

**НОВЫЕ ДАННЫЕ О ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ  
РЫБ (CYPRINIDAE) И МОЛЛЮСКОВ (BIVALVIA,  
MARGARITIFERIDAE, UNIONIDAE) РОССИЙСКОГО  
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА**

**Е.М. Саенко<sup>1</sup>, Д.М. Палатов<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,  
пр. 100-летия Владивостока, 159, г. Владивосток, 690022, Россия. E-mail: sayenko@biosoil.ru

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (ИПЭЭ РАН), г. Москва, Россия.  
E-mail: triops@yandex.ru

Обсуждаются находки икры и предличинок горчаков *Rhodeus sericeus* в жабрах пресноводных двустворчатых моллюсков из бассейна р. Раздольная. В жемчужницах *Margaritifera dahurica* из р. Комаровка (приток Раздольной) на территории Уссурийского заповедника обнаружены икра и предличинки, а в перловицах *Nodularia douglasiae* из р. Раздольная выявлены предличинки на разных этапах развития.

**NEW DATA ON RELATIONSHIPS BETWEEN FISHES (CYPRINIDAE)  
AND MOLLUSKS (BIVALVIA, MARGARITIFERIDAE, UNIONIDAE)  
IN THE RUSSIAN FAR EAST**

**E.M. Sayenko<sup>1</sup>, D.M. Palatov<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS, 159 Stoletiya Vladivostoka Avenue,  
Vladivostok, 690022, Russia. E-mail: sayenko@biosoil.ru

<sup>2</sup>A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia.  
E-mail: triops@yandex.ru

The findings of bitterling (*Rhodeus sericeus*) eggs and larvae in the gill chambers of freshwater bivalve mollusks from Razdolnaya River basin are discussed. Bitterling eggs and larvae were registered in *Margaritifera dahurica* pearl mussels from Komarovka river, a tributary of Razdolnaya River, on the territory of the Ussuriysky Nature Reserve. Bitterling larvae at different stages of development were also found in *Nodularia douglasiae* mussels from Razdolnaya River.

**Введение**

В зависимости от особенностей нереста выделяют несколько экологических групп рыб, среди которых особое место занимают рыбы, прячущие икру в беспозвоночных (Макеева, 1992). В их число входит так называемая остракофильная группа, куда относят рыб, откладывающих икру при помощи яйцеклада в мантийную полость пресноводных двустворчатых моллюсков (Крыжановский, 1949; Крыжановский и др., 1951; Макеева и др., 2011). Представителями остракофильной группы являются некоторые карповые рыбы, а именно горчакоподобные Acheilognathinae – это колючие горчаки (*Acanthorhodeus*), ханкинские горчаки

(*Acheilognathus*), обыкновенные горчаки (*Rhodeus*), горчаки танакия (*Tanakia*), а также ряд пескариевых Gobioninae, а именно пескари-лени (*Sarcocheilichthys*) (Kondo et al., 1984; Барабанщиков, 2004; Smith et al., 2004; Liu et al., 2006; Reichard et al., 2007a, b; Хлопова, 2009; и др.).

Большинство видов Acheilognathinae обитает на территории Восточной Азии. Следует отметить, что в статье мы будем придерживаться доминирующей в настоящее время идеи о валидности родов *Acanthorhodeus* и *Acheilognathus*, при этом в отличие от колючих горчаков, включающих совсем небольшое количество видов, так называемые ханкинские горчаки стали рассматриваться как более южный род, в который входит более сорока видов из Юго-Восточной Азии (Banarescu, 1990; Chang et al., 2014). В Европе встречается европейский горчак *Rhodeus amarus*, а в водоемах Средней Азии – глазчатый горчак *Rhodeus ocellatus*.

Эмбриональный период развития рыб, когда питание идет за счет желтка, делят на период икринки (до вылупления зародышей) и предличинки (после вылупления) (Макеева, 1992). У горчаков период развития зародышей в оболочке икринок короткий, после вылупления предличинки остаются в жабрах моллюсков около месяца. Следующий, личиночный период развития характеризуется переходом рыб на экзогенное питание фито- и зоопланктоном. Считается, что основное время развития остракофильных рыб в моллюсках после вылупления зародышей из оболочек относится к предличинкам и перед самым выходом из моллюска – к личинкам (Макеева, 1992).

Развитие эмбрионов и предличинки остракофильных рыб приспособлено к условиям жизни в полужабрах моллюсков, где предличинки получают необходимые для жизнедеятельности кислород, питание и защиту от неблагоприятных условий окружающей среды, покидая моллюсков уже активно плавающими и способными к самостоятельному существованию. Повторим, что развитие рыб внутри моллюска продолжается довольно долго, около одного месяца, однако в течение первых дней эмбрионального развития может произойти выброс развивающихся зародышей (Mills, Reynolds, 2002; Kitamura, 2005), для чего моллюски усиливают прокачку воды через жабры. Существуют различные морфологические особенности предличинки рыб, позволяющие им удерживаться такое длительное время в полужабрах моллюска. Для предличинки обыкновенного горчака характерно наличие крыловидных выростов желточного мешка, количество и размер подобных выростов у разных видов различаются. Предличинки европейского обыкновенного горчака *R. amarus* имеют два симметричных крыловидных выроста переднего отдела желточного мешка (Крыжановский и др., 1951). Предличинки амурского обыкновенного горчака *R. sericeus* также имеют два выроста переднего отдела желточного мешка, но они больше по размеру (Suzuki et al., 1986; Suzuki, Jeon, 1987, 1988; Aldridge, 1999). У личинок амурского горчака *R. amurensis* три выроста желточного мешка – один передний и два боковых (Саенко, Хлопова, 2009; Хлопова, 2009; Sayenko, Khloпова, 2009). Наибольшее количество выростов желточного мешка (их четыре: передний, нижний и два боковых) отмечено у личинок глазчатого горчака *R. ocellatus* (Макеева, 1976; Yi et al., 2021). Желточный мешок без крыловидных выростов у предличинки токийского горчака *Tanakia tanago* – только с парой небольших бугристых выступов (Suzuki et al., 1986), а также у амурского колючего горчака *Acanthorhodeus asmussii* (Саенко, Хлопова, 2009; Sayenko, Khloпова, 2009).

Все виды обыкновенных горчаков (*Rhodeus*), амурский колючий горчак *Acanthorhodeus asmussii*, некоторые виды ханкинских горчаков (*Acheilognathus*)

и танакий (*Tanakia*) имеют особые эпидермальные чешуйки на поверхности предличинки (Uchida, 1937; Fukuhara et al., 1982; Саенко, Хлопова, 2009; Sayenko, Khloпова, 2009; Kim, 2020), которые в какой-то мере помогают эмбриону оставаться в жабрах моллюска.

В отличие от горчаков, икра пескарей-леней *Sarcocheilichthys lacustris* вначале развивается в мантийной полости моллюска, и лишь затем предличинки крепятся к жаберным филаментам с помощью развитых грудных плавников (Барабанщиков, 2004; Sayenko, Khloпова, 2009).

На территории Дальнего Востока основные работы по изучению взаимоотношений рыб и моллюсков, биологии остракофильных рыб велись в бассейне реки Амур в Хабаровском крае и Забайкалье. Исследования показали, что обыкновенные горчаки *Rhodeus sericeus* и *R. amurensis* откладывают икру в перловицу *Nodularia douglasiae* и беззубку *Sinanodonta schrenkii* (Саенко, Хлопова, 2009; Хлопова, 2009; Sayenko, Khloпова, 2009). Предличинки обыкновенного горчака *R. sericeus* также отмечали у жемчужницы *Margaritifera dahurica* (Клишко, 2012), перловиц *Unio tumidus* и *U. pictorum*, беззубки *Amuranodonta sitaensis* (Клишко, 2012). Амурский колючий горчак *Acanthorhodeus asmussii* в бассейне Амура откладывает икру в жабры перловицы *N. douglasiae* и беззубок *Buldowskia shadini* и *S. schrenkii*, пескарь-лень *Sarcocheilichthys lacustris* – только в мантийную полость перловицы *N. douglasiae* (Саенко, Хлопова, 2009; Хлопова, 2009; Sayenko, Khloпова, 2009).

На Сахалине предличинки обыкновенного горчака отмечали в жабрах жемчужниц из р. Тымь (Жульков, Никифоров, 1988).

На территории Приморского края исследования по взаимоотношениям остракофильных рыб и пресноводных моллюсков велись в бассейне р. Уссури и оз. Ханка. В двустворчатых моллюсках из реки Уссури преимущественно отмечены икра и личинки обыкновенных и колючих горчаков: *Rodeus sericeus*, *R. amurensis*, *Acanthorhodeus asmussii*, *A. chankensis* (Барабанщиков, 2022). Кроме горчаков, для Уссури есть указание на остракофильный нерест пескаря-лентя *Sarcocheilichthys lacustris*, обнаруженные икринки были локализованы в мантийной полости перловиц *Lanceolaria grayii* и беззубок *Sinanodonta schrenkii* (Барабанщиков, 2022). В озере Ханка икра пескаря-лентя была найдена в перловицах *L. grayii*, а предличинки горчаков отмечены в жабрах беззубок *S. schrenkii* (Барабанщиков, 2004).

Опубликованных данных по остракофильному нересту рыб из бассейна р. Раздольная, Приморский край, до настоящего времени не было.

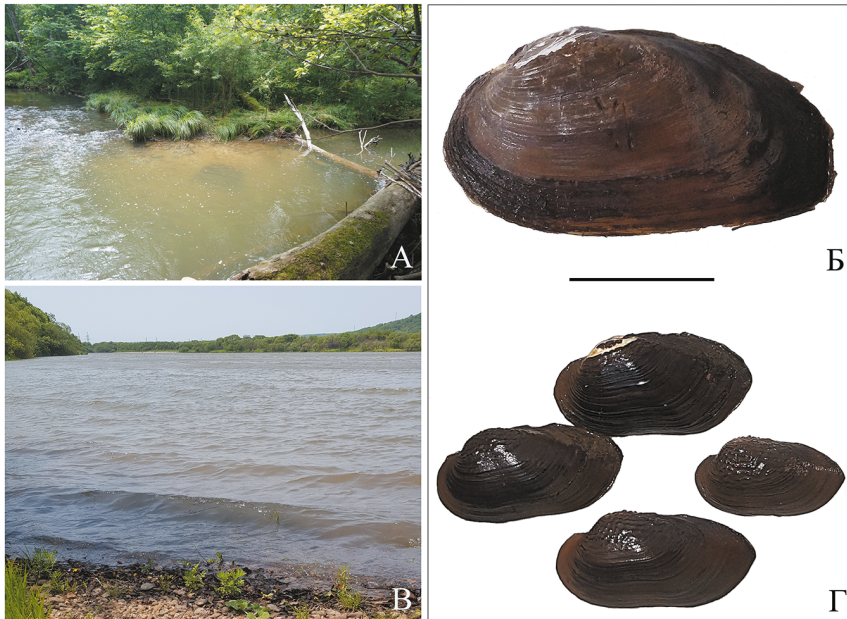
## Материал и методы

Материалом для работы послужили следующие сборы моллюсков (рис. 1):

1) жемчужницы *Margaritifera dahurica* (сем. Margaritiferidae) из р. Комаровка, территория Уссурийского государственного природного заповедника им. академика В.Л. Комарова (01.VII.1999, сб. Л.А. Прозорова; 05.VII.2016, сб. Е.М. Саенко, В.В. Богатов);

2) перловицы *Nodularia douglasiae* (сем. Unionidae) из р. Раздольная у ж/д станции Раздольное (29.V.2022, сб. Е.М. Саенко, И.А. Родионов).

У живых жемчужниц (вид находится под охраной) на месте проводили предварительный осмотр, в случае обнаружения признаков наличия икры промывали мантийную полость и жабры моллюска, после чего жемчужниц возвращали в реку; только 1 экземпляр был изъят и зафиксирован. Основную часть собранной икры зафиксировали 10% формальдегидом, остальную часть икры и все предличинки –



**Рис. 1.** Места сбора материала и вид собранных раковин, в которых обнаружены икра и предличинки горчаков: А – р. Комаровка (территория Уссурийского заповедника); Б – жемчужница *Margaritifera dahurica*; В – р. Раздольная; Г – перловицы *Nodularia douglasiae*. Масштабная линейка 5 см

75% спиртом. Предварительный осмотр перловиц также проводили на месте, экземпляры с обнаруженными предличинками фиксировали 75% спиртом.

Определение моллюсков дается согласно последним ревизионным данным (Клишко, 2014; Bolotov et al., 2016; Lopes-Lima et al., 2018, 2020). Описание икры и предличинки рыб, их определение проводили по приводимым в литературе данным (Крыжановский, 1949; Крыжановский и др., 1951; Макеева, 1976; Макеева и др., 2011).

Фотографии икры и предличинки, а также их промеры выполнены в Центре коллективного пользования «Биология и генетическая инженерия» (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) на бинокуляре AxioCam MRc (Carl Zeiss, Германия) с использованием камеры AxioCam HRc и программы Axiovision 4.6.

### Результаты и обсуждение

Для бассейна реки Раздольной указывают несколько видов горчаков, в первую очередь это обыкновенный горчак *Rhodeus sericeus* и колючий горчак *Acanthorhodeus chankaensis* (Шедько, 2001; Барабанщиков, Магомедов, 2002; Новиков и др., 2002). Как вполне массовый вид для р. Раздольная также указан *Acanthorhodeus asmuusii* (Таразанов, 2003). Относимый рядом специалистов в состав колючих горчаков *A. macropterus* другими авторами рассматривается в составе рода *Acheilognathus* (Zhu et al., 2016; Xu et al., 2020; и др.), следовательно, его присутствие на территории российского Дальнего Востока, включая указания для бассейна р. Раздольная (Шедько, 2001; Барабанщиков, Магомедов, 2002; Новиков и др., 2002), находятся под вопросом (Богущая, Насека, 2004; Романов, 2015). Вследствие этого мы не учитываем *A. macropterus* в списке видов бассейна реки Раздольной как не вполне подтвержденный для данной территории.

В жабрах моллюсков из реки Раздольной и ее притока Комаровки обнаружены икра и предличинки на разных стадиях развития, которые по особенностям морфологии мы относим к обыкновенному горчаку *Rhodeus sericeus*.

В наружных полужабрах одного экземпляра жемчужницы найдено две икринки и три предличинки, всего из жемчужниц было вымыто в общей сложности 150 икринок. Икра овальной формы, диаметр фиксированной икры составил 3,7–3,9 мм, диаметр желтка 2,0–2,4 мм (табл. 1, рис. 2). Предличинки на ранних стадиях развития с двумя симметричными крыловидными выростами переднего отдела желточного мешка (рис. 2).

Таблица 1

**Морфологические особенности предличинок остракофильных рыб:  
литературные и новые данные**

Вид	Форма и размеры зрелых икринок	Морфологические особенности предличинки		Ссылки
		Количество и расположение крыловидных выступов желточного мешка	Наличие особых эпидермальных чешуек	
Европейский горчак <i>Rhodeus amarus</i>	овальные	2 небольших (боковые)	имеются	Макеева и др., 2011
Глазчатый горчак <i>Rhodeus ocellatus</i>	овально-грушевидные, анимальный полюс сильно удлинён	4 (передний, нижний и два боковых)	имеются	Yi et al., 2021
Амурский горчак <i>Rhodeus amurensis</i>	овально-веретеновидные, вегетативный полюс заострен, анимальный полюс удлинён, d икры до 2,75 мм, d желтка ок. 1,6 мм	3 (передний и два боковых)	имеются	Крыжановский и др., 1951; Макеева и др., 2011
<b>Обыкновенный горчак</b> <i>Rhodeus sericeus</i>	овальные, d икры от 2,1 мм, d желтка ок. 2 мм	2 достаточно крупных (боковые)	имеются	Smith et al., 2004; Саенко, Хлопова, 2009; Макеева и др., 2011; <b>новые данные</b>
Амурский колючий горчак <i>Acanthorhodeus asmussii</i>	овальные, d икры до 1,45 мм	выростов нет	имеются	Макеева и др., 2011
Ханкайский колючий горчак <i>Acanthorhodeus chankaensis</i>	овальные, d икры до 2,28 мм	выростов нет	нет данных	Хлопова, 2009
Токийский горчак <i>Tanakia tanago</i>	овально-грушевидные, d икры до 2,2 мм	выростов нет, только пара небольших бугристых выступов	имеются	Suzuki et al., 1986
Горчак танакия <i>Tanakia signifer</i>	овально-грушевидные, d икры до 2,39 мм	выростов нет	имеются	Baek, Song, 2005; Kim et al., 2016
Пескарь-лень <i>Sarcocheilichthys lacustris</i>	округлые, очень крупные, матовые, d икры 4,7–6,5 мм, d желтка 1,8–1,9 мм	выростов нет	нет данных	Крыжановский и др., 1951

В четырех экземплярах *N. douglasiae* обнаружено 34 предличинки, все они были на более позднем этапе развития, чем предличинки из жемчужниц, разброс длины составил 5,3–7,5 мм. У некоторых экземпляров желточный мешок почти исчез, на голове заметен характерный для рода *Rhodeus* выступ, на верхней части головы между глаз, а также по спине вдоль позвоночника видны меланофоры (рис. 3).

Наличие в одном моллюске одновременно икры и предличинок, либо предличинок на разных этапах развития подтверждает порционность откладки икры горчачами (Крыжановский и др., 1951; Макеева, 1976; Макеева и др., 2011), а также то, что один и тот же моллюск может неоднократно стать объектом остракофильного нереста горчачков (Mills, Reynolds, 2003; Клишко, 2012).

Обнаруженные в нодуляриях предличинки горчачков были локализованы только во внутренних полужабрах моллюсков, а наружные полужабры всех четырех перловиц оказались заполнены глохидиями – собственными личинками моллюсков. В отличие от жемчужниц, вынашивающих глохидии в обеих полужабрах, униониды (как перловицы, так и беззубки) вынашивают глохидии только в наружных полужабрах. Предполагалось, что заполненные глохидиями марсупии (участки жабр, приспособленные к вынашиванию глохидиев) препятствуют попаданию икры в эти полужабры (Mills, Reynolds, 2003), однако показано, что даже в случаях, когда наружные полужабры унионид были пусты в течение всего периода развития предличинок, большинство предличинок все равно было локализовано во внутренних полужабрах моллюска (Саенко, Хлопова, 2009). Для жемчужниц также отмечали локализацию предличинок рыб именно во внутренних полужабрах (Клишко, 2012), хотя наружные и внутренние полужабры этих моллюсков морфологически не отличаются.

Максимальное количество предличинок остракофильных рыб, обнаруженных в одном моллюске, по разным источникам сильно варьирует (табл. 2). Так, для европейского горчача *Rhodeus amarus* указано до 257 предличинок в беззубках *Anodonta anatina* и до 149 предличинок в перловицах *Unio pictorum* (Smith et al., 2004). Для азиатского горчача *Tanakia lanceolata* максимально отмечено 94 предличинки в перловице *Inversiunio* sp. (Kondo et al., 1984).

Количество икринок горчачков, обнаруживаемых в моллюсках, как правило более 100 штук на одну двустворку (Mills, Reynolds, 2003). Хотя по количеству

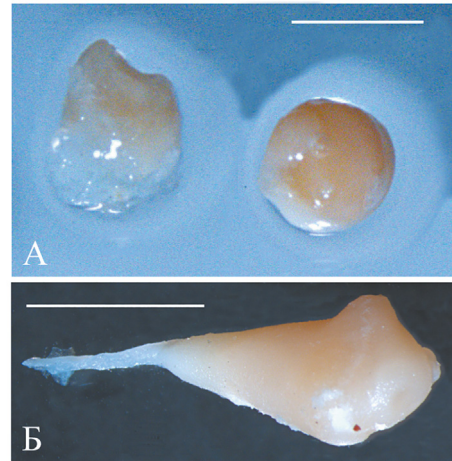


Рис. 2. Икра (А) и предличинка (Б) обыкновенного горчача *Rhodeus sericeus* из жемчужницы *Margaritifera dahurica*. Масштабные линейки 2 мм



Рис. 3. Разновозрастные предличинки обыкновенного горчача *Rhodeus sericeus* из перловицы *Nodularia douglasiae*. Масштабная линейка 2 мм

выявляемых икринок жемчужницы (*Margaritifera*) сопоставимы с унионидами (*Anodonta*, *Unio*, *Nodularia*), число развивающихся предличинок в жабрах жемчужниц обычно значительно меньше. В реке Тымь на Сахалине у *Margaritifera laevis* (= *M. sachalinensis*) выявлено до 15 предличинок (Жульков, Никифоров, 1988), а у *M. dahurica* из бассейна Амура – до 48 предличинок горчаков (Smith, Hartel, 1999; Клишко, 2012) (табл. 2). Разница в количестве икры и предличинок можно объяснить процессом выброса икры из моллюска в первые 1–4 дня, в итоге предличинок остается много меньше. Особенно активный процесс выброса икры и ранних предличинок отмечен у жемчужниц и беззубки *Anodonta cygnea* по сравнению с другими изученными беззубками (*Anodonta anatina*, *Sinanodonta woodiana*) и перловицами (*Unio*, *Nodularia*, *Tanakia*), что объясняют разным строением жабр моллюсков, а именно разной шириной водных трубочек в марсупиях (Smith, Hartel, 1999; Mills, Reynolds, 2003; Smith et al., 2004).

Таблица 2

**Максимальное количество предличинок (N) различных горчаковых, собранных из одного моллюска: литературные и новые данные**

Вид моллюска	N	Место сбора	Ссылка
Горчаки из рода <i>Rhodeus</i>			
<i>Margaritifera dahurica</i>	48	р. Онон (бассейн Амура)	Клишко, 2012
<i>Margaritifera dahurica</i>	10	р. Белая (бассейн Амура)	Smith, Hartel, 1999
<i>Margaritifera laevis</i>	15	р. Тымь, Сахалин	Жульков, Никифоров, 1988
<b><i>Margaritifera dahurica</i></b>	<b>3</b>	<b>р. Комаровка (бассейн Раздольной)</b>	<b>новые данные</b>
<i>Unio pictorum</i>	19	басс. р. Дунай, Словения	Balon, 1962
<i>Nodularia douglasiae</i>	51	р. Амур, Хабаровский кр.	Саенко, Хлопова, 2009
<b><i>Nodularia douglasiae</i></b>	<b>10</b>	<b>р. Раздольная</b>	<b>новые данные</b>
<i>Unio tumidus</i>	63	Великобритания	Aldridge, 1999
<i>Unio pictorum</i>	149	Европа	Smith et al., 2004
<i>Anodonta cygnea</i>	147	Европа	Smith et al., 2004
<i>Anodonta anatina</i>	257	Чехия	Smith et al., 2004
Горчак <i>Tanakia lanceolata</i>			
<i>Inversiunio</i> sp.	94	о-в Хонсю, Япония	Kondo et al., 1984

Находки икры и предличинок горчаков *Rhodeus sericeus* в жабрах пресноводных двустворчатых моллюсков (жемчужницы *Margaritifera dahurica* и перловицы *Nodularia douglasiae*) из бассейна р. Раздольная продолжают работы по исследованию взаимоотношений остракофильных рыб и моллюсков. Дальнейшие исследования необходимы для лучшего понимания особенностей предпочтения остракофильными рыбами видов моллюсков-хозяев.

### Литература

- Барабанщиков Е.И. 2004.** Обнаружение икры пескаря-леня *Sarcocheilichthys sinensis* (Cyprinidae) в мантийной полости двустворчатых моллюсков рода *Lanceolaria* (Bivalvia, Unionidae) // Вопросы ихтиологии. Т. 44. № 4. С. 565–566.
- Барабанщиков Е.И. 2022.** Новые виды двустворчатых моллюсков, используемых пескарем-ленем *Sarcocheilichthys lacustris* (Dybowski, 1872) при остракофильном нересте // Труды «СахНИРО». Т. 18. С. 223–226.

- Барабанщиков Е.И., Магомедов Р.А. 2002.** Состав и некоторые черты биологии рыб эстуарной зоны рек Южного Приморья // Известия ТИНРО центра. Т. 131. С. 179–200.
- Богущая Н.Г., Насека А.М. 2004.** Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Товарищество научных изданий КМК. 389 с.
- 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.
- Клишко О.К. 2012.** Некоторые данные по репродуктивной биологии двусторчатых моллюсков (Margaritiferidae, Unionidae) и их взаимоотношениях с горчаками (Cyprinidae) в водоемах Забайкалья // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 15/16. С. 31–55.
- Клишко О.К. 2014.** Жемчужницы рода *Dahurinaia* (Bivalvia, Margaritiferidae) – разноразмерные группы вида *Margaritifera dahurica* Middendorff, 1850 // Известия РАН. Серия биологическая. № 5. С. 481–491.
- Крыжановский С.Г. 1949.** Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (Cyprinoidei и Siluroidei) // Труды ИМЖ АН СССР. Вып. 1. С. 5–332.
- Крыжановский С.Г., Смирнов А.И., Соин С.Г. 1951.** Материалы по развитию рыб р. Амура // Труды Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. Т. II. М.: Изд-во МОИП. С. 5–222.
- Макеева А.П. 1976.** Особенности развития нового в ихтиофауне СССР вида горчака – *Rhodeus ocellatus ocellatus* (Kner) // Вопросы ихтиологии. Т. 16. № 5. С. 823–845.
- Макеева А.П. 1992.** Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ. 216 с.
- Макеева А.П., Павлов Д.С., Павлов Д.А. 2011.** Атлас молоди пресноводных рыб. М.: Товарищество научных изданий КМК. 383 с.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002.** Рыбы Приморья. Владивосток: Дальрыбвтуз. 552 с.
- Романов В.И. 2015.** Ихтиофауна России в системе рыб мировой фауны. Томск: Издательский Дом ТГУ. 410 с.
- 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. Владивосток: Дальнаука. С. 349–350.
- Таразанов В.И. 2003.** Особенности ската молоди рыб в эстуарной части реки Раздольной (Приморский край) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука. С. 454–459.
- Хлопова А.В. 2009.** Морфофункциональная характеристика репродуктивной системы горчаков (Cyprinidae, Acheilognathinae) и пескарей-леней (Cyprinidae, Gobioninae) бассейна реки Амур: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 25 с.
- Шедько С.В. 2001.** Список круглоротых и рыб пресных вод побережья Приморья // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 229–249.
- Aldridge D.C. 1999.** Development of European bitterling in the gills of freshwater mussels // Journal of Fish Biology. V. 54. P. 138–151.
- Baek H.-M., Song H.-B. 2005.** Spawning in mussel adaptation strategy of *Acheilognathus signifer* (Cyprinidae: Acheilognathinae) // Korean Journal of Ichthyology. V. 17. N 2. P. 105–117. (In Korean).
- Balon E.K. 1962.** Note on the number of Danubian bitterlings developmental stages in mussels // Věstník Československé Společnosti Zoologické. V. 26. P. 250–256.
- Banarescu P. 1990.** Zoogeography of Fresh Waters. General Distribution and Dispersal of Freshwater Animals. V. 1. Aula Verlag, Wiesbaden. 511 p.
- Bolotov I.N., Vikhrev I.V., Bepalaya Yu.V., Gofarov M. Yu., Kondakov A.V., Konopleva E.S., Bolotov N.N., Lyubas A.A. 2016.** Multi-locus fossil-calibrated phylogeny, biogeography and a subgeneric revision of the Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 103. P. 104–121. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2016.07.020>
- Chang C.-H., Li F., Shao, K.-T., Lin Y.-S., Morosawa T., Kim S., Koo H., Kim W., Lee J.-S., He S., Smith C., Reichard M., Miya M., Sado T., Uehara K., Lavoué S., Chen W.-J., Mayden R.L. 2014.** Phylogenetic relationships of Acheilognathidae (Cypriniformes: Cyprinoidea) as revealed from evidence of both nuclear and mitochondrial gene sequence variation: Evidence for necessary taxonomic revision in the family and the identification of cryptic species // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 81. P. 182–194. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.08.026>
- Fukuhara S., Nagata Y., Maekawa W. 1982.** Minute scaly tubercles on the yolk sac of rhodeine cyprinid fishes in prolarval stages // Japanese Journal of Ichthyology. V. 29. N 2. P. 232–236. (In Japanese).
- Kim H.S. 2020.** Minute tubercles in bitterling larvae: Developmental dynamic structures to prevent premature ejection by host mussels // Ecology and Evolution. V. 10. N 12. P. 5840–5851. <https://doi.org/10.1002/ece3.6321>

- Kitamura J. 2005.** Factors affecting seasonal mortality of rosy bitterling (*Rhodeus ocellatus kurumeus*) embryos on the gills of their host mussel // Population Ecology. V. 47. P. 41–51. <http://dx.doi.org/10.1007/s10144-004-0201-0>
- Kondo T., Yamashita J., Kano M. 1984.** Breeding ecology of five species of bitterling (Pisces: Cyprinidae) in a small creek // Physiology and Ecology Japan. V. 21. P. 53–62.
- Liu H.-Zh., Zhu Yu., 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.
- Lopes-Lima M., Bolotov I.N., Do V.T., Aldridge D.C., Fonseca M.M., Gan H.M., Gofarov M. Yu., Kondakov A.V., Prié V., Sousa R., Varandas S., Vikhrev I.V., Teixeira A., Wu R.-W., Wu X., Zieritz A., Froufe E., Bogan A.E. 2018.** Expansion and systematics redefinition of the most threatened freshwater mussel family, the Margaritiferidae // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 127. P. 98–118. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.04.041>
- Lopes-Lima M., Hattori A., Kondo T., Lee J.H., Kim S.K., Shirai A., Hayashi H., Usui T., Sakuma K., Toriya T., Sunamura Y., Ishikawa H., Hoshino N., Kusano Y., Kumaki H., Utsugi Y., Yabe S., Yoshinari Y., Hiruma H., Tanaka A., Sao K., Ueda T., Sano I., Miyazaki J.-I., Gonçalves D., Klishko O.K., Konopleva E.S., Vikhrev I.V., Kondakov A.V., Gofarov M. Yu., Bolotov I.N., Sayenko E.M., Soroka M., Zieritz A., Bogan A.E., Froufe E. 2020.** Freshwater mussels (Bivalvia: Unionidae) from the rising sun (Far East Asia): phylogeny, systematics, and distribution // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 146. N 106755. P. 1–27. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.106755>
- Mills S.C., Reynolds D.C. 2002.** Host species preferences by bitterling, *Rhodeus sericeus*, spawning in freshwater mussels and consequences for offspring survival // Animal Behaviour. V. 63. P. 1029–1036. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1988>
- Mills S.C., Reynolds D.C. 2003.** The bitterling–mussel interaction as a test case for co-evolution // Journal of Fish Biology. V. 63 (Suppl. A). P. 84–104. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2003.00209.x>
- Reichard M., Liu H., Smith C. 2007a.** The co-evolutionary relationship between bitterling fishes and freshwater mussels: insights from interspecific comparisons // Evolutionary Ecology Research. V. 9. P. 239–259.
- Reichard M., Przybylski M., Kaniewska P., Liu H., Smith C. 2007b.** A possible evolutionary lag in the relationship between freshwater mussels and European bitterling // Journal of Fish Biology. V. 70. P. 709–725. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01333.x>
- Sayenko E.M., Khlopova A.V. 2009.** Some new data on reproductive interrelations between cyprinid fishes (Cyprinidae: Acheilognathinae) and freshwater bivalves (Unionidae) in the Amur river, Russia // Abstracts of the 10<sup>th</sup> International Congress on Medical and Applied Malacology. Busan, Korea. P. 54.
- 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. <https://doi.org/10.1017/S0952836903004497>
- 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., Jeon S.R. 1987.** Development of the bitterling, *Acheilognathus yamatsutae* (Cyprinidae), with notes on minute tubercles on the skin surface and pharyngeal apparatus // Korean Journal of Limnology. V. 20. P. 229–241.
- Suzuki N., Jeon S.R. 1988.** Development of eggs, larvae and juveniles of *Rhodeus ocellatus* from Ansong-River, Korea (Pisces: Cyprinidae), with a note on minute tubercles on the skin surface // Korean Journal of Limnology. V. 21. P. 1–15.
- Suzuki N., Oka A., Sugoh 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 Ichthyology. V. 33. P. 225–231.
- Uchida K. 1937.** Peculiar yolk sacs in the larval development of the bitterlings (Cyprinidae) // Kagaku. V. 7. N 10. P. 400–401. (In Japanese).
- Xu H., Yang P., Dai W., Yang Sh. 2020.** Sequence characterization and phylogenetic analysis of mitogenome of the *Acanthorhodeus chankaensis* Dybowski from Cao'e River // Mitochondrial DNA, Part B. V. 5. N 1. P. 545–547. <https://doi.org/10.1080/23802359.2019.1710282>
- Yi W., Rücklin M., Poelmann R.E., Aldridge D.C., Richardson M.K. 2021.** Normal stages of embryonic development of a brood parasite, the rosy bitterling *Rhodeus ocellatus* (Teleostei: Cypriniformes) // Journal of Morphology. V. 282. P. 783–819. <https://doi.org/10.1002/jmor.21335>
- Zhu X., Ma Zh., Yang X., Xu H., Yang R. 2016.** Complete mitochondrial genome of the Chinese bitterling *Acheilognathus macropterus* (Cypriniformes: Cyprinidae) // Mitochondrial DNA, Part A. V. 27. N 1. P. 589–590. <https://doi.org/10.3109/19401736.2014.908358>