic evidence reveals density-dependent mediated success of alternative mating behaviours in the European bitterling (*Rhodeus sericeus*) // Mol. Ecol. 2004. Vol. 13. P. 1569–1578.
57. Reynolds J. D., Debusse V. J., Aldridge D. C. Host specialisation in an unusual symbiosis: European bitterlings spawning in freshwater mussels // Oikos. 1997. Vol. 78. P. 539–545.
58. Reynolds J. D., Guillaume H. Effects of phosphate on the reproductive symbiosis between bitterlings and freshwater mussels: implications for conservation // J. Appl. Ecol. 1998. Vol. 35. P. 575–581.
59. Smith C., Douglas A., Jurajda P. Sexual conflict, sexual selection and sperm competition in the spawning decisions of bitterling (*Rhodeus sericeus*) // Behav. Ecol. Sociobiol. 2002. Vol. 51. P. 433–439.
60. Smith C., Reichard M., Jurajda P. Assessment of sperm competition by the bitterling (*Rhodeus sericeus*) // Behav. Ec. Sociobiol. 2003. Vol. 53. P. 206–213.
61. Smith C., Reichard M. Females solicit sneakers to improve fertilisation success in the bitterling fish (*Rhodeus sericeus*) // Proceedings of the Royal Society London, Series B. 2005. Vol. 272. P. 1683–1688.
62. Smith C., Reichard M., Douglas A., Jurajda P. Population consequences of behaviour in the European bitterling (*Rhodeus sericeus* Cyprinidae) // Ecol. Freshwater Fish. 2006. Vol. 15. P. 137–145.
63. Smith C., Reichard M., Jurajda P., Przybylski M. The reproductive ecology of the European bitterling (*Rhodeus sericeus*) // J. Zool. London. 2004. Vol. 262. P. 107–124.
64. Smith C., Reynolds J. D., Sutherland W. J. The population consequences of reproductive decisions // Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 2000. Vol. 267. P. 1327–1334.
65. Smith C., Reynolds J. D., Sutherland W. J., Jurajda P. Adaptive host choice and avoidance of superparasitism in the spawning decisions of bitterling (*Rhodeus sericeus*) // Behav. Ecol. Sociobiol. 2000. Vol. 48. P. 29–35.
66. Smith C., Rippon K., Douglas A., Jurajda P. A proximate cue for oviposition site choice in the bitterling (*Rhodeus sericeus*) // Freshwater Biology. 2001. Vol. 46. P. 903–911.
67. Smith C., Zhu Y., Liu H., Reichard M. Deceptive female oviposition behaviour elicits male ejaculatory behaviour in the European bitterling (*Rhodeus amarus*) // J. Fish Biol. 2007. Vol. 71. P. 1841–1846.
68. Smith D. G., Hartel K. E. Margariferidae (Mollusca: Unionida): host for *Rhodeus* (Pisces: Cyprinidae) // Pol. Arch. Hydrobiol. 1999. Vol. 46. P. 272–281.
69. Somerton D. A., Donaldson W. Parasitism of the golden king crab, *Lithodes aequispinus*, by two species of snailfish, genus *Careproctus* // Fish. Bull. 1998. Vol. 96. P. 871–884.
70. Suzuki N., Hibiya T. Development of eggs and larvae of two bitterlings, *Rhodeus atremius* and *R. suigensis* (Cyprinidae) // Japan J. Ichthyol. 1984. Vol. 31. P. 287–296.
71. Suzuki N., Oka A., Sugoh Y., Yamakawa K., Hibiya T. Development of the bitterling, *Tanakia tanago* (Cyprinidae), with a note on minute tubercles on the skin surface // Japan. J. Ichthyol. 1986. Vol. 33. P. 225–231.
72. Thrall P. H., Hochberg M. E., Burdon J. J., Bever J. D. Coevolution of symbiotic mutualists and parasites in a community context // Trends Ecol. Evol. 2006. Vol. 22. N 3. P. 120–126.
73. Uchida K. Life history of *Aulichthys japonicus* Brevoort (Hemibranchii, Pisces) // Japan. J. Zool. 1934. Vol. 5. P. 4–5.
74. Vanderplank F. L. *Nothobranchius* and *Barbus* species: indigenous anti-malarial fish in East Africa // East Afr. Med. J. 1941. Vol. 17. P. 421–436.
75. Wiepkema P. R. An ethological analysis of the reproductive behaviour of the bitterling (*Rhodeus amarus* Bloch) // Arch. Neerl. Zool. 1961. Vol. 14. P. 103–199.
76. Wisenden B. D. Alloparental care in fishes // Rev. Fish Biol. Fisher. 1999. Vol. 9. P. 45–70.
77. Wu X. Studies on freshwater Mollusca in mid–lower reaches of Changjiang River. PhD thesis. Wuhan: Chinese Academy of Sciences, Institute of Hydrobiology, 1998.
78. Yau C., Collins M. A., Everson I. Commensalism between a liparid fish (*Careproctus* sp.) and stone crabs (Lithodidae) photographed *in situ* using a baited camera // J. Marine Biol. Assoc. UK. 2000. Vol. 80. P. 379–380.