

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр комплексного изучения
Арктики имени академика Н.П. Лаврова
Уральского отделения Российской академии наук
(ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН)

На правах рукописи



Чапурина Юлия Евгеньевна

**ФИЛОГЕНЕТИКА, СИСТЕМАТИКА И ЭКОЛОГИЯ КЛЕЩЕЙ
(ACARI: HYDRACHNIDIA) - ПАРАЗИТОВ ДВУСТВОРЧАТЫХ
МОЛЛЮСКОВ В ПРЕСНЫХ ВОДАХ ИНДОКИТАЯ**

1.5.12 – Зоология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
кандидат технических наук
Кондаков Александр Васильевич

Архангельск 2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ	4
ВВЕДЕНИЕ	6
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	13
1.1 Характеристика региона исследования	13
1.2 Водная система Индокитая.	14
1.3 Влияние геологических и климатических событий на формирование биоразнообразия в Юго-Восточной Азии	22
1.4 Моллюски <i>Unionida</i> и паразиты их мантийной полости и жабр.....	25
1.4.1 Моллюски <i>Unionidae</i> Индокитая.....	25
1.4.2. Паразиты мантийной полости и жабр пресноводных двустворчатых моллюсков.....	28
1.5 Паразитические клещи <i>Unionicola</i>	28
1.5.1 Жизненный цикл паразитических <i>Unionicola</i> и взаимоотношение с хозяином.....	29
1.5.2 Повреждения, наносимые клещами в результате паразитизма	33
1.5.3 Паразитические клещи <i>Unionicola</i> Юго-Восточной Азии.....	36
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКИ	38
2.1 Места сбора образцов клещей <i>Unionicola</i> и изучение заражённости.....	38
2.2 Изготовление препаратов клещей и морфологические исследования	40
2.3 Морфометрический анализ	42
2.4 Методики молекулярно-генетических исследований	42
2.4.1. Выделение ДНК из образцов	42
2.4.2 Амплификация фрагментов генов.....	43
2.4.3. Очистка и секвенирование фрагментов генов	45
2.5 Методика филогенетического анализа	45
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	47
3.1 Заражённость пресноводных моллюсков Индокитая.....	47
3.2 Описание нового вида рода <i>Najadicola</i> (Hydrachnidia: Pionidae).....	50

3.3 Первая находка и описание нового вида клещей в моллюске <i>Gibbosula laosensis</i>	55
3.4 Описание нового подрода крипточеских видов <i>Myanmaratax</i>	64
3.4.1 Молекулярно-генетический анализ.....	64
3.4.2. Морфологический анализ	66
3.4.3 Морфометрический анализ.....	89
3.4.4 Особенности распространения по хозяевам и речным бассейнам ...	95
3.5 Филогенетический анализ клещей <i>Unionicola</i> Индокитая	97
3.5.1 Оценка видового разнообразия клещей <i>Unionicola</i> Индокитая на основе генетических данных	97
3.5.2 Моллюски-хозяева клещей <i>Unionicola</i>	105
3.5.3. Биogeография <i>Unionicola</i>	106
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	108
ВЫВОДЫ	110
ПОСЛЕСЛОВИЕ	112
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	113
ПРИЛОЖЕНИЕ	128

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

В данной работе применяются следующие сокращения и условные обозначения:

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота;

ПЦР – полимеразная цепная реакция;

РНК – рибонуклеиновая кислота;

BRP – Bayesian posterior probabilities – байесовские апостериорные вероятности;

BS – bootstrap supports – бутстреп-поддержки;

Myr – million years – мегагод (миллион лет);

J – Jurassic – Юрская система;

K – Cretaceous – Меловая система;

Pg – Paleogene – Палеогеновая система;

N/Q – Neogene/Quaternary – неогеновая/четвертичная система;

COI – cytochrome c oxidase subunit I – первая субъединица цитохром с-оксидазы;

dATP – дезоксиаденозинтрифосфат;

dCTP – дезоксицитидинтрифосфат;

dGTP – дезоксигуанозинтрифосфат;

dTTP – дезокситимидинтрифосфат;

С, нг/мкл – концентрация в нанограммах на микролитр;

Пмоль – пикомоль;

Мкмоль – микромоль;

One-Way-ANOVA – однофакторный дисперсионный анализ;

MANOVA - multivariate analysis of variance – многомерный дисперсионный анализ;

PCA – principal component analysis – анализ главных компонент;

28S рРНК – большая субъединица рибосомальной ядерной РНК;

п.н. – пара нуклеотидов;

S-DIVA - Статистический анализ дисперсии-викариантности;

MCMC - Markov chain Monte Carlo – марковские цепи Монте-Карло;

РМЦБ - Российский музей центров биологического разнообразия ФГБУН
ФИЦКИА им. акад. Н.П. Лавёрова УрО РАН;

П 1–5 – сегменты педипальпы (тазик, бедро, колено, голень, лапка);

I–IV–Н–1–6 – сегменты ног I–IV (тазик, базифемур, телофемур, колено, голень, лапка);

КЩ-1—КЩ-4 – первый, второй, третий, четвёртый коксальный щиток (КЩ-1 и КЩ-2 формируют переднюю группу (ПКЩ); КЩ-3 и КЩ-4 формируют заднюю группу (ЗКЩ);

ГП – генитальное поле;

ДИ – длина идиосомы;

ШГП - ширина генитального поля;

ДГП – длина генитального поля;

дЗКЩ - длина задней группы коксальных щитков;

ρ – коэффициент корреляции Спирмена;

p – p -уровень, уровень значимости;

n – количество образцов в выборке;

ЭИ – экстенсивность инвазии моллюсков клещами;

СИИ – средняя интенсивность инвазии моллюсков клещами.

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследований. *Unionicola* Haldeman, 1842 представляет собой многочисленный род среди неклассифицированной группы водяных клещей Hydrachnidia. Представители рода отличаются разнообразным и необычным поведением: они могут быть свободноживущими или паразитировать в пресноводных двустворчатых моллюсках или губках в зависимости от стадии жизненного цикла, также известно, что они используют личинок Chironomidae для расселения на начальных стадиях развития (Edwards, Vidrine 2013). В данный момент род *Unionicola* насчитывает более 60 подродов и более 250 видов, и число новых видов постоянно увеличивается. Для России найден 21 вид (Tuzovskij, Semenchenko, 2015). Использование интегративного подхода, сочетающего морфологические, морфометрические и молекулярно-генетические данные, позволяет более точно оценить биоразнообразие группы, особенно в случае встречаемости большого количества криптических видов, о чём неоднократно сообщалось при изучении *Unionicola* (Edwards, Dimock, 1997; Ernsting et al., 2006; Ernsting et al., 2014; Edwards, Vidrine, 2020).

Актуальным и активно развивающимся подходом в современной эволюционной биогеографии является создание моделей, построенных на базе молекулярных и палеогеографических данных. Калиброванные филогенетические деревья на основе генов-маркеров позволяют установить время дивергенции таксонов и связать эволюционные процессы с геологическими событиями. Применение такого подхода позволило разработать принципиально новую биогеографическую схему для пресноводных бассейнов Ориентального региона (Bolotov et al., 2017a, 2020). В частности, использование в качестве модельных объектов пресноводных моллюсков, позволило установить, что каждый крупный или средний бассейн в Юго-Восточной Азии представляет собой отдельный центр эндемизма. Более того, полученные данные о древних радиациях моллюсков сем. Unionidae Rafinesque, 1820 в отдельные речные бассейны указывает на возможность устойчивого существования пресноводных систем в течение

длительных промежутков времени, которые сопоставимы с геологическими эпохами. Данные результаты позволили в общих чертах сформировать новые представления о древних или длительно существующих речных системах (ancient rivers concept), которые могут служить дальнейшей теоретической базой для биогеографических исследований крупных рек Земли (Bolotov et al., 2017a). В свою очередь подобных исследований в отношении паразитов моллюсков, клещей *Unionicola* на территории Юго-Восточной Азии, до настоящего момента проведено не было, а исследования этих животных в Индокитае представлены единичными публикациями, связанными с описанием отдельных видов на основе морфологических данных. Учитывая тот факт, что паразитические клещи *Unionicola* имеют высокую специфичность к хозяевам-моллюскам, это делает их подходящими модельными объектами, которые позволяют изучить существующие процессы коэволюции.

Исследования паразитических клещей *Unionicola* актуальны в свете возросшего интереса к изучению глобальных биогеографических процессов и внимания к изучению паукообразных животных.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы является изучение систематики и экологии водяных клещей-паразитов пресноводных двустворчатых моллюсков Индокитая с применением морфологических, морфометрических и филогенетических методов анализа.

Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

- 1) оценить экстенсивность и интенсивность заражения пресноводных двустворчатых моллюсков Индокитая паразитическими клещами *Unionicola*;
- 2) провести молекулярно-генетические, морфометрические и морфологические исследования паразитических клещей *Unionicola* и *Najadicola* из бассейнов крупнейших рек Индокитая (Иравади, Ситаун, Салуин, Меконг);
- 3) проверить гипотезу о специфичности паразитических клещей *Unionicola* по отношению к видам и родам пресноводных двустворчатых моллюсков Индокитая;

4) выполнить филогенетический и биогеографический анализ рода *Unionicola* на основе генетических данных.

Научная новизна.

- впервые представлена филогения клещей рода *Unionicola*, на основании анализа маркеров митохондриальной (COI) и ядерной (28S рРНК) ДНК, включающая представителей этой группы из Азии, Европы, Африки и Северной Америки;

- на основании генетических данных подтверждена гипотеза специализации паразитических клещей к конкретным трибам двустворчатых моллюсков-хозяев;

- выявлены три подрода и как минимум 11 видов клещей из рода *Unionicola* и 1 вид из рода *Najadicola*, новые для науки. Описан новый вид паразитических клещей *Najadicola loeiensis* Chapurina et al., 2019 из бассейна реки Меконг. Описан новый подрод и вид клеща *Unionicola (Gibbosulicola) sella* Chapurina, Bolotov, Vidrine, Kondakov, Vikhrev, 2021, паразитирующего в мантийной полости индокитайской жемчужницы *Gibbosula laosensis* (Lea, 1863) из горного притока реки Ситаун. Описан новый вид *Unionicola (Dimockatax) haungthayawensis* Chapurina et al., 2022. Установлено, что тропический вид *U. (Prasadatax) brandti* Vidrine, 1985 в действительности представляет собой комплекс как минимум из 4 криптических видов, три из которых были описаны, выделенных в отдельный новый подрод *Myanmaratax* Chapurina Vidrine, Kondakov, Vikhrev & Bolotov, 2022;

- установлено, что эволюция паразитических клещей рода *Unionicola* и их хозяев была увязана с масштабными перестройками речной сети тропической Азии в неоген и четвертичный период, приводившей к изоляции тех или иных групп видов в определенных палео-бассейнах. Чёткая граница прослеживается между фаунами бассейна палео-Меконга (включал в себя Чао-Прайю и реки прилегающих районов Малайского полуострова и Больших Зондских островов) и палео-Иравади (объединяла бассейны Баго, Ситауна, частично Салуина).

Теоретическая и практическая значимость. Результаты исследований станут основой для проведения современной таксономической ревизии семейства Unionicolidae Oudemans, 1909. Информация об эволюции отряда

тромбидиформных клещей и их коэволюции с двустворчатыми моллюсками будет востребована специалистами-паразитологами и зоологами.

Паразитические клещи *Unionicola* могут служить модельной группой для оценки ранее существовавших связей между древними пресноводными бассейнами крупнейших рек в Юго-Восточной Азии; нуклеотидные последовательности генов, полученные при выполнении работы, в дальнейшем могут быть использованы для биогеографических исследований и в систематике паукообразных; препараты и снимки клещей могут быть использованы в лекционных курсах по зоологии беспозвоночных в высших учебных заведениях.

Положения, выносимые на защиту:

1. В настоящий момент фауна клещей рода *Unionicola* (сем. Unionicolidae), паразитирующих на пресноводных моллюсках, в пределах Индокитая насчитывает 15 видов, относящихся к 8 под родам. Из них 5 видов и 2 под рода являются новыми для науки;

2. Фауна клещей, обитающая в бассейне Меконга значительно отличается от фауны клещей других рассмотренных нами рек Западного Индокитая (Иравади, Салуин, Ситаун и Баго) по таксономическому составу. Это согласуется с биогеографической схемой Юго-Восточной Азии, разработанной для пресноводных моллюсков, которая отражает разделение фаун по границе между Салуином и Меконгом. Этот важный биогеографический барьер отделяет сообщества Западного Индокитая от Сундаленда;

3. Ассоциированные с моллюсками клещи *Unionicola* Индокитая являются узкими специалистами по хозяевам: эти клещи встречаются у одного или нескольких близкородственных видов, принадлежащих к одному или двум сестринским родам пресноводных моллюсков.

Степень достоверности и апробация результатов диссертации. Результаты диссертационного исследования были представлены и обсуждены на 7 научных конференциях: Международной научно-практической конференции «Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление, рациональное использование» (Керчь, 19-23 сентября 2018 г.); XXVI

Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 18–22 марта 2019 г.); Всероссийской научной конференции с международным участием «Моллюски: биология, экология, эволюция и формирование малакофаун» (Борок, 14-18 октября 2019 г.); Международной конференции «Экология водных беспозвоночных» (Борок, 9 - 13 ноября 2020 г.); Международной конференции «Зоологические чтения: сборник научных статей, посвящ. 130-лет. д-ра биол. наук, проф. Анатолия Владимировича Федюшина» (Гродно, 24–25 марта 2021 г.); Всероссийской научной конференции посвященная 65-летию ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН «Биология водных экосистем в XXI веке: факты, гипотезы, тенденции» (Борок, 22-26 ноября 2021 г.); Всероссийской научной конференции молодых учёных «Экология: факты, гипотезы, модели» (Екатеринбург, 18–22 апреля 2022 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 печатных работ, в том числе 4 статьи в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК и индексируемых в международных наукометрических базах данных Web of Science и Scopus.

Структура и объем работы. Диссертационная работа состоит из списка сокращений и условных обозначений, введения, трёх глав, заключения, выводов и списка литературы, включающего 138 источников, в том числе 125 на иностранном языке, а также 2 приложений. Материалы диссертации изложены на 139 страницах, иллюстрированы 27 рисунками и 7 таблицами.

Личный вклад соискателя. Автор принимал непосредственное участие на всех этапах диссертационного исследования. Постановка цели и задач исследования, определение методов обработки полученных данных, теоретическое обобщение полученных результатов проводились соискателем совместно с к.т.н. А.В. Кондаковым и д.б.н. чл.-корр. РАН И.Н. Болотовым. В 2020 году автор лично участвовал в экспедиции в Индокитай и осуществлял сбор материала. Соискателем выполнено изготовление микропрепаратов, использованных в работе, проведены морфологические и морфометрические исследования необходимые для описания новых видов. Осуществлен молекулярно-генетический анализ образцов,

включающий: выделение ДНК, подбор условий, постановку ПЦР, очистку продуктов амплификации, а также работа с международной базой данных NCBI GenBank. Подготовка проб к секвенированию проводилась совместно с к.б.н. А.А. Томиловой. Морфометрический анализ для видовой идентификации клещей подрода *Myanmaratax* и разработка ключа для определения видов проводились совместно с к.б.н. Зубрий Н.А. Построение филогенетических деревьев проводилось совместно с к.б.н. Е.С. Коноплёвой, к.т.н. А.В. Кондаковым и д.б.н. чл.-корр. РАН И.Н. Болотовым. Интерпретация результатов, обработка нуклеотидных последовательностей, и формулировка выводов исследования проводилась совместно с к.т.н. А.В. Кондаковым и д.б.н. чл.-корр. РАН И.Н. Болотовым. Автор принимал участие в представлении результатов диссертационной работы на конференциях различного уровня. Текст диссертации написан Чапуриной Ю.Е. по плану, согласованному с научным руководителем.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю к.т.н. А.В. Кондакову за руководство, обучение методикам молекулярно-генетических исследований, переданные знания и опыт и помощь на всех этапах выполнения работы и написания диссертации. Автор искренне благодарен д.б.н. чл.-корр. РАН И.Н. Болотову за предложенную тему исследования, помощь на этапах работы над диссертацией и подготовке научных публикаций. Хочется выразить благодарность всем сотрудникам лаборатории молекулярной экологии и биогеографии ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН, особенно к.б.н. А.А. Томиловой за помощь в подготовке проб для молекулярно-генетического анализа и помощь в освоении методик генетического анализа методом ПЦР, к.г.н. М.Ю. Гофарову за подготовку карт региона исследования, к.б.н. Е.С. Коноплёвой за консультации и помощь в методах филогенетического анализа и построение многолокусной филогении, к.б.н. И.В. Вихреву за помощь в проведении полевых исследований и сборе материала, предоставление данных о местах обитания клещей. Выражаю глубокую признательность сотрудникам «Российского музея центров биоразнообразия» (УНУ РМЦБ) за консультацию по таксономическим и организационным вопросам, особенно к.б.н. Н.А. Зубрий за

консультации, касающиеся статистической обработки данных. Автор сердечно благодарен своему зарубежному коллеге д-ру М. Видрину за неоценимую помощь в видовой идентификации, систематике и обсуждении результатов исследования. Автор благодарен за сбор и предоставление образцов водяных клещей: д.б.н. И.Н. Болотову, Е.С. Коноплёвой, И.В. Вихреву, А.В. Кондакову, д.б.н. М.В. Винарскому, М. Лопесу-Лиме, А.Е. Богану, В.М. Спицыну, О.В. Аксёновой, А.А. Махрову, О.К. Клишко, д.б.н. Б.Ю. Филиппову, Н. Чану.

Автор выражает также свою благодарность заведующей сектором аспирантуры к.х.н. С.Е. Тельтевской и главному учёному секретарю ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН к.б.н. О.Н. Ежову за помощь в организационных вопросах.

Искренне благодарю своих близких и родных за терпение, понимание и постоянную поддержку.

Работа была выполнена при финансовой поддержке грантов Российского фонда фундаментальных исследований № 18-34-20033 мол_а_вед, № 19-35-90085 Аспиранты и в рамках государственного задания (№ гос. регистрации FUUW-2022-0056), в которых автор являлся исполнителем.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Характеристика региона исследования

Полуостров Индокитай вместе с островами Малайского архипелага и западной части Новой Гвинеи входит в состав крупного историко-культурного и физико-географического региона: Юго-Восточная Азия (Иванова, 2005). На востоке архипелаг прилегает к западным островам центральной части Тихого Океана. Северная граница Юго-Восточной Азии на западе проходит выше Тропика Рака, включая Верхнюю Мьянму, а на востоке вдоль государственных границ Таиланда и Индокитая. Таким образом, этот регион располагается по обе стороны от экватора (Добби, 1952).

Полуостровной регион Юго-Восточной Азии – Индокитай – представляет более древнюю часть по сравнению с и островным регионом, в который обычно включают полуостров Малакка и принадлежащую Индонезии западную часть острова Новая Гвинея. На полуострове Индокитай образовалось множество цепей горных хребтов: с запада на восток: горы Ракхайн, Шанское нагорье, хребет Таннинтаунджи, Аннамские горы. Их разделяют крупные реки, такие как Иравади, Чао-Прая, Меконг, Хонгха и их притоки. Они образуют, расширяясь в нижнем течении, обширные равнины: Иравадийская, Чао-Прая, Камбоджийская; и плато (Иванова 2005).

Характерный режим осадков в Юго-Восточной Азии обуславливается географическим положением, рельефом и циркуляцией воздушных масс, и достигает более 2000 мм/год. Незначительное количество осадков наблюдается в сухой зоне Верхней Мьянмы и Центрального Таиланда (Добби, 1952). Для всей территории Юго-Восточной Азии характерна высокая влажность, как абсолютная, так и относительная. Большое влияние на климат этого региона оказывает рельеф. Участки суши сравнительно невелики, и пересекаются горными хребтами. Самая высокая точка – г. Кинабалу, Борнео, 4175 м, но она не достигает снеговой области, хотя и на горах, примыкающих к Юньнани, снег выпадает зимой. Средняя высота гор – 2400 м.

На Евразийскую плиту надвигаются Австралийская, Тихоокеанская и Филиппинская плиты. Зоны столкновения плит – это зоны орогенеза и вулканизма, в результате которых и появились острова самого крупного на земном шаре Малайского архипелага. Сейсмическая активность здесь сохраняется и в настоящее время. Различия в сумме осадков связаны главным образом с экспозицией склонов. (Иванова 2005). В Индокитае преобладают плодородные почвы из-за благоприятных химических и водно-физических свойств, они являются резервом для сельскохозяйственных угодий технических и плодовых культур (Белобров, Овечкин, 2005). На территории Индокитая насчитывается 12 классов земельного покрова. Наибольшую площадь занимают: постоянно-влажные широколиственные леса (41 %), мозаика пахотных угодий и природной растительности (25 %), древесные саванны (19 %) (Алексеева и др. 2019).

1.2 Водная система Индокитая.

Наиболее протяжённые реки в Юго-Восточной Азии – это Меконг, Салуин, Иравади, Чаупхрая. Эти четыре главные реки текут в тектонических впадинах. В других местах рельеф препятствует образованию больших рек, и они не превышают несколько сотен километров в длину. По своему режиму тропические реки сильно отличаются от рек умеренных широт: количество воды, переносимое рекой в тропиках, гораздо больше, чем за аналогичный период в умеренном поясе из-за большого количества выпадающих осадков, поступающих в водосборный бассейн. Другой особенностью местных рек является то, что они переносят большое количество обломочного материала, который образуется в результате выветривания. В период сухого сезона происходит растрескивание почвы, и верхний слой её становится рыхлым, облегчая вымывание во время сезона дождей. В связи с этим засушливые участки Мьянмы и Таиланда подвержены интенсивному поверхностному смыву. Из-за большого количества переносимого реками обломочного материала они быстро увеличивают свои дельты и заполняют наносами эстуарии. Осадки, выпадающие в Юго-Восточной Азии в виде ливней, сильно неравномерно распределены по сезонам года. Поэтому в сухой сезон

многие реки в верхней Мьянме, Центральном Таиланде и на Восточной Яве почти пересыхают, а с началом дождей за короткий период могут выйти из берегов. Так, например, уровень воды в Салуине может меняться до 15 м за несколько часов. По течению многих рек нередко встречаются отмели, а при выходе рек с гор на равнину и даже в месте впадения притоков образуются аллювиальные конусы выноса. На примере Иравади можно заметить, что условия стока в различных частях реки различны. Это характерно для большинства рек Юго-Восточной Азии (Добби, 1952).

Большую роль в поддержании уровня рек играют леса. Густой лесной покров препятствует разрушениям, возникающим из-за сильного речного потока, и уменьшает колебание уровня рек. Корни деревьев частично впитывают воду и задерживают смыв. Если в какой-либо местности лесной покров нарушен, то вместе с ручьями в реки вносится большое количество обломочного материала, и вода из прозрачной становится мутной (Добби, 1952).

Для основной части территории этой платформы не характерны озёра, и это обстоятельство указывает на зрелость водной системы и на быстрое зарастание тропической растительностью озёр. Поэтому наиболее характерны для этой территории полузатопляемые болота-озёра, включая озеро Тонле-Сап (Добби, 1952).

Предполагается, что реки, находящиеся на Зондской платформе, сравнительно недавно подверглись затоплению морем. В то время как в областях, обрамляющих эту платформу, многообразие рек сформировалось под влиянием тектонических и эрозионных процессов, есть свидетельства того, что произошло поднятие уровня моря, связанное с таянием ледников в северных широтах в конце последнего ледникового периода. Во-первых, одинаковая глубина морей Зондской платформы (примерно 55 метров) и наличие в них терригенных отложений, следы хорошо развитых речных долин на морском дне. По мнению де-Гира, максимальное развитие последнего скандинавского оледенения произошло 25000 лет назад. В это время из океанической циркуляции было выключено большое количество воды, так как превратилось в лёд, соответственно произошло

понижение уровня моря на 75-90 м согласно подсчётам Дали. Соответственно, в ледниковый период вся Зондская платформа находилась на суше, и на её поверхности заложилась гидрографическая сеть. В настоящее время формы поверхности наиболее древних участков Юго-Восточной Азии являются следствием поднятия морского уровня. В этом отношении Юго-Восточная Азия коренным образом отличается от Европы и Северной Америки, где последнее по времени влияние на формы поверхности оказало относительное поднятие суши (Добби, 1952).

Перегруженность рек обломочным материалом, уменьшение запаса энергии текущих вод, мелководность морей Зондской платформы – вот факторы, которые привели к тому, что быстрое накопление наносов в устьях реки в прибрежной зоне стало характерной чертой развития современного рельефа и речной сети Юго-восточной Азии. (Добби 1952).

Меконг.

Меконг – это крупнейшая река региона Юго-Восточная Азия. Согласно большинству источников, длина реки Меконг составляет 4500 км, площадь водосбора – 810 тыс. км². Река протекает по территории многих стран: Китай, Лаос, Камбоджа, Вьетнам, частично образует границу Лаоса с Мьянмой и Таиландом (Михайлов, Аракельянц, 2010) (Рис. 1).

Течение Меконга разделяют на 3 части: верхнюю, среднюю и нижнюю (Halls, Kshatriya., 2009; Allen et al., 2012). Граница между странами Китай и Лаос отделяет верхнюю часть от средней, которая находится на территории Лаоса, Мьянмы и Таиланда, а нижняя часть – на территории Камбоджи и Вьетнама. В верховьях Меконга количество осадков менее 250 мм в год. Меконг неоднократно меняет направление течения по всей своей длине. Так, в Китае он течёт с севера на юго-юго-восток. На территории Лаоса сначала течет на юг, потом на восток. Потом Меконг снова поворачивает на юг, а на границе с Таиландом – снова на восток. В пределах Камбоджи и Вьетнама река течет в южном и юго-восточном направлении.



Рисунок 1 – Бассейн Меконга. Источник: File:Mekong river basin.png.
Собственная работа Shannon1 для wikimedia commons (2018).

Дельта Меконга, при впадении в Южно-Китайское море, одна из крупнейших в мире. В Меконг слева впадают притоки У, Нгым, Паксе, Кхон. Справа в Меконг впадают реки Намлай, Мун (самый крупный приток, длиной 700 км), проток Тонлесап, вытекающий из озера. Всего Меконг имеет 15 притоков, площадью водосбора >10000 км² (Михайлов, Аракедьянц, 2010). Меконг имеет преимущественно дождевое питание, режим реки выражен в чередовании влажного и сухого сезонов: осадки летнего муссона становятся причиной половодья, а в сухой сезон сток реки резко уменьшается. (Михайлов, Аракедьянц,

2010). Бассейн Меконга отличается высоким уровнем биоразнообразия и биопродуктивности, уступая по этим показателям лишь бассейну Амазонки. Например, в лесах Лаоса обитает приблизительно 10000 видов млекопитающих, пресмыкающихся, птиц, насекомых. Биоразнообразие очень богатое в Камбодже и Вьетнаме. Большую ценность представляют лесные богатства бассейна Меконга. Лесистость территории в разных частях бассейна варьируется от 25 до 65% (в дельте 9%). В последние десятилетия отмечена тенденция к быстрому антропогенному сокращению площади лесов (Михайлов, Аракельянц, 2010).

Современная дельта Меконга сформировалась 6000–8500 лет назад, в то же время, когда и другие крупные азиатские дельты. Дельта Меконга стала стремительно выдвигаться в Южно-Китайское море примерно 6 000 лет назад, в этот период уровень океана стал таким же, как и в настоящее время. Сильное выдвигание дельты в море проходило в XX в. За 1895–1987 гг. рукава выдвинулись в море в среднем на 4,5 км (Михайлов, Аракельянц, 2010).

Ситаун.

Река Ситаун начинается первоначально на краю плато Шан, к юго-востоку от региона Мандалай в Мьянме (20°31' с. ш. 96°18' в. д.), и затем течёт на юг через регион Баго, впадает в залив Мартабан (Рис. 2) Общая длина реки 420 км. Она протекает через плоские области между лесистыми горами Баго на западе и крутыми склонами Плато Шан на востоке. Река имеет 23 основных притока. Общая площадь водосбора Ситауна составляет 330–350 км². Суточный сток реки очень различается в зависимости от сезона. Сезон муссонов приносит огромное количество осадков, в то время как в течение сухого сезона дождя может не быть вообще несколько недель. Ситаун меняется между этими сезонами от пологой реки шириной около 300 метров до реки с уровнем воды на несколько метров выше, а ширина может увеличиться на несколько километров (Van Rest, 2015). На формирование русла реки Ситаун сильное влияние оказала зона сдвига Папун, которая является основным структурным разрывом между плато Шан и Каин и Танинтарским хребтом (Min, Naing, 2018). Большинство исследований показывает,

что эта зона сдвига играет важную роль в Кайнозое, оказывая влияние на тектонику Юго-Восточной Азии (Naing, 2009).

Иравади.

Иравади уникальна среди рек Индокитая тем, что её бассейн лежит почти полностью в одной стране, Мьянме, и полностью в пределах области муссонного климата (Stamp 1940) (Рис. 2). Иравади образуется при слиянии рек Мали и Нмай, берущих начало в Гималаях. В верхнем течении проходит путь в глубоких ущельях, ниже города Мьичина русло расширяется до 800 м, река меандрирует в низких берегах. Затем Иравади пересекает западную часть Шанского нагорья, долина реки становится уже, напоминая ущелье с уступами, ширина русла в этом месте составляет 50–100 метров с многочисленными порогами. В среднем течении река имеет равнинный характер и течёт до низовий Иравадийской равнины с террасами. В нижнем течении к Иравади примыкают ответвления хребта Ракхайн с запада и хребта Пегу с востока, долина реки вновь сужается. Река впадает в Андаманское море, образуя дельту площадью 30000 км². Среди основных притоков Иравади можно упомянуть Могаун, Му, Чиндуин, Моун (правые); Шуэли, Маджи, Мьинге (левые) (Михайлова, 2016). Длина реки Чиндуин составляет 1046 км, а площадь водосбора составляет 115 300 км², а сброс в 2004 г. составлял ~ 165 км³ в год (данные Департамента метеорологии и гидрологии Мьянмы), но в годы сильных паводков составляет ~ 300 км³ в год (Zin et al., 2009). Река Иравади питает одну из двух крупнейших дельт системы в Юго-Восточной Азии и общая площадь водосбора рек, впадающих в залив Мартабан, составляет около 0,7 x 10⁶ км². Обширная клиновидная современная дельта, вероятно, возникла около 7000–8000 лет назад, когда развивались другие крупные дельты Юго-Восточной Азии, и в настоящее время включает около 20571 км² плоской, низменной плодородной дельтовой равнины (Hedley et al., 2009). Режим реки Иравади относится к муссонному. Среднегодовой сток наносов достигает 260 млн. т. В районе устья высота приливов может составлять 5,8 м. Приливные колебания уровня воды во время приливов распространяются в дельту на 300 км. В низовьях и дельте реки обитают иравадийские дельфины, крокодилы (Михайлова 2016). Экология реки

находится под серьёзной угрозой. Популяция населяющих Иравади речных дельфинов, служащих индикатором здоровья экосистемы, заметно сократилась. В нижнем течении реки дельфины стали редкостью. Эстуарные крокодилы (*Crocodylus porosus*) и речная черепаха (*Botagur baska*) также находятся на грани исчезновения в соответствии с прогнозом Всемирного заповедника дикой природы (Bowles, 2013).

Салуин.

Река Салуин – вторая по длине река в Юго-Восточной Азии. Салуин с истоками протекает через Китай, Таиланд и Мьянму (Рис. 2). В нижнем течении река на протяжении 120 км служит границей между Мьянмой и Таиландом. Длина, по разным данным, от 2400 до 2800 км, площадь бассейна 320000 км². Салуин берёт начало в ледниках хребта Тангла на востоке Тибетского нагорья. Протекает по Юньнаньскому и Шанскому нагорьям в глубоких (до 3000 м) ущельях, образует пороги и водопады, в низовьях по прибрежной равнине. Впадает двумя рукавами в залив Моутама (Мартабан) Андаманского моря. Питание преимущественно снеговое в истоке и верховьях, дождевое в среднем и нижнем течении. Режим муссонный с летним паводком. Среднеголетний расход воды в устье 1580 м³/с (годовой объём стока 49,9 км³) (Михайлова 2017).

Эволюция речной сети Юго-Восточной Азии.

В регионе сильно развита речная сеть, которая включает крупные речные системы, такие как Меконг, Иравади, Салуин, Ситаун, Баго, Чиндвин. Скорее всего, развитию сети рек способствовали два события в Кайнозой: 1) поднятие Тибетского нагорья более 40 млн. лет назад; 2) колебания уровня моря во время среднего и позднего третичного периода (Clark et al., 2005, Köhler et al., 2010b, Peng et al., 2006). Затем через 20 – 30 млн. лет стали образовываться русла рек. Изначально Иравади, Меконг, Салуин и Чаупхрая сообщались между собой, пока в результате вулканической деятельности Иравади и Салуин не отделились от данной системы рек (1,5 млн. лет назад).



Рисунок 2 – Карта Мьянмы с указанием её крупных рек (Taft, Kühle, 2018) Также среднее течение Меконга стало изолировано от реки Салуин и начало проходить через Пинг (бассейн Чаупхрая) (Köhler et al., 2012).

Дальнейшие тектонические сдвиги вновь способствовали изменениям речной сети Индокитая. Все эти процессы повлияли на биоразнообразие экосистем рек. Формирование временного географического барьера стало причиной затруднения свободного скрещивания и повлияло на видообразование в реках. (Köhler et al., 2012). Изменение расположения рек прекратились несколько миллионов лет назад, и в них могли сформироваться эндемики, характерные только для определённой пресноводной экосистемы. Самая необычная физико-

географическая особенность региона Юго-Восточной Азии сегодня – это близость трёх глубоких, узких, параллельных ущелий трёх основных рек Азии: Янцзы, Меконг и Салуин, протекающих на протяжённости около 300 км и в местах, разделённых всего лишь расстоянием в 20 км. В прошлом все эти реки были частью великой Палео-Красной реки, которая, возможно, включала основные участки современных средней и верхней Янцзы, Меконг, Салуин, Цангпо и Иравади. Цангпо был захвачен Брахмапутрой. Палео-Цангпо почти наверняка был связан с Иравади, но возможно, также какое-то время был частью системы Палео-Красной реки. Когда Палео-Красная река исчезла, Янцзы от верхнего водораздела до растущего среднего течения, и Меконг захватили свои истоки от Палео-Красной реки. Меконг в конечном итоге потерял свою самую западную ветку из-за Салуина, поскольку реки сформировали свои современные бассейны. Однако последовательность событий после разворота потока средней Янцзы не ясна (Allen et al., 2012).

1.3 Влияние геологических и климатических событий на формирование биоразнообразия в Юго-Восточной Азии

В результате влияния тектонических движений литосферных плит и климатических сдвигов в регионе в регионе возникли условия для формирования уникальной флоры и фауны. В ледниковые периоды уровень моря понижался и Сунданский шельф выходил на поверхность, формируя сухопутный мост между Азией и Австралией, многие виды животных, включая тигров, слонов, орангутанов, мигрировали с материка на Малайский архипелаг. На юге сумчатые животные и крупные птицы из Австралии проникли на Новую Гвинею и другие острова. Однако, Макассарский и Ломбокский проливы сохранялись и в гляциальные эпохи, из-за чего дальнейший переход видов не происходил. Этот раздел фаунистических областей получил название Линии Уоллеса в честь натуралиста А. Уоллеса, который в XIX в. первым отметил этот резкий контраст (Иванова 2005).

Стоит уделить внимание географическому барьеру, формируемому реками Меконгом и Салуином (Ward, 1921). Эта граница проходит вдоль границы Мьянма-

Юньнань. Гималайскими хребты, простираясь, образуют границу между Ориентальным и Палеарктическим регионами. Но к востоку от излучины Брахмапутры граница неопределённая, хотя её направление явно не следует за предполагаемым расширением Гималаев. В дальнейшем, возможная утерянная граница – это река Янцзы, или, более вероятно, граница водораздела реки Янцзы и Жёлтой, линия разделения северной и южной фауны. Необходимо рассматривать палеарктико-восточную границу в двух частях, а именно, в гималайской части и китайской. В первой части она достаточно хорошо определена; во второй, особенно в сторону Тихого океана, где горы намного ниже, есть много перекрытий. Таким образом, на западе Ориентальные и Палеарктические области резко отделены друг от друга; на востоке они постепенно переходят друг в друга; а в центре их границы запутаны и неразличимы (Ward, 1921).

К югу от этого нечёткого барьера простирается Ориентальный регион от Аравийского моря до Тихого океана. Но если двигаться на восток к югу от 30-й параллели, пересечь бассейн верхней Иравади, внезапно можно достигнуть границы типичной индо-бирманской фауны. Фауны Индии и китайского субрегиона Ориентального региона на самом деле удивительно разные. Границу между ними, как уже обозначено, это разделение Меконг-Салуин. Такое разделение имеет дополнительное преимущество, а именно, соответствует границе между индо-малайской и восточноазиатской флористическими областями (Ward, 1921). Формирование водораздела Меконг-Салуин и климатические колебания в плейстоцене были основными движущими силами современного разнообразия и генетической структуры растений в Цинхай-Тибетском плато (Meng et al., 2015). Несмотря на большое внимание, уделяемое поиску границы начала ориентального биогеографического региона, на примере изучения генетической структуры растения *Oxyria sinensis* (Polygonaceae) (Meng et al., 2015) было показано, что климатические изменения плейстоцена и горные ледники (климатическая гипотеза), а не разделение Меконг-Салуин (геологическая гипотеза), играют главную роль в формировании пространственной генетической структуры. А именно, повторяющиеся в плейстоцене ледниково-межледниковые колебания

климата в этом регионе. Эффекты обоих исторических событий (геологические и климатические события Плейстоцена) могут быть отслежены посредством геномного импринтинга современных видов в филогеографических исследованиях (Meng et al., 2015).

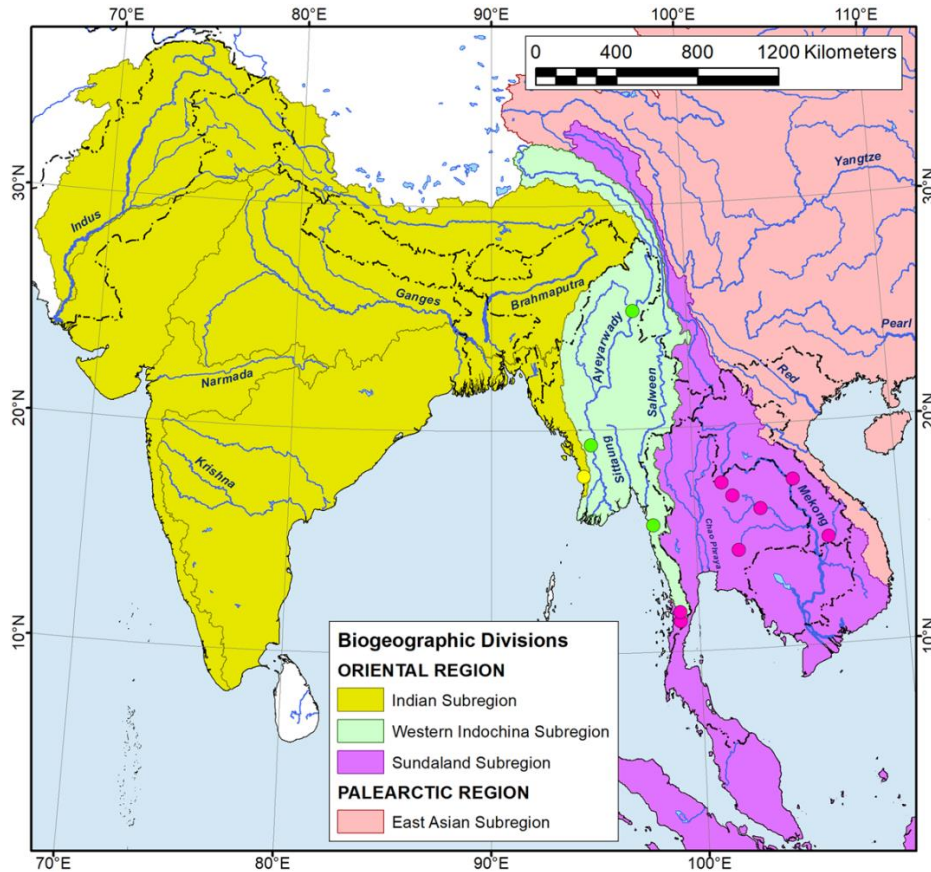


Рисунок 3 – Обновленное пресноводное биogeографическое деление материковой части Юго-Восточной Азии на основе филогенетики пресноводных двустворчатых моллюсков. Цветными кругами обозначены местонахождения таксонов пресноводных двустворчатых моллюсков, имеющих биogeографическое сходство с фаунами Индии (жёлтые), Западного Индокитая (зелёные) и Суndaленда (розовые). (Volotov et al., 2020).

Ориентальный регион делится на три биogeографических субрегиона, границы которых были недавно уточнены с помощью комплексного масштабного изучения пресноводных двустворчатых моллюсков: Индийский, Западно-Индокитайский и Суndaленд (Volotov et al., 2020) (Рис. 3). Субрегион Западный Индокитай представляет собой отдельную биogeографическую подобласть с преимущественно эндемичной пресноводной фауной, границы этого субрегиона до

сих пор неясны. В работе было показано, что перешеек Кра представляет собой значительный южный биогеографический барьер между фаунами пресноводных двустворчатых моллюсков Западного Индокитая и Сундаленда, в то время как субрегионы Индийский и Западный Индокитай разделены холмами Нага, холмами Чин и горными хребтами Ракхайн-Йома. Данные исследования показывают, что фауна пресноводных двустворчатых моллюсков Юго-Восточной Азии в основном возникла в пределах трёх «горячих точек» биоразнообразия (Западный Индокитай, Сундаленд, и Восточноазиатский субрегионы), дополненные древними иммигрантами с Индийского субконтинента (Volotov et al., 2020).

Эндемизм. Ориентальный регион характеризуется древностью фауны с высокой степенью эндемизма. В результате геологических событий в прошлом сформировались районы с высоким уровнем биоразнообразия. В эпоху плейстоцена происходили колебания уровня моря, и это инициировало процессы видообразования (van Dijk et al., 1999), в периоды оледенения создавались условия для развития и эволюции видов в изоляции, в результате чего возрастало число видов-эндемиков на данной территории (Baltzer et al., 2001, van Dijk et al., 2004).

1.4 Моллюски Unionida и паразиты их мантийной полости и жабр

1.4.1 Моллюски Unionidae Индокитая

Отряд Unionida включает 6 семейств: Etheriidae, Iridinidae, Myselopodidae, Nyriidae, Margaritiferidae и Unionidae. Наиболее многочисленным семейством среди этих моллюсков является Unionidae, насчитывающим около 620–680 существующих видов (Volotov et al., 2017). Unionidae, скорее всего, возникли в Юго-Восточной и Восточной Азии в юрском периоде с последующей экспансией на другие массивы суши. В нескольких крупных азиатских речных системах (например, в Меконге и Янцзы) были обнаружены исключительные внутрибассейновые радиации Unionidae, что позволяет считать эти бассейны древними (долгоживущими) реками, существовавшими на протяжении всего кайнозоя (Volotov et al., 2017). Фауна Сундаленда включает несколько эндемичных

радиаций пресноводных моллюсков, относящихся к двум подсемействам, т.е. подтриба *Pilsbryoconchina*, триба *Rectidentini*, рода *Trapezoideus*, *Physunio*, *Contradens* (*Gonideinae*), и так называемую Меконгскую группу *Indochinellini* (*Harmandia*, *Scabies*, *Scabiellus* и *Unionetta*) (*Parreysiinae*). Эндемичные клады для Западного Индокитайского субрегиона – это подтриба *Pseudodontina*, род *Yaukthwa* (*Gonideinae*), триба *Leoparreysiini*, рода *Radiatula*, *Indochinella* и *Trapezidens* (*Parreysiinae*). Фауна Индийского субрегиона включает эндемичную кладу *Parreysiini* и имеет общие субклады родового уровня с Западным Индокитаем, а именно, *Indonaia*, *Lamellidens*, и вероятнее всего, *Balwantia* (Bolotov et al., 2020). Недавно на основе интегративного анализа было выделено 4 новых рода и 12 новых для науки видов пресноводных двустворчатых моллюсков из Юго-Восточной Азии (Рис. 4). Триба *Indochinellini* включает 7 родов (*Indochinella*, *Indonaia* и *Radiatula*, *Harmandia*, *Scabies*, *Scabiellus* и *Unionetta*). Триба *Pseudodontini* представляет собой одну из крупнейших монофилетических радиаций пресноводных двустворчатых моллюсков в Юго-Восточной Азии с многочисленными кладами родового и видового уровней, которые традиционно относились к двум родам: *Pseudodon* и *Pilsbryoconcha*. На основе многолокусного набора данных восстановили валидность еще двух родов: *Monodontina* и *Vineurus*, и выявили наличие по крайней мере 3 новых для науки клад уровня рода (Bolotov et al., 2020) (Рис. 4).

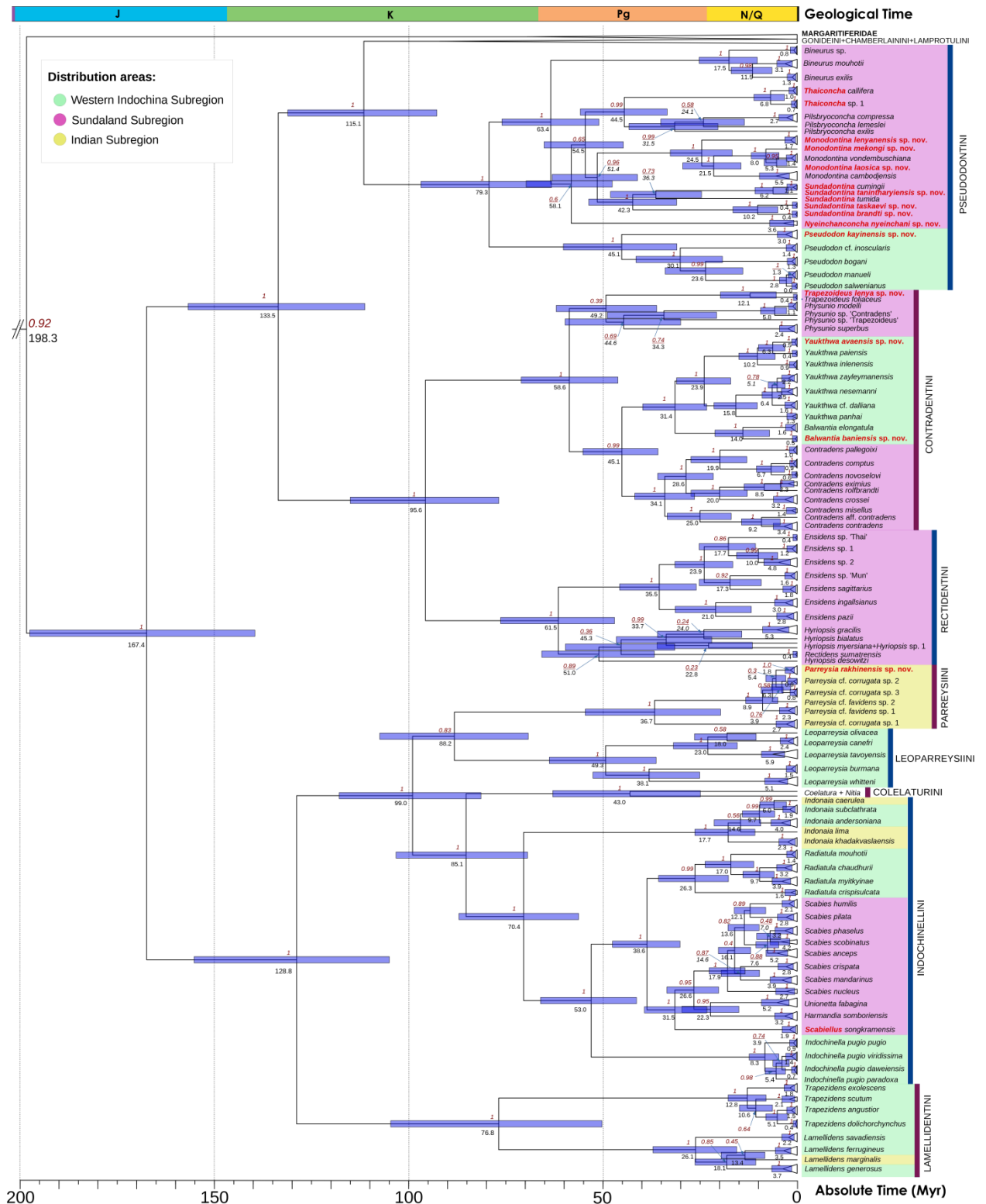


Рисунок 4 – Калиброванная по времени мультилокусная филогения унионид, построенная по набору данных генов (COI + 16 S рРНК + 28 S рРНК) с указанием всех видов, известных на данный момент. Муг – мегагод (миллион лет). J – Jurrasic – Юрская система; K – Cretaceous – Меловая система; Pg – Paleogene – Палеогеновая система; N/Q – Neogene/Quaternary – неогеновая/четвертичная система (Bolotov et al., 2020)

1.4.2. Паразиты мантийной полости и жабр пресноводных двустворчатых моллюсков

Мантийная полость пресноводных моллюсков отряда Unionida – это дом для множества организмов, таких как инфузории, пиявки, малощетинковые черви, клещи, личинки подёнок, стрекоз, ракообразных и рыб (Fuller, 1974; Saarinen, Taskinen, 2004; Grizzle, Brunner, 2009; Brian, Aldridge, 2019; McElwain, 2019). Было показано, что влияние на мантийную полость от её обитателей по большей части негативное и может представлять собой недооценённый фактор, отрицательно влияющий на сохранение этих находящихся под угрозой животных (Brian, Aldridge, 2019). Большинство таксонов, живущих в ассоциации с пресноводными моллюсками, мало изучены как таксономически, так и экологически. Всего известно как минимум 12 видов пиявок, ассоциированных с моллюсками, 7 из которых описаны недавно и являются видами, новыми для науки. (Bolotov et al., 2019b). Два высокоспецифичных рода подёнок из Азии и Африки, *Symbiocloeon* Müller-Liebenau, 1979 и *Mutelocloeon* Gillies and Elouard, 1990, (Ephemeroptera), используют мантийную полость пресноводных двустворчатых моллюсков для развития личинок (Muller-Liebenau, Heard, 1979; Gillies, Elouard, 1990; Subramanian, Sivaramakrishnan, 2009). В Северной Америке недавно было обнаружена личинка стрекозы (Odonata), питающаяся жабрами пресноводного двустворчатого моллюска (Levine et al., 2009). Ряд видов водяных клещей из двух семейств, а именно Unionicolidae и Pionidae Thor, 1900 (Arachnida: Acari), были зарегистрированы в различных ассоциациях с пресноводными моллюсками (Humes, Jamnback, 1950; Humes, Russell, 1951; Vidrine, Lieux, 1980; Simmons, Smith, 1984; Chapurina et al., 2019).

1.5 Паразитические клещи *Unionicola*

Водяные клещи (русский термин) – это группа из надотряда акариформных клещей из подкласса клещей (Acari) отряда Тромбидиформных клещей. Prostigmata, куда входит когорта с водяными клещами, считается

парафилетической группой, насчитывающей 20000 видов, около 40 надсемейств, распределённых между 3-6 подотрядами, инфраотрядами или когортами в разных системах). К подотряду (когорте) Parasitengonina относятся водяные клещи (фаланга Hydrachnidia). Известно, что три группы водных клещей демонстрируют необычное поведение, а именно, являются симбионтами пресноводных губок и моллюсков. К ним относятся следующие рода: *Dockovdia* Gledhill, 2003 (Hygrobatidae: Hygrobatinae), *Najadicola* (Pionidae: Najadicolinae) и *Unionicola* (Unionicolidae: Unionicolinae). Но только одна группа содержит относительно большое число описанных видов и подродов. Например, *Dockovdia* включает 2 вида из брюхоногих моллюсков в Нигерии, в то время как Najadicolinae до 2019 года было представлено единственным видом. Подсемейство Unionicolinae к настоящему моменту представлено единственным родом порядка с 60 подродами. Около 260 видов сейчас известно науке, и новые виды находят почти каждый год (Edwards, Vidrine 2013). Среди водяных клещей этого рода известны виды, ведущие как свободноживущий, так и паразитический образ жизни, они встречаются на всех материках, за исключением Антарктиды (Edwards, Vidrine, 2013).

1.5.1 Жизненный цикл паразитических *Unionicola* и взаимоотношение с хозяином

Большинство известных таксонов в качестве основных хозяев используют пресноводных двустворчатых моллюсков Unionida (Davids, 1973; Edwards, Vidrine, 2013). До недавнего времени считалось, что единственным семейством, свободным от инвазии водяными клещами, являются жемчужницевые (Margaritiferidae). Принадлежность некоторых родов, таких как *Acostaea* d'Orbigny, 1851, к семейству Etheriidae или Mусetopodidae вызывает сомнения в последнее время (Bogan, Noeh, 2000; Graf, Cummings, 2021) поэтому в настоящий момент не ясно, являются ли представители семейства Etheriidae подходящими хозяевами для *Unionicola*.

В качестве промежуточных хозяев клещей служат, по крайней мере, в Северной Америке и Европе, имаго водных насекомых, таких как комары-звонцы (Diptera: Chironomidae) и ручейники (Trichoptera), (Mitchell, 1967; Jones, 1978;

Edwards, Dimock, 1995a, b; Proctor et al., 2015). Экспериментально была показана возможность личинки *Unionicola (Unionicola) formosa* (Dana, Whelpley, 1836) трансформироваться в стадию нимфы без использования вторичного хозяина – насекомого (Paterson, MacLeod, 1979), однако неизвестно, насколько широко распространён в природе такой упрощённый жизненный цикл. Необычный пример возможной ассоциации с хозяином личинки *Unionicola* sp. и одного из видов *Bosmina* Baird, 1845 (Cladocera) известен из Мексики (Montes-Ortiz et al., 2019).

Клещи *Unionicola* имеют сложный жизненный цикл, включающий три активные стадии (личинка, дейтонимфа и взрослая особь) и три неподвижные (предличинка, протонимфа и тритонимфа), каждой подвижной стадии предшествует трансформация (Саенко, Балан 2010). Некоторые виды являются свободноживущими хищниками на стадии нимфы и на стадии взрослого клеща, они находятся в зависимости от хозяев, только когда используют их в качестве места для откладывания яиц и личиночных стадий покоя, в то время как другие виды являются облигатными симбионтами их хозяев. Среди тех видов, которые обитают в моллюсках, самки откладывают яйца в определённых тканях хозяев. Личинки появляются поздней весной и летом и недолго паразитируют на хирономидах (Edwards, Vidrine 2013). Например, вид *U. aculeata* (Koenike, 1890) использует ткани моллюска для откладки яиц и развития личинок и покоящихся стадий протонимфы и тритонимфы, а взрослые клещи и дейтонимфы свободноживущие хищники. В течение жизненного цикла клещи неоднократно проникают в моллюска и покидают его (Davids, 1973; Hevers, 1980). Самка откладывает яйца в ткани моллюска, затем сформированные личинки покидают моллюска и паразитируют на хирономидах. После окончания питания на хирономидах личинки возвращаются в воду и снова проникают в моллюска для трансформации в протонимфу. Дейтонимфы покидают моллюска и возвращаются в него для превращения в тритонимфу. Наконец, имаго самок проникают в моллюска для откладки яиц (Столбов, Воронова, 2019). Общий жизненный цикл *Unionicola* представлен на рисунке 5.

Первое упоминание о личинках клещей рода *Unionicola*, паразитирующих на хирономидах было сделано Джонсом в 1965 году (Edwards, Vidrine 2013), что также типично и для представителей других родов водяных клещей. Он обнаружил личинок клещей видов *U. intermedia* (Koenike, 1882) и *U. aculeata* на хирономусе *Chironomus plumosus* (Linnaeus, 1758) (64 из 82 рассмотренных хирономид были с личинками клещей). В 1978 году Джонсом, Бутером и Лирнером (Edwards, Vidrine 2013) были предоставлены дополнительные доказательства ассоциаций личинок *Unionicola* с хирономидами. Позднее были описаны и другие виды клещей, паразитирующие на хирономидах. Личинки поражают только вентральную поверхность хирономид, максимальное число личинок, приходящееся на одну хирономиду, составило 9 штук.

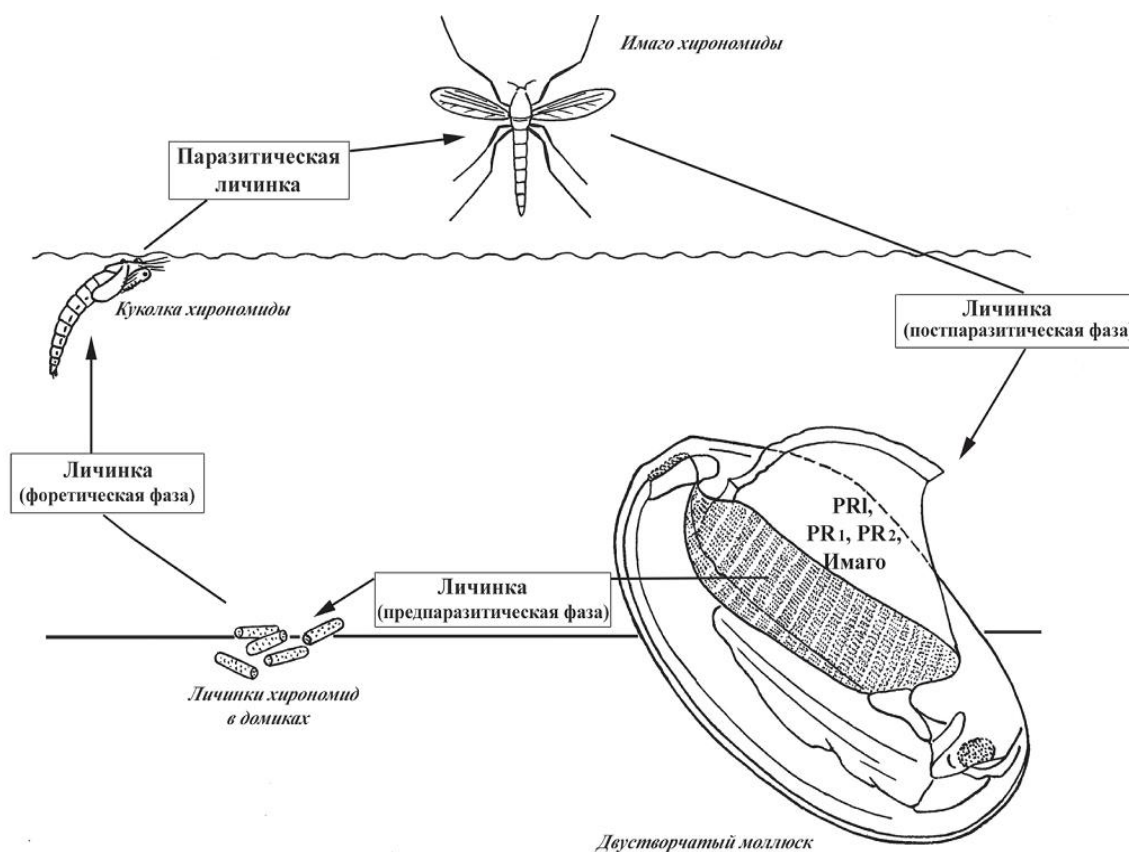


Рисунок 5 – Общий жизненный цикл клеща *Unionicola* на примере вида *U. upsilophora* (Hevers, 1980 – изменено). PR1 – предличинка; PR1, PR2 – постличиночные покоящиеся стадии I и II. (Саенко, Балан 2010, согласно Hevers, 1980).

Наиболее продолжительный период, на который личинка прикрепляется к телу хирономиды, составляет 8 дней, но обычно он длится 2-3 дня. Вес личинки клеща во время прикрепления увеличивается более чем в два раза, что

свидетельствует о том, что клещ питается хирономидой. В 1991 году Бейкер (Baker 1991) экспериментально подверг личинок хирономид воздействию личинок клещей и обнаружил, что *U. ypsilophora* (Bonz, 1783) и *U. aculeata* прикрепляются к хирономидам, в отличие от *U. intermedia*. Личинки *Unionicola* sp. были зарегистрированы в стенке пищевода и желудка горного валька *Prosopium williamsoni* (Girard, 1856), возможно, в результате потребления рыбой хирономид, заражённых личинками клещей (Ching, Parker 1983).

Патерсон и МакЛеод (1979) (Paterson, MacLeod 1979) сообщили, что личинки *U. formosa* трансформируются в нимфу, не прикрепляясь к хирономиде, а Бейкер (Baker 1988) предположил, что для *U. intermedia* не нужен хозяин на стадии личинки. Хотя и возможно, что некоторые виды *Unionicola* не имеют стадии паразитарной личинки, текущие доказательства этого слабы.

Клещи *Unionicola*, поражающие моллюсков Unionidae, демонстрируют высокую специфичность к хозяину: большинство видов клещей обычно можно обнаружить только в одном или двух видах моллюсков и, если два и более видов выступают в качестве хозяев, эти хозяева, как правило, из одного рода. Наблюдается тенденция, что клещи, населяющие жабры моллюсков, более склонны к специфичности хозяина, чем клещи, населяющие мантию. *U. formosa* и *U. foili* Edwards & Vidrine, 1994 – близкородственные виды, но поражают разные виды моллюсков – *Pyganodon cataracta* (Say, 1817) и *Utterbackia imbecillis* (Say, 1829), соответственно. При изучении водоёмов Западной Сибири были обнаружены клещи одного вида – *Unionicola aculeata* (Koenike, 1890) в двух родах моллюсков: паразитов *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758) и *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758), причём наличие личинок клещей у двух особей *U. pictorum*, предположительно, было связано с близостью их нахождения с моллюсками *A. anatina* (Столбов, Воронова, 2019).

И личинки, и взрослые особи имеют поведенческие предпочтения по видам хозяев (Edwards, Vidrine 2013).

1.5.2 Повреждения, наносимые клещами в результате паразитизма

Поражения жабр и других тканей пресноводных моллюсков, вызванные паразитизмом клещей *Unionicola* (т.е. их стадии яйца, личинки и взрослые особи), были зарегистрированы в Европе, Африке, Северной Америке и Австралии (Baker, 1976; McElwain et al., 2016; Walker, 2017; Abdel-Gaber et al., 2018). При инвазии клещи предпочитают внутренние полужабры моллюска, выбирая участок ближе к сифону, где концентрация кислорода выше (Саенко, Балан 2010). В работах указывается, что дейтонимфы и взрослые клещи питаются в основном гемоцитами (амёбоцитами) и слизью моллюсков-хозяев (Baker, 1977). Сообщается, что *Unionicola ypsilophora*, вызывая клещевые паразитозы хозяина-беззубки *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758), иногда становятся причиной их массовой гибели (Силина, 2011); экстенсивность клещевой инвазии в не отделившихся от раковин погибших особей *A. cygnea* составляла 100%. Предполагается, что гиперинвазия, достигавшая 830 предимагинальных особей клещей в одном моллюске, могла способствовать остановке деятельности ресничек мерцательного эпителия моллюсков, обеспечивающих его питание и дыхание (Косинова, Силина, 2011).

Имеется несколько работ, где сообщается, что у моллюсков унионид, инфицированных клещами, не выявлено повреждений. В своей работе 1955 г. Митчелл (Mitchell 1955) утверждает, что ни одна из стадий *U. aculeata*, временно населяющих моллюска *Lampsilis siliquoides* (Barnes, 1823), не вызывала какого-либо заметного ответа хозяина или изменения пигментации. Напротив, яйца *U. abnormipes* (Wolcott 1898) в этом же хозяине приводили к развитию гиперплазии.

Яйца *Unionicola* spp. вводятся в хозяина с использованием модифицированных генитальных щитков. Митчелл (1955) (Edwards, Vidrine 2013) сравнил генитальные поля четырёх видов клещей и предположил, что повреждение хозяина происходит во время откладки яиц клещами. Гиперплазия ткани хозяина в некоторых видах происходит рядом с отложенными яйцами, и схожая гиперплазия упоминалась, как ответ на присутствие тритонимф. Дэвидс (1973) (Edwards, Vidrine 2013) заключил, что разные виды клещей различаются в их взаимодействии с

моллюсками на разных стадиях развития. Он рассматривал клещей *U. aculeata* и *U. bonzi* (Claparède, 1869), паразитов *Anodonta anatina* и *Unio pictorum*, которые использовали хозяина только как убежище для своих этапов трансформации в отличие от *U. intermedia* и *U. ypsilophora*, которых он считал паразитами на жабрах *A. anatina* и *A. cygnea*, соответственно. Хотя подробные описания повреждений не были представлены, Дэвидс заключил, что большое количество клещей *U. ypsilophora* делает жабры моллюска менее прочными и они покрываются слизью. Клещ использует свои педипальпы, чтобы прицепиться к хозяину, и эти структуры для прикрепления проникают в соединительную ткань жабры. На месте прикрепления происходит смещение и эрозия жаберного эпителия. В результате воспаления появлялась припухлость жабр и отёк в месте прикрепления клеща, а также локализованное увеличение гемоцитов. Клещи потребляли эти гемоциты вместе со слизью. Набухание приводило к выступанию жабр далеко за пределы поверхности, покрытой жабрами в норме. Также была отмечена эпителиальная гиперплазия у основания отдельных жаберных нитей, образующая массу удлинённых клеток (Grizzle, Brunner 2009).

В работе Абдел-Габера (Abdel-Gaber et al., 2018) сообщается, что один вид клещей, *U. tetrafurcatus* Ramadan, Aboul-Dahab, 2002 поражает 4 разных вида моллюсков, *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Veneroidea), *Coelatura aegyptiaca* (Cailliaud, 1827) (Unionoidea), *Mutela rostrata* (Rang, 1835) и *Chambardia rubens* (Lamarck, 1819) (Mutelidae). В ходе гистопатологических исследований было выявлено, что неинфицированная жаберная ткань имеет чётко выраженный ряд филаментов, покрытых ресничками, изредка прерываемый остиями. Самки клещей откладывают яйца продольно длины межламеллярной септы внутренней и наружной полужабр. Яйца и развивающиеся личинки были внедрены подкожно в межламеллярные перегородки на всем протяжении жабры. Наблюдалось небольшое локальное растяжение вокруг яиц и встроенных в жаберную ткань клещей. Клещи пронзали жабры педипальпами, повреждая их и вызывая лейкоцитарную инфильтрацию, а также отёк жаберных нитей. Эти клещи, как правило, были окружены гиалиновой мембраной. Как правило, этих внедрившихся

клещей окружали концентрические слои гемоцитов и волокна соединительной ткани. Такая реакция организма хозяина наблюдались только в супрабранхиальной соединительной ткани и приводила к деградации клещей: можно было заметить их остатки (Abdel-Gaber 2018).

Личинки *Unionicola* sp. занимают подкожные гемолимфальные синусы. Кроме того, рядом с внедрёнными клещами наблюдался тонкий слой выделенных гемоцитов и бокаловидных клеток. Клещи были также найдены внутри пищеварительных дивертикулов, где клещ частично или полностью был инкапсулирован гемоцитами, а мембрана дивертикула повреждалась. Кроме того, клещи могут проникать в репродуктивные ткани самцов и самок двустворчатых моллюсков (Abdel-Gaber et al., 2018). Всё это говорит о возникновении клеточной реакции хозяина на паразита. Локальное повреждение тканей этими клещами может помешать питанию хозяина, потому что яйца были обнаружены в гемолимфальном синусе жабр и межбранхиальных перегородках.

В другом исследовании изучались ткани *Pseudodontoideus connasaugaensis* (Lea, 1858), содержащие один вид клеща на разных стадиях жизненного цикла: личинки, нимфы и взрослого клеща. Самки клещей откладывали яйца вдоль длины межламельлярных перегородок внутренней и наружной полужабр. Яйца и развивающиеся личинки были внедрены подкожно в межламельлярных перегородках на всем протяжении жаберы. В результате проведённого исследования авторы заключают, что не нашли убедительных доказательств того, что заражение различными жизненными стадиями *Unionicola* sp. нарушило функцию тканей *P. connasaugaensis*. Наблюдалось только локализованное повреждение тканей и иммунологические реакции, патологического увеличения мест заражения не отмечалось, несмотря на то, что ткани моллюска *P. connasaugaensis* были заражены сотней или более яиц и развивающихся личинок. Также не было обнаружено доказательств того, что инвазия клещами может нарушить физиологические процессы, происходящие в полости мантии, такие как образование раковины. Нет доказательств, что эти клещи могут помешать питанию, потому что яйца наблюдались в гемолимфальных синусах, но не в вентральной пищевой бороздке

внутренней полужабры или в лабиальных щупиках. Этот результат противоречит другим сообщениям, которые предположили такое вмешательство или повреждение хозяина – моллюска (McElwain et al., 2016).

В исследовании Фишер (Fisher et al., 2000) двустворчатых моллюсков *Puganodon cataracta*, содержащих *U. formosa*, подвергали воздействию суспензии флуоресцентных микросфер, и продемонстрировали, что клещи проглотили эти микрочастицы. Также гистохимическое окрашивание указывало на наличие слизистого материала в средней кишке клещей. Электрофоретический анализ выявил компонент с высокой молекулярной массой, соответствующий мукополисахариду, присутствующий как в жабрах двустворчатых моллюсков, так и в клещах. Результат вестерн-блоттинга иммуноаффинного связывания с антителами жаберной ткани и гемолимфы моллюсков также показал, что клещи поглощали ткань. В то время как *U. formosa*, вероятно, не проглатывает материал в виде частиц, полученных при питании моллюска-хозяина, этот вид клещей все же использует слизь хозяина, жаберную ткань или гемолимфу, по крайней мере, частично, для своего питания.

1.5.3 Паразитические клещи *Unionicola* Юго-Восточной Азии

Видовое богатство сообщества клещей, связанного с пресноводными моллюсками в тропических районах, недостаточно изучено, хотя многочисленные номинальные таксоны были описаны в Юго-Восточной Азии, Индии, Австралазии, Африке и Южной Америке (Viets, 1926, 1957; Lundblad, 1969; Vidrine, 1984, 1985, 1986a, 1986b; Vidrine et al., 2005, 2006, 2007, 2008a). Виды клещей *Unionicola*, известные с территории Юго-Восточной Азии: *U. (Dimockatax) dimocki* (Vidrine, 1986), *U. (Fulleratax) davisii* Vidrine, 1984, *U. (Fulleratax) robacki* Vidrine, 1984, *U. (Imamuratax) heardi* Vidrine, 1985, *U. (Imamuratax) neokoenikei* Viets, 1957, *U. (Imamuratax) scutigera* Viets, 1926, *U. (Pentatax) thaiensis* Vidrine, 1985, *U. (Prasadatax) brandti* (Vidrine, 1985), *U. (Prasadatax) diversipes* (Viets, 1926), *U. (Unionicola) thienemanni* Viets, 1957. Пресноводные двустворчатые моллюски поддерживают разнообразные и в значительной степени специфичные для хозяина

ассоциации *Unionicola* (Downes, 1989; Edwards & Vidrine, 2006, 2013; Vidrine et al., 2008b; Wu et al., 2012)

Филогенетические исследования ассоциированных с моллюсками клещей *Unionicola* довольно редки и в основном касаются неарктических и восточноазиатских (китайских) видов (Edwards and Dimock, 1997; Ernsting et al., 2006, 2008, 2014; Edwards et al., 2010; Wu et al., 2012), в то время как изучение тропических таксонов на генетическом уровне практически не проводились. Исследования на основе анализа нуклеотидных последовательностей показывают, что эти клещи имеют узкую специализацию по отношению к моллюскам-хозяевам и содержат множество криптических таксонов, которые при первичном анализе морфологии можно отнести к одному виду. В Китае широко распространённый *U. (Wolcottatax) arcuata* (Wolcott, 1898) образует по крайней мере три отдельные генетические клады, каждая из которых соответствует отдельному виду моллюсков-хозяев (Wu et al., 2012). Примеры таких скрытых филогенетических линий были обнаружены у североамериканских клещей (Edwards et al., 2010; Ernsting et al., 2014) и европейских таксонов, связанных с губками (Stålstedt et al., 2013). Полные последовательности митохондриального генома были получены для нескольких видов этого рода, например *U. (Unionicola) foili* Edwards & Vidrine, 1994 и *U. (Unionicolides) parkeri* Vidrine, 1987 (Ernsting et al., 2009; Edwards et al., 2011).

На основе вышеизложенного можно отметить, что фауна паразитических клещей *Unionicola* Индокитая изучена достаточно слабо, не проводилось молекулярно-генетических исследований данных клещей этого региона для сравнения с сиквенсами из других регионов и формирования целостной картины филогенетического разнообразия и таксономии этих организмов. Необходимо учесть, что речные системы региона исследования являются древними, и каждая из них может представлять собой отдельный центр эндемизма, как было показано при изучении двустворчатых моллюсков, хозяев клещей рода *Unionicola*, Индокитая.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКИ

2.1 Места сбора образцов клещей *Unionicola* и изучение заражённости

Образцы клещей были собраны в ходе экспедиционных работ в период с 2010 по 2020 годы в 26 локациях Индокитая (Рис. 5). Подробное описание мест сбора материала представлено в Приложении 1.

Непосредственно в полевых условиях проводили вскрытие моллюсков и поиск паразитических клещей. При обнаружении объектов исследования клещей извлекали из мантийной полости и жабр пинцетом, считая количество обнаруженных особей в каждом отдельном виде двустворчатого моллюска. Весь собранный материал фиксировали в 96% этаноле в пробирках объемом 1,5 мл сразу после извлечения. Дополнительно в исследованиях использовали образцы паразитических клещей из коллекции Российского музея центров биологического разнообразия ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН, собранные лично автором и коллегами в России, Италии, Южной Корее, Восточной Африке и Канаде.

В ходе проведенных исследований были обследованы на наличие паразитических клещей 2257 пресноводных моллюсков семейств Unionidae и Margaritiferidae из Индокитая, собранные с 2012 по 2018 гг. Были выявлены и проанализированы 2609 образцов клещей.

Для анализа заражения были рассчитаны экстенсивность инвазии (ЭИ) и средняя интенсивность инвазии (СИИ) моллюсков согласно общепринятым формулам (Столбов, Воронова, 2019): ЭИ = число заражённых моллюсков трибы / общее число моллюсков трибы; СИИ = среднее число клещей у заражённых моллюсков; и рассчитан коэффициент корреляции Спирмена на портале <https://medstatistic.ru/calculators/calcsfirmen.html>. В процессе камеральных исследований изготовлено, сфотографировано и изучено 110 препаратов клещей Индокитая и других регионов.

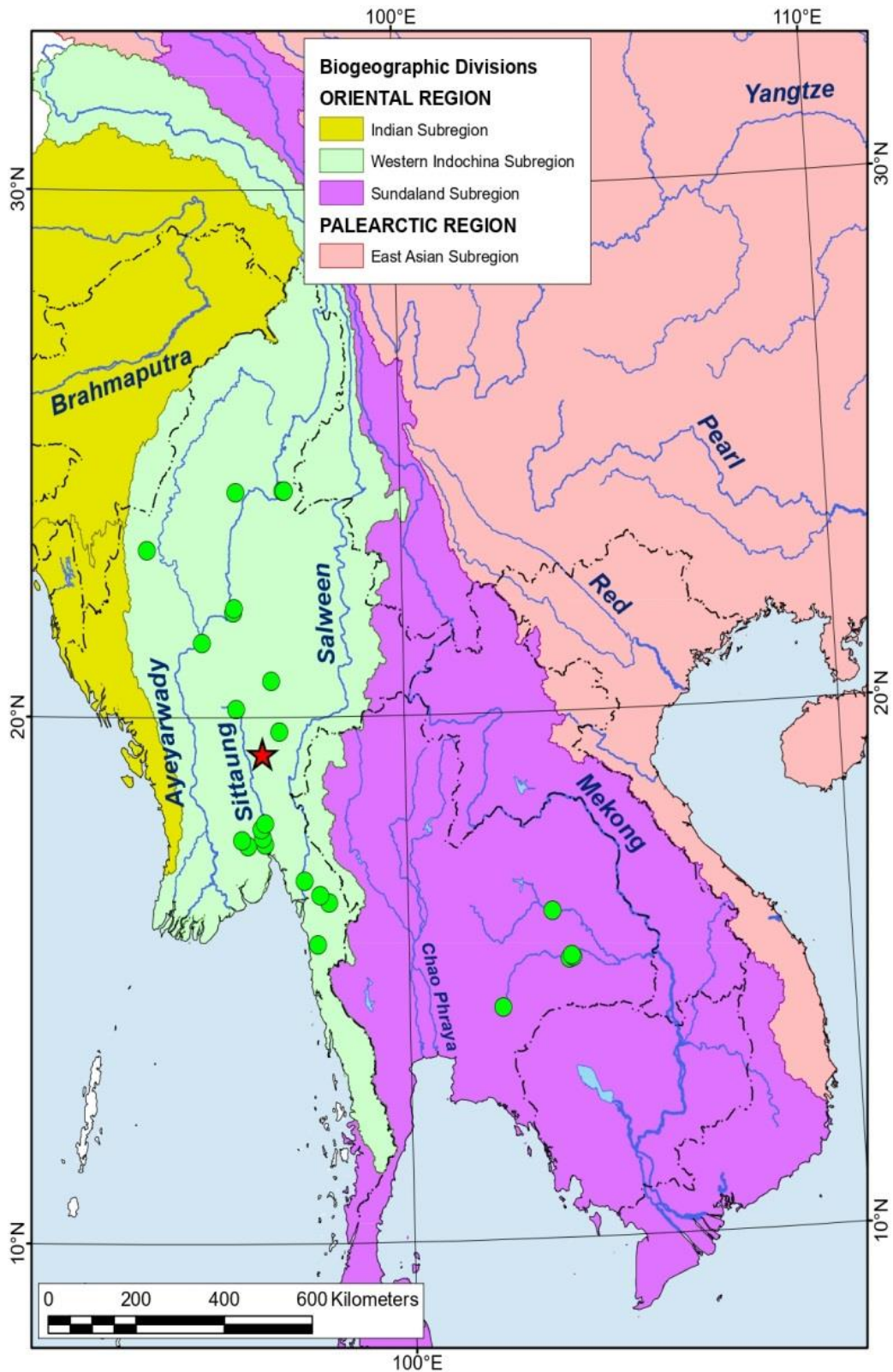


Рисунок 5 – места сбора клещей, паразитирующих в пресноводных двустворчатых моллюсках в Юго-Восточной Азии (зеленые кружки) и типовой локалитет подрода и вида *Unionicola (Gibbosulicola) sella* (Красная звезда). Биogeографическое разделение рек основано на филогенетике пресноводных моллюсков (Bolotov et al., 2018, 2020). (Карта подготовлена Гофаровым М.Ю.)

2.2 Изготовление препаратов клещей и морфологические исследования

Для проведения морфологических исследований образцы клещей предварительно инкубировали при температуре 60 °С в 8% растворе КОН в течение 30-50 минут в зависимости от их размера, плотности и жёсткости покровов. Внутренние органы осторожно удаляли энтомологической иглой. Постоянные препараты были подготовлены с помощью заключающей среды Фора-Берлезе. Техника изготовления препаратов была выполнена согласно методике, описанной в работе Козлова (2014).

Изображения были получены с помощью исследовательского микроскопа (AXIO Lab.A1, Carl Zeiss, Германия). Морфологические детали измеряли при помощи программного обеспечения ZEN lite 2012. При описании новых таксонов ориентировались на работы Vidrine (1984, 1985, 1986a) и Ding et al. (2019). Типовые серии новых видов и все нетиповые материалы хранятся в Российском музее центров биоразнообразия [РМЦБ], в Федеральном исследовательском центре комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лавёрова Уральского отделения Российской академии наук (Архангельск, Россия).

Для идентификации клещей были использованы графический определитель клещей *Unionicola* (Vidrine, 2017), морфологические описания клещей, а также сайт: «*Unionicola – mites infecting mollusks*» – WordPress.com (<https://unionicola.wordpress.com/>), где представлены фотографии и видеоописания этих клещей.

Изображения контуров клещей получали при помощи прорисовывания деталей строения в программе Adobe Photoshop на интерактивном перьевом дисплее Wacom Cintiq 16.

Для идентификации водяных клещей большое значение имеет строение генитального поля, коксальных щитков, педипальп, соотношения длин сегментов ходных ног, и другие признаки (Рис. 6). В работе приняты следующие обозначения конечностей: П 1–5 – членики педипальпы (тазик, бедро, колено, голень, лапка), I–IV–Н–1–6 – членики ног I–IV (тазик, базифемур, телофемур, колено, голень, лапка).

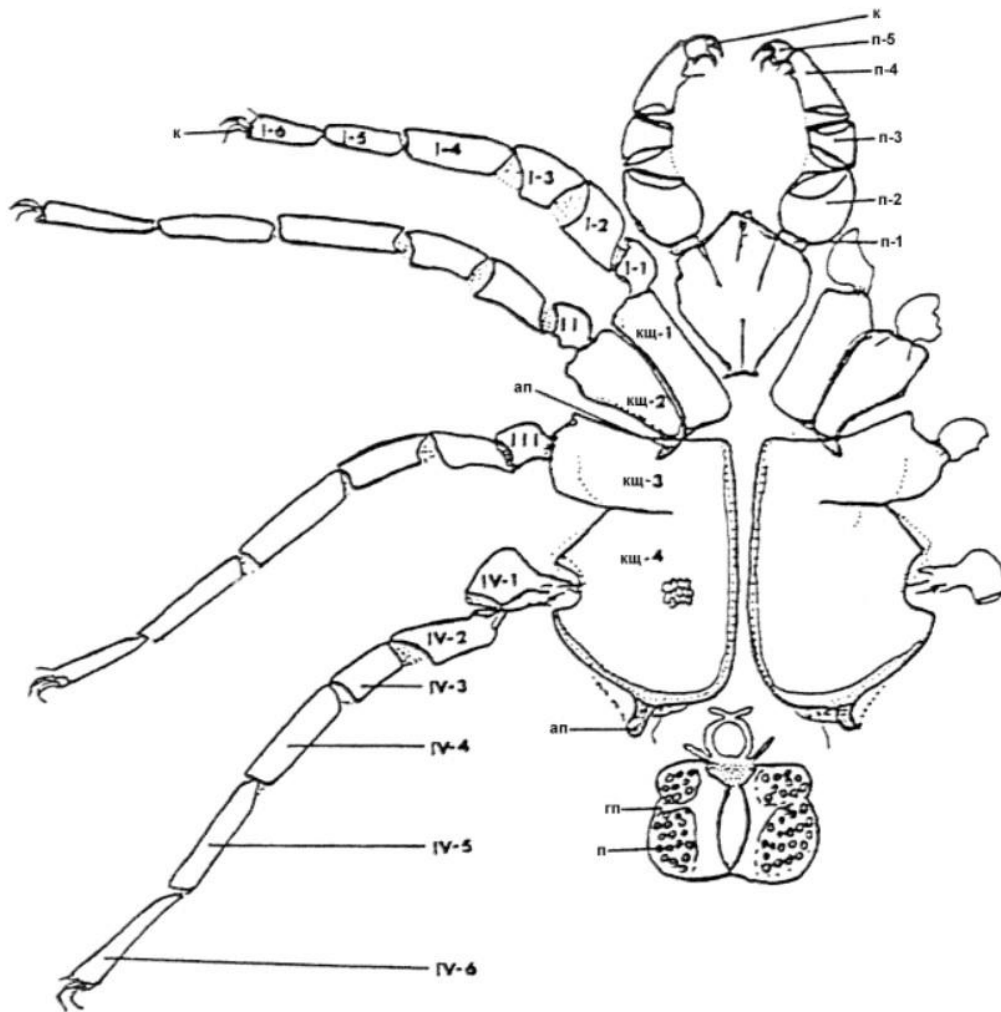


Рисунок 6 – Диагностические важные признаки для морфологического анализа микропрепаратов клещей на примере самца *Unionicola (Clarkatax) serrata* (Wolcott, 1898) (согласно Edwards, Vidrine, 2013 с изм.). Ключевые характеристики: Педипальпы: Сегменты педипальп: П-1 тазик; П-2 бедро; П-3 Колено; П-4 Голень; П-5 Лапка; К - Коготок. Ходные ноги: (I-IV) первая, вторая, третья, четвёртая ходная нога. Сегменты ходных ног: 1 Тазик, 2 Базифемур, 3 Телофемур, 4 Колено, 5 Голень, 6 Лапка, К Коготок лапки. Коксальные щитки: (КЩ-1—КЩ-4) первый, второй, третий, четвёртый коксальный щиток (КЩ-1 и КЩ-2 формируют переднюю группу (ПКЩ); КЩ-3 и КЩ-4 формируют заднюю группу (ЗКЩ). Задняя аподема (ап). Генитальное поле: ацетабульные пластинки на каждой стороне (ГП); генитальная присоска (П) (показаны стрелками)

2.3 Морфометрический анализ

Для идентификации и выявления морфологических различий у криптических видов подрода *Myanmaratax* был использован многомерный дисперсионный анализ (MANOVA) в программе PAST v. 3.06 (Hammer, 2015), как для обоих полов (общая выборка), так и отдельно для самцов и самок на основе 22 морфологических измерений. Для каждого вида у трёх – шести самок и самцов измеряли: длину идиосомы (ДИ), ширину генитального поля (ШГП), длину генитального поля (ДГП), длину задней группы коксальных щитков (дЗКЩ); длину сегментов педипальп и ходных ног: I-[II-, III-, IV-] H = 1-ая [2, 3, 4] ходная нога; I-H-1[-2, -3, и т.д.] = 1-ый [2-ой, 3, и т.д.] сегмент первой ходной ноги; П-1[-2, -3, и т.д.] = 1-ый [2-ой, 3, и т.д.] сегмент педипальп (Hevers, 2012; Pešić & Zawal, 2018). Все измерения производили в микрометрах (μm). Анализ главных компонент (PCA) проводили для ординации видов в пространстве длин по 22 морфометрическим параметрам отдельно для самцов и самок с использованием программы PAST v. 3.06 (Hammer, 2015). Различия статистически значимых морфологических критериев между тремя видами клещей подрода *Myanmaratax* для каждого пола были оценены с помощью One-Way-ANOVA с апостериорными попарными сравнениями на основе теста Тьюки HSD с использованием программы PAST v. 3.06 (Hammer, 2015).

2.4 Методики молекулярно-генетических исследований

2.4.1. Выделение ДНК из образцов

Экстракцию ДНК из образцов осуществляли с использованием стандартного метода фенол-хлороформной экстракции (Sambrook et al., 1989). Для выделения ДНК использовали 2-3 экземпляра клещей, которые предварительно были проанализированы под бинокуляром. Для оптимизации условий экстракции был проведен эксперимент по анализу влияния продолжительности лизиса материала на качество и количество выделяемой ДНК. Для анализа влияния продолжительности лизиса использовали время 30, 60 и 90 минут, далее ДНК

выделялась по стандартной методике фенол-хлороформной экстракции. У выделенных образцов ДНК определяли концентрацию и использовали для постановки полимеразной цепной реакции. Результат амплификации фрагмента гена COI на препаратах ДНК, выделенных в ходе эксперимента, представлен на Рисунке 7.

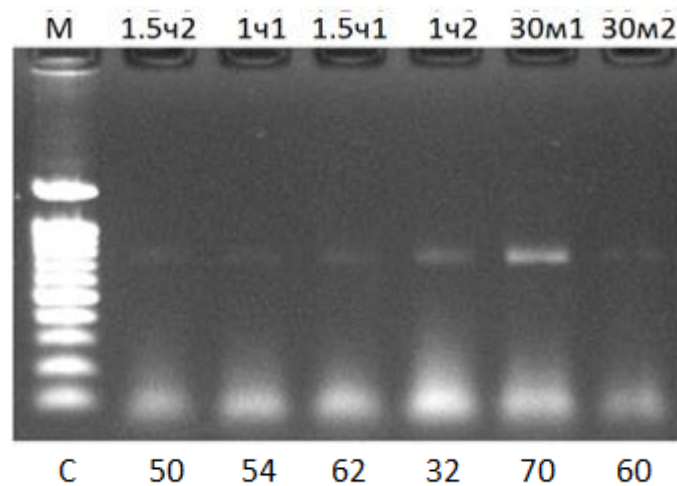


Рисунок 7 – Результаты ПЦР, отражающие влияние разного времени лизиса тканей клещей *Unionicola* на конечный результат реакции. С – концентрация ДНК (нг/мкл)

В ходе эксперимента было установлено, что время лизиса исследуемых образцов водяных клещей, из-за особенностей материала, должно составлять не более 30 минут для выделения качественной и достаточной для молекулярных процедур концентрации ДНК.

2.4.2 Амплификация фрагментов генов

В качестве генетических маркеров в работе использовали один митохондриальный и один ядерный гены. Область штрих-кода гена субъединицы I (COI) митохондриального гена цитохромоксидазы была амплифицирована и секвенирована с использованием LoboF и LoboR в качестве прямого и обратного праймеров, соответственно (Таблица 1). Область кодирования ядерного гена 28S рРНК была амплифицирована и секвенирована с использованием праймеров

23F/D2, либо D2F/D2 (Таблица 1). Участки именно этих генов были выбраны для анализа, так как в базе данных GenBank NCBI существует массив нуклеотидных последовательностей этих генов, полученных для клещей *Unionicola*, и это даёт возможность сравнивать новые фрагменты с полученными ранее.

Таблица 1. Описание праймеров для амплификации фрагментов генов COI и 28S рРНК, использованных в работе.

Ген	Праймер	Направление	Последовательность праймера от 5' к 3'	Источник
COI	Lobo F	прямой	kbtchacaaaусауаагауаthgg*	Lobo et al. (2013)
	Lobo R	обратный	taaacytcwggrtgwccraaraауса	
28S рРНК	23F	прямой	gagagttcaagagtacgtg	Park and Foighil (2000)
	D2F	прямой	agtcgtgttgcttgatagtcag	Campbell et al. (1994)
	D2	обратный	tccgtgtttcaagacgg	Jovelin and Justine (2001)

* – Обозначения: В – это С или G или Т, Н - это А или С или Т, Y – С или Т, R – А или G, W – А или Т.

Смесь для ПЦР содержала приблизительно 100 нг общей клеточной ДНК, 10 пмоль каждого праймера, 200 мкмоль суммы дезоксирибонуклеотидтрифосфатов Σ dNTP (dATP, dGTP, dCTP, dTTP), 2,5 мкл буфера для ПЦР (с 20 ммоль $MgCl_2$) и 0,8 единиц ДНК-полимеразы Taq (ООО «СибЭнзим», Новосибирск, Россия). Деионизированной водой доводили объем до 25 мкл. Температурные циклы для ПЦР с праймерами Lobo F/R были следующими: 95 °С (5 минут), 27-35 циклов 95 °С (50 секунд), 46 °С (50 секунд), 72 °С (50 секунд) и финальная элонгация при 72 °С. (5 минут). В случае с комбинациями праймеров 23F/D2 и D2F /D2 температурные циклы были такими: 95 °С (5 минут), 29-31 цикл 95 °С (50 секунд), 55 °С (50 секунд), 72 °С (50 секунд) и финальная элонгация при 72 °С. (5 мин). Реакция проводилась на амплификаторе Veriti Thermal Cycler. Результаты ПЦР фиксировали с помощью горизонтального электрофореза в 1,5% агарозном геле с последующим окрашиванием геля бромистым этидием и визуализацией в системе гель-документирования Vilber Lourmat E-Box.

2.4.3. Очистка и секвенирование фрагментов генов

Полученные ПЦР-продукты были очищены от праймеров и других компонентов ПЦР переосаждением в смеси 5 М ацетата аммония и 96%-ого этанола (в мягких условиях), после этого пробы дважды промывали 70%-м этанолом при комнатной температуре (согласно рекомендуемому протоколу ЦКП «Геном»). Также для очистки отдельных образцов использовали коммерческий набор Cleanup Mini (Евроген, Россия), следуя предложенной инструкции. Пробы были подготовлены на секвенирование согласно рекомендациям ЦКП «Геном».

Прямое и обратное секвенирование было выполнено на базе лаборатории ЦКП «Геном» ИМБ РАН на автоматическом секвенаторе (ABI PRISM® 3730, Thermo Fisher Scientific, США) с использованием набора реагентов ABI PRISM® BigDye™ Terminator v. 3.1. Полученные последовательности прочитывали вручную при помощи программы BioEdit 7.0.9 (Hall, 1999).

2.5 Методика филогенетического анализа

Для филогенетического анализа мы использовали 96 гаплотипов объединенных последовательностей двух фрагментов генов COI и 28S. Две последовательности COI свободноживущих водных клещей *Neumania* sp. (Unionicolidae; № MN359295) и *Neumania verrucosa* (Unionicolidae; № MK889600) использовали в качестве аутгруппы. Набор данных последовательностей выравнивали согласно алгоритму MUSCLE (Edgar, R. C. 2004), встроенному в программу MEGA7 (Kumar et al., 2016). Филогения максимального правдоподобия (ML) была сделана с помощью IQ-TREE v 1.6.11 (Nguyen et al., 2015) через онлайн-сервер Лос-Аламосской национальной лаборатории (Национальное управление по ядерной безопасности, США). Значения поддержки узлов были оценены с использованием сверхбыстрого алгоритма начальной загрузки (Hoang et al., 2018). Байесовская филогения была рассчитана с помощью MrBayes v3.2.7a (Ronquist et al., 2012) через CIPRES Science Gateway в суперкомпьютерном центре Сан-Диего, США (Miller et al., 2010). Анализ MrBayes был проведен в два отдельных запуска

по 25,000,000 генераций, каждый с четырьмя цепями Маркова, одной холодной и тремя горячими (температура установлена на 0,1) с отбором каждого 5000-го сгенерированного дерева. Первые 15% деревьев были отброшены. Консенсусное филогенетическое дерево было построено на основе оставшихся деревьев, которые имели стабильные оценки параметров моделей нуклеотидных замен и правдоподобия. Модель GTR + G применяли как в анализе максимального правдоподобия, так и в байесовском анализе.

Генетические р-расстояния между последовательностями COI криптических видов нового подрода *Myanmaratax* были рассчитаны в программе MEGA7 (Kumar et al., 2016). Для поиска наиболее близкого вида с помощью ПО MEGA7 и Excel анализировали минимальную генетическую дистанцию между последовательностями гена COI для каждого вида подрода *Myanmaratax* среди всех зарегистрированных последовательностей видов *Unionicola* в базе GenBank NCBI. Список генетических последовательностей, полученных нами, с информацией по генам, локалитетам, видам хозяев и другой информацией, представлен в Приложении (Таблица 1П). Список дополнительных последовательностей, взятых из базы данных GenBank NCBI, которые были использованы для построения филогенетического дерева представлены в Приложении (Таблица 2П).

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Заражённость пресноводных моллюсков Индокитая

В ходе работы было проанализировано 2291 моллюсков и 2609 клещей из бассейнов различных рек Индокитая. Была рассчитана ЭИ и СИИ для каждой точки сбора (Таблица 2, 3, Рис. 8, 9). Наиболее подверженными инвазии оказались представители триб Lamellidentini и Rectidentini (46 и 30%, соответственно). В моллюсках трибы Leoparreyysiini клещи обнаружены не были. Наибольшая экстенсивность заражения выявлена у представителей рода *Hyriopsis* Conrad, 1853: из 52 проанализированных образцов заражёнными оказались 46, что составляет 88% по показателю экстенсивности заражения. В одном из моллюсков этого рода было обнаружено наибольшее количество клещей, которое составило 59 штук. Наибольшая интенсивность заражения наблюдалась у двустворчатых моллюсков трибы Rectidentini, где среднее количество клещей на одну особь моллюска в каждой точке сбора составило 18,1, у представителей Lamellidentini – 4,41, у образцов *Gibbosula laosensis* (Lea, 1863) (Margaritiferidae: Gibbosulinae) – 5,73 (Рис. 8, 9). Было установлено, что коэффициент корреляции Спирмена (ρ) между интенсивностью и экстенсивностью заражения моллюсков Индокитая клещами равен 0,800, теснота (сила) связи по шкале Чеддока – высокая. Объём выборки $n = 9$. Число степеней свободы (f) составляет 7. Критическое значение критерия Спирмена при данном числе степеней свободы составляет 0.7. $\rho_{\text{набл}} > \rho_{\text{крит}}$, зависимость признаков статистически значима ($p < 0,05$). Если говорить о заражении жемчужниц в Мьянме, то клещи *Unionicola* были обнаружены в представителях данного семейства впервые. На основании полевых наблюдений 25.02.2018 (сухой сезон, низкий уровень воды), экстенсивность заражения этих моллюсков в типовом локалитете нового вида клещей составила 94.1% (16 из 17 собранных моллюсков содержали от 1 до 4 клещей), а интенсивность заражения [среднее \pm стандартная ошибка среднего] составила 2.06 ± 0.33 клещей на одного моллюска ($n = 17$ моллюсков и 35 клещей).

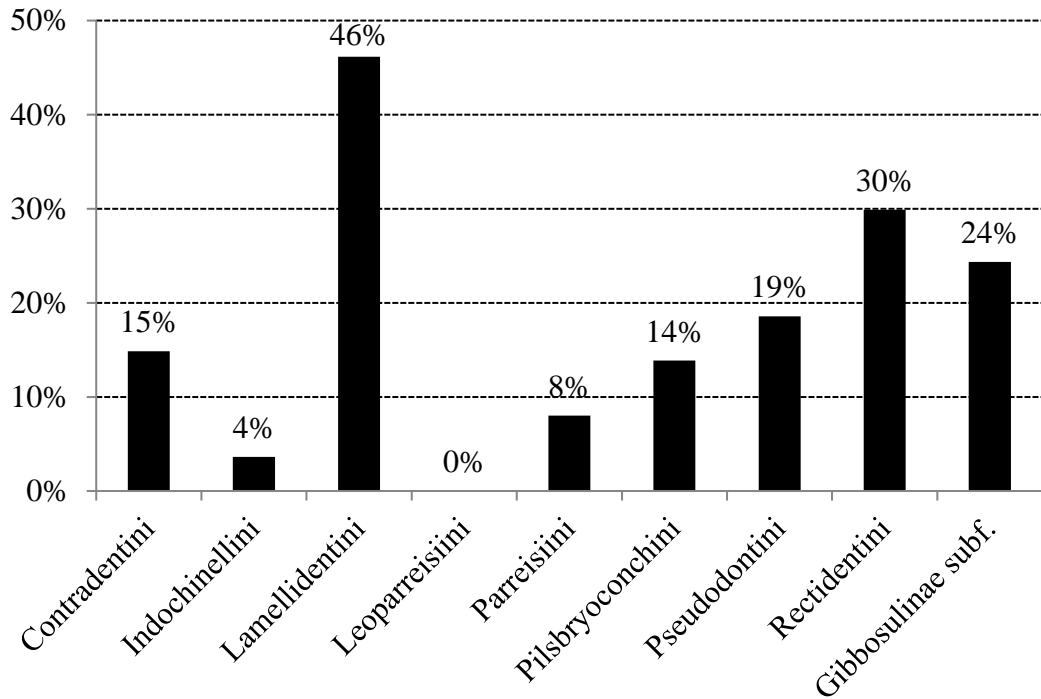


Рисунок 8 – Экстенсивность инвазии триб моллюсков клещами

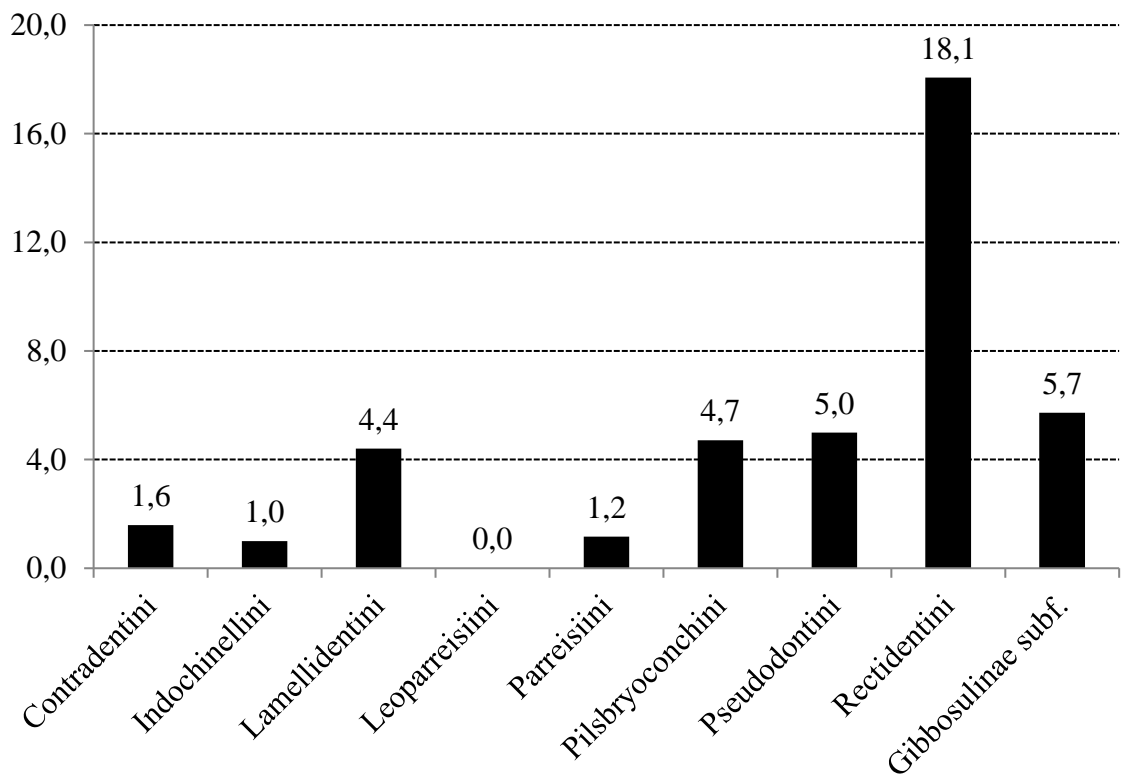


Рисунок 9 – Средняя интенсивность инвазии триб моллюсков клещами

составила 2.06 ± 0.33 клещей на одного моллюска ($N = 17$ моллюсков и 35 клещей). Мы не оценивали количество клещей, обнаруженных в жабрах моллюсков-хозяев в другие периоды отбора проб, но эти паразиты обычно встречались там на 20-21.04.2015 и 07.12.2016 (конец и начало сухого сезона, соответственно).

Распределение видов клещей по трибам моллюсков и объём выборки по трибам представлены в таблицах 2, 3. Видовая принадлежность клещей была подтверждена данными молекулярно-генетического анализа.

Таблица 2. Встречаемость видов клещей *Unionicola* по родам и по трибам двустворчатых моллюсков Индокитая

Триба моллюска	Род моллюска	<i>Unionicola</i> - подрод и вид клеща
Contradentini	<i>Physunio</i>	(Subgen.?) sp.1 Mekong
	<i>Yaukthwa</i>	(<i>Myanmaratax</i>) sp. <i>Yaukthwa</i>
Gibbosulinae подсемейство	<i>Gibbosula</i>	(<i>Gibbosulicola</i>) <i>sella</i>
Lamellidentini	<i>Lamellidens</i>	(<i>Prasadatax</i>) <i>diversipes</i>
	<i>Lamellidens</i>	(<i>Imamuratax</i>) sp.1 Bago-Sittaung
	<i>Lamellidens</i>	(<i>Imamuratax</i>) sp.1 Bago-Sittaung, (<i>Myanmaratax</i>) <i>generosa</i>
	<i>Lamellidens</i>	(<i>Myanmarata</i>) <i>savadiensis</i>
	<i>Lamellidens</i>	(<i>Myanmaratax</i>) <i>generosa</i>
	<i>Lamellidens</i>	(<i>Dimockatax</i>) <i>haungthayawensis</i>
	<i>Trapezidens</i>	(<i>Imamuratax</i>) sp.2 Indaw
	<i>Trapezidens</i>	(<i>Myanmaratax</i>) <i>trapezidens</i>
Pseudodontini	<i>Thaiconcha</i>	(<i>Pentatax</i>) sp.2 Phong
	<i>Thaiconcha</i>	(<i>Pentatax</i>) sp.1 Phong
	<i>Hyriopsis</i>	(<i>Fulleratax</i>) <i>robacki</i>

Таблица 3. Объём выборки двустворчатых моллюсков Индокитая - распределение по трибам и уровень заражения

Триба моллюска	Всего моллюсков	Заражено моллюсков	Экстенсивность заражения (ср., %)	Интенсивность на точку по заражённым моллюскам (ср.)
Contradentini	296	44	15	1.59
Indochinellini	470	17	4	1
Lamellidentini	609	281	46	4.41
Leoparreiisii	208	0	0	0
Parreiisii	162	13	8	1.17
Pilsbryoconchini	101	14	14	4.71
Pseudodontini	183	34	19	5.0
Rectidentini	184	55	30	18.1
Gibbosulinae*	78	19	24	5.73

* – подсемейство семейства Margaritiferidae

Специфичность между подродом клеща и трибой хозяина частичная. Лучше всего она проявляется для моллюсков трибы Pseudodontini и подсемейства Gibbosulinae Bogan et al., 2018. Однако наблюдается специфичность между видом клеща и трибой моллюска. Ни один вид, обнаруженный в моллюске определённой трибы, не был встречен в моллюске, вид которого относится к другой трибе.

3.2 Описание нового вида рода *Najadicola* (Hydrachnidia: Pionidae)

Обнаружен новый вид клеща *Najadicola loeiensis* Chapurina et al. 2019, в реке Лёй (Таиланд) в моллюске *Lens comptus* (Deshayes в Deshayes, Jullien, 1876). Najadicolinae – подсемейство водяных клещей, которые наряду с Unionicolinae являются паразитами гидробионтов.

До недавнего времени ни один вид *Najadicola* не был описан из Тропической Азии. Несмотря на то, что ранее были обнаружены личинки этого клеща, и высказывалось предположение, что это новый вид, а не известный для Северной Америки *N. ingens* (Koenike, 1895), взрослых особей встретить не удавалось. *N. loeiensis* имеет гораздо меньший размер, сильные различия были обнаружены в

строении коксальных щитков и генитального поля клеща (Chapurina et al. 2019) (Рис. 10-13).

Najadicola loeiensis Chapurina, Vikhrev, Kondakov & Tanmuangpak, 2019

Систематика

Семейство Pionidae Thor, 1900

Подсемейство Najadicolinae Viets, 1935

Род *Najadicola* Piersig, 1897

Типовой вид: *Atax ingens* Koenike, 1895 (monotypic)

Типовой материал. Голотип самца, хозяин: *Lens comptus* (РМБЦ Biv119-12) из реки Лёй, GPS: Река Лёй вверх по течению, провинция Лёй, Таиланд, 8.iv.2014 (сборщики Болотов И.Н., Вихрев И.В., Спицын В.М., Гофаров М.Ю.), препарат коллекции РМЦБ Hyd 119 Naj., Union. (Рис 10-13).

Типовой локалитет. Таиланд: река Лёй, бассейн Меконг [Thailand: Loei River, Mekong Basin], 17.0982° N, 101.4814E.

Этимология. Название происходит от типа местности, река Лёй.

Хозяин и среда обитания. Голотип был обнаружен в моллюске *Lens comptus* ваучер РМЦБ Biv119-12 (Рис. 10).

Диагноз. *N. loeiensis* отличается от *N. ingens* меньшим размером тела (1,8 мм против 2,5 мм в длину) и более низким значением соотношения ДГП/ШГП

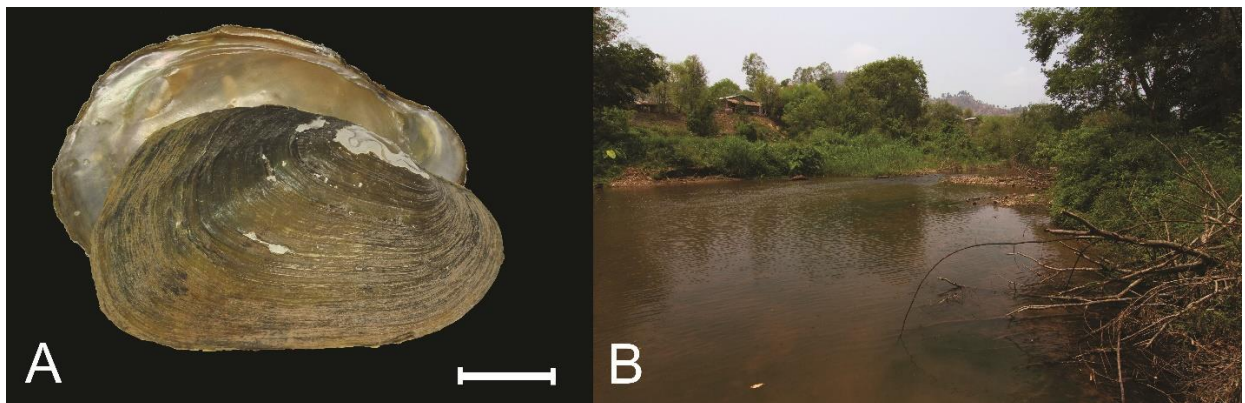


Рисунок 10 – (А) хозяин клеща, *Lens comptus*, из коллекции РМЦБ, ваучер Hyd 119-12, масштаб = 1 см. (В) типовой локалитет *Najadicola loeiensis*: Река Лёй рядом с Лэи Ван Сай, бассейн Меконга, район Фу Луанг, Лёй, Таиланд (Фото Вихрев И.В.)

(0,73 против 1,1). В то же время, новый вид показывает отличия от *N. ingens* в задней группе коксальных щитков самцов (щитки III и IV). Эта группа в форме изогнутого овала со скруглённым передним краем (против приблизительной трапецевидной формы задней коксальной группы у *N. ingens*). Внутренний край этой группы скруглён (против внутреннего края формирующего угол у *N. Ingens* (Charpurina et al., 2019).

Описание.

Описание рода *Najadicola* (Edwards, Vidrine 2013): «Идиосома слабо склеротизирована, видны червеобразные линии видимые через интегумент; нет очевидных спинных пластин – коксальные щитки в четырёх группах; шов между третьим и четвертым щитками неполный; задние аподемы передней группы щитков короткие; генитальные присоски многочисленные, как правило, по 90-120 штук на каждой стороне; генитальные пластины крыловидные. Ходные ноги без плавательных щетинок; относительно короткие и коренастые с колышковидными щетинками, иногда зубчатыми».

Измерения (в мкм) голотипа. ДИ, включая гнатосому: 1780. дЗКЩ 380 (слева); шЗКЩ 520; ДГП 31, ШГП 1073; расстояние от переднего угла первой коксальной пластины до заднего края генитального поля 896. Дорсальные длины сегментов педипалпа: П-1 91, П-2 239, П-3 121, П-4 226, П-5 111. Дорсальная длина сегментов ног: I-Н-1 115, I-Н-2 211, I-Н-3 127, I-Н-4 187, I-Н-5 227, I-Н-6 209; II-Н-1 147, II-Н-2 155, II-Н-3 133, II-Н-4 189, II-Н-5 223, II-Н-6 228; III-Н-1 170, III-Н-2 145, III-Н-3 160, III-Н-4 223, III-Н-5 266, III-Н-6 261; IV-Н-1 181, IV-Н-2 156, IV-Н-3 158, IV-Н-4 258, IV-Н-5 321, IV-Н-6 285. Коэффициенты: дЗКЩ/шЗКЩ = 0,73; ДГП/ШГП = 3,46.

Общее число присосок на обеих генитальных пластинках: 212: 113 присосок на одной стороне и 99 на другой (Рис. 13) (Charpurina et al. 2019).

Распространение. Известен только из типового локалитета в реке Лэй, бассейн Меконга, Таиланд.

N. loeiensis – это второй вид рода *Najadicola* и в целом подсемейства *Najadicolinae*. Открытие дополнительного вида этого рода в Тропической Азии

предполагалось Видрином и Эдвардсом (2013). Так как *N. ingens* известен только из Северной Америки (Simmons, Smith 1984), наше описание дополнительного таксона из Азии значительно расширяет данные о распространении как рода, так и подсемейства.

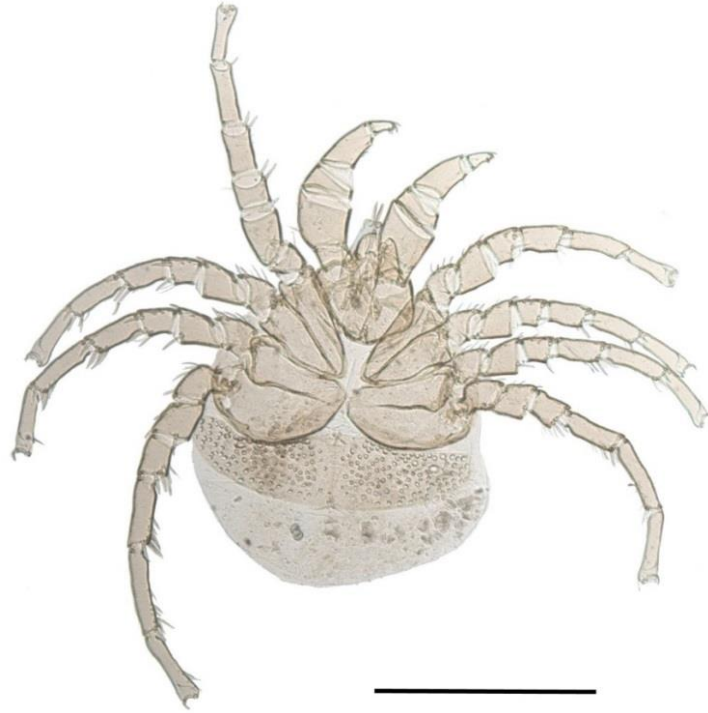


Рисунок 11 – Голотип самца *Najadicola loeiensis* Лёй, Таиланд (препарат РМЦБ № Hyd 119 Naj., Union.). Масштаб = 1 мм. (Charpurina et al., 2019)

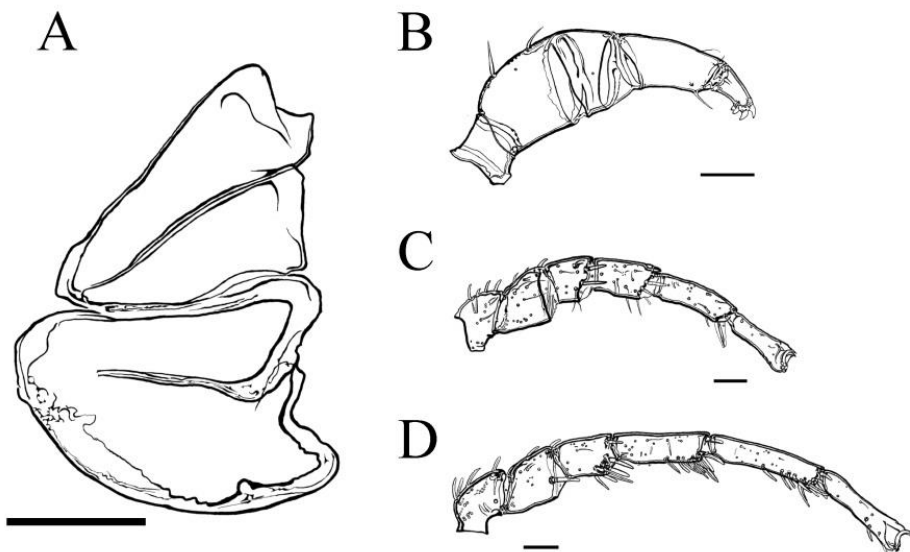


Рисунок 12 – Коксальные щитки и ноги голотипа самца *Najadicola loeiensis* (A) Коксальные щитки. (B) Педипальпа (C) Нога I. (D) Нога IV. Масштаб = 100 мкм. (Charpurina et al., 2019)

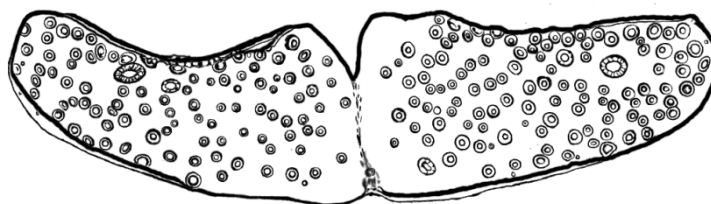


Рисунок 13 – Генитальное поле голотипа самца *Najadicola loeiensis*.
Масштаб = 200 мкм. (Chapurina et al. 2019)

Различия между *N. loeiensis* и *N. ingens* довольно заметные: различия в морфологии подобные этим часто используются для определения видов у рода *Unionicola* (Ernsting et al. 2006; Vidrine 1986; Ernsting et al. 2008), который рассматривается как сестринская группа к *Najadicola* (Edwards, Vidrine 2013). Мы полагаем, что виды этого рода должны различаться между собой по похожим критериям (по аналогии с видами из рода *Unionicola*). Например, самцы видов *U. upsilophora* (Bonz 1783) и *U. formosa* (Dana, Whelpley, 1836) различаются на основании структуры задней группы коксальных щитков, в то время как самки этих видов неразличимы (Vidrine 1986). Размер идиосомы клеща может служить основанием для разграничения криптических видов: *U. bishopi* Vidrine 1986 практически идентичен *U. tumida* (Wolcott, 1898), но по размеру идиосомы крупнее (Vidrine 1986).

Действительно, форма задней группы коксальных щитков значительно различается между *N. loeiensis* и описанием её у Симмонса и Смита для *N. ingens* (1984). Найденный нами образец самца имеет более овальную форму этой структуры, напоминающую форму задних коксальных щитков у самок *N. ingens* (Edwards & Vidrine 2013 - с. 168). Однако изображения самцов *N. ingens* в работе Кёнике (1895 - рис. 66) имеют более круглую форму ЗКЩ, чем в более поздних работах (Simmons, Smith 1984; Edwards, Vidrine 2013). Поэтому можно говорить о том, что этот морфологический признак варьируется и прослеживается тенденция к овальной форме ЗКЩ в пределах одного вида *N. ingens*. Стоит, однако, отметить, что ЗКЩ именно такой формы, как демонстрирует описываемый образец *N.*

loeiensis с соотношением длины к ширине, равной 0.7 никогда до этого не наблюдался у самцов *Najadicola*.

3.3 Первая находка и описание нового вида клещей в моллюске *Gibbosula laosensis*

Впервые обнаружены клещи в моллюсках семейства Margaritiferidae (*Gibbosula laosensis*) в реке Thauk Ye Kupt, приток реки Ситаун (Chapurina et al., 2021). Найденный нами клещ принадлежит к новому подроду и виду *Unionicola (Gibbosulicola) sella* Chapurina, Bolotov, Vidrine, Kondakov, Vikhrev, 2021. Морфологически, этот вид напоминает клещей из подрода *Fulleratax* Vidrine, 1984, что нашло подтверждение в молекулярно-генетическом анализе. Новый подрод отличается уникальным сочетанием признаков, которые по отдельности можно наблюдать в разных подродах, а именно, наличие пяти присосок в строении генитального поля (как у *Pentatax* Thor, 1922) и морфология коксальных пластинок, напоминающая подрод *Fulleratax*. Кроме этого, почти все щетинки на ногах у нового вида имеют выросты и зубцы. (Рис. 14-16)

Unionicola (Gibbosulicola) sella Chapurina, Bolotov, Vidrine, Kondakov & Vikhrev, 2021 (Рис. 14-18).

Систематика

Семейство Unionicolidae Oudemans 1909

Род *Unionicola* Haldeman, 1842

Подрод *Gibbosulicola* Chapurina, Bolotov, Vidrine, Kondakov & Vikhrev, 2021

Типовой вид. *Unionicola (Gibbosulicola) sella*

Диагноз. Тело слабо склеротизировано, дорсальные пластинки отсутствуют, дорсальные аподемы не обнаружены. Генитальное поле самки напоминает *Pentatax*: 2 пары генитальных пластинок несут по 2 или 3 присоски (Рис. 14-18). Пластинки с внутренними крышками напоминают *Unionicola (Coelaturicola) gledhilli* Vidrine et al., 2007. Генитальное поле самца состоит из двух пар ацетабульных пластинок также с 2 или 3 парами присосок на каждую сторону, но их форма отличается от таковой у самок, расположение присосок относительно

друг друга напоминает *Pentatax*, а именно, *U. (Pe.) bonzi* (Claparède, 1869), и генитальное поле самца не имеет внутренних щетинок наблюдаемых у самцов подродов *Coelaturicola* Vidrine et al., 2007 и *Mutelicola* (Gledhill, Vidrine, 2002) (Рис. 14, 15). Педипальпы не уплощены дорсо-вентрально, лапка не укорочена, имеет раздвоенный коготок, полового диморфизма нет. Форма педипальп напоминает форму педипальп подродов *Wilsonatax* и *Coelaturicola* [т. е. *U. (Co.) edwardsi* Vidrine et al., 2008]. Первые ходильные ноги имеют слабую хетотаксию, сегменты ноги довольно короткие, у самок и самцов ноги схожи, их форма напоминает первые ноги некоторых других подродов, таких как *Dimockatax*, *Berezatax* [т.е. *U. (Be.) latipalpa* Vidrine, 1985], и *Unionicolides* [т.е. *U. (Us.) scutella* Vidrine, 1986]. В противовес этому, форма I-H-3 сильно отличается от других видов, есть тенденция к трапециевидной форме, как у *Clarkatax*, например, *U. (Cl.) serrata* (Wolcott, 1898). Почти все щетинки ходных ног имеют тенденцию быть зубчатыми. H-I короче, чем все остальные как у самцов, так и самок (важно отметить, что лапки ходильных ног *Gibbosulicola* не имеют лопатовидных щетинок над коготками – отличительную черту многих подродов Южного полушария, таких как *Coelaturicola*, *Mutelicola*, *Kovietsatax*, *Hyricola*, *Unionicolides*, *Atacella* и *Berezatax*). Коксальные щитки передней группы и ЗКЩ имеют аподемы. Коксальные щитки 3 и 4 с полным разделительным швом; коксальные щитки слегка удлинены (Chapurina et al., 2021).

Gibbosulicola напоминает *Fulleratax* как по размеру (около 1,0 мм в длину) (примечательно, что *Coelaturicola* составляют примерно половину этого размера), так и по форме тела; как коксальные щитки, так и ноги выглядят примерно одинаковыми по пропорции. Как у *Gibbosulicola*, так и у *Fulleratax* отсутствуют явные лопатовидные щетинки над лапками ходных ног (Chapurina et al., 2021).

Этимология. Название этого подрода отражает его предпочтения в выборе хозяина, то есть ассоциация с пресноводными моллюсками семейства *Gibbosulinae* (Unionida: Margaritiferidae).

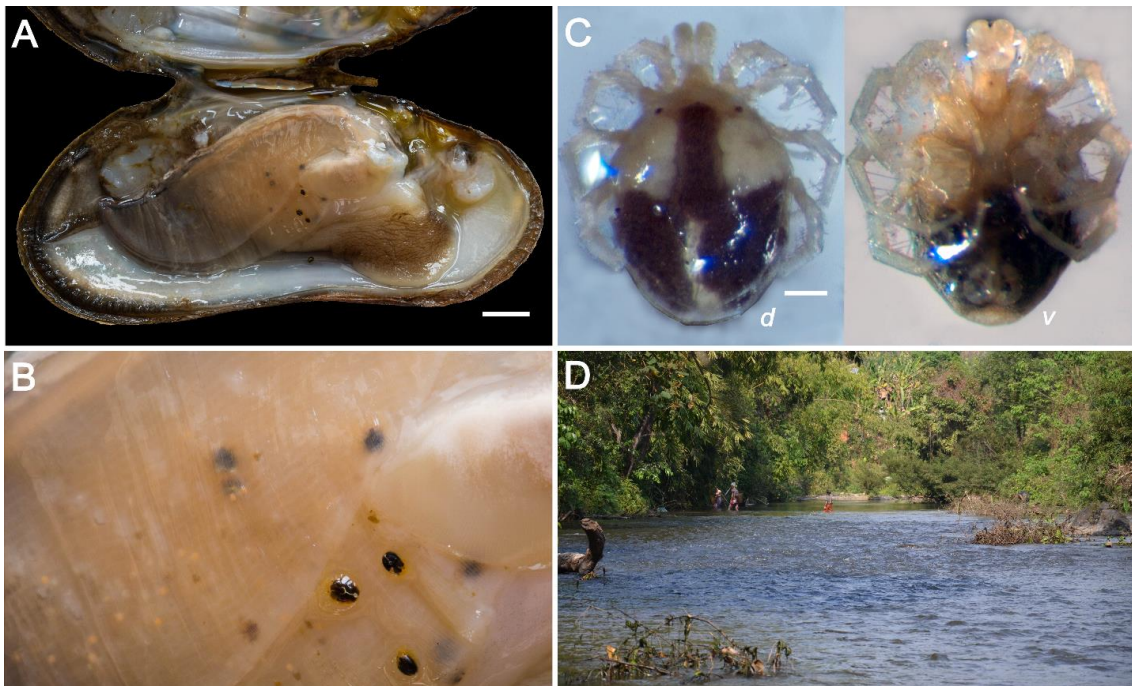


Рисунок 14 – *Unionicola (Gibbosulicola) sella* (A-B) живые клещи на жабрах хозяина *Gibbosula laosensis woodthorpi*. Масштаб = 5 мм (фото Вихрева И.В.). (C) Фиксированный паратип самца РМЦБ Нуд 136: дорсальная (*d*) и вентральная (*v*) стороны. Масштаб = 200 мкм. (D) Типовой локалитет вида: Река Таук Йе Купт, бассейн реки Ситаун (фото Аксёновой О.В.) (Charurina et al., 2021)

Комментарии. В настоящее время это монотипический подрод, хотя дополнительные виды можно найти в других таксонах *Gibbosulinae* из Юго-Восточной и Восточной Азии (Charurina et al., 2021).

Голотип. МЬЯНМА: река Таук Йе Купт, 19.3075° с. ш., 96.7219° в. д. высота 455 м, бассейн реки Ситаун, из жабр моллюска *Gibbosula laosensis woodthorpi* [ваучер хозяина RMBH biv402], 25.02.2018, 1 ♀ [препарат РМЦБ Нуд 402], собрано Вихревым И.В. и Болотовым И.Н. Типовые серии новых видов и ваучеры моллюсков-хозяев депонированы в РМЦБ (Архангельск, Россия).

Паратипы. МЬЯНМА: типовой локалитет, тот же хозяин, дата и сборщики, 1 ♀ [препарат РМЦБ Нуд 402] и один секвенированный экземпляр [идентификационный номер образца РМЦБ Нуд_402_1; номер последовательности гена *COI* – MT724632]; типовой локалитет, из жабр *Gibbosula laosensis woodthorpi* [ваучер хозяина РМЦБ Biv 271], 07.xii.2016, 1 ♀ [препарат РМЦБ Нуд 271] и один отсеквенированный экземпляр [идентификационный номер образца РМЦБ

Hvd_271; номер последовательности гена *COI* – MT724609], сборщик Вихрев И.В.; типовой локалитет, из жабр *Gibbosula laosensis woodthorpi* [ваучер хозяина РМЦБ Biv136], 20.iv.2015, 2♂ [препарат РМЦБ Hvd 136], сборщики Болотов И.Н., Вихрев И.В., Коноплёва Е.С., Аксёнова О.В., Гофаров М.Ю.

Справочные данные ДНК. Две последовательности *COI* были получены от целых клещей. Эти образцы включены в типовую серию (см. порядковые номера и данные о локалитете в списке паратипов выше).

Типовой хозяин. Пресноводная жемчужница Ситауна *Gibbosula laosensis woodthorpi* (Godwin-Austen, 1919) (Bivalvia: Unionida: Margaritiferidae: Gibbosulinae).

Этимология. Новый вид клещей назван с использованием неопубликованного названия его хозяина *Gibbosula laosensis woodthorpi*, данного этой жемчужнице итальянским малакологом Чезаре Мария Таппароне-Канефри (всю историю этого названия см. Volotov et al., 2019a).

Диагноз. Черты подрода. П-2 самки несёт латерально 2 шиловидные зубчатые щетинки, и 2 дорсальные шиловидные зубчатые щетинки. П-2 самца наблюдается только 1 зубчатая щетинка. П-3 самки имеет 1 волосковидную щетинку латерально, близко к основанию сегмента и 1 тонкую волосковидную щетинку дорсально. У самок иногда наблюдается 1 или 2 тонкие волосковидные щетинки на поверхности П-4. Коготки на лапках ходных ног несут несколько выростов по внешнему выпуклому краю, повторяющие его форму.

Описание. МОРОФОЛОГИЯ САМКИ. *H-I*: I-H-1 с 1 латеральной простой (волосковидной) щетинкой, 6 остроконечными зубчатыми щетинками, расположенными латерально и дорсально – в 2 ряда. I-H-2 имеет 2 короткие остроконечные зубчатые щетинки дорсолатерально, 3 шиловидные латеральные и 1 тонкую вентральную щетинку (все зубчатые), 3 латеральными массивными

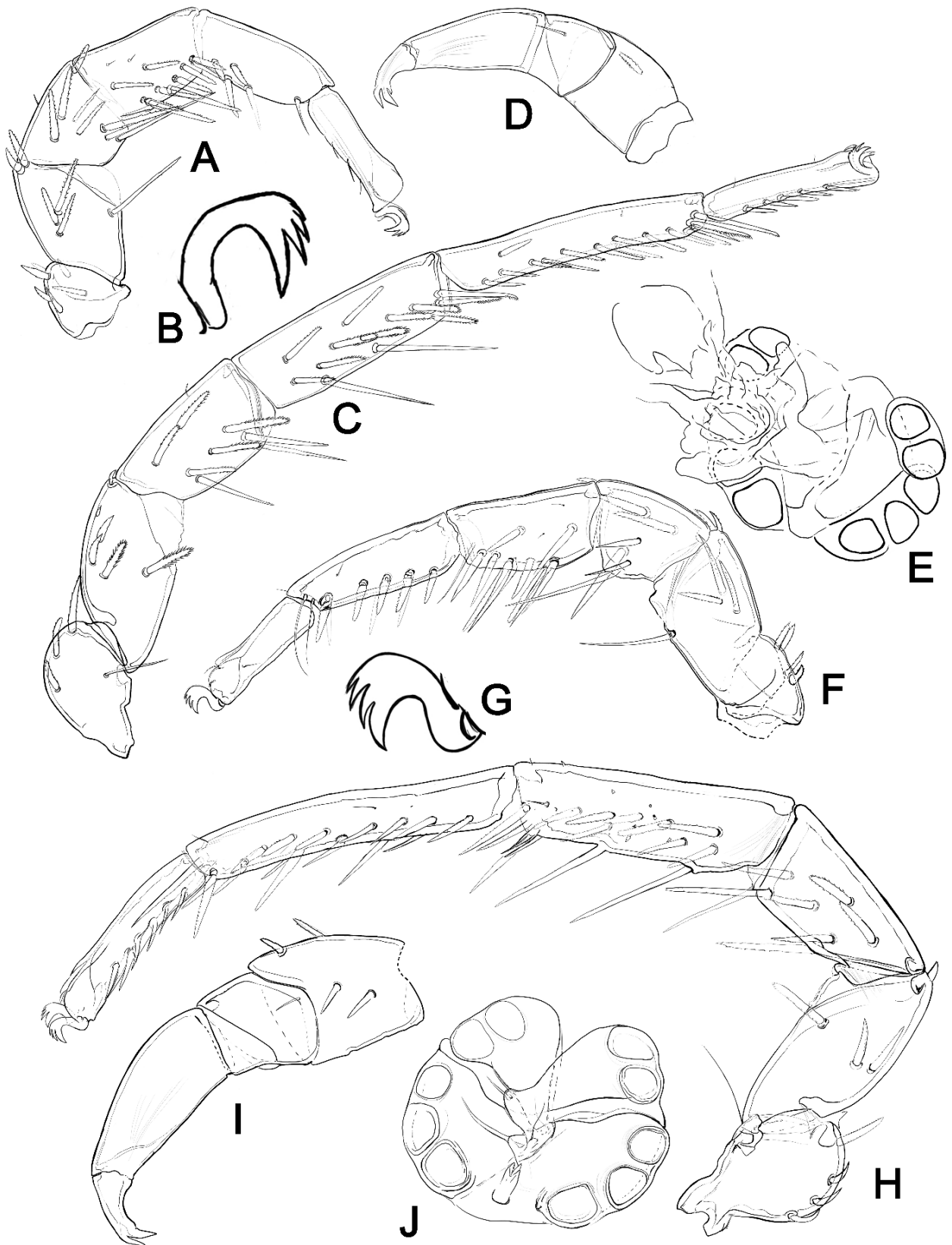


Рисунок 15 – Детали морфологии самца (A-E) и самки (F-J) *U. (G.) sella*. (A, H) – I нога; (B, G) – коготок I ноги; (C, H) – IV нога; (D, I) – педипальпы; (E, J) – генитальное поле. Масштаб 200 мкм. (Charurina et al., 2021)

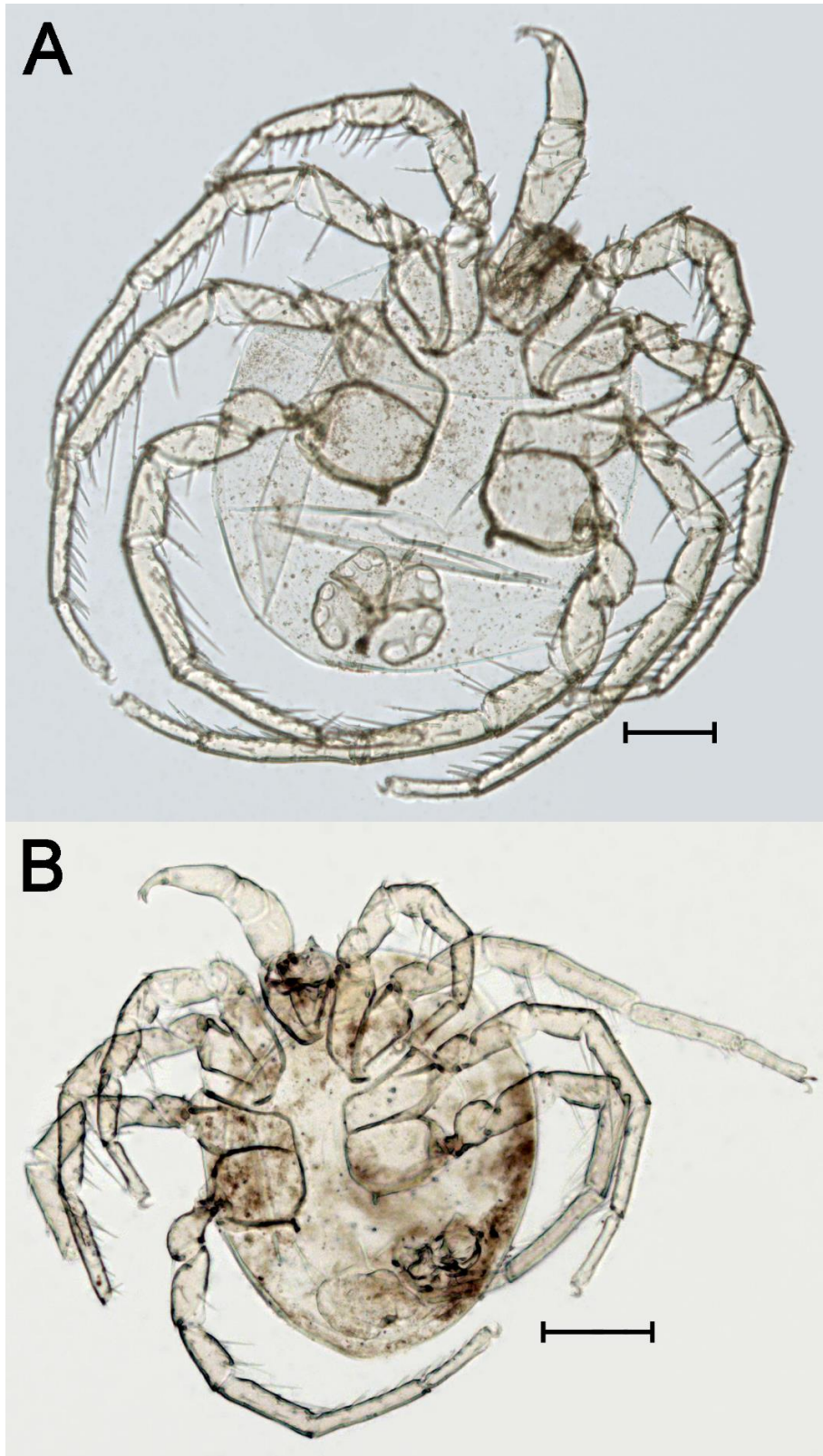


Рисунок 16 – Типовые экземпляры *Unionicola (Gibbosulicola) sella* (вентральный вид). (А) Голотип самки РМЦБ Hyd 402. (В) Паратип самца РМЦБ Hyd 136_1. Масштаб = 200 мкм (Charurina et al., 2021)

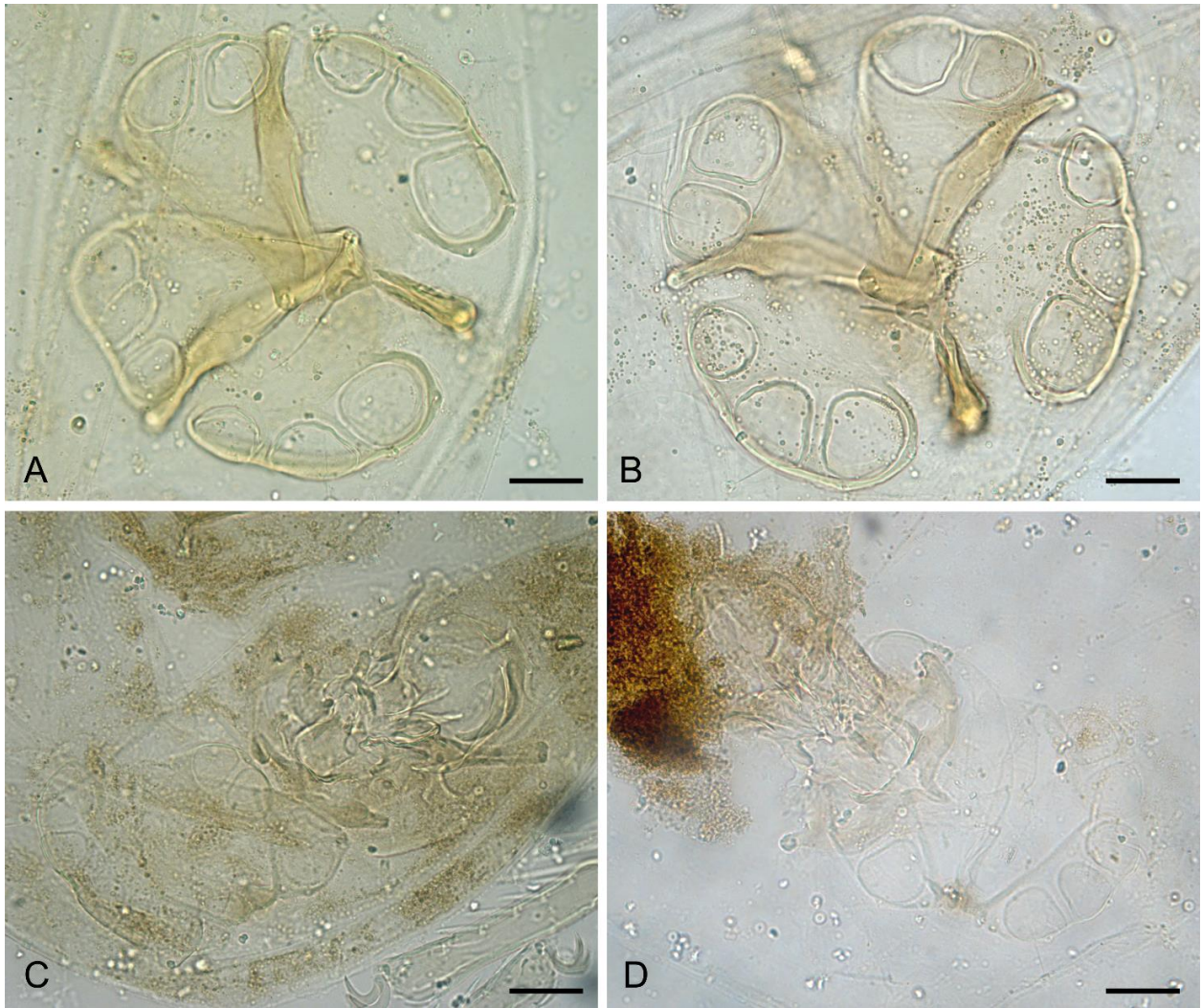


Рисунок 17 – Генитальное поля самца и самки *Unionicola (Gibbosulicola) sella*. (A) Голотип самки РМЦБ Hyd 402. (B) Паратип самки Hyd 402_1. (C) Паратип самца Hyd 136_1. (D) Паратип самца Hyd 136. Масштаб = 40 мкм (Chapurina et al., 2021)

шиловидными зубчатыми щетинками и 2 латеральными шиловидными зубчатыми щетинками меньшего размера, 1 вентральной тонкой длинной шиловидной зубчатой щетинкой. I-N-4 с 2 латеральными шиловидными зубчатыми щетинками и 2 латеральными тонкими волосковидными щетинками, 2 вентролатеральными выдающимися остроконечными зубчатыми щетинками и с рядом в 4-6 вентролатеральных шиловидных зубчатых щетинок. I-N-5 с 1 дистальной длинной тонкой волосковидной щетинкой, 5 вентролатеральными шиловидными зубчатыми щетинками (часто организованными в ряд) и 3 вентролатеральными шиловидными зубчатыми щетинками более крупного размера. I-N-6 с 1 щетинкой в форме

полумесяца и одной волосковидной дугообразной щетинкой над коготком лапки. *H-IV*: IV-H-1 с 1 латеральной волосковидной щетинкой, 3 короткими дорсальными полукруглыми шиловидными зубчатыми щетинками и 1 дорсодистальной шиловидной зубчатой щетинкой. IV-H-2 с 2 латеральными шиловидными зубчатыми щетинками, 2 дорсальными и 1 дорсодистальной короткими когтевидными зубчатыми щетинками. IV-H-3 с 1 тонкой дорсальной когтевидной зубчатой щетинкой, 4-6 латеральными шиловидными зубчатыми щетинками, 2 вентролатеральными удлинёнными слабо зубчатыми, либо гладкими остроконечными щетинками и 1 дистальной тонкой остроконечной щетинкой. IV-H-4 с двумя вентральными и одной дистальной удлинённой слабо зубчатой щетинкой и 9-12 латеральными шиловидными зубчатыми щетинками, часть из которых сконцентрирована на дистальном крае. IV-H-5 с 2 укороченными латеральными шиловидными зубчатыми щетинками и рядом из 8 вентролатеральных шиловидных зубчатых щетинок (или 10 вентролатеральных шиловидных зубчатых щетинок); 2 вентральными и одной дистальной удлинёнными зубчатыми щетинками и 3 дистальными шиловидными зубчатыми щетинками. IV-H-6 с 1 серповидной щетинкой над коготком лапки и вентролатеральным рядом из 6-7 укороченных шиловидных зубчатых щетинок. *ГП* состоит из двух пар пластинок с 5 присосками на каждой стороне. Внутренние клапаны ацетабульных пластинок с 2 парами выдающихся волосковидных щетинок на вершине пары клапанов ацетабульных пластинок с двумя присосками, и 1 парой волосковидных щетинок на вершине пары клапанов ацетабульных пластинок с тремя присосками. ИЗМЕРЕНИЯ САМКИ ($N=3$; в мкм). ДИ 986 (945–1028); дЗКЩ 270 (261–286); дорсальные длины сегментов педипальп П-1–5: 180 (172–187), 88 (68–107), 53 (49–57), 199 (187–210), 68 (60–76); дорсальные длины сегментов I ноги: I-H-1-6: 91 (85–96), 116 (114–120), 123 (121–126), 151 (141–159), 171 (165–182), 125 (120–129); дорсальные длины сегментов IV ноги: IV-H-1-6: 162 (158–164), 170 (159–180), 205 (194–212), 276 (269–282), 323 (313–338), 194 (188–203); ДГП 229 (228–229). МОРФОЛОГИЯ САМЦА. *H-I*: I-H-1 без латеральной волосковидной щетинки, несёт 5-6 остроконечных зазубренных щетинок латерально и дорсально

в 2 ряда. I-H-2 как у самки. I-H-3 с 1 короткой волосковидной дорсальной щетинкой, 1 дорсодистальной короткой остроконечной зубчатой щетинкой, 3 латеральными шиловидными зубчатыми щетинками и 2 латеральными тонкими зубчатыми щетинками, 1 вентральная тонкая длинная шиловидная зубчатая щетинка. I-H-4 как у самки. I-H-5 как у самки, но с 4, а не 5 вентролатеральными шиловидными зубчатыми щетинками (часто организованы в ряд). I-H-6 с 1 серповидной дугообразной щетинкой над коготком лапки. H-IV: IV-H-1 как у самки, без 1 латеральной волосковидной щетинки. IV-H-2 с 2 латеральными шиловидными зубчатыми щетинками, 2 дорсолатеральными и 1 дорсодистальной короткой зубчатой щетинкой в форме когтя. IV-H-3, IV-H-4, IV-H-5, IV-H-6 как у самки. ГП состоит из двух пар пластин с 5 присосками на каждой стороне, без крышек. Расположение присосок по отношению друг к другу напоминает таковое у самцов *Unionicola (Heversatax) kantaka* Cook 1967. ИЗМЕРЕНИЯ САМЦА ($N = 2$; в мкм). ДИ 764 (727–801); дЗКЩ 218,5 (191–246); длина сегментов педипальп: П-2-5: 85, 47, 134, 54; длина сегментов I ноги: I-H-1-6 74 (65–83), 90 (81–98), 99 (88–109), 112 (97–127), 131 (124–138), 123 (108–137); длина сегментов IV ноги: VI-H-1–6: 129 (107–150), 125 (109–140), 142 (127–157), 202 (183–222), 233 (208–259), 157 (142–172); ДГП 147 (137–157).

Распространение. Этот вид не известен за пределами своего типового локалитета: река Таук Йе Купт, бассейн реки Ситаун, Мьянма.

Экология. Новый вид паразитирует на жабрах. Известно, что он встречается в популяции *Gibbosula laosensis woodthorpi*, обитающей в верхнем течении стремительной горной реки с порогами и ручьями.

Unionicola (Gibbosulicola) sella представляет новый подрод и вид клещей, ассоциированных с моллюсками. Это первый представитель рода, который паразитирует в семействе пресноводных жемчужниц (Margaritiferidae). Хозяин этого клеща принадлежит к представителям достаточно редкого подсемейства двустворчатых моллюсков Gibbosulinae, которые имеют прерывистый ареал в Юго-Восточной и Восточной Азии (бассейны рек Ситаун, Меконг, Жемчужная и Янцзы) (Lopes-Lima et al., 2018).

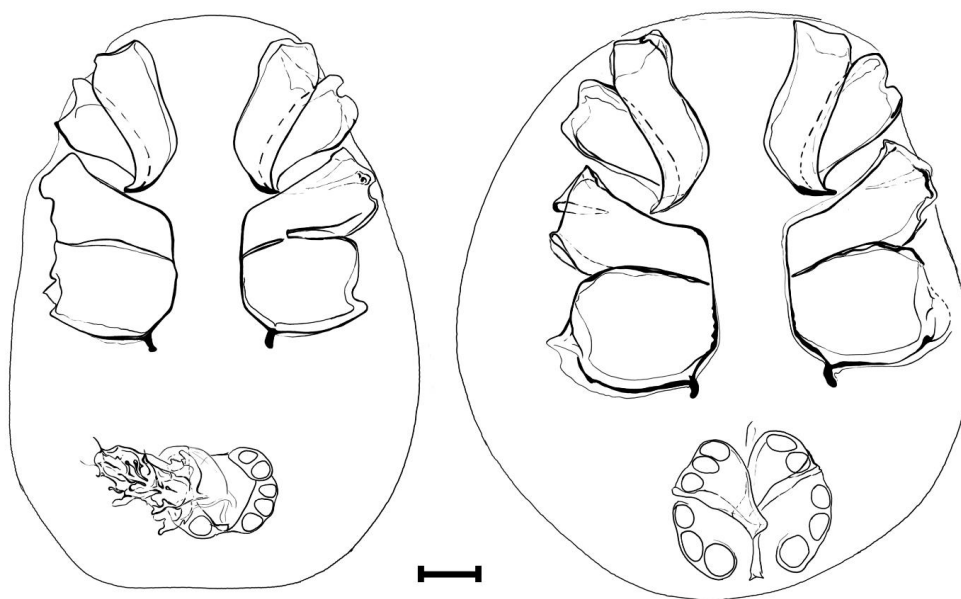


Рисунок 18 – Коксальные щитки *Unionicola (Gibbosulicola) sella* (А) Паратип самца RMBH Hyd 136. (В) Голотип самки РМЦБ Hyd 402. Масштаб = 100 мкм (Chapurina et al., 2021)

Интересно, что в более ранних исследованиях не удавалось найти клещей *Unionicola* в другом подсемействе пресноводных жемчужниц, а именно, Margaritiferinae (Edwards, Vidrine, 2013). На основании новых данных можно заключить, что некоторые пресноводные двустворчатые моллюски семейства Margaritiferidae являются подходящими хозяевами для клещей рода *Unionicola*.

3.4 Описание нового подрода крипточеских видов *Myanmaratax*

3.4.1 Молекулярно-генетический анализ

Новый подрод *Myanmaratax* и три новых вида паразитических водяных клещей рода *Unionicola* были обнаружены в Мьянме: *Unionicola (Myanmaratax) savadiensis* (хозяева: *Lamellidens savadiensis* (Nevill, 1877) и *L. generosus* (Gould, 1847)), *U. (My.) generosa* [те же хозяева] и *U. (My.) trapezidens* [хозяева: *Trapezidens dolichorhynchus* (Tapparone Canefri, 1889) и *T. angustior* (Hanley, Theobald, 1876)] (Chapurina et al., 2022a). Эти таксоны были идентифицированы на основе филогенетического анализа, проведённого по двум фрагментам генов (COI + 28S) для представителей рода *Unionicola* (подробнее, раздел 3.5). Подрод *Myanmaratax*

представляет на филогенетическом дереве хорошо поддержанную кладу (BS/BPP = 100/1.00). Мы идентифицировали 4 субклады видового уровня для подрода *Myanmaratax*, соответствующих видам *U. savadiensis*, *U. generosa* и *U. trapezidens* и *U. (My.)* sp. ‘Yaukthwa’ (Таблица 1П, 2П). Все новые субклады имеют хорошую поддержку и отражают группы видового уровня с диагностически значимым числом нуклеотидных замен. Молекулярный диагноз был сделан на основании 281 последовательности гена COI и 61 последовательности гена 28S клещей *Unionicola* (Таблица 4). Уровень генетической дивергенции (нескорректированное р-расстояние по гену COI) составил от 14.5 до 16.1% (Таблица 4).

Таблица 4. Молекулярные диагнозы видов клещей подрода *Myanmaratax* (Charpurina et al., 2022a)

Вид	средняя р-дистанция COI от ближайшего соседа, %	Ближайший сосед из описанных видов	Фиксированные нуклеотидные замены, основанные выравнивании сета последовательностей	
			COI	28S rRNA
<i>U. savadiensis</i>	14.5	<i>U. sella</i>	389 T, 443 A, 479 A, 503 G, 521 G, 599 T, 601 C	332 A, 350 G, 421 A, 514 C
<i>U. generosa</i>	15.1	<i>U. sella</i>	92 C, 205 A, 279 A, 335 G, 356 G, 374 G, 431 C, 479 C	211 C, 234 A, 341 C, 423 G, 440 G, 466 T, 495 C, 496 A, 513 C
<i>U. trapezidens</i>	16.4	<i>U. agilex</i>	83 C, 95 C, 164 C, 170 A, 173 C, 184 T, 190 A, 209 G, 248 G, 269 A, 284 T, 305 G, 332 A, 371 A, 590 C, 602 G	187 C, 188 G, 237 G, 350 T, 429 C, 432 G, 438 C, 479 T, 482 A

Интересно отметить, что похожие значения нескорректированного р-расстояния по гену COI были получены в недавней статье по новому виду *Unionicola sauerensis* Lewisch et al., 2021 из Люксембурга (нескорректированная р-дистанция составила 14.7%) (Lewisch et al., 2021). Возможно, такие большие значения р-дистанции по гену COI между видами являются нормальными для этого рода клещей. Однако ближайшие соседи по р-дистанции для описываемых видов

клещей неожиданные. Для видов *U. savadiensis* и *U. generosa* ближайшим соседом оказался вид *Unionicola (Gibbosulicola) sella*, паразит моллюсков семейства Margaritiferidae (хозяин *Gibbosula laosensis*) из бассейна реки Ситаун (средняя дистанция по гену COI составляет 14.5 и 15.1 %, соответственно). Ближайшим соседом для *U. trapezidens* оказался *U. (Vidrinatax) agilex* Wen, Hu, Zhu, 2008 из Китая (Wen et al., 2008).

3.4.2. Морфологический анализ

Водяные клещи подрода *Myanmaratax* являются криптическими видами, сильно напоминающими вид *U. (Prasadatax) brandti* Vidrine, 1985, описанный из Таиланда [хозяева: *Lens* spp. и *Ensidens* spp.]. Поэтому последний вид был перенесён нами из подрода *Prasadatax* в *Myanmaratax* на основании набора морфологических данных и теперь это *U. (My.) brandti*. (Chapurina et al., 2022a)

Систематика

Семейство Unionicolidae Oudemans 1909

Род *Unionicola* Haldeman, 1842

Подрод: *Myanmaratax* Chapurina, Vidrine, Kondakov, Vikhrev & Bolotov, 2022

Типовой вид: *Unionicola (Myanmaratax) savadiensis*

Хранится в коллекциях РМЦБ

Диагноз (частично в соответствии с Vidrine 1985). Спинка без дорсальных щитков; коксальные щитки I и II с полным разделительным швом. ПКЩ с достаточно хорошо выраженной аподемой; КЩ III и IV срослись друг с другом и разделены неполным швом. ЗКЩ без выраженной задней аподемы, квадратной или прямоугольной формы с закруглёнными внутренними углами (у самок более закруглённая по внутреннему каудальному краю). Как для самцов, так и для самок в строении генитального поля наблюдается одна пара ацетабульных пластинок, несущих большое количество, а именно, от 13 до 20 пар генитальных присосок, собранных в передней и задней группах, но граница между этими группами может не быть чётко выраженной; первая пара ходных ног с крупными щетинками; IV

пара ног достаточно длинная, особенно IV-H-5, заметно длиннее остальных сегментов, лапка каждой ноги несёт раздвоенный коготок. Хетотаксия ходных ног у самок и самцов отличается, П-3 с одной щетинкой у самок и без щетинок у самцов; ДИ у самок несколько больше, чем у самцов (Chapurina et al., 2022a).

Этимология. Подрод назван в честь страны Мьянма, где были обнаружены эти клещи.

Распространение. Субрегион Западного Индокитая от реки Иравади до бассейнов Салуин и Хаунгтхаяу (Мьянма) и субрегион Сундаланд (Рисунок 19, 20).

Диапазон хозяев. Клещи-паразиты пресноводных двустворчатых моллюсков, относимые к этому подроду, используют в качестве хозяев пресноводные виды наяд. В Западном Индокитае эти клещи населяют представителей родов *Lamellidens* и *Trapezidens* (Bivalvia: Unionidae: Parreysiinae: Lamellidentini), в то время как основными хозяевами в субрегионе Сундаланд являются рода *Contradens* и *Ensidens* (Bivalvia: Unionidae: Gonideinae: Contradentini и Rectidentini).

Комментарии. В эту группу входит *U. (My.) brandti* (Vidrine, 1985) и три вида, описание которых приведено ниже (Chapurina et al., 2022a).

Unionicola (Myanmaratax) savadiensis Chapurina, Vidrine, Kondakov, Vikhrev & Bolotov, 2022

Рис. 20АВГ, 21 АВ, 22

Голотип. МЬЯНМА: озеро Индо, деревня Тетт Кел Чин, 24.2665431°N 96.122814 °E, бассейн реки Иравади (Рис. 20G), Материалом для описания послужила коллекция клещей, отобранных с жабр *Lamellidens savadiensis*, [ваучер хозяина РМЦБ biv603], 13.11.2018, 1♂ [препарат РМЦБ Hyd 603], сборщики Вихрев И.В., Болотов И.Н., Ниен Чен. Типовая серия экземпляров нового вида и моллюска-хозяина хранятся в РМЦБ (Архангельск, Россия)

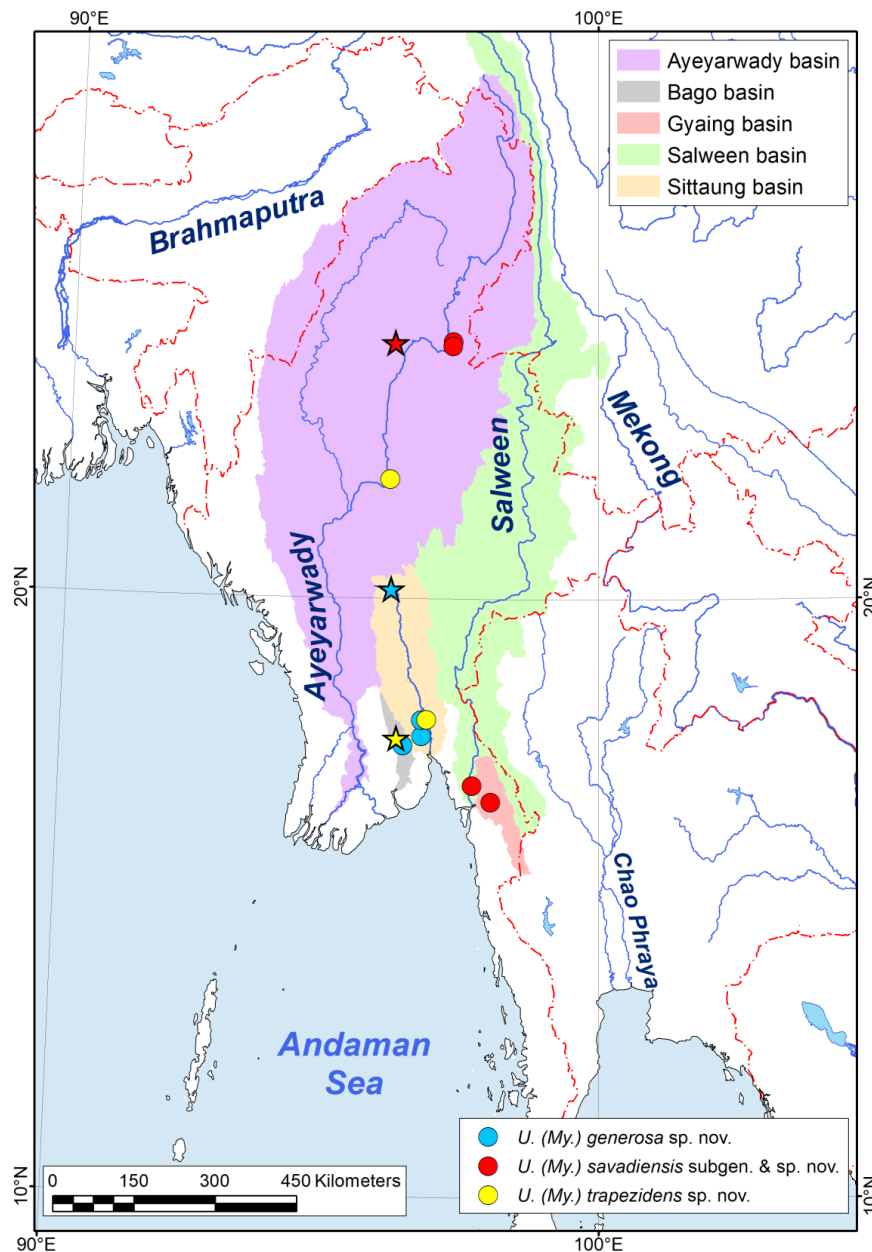


Рисунок 19 – Типовые локалитеты (звёздочки) и дополнительные находки (кружки) нового вида, относящегося к подроду *Myanmaratax* из Мьянмы. Топографическая основа карт была создана с использованием бесплатных векторных и растровых картографических данных Natural Earth (<https://www.naturalearthdata.com>), глобальной самосогласованной иерархической географии высокого разрешения, GSHHG v2.3.7 (<https://www.soest.hawaii.edu/wessel/gshhg>), HydroSHEDS (<https://www.hydrosheds.org>) (Lehner, Grill 2013; Lehner et al., 2008), Общая батиметрическая карта океанов, GEBCO (<https://www.gebco.net>) и Векторной карты (VMap) уровня 0 (<http://gis-lab.info/qa/vmap0-eng.html>) (Карта подготовлена Гофаровым М.Ю.) (Chapurina et al., 2022a)

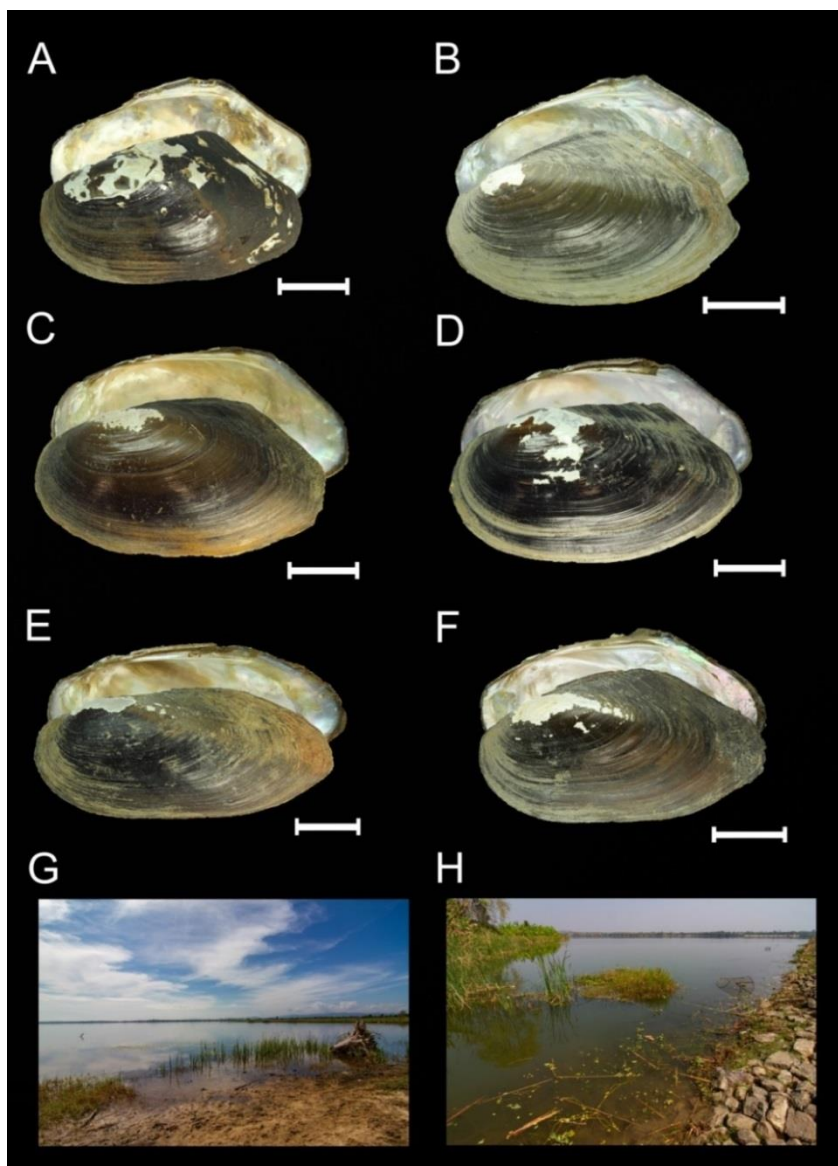


Рисунок 20 – Хозяева и типовые локалитеты клещей подрода *Myanmaratax* (А) Раковина *L. savadiensis* (Nevill, 1877) [образец РМЦБ biv603_6], хозяина *U. (My.) savadiensis*, оз. Индо, бассейн Иравади (В) Раковина *L. generosus* (Gould, 1847) [образец РМЦБ biv359_3], хозяина *U. (My.) savadiensis*, приток р. Хаунгтхаяу. (С) Раковина of *L. savadiensis* [образец РМЦБ biv413_3], хозяина *U. (My.) generosa*, Син Тай Дам, бассейн Ситауна. (D) Раковина *L. generosus* [образец РМЦБ biv392_2], хозяина *U. (My.) generosa*, ручей Пагаин, бассейн Ситауна. (Е) Раковина *T. angustior* (Hanley & Theobald, 1876) [образец РМЦБ biv388_3], хозяина *U. (My.) trapezidens*, ручей Кьяук Фар, бассейн Баго. (F) Раковина *T. dolichorhynchus* (Tarrarone Canefri, 1889) [образец РМЦБ biv442_1], хозяина *U. (My.) trapezidens*, р. Иравади. (G) Типовой локалитет *U. (My.) savadiensis* (H) Типовой локалитет *U. (My.) generosa*. Масштаб = 2 см (Фотографии: Коноплёвой Е.С. [А-F] и Вихрева И.В. [G-H]). (Charpurina et al., 2022a)

Паратипы. МЬЯНМА: типовой локалитет, тот же хозяин, дата сбора и сборщики, 1♀, 2♂ [препарат РМЦБ Нуд 603] и один отсековеннированный экземпляр [идентификационный номер пробы РМЦБ Нуд_603_2]; порядковый инвентарный номер COI MT724659]; Озеро-старица к югу от аэропорта Хпа-Ан, 16.8820°N 97.6630 °E, бассейн реки Салуин, из жабр *Lamellidens generosus* [ваучер хозяина РМЦБ Biv365], 10.ii.2018, 3♀ [препарат РМЦБ Нуд 365]; два отсековеннированных образца гена COI и один гена 28S [идентификационный номер пробы РМЦБ Нуд_365_1; порядковый инвентарный номер COI MT724618, порядковый инвентарный номер 28S MZ064382; идентификационный номер пробы РМЦБ Нуд_365_2; порядковый инвентарный номер COI MT724619; порядковый инвентарный номер 28S MZ064383]] сборщики Вихрев И.В., Болотов И.Н., Ниен Чен; приток реки Хаунгтхаяу, 16.6104 °N 98.0110 °E, бассейн реки Салуин, из жабр *Lamellidens generosus* [ваучер хозяина РМЦБ Biv359], 09.ii.2018, 2♂, 1♀ [препарат РМЦБ Нуд 359] и один отсековеннированный образец [идентификационный номер пробы РМЦБ Нуд_359_2; порядковый инвентарный номер COI MT724615], сборщики Вихрев И.В., Болотов И.Н., Ниен Чен; Озеро Шве Чжи, 24.2927 °N 97.2299 °E, бассейн реки Иравади, из жабр *Lamellidens savadiensis* [ваучер хозяина РМЦБ Biv261], 29.xi.2016, 1♂ [препарат РМЦБ Нуд 261] и один отсековеннированный образец [идентификационный номер пробы РМЦБ Нуд_261; порядковый инвентарный номер COI MT724607] сборщики Вихрев И.В., Ниен Чен; Река Нам Са Йи, 24.2196°N 97.2224°E, бассейн реки Иравади, из жабр *Lamellidens savadiensis* [ваучер хозяина РМЦБ Biv262], 30.xi.2016, 1♀ [препарат РМЦБ Нуд 262] и один отсековеннированный образец [идентификационный номер пробы РМЦБ Нуд_262; порядковый инвентарный номер COI MT724608], сборщики Вихрев И.В., Ниен Чен; озеро Нам Фа, 24.2972°N, 97.2610°E, бассейн Иравади, из жабр *Lamellidens savadiensis* [ваучер хозяина РМЦБ Biv257], 29.xi.2016, один отсековеннированный образец [идентификационный номер пробы РМЦБ Нуд_257_1; COI порядковый инвентарный номер COI OM350045], сборщики Вихрев И.В., Ниен Чен; пруд в д. Мезали, 23.9699°N, 96.4361°E, бассейн Иравади, из жабр *Lamellidens savadiensis* [идентификационный номер пробы РМЦБ Biv914],

10.iii.2020, 2 отсековенированных образца [идентификационный номер РМЦБ Hyd_914_1; порядковый инвентарный номер COI OM350047; порядковый инвентарный номер 28S OM350018; идентификационный номер РМЦБ Hyd_914_2; порядковый инвентарный номер COI OM350048 порядковый инвентарный номер 28S OM350019], сборщики Болотов И.Н., Вихрев И.В., Гофаров М.Ю., Кондаков А.В. (Charpurina et al., 2022a)

Справочные данные ДНК. 9 последовательностей гена COI и 4 последовательности гена 28S были получены от целых клещей. Эти образцы полностью использовались для выделения ДНК, но образцы из той же выборки (те же локалитет и вид хозяина) были изучены морфологически и включены в типовой ряд (см. Порядковый инвентарный номер и данные о локалитете в списке паратипов выше)

Типовой хозяин. *Lamellidens savadiensis* (Nevill, 1877) (Bivalvia: Unionidae: Parreysiinae: Lamellidentini) (Рис.20 А).

Этимология. вид назван в честь моллюска-хозяина *Lamellidens savadiensis*.

Диагноз.

Черты подрода. П-2 с 4 латеральными щетинками, у самцов П-4 с 1 массивной и 1 тонкой вентральными щетинками. У самок П-3 с 1 тонкой латеральной щетинкой. ГП самки с 2 тонкими щетинками на створке с каждой стороны и по 1 волосковидной щетинке с каждой стороны генитального поля вне створки. Коготки лапок ходных ног с раздвоением и не выраженной лопатовидной щетинкой над коготком лапки ноги. У самок П-Н-6 слабо гантелевидной формы, а III-Н-6 – гантелевидной формы с сужением, смещённым к дистальной части сегмента. IV-Н-5 самки с 2 дорсальными щетинками или без них. Хетотаксия I-Н-2, I-Н-3 у самцов может отличаться, а хетотаксия дистальных сегментов IV-Н довольно сильно различается у особей одного вида из-за большого количества этих щетинок и неоднозначности интерпретации положения щетинок на ногах вследствие фиксации материала и ракурса фотосъёмки. Размер идиосомы самца составляет 745–827 мкм (в среднем 793). Отношение ДИ к дЗКЩ у самцов составляет 2,7.

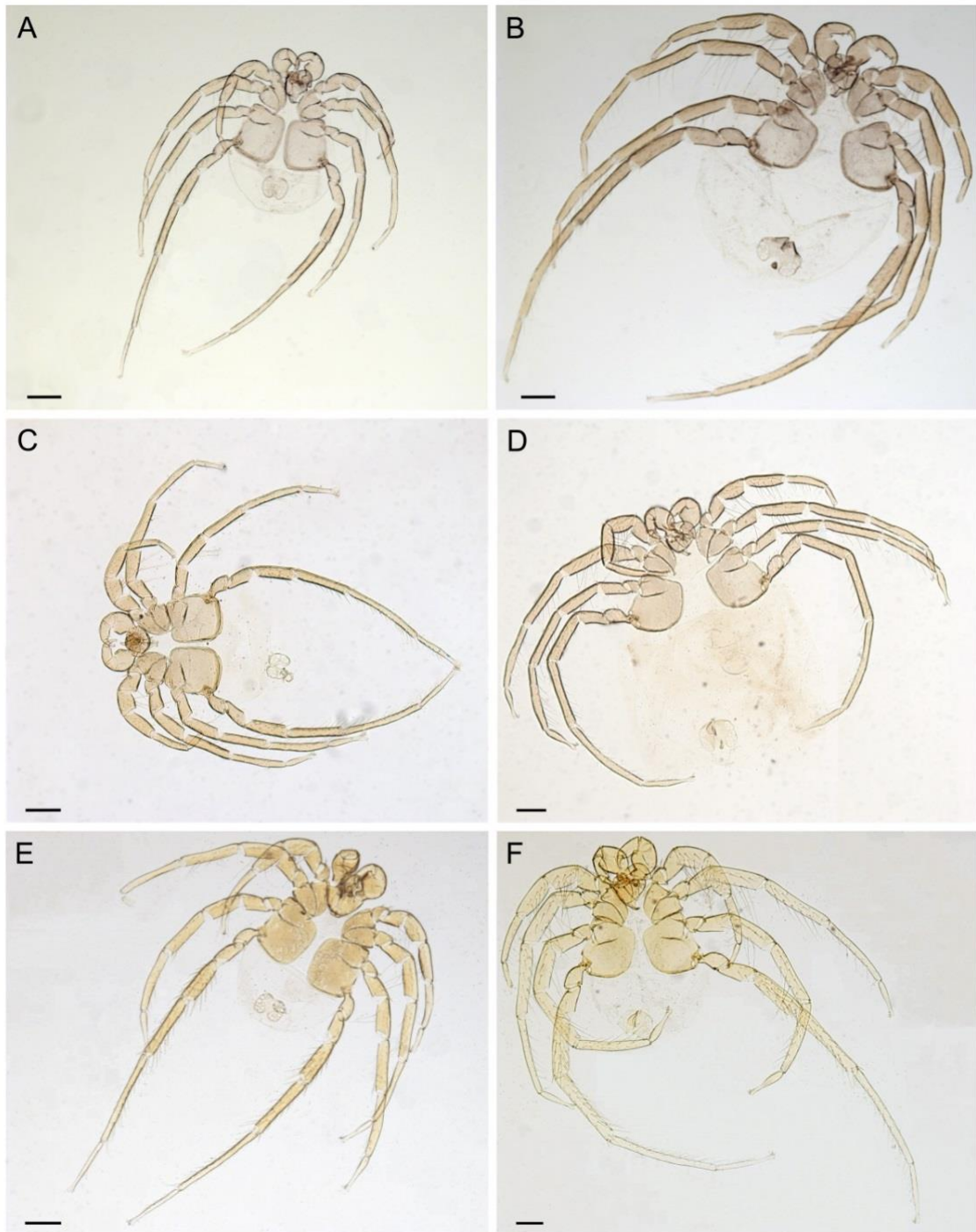


Рисунок 21 – типовые серии клещей *Myanmaratax* из Юго-Восточной Азии (фотографии постоянных микропрепаратов). (A-B) *U. (Myanmaratax) savadiensis*: голотип самца РМЦБ Нуд 603 (A) и паратип самки РМЦБ Нуд 603 (B). (C-D) *U. (My.) generosa*: голотип самца РМЦБ Нуд 413 (C) и паратип самки РМЦБ Нуд 413 (D). (E-F) *U. (My.) trapezidens*: голотип самца РМЦБ Нуд 388 (E) и паратип самки РМЦБ Нуд 388 (F). Масштаб = 200 мкм. (Chapurina et al., 2022a)

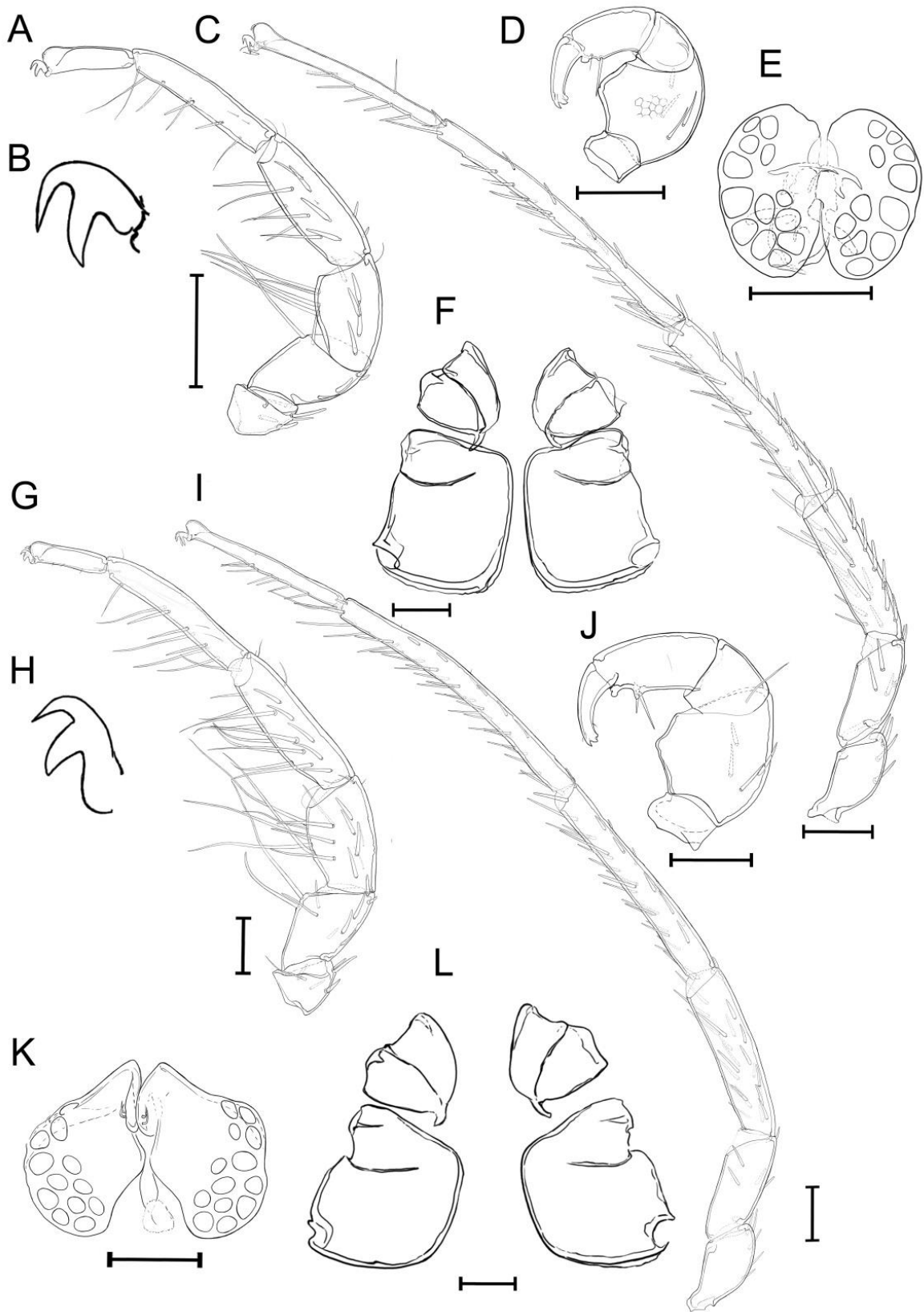


Рисунок 22 – *Unionicola (Myanmaratax) savadiensis*. Самец, препарат РМЦБ Нуд 603: (A) I-II, (B) коготок I-II, (C) IV-VI, (D) Педипальпа, (E) Генитальное поле, (F) коксальные щитки. Самка, препарат РМЦБ Нуд 603: (G) I-II, (H) коготок I-II, (I) IV-VI, (J) педипальпа, (K) генитальное поле, (L) коксальные щитки. Масштаб = 100 мкм. (Charurina et al., 2022a)

Описание (Рис. 22).

МОРФОЛОГИЯ САМЦА. *I-H*: I-H-1 с 2 латеральными и 2-4 дорсальными тупоконечными щетинками. I-H-2 с 2 дорсолатеральными и 2 дорсо-дистальными тупоконечными щетинками, 1 латеродистальной и 1 латеральной шиловидной щетинками (последняя может отсутствовать) и 1 длинной плавательной щетинкой, расположенной вентродистально. I-H-3 с 5 тупоконечными шиловидными латеральными щетинками, 2 латеральными тонкими щетинками (могут отсутствовать), 2 волосковидными дорсо-дистальными щетинками и 4 вентральными плавательными щетинками. I-H-4 с 4 тупоконечными и 3 тонкими щетинками - латерально, 2 короткими дорсальными щетинками, 2 волосковидными дорсодистальными щетинками и 3 вентральными щетинками. I-H-5 с 4 шиловидными, 3 тонкими латероventральными щетинками, 2 короткими волосковидными латеральными щетинками. I-H-6 без щетинок. Коготок I ноги крупные, каждый с раздвоением. *IV-H*: IV-H-1 с 3 латеро-дорсальными щетинками и 1 латеродистальной. IV-H-2 с 4 латеральными и двумя дистальными щетинками. IV-H-3 с 1 тупоконечной дорсодистальной щетинкой, 1 дистальной крупной щетинкой, рядом из 6 дорсолатеральных крупных щетинок, 14 боковыми крупными щетинками. IV-H-4 с 10 дорсальными тупоконечными щетинками, 10 тупоконечными латеральными щетинками, 3 вентральными щетинками, 1 дорсодистальной тупоконечной щетинкой, 3 дистальными удлинёнными крупными тупоконечными щетинками. IV-H-5 почти в 2 раза длиннее, чем сегмент IV-H-3, с 13 вентральными крупными щетинками, 5 латеральными щетинками, 1 выступающей и 2 средними дистальными щетинками. IV-H-6 с 1 дорсальной шиловидной щетинкой и 6 вентральными щетинками. Коготки IV ноги серповидные, с коротким спинным и длинным брюшным выростами. *III* состоит из двух пар пластин, несущих по 11-15 присосок на каждой стороне, без крышек. Присоски сосредоточены в двух группах с каждой стороны - передней и задней. Одна присоска в каждой группе больше остальных.

МОРФОЛОГИЯ САМКИ. *I-H*: I-H-1 с 1 или 2 тупоконечными латеральными и 1 тонкой щетинками и 3 тупоконечными дорсальными щетинками (или 4

дорсальными щетинками, сгруппированными в 2 пары). I-H-2 с 3 латеральными тупоконечными щетинками и 2 латеральными тонкими щетинками, не зазубренными, 1 дистальной короткой тупоконечной щетинкой и 1 дистальной массивной щетинкой; 2 длинными крупными щетинками в вентродистальной части. I-H-3 с одним рядом из 4 или 5 латеральных тупоконечных щетинок, 4 латеральными крупными удлинёнными щетинками, 2 латеральными тонкими щетинками, 1 латеродистальной тонкой щетинкой и 5 вентральными длинными шиловидными щетинками. I-H-4 с 5 тупоконечными латеральными щетинками, 4 латеральными и 6 вентральными крупными длинными щетинками (одна щетинка недлинная), 1 дистальной шиловидной тонкой щетинкой и 2 дорсальными щетинками. I-H-5 с 1 дорсальной щетинкой, 2 дистальными щетинками или без них, 1 вентральной и 1 латеральной шиловидной щетинкой, 2 латеральными тонкими щетинками и 7 вентролатеральными крупными щетинками. I-H-6 с 3 тонкими вентральными щетинками. Коготки I ноги плотные, с укороченным спинным и брюшным отростками. *IV-H*: IV-H-1 с 5 дорсальными шиловидными тупоконечными щетинками, IV-H-2 с 3 латеральными щетинками, 1 дистальной шиловидной щетинкой и 1 дорсальной щетинкой. IV-H-3 с 22 латеральными щетинками, 1 дорсодистальной тупоконечной щетинкой в форме колышка и 1 дистальной крупной тупоконечной щетинкой. IV-H-4 с 20 латеральными шиловидными щетинками, 1 тупоконечной латеральной щетинкой, 4 дорсолатеральными щетинками, 1 вентральной щетинкой, 1 тупоконечной щетинкой на дорсодистальной стороне и 2 массивными шиловидными тупыми щетинками, расположенными дистально. IV-H-5 с 6 короткими латеральными щетинками, 14 шиловидными тупоконечными латеральными щетинками (всего 20 латеральных щетинок), 9 вентролатеральными щетинками, либо без дорсальных щетинок, либо с 2 короткими тупоконечными и 2 крупными шиловидными дистальными щетинками. IV-H-6 с 7 вентральными и вентролатеральными крупными щетинками (количество этих щетинок варьирует и может достигать 9 или 10 у разных экземпляров). Коготки IV ноги раздвоены на короткий дорсальный и длинный вентральный отростки. *ГП* состоит из двух пар пластин, несущих по 12-

20 присосок на каждой стороне, с одной парой крышек с 2 волосковидными щетинками наверху пластин с каждой стороны и 1 щетинкой на внутреннем крае генитальной пластины. Присоски сосредоточены в двух группах на каждой стороне - передней и задней.

ИЗМЕРЕНИЯ САМЦА, мкм (N = 5). ДИ 793 (745–827); дЗКЩ 298 (280–320); длина сегментов педипальп П-1–5: 33 (29–39), 148 (127–161), 66 (50–74), 109 (100–124), 75 (63–80); длина сегментов I ноги I-H-1–6: 77 (73–83), 106 (81–119), 145 (135–160), 194 (181–213), 204 (187–225), 116 (108–122); длина сегментов IV ноги VI-H-1–6: 146 (130–171), 134 (124–149), 240 (221–267), 325 (305–365), 459 (425–510), 302 (286–319); ДГП 138 (114–164), ШГП 161 (144–177).

ИЗМЕРЕНИЯ САМКИ, мкм. ДИ (N=6) 1402 (1216–1593); дЗКЩ 342 (317–378). Длина сегментов педипальп П-1–5: 41 (40–43), 170 (163–181), 82 (75–89), 148 (142–159), 96 (88–106); длина сегментов I ноги I-L-1–6: 95 (83–107); 139 (134–144); 201 (199–203; 279 (272–292); 287 (280–301); 138 (134–148); длина сегментов IV ноги IV-L-1–6: 181 (172–195), 188 (180–203), 366 (347–394), 479 (455–506), 608 (555–640), 360 (350–367); ДГП 199 (192–208), ШГП 256 (229–276) (Chapurina et al., 2022a).

Распространение. Мьянма, бассейны рек Иравади, Салуин, Хаунгтхаяу.

Диапазон хозяев. Этот вид является узким специалистом по отношению к виду хозяина, который, как известно, встречается у типового хозяина и ещё одного близкородственного вида пресноводных моллюсков (*Lamellidens generosus*) (Рис. 20 АВ).

Unionicola (Myanmaratax) generosa Chapurina, Vidrine, Kondakov, Vikhrev & Bolotov, 2022

Рис. 20 CD, 21 CDH, 23

Голотип. МЬЯНМА: Син Тай Дам, 20.1540 °N 96.1149 °E, бассейн реки Ситаун (Рис. 20H), из жабр *Lamellidens savadiensis* [ваучер хозяина РМЦБ biv413], 01.iii.2018, 1♂ [препарат РМЦБ Нуд 413], сборщики Вихрев И.В., Болотов И.Н.,

Ниен Чен. Типовая серия экземпляров нового вида и моллюска-хозяина хранятся в РМЦБ (Архангельск, Россия)

Паратип. МБЯНМА: типовой локалитет, тот же хозяин, дата сбора и сборщики, 1♀, 2♂ [препарат РМЦБ Hyd 413] и один отсековеннированный образец [идентификационный номер пробы РМЦБ Hyd_413_1; порядковый инвентарный номер *COI* MT724636]; пруд у дамбы Салу, 17.5492 °N 96.3736 °E, бассейн реки Баго, из жабр *Lamellidens generosus* [ваучер хозяина РМЦБ Biv379], 18.ii.2018, 1♀ [препарат РМЦБ Hyd 379] и один отсековеннированный образец [идентификационный номер пробы РМЦБ Hyd_379_2; порядковый инвентарный номер *COI* MT724623], сборщики Вихрев И.В., Болотов И.Н., Ниен Чен.; ручей Пагаин, 17.7080 °N 96.7155 °E, бассейн Баго, из жабр *Lamellidens generosus* [ваучер хозяина РМЦБ Biv392], 20.ii.2018, 3♂, 3♀ [препарат РМЦБ Hyd 392] два отсековеннированных образца генов [идентификационный номер пробы РМЦБ Hyd_392_1; порядковый инвентарный номер *COI* MT724625; порядковый инвентарный номер 28S MZ064387; идентификационный номер пробы РМЦБ Hyd_392_2; порядковый инвентарный номер *COI* MT724626; порядковый инвентарный номер 28S MZ064388] сборщики Вихрев И.В., Болотов И.Н., Ниен Чен.; ручей Пазунмяун, 17.9769°N, 96.7659°E, бассейн Ситауна, из жабр *Lamellidens generosus* [ваучер хозяина РМЦБ Biv394], 20.ii.2018, один отсековеннированный образец [идентификационный номер пробы РМЦБ Hyd_394_1; порядковый инвентарный номер *COI* MT724628] сборщики Вихрев И.В., Болотов И.Н., Ниен Чен. (Charurina et al., 2022a).

Справочные данные ДНК. 4 последовательности гена *COI* и 1 28S были получены от клещей целиком. Так как эти особи были полностью использованы для выделения ДНК, образцы из этой же выборки были изучены нами морфологически и включены здесь в типовой ряд (см. Порядковый инвентарный номер и данные о локалитете в списке паратипов выше).

Типовой хозяин. *Lamellidens savadiensis* (Nevill, 1877) (Bivalvia: Unionidae: Parreysiinae: Lamellidentini) (Рис. 20С).

Этимология. Этот вид назван в честь *Lamellidens generosus* (Gould, 1847) (Bivalvia: Unionidae: Parreysiinae: Lamellidentini), моллюска-хозяина для большинства обнаруженных нами клещей этого вида, чьи последовательности генов были получены (Рис.20D).

Диагноз.

Черты подрода. По морфологии этот вид сильно похож на *U. (Myanmaratax) savadiensis*. П-2 с 4 латеральными щетинками, у самцов сегмент П-4 с 1 крупной и 1 тонкой вентральной щетинкой. У самок П-3 с 1 длинной тонкой щетинкой латерально. ГП самок с двумя тонкими щетинками на створке на каждой стороне, и с одной волосковидной щетинкой на каждой стороне вне створки. Лапки ходных ног с двумя коготками и одной не сильно выраженной лопатовидной щетинкой. ДИ у самок может достигать 1600-1700 мкм и более, но в среднем, эта величина равна 1538 мкм. Форма сегментов ног II-N-6 и III-N-6 у самок гантелевидная с отчётливо выраженным расширением ближе к основанию лапки и сужением, расположенным дистально по сегменту. Сегмент IV-N-5 у самок с 4 дорсальными щетинками. Сегмент ноги I-N-2 у самок с 2 или 3 отчётливо видимыми плавательными щетинками, расположенными вентродистально (и та и другая вариация признака может встречаться в пределах одного экземпляра).

Хетотаксия дистальных сегментов I-N и IV-N между особями варьируется достаточно сильно из-за большого количества этих щетинок и неоднозначности интерпретации положения щетинок на ногах из-за изготовления препарата и ракурса фиксации. Размер идиосомы самца составляет 860-1054 мкм (в среднем 945). Отношение длины тела к длине ЗКЩ у самцов составляет 3,1.

Описание (Рис. 23).

МОРФОЛОГИЯ САМЦА. I-N: I-N-1 с 2 латеральными и 3-4 дорсальными шиловидными щетинками. I-N-2 с 2 дорсолатеральными и 2 латеральными шиловидными щетинками, 1 дорсальной и 1 дорсодистальной шиповидными щетинками, 1 латеральной и 1 дорсодистальной тупоконечными щетинками, 1 длинной плавательной вентродистальной щетинкой. I-N-3 с 4 тупоконечными

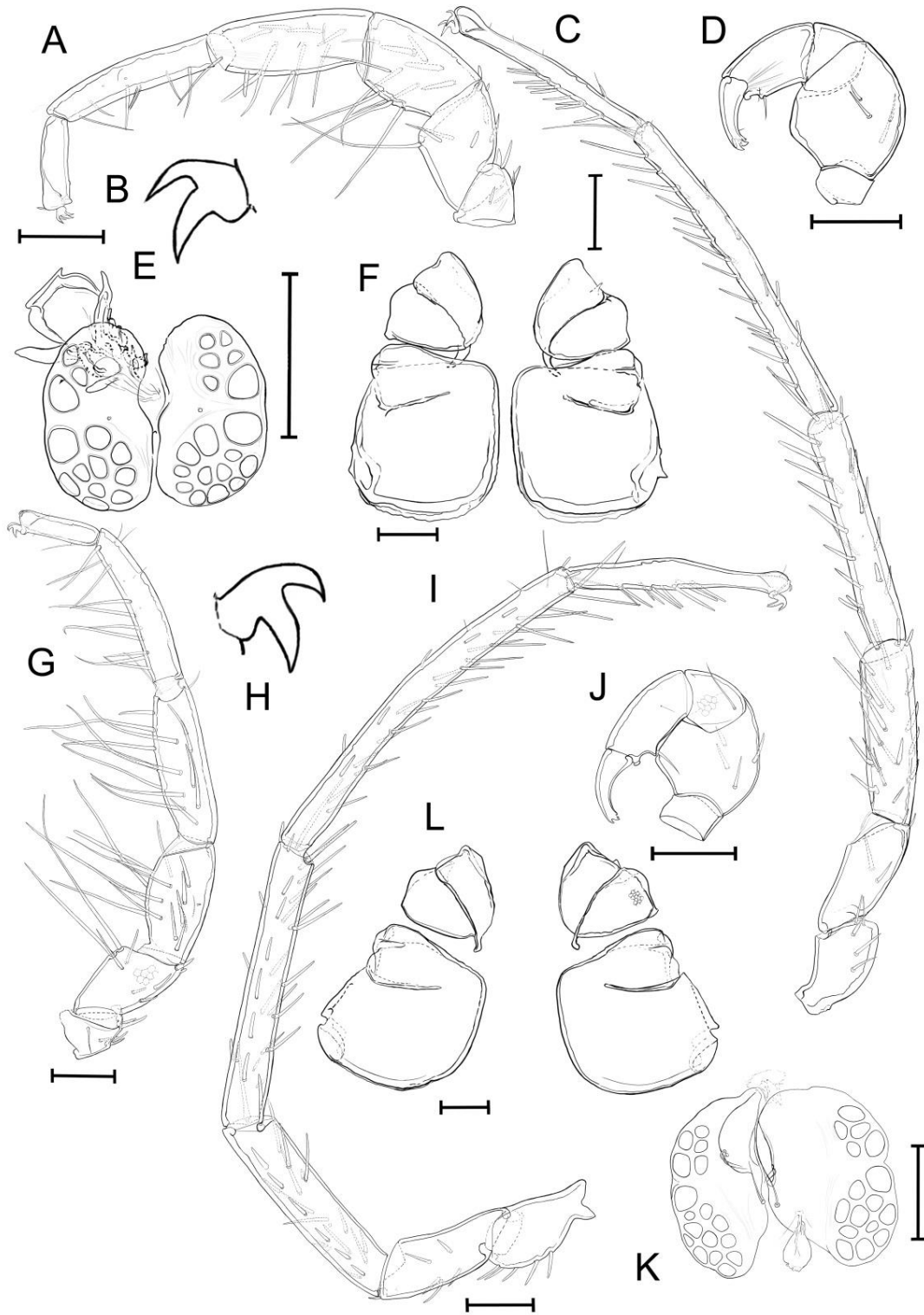


Рисунок 23 – *Unionicola (Myanmaratax) generosa*. Самец, препарат РМЦБ Нуд 413: (А) I-N, (В) коготок I-N, (С) IV-N, (D) Педипальпа, (Е) Генитальное поле, (F) коксальные щитки. Самка, препарат РМЦБ Нуд 413: (G) I-N, (H) коготок I-N, (I) IV-N, (J) педипальпа, (K) генитальное поле, (L) коксальные щитки. Масштаб = 100 мкм. (Chapurina et al., 2022a)

шиловидными латеральными щетинками, 3 тонкими латеральными щетинками, 1 дистальной щетинкой и 3 вентральными плавательными щетинками. I-N-4 с 4 или

5 тупоконечными, 1 загнутой, 2 мелкими и 3 крупными щетинками – все они расположены латерально, с 1 дистальной щетинкой, 1 тупоконечной и 2 обычными вентральными щетинками. I-N-5 с 1 тонкой, 3 остроконечными латеральными щетинками, 2 тонкими и 2 короткими вентральными щетинками. I-N-6 с 1 тонкой вентральной щетинкой. Коготки I ноги плотные, раздвоенные. IV-N: IV-N-1 с 3 латеральными и 2 дистальными щетинками. IV-N-2 с 2 латеральными и 2 дистальными щетинками. IV-N-3 с 2 тупоконечными дорсо-дистальными щетинками, одной дистальной крупной щетинкой, рядом из 4 дорсолатеральных крупных щетинок, 3 латеральными тонкими щетинками, более короткими, чем остальные, и 9 латеральными крупными щетинками; вентролатерально расположены 2 крупные щетинки, изогнутые в основании. IV-N-4 с 4 дорсальными тупоконечными щетинками и 1 тонкой щетинкой, 6 латеральными, 9 вентральными, 2 дорсодистальными тупоконечными щетинками, 2 дистальными удлинёнными тупоконечными щетинками. IV-N-5 более, чем вдвое, длиннее IV-N-3, с 13 вентральными крупными щетинками, 4 нормальными щетинками и 1 тонкой латеральной щетинкой, 1 нормальной дорсальной щетинкой, 3 дорсальными и 1 дорсолатеральной тупоконечными щетинками, 1 дорсодистальной тонкой щетинкой и 2 дистальными тонкими щетинками. IV-N-6 с 1 изогнутой, 1 удлинённой тонкой и 3 тонкими дорсальными щетинками, 9 вентральными щетинками. Коготки IV ноги серповидные, с коротким спинным и длинным брюшным отростками. ГП состоит из двух пар пластинок с 15-18 присосками на каждой стороне, без крышек. Присоски сосредоточены в двух группах с каждой стороны - передней и задней. Одна присоска в каждой группе больше остальных.

МОРФОЛОГИЯ САМКИ. I-N: I-N-1 с 2 латеральными шиловидными щетинками и 4 тупоконечными дорсальными щетинками, сгруппированными в 2 пары. I-N-2 с 3 латеральными тупоконечными щетинками и 2 латеральными тонкими щетинками, не зазубренными, 1 дистальной короткой тупой щетинкой и 1 дистальной крупной щетинкой и 2 (может быть 3) длинными толстыми вентродистальными щетинками. I-N-3 с 5 латеральными тупыми щетинками, 4 латеральными крупными удлинёнными щетинками, 2 латеральными тонкими

щетинками, 1 латеральной короткой шиловидной щетинкой и 4 вентральными длинными шиловидными щетинками, одна из них тупая на кончике (или с 4 вентральными длинными шиловидными щетинками). I-H-4 с 5 тупоконечными латеральными щетинками, 4 латеральными и 5 крупными длинными вентральными щетинками (одна щетинка недлинная), 1 дистальной шиловидной тонкой щетинкой и 1 дорсодистальной щетинкой. I-H-5 с 2 дорсальными тонкими щетинками, 1 дистальной и 1 вентральной шиловидной тонкой щетинкой и 9 вентролатеральными крупными щетинками. I-H-6 с 3 вентральными и 2 дорсальными тонкими щетинками. Коготки I ноги толстые, с укороченным дорсальным и вентральным отростками. IV-H: IV-H-1 с 5 дорсальными шиловидными тупоконечными щетинками, IV-H-2 с 4 латеральными щетинками, 1 дистальной шиловидной щетинкой и 1 дорсальной щетинкой. IV-H-3 с латеральным рядом из 6 щетинок и 12 латеральными шиловидными щетинками, 4 маленькими щетинками (всего 22 латеральные щетинки) и 2 дистальными крупными тупоконечными щетинками. IV-H-4 с 18 латеральными щетинками, 3 дорсальными тупоконечными щетинками, 4 крупными и 1 маленькой вентральными щетинками, 2 крупными и 2 укороченными шиловидными дистальными щетинками. V-H-5 с 18 латеральными щетинками, одна из них тонкая, 8 вентральными щетинками, 4 дорсальными щетинками, две из них волосковидные и две тупоконечные, 2 короткими тупоконечными и 2 крупными шиловидными дистальными щетинками. IV-H-6 с 6 вентральными крупными щетинками, 3 крупными вентролатеральными щетинками, 2 волосковидными дорсальными щетинками. Коготки IV ноги раздвоены с коротким дорсальным и длинным вентральным отростками. ГП состоит из двух пар пластинок с 16-17 присосками на каждой стороне, с парой крышек с 2 волосковидными щетинками наверху крышек с каждой стороны и 1 щетинкой на внутреннем крае генитальной пластинки. Присоски сосредоточены в двух группах с каждой стороны – передней и задней.

ИЗМЕРЕНИЯ САМЦА (N = 6). ДИ 945 (860–1054); дЗКЩ 303 (285–345); длины сегментов педипальпы П-1–5: 32 (26–34), 144 (113–174), 70 (56–83), 119

(106–132), 79 (73–87); длина сегментов I ноги I-L-1–6: 74 (63–94), 113 (99–130), 158 (140–181), 217 (196–252), 224 (198–254), 120 (114–126); длина сегментов IV ноги IV-L-1–6: 145 (130–157), 151 (134–174), 270 (240–329), 356 (312–433), 485 (400–579), 297 (285–326); ДГП (N=5) 134 (121–150), ШГП (N=6) 159 (142–176).

ИЗМЕРЕНИЯ САМКИ. ДИ (N=4) 1538 (1358–1746); дЗКЩ (N = 5): 324 (311–344). длины сегментов педипальпы П-1-5: 40 (32–50), 163 (147–182), 82 (72–102), 144 (138–149), 93 (89–97); длина сегментов I ноги I-L-1–6: 91 (70–100); 137 (130–142); 195 (190–199); 272 (261–296); 277 (266–286); 134 (130–140); длина сегментов IV ноги IV-L-1–6 (N = 5): 168 (147–176), 184 (174–194), 349 (330–366), 455 (442–473), 587 (563–606), 342 (331–353); ДГП (N=4) 207 (200–212), ШГП 235 (227–242). (Chapurina et al., 2022a)

Распространение. Бассейны рек Баго и Ситаун в Мьянме.

Диапазон хозяев. Этот вид является узким специалистом по отношению к виду хозяина, и встречается, как известно, у типового хозяина и ещё одного близкородственного вида пресноводных моллюсков (*Lamellidens savadiensis*) (Рис. 20 CD).

Unionicola (Myanmaratax) trapezidens Chapurina, Vidrine, Kondakov, Vikhrev & Bolotov, 2022

Рис. 20 EF, 21 EF, 24

Голотип. МЬЯНМА: ручей Кьяук Фар, 17.6600°N 96.2465 °E, бассейн реки Баго, из жабр *Trapezidens angustior* [ваучер хозяина РМЦБ biv388], 19.ii.2018, 1♂ [препарат РМЦБ Hyd 388], сборщики местные жители. Типовая серия экземпляров нового вида и моллюска-хозяина хранятся в РМЦБ (Архангельск, Россия)

Паратипы. МЬЯНМА: типовой локалитет, тот же хозяин, дата сбора и сборщики, 1♀, 1♂ [препарат РМЦБ Hyd 388] и у одного образца отсеквенированы гены *COI* и *28S* [идентификационный номер пробы РМЦБ Hyd_388_1; порядковый инвентарный номер *COI* MT724624; порядковый инвентарный номер *28S* MZ064386]; Район Киве Зун Сейк, Мандалай, 21.990864 °N 96.060978 97 °E, бассейн реки Иравади, из жабр моллюска *Trapezidens dolichorhynchus* [ваучер

хозяина РМЦБ Biv442], 04.iii.2018, 2♀, 1♂ [препарат РМЦБ Нуд 442] и один отсековеннированный образец [идентификационный номер пробы РМЦБ Нуд_442_1; порядковый инвентарный номер *COI* МТ724639; сборщики Вихрев И.В., Болотов И.Н., Ниен Чен; ручей Пазунмяун, 17.9769°N, 96.7659°E, бассейн Ситауна, из жабр *Trapezidens angustior* [ваучер хозяина РМЦБ Biv394], 20.ii.2018, два отсековеннированных образца [идентификационный номер пробы РМЦБ Нуд_394_2; порядковый инвентарный номер *COI* МТ724629]; идентификационный номер пробы РМЦБ Нуд_394_3; порядковый инвентарный номер *COI* МТ724630], сборщики Вихрев И.В., Болотов И.Н., Ниен Чен; ручей Ка Лейн, 17.6223°N, 96.3153°E, бассейн Баго, из жабр *Trapezidens angustior* [ваучер хозяина РМЦБ Biv987], 21.iii.2020, один отсековеннированный образец [идентификационный номер пробы Нуд_987; порядковый инвентарный номер *COI* ОМ350050; порядковый инвентарный номер 28S ОМ350020], сборщики Болотов И.Н., Вихрев И.В., Гофаров М.Ю., Кондаков А.В.; ручей Ба Маве Хонг, 17.9461°N, 95.7687°E, бассейн Иравади, из жабр *Trapezidens angustior* [ваучер хозяина РМЦБ Biv1010], 25.iii.2020, один отсековеннированный образец [идентификационный номер пробы Нуд_1010_2; порядковый инвентарный номер *COI* ОМ350051; порядковый инвентарный номер 28S ОМ350021], сборщики Болотов И.Н., Вихрев И.В., Гофаров М.Ю., Кондаков А.В. (Charpurina et al., 2022a)

Справочные данные ДНК. 6 последовательностей гена *COI* и 3 последовательности гена *28S* были получены от клещей целиком. Так как эти особи были полностью использованы для выделения ДНК, образцы из этой же выборки были изучены нами морфологически и включены в типовой ряд (см. порядковый инвентарный номер и данные о локалитете в списке паратипов выше).

Типовой хозяин. *Trapezidens angustior* (Hanley, Theobald, 1876) (Bivalvia: Unionidae: Parreysiinae: Lamellidentini) (Рис. 20 E).

Этимология. Этот вид получил своё имя в честь названия рода своего хозяина *Trapezidens* Bolotov, Vihrev & Konopleva, 2017.

Диагноз.

Черты подрода. У самцов сегмент П-2 с 2 латеральными и 2 дорсальными щетинками. П-2 самок с 4 латеральными шиловидными щетинками, П-3 - с одной тонкой длинной латеральной щетинкой. Сегмент П-3 самок с одной волосовидной латеральной щетинкой. Как у самцов, так и у самок П-4 с вентральным бугорком, несущим 1 остроконечную щетинку, и имеющим 1 небольшую лопатовидную щетинку над коготками лапки ходных ног. Сегменты II-N-6 и III-N-6 у самок гантелевидной формы с хорошо выраженным расширением ближе к основанию лапки и сужением, расположенным дистально. I-N-2 самки с 1 или 2 хорошо видимыми плавательными вентродистальными щетинками (у одного и того же экземпляра могут встречаться оба варианта признака).

Хетотаксия дистальных сегментов I-N и IV-N довольно сильно различается между особями одного вида из-за большого количества щетинок и неоднозначности интерпретации положения щетинок на ногах из-за изготовления препарата и ракурса фиксации. Размер идиосомы самца составляет 878–919 (в среднем, 899). Длина сегментов I-N-6 и IV-N-6 самца значительно больше, чем для *U. savadiensis* и *U. generosa*: для I-N-6 длина составляет 141–144 (в среднем 143); IV-N-6 – 319–338 (в среднем 330). I-N-4 у самцов с 3 латеральными шиловидными крупными щетинками, расположенными в ряд и с 2 тонкими щетинками. Длина следующих сегментов самок значительно превышает соответствующие измерения у видов *U. savadiensis* и *U. generosa*: длина П-4 163–182 (в среднем 171); I-N-3 218–225 (в среднем 222); I-N-4 – 300–304 (в среднем 302); I-N-5 – 317–329 (среднее 322); I-N-6 – 158–164 (в среднем 162); I-N-4 – 373–395 (в среднем 382).

Описание (Рис. 24).

МОРФОЛОГИЯ САМЦА. *I-N*: I-N-1 с 2 латеральными и 4 дорсальными шиловидными щетинками и с 1 латеральной щетинкой, меньше по размеру остальных. I-N-2 с 4 дорсолатеральными шиловидными щетинками, 1 дорсальной и 1 вентральной маленькими щетинками, 2 латеральными щетинками и 1 дистальной длинной плавательной щетинкой. I-N-3 с 3 изогнутыми и 5 шиловидными латеральными щетинками, 2 латеральными тонкими и 1 укороченной щетинками, 1 вентральной щетинкой и 3 вентральными

плавательными щетинками. I-N-4 с 3 тупыми, 2 изогнутыми, 1 короткой и 3 нормальными щетинками – латерально, 1 дистальной и 4 вентральными. I-N-5 с 4 тонкими и 1 нормальной латеральными щетинками и 8 короткими вентральными тонкими и удлинёнными тонкими щетинками. I-N-6 с 1 тонкой вентральной щетинкой. Коготки I ноги плотные, с укороченным дорсальным и длинным вентральным выростами. *IV-N*: IV-N-1 с 1 латеральной и 1 дорсальной шиповидными щетинками, 1 шиловидной дорсальной, 4 латеральными и 1-2 дорсальными тупоконечными щетинками. IV-N-2 с 5 латеральными и 2 дистальными тупоконечными щетинками разной длины, 1 латеральной и 1 дистальной шиловидными щетинками. IV-N-3 с 1 тонкой дорсолатеральной щетинкой, рядом из 6-7 дорсальных крупных щетинок, некоторые из них зазубренные и тупые на концах, 15 латеральными, 4-5 вентральными и 3 дистальными крупными щетинками, некоторые из них зазубренные и тупые на кончиках и 1 дистальной короткой шиловидной щетинкой. IV-N-4 с 7 дорсальными, 9 латеральными, 8 вентральными крупными щетинками, некоторые из них зазубренные и тупые на концах, и 4 дистальными тупыми крупными щетинками. IV-N-5 вдвое длиннее IV-N-3, с 15 вентральными крупными щетинками, 3 нормальными и 3 крупными тупоконечными латеральными щетинками, 6 дорсальными и 1 дистальной тупоконечными щетинками, 1 вентральной и 1 дистальной короткими тонкими щетинками и 1 тонкой латеродистальной щетинкой.

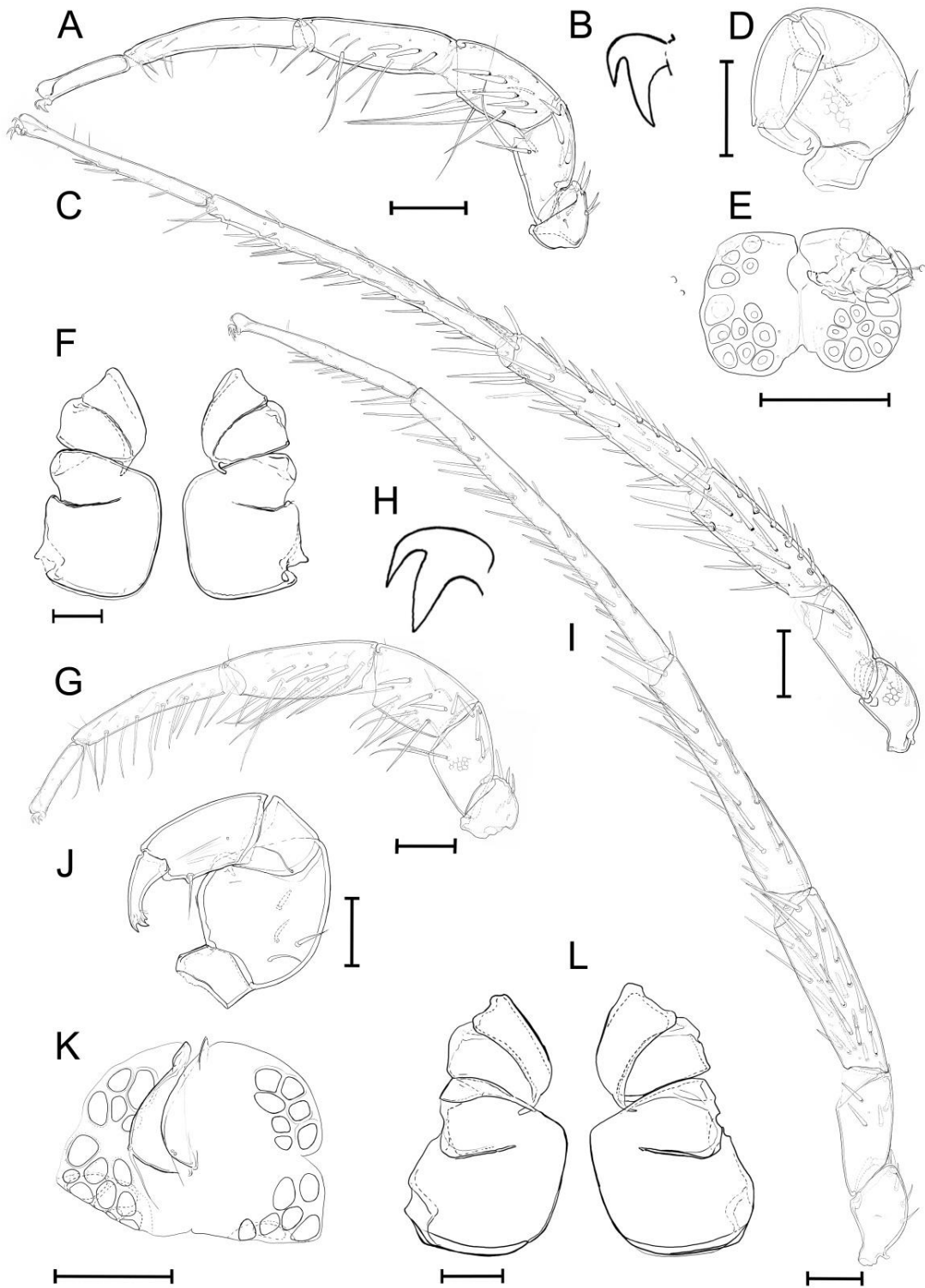


Рисунок 24 – *Unionicola (Myanmaratax) trapezidens*. Самец, препарат РМЦБ Нуд 388: (А) I-II, (В) коготок I-II, (С) IV-II, (D) Педипальпа, (Е) Генитальное поле, (F) коксальные щитки. Самка, препарат РМЦБ Нуд 413: (G) I-II, (H) коготок I-II, (I) IV-II, (J) педипальпа, (K) генитальное поле, (L) коксальные щитки. Масштаб = 100 мкм. (Charurina et al., 2022a)

IV-II-6 с 2 дорсальными тонкими щетинками, 2 дорсальными, 1 латеральной и 1 вентральной тонкими щетинками, 7 вентральными щетинками. Коготки IV ноги

серповидные, раздвоенные, с коротким дорсальным и длинным вентральным отростками. ГП состоит из двух пар пластинок по 13 присосок на каждой стороне, без створок. Присоски сосредоточены в двух группах с каждой стороны – передней и задней. Одна из присосок задней группы больше остальных. Слева и справа от ГП есть 2 тонкие щетинки.

МОРФОЛОГИЯ САМКИ. *I-H:* I-H-1 с 3 латеральными шиповидными щетинками, 1 латеральной и 3 дорсальными щетинками. I-H-2 с 5 латеральными тупоконечными щетинками, некоторые из них зазубрены на концах, 1 латеральной крупной щетинкой и 1 дистальной плавательной щетинкой (может встречаться 1, либо 2 дистальные плавательные щетинки у одного клеща с разных сторон) и 1 короткой дорсолатеральной колышковидной щетинкой. I-H-3 с 4 латеральными тупоконечными щетинками, 8 крупными латеральными щетинками, 2 латеральными и 1 дистальной тонкими щетинками, 1 латеральной короткой шиповидной щетинкой, 1 латеральной и 1 дорсальной тонкими щетинками. I-H-4 с 4 тупоконечными латеральными щетинками, 11 крупными латеральными щетинками, 4 латеральными и 2 дорсальными тонкими щетинками, а также, с 2 короткими латеральными щетинками. I-H-5 с 5 латеральными и 2 дорсальными тонкими щетинками, 3 короткими тупыми латеральными щетинками, 3 дистальными, 1 вентральной и 9 латеральными крупными щетинками. I-H-6 с 2 вентральными и 2 дорсальными тонкими щетинками, 2 латеральными и 1 короткой вентральными щетинками. Коготки I-H плотные, раздвоенные, с укороченным дорсальным и вентральным отростками. *IV-H:* IV-H-1 с 4 дорсальными шиповидными щетинками, 1 дорсодистальной крупной зазубренной щетинкой, IV-H-2 с 4 латеральными зазубренными щетинками и 2 дистальными зазубренными щетинками, одна из них в форме шипа. IV-H-3 с несколькими рядами крупных латеральных щетинок, некоторые из них зазубренные и тупые на концах, всего их 27; с 1 дорсодистальной тупоконечной щетинкой и 2 дистальными щетинками. IV-H-4 с 27 латеральными щетинками, некоторые из них зазубренные, 4 вентральными зазубренными щетинками, 2 дорсодистальными тупоконечными щетинками и 2 дистальными шиповидными щетинками. IV-H-5 с 25 латеральными щетинками, 8

вентральными щетинками, 2 короткими латеральными щетинками, 2 дистальными тонкими щетинками и 1 дистальной тупоконечной щетинкой. IV-Н-6 с 7 вентральными щетинками, 2 крупными, 1 зубчатой в форме штыря и 2 мелкими волосковидными латеральными щетинками, и 1 дорсальной щетинкой. Коготки IV ноги раздвоены с коротким дорсальным и длинным вентральным отростками. ГП состоит из двух пар пластинок с 14-16 присосками на каждой стороне, одна пара крышек несёт по 2 волосковидные щетинки наверху пластин с каждой стороны и 1 щетинкой на внутреннем крае генитальной пластинки. Присоски сосредоточены в двух группах с каждой стороны - передней и задней.

ИЗМЕРЕНИЯ САМЦА (N = 3). ДИ 900 (878–900), дЗКЩ 287 (262–300); длины сегментов педипальп П-1–5: 37 (32–42), 153 (115–160), 70 (57–86), 131 (119–144), 73 (70–77); длина сегментов I ноги I-Н-1–6: 84 (71–93), 119 (104–127), 174 (153–184), 224 (204–237), 250 (224–265), 142 (138–146); длина сегментов IV ноги IV-Н-1–6: 145 (138–147), 139 (130–152), 260 (246–271), 364 (345–380), 520 (484–539), 330 (312–339); ДГП 127 (118–141), ШГП 171(162–182).

ИЗМЕРЕНИЯ САМКИ. ДИ (N=2): 1265 (1074–1456), дЗКЩ (N = 3): 287 (262–300); длины сегментов педипальп П-1–5: 47 (44–52), 189 (157–220), 96 (85–106), 169 (154–182), 91 (85–101); длины сегментов I ноги: 96 (82–103); 153 (148–157); 223 (218–228); 303 (300–307); 321 (311–333); 162 (158–168); длины сегментов IV ноги IV-Н-1–6 (N = 3): 183 (173–193), 179 (175–187), 377 (362–398), 524 (505–539), 696 (674–731), 385 (373–397); ДГП (N=3) 198 (182–212), ШГП (N=2) 229 (225–233). (Chapurina et al., 2022a)

Распространение. Бассейны рек Иравади, Баго и Ситаун в Мьянме.

Диапазон хозяев. Этот вид является узким специалистом по отношению к виду хозяина, и встречается, как известно, у типового хозяина и ещё одного сестринского вида пресноводных моллюсков (*Trapezidens dolichorhynchus*) (Рис. 20ЕF).

3.4.3 Морфометрический анализ

Для подтверждения наблюдаемых межвидовых различий, которые наблюдались при измерении морфологических параметров, был проведен статистический анализ, по результатам которого можно заключить, что идентификация трёх новых видов подрода *Unionicola* (*Myanmaratax*) по критериям длины различных морфологических структур различается у самцов и у самок (Таблица 5).

1. Самки у вида *U. (My.) savadiensis* значительно крупнее, чем самцы, по ДИ и по другим измеренным параметрам (Wilk's Lambda = 0,00033; $F_{1,9}=330,14$; $p=0,043$).

2. Для вида *U. (My.) generosa* значения параметров дЗКЩ, П-2, П-3, I-H-1 между самцами и самками сходное, и статистически значимых различий по длине измеренных морфологических структур между полами не обнаружено (Wilk's Lambda = 0,001; $F_{1,9}=216,89$; $p=0,053$).

3. Для *U. (My.) trapezidens* только 2 из 22 измеренных параметров (П-2 и П-3) имеют одинаковую длину у самцов и самок, тем не менее, морфологические различия между полами незначительны (Wilk's Lambda = 0,008; $F_{1,5}=29,97$; $p=0,136$). (Charurina et al., 2022a)

В целом, для самок обнаружено больше различающихся в длине морфологических параметров между видами (14 из 22 структур), чем для самцов (8 из 22 структур). Данная закономерность отражается в ординации выборок трёх видов по длинам тестируемых морфологических структур на графике анализа главных компонент (рис. 25).

1. Рассеянная диаграмма анализа главных компонент (РСА) по 22 параметрам длин морфологических структур по первым двум каноническим осям показала, что выборки самцов занимают схожую ординацию в метрическом пространстве (рис. 25).

2. В частности, выборки самцов *U. (My.) generosa* и *U. (My.) trapezidens*, имеют схожую ординацию в метрическом пространстве по обеим осям, и только выборка *U. (My.) savadiensis* имеет обособленное положение на графике.

3. Выборки самок каждого из трёх видов, напротив, расходятся в метрическом пространстве.

Таблица 5. Результаты анализа One-Way-ANOVA и MANOVA для морфологических структур между тремя видами *Myanmaratax* (род *Unionicola*) на основе линейных размеров (значения, отличающиеся статистически значимо, выделены жирным шрифтом). (Charurina et al., 2022a)

Зависимая переменная	Смешанная выборка (оба пола)			самцы			самки		
	Square sum, SS	F _{2,22}	p	Square sum, SS	F _{2,22}	p	Square sum, SS	F _{2,22}	p
ДИ	169512,94	6,53	0,006	64837,75	11,53	0,002	154223,66	3,33	0,074
ШГП	712,24	2,41	0,113	344,36	1,21	0,335	1867,61	6,11	0,016
дЗКЩ	569,08	0,67	0,522	591,84	0,53	0,602	915,45	1,56	0,253
П-1	158,44	8,71	0,002	117,40	7,41	0,009	54,73	2,67	0,114
П-2	1625,47	4,23	0,028	1153,36	3,24	0,078	541,00	1,31	0,309
П-3	345,03	1,23	0,313	92,21	0,24	0,795	370,77	2,18	0,159
П-4	2577,12	18,34	0,000	1294,61	5,65	0,020	1443,49	27,77	0,000
П-5	51,99	0,80	0,463	116,60	1,85	0,203	11,84	0,18	0,841
I-Н-1	203,78	1,96	0,165	90,95	0,87	0,448	134,48	1,30	0,311
I-Н-2	578,65	3,56	0,046	336,36	1,12	0,361	558,10	22,59	0,000
I-Н-3	2694,11	16,41	0,000	1718,73	5,46	0,023	1462,02	108,04	0,000
I-Н-4	2521,37	5,80	0,009	2209,81	2,81	0,103	2067,17	24,97	0,000
I-Н-5	6515,00	14,49	0,000	3742,71	4,58	0,036	3952,99	47,70	0,000
I-Н-6	3071,93	56,74	0,000	1515,34	18,99	0,000	1621,22	56,90	0,000
IV-Н-1	876,21	3,61	0,044	193,14	0,62	0,556	862,48	4,98	0,029
IV-Н-2	183,82	0,79	0,468	576,20	1,75	0,220	83,46	0,61	0,563
IV-Н-3	760,33	0,87	0,434	2058,31	1,40	0,287	1281,20	4,50	0,037
IV-Н-4	6942,79	3,93	0,035	3079,19	0,98	0,406	10032,55	25,73	0,000
IV-Н-5	23001,09	9,60	0,001	6875,27	1,77	0,215	23021,99	25,17	0,000
IV-Н-6	5564,89	27,75	0,000	2231,11	7,47	0,009	3754,15	36,71	0,000
III-Н-5	1228,85	1,00	0,384	3241,41	1,55	0,256	5401,17	15,01	0,001
III-Н-6	1283,30	6,45	0,006	767,77	3,43	0,070	1388,56	7,97	0,007
Итог	Wilk's Lambda = 0.000003 F _{2,22} =25,709; p=0,038			Wilk's Lambda = 0.0001 F _{2,22} =8,994; p=0,104			Wilk's Lambda = 0.0002 F _{2,22} =6,796; p=0,135		

Для изучаемых видов установлено, что общими морфологическими структурами, которые значимо отличаются по длине у обоих полов, являются: П-4, I-Н-3, I-Н-4, I-Н-6, IV-Н-6, III-Н-6 (таблица 6). Соотношение линейных размеров

данных структур следует использовать при идентификации видов клещей подрода *Myanmaratax*.

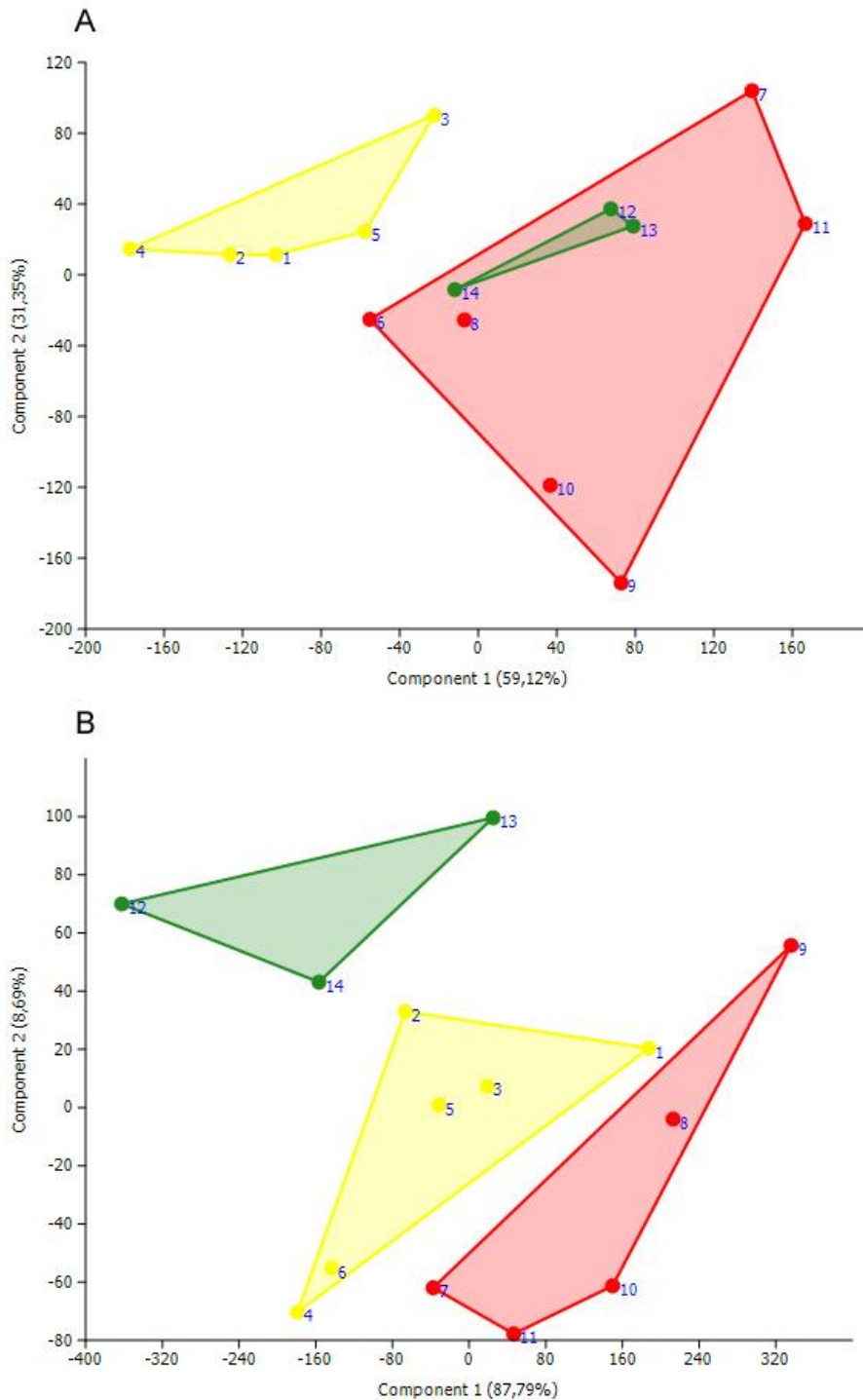


Рисунок 25 – График PCA ординации трёх видов клещей, построенный по измерению 22 параметров *U. (My.) savadiensis*. (жёлтый), *U. (My.) generosa* (красный) и *U. (My.) trapezidens* (зелёный). (А) самцы; (В) самки. (Графики построены Зубрий Н.А.) (Charpurina et al., 2022a)

Таблица 6. Попарные сравнения линейных измерений морфологических структур видов подрода *Myanmaratax*.

Morphologic parameter	самцы (M±SE*)		
	<i>U. (My.) savadiensis</i>	<i>U. (My.) generosa</i>	<i>U. (My.) trapezidens</i>
ДИ	792,51±13,58a**	945,14±29,68b	899,33±11,66b
П-4,	109,52±4,84a	118,99±4,79ab	135,79±4,09b
I-Н-3,	144,65±3,74a	158,93±6,71ab	174,64±4,09b
I-Н-4	-	-	-
I-Н-5	203,95±5,72a	224,29±9,94ab	248,35±12,08b
I-Н-6	115,80±2,53a	119,49±3,20a	142,86±0,84b
IV-Н-5,	301,95±5,56a	297,66±5,30a	330,03±5,55b
III-Н-6	203,99±4,85a	212,02±4,20ab	224,22±6,20b
	самки (M±SE)		
ДИ	-	-	-
П-4,	147,72±1,50a	145,013±1,11a	171,06±5,68b
I-Н-3,	200,74±0,66a	194,37±1,37b	221,79±2,00c
I-Н-4	281,27±2,65a	268,54±3,45b	301,74±0,98c
I-Н-5	288,19±3,06a	276,72±2,20a	322,03±3,59b
I-Н-6	138,90±1,90a	133,73±1,05a	162,18±2,08b
IV-Н-5,	363,20±1,36a	338,96±3,43b	382,40±6,73c
III-Н-6	248,98±2,42a	230,57±6,11b	254,64±2,46a

* М – среднее, SE – стандартная ошибка.

** – одинаковые буквы указывают на отсутствие значимых отличий, выявленных с помощью апостериорных парных сравнений на основе теста Тьюки HSD ($p \geq 0.05$).

1. Попарное сравнение показало, что длины 3 морфологических структур можно использовать для идентификации видов подорода (Таблица 6).

а. Длина идиосомы (ДИ) *U. (My.) savadiensis* значительно меньше в сравнении *U. (My.) generosa* и *U. (My.) trapezidens* (Таблица 6).

б. Длины лапки и голени I и IV ходных ног (I-Н-6 и IV-Н-5, соответственно) у *U. (My.) trapezidens* значительно больше, чем эти же параметры у видов *U. (My.) generosa* и *U. (My.) savadiensis* (Таблица 6).

с. Только самцы *U. (My.) generosa* не имеют существенных отличий по ДИ и сегментов ног по сравнению с таковыми у двух других видов, что указывает на необходимость дополнительных морфологических признаков для видовой идентификации самцов.

2. Что касается самок, то попарные сравнения показали, что линейные размеры телофемура, колена и голени I и IV ходных ног (I-H-3, I-H-4 и IV-H-5 соответственно) достоверно различаются между 3 видами (Таблица 6). Наиболее длинные сегменты ног выявлены у *U. (My.) trapezidens*, а у *U. (My.) generosa* – самые короткие.

3. Таким образом, соотношения линейных измерений сегментов ног и идиосомы применимы для идентификации изучаемых криптических видов подрода *Myanmaratax*.

Наконец, нами были сделаны таксономические ключи отдельно для самцов и для самок для более точного определения криптических видов подрода *Myanmaratax*:

Морфологический ключ для определения самцов видов *Unionicola (Myanmaratax)*

- | | |
|---|--|
| 1 П-2 с 2 латеральными щетинками и П-3 с 1 щетинкой. Выражена дистальная щетинка дорсальнее коготков на конце лапки каждой ходной ноги | <i>U. (My.) brandti</i>
(Vidrine, 1985) |
| – П-2 с 4 латеральными щетинками и П-3 без щетинок. дистальная щетинка дорсальнее коготков на конце лапки каждой ходной ноги не выражена заметно | 2 |
| 2 Длина I-H-6 141-144 мкм (в среднем 143 мкм); длина IV-H-6 319-338 (в среднем 330). I-H-4 с 3 латеральными шиловидными хорошо выраженными щетинками, расположенными в ряд, и 2 тонкими щетинками. Соотношение шГП / дГП 1.35 (варьируется от 1.28 до 1.44) | <i>U. (My.) trapezidens</i> |
| – Средняя длина I-H-6 115-120 мкм (варьируется от 108 до 132 мкм). I-H-4 несёт ряд схожих латеральных щетинок (шиловидные и тупоконечные). Соотношение шГП / дГП равно 1.17-1.18 (варьируется от 0.95 до 1.34)..... | 3 |
| 3 ДИ 745–827 (в среднем 793). Соотношение ДИ / дЗКЩ у самцов равно 2.7..... | <i>U. (My.) savadiensis</i> |
| – ДИ 860–1054 (в среднем 945). Соотношение ДИ / дЗКЩ у самцов равно 3.1..... | <i>U. (My.) generosa</i> |

Морфологический ключ для определения самок видов *Unionicola* (*Myanmaratax*)

- 1 Длина IV-H-3 200-300 мкм, IV-H-4 меньше 430 мкм, длина IV-H-5 от 310 до 525, длина IV-H-6 250-300 мкм..... *U. (My.) brandti* (Vidrine, 1985)
- Длина IV-H-3 больше 320 мкм, длина IV-L-4 больше 437 мкм, IV-H-5 – более 563 мкм, IV-L-6 – более 330 мкм..... 2
- 2 Длина I-H-4 от 300 до 304 мкм; I-H-5 – 317-329 мкм, длина I-H-6 – 158-164 мкм, I-H-2 с 1/1 или 1/2 вентродистальными плавательными щетинками (оба варианта признака могут встречаться у одного и того же образца)..... *U. (My.) trapezidens*
- Длина I-H-4 менее 292 мкм, длина I-H-5 менее 302 мкм, I-H-6 – менее 150 мкм, I-H-2 с 2 или более вентродистальными плавательными щетинками..... 3
- 3 Форма сегментов ног II-H-6 и III-H-6 гантелевидная с хорошо выраженным расширением ближе к началу лапки и сужением, расположенным дистально..... *U. (My.) generosa*
- Форма сегмента ног II-H-6 слабо гантелевидная, а форма сегмента ног III-H-6 гантелевидная с сужением, расположенным в дистальной части лапки *U. (My.) savadiensis*

Подрод *Myanmaratax* включает 5 видов из Мьянмы (включая 1 неописанный вид) и *U. (My.) brandti* из Таиланда и Лаоса. Этот подрод напоминает представителей видов *Unionicola (Wolcottatax) arcuata* (Wolcott, 1898) и *U. (Wo.) weni* Vidrine et al., 2008 по строению коксальных щитков, но отличается по строению IV-H-6 между этими таксонами. Кроме них, *Myanmaratax* отделённо напоминает представителей подрода *Dimockatax*, но последние крупнее (ДИ >2 мм) (Edwards, Vidrine, 2013), а также отличается строением генитального поля у самок. Вид *U. (My.) brandti* можно отличить от других видов подрода *Myanmaratax* по морфологии педипальп самцов, так как у этого вида сегмент П-2 с 2 латеральными щетинками, а сегмент П-3 с 1 щетинкой (Vidrine, 1985), в то время как самцы видов *U. (My.) savadiensis*, *U. (My.) generosa*, и *U. (My.) trapezidens* имеют по 4

латеральные щетинки на П-2, и не имеют щетинок на П-3. Другим отличительным признаком *U. (My.) brandti* является наличие лопатовидной щетинки над коготками лапок ходных ног (Vidrine, 1985). Эта щетинка практически не развита у трёх других видов (см. ключ для определения самцов *Myanmaratax*). Также у самцов вида *U. (My.) brandti* отличается и хетотаксия I-H от остальных видов подрода *Myanmaratax*. Известно, что все сообщения о находках *U. (My.) brandti* были из Таиланда (Vidrine, 1985), в то время как все описываемые здесь виды населяют Мьянму.

Сильное морфологическое сходство с *U. brandti* указывает на то, что ареал нового подрода не ограничивается только Мьянмой. Широкий спектр видов-хозяев, зарегистрированных для *U. brandti*, может косвенно указывать на то, что на самом деле в новом подрode имеется намного больше неописанных криптических видов, все из которых были идентифицированы как *U. brandti* на основании морфологии или, в отличие от видов этого подрода из Мьянмы, *U. brandti*, демонстрирует широкий спектр специализации по отношению к видам своего хозяина. Первое утверждение более вероятно: Видрин (1985) выразил обеспокоенность, указав на своих рисунках IV-L-6, что в его образцах, возможно, были представлены, по крайней мере, 2 вида. Довольно большое количество клещей, сохранившихся в формалине, а позже, в этаноле, были сильно изуродованы консервацией (личное сообщение д-ра М. Видрина).

3.4.4 Особенности распространения по хозяевам и речным бассейнам

Для 3 описанных видов следует отметить некоторые закономерности между видами-хозяевами и бассейнами рек, где были обнаружены клещи (Рис. 26).

1. Все клещи вида *Unionicola savadiensis* из бассейна Иравади паразитируют в моллюске вида *Lamellidens savadiensis*; в то время как клещи этого же вида из бассейна Салуина населяют вид *Lamellidens generosus*.

2. Для клещей вида *Unionicola generosa*, населяющих бассейн Баго, хозяином является *Lamellidens generosus*; для представителей этого же вида из бассейна Ситауна оба вида, *L. generosus* и *L. savadiensis*, служат подходящими хозяевами.

3. Клещи третьего вида, *Unionicola trapezidens*, из бассейна Иравади паразитируют в моллюсках видов *Trapezidens angustior* и *Trapezidens dolichorhynchus*; этот же вид клещей из бассейнов рек Баго и Ситаун, паразитирует в моллюске *Trapezidens angustior*.

4. Таким образом, виды хозяев клещей *Myanmaratax* в бассейне реки Иравади не те, что являются хозяевами для этих же видов клещей в бассейнах других рек, только в бассейне этой реки *Unionicola trapezidens* встречается у *Trapezidens dolichorhynchus* (Рис. 26).

5. Стоит отметить, что *U. savadiensis* не был обнаружен в бассейнах рек Баго и Ситаун, но встречался в бассейнах Салуин и Иравади, которые далеко друг от друга (Рис. 26).

6. Для одной из популяций *U. generosa* было обнаружено, что оба вида *Lamellidens* являются хозяевами для этих клещей в пределах одного речного бассейна (Ситаун).

Представители подрода *Myanmaratax* в Мьянме представляют собой возможный пример управляемой хозяином радиации, связанной с двумя родами пресноводных моллюсков, принадлежащих к трибе Lamellidentini, а именно, *Lamellidens* и *Trapezidens*. В частности, *Unionicola* (*My.*) *savadiensis* и *U.* (*My.*) *generosa* являются паразитами *Lamellidens savadiensis* и *L. generosus*, тогда как *U.* (*My.*) *trapezidens* используют в качестве хозяев *Trapezidens angustior* и *T. dolichorhynchus*. Четвёртый представитель нового подрода, *U.* (*My.*) *brandti*, по-видимому, использует пресноводных моллюсков триб Contradentini и Rectidentini в качестве хозяев, но сообщение о его находке у представителя Pseudodontini сомнительно. Наконец, несколько доступных экземпляров *U.* (*My.*) sp. *Yaukthwa* также были собраны с пресноводных моллюсков трибы Contradentini (род *Yaukthwa* Konopleva et al., 2019).

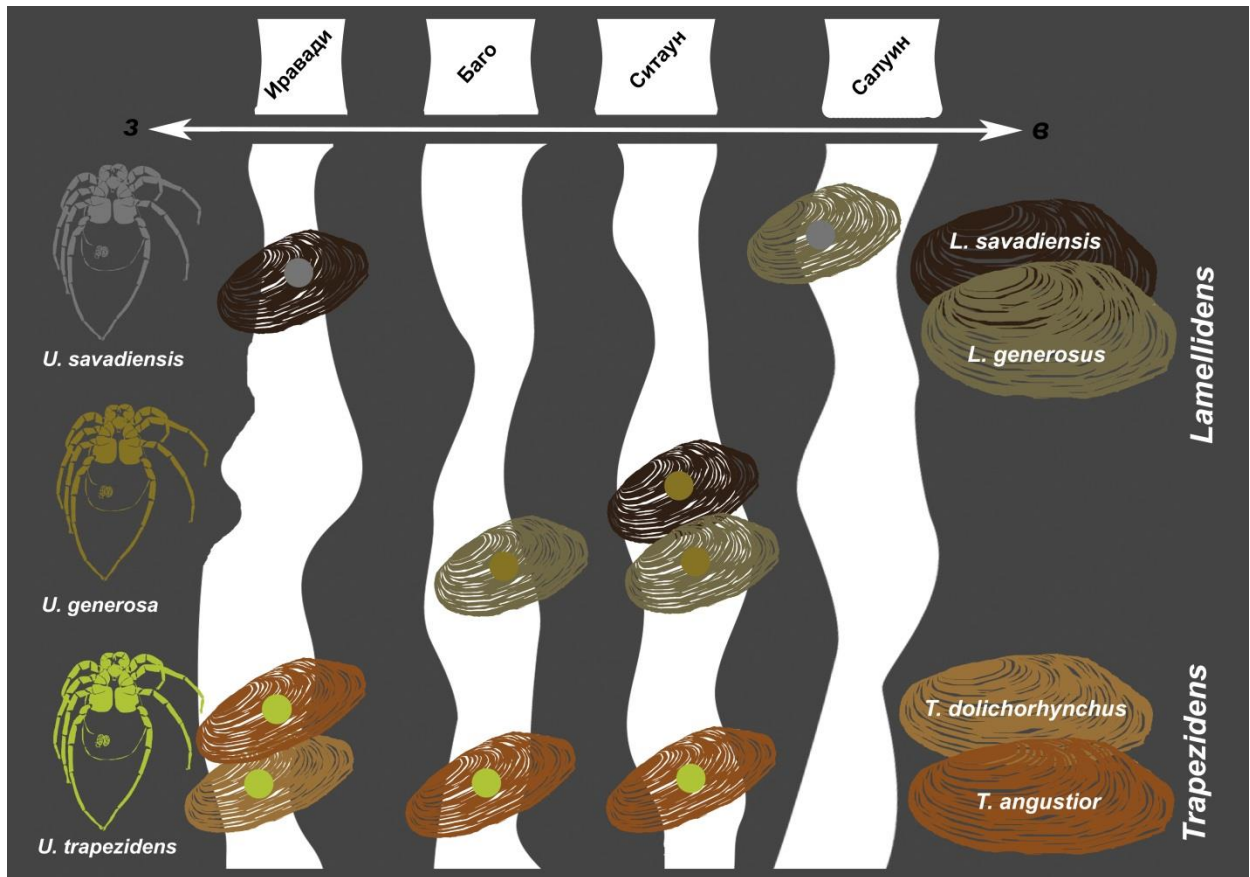


Рисунок 26 – Особенности распределения видов клещей подрода *Myanmaratax* по видам хозяев и речным бассейнам

3.5 Филогенетический анализ клещей *Unionicola* Индокитая

3.5.1 Оценка видовой разнообразие клещей *Unionicola* Индокитая на основе генетических данных

На данный момент, по результатам комплексной двухлокусной филогении (COI + 28S) фауна ассоциированных с моллюсками клещей рода *Unionicola* Юго-Восточной Азии и Индии насчитывает 15 видов в 8 подродах (Таблица 7) (Рис. 27).

Комплексная филогения в значительной степени поддерживает клады уровня подродов и видов, обозначенные нами ранее на основании однолокусной филогении по митохондриальному гену COI (Chapurina et al., 2021). Клады, соответствующие уровню подрода, имеют среднюю или высокую поддержку.

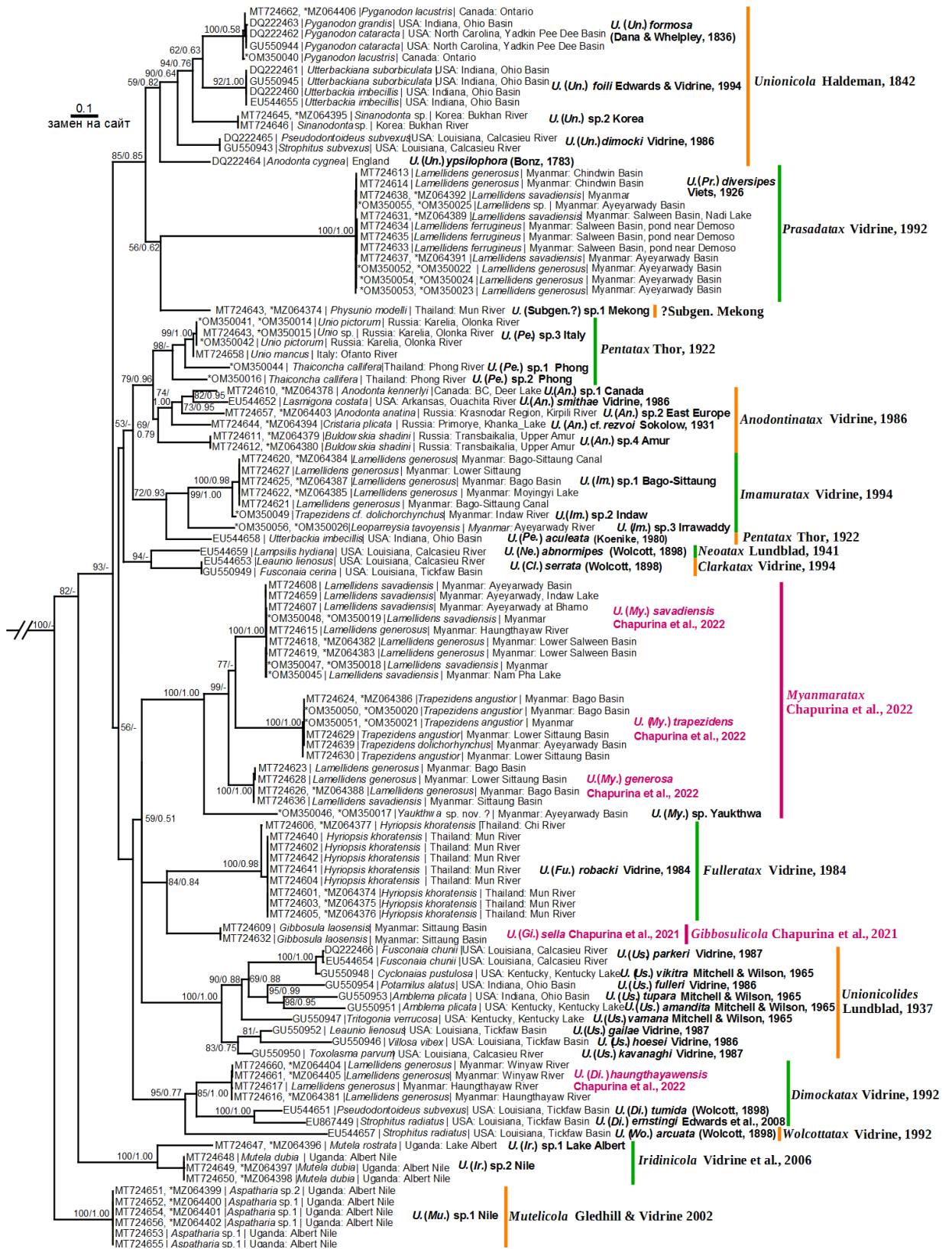


Рисунок 27 – Двухлокусная филогения рода *Unionicola* (COI + 28S), построенная методом максимального правдоподобия. Каждая последовательность содержит следующую информацию: инвентарный номер GenBank | вид хозяина | локалитет. Цифры над узлами – значения BS/BPP. Клады уровня подрода окрашены разными цветами (Филогения подготовлена Кондаковым А.В.).

Таблица 7. Список известных видов клещей *Unionicola* из Юго-Восточной Азии и Индии (без неописанных таксонов и свободноживущих видов)

Подрод	Вид	Типовой локалитет	Ареал	Моллюск-хозяин*	Локализация	Источник
<i>Dimockatax</i> Vidrine 1992	<i>U. (Di.) tumidoides</i> Vidrine, 1986	Lam Seio Yai, Амрое Suwannaphum, провинция Рой-Эт, Таиланд	Бассейн Меконга, Таиланд	<i>Ensidens ingallsianus</i> (Lea, 1852) [типовой хозяин]	Жабры	Vidrine, 1986
	<i>U. (Di.) haungthaya-wensis</i> Chapurina et al., 2022	Река Хаунгтайо, вверх по течению от города Каукарейк, 16,4714° с.ш., 98,2183° в.д., Мьянма	Бассейны Хаунгтайо и Атаран, Мьянма	<i>Lamellidens generosus</i> (Gould, 1847)	Жабры	Chapurina et al., 2022b
<i>Fulleratax</i> Vidrine, 1984	<i>U. (Fu.) davisii</i> Vidrine, 1984	Huai Phen, Amphoe Phen, провинция Удонтхани, Таиланд	Бассейн Меконга, Таиланд	<i>Pilsbryoconcha compressa</i> (Martens, 1860) [типовой хозяин]	Жабры	Vidrine, 1984
	<i>U. (Fu.) robacki</i> Vidrine, 1984	Лам Кхлонг, Борибун, Бан Чохо, Накхон- ратчасима, провинция Накхон-ратчасима, Таиланд	Бассейн Меконга, Таиланд и Лаос	<i>Hyriopsis khoratensis</i> Pfeiffer et al., 2021 [типовой хозяин]	Жабры	Vidrine, 1984; Chapurina et al., 2022a
<i>Gibbosulicola</i> Chapurina et al., 2021	<i>U. (Gi.) sella</i> Chapurina, Bolotov, Vidrine, Kondakov &	Река Таук Йе Купт, 19,3075° с.ш., 96,7219° в.д., бассейн Ситаун, Мьянма	Не известен за пределами типового локалитета в Мьянме	<i>Gibbosula laosensis</i> ssp. <i>woodthorpi</i> (Godwin- Austen, 1919) [типовой хозяин]	Жабры	Chapurina et al., 2021

	Vikhrev 2021					
<i>Imamuratax</i> Vidrine 1994	<i>U. (Im.) heardi</i> Vidrine, 1985	Река Меконг, Бан Дан, островной участок №. 4, провинция Убон, Таиланд	Реки Меконг и Мае Клонг, Таиланд	<i>Hyriopsis khoratensis</i> Pfeiffer et al., 2021 [типовой хозяин]; <i>H. myersiana</i> (Lea, 1856)	Мантия	Vidrine, 1985
<i>Imamuratax</i> Vidrine 1994	<i>U. (Im.) neokoenikei</i> Viets, 1957	Верхнее течение реки Капуас (Калимантан- Борнео)	Бассейн Капуас, западный Борнео	<i>Hyriopsis velthuiseni</i> (Scherman, 1896) [типовой хозяин]	Мантия**	Viets, 1957
	<i>U. (Im.) scutigera</i> Viets, 1926	Бхандардаха Бил, округ Муршидабад, Бенгалия (из пресноводных моллюсков <i>Lamellidens</i> spp.)	Индия	<i>Lamellidens</i> sp. [типовой хозяин]	Мантия	Viets, 1926
<i>Myanmaratax</i> Chapurina et al., 2022	<i>U. (My.) savadiensis</i> Chapurina et al., 2022	Озеро Индо, деревня Тетт Кел Чин, 24,2665431° с.ш. 96,122814° в.д., бассейн Иравади, Мьянма	Бассейны Иравади, Салуин и Хаунг-тхаяу, Мьянма	<i>Lamellidens savadiensis</i> (Nevill, 1877) [типовой хозяин]; <i>L. generosus</i> (Gould, 1847)	Жабры	Chapurina et al., 2022a
	<i>U. (My.) generosa</i> Chapurina et al., 2022	Дамба Тай, 20,15403 ° с. ш. 96,114892 ° в. д., бассейн Ситаун, Мьянма	Бассейны Баго и Ситаун, Мьянма	<i>Lamellidens savadiensis</i> (Nevill, 1877) [типовой хозяин]; <i>L. generosus</i> (Gould, 1847)	Жабры	Chapurina et al., 2022a

	<i>U. (My.) trapezidens</i> Chapurina et al., 2022	Ручей Кьяук Фар, 17,665997° с.ш. 96,246513° в.д., бассейн Баго, Мьянма	Бассейны Иравади, Баго и Ситаун, Мьянма	<i>Trapezidens angustior</i> (Hanley & Theobald, 1876) [типовой хозяин]; <i>T. dolichorhynchus</i> (Tapparone-Canefri, 1889)	Жабры	Chapurina et al., 2022a
	<i>U. (My.) brandti</i> Vidrine, 1985	Кхлонг Чонпратан, Бан Чонпратан, провинция Пхетбури, Таиланд	Таиланд и Лаос	<i>Lens contradens</i> (Lea, 1838) [типовой хозяин]; <i>L. eximius</i> (Lea, 1856); <i>L. misellus</i> (Morelet, 1865); <i>Ensidens</i> <i>ingallsianus</i> (Lea, 1852); <i>Thaiconcha callifera</i> (Martens, 1860) [doubtful]	Жабры	Vidrine, 1985
<i>Pentatax</i> Thor, 1923	<i>U. (Pe.) thaiensis</i> Vidrine, 1985	Маенам Мун, Бан Бао Яй, провинция Буринам, Таиланд	Река Мун, бассейн Меконга, Таиланд	<i>Thaiconcha callifera</i> (Martens, 1860) [типовой хозяин]; <i>Monodontina</i> <i>cambodjensis</i> (Petit, 1865); <i>Pilsbryoconcha</i> <i>compressa</i> (Martens, 1860); <i>P. exilis</i> (Lea, 1838)	Мантия	Vidrine, 1985

<i>Prasadatax</i> Vidrine 1992	<i>U. (Pr.)</i> <i>diversipes</i> Viets, 1926	Вhandardaha Beel, округ Муршидабад, Бенгалия (из пресноводных моллюсков <i>Lamellidens</i> spp.); край озера Инле, в форте Стедман, штат Янгве, штат Южный Шан, Бирма (свободно- живущие)	бассейн Ганга в Индии и бассейны Иравади и Салуин в Мьянме	<i>Lamellidens</i> sp. [типовой хозяин]	Жабры	Viets, 1926, Chapurina et al. 2021
<i>Unionicola</i> Haldeman 1842	<i>U. (Un.)</i> <i>thienemanni</i> Viets, 1957	Верхнее течение реки Капуас (Калимантан- Борнео)	Бассейн Капуас, западный Борнео и [вероятно] Таиланд	<i>Hyriopsis velthuiseni</i> (Scherman, 1896) [типовой хозяин]; <i>H.</i> <i>myersiana</i> (Lea, 1856); <i>H. khoratensis</i> Pfeiffer et al., 2021; <i>Ensidens</i> <i>ingallsianus</i> (Lea, 1852); <i>Thaiconcha callifera</i> (Martens, 1860) [сомнительно]	Жабры**	Viets, 1957; Vidrine, 1986

* Таксономия моллюсков-хозяев согласно Bolotov et al., 2020 и Pfeiffer et al., 2021.

** Предварительная локализация на основе подродового положения вида, поскольку точные наблюдения отсутствуют.

Представленная филогения была построена на основании генетических последовательностей клещей *Unionicola* из Индокитая и других регионов, полученных нами, с добавлением последовательностей из базы GenBank (Таблица 1П, 2П). Филогенетическое дерево содержит представителей следующих подродов: *Unionicola*, *Prasadatax*, *Pentatax*, *Anodontinatax*, *Imamuratax*, *Neoatax*, *Clarkatax*, *Myanmaratax*, *Fulleratax*, *Gibbosulicola*, *Unionicolides*, *Dimockatax*, *Wolcottatax*, *Iridinicola*, *Mutelicola*, и кладу *Subgenus Mekong*, представленную одним видом клеща, паразитирующим в пресноводном моллюске *Physunio modelli* Brandt, 1974 (Unionidae: Gonideinae: Contradentini) из Таиланда. Ранее (Chapurina et al. 2021) предполагалось, что это представитель подрода *Unionicola*, в то время как новая филогения с двумя локусами указывает на то, что он может принадлежать к отдельному подроду, морфологически напоминающему подрод *Unionicola*.

Кроме того, эта филогения выявляет несколько неописанных видов из Индокитая. В частности, *U. (My.)* sp. «Yaukthwa» (есть вероятность, что это может оказаться вид *U. brandti*, но наша серия образцов слишком мала для сравнительного морфологического анализа). Клада *Pentatax* включает 2 новых вида клещей, обнаруженных у представителей пресноводных моллюсков рода *Thaiconcha* Bolotov et al., 2020 (Unionidae: Gonideinae: Pseudodontini) в Таиланде. По-видимому, подрод *Pentatax* является полифилетическим таксоном, так как *U. (Pentatax) aculeata* из Северной Америки занимает отдельное место на дереве (Chapurina et al., 2022a). Вероятно будет предложено выделить *U. (Pe.) aculeata* в новый подрод, поскольку эти транзитные мантийные клещи морфологически отличаются от резидентных жаберных клещей, таких как *U. (Pe.) bonzi* (Claparède, 1869) (Edwards, Vidrine, 2013). Также было обнаружено три клады видового уровня для подрода *Imamuratax*, один из трёх видов был обнаружен у двустворчатых моллюсков, принадлежащих к роду *Leoparreysia* Vikhrev, Bolotov, Aksenova, 2017 (Unionidae: Parreysiinae: Leoparreysiini) (Chapurina et al., 2022a), ранее в этих моллюсках нам не удавалось встретить клещей. Ещё один новый вид клещей из Мьянмы относится к подроду *Dimockatax* – *U. (Di.) haungthayawensis* (Chapurina et al., 2022b). Все вероятные новые виды нуждаются в будущих исследованиях и описании (Chapurina

et al., 2022a). Ещё две клады подродового и видового уровня были соотнесены с известными видами на основании морфологических черт и вида хозяина и были определены как соответствующие видам *U. (Fulleratax) robacki* Vidrine, 1984 и *U. (Prasadatax) diversipes* Viets, 1926.

Мы представляем предварительный контрольный список клещей *Unionicola*, из Юго-Восточной и Южной Азии, связанных с пресноводными двустворчатыми моллюсками, включающий 15 описанных видов региона (таблица 7). Этот контрольный список не включает свободноживущие виды, неописанные таксоны и виды с неизвестным образом жизни. Наш набор данных содержит 3 вида подрода *Myanmaratax*, *U. (Di.) haungthayawensis*, *U. (Gi.) sella*, *U. (Fu.) robacki*, *U. (Pr.) diversipes* и 7 возможных неописанных видов из Юго-Восточной Азии – 1 вид *Myanmaratax*: *U. (My.)* sp. «Yaukthwa»; 2 вида подрода *Pentatax* из Таиланда: *U. (Pe.)* sp.1 Phong и *U. (Pe.)* sp.2 Phong; 1 вид нового подрода *Subgenus Mekong*: *U. (Subgen.?)* sp.1 Mekong; 3 вида *Imamuratax*: *U. (Im.)* sp.1 Bago-Sittaung, *U. (Im.)* sp.2 Indaw, *U. (Im.)* sp.3 Irrawaddy (Рис. 27). Всего 14 видов из 8 подродов. В целом, клады подродового уровня этой филогении в основном соответствует подродам, предложенным только по морфологическим признакам (Vidrine, 1984, 1986b; Edwards, Vidrine, 2013).

Однако фактическое видовое богатство этой группы, по-видимому, намного выше, поскольку обсуждаемые нами образцы охватывают только меньшую часть региона (Мьянма и несколько рек в Таиланде) и довольно ограниченное количество таксонов пресноводных моллюсков (Charurina et al., 2021). Следует отметить, что изначально ожидалось более высокое разнообразие клещей *Unionicola* в Юго-Восточной и Южной Азии, поскольку в этом регионе обитает древняя, богатая видами и в значительной степени эндемичная фауна пресноводных двустворчатых моллюсков (Bolotov et al., 2017a,b, 2018, 2019c, 2020; Zieritz et al., 2018; Konopleva et al., 2019). Современные филогеномные реконструкции указывают на то, что эта фауна должна была возникнуть в Меловую эпоху (Froufe et al., 2020).

Подродовая таксономическая концепция рода *Unionicola*. Недавно была предложена (Smit, 2020) обновлённая концепция рода *Unionicola*. В этой работе все

подрода были признаны синонимами рода. Автор работы, д-р Смит отметил (Smit, 2020), что существующая концепция подродов не соответствует филогении *Unionicola* и что лишь некоторые из описанных подродов могут считаться естественными группами. Основываясь на высоком уровне морфологической изменчивости таксонов внутри рода, д-р Смит (Smit, 2020) предложил отказаться от использования подродов до тех пор, пока не будут доступны более убедительные доказательства их достоверности. Однако автор (Smit, 2020) не представил никаких филогенетических доказательств в поддержку радикального вышеупомянутого таксономического решения. Более того, наша новая двухгенная филогенетическая реконструкция (COI + 28S) в значительной степени поддерживает основанную на морфологии подродовую классификацию *Unionicola*, предложенную более ранними исследователями (Vidrine, 1996; Edwards & Vidrine, 2013). В любом случае, крупные и богатые видами рода, такие как *Unionicola*, необходимо подразделять на внутривидовые группы, по крайней мере, для целей идентификации. Мы согласны с мнением д-ра Смита (Smit, 2020) о необходимости пересмотра подродов, но считаем, что необходимо разработать обновленную синонимию рода *Unionicola* на основе применения современных ДНК-подходов к имеющимся подродовым категориям (Chapurina et al., 2022a).

3.5.2 Моллюски-хозяева клещей *Unionicola*

Выяснено, что большинство видов клещей, выявленных нами, имеют узкий видовой диапазон хозяина и обычно ассоциированы с 2-3 видами одного рода. Наши результаты показывают, что ассоциированные с моллюсками клещи *Unionicola* из Индокитая являются узкими специалистами по хозяевам. Было обнаружено, что эти клещи встречаются у одного или нескольких близкородственных видов, принадлежащих к одному или двум сестринским родам пресноводных моллюсков (Таблица 1П). В частности, *U. (Gi.) sella* является специализированным паразитом исчезающей пресноводной жемчужницы *Gibbosula laosensis* (Chapurina et al., 2021). Наши данные подтверждают, что *Unionicola (Fu.) robacki* – это специализированный паразит для моллюсков рода

Hyriopsis (Vidrine, 1984), в то время как *U. (Pr.) diversipes* использует в качестве хозяина виды рода *Lamellidens* (Viets, 1926). Подрод *Myanmaratax*, по-видимому, представляет региональную радиацию клещей рода *Unionicola* вокруг их хозяев внутри субрегиона Западного Индокитая (от Иравади до Салуина). Эта клада содержит 3 симпатрически распространённых вида клещей, два из которых связаны с видами *Lamellidens*, а один вид специализирован к роду *Trapezidens*. Ещё один вид этого подрода связан с видом *Yaukthwa*. Рода пресноводных двустворчатых моллюсков *Lamellidens* и *Trapezidens* являются двумя сестринскими, но филогенетически удалёнными клдами в составе трибы Lamellidentini (Bolotov et al., 2017a; Konopleva et al., 2020). Род *Yaukthwa* относится к трибе Contradentini. Большинство таксонов клещей, обнаруженных нами в Индокитае, используют в качестве основных хозяев представителей пресноводных моллюсков трибы Lamellidentini (Рис. 27). Эти результаты согласуются с имеющимися данными об узкой специализации хозяев этого рода клещей в Северной Америке и Китае (Wu, Wen, Guo, 2012; Ernsting et al., 2014).

3.5.3. Биогеография *Unionicola*

Было показано, что в биогеографических субрегионах Индии, Западного Индокитая, Сундаленда и Восточной Азии в основном эндемичные сообщества пресноводных двустворчатых моллюсков (Bolotov et al., 2017b, 2018, 2020; Pfeiffer et al., 2018; Konopleva et al., 2019). Следовательно, мы можем ожидать, что аналогичный образец эндемизма должен иметь место у их узкоспециализированных паразитов. Это справедливо для пиявок, ассоциированных с моллюсками, в регионе, где обитает не менее пяти видов, эндемичных для западного Индокитая, одного вида – для Индии и трёх видов – для Восточной Азии (Bolotov et al., 2019b).

На первый взгляд, распространение клещей *Unionicola* во многом совпадает с границами пресноводных подобластей, очерченных на основе филогенетических и эволюционных исследований пресноводных моллюсков (Bolotov et al., 2018, 2020). В частности, наши данные показывают, что в реках субрегиона Западного

Индокитая обитает специфическая фауна клещей, по крайней мере, с одним подродом, по-видимому, эндемичным для субрегиона, а именно, *Myanmaratax*. Однако этот подрод включает и вид *U. brandti*, обитающий в Таиланде, следовательно, эта клада может быть более широко распространённой, с ещё одной линией в бассейне Меконга.

В то время как *Gibbosulicola* описывается как монотипическая линия, не известная за пределами своего типового локалитета, мы всё ещё сомневаемся, что она является эндемиком Западного Индокитая. Дополнительные представители этого подрода могут быть зарегистрированы в номинальном подвиде *Gibbosula laosensis* из бассейна Меконга и в других таксонах *Gibbosulinae* из Восточной Азии. Фауна Западного Индокитая имеет в своём составе общий вид с Индией, *U. diversipes*, хотя этот широко распространённый вид может представлять собой комплекс криптических аллопатрических таксонов. К сожалению, ни одна из последовательностей ДНК клещей *Unionicola* с Индийского субконтинента недоступна, и в настоящее время невозможно сделать окончательное решение об уровнях эндемизма этих фаун. В свою очередь, в субрегионе Сундаленда (Меконг, Чао-Прая и другие реки к востоку от водосборного водораздела Салуин-Меконг, а также реки Малакки и Больших Зондских островов: Volotov et al., 2018, 2020) обитает фауна *Unionicola*, которая, кажется, полностью отличается от таковых в Западном Индокитае, Индии и Восточной Азии (Edwards, Vidrine, 2013). Распространение видов, описанных в бассейне Меконга, в других районах (например, *Unionicola (Prasadatax) brandti* Vidrine, 1985 в Индии; (John, Inasu, 2005) требует пересмотра, поскольку ни один из таксонов Меконга не был обнаружен в Западном Индокитае.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ориентальный регион является местом обитания специфической фауны *Unionicola*, видовое богатство которой в значительной степени недооценивалось. Все зарегистрированные нами виды клещей являются узкими специалистами по отношению к хозяевам, и связаны с одним или несколькими близкими видами пресноводных моллюсков и имеют географически ограниченные ареалы. Результаты показывают, что необходимы широкомасштабные исследования на основе анализа ДНК, чтобы лучше понять биоразнообразие этих клещей на уровнях подрода и вида со всего мира.

Очевидно, что эволюция связанных с моллюсками клещей *Unionicola* должна в значительной степени соответствовать эволюции пресноводных моллюсков (Vidrine, 1986b; Edwards, Vidrine, 2013). Однако ни наше исследование, ни более ранние филогенетические работы (Edwards et al., 2010; Wu et al., 2012) не дают ответа в хорошо разрешённой филогении, раскрывающей взаимосвязи между дальними узлами, которые необходимы для понимания макроэволюционных паттернов у ассоциированных с моллюсками клещей, т. е. отношения между подродами. Последние достижения в области макроэволюции пресноводных двустворчатых моллюсков показывают, что надёжные филогенетические реконструкции глубоких древних узлов могут быть получены с использованием нескольких генетических маркеров, полных последовательностей митохондриального генома и крупных ядерных контигов (Bolotov et al., 2017a, b; Lopes-Lima et al., 2017, 2018; Pfeiffer et al., 2019; Froufe et al., 2020). Можно предположить, что эти подходы могут быть успешно применены к будущим филогенетическим исследованиям клещей *Unionicola*.

Было показано, что в разной степени влияние на видообразование клещей в рассматриваемом регионе оказывало и местообитание (конкретный речной бассейн), и степень специфичности к хозяину-моллюску. Исходя из представленных нами данных и предыдущих исследований можно заметить, что в бассейне реки Меконг больше всего отличий фауны *Unionicola* по отношению к

остальным рассмотренным нами рекам (Иравади, Салуин, Ситаун, Баго). Это согласуется с геологической гипотезой о разделении фауны в этом регионе по вероятной границе, проходящей между реками Меконг и Салуин. Такое разделение имеет дополнительное преимущество, а именно, соответствует границе между индо-малайской и восточноазиатской флористическими областями. Род *Unionicola* - это большой род, который включает в настоящее время более 250 видов, разделенных примерно на 60 подродов. Сообщается, что 34 подрода являются спутниками пресноводных моллюсков (двустворчатых и брюхоногих). Разнообразие этого таксона необычайно по сравнению со многими другими родами водяных клещей, и предполагается, что в этом космополитическом роде встречается много новых видов. Их ассоциации с моллюсками особенно разнообразны и интересны с точки зрения множества научных направлений. Однако наши исследования направлены на дальнейший таксономический анализ рода и раскрытие характера ассоциаций с моллюсками. Представленный новый подрод *Myanmaratax* – уникальная группа жаберных клещей в особой группе моллюсков. Подрод включает множество видов азиатских клещей, и уточнение его состава поможет понять всемирную эволюционную радиацию жаберных клещей пресноводных моллюсков. Клещи *Myanmaratax* ясно указывают как на присутствие скоплений криптических видов в Азии, так и на растущую концепцию узкого круга хозяев с их специфичностью. Обе эти концепции еще больше подтверждают гипотезы, сигнализирующие о нашей недооценке биоразнообразия пресноводных организмов в реках мира. Открытие нового вида в пресноводных жемчужницах – *Unionicola (Gibbosulicola) sella* показало возможность инвазии клещами этого семейства моллюсков. Описание вида *Najadicola loeiensis* подтвердило более ранние сообщения о том, что ареал рода клещей *Najadicola* охватывает районы Индокитая.

ВЫВОДЫ

1. Установлены параметры экстенсивности и интенсивности инвазии пресноводных двустворчатых моллюсков Unionidae и Margaritiferidae клещами *Unionicola* в Индокитае. Выявлена высокая корреляция между данными параметрами: коэффициент Спирмена $\rho = 0,800$ ($n = 9$; $p < 0.05$).

2. Фауна клещей рода *Unionicola* (сем. Unionicolidae), паразитирующих на пресноводных моллюсках в пределах Индокитая насчитывает не менее 15 видов, относящихся не менее, чем к 8 под родам. Из них 2 под рода (*Gibbosulicola*, *Myanmaratax*) и 5 видов являются новыми для науки. Дополнительно в бассейне Меконга был выявлен и описан новый для науки вид паразитического клеща из рода *Najadicola* (сем. Pionidae).

3. Впервые обнаружен клещ, паразитирующий на пресноводных жемчужницах сем. Margaritiferidae. Данный таксон принадлежит к новому под роду и виду *Unionicola* (*Gibbosulicola*) *sella*, который паразитирует на жемчужнице *Gibbosula laosensis*.

4. *Unionicola* высокоспецифичны по отношению к хозяину, при этом каждый вид клеща жёстко связан с 1-3 видами моллюсков, принадлежащих к одному роду. Большинство видов клещей в Индокитая паразитируют на моллюсках трибы Lamellidentini (рода *Lamellidens* и *Trapezidens*).

5. Под род клещей *Myanmaratax* с тремя новыми для науки видами связан с моллюсками родов *Lamellidens* и *Trapezidens*. Видообразование в этой группе шло в основном по пути специализации к разным хозяевам.

6. Ареалы клещей *Unionicola* отражают распространение их моллюсков-хозяев. Специфическая, высокоэндемичная фауна клещей характерна для каждого из биогеографических регионов, выделенных в тропической Азии на основе филогенетических и эволюционно-биогеографических исследований пресноводных моллюсков (Индийский, Западно-Индокитайский и Сундалэндский регионы). Четкая граница прослеживается между фаунами бассейнов палео-Меконга и палео-Иравади.

7. Распространение клещей внутри биогеографического региона лишь частично совпадает с границами пресноводных бассейнов. Из десяти видов клещей, выявленных в Западном Индокитае, четыре вида обладают сравнительно узким ареалом в пределах одной или двух небольших рек. Остальные шесть видов распространены более широко, и встречаются от реки Иравади на западе до рек Ситаун и Салуин на востоке, что связано с плейстоценовыми соединениями между бассейнами.

ПОСЛЕСЛОВИЕ

В качестве послесловия хотелось бы сказать, что работа в этом направлении только начинается, и в будущем удастся открыть еще много других новых видов клещей как на территории Азии, так и во всем мире.

Мы не можем не выразить обеспокоенность настоящим и будущим биоразнообразием в уникальном центре эндемизма – Ориентальном регионе. Огромной угрозой для мест обитания пресноводных моллюсков и их паразитов является неконтролируемая человеческая деятельность. В регионе в последние десятилетия наблюдается один из самых высоких темпов исчезновения тропических лесов. Быстрая утрата лесов, богатых видами, может иметь серьёзные социально-экономические и экологические последствия, включая преобразование региональных климатических проблем в глобальные, изменение водного баланса в различных масштабах, исчезновение уникального биоразнообразия и нарушение других важных экологических балансов (Zeng et al., 2018). Необходимо тщательно планировать землепользование, управление и правоприменение для сохранения крупных участков тропических лесов и восстановления регионов с повышенной площадью лесного покрова (Hansen et al., 2020).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеева Н.Н., Климанова О.А., Третьяченко Д.А., Банчева А.И. Траектории трансформации земельного покрова в зональных типах ландшафтов Индокитая // Известия Русского географического общества. 2019. Т. 151. №4. С. 1-14.
2. Белобров В.П., Овечкин С.В. Почвы и структура почвенного покрова вулканических плато Индокитая // Почвоведение. 2005. № 10. С. 1203-1213.
3. Добби Э. Юго-Восточная Азия. М.: Изд-во иностр. лит-ры. 1952. 351 с.
4. Иванова И.С. Социально-экономическая география зарубежной Азии. Юго-Восточная Азия: учебное пособие. М.: Географический факультет МГУ. 2005. 184 с.
5. Козлов С.А. Вертикальное распределение микроартропод в почве на участке "Автодорога-тундра" в Ямало-Ненецком автономном округе. Современные проблемы науки и образования. 2014. №3. С. 632-632
6. Косинова, И. И., Силина, А. Е. О причинах возникновения эколого-геохимических катастроф на реках Центральной России. Экологическая геология: теория, практика и региональные проблемы. 2011. С. 83-87.
7. Михайлов В.Н., Аракельянц А.Д. Особенности гидрологических и морфологических процессов в устьевой области р. Меконг. // Водные ресурсы. 2010. Т. 37. № 3. С. 259-273.
8. Михайлова М. В. Иравади. // Большая Российская энциклопедия. 2016. Режим доступа: <https://bigenc.ru/geography/text/2019225> (дата обращения: 03.08.2020).
9. Михайлова М. В. Салуин // Большая Российская энциклопедия. 2017. Режим доступа://bigenc.ru/geography/text/3529460 (дата обращения: 05.08.2020).
10. Саенко Е.М., Балан И. В. Первые данные по взаимоотношениям водяных клещей рода *Unionicola* и пресноводных двустворчатых моллюсков (*Bivalvia*: *Unionidae*) Хинганского заповедника и прилегающих территорий // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. 2010. № 14. С. 61-66.

11. Силина А.Е. Клещевые паразитозы и массовая гибель беззубок (Mollusca) в затоне Матырского водохранилища в 2011 году // Современные проблемы общей и прикладной паразитологии: Материалы V юбилейной науч.-практ. конф., посвящ. памяти проф. В.А. Ромашова. Воронеж: Артефакт. 2011. С. 64-69

12. Столбов В.А., Воронова К.П. Зараженность моллюсков (Bivalvia: Unionidae) водяными клещами рода *Unionicola* (Acari: Hydrachnidia: Unionicolidae) в водоемах юга Западной Сибири // Паразитология. 2019. Vol. 53. № 3. P. 220-229.

13. Abdel-Gaber R., Fol M., Quraishy S.A. Light and scanning electron microscopic studies of *Unionicola tetrafurcatus* (Acari: Unionicolidae) infecting four freshwater bivalve species and histopathological effect on its hosts // Journal of Parasitology. 2018. Vol. 104. № 4. P. 359-371.

14 Allen D.J., Smith K.G., Darwall W.R.T. The status and distribution of freshwater biodiversity in Indo-Burma. Cambridge, UK and Gland, Switzerland: IUCN. 2012.159 p.

15. Araujo R., Schneider S., Roe K.J., Erpenbeck D., Machordom A. The origin and phylogeny of Margaritiferidae (Bivalvia, Unionoida): a synthesis of molecular and fossil data // Zoologica Scripta. 2017. Vol. 46. № 3. P. 289-307.

16. Baker R.A. Tissue damage and leukocytic infiltration following attachment of the mite *Unionicola intermedia* to the gills of the bivalve mollusc *Anodonta anatina* // Journal of Invertebrate Pathology. 1976. Vol. 27. № 3. P. 371-376.

17. Baker R.A. Nutrition of the mite *Unionicola intermedia*, Koenike and its relationship to the inflammatory response induced in its molluscan host *Anodonta anatina*, L // Parasitology. 1977. Vol. 75. №3. P. 301-308.

18. Baker R.A. Recent work on unionicolid mites (Acari: Unionicolidae) parasitic in freshwater bivalve molluscs // Progress in acarology. 1988. № 1. P. 417-421.

19. Baker R.A. Development and life-history strategies in mussel mites (Hydrachnellae: Unionicolidae) // The Acari. 1991. P. 65-73.

20. Baltzer M.C., Nguyen T.D., Shore R.G. Towards a vision for biodiversity conservation in the Forests of the Lower Mekong Ecoregion Complex // WWF Indochina Program. Hanoi. 2001.

21. Bogan A.E., Hoeh W.R. On becoming cemented: evolutionary relationships among the genera in the freshwater bivalve family Etheriidae (Bivalvia: Unionoida) // Geological Society, London, Special Publications. 2000. Vol. 177. № 1. P. 159-168.
22. Bolotov I.N., Vikhrev I.V., Bespalaya Y.V. Gofarov M.Y., Kondakov A.V. et al. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny, biogeography and a subgeneric revision of the Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2016. Vol. 103. P. 104-121.
23. Bolotov I.N., Vikhrev I.V., Kondakov A.V., Konopleva E.S., Gofarov M. Y. et al. New taxa of freshwater mussels (Unionidae) from a species-rich but overlooked evolutionary hotspot in Southeast Asia // Scientific Reports. 2017a. Vol. 71. № 1. P 1-18.
24. Bolotov I.N., Kondakov A.V., Vikhrev I.V., Aksenova O.V., Bespalaya Y.V. et al. Ancient river inference explains exceptional oriental freshwater mussel radiations // Scientific Reports. 2017b. № 7. P. 10-14.
25. Bolotov I.N., Pfeiffer J.M., Konopleva E.S., Vikhrev I.V., Kondakov A.V. et al. A new genus and tribe of freshwater mussel (Unionidae) from Southeast Asia // Scientific Reports. 2018. Vol. 8. № 1. P. 1-12.
26. Bolotov I.N., Vikhrev I.V., Lopes-Lima M., Gofarov M.Y., Konopleva E.S. et al. *Unio sella* and *U. sula*: A review of enigmatic taxonomic names linked to *Gibbosula laosensis* (Lea, 1863) (Bivalvia: Margaritiferidae: Gibbosulinae) // Raffles Bulletin of Zoology. 2019a. № 67. P. 440-447.
27. Bolotov I.N., Klass A.L., Kondakov A.V., Vikhrev I.V., Bespalaya Y. V. et al. Freshwater mussels house a diverse mussel-associated leech assemblage // Scientific Reports .2019b.Vol. 9. №1. P. 1-22.
28. Bolotov I.N., Konopleva E.S., Vikhrev I.V., Gofarov M.Y., Lopes-Lima M. et al. New freshwater mussel taxa discoveries clarify biogeographic division of Southeast Asia // Scientific Reports. 2020. Vol. 10. №1. P. 1-22.
29. Bowles, J. The Ayeyarwady River Endangered. Yangon, Myanmar: Myanmar Development Research Institute (MDRI). 2013. 42 p.
30. Brian J.I., Aldridge D.C. Endosymbionts: An overlooked threat in the conservation of freshwater mussels? // Biological Conservation. 2019. № 237. P. 155-165

31. Campbell B.C., Steffen-Campbell J.D., Werren J.H. Phylogeny of the *Nasonia* species complex (Hymenoptera: Pteromalidae) inferred from an internal transcribed spacer (ITS2) and 28S rDNA sequences // *Insect Molecular Biology*. 1994. Vol. 2. P. 225–237.
32. Chapurina Y.E., Vikhrev I.V., Kondakov A.V., Tanmuangpak K. A new *Najadicola* species (Acari: Hydrachnidia: Pionidae) from Asia // *Ecologica Montenegrina*. 2019. Vol. 24. P. 32–37.
33. Chapurina Y.E., Bolotov I.N., Vidrine M.F., Vikhrev I.V., Lunn Z. et al. Taxonomic richness and host range of tropical Asian mussel-associated mite assemblages (Acari: Unionicolidae) with a description of a new subgenus and species of parasitic mite from freshwater pearl mussels (Unionida: Margaritiferidae) // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 2021. Vol.59. № 3. P. 613-634.
34. Chapurina Y.E., Konopleva E.S., Vidrine M.F., Vikhrev I.V., Lunn Z. et al. New molecular-based phylogeny of mussel-associated mites reveals a new subgenus and three new species representing an example of a host-driven radiation in Indochina and confirms the concept of division of the genus *Unionicola* Haldeman, 1842 (Acari: Unionicolidae) into numerous subgenera // *Diversity*. 2022a. Vol.14. № 848. P. 1-30
35. Chapurina Y.E., Kondakov A.V., Chan N., Vikhrev I.V., Bolotov I.N. et al. A new species *Unionicola* (*Dimockatax* stat. rev.) *haunghayawensis* sp. nov. (Trombidiformes: Unionicolidae) from the freshwater mussel *Lamellidens generosus* (Gould, 1847) in Myanmar // *Ecologica Montenegrina*. 2022b. Vol.56. P. 28-39.
36. Ching H.L., Parker L. Report of water mite larvae in the esophagus and stomach walls of mountain whitefish in British Columbia // *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*. 1983. Vol. 50. № 2. P. 325-329.
37. Clark M.K., House M.A., Royden L.H., Whipple K.X., Burchfiel B.C. et al. Late Cenozoic uplift of southeastern Tibet // *Geology*. 2005. Vol. 33. № 6. P. 525-528.
38. Davids C. The relations between mites of the genus *Unionicola* and the mussels *Anodonta* and *Unio* // *Hydrobiologia*. 1973. Vol 41. № 1. P. 37-44.

39. van Dijk P.P., Ashton P., Jinshuang J. M. Indo-Burma. Hotspots: Earth's biologically richest and most Endangered terrestrial ecoregions. in Mittermeier R. A., Myers N., Mittermeier C. G. eds. Mexico City: Sierra Madre. 1999. P. 319-334.

40. van Dijk P.P., Tordoff A.W., Fellowes J., Lau M., Jinshuang M. Indo-Burma. Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. in Mittermeier R. A, Robles Gil P., Hoffmann M., Pilgrim J., Brooks T. et al. eds. Monterrey: CEMEX; Washington D.C.: Conservation International; and Mexico: Agrupación Sierra Madre. 2004. P. 323-330.

41. Ding Z., Jin D., Guo J., Yi T. Three new species of the subgenus *Unionicola* Haldeman, 1842 (Acari, Hydrachnidia, Unionicolidae) from Guizhou, China // *Zootaxa*. 2019. Vol. 4658. № 1.

42. Downes J.B. Host specificity, host location and dispersal: experimental conclusions from freshwater mites (*Unionicola* spp.) parasitizing unionid mussels // *Parasitology*. 1989. Vol. 98. № 2. P. 189-196.

43. Edgar R.C. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput // *Nucleic acids research*. 2004. Vol. 32. № 5. P. 1792-1797.

44. Edwards D.D., Dimock Jr. R.V. Specificity of the host recognition behaviour of larval *Unionicola* (Acari: Unionicolidae): the effects of larval ontogeny and early larval experience // *Animal Behaviour*. 1995a. Vol. 50. № 2. P. 343-352.

45. Edwards D.D., Dimock Jr. R.V. Life history characteristics of larval *Unionicola* (Acari: Unionicolidae) parasitic on *Chironomus tentans* (Diptera: Chironomidae) // *Journal of Natural History*. 1995b. Vol. 29. № 5. P. 1197-1208.

46. Edwards D.D., Dimock R.V. Genetic differentiation between *Unionicola formosa* and *U. foili* (Acari: Unionicolidae): cryptic species of molluscan symbionts // *Invertebrate Biology*. 1997. Vol. 116. № 2. P. 124-133.

47. Edwards D.D., Vidrine M. F. Host specificity among *Unionicola* spp. (Acari: Unionicolidae) parasitizing freshwater mussels // *Journal of Parasitology*. 2006. Vol. 92. № 5. P. 977-983.

48. Edwards D.D., Vidrine M.F., Ernsting B.R.. Phylogenetic relationships among *Unionicola* (Acari: Unionicolidae) mussel-mites of North America based on

mitochondrial cytochrome oxidase I sequences // *Zootaxa*. 2010. Vol. 2537. № 1. P. 47-57.

49. Edwards D.D., Jackson L.E., Johnson A.J., Ernsting B.R. Mitochondrial genome sequence of *Unionicola parkeri* (Acari: Trombidiformes: Unionicolidae): molecular synapomorphies between closely-related *Unionicola* gill mites // *Experimental and Applied Acarology*. 2011. Vol. 54. № 2. P. 105-117.

50. Edwards D. D, Vidrine M. F. Mites of freshwater mollusks. Eunice: Malcolm F. Vidrine. 2013. 336 p.

51. Edwards D.D., Vidrine M.F. Host diversity affects parasite diversity: a case study involving *Unionicola* spp. inhabiting freshwater mussels // *Journal of Parasitology*. 2020. Vol. 106. № 5. P. 675-678.

52. Ernsting B.R., Edwards D.D., Vidrine M.F., Myers K.S., Harmon C.M. Phylogenetic relationships among species of the subgenus *Parasitatax* (Acari: Unionicolidae: *Unionicola*) based on DNA sequence of the mitochondrial cytochrome oxidase i gene // *International Journal of Acarology*. 2006. Vol. 32. № 2. P.195-202.

53. Ernsting B.R., Edwards D.D., Vidrine M.F., Cun H. Genetic differences among sibling species of the subgenus *Dimockatax* (Acari: Unionicolidae: *Unionicola*): Heterogeneity in DNA sequence data supports morphological differentiation // *International Journal of Acarology*. 2008. Vol. 34. № 4. P. 403-407.

54. Ernsting B.R., Edwards D.D., Aldred K.J., Fites J.S., Neff C.R. Mitochondrial genome sequence of *Unionicola foili* (Acari: Unionicolidae): a unique gene order with implications for phylogenetic inference // *Experimental and Applied Acarology*. 2009. Vol. 49. № 4. P. 305-316.

55. Ernsting B.R., Edwards D.D., Timbrook T.A., Frerichs M.M. Preliminary evidence of cryptic species among host-associated populations of *Unionicola hoesei* (Acari: Unionicolidae) // *International Journal of Acarology*. 2014. Vol. 40. № 4. P. 358-365.

56. Fisher G.R., Dimock Jr R.V., Kuhn R. E. The symbiotic water mite *Unionicola formosa* (Acari: Unionicolidae) ingests mucus and tissue of its molluscan host // *Journal of Parasitology*. 2000. Vol. 86. № 6. P. 1254-1258.

57. Froufe E., Bolotov I., Aldridge D.C., Bogan A.E., Breton S. et al. Mesozoic mitogenome rearrangements and freshwater mussel (Bivalvia: Unionoidea) macroevolution // *Heredity*. 2020. Vol. 124. № 1. P. 182-196.

58. Fuller S.L.H. Clams and mussels (Mollusca: Bivalvia). in Hart C.W., Fuller S.L.H. *Pollution ecology of freshwater invertebrates*. New-York ; London; Academic Press. 1974. P. 215-273.

59. Gillies M.T., Elouard J.M. The mayfly-mussel association, a new example from the River Niger Basin // *Mayflies and Stoneflies: Life Histories and Biology* ed. Campbell I. C. Dordrecht: Springer. 1990. P. 289-297.

60. Graf D.L., Cummings K.S. A 'big data' approach to global freshwater mussel diversity (Bivalvia: Unionoidea), with an updated checklist of genera and species // *Journal of Molluscan Studies*. 2021. Vol. 87. № 1. P. 1-36.

61. Grizzle J.M., Brunner C.J. Infectious diseases of freshwater mussels and other freshwater bivalve mollusks // *Reviews in Fisheries Science*. 2009. Vol. 17. № 4. P. 425-467.

62. Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucleic acids symposium series*. 1999. Vol. 41. № 41. P. 95-98

63. Halls A.S., Kshatriya M. Modelling the Cumulative Barrier and Passage Effects of Mainstream Hydropower Dams on Migratory Fish Populations in the Lower Mekong Basin. MRC technical Paper. Mekong River Commission Vientiane. Lao PDR. 2009.

64. Hammer Ø. PAST: Paleontological Statistics Version 3.06: Reference manual // Finland: Natural History Museum University of Oslo. 2015. 225 p.

65. Hansen M.C., Wang L., Song X. P., Tyukavina A., Turubanova S. et al. The fate of tropical forest fragments // *Science Advances*. 2020. Vol. 6. № 11. eaax8574.

66. Hedley P. J., Bird M. I., R. A. J. Robinson. Evolution of the Irrawaddy delta region since 1850 // *Geographical Journal*. 2009. Vol. 176. № 2. P. 138-149.

67. Hevers J. Biologisch-ökologische Untersuchungen zum Entwicklungszyklus der in Deutschland auftretenden Unionicola-Arten (Hydrachnellae, Acari) // *Archiv für Hydrobiologie. Supplement*. 1980. Hf. 57. S. 324–373.

68. Hevers J. *Unionicola* species (Acari: Hydrachnidia: Unionicolidae) from Madagascar // *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde A, Neue Serie*. 2012. Vol. 5. P. 49-71.
69. Hoang D.T., Chernomor O., Von Haeseler A., Minh B.Q., Vinh L.S. UFBoot2: improving the ultrafast bootstrap approximation // *Molecular Biology and Evolution*. 2018. Vol. 35. № 2. P. 518-522.
70. Humes A.G. Jamnback H.A. *Najadicola ingens* (Koenike), a water-mite parasitic in fresh-water clams // *Psyche: A Journal of Entomology*. 1950. Vol. 57. №. 3. P. 77–87.
71. Humes A.G., Russell H.D. Seasonal distribution of *Najadicola ingens* (K.) (Acarina) in a New Hampshire pond // *Psyche: A Journal of Entomology*. 1951. Vol. 58. № 3. P. 111-119.
72. John C.C., Inasu N.D. Water mites associated with the fresh water mussel *Lamellidens marginalis* (Pelecypoda: Unionidae) // *Zoos' Print Journal*. 2005. Vol. 20. № 9. P. 1986-1987.
73. Jones R.K.H. Parasitism by *Unionicola* spp. larvae on chironomids // *Hydrobiologia*. 1978. Vol. 60. № 1. P. 81-87.
74. Jovelin R., Justine J.L. Phylogenetic relationships within the polyopisthocotylean monogeneans (Platyhelminthes) inferred from partial 28S rDNA sequences // *International journal for Parasitology*. 2001. Vol. 31. № 4. P. 393-401.
75. Koenike F. Nordamerikanische Hydrachniden. Abhandlungen herausgegeben vom Naturwissenschaftlichen Verein zu Bremen. 1895. Vol. 13. S. 167–226.
76. Konopleva E.S., Pfeiffer J.M., Vikhrev I.V., Kondakov A.V., Gofarov M.Y. et al. A new genus and two new species of freshwater mussels (Unionidae) from western Indochina // *Scientific Reports*. 2019. Vol. 9. № 1. P. 1-14.
77. Konopleva E.S., Bolotov I.N., Kondakov A.V., Kononov O.D., Gofarov M.Y. et al. A taxonomic review of *Trapezidens* (Bivalvia: Unionidae: Lamellidentini), a freshwater mussel genus endemic to Myanmar, with a description of a new species // *Ecologica Montenegrina*. 2020. № 27. P. 45-57.
78. Köhler F., Deen G. Hybridisation as potential source of incongruence in the morphological and mitochondrial diversity of a Thai freshwater gastropod

(Pachychilidae, *Brotia* H. Adams, 1866) // Zoosystematics and Evolution. 2010. Vol. 86. №. 2. P. 301-314.

79. Köhler F., Seddon M., Bogan A.E., Tu D.V., Sri-Aroon P. et al. The status and distribution of freshwater molluscs of the Indo-Burma region. In Allen D.J., Smith K.G., Darwall W.R.T. (Compilers). The status and distribution of freshwater biodiversity in Indo-Burma. Cambridge, UK and Gland, Switzerland: IUCN. 2012. P. 66-88.

80. Kumar S., Stecher G., Tamura K. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets // Molecular biology and evolution. 2016. Vol. 33. № 7. P. 1870-1874.

81. Lehner B., Verdin K., Jarvis A. New global hydrography derived from spaceborne elevation data. Eos, Transactions // AGU. 2008. Vol. 89. № 10. P. 93–94.

82. Lehner B., Grill G. Global river hydrography and network routing: baseline data and new approaches to study the world's large river systems // Hydrological Processes. 2013. Vol. 27. № 15. P. 2171–2186.

83. Levine T.D., Lang B.K., Berg D.J. Parasitism of mussel gills by dragonfly nymphs // American Midland Naturalist. 2009. № 162. P. 1-6.

84. Lewisch E., Arnold F., Fuehrer H.P., Harl J., Reichart U. et al. First description of freshwater mite *Unionicola sauerensis* sp. nov. infesting thick-shelled river mussel *Unio crassus* // Diseases of Aquatic Organisms. 2021. Vol. 145. P. 63-77.

85. Lobo J., Costa P.M., Teixeira M.A., Ferreira M.S., Costa M.H. et al. Enhanced primers for amplification of DNA barcodes from a broad range of marine metazoans // BMC ecology. 2013. Vol. 13. № 1. P. 1-8.

86. Lopes-Lima M., Froufe E., Ghamizi M., Mock K.E., Kebapçı Ü. Et al. Phylogeny of the most species-rich freshwater bivalve family (Bivalvia: Unionida: Unionidae): Defining modern subfamilies and tribes // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2017. №. 106. P. 174-191.

87. Lopes-Lima M., Bolotov I.N., Aldridge D.C., Fonseca D.C., Gan M.M. et al. Expansion and systematics redefinition of the most threatened freshwater mussel family, the Margaritiferidae // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2018. Vol. 127. P. 98-118.

88. Lundblad O. Indische Wassermilben, hauptsächlich von Hinterindien // Arkiv för zoology. 1969. T. 22. № 10. S. 289-443.

89. Map of the Mekong river basin. Made using Natural Earth data. File:Mekong_river_basin.png. Режим доступа: <https://en.wikipedia.org/wiki/User:Shannon1/Maps#/media/> (дата обращения: 15.02.2022).

90. McElwain A. Are parasites and diseases contributing to the decline of freshwater mussels (Bivalvia, Unionida)? // Freshwater Mollusk Biology and Conservation. 2019. Vol. 22. № 2. P. 85-89.

91. McElwain R., Fleming M., Lajoie A. Pathological changes associated with eggs and larvae of *Unionicola* sp. (Acari: Unionicolidae) infecting *Strophitus connasaugaensis* (Bivalvia: Unionidae) from Alabama creeks // Journal of Parasitology. 2016. Vol. 102. № 1. P. 75-86.

92. Meng L., Chen G., Li Z., Yang Y., Wang Z. et al. Refugial isolation and range expansions drive the genetic structure of *Oxyria sinensis* (Polygonaceae) in the Himalaya-Hengduan Mountains // Scientific reports. 2015. Vol. 5. № 1. P. 1-14

93. Miller M.A., Pfeiffer W., Schwartz T. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees // Gateway Computing Environments Workshop (GCE). 2010. P. 1-8.

94. Min S., Naing W. The Nature and Active Tectonic Deformation along the Northwestern Papun Fault, Taungoo District, Bago Region // The Second Myanmar National Conference on Earth Sciences (MNCES, 2018) : conf. proceedings, Hinged. Myanmar. 2018.

95. Mitchell R.D. Anatomy, life history, and evolution of the mites parasitizing fresh-water mussels. Miscellaneous Publications. Museum of Zoology, University of Michigan. 1955. №. 89. P. 28.

96. Mitchell R.D. Host exploitation of two closely related water mites // Evolution. 1967. Vol. 21. № 1. P. 59-75.

97. Montes-Ortiz L., Goldschmidt T., Elías-Gutiérrez M. First evidence of parasitization of a *Bosmina* (Cladocera) by a water mite larva in a karst sinkhole, in

Quintana Roo (Yucatán Peninsula, México) // *Acarologia*. 2019. Vol. 59. № 1. P. 111-114.

98. Muller-Liebenau I. Heard W.H. *Symbiocloeon*: A new genus of Baetidae from Thailand (Insecta, Ephemeroptera) // Pasternak K. Proceedings of the Second International Conference on Ephemeroptera. Pasternak K. Sowa R..Warszawa ; Krakow.1979. P. 57-65

99. Naing W. The Nature of Papun Shear Zone and Its Relationship to the Crustal Deformation of the Southwestern Part of Shan Plateau Region // *Universities Research Journal*. 2009. Vol. 2. № 1.

100. Nguyen L.T., Schmidt H.A., Von Haeseler A., Minh B.Q. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies // *Molecular Biology and Evolution*. 2015. Vol. 32. № 1. P. 268-274.

101. Paterson C.G., MacLeod R.K. Observations on the life history of the water mite, *Unionicola formosa* (Acari: Hydrachnellae) // *Canadian Journal of Zoology*. 1979. Vol. 57. № 10. P. 2047-2049.

102. Park J.K., Foighil D.Ó. Sphaeriid and corbiculid clams represent separate heterodont bivalve radiations into freshwater environments // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2000. Vol. 14. № 1. P. 75-88.

103. Peng Z., Ho S. Y. W., Zhang Y., He S. Uplift of the Tibetan plateau: Evidence from divergence times of glyptosternoid catfishes // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2006. Vol. 39. № 2. P. 568-572.

104. Pešić V., Zawal A. A new species in the water mite subgenus *Majumderatax* Vidrine, 1993 from Sri Lanka (Acari: Hydrachnidia) // *Zootaxa*. 2018. Vol. 4457. №2. P. 346-350.

105. Pfeiffer J.M., Graf D.L., Cummings K.S., Page L.M. Taxonomic revision of a radiation of South-East Asian freshwater mussels (Unionidae: Gonideinae: Contradentini + Rectidentini) // *Invertebrate Systematics*. 2021. Vol. 35. P. 394-470.

106. Proctor H.C., Smith I.M., Cook D.R., Smith B.P. Subphylum Chelicerata, Class Arachnida // Thorp J., Rogers D.C. (Eds.). *Ecology and General Biology*: Thorp

and Covich's Freshwater Invertebrates. New-York and London: Academic Press. 2015. P. 599-660.

107. van Rest, M. Monitoring of the Sittaung River: Bathymetry and floodplains : doctoral dissertation, MSc thesis. Delft University of Technology. Delft. 2015.

108. Ronquist F., Teslenko M., Van Der Mark P., Ayres D.L., Darling A. et al. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // Systematic biology. 2012. Vol. 61. № 3. P. 539-542.

109. Saarinen M., Taskinen J. Aspects of the ecology and natural history of *Paraergasilus rylovi* (Copepoda, Ergasilidae) parasitic in unionids of Finland // Journal of Parasitology. 2004. Vol. 90. № 5. P. 948-952.

110. Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. Molecular Cloning: A Laboratory Manual, 2nd ed. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press. 1989. 1626 p.

111. Simmons T.W., Smith I.M. Morphology of larvae, deutonymphs, and adults of the water mite *Najadicola ingens* (Prostigmata: Parasitengona: Hygrobatoida) with remarks on phylogenetic relationships and revision of taxonomic placement of Najadicolinae // The Canadian Entomologist. 1984. Vol. 116. № 5. P. 691-701.

112. Smit H. Water mites of the World with keys to the families, subfamilies, genera and subgenera (Acari: Hydrachnidia). Nederlandse Entomologische Vereniging. 2020. Ver.12. Bl. 1-774.

113. Stamp L.D. The Irrawaddy River // The Geographical Journal. 1940. Vol. 95. №5. P. 329-352.

114. Stålstedt J., Bergsten J., Ronquist F. "Forms" of water mites (Acari: Hydrachnidia): intraspecific variation or valid species? // Ecology and Evolution. 2013. Vol. 3. № 10. P. 3415-3435.

115. Subramanian K. A., Sivaramakrishnan K. G. A new species of *Symbiocloeon* (Ephemeroptera: Baetidae) associated with a freshwater mussel from India // Oriental Insects. 2009. Vol. 43. № 1. P. 71-76.

116. Tuzovskij P.V., Semchenko K.A. Water mites of the genus *Unionicola* Haldeman, 1842 (Acari, Hydrachnidia, Unionicolidae) in Russia // Zootaxa. 2015. Vol. 3919. № 3. P. 401-456.

117. «Unionicola – mites infecting mollusks» – WordPress.com. Режим доступа: <https://unionicola.wordpress.com/> (дата обращения: 16.12.2021).
118. Viets K.H. Indische Wassermilben. Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere. 1926. № 52. P. 369-394.
119. Viets K.H. Neue Wassermilben (Hydrachnellae, Acari) von Borneo, Indonesia. Abhandlungen herausgegeben vom Naturwissenschaftlichen Verein zu Bremen. 1957. T. 35. № 1. S. 8-23.
120. Vidrine M.F., Lieux M. H. Najadicolinae, an ancient and distinctive clade // The Association of Southeastern Biologists Bulletin. 1980. Vol. 27. № 2. P. 68.
121. Vidrine M.F. *Fulleratax*, new subgenus (Acari: Unionicolidae: Unionicolinae: *Unionicola*), in Southeast Asia // International Journal of Acarology. 1984. Vol. 10. № 4. P. 229-233.
122. Vidrine M.F. Three new species of *Unionicola* (Acari: Unionicolidae: Unionicolinae) inhabiting fresh-water mussels (Unionacea) in Southeast Asia // International Journal of Acarology. 1985. Vol. 11. № 2. P. 125-131.
123. Vidrine M.F. Five new species in the subgenus *Parasitatax* (Acari: Unionicolidae: *Unionicola*) from North America and Asia, with a re-evaluation of related species // International Journal of Acarology. 1986a. Vol. 12. № 3. P. 141-153.
124. Vidrine M.F. Revision of the Unionicolinae (Acari: Unionicolidae) // International Journal of Acarology. 1986b. Vol. 12. № 4. P. 233-243.
125. Vidrine M F. North American Najadicola and Unionicola: Systematics and coevolution. Gail Q. Vidrine Collectibles. Eunice, Louisiana. 1996. 146 p
126. Vidrine M. F., Borsari B., Bastian-Stanford M. A new subgenus (*Chambardicola*) and species of *Unionicola* (Acari: Hydrachnida: Unionicolidae) from freshwater mussels from the Central African Republic // International Journal of Acarology. 2005. Vol. 31. № 3. P. 255-258.
127. Vidrine M. F., Lötter Z., Van As J. G., Bastian-Stanford M., Hazelton-Robichaux S. R. *Unionicola (Iridinicola) botswaniana* n. subgen., n. sp. (Acari: Unionicolidae) from freshwater mussels in Botswana // International Journal of Acarology. 2006. Vol. 32. № 3. P. 297-300.

128. Vidrine M.F., Bogan A.E., Hazelton-Robichaux S.R. Re-evaluation of Australian and South American *Unionicola* Haldeman (Acari: Unionicolidae) // International Journal of Acarology. 2007. Vol. 33. № 1. P. 49-52.
129. Vidrine M.F., Bogan A.E., Bastian-Stanford M. *Unionicola* (*Coelaturicola*) *edwardsi* n. sp. (Acari: Unionicolidae) from freshwater mussels in Angola, Africa // International Journal of Acarology. 2008a. Vol. 34. № 3. P. 277-280.
130. Vidrine M.F., Joubert D., Thomas L.B., Bogan A.E., Ping W.X. *Unionicola* (*Wolcottatax*) *weni* n. sp. and *U.* (*Wolcottatax*) *arcuatoides* Vidrine (Acari: Unionicolidae) from freshwater mussels in China // International Journal of Acarology. 2008b. Vol. 34. № 4. P. 389-392.
131. Vidrine M.F., Edwards D.D. Pictorial Key for Najadicola and Unionicola. 2017.
132. Walker K. F. Reproductive phenology of river and lake populations of freshwater mussels (Unionida: Hyriidae) in the River Murray // Molluscan Research. 2017. Vol. 37. № 1. P. 31-44.
133. Ward F.K. The Mekong-Salween Divide as a Geographical Barrier // The Geographical Journal. 1921. Vol. 58. № 1. P. 49-56.
134. Wen C.C., Hu B.C., Zhu Z.M. A new subgenus *Vidrinatax* (Acari: Unionicolidae: Unionicola) with description of two new species of water mites in the genus *Unionicola* from China // Acarologia. 2008. Vol. 48. №3-4. P. 191-196.
135. Wu H.B., Wen C.G., Guo W. Sequence variation of the mitochondrial 12S rRNA gene among *Unionicola* (*Wolcottatax*) *arcuata* (Acari: Unionicolidae) from freshwater mussels in China // International Journal of Acarology. 2012. Vol. 38. № 5. P. 394-401.
136. Zeng Z., Estes L., Ziegler A.D., Chen A., Searchinger T. et al. Highland cropland expansion and forest loss in Southeast Asia in the twenty-first century // Nature Geoscience. 2018. Vol. 11. № 8. P.556-562.
137. Zieritz A., Bogan A.E., Froufe, E., Klishko O., Kondo T. et al. Diversity, biogeography and conservation of freshwater mussels (Bivalvia: Unionida) in East and Southeast Asia // Hydrobiologia. 2018. Vol. 810. № 1. – P. 29-44.

138. Zin W.W, Nestmann F., Ihringer J. Flood forecasting using FGM model in Chindwin river basin // Malaysian Journal of Civil Engineering. 2009. Vol. 21.P. № 2. P. 135-151.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1П. Образцы клещей *Unionicola*, изученных в ходе диссертационного исследования, молекулярно-генетический анализ проведён автором

Вид клеща	Номер в каталоге	Место сбора	Вид моллюска-хозяина	COI	28S рРНК	Источник
<i>U. (Unionicola) formosa</i>	Hyd_626_13	Канада; Онтарио, бассейн р. Оттава, оз. Клир. 47.2348 -79.4260	<i>Pyganodon lacustris</i>	MT724662	MZ064406	Chapurina et al., 2022a
<i>U. (Unionicola) formosa</i>	Hyd_17	Канада; Онтарио, бассейн р. Оттава, Северное оз. Пикерел. 47.2158 -79.4236	<i>Pyganodon lacustris</i>	OM350040	-	Chapurina et al., 2021;
<i>U. (Unionicola) Un. sp.2 Korea</i>	Hyd_508_1	Корея; Провинция Канвондо, бассейн р. Хан, р. Бухан. 38.0988 127.6957	<i>Sinanodonta</i> sp.	MT724645	MZ064395	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Unionicola) Un. sp.2 Korea</i>	Hyd_508_3	Корея; Провинция Канвондо, бассейн р. Хан, р. Бухан. 38.0988 127.6957	<i>Sinanodonta</i> sp.	MT724646	-	Chapurina et al., 2021
<i>U. (Prasadatax) diversipes</i>	Hyd_356_2	Мьянма; округ Сагайн, бассейн р. Иравади, пруд у г. Калемьо. 23.1746 94.0423	<i>Lamellidens generosus</i>	MT724613	-	Chapurina et al., 2021
<i>U. (Prasadatax) diversipes</i>	Hyd_356_3	Мьянма; округ Сагайн, бассейн р. Иравади, пруд у г. Калемьо. 23.1746 94.0423	<i>Lamellidens generosus</i>	MT724614	-	Chapurina et al., 2021
<i>U. (Prasadatax) diversipes</i>	Hyd_399	Мьянма; штат Шан, бассейн р. Салуин, оз. Нади. 20.6858 96.9316	<i>Lamellidens ferrugineus</i>	MT724631	MZ064389	Chapurina et al., 2021; 2022
<i>U. (Prasadatax) diversipes</i>	Hyd_404_1	Мьянма; штат Карен, бассейн р. Салуин, пруд у г. Демосо. 19.7289 97.1167	<i>Lamellidens ferrugineus</i>	MT724633	MZ064390	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Prasadatax) diversipes</i>	Hyd_404_2	Мьянма; штат Карен, бассейн р. Салуин, пруд у г. Демосо. 19.7289 97.1167	<i>Lamellidens ferrugineus</i>	MT724634	-	Chapurina et al., 2021

Вид клеща	Номер в каталоге	Место сбора	Вид моллюска-хозяина	COI	28S рРНК	Источник
<i>U. (Prasadatax) diversipes</i>	Hyd_404_3	Мьянма; штат Карен, бассейн р. Салуин, пруд у г. Демосо. 19.7289 97.1167	<i>Lamellidens ferrugineus</i>	MT724635	-	Chapurina et al., 2021
<i>U. (Prasadatax) diversipes</i>	Hyd_427A	Мьянма; округ Мандалай, бассейн р. Иравади, озеро-старица. 21.4063 95.3399	<i>Lamellidens savadiensis</i>	MT724637	MZ064391	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Prasadatax) diversipes</i>	Hyd_439	Мьянма; округ Мандалай, бассейн р. Иравади, ручей Син Хонг. 22.0632 96.0810	<i>Lamellidens savadiensis</i>	MT724638	MZ064392	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Prasadatax) diversipes</i>	Hyd_1011_3	Мьянма; округ Баго, бассейн р. Иравади, д. Кён Хар, старица. 17.6843 95.4731	<i>Lamellidens cf. generosus</i>	OM350053	OM350023	Chapurina et al., 2022a
<i>U. (Prasadatax) diversipes</i>	Hyd_1011_5	Мьянма; округ Баго, бассейн р. Иравади, д. Кён Хар, старица. 17.6843 95.4731	<i>Lamellidens cf. generosus</i>	OM350054	OM350024	Chapurina et al., 2022a
<i>U. (Prasadatax) diversipes</i>	Hyd_1011_6	Мьянма; округ Баго, бассейн р. Иравади, д. Кён Хар, старица. 17.6843 95.4731	<i>Lamellidens cf. generosus</i>	OM350055	OM350025	Chapurina et al., 2022a
<i>U. (Subgen.?) sp.1 Mekong</i>	Hyd_476	Таиланд; провинция Накхонратчасима, бассейн р. Меконг, р. Мун. 14.4138 102.0821	<i>Physunio modelli</i>	MT724643	MZ064393	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Pentatax) bonzi</i>	Hyd_22_1	Россия; респ. Карелия, р. Олонка. 61.0636 32.5941	<i>Unio pictorum</i>	OM350041	OM350014	Chapurina et al., 2022a
<i>U. (Pentatax) bonzi</i>	Hyd_22_2	Россия; респ. Карелия, р. Олонка. 61.0636 32.5941	<i>Unio pictorum</i>	OM350042	-	Chapurina et al., 2022a
<i>U. (Pentatax) bonzi</i>	Hyd_23_2	Россия; респ. Карелия, р. Олонка. 61.0636 32.5941	<i>Unio pictorum</i>	OM350043	OM350015	Chapurina et al., 2022a
<i>U. (Pentatax) sp.3 Italy</i>	Hyd_579	Италия; Южная Италия, р. Офанто. 41.0927 15.7190	<i>Unio mancus</i>	MT724658	-	Chapurina et al., 2021
<i>U. (Pentatax) sp.2 Phong</i>	Hyd_120_6	Таиланд; провинция Лоэ, бассейн р. Меконг, р. Фонг. 16.8616 101.9105	<i>Thaiconcha callifera</i>	-	OM350016	Chapurina et al., 2022a

Вид клеща	Номер в каталоге	Место сбора	Вид моллюска-хозяина	COI	28S рРНК	Источник
<i>U. (Pentatax)</i> sp.1 Phong	Hyd_205_2	Таиланд; провинция Лоэ, бассейн р. Меконг, р. Фонг. 16.8616 101.9105	<i>Thaiconcha callifera</i>	OM350044	-	Chapurina et al., 2022a
<i>U. (Anodontinatax)</i> sp.1 Canada	Hyd_289_1	Канада; Британская Колумбия, бассейн р. Фрейзер, оз. Дир 49.2374 -122.968735	<i>Anodonta kennerlyi</i>	MT724610	MZ064378	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Anodontinatax)</i> sp.4 Amur	Hyd_319_1	Россия; Забайкальский край, бассейн р. Амур, р. Онон 50.5381 115.1216	<i>Buldowskia shadini</i>	MT724611	MZ064379	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Anodontinatax)</i> sp.4 Amur	Hyd_320	Россия; Забайкальский край, бассейн р. Амур, р. Онон 50.5381 115.1216	<i>Buldowskia shadini</i>	MT724612	MZ064380	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Anodontinatax)</i> cf. <i>rezvoi</i>	Hyd_495_1	Россия; Приморский край, бассейн р. Амур, оз. Ханка 44.7075 132.0739	<i>Cristaria plicata</i>	MT724644	MZ064394	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Anodontinatax)</i> sp.2 East Europe	Hyd_557	Россия, Краснодарский край, бассейн р. Кирпили, р. Кирпили 45.3540 39.8053	<i>Anodonta anatina</i>	MT724657	MZ064403	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Imamuratax)</i> sp.1 Bago-Sittaung	Hyd_376_1	Мьянма; округ Баго, канал р. Баго-р. Ситаун. 17.5818 96.7733	<i>Lamellidens generosus</i>	MT724620	MZ064384	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Imamuratax)</i> sp.1 Bago-Sittaung	Hyd_376_2	Мьянма; округ Баго, канал р. Баго-р. Ситаун. 17.5818 96.7733	<i>Lamellidens generosus</i>	MT724621	-	Chapurina et al., 2021
<i>U. (Imamuratax)</i> sp.1 Bago-Sittaung	Hyd_378_2	Мьянма; округ Баго, канал р. Баго-р. Ситаун, Оз. Моёнджи. 17.5968 96.5950	<i>Lamellidens generosus</i>	MT724622	MZ064385	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Imamuratax)</i> sp.1 Bago-Sittaung	Hyd_392_1	Мьянма; округ Баго, бассейн р. Баго, р. Пагаин. 17.7080 96.7155	<i>Lamellidens generosus</i>	MT724625	MZ064387	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Imamuratax)</i> sp.1 Bago-Sittaung	Hyd_393_1	Мьянма; округ Баго, бассейн р. Ситаун, старица. 17.8807 96.6944	<i>Lamellidens generosus</i>	MT724627	-	Chapurina et al., 2021
<i>U. (Imamuratax)</i> sp.2 Indaw	Hyd_938_2	Мьянма; штат Качин, бассейн р. Иравади, р. Индо. 25.5273 96.7189	<i>Trapezidens</i> sp. "Indaw"	OM350049	-	Chapurina et al., 2022a

Вид клеща	Номер в каталоге	Место сбора	Вид моллюска-хозяина	COI	28S рРНК	Источник
<i>U. (Imamuratax) sp.3 Irrawaddy1</i>	Hyd_1012_1	Мьянма; округ Баго, бассейн р. Иравади, Деревня Кён Хар, старица. 17.6843 95.4731	<i>Leoparreysia cf. tavoyensis</i>	OM350056	OM350026	Chapurina et al., 2022a
<i>U. (Myanmaratax) savadiensis</i>	Hyd_257_1	Мьянма; штат Качин, бассейн р. Иравади, оз. Нам Фа. 24.2972 97.2610	<i>Lamellidens savadiensis</i>	OM350045	-	Chapurina et al., 2022a
<i>U. (Myanmaratax) savadiensis</i>	Hyd_261	Мьянма; штат Качин, бассейн р. Иравади, оз. Shwe Kyi 24.2927 97.2299	<i>Lamellidens savadiensis</i>	MT724607	-	Chapurina et al., 2021
<i>U. (Myanmaratax) savadiensis</i>	Hyd_262	Мьянма; штат Качин, бассейн р. Иравади, р. Нам Са И. 24.2196 97.2224	<i>Lamellidens savadiensis</i>	MT724608	-	Chapurina et al., 2021
<i>U. (Myanmaratax) savadiensis</i>	Hyd_359_2	Мьянма; штат Карен, бассейн р. Хаунгтхаяу, приток р. Хаунгтхаяу. 16.6104 98.0110	<i>Lamellidens generosus</i>	MT724615	-	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Myanmaratax) savadiensis</i>	Hyd_365_1	Мьянма; штат Карен, бассейн р. Салуин, озеро-старица к югу от аэропорта Хпа-Ан. 16.8819 97.6629	<i>Lamellidens generosus</i>	MT724618	MZ064382	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Myanmaratax) savadiensis</i>	Hyd_365_2	Мьянма; штат Карен, бассейн р. Салуин, озеро-старица к югу от а Хпа-Ан. 16.8819 97.6629	<i>Lamellidens generosus</i>	MT724619	MZ064383	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Myanmaratax) savadiensis</i>	Hyd_603_2	Мьянма; округ Сикайн, бассейн р. Иравади, Озеро Индо, деревня Тетт Кел Чин. 24.2665 96.1228	<i>Lamellidens savadiensis</i>	MT724659	-	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Myanmaratax) savadiensis</i>	Hyd_914_1	Мьянма; округ Сикайн, бассейн р. Иравади, пруд в д. Мезали. 23.9698 96.4360	<i>Lamellidens cf. savadiensis</i>	OM350047	OM350018	Chapurina et al., 2022a

Вид клеща	Номер в каталоге	Место сбора	Вид моллюска-хозяина	COI	28S рРНК	Источник
<i>U. (Myanmaratax) savadiensis</i>	Hyd_914_2	Мьянма; округ Сикайн, бассейн р. Иравади, пруд в д. Мезали. 23.9698 96.4360	<i>Lamellidens cf. savadiensis</i>	OM350048	OM350019	Chapurina et al., 2022a
<i>U. (Myanmaratax) trapezidens</i>	Hyd_388_1	Мьянма: округ Баго, бассейн р. Баго, ручей Кьяук Фар. 17.6660 96.2465	<i>Trapezidens angustior</i>	MT724624	MZ064386	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Myanmaratax) trapezidens</i>	Hyd_394_2	Мьянма: округ Баго, бассейн р. Ситаун, ручей Пазунмяун. 17.9769 96.7659	<i>Trapezidens angustior</i>	MT724629	-	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Myanmaratax) trapezidens</i>	Hyd_394_3	Мьянма: округ Баго, бассейн р. Ситаун, ручей Пазунмяун. 17.9769 96.7659	<i>Trapezidens angustior</i>	MT724630	-	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Myanmaratax) trapezidens</i>	Hyd_442_1	Мьянма: округ Мандалай, бассейн р. Иравади, р. Иравади, район Киве Зун Сейк. 21.990864 96.060978	<i>Trapezidens dolichorhynchus</i>	MT724639	-	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Myanmaratax) trapezidens</i>	Hyd_987	Мьянма: округ Баго, бассейн р. Янгон, ручей Ка Лейн. 21.9907 96.0610	<i>Trapezidens angustior</i>	OM350050	OM350020	Chapurina et al., 2022a
<i>U. (Myanmaratax) trapezidens</i>	Hyd_1010_2	Мьянма: округ Баго, бассейн р. Иравади, ручей Ба Маве Хонг. 17.9461 95.7687	<i>Trapezidens angustior</i>	OM350051	OM350021	Chapurina et al., 2022a
<i>U. (Myanmaratax) generosa</i>	Hyd_379_2	Мьянма: округ Баго, бассейн р. Баго, пруд у дамбы Салу. 17.5492 96.3736	<i>Lamellidens generosus</i>	MT724623	-	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Myanmaratax) generosa</i>	Hyd_392_2	Мьянма: округ Баго, бассейн р. Баго, ручей Пагаин. 17.7080 96.7155	<i>Lamellidens generosus</i>	MT724626	MZ064388	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Myanmaratax) generosa</i>	Hyd_394_1	Мьянма: округ Баго, бассейн р. Ситаун, ручей Пазунмяун. 17.9769 96.7659	<i>Lamellidens generosus</i>	MT724628	-	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Myanmaratax) generosa</i>	Hyd_413_1	Мьянма: округ Баго, бассейн р. Ситаун, Дамба Тай. 20.1540 96.1149	<i>Lamellidens generosus</i>	MT724636	-	Chapurina et al., 2021; 2022a

Вид клеща	Номер в каталоге	Место сбора	Вид моллюска-хозяина	COI	28S рРНК	Источник
<i>U. (Myanmaratax) sp. Yaukthwa</i>	Hyd_898	Мьянма: штат Качин, бассейн р. Ситаун, Дамба Тай. 20.1540 96.1149	<i>Yaukthwa</i> sp. "Lamon1"	MT724636	-	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Fulleratax) robacki</i>	Hyd_130_7	Таиланд; Провинция Маха Саракхам, бассейн р. Меконг, р. Чи. 16.2158 103.2526	<i>Hyriopsis khoratensis</i>	MT724606	MZ064377	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Fulleratax) robacki</i>	Hyd_459	Таиланд; Провинция Сурин, бассейн р. Меконг, р. Мун возле города Тха Тум. 15.3297 103.6821	<i>Hyriopsis khoratensis</i>	MT724640	-	Chapurina et al., 2021
<i>U. (Fulleratax) robacki</i>	Hyd_465	Таиланд; Провинция Сурин, бассейн р. Меконг, Р. Мун возле города Тха Тум. 15.3575 103.6637	<i>Hyriopsis khoratensis</i>	MT724641	-	Chapurina et al., 2021
<i>U. (Fulleratax) robacki</i>	Hyd_469	Таиланд; Провинция Сурин, бассейн р. Меконг, Р. Мун возле города Тха Тум. 15.2966 103.5965	<i>Hyriopsis khoratensis</i>	MT724642	-	Chapurina et al., 2021
<i>U. (Fulleratax) robacki</i>	Hyd_Mun_3_2	Таиланд; Провинция Сурин, бассейн р. Меконг, Р. Мун. 15.3575 103.6637	<i>Hyriopsis khoratensis</i>	MT724601	MZ064374	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Fulleratax) robacki</i>	Hyd_Mun_3_3	Таиланд; Провинция Сурин, бассейн р. Меконг, Р. Мун. 15.2966 103.5965	<i>Hyriopsis khoratensis</i>	MT724602	-	Chapurina et al., 2021
<i>U. (Fulleratax) robacki</i>	Hyd_Mun_4_1	Таиланд; Провинция Сурин, бассейн р. Меконг, Р. Мун. 15.3297 103.6821	<i>Hyriopsis khoratensis</i>	MT724603	MZ064375	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Fulleratax) robacki</i>	Hyd_Mun_4_2	Таиланд; Провинция Сурин, бассейн р. Меконг, Р. Мун. 15.3575 103.6637	<i>Hyriopsis khoratensis</i>	MT724604	-	Chapurina et al., 2021
<i>U. (Fulleratax) robacki</i>	Hyd_Mun_5_1	Таиланд; Провинция Сурин, бассейн р. Меконг, Р. Мун. 15.32966 103.682062	<i>Hyriopsis khoratensis</i>	MT724605	MZ064376	Chapurina et al., 2021; 2022a

Вид клеща	Номер в каталоге	Место сбора	Вид моллюска-хозяина	COI	28S рРНК	Источник
<i>U. (Gibbosulicola) sella</i>	Hyd_271	Мьянма; штат Карен, бассейн р. Ситаун, р.Таук Йе Купт. 19.3075 96.7219	<i>Gibbosula laosensis</i>	MT724609	-	Chapurina et al., 2021
<i>U. (Gibbosulicola) sella</i>	Hyd_402_1	Мьянма; штат Карен, бассейн р. Ситаун, р.Таук Йе Купт. 19.3075 96.7220	<i>Gibbosula laosensis</i>	MT724632	-	Chapurina et al., 2021
<i>U. (Dimockatax) haungthayawensis</i>	Hyd_363_1	Мьянма; штат Карен, бассейн р. Хаунгтхаяу, р. Хаунгтхаяу. 16.4714 98.2183	<i>Lamellidens generosus</i>	MT724660	MZ064404	Chapurina et al., 2021; 2022ab
<i>U. (Dimockatax) haungthayawensis</i>	Hyd_363_2	Мьянма; штат Карен, бассейн р. Хаунгтхаяу, р. Хаунгтхаяу. 16.4714 98.2184	<i>Lamellidens generosus</i>	MT724661	MZ064405	Chapurina et al., 2021; 2022ab
<i>U. (Dimockatax) haungthayawensis</i>	Hyd_621_19_1	Мьянма; штат Карен, бассейн р. Атаран, р. Виньяу. 15.6685 97.9496	<i>Lamellidens generosus</i>	MT724616	MZ064381	Chapurina et al., 2021; 2022ab
<i>U. (Dimockatax) haungthayawensis</i>	Hyd_621_19_3	Мьянма; штат Карен, бассейн р. Атаран, р. Виньяу. 15.6685 97.9497	<i>Lamellidens generosus</i>	MT724617	-	Chapurina et al., 2021; 2022b
<i>U. (Iridinicola) sp.1 Lake Albert</i>	Hyd_540_3	Уганда, Западная Уганда, бассейн р. Нил, оз. Альберт. 1.8296 31.3214	<i>Mutela rostrata</i>	MT724647	MZ064396	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Iridinicola) sp.2 Nile</i>	Hyd_541_1	Уганда, Западная Уганда, бассейн р. Нил, Белый Нил. 2.4579 31.4964	<i>Mutela dubia</i>	MT724648	-	Chapurina et al., 2021
<i>U. (Iridinicola) sp.2 Nile</i>	Hyd_541_2	Уганда, Западная Уганда, бассейн р. Нил, Белый Нил. 2.4579 31.4964	<i>Mutela dubia</i>	MT724649	MZ064397	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Iridinicola) sp.2 Nile</i>	Hyd_541_3	Уганда, Западная Уганда, бассейн р. Нил, Белый Нил. 2.4579 31.4964	<i>Mutela dubia</i>	MT724650	MZ064398	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Mutelicola) sp.1 Nile</i>	Hyd_543	Уганда, Западная Уганда, бассейн р. Нил, Белый Нил. 2.4579 31.4964	<i>Aspatharia sp.2</i>	MT724651	MZ064399	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Mutelicola) sp.1 Nile</i>	Hyd_545	Уганда, Западная Уганда, бассейн р. Нил, Белый Нил. 2.4579 31.4964	<i>Aspatharia sp.1</i>	MT724652	MZ064400	Chapurina et al., 2021; 2022a

Вид клеща	Номер в каталоге	Место сбора	Вид моллюска-хозяина	COI	28S рРНК	Источник
<i>U. (Mutelicola) sp.1 Nile</i>	Hyd_547_1	Уганда, Западная Уганда, бассейн р. Нил, Белый Нил. 2.4579 31.4964	<i>Aspatharia sp.1</i>	MT724653	-	Chapurina et al., 2021
<i>U. (Mutelicola) sp.1 Nile</i>	Hyd_547_2	Уганда, Западная Уганда, бассейн р. Нил, Белый Нил. 2.4579 31.4964	<i>Aspatharia sp.1</i>	MT724654	MZ064401	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Mutelicola) sp.1 Nile</i>	Hyd_549_1	Уганда, Западная Уганда, бассейн р. Нил, Белый Нил. 2.4579 31.4964	<i>Aspatharia sp.1</i>	MT724655	-	Chapurina et al., 2021; 2022a
<i>U. (Mutelicola) sp.1 Nile</i>	Hyd_549_2	Уганда, Западная Уганда, бассейн р. Нил, Белый Нил. 2.4579 31.4964	<i>Aspatharia sp.1</i>	MT724656	MZ064402	Chapurina et al., 2021

Таблица 2П. Данные о клещах *Unionicola*, нуклеотидные последовательности для которых были взяты из международной базы данных GenBank NCBI

Вид клеща	Место сбора	Вид моллюска-хозяина	COI	Источник
<i>U. (Unionicola) formosa</i>	США; штат Индиана, бассейн р. Миссисипи, пруд Геккеля. 38.2000 -87.9000	<i>Pyganodon grandis</i>	DQ222463	Ernsting et al., 2006
<i>U. (Unionicola) formosa</i>	США; штат Северная каролина, бассейн р. Ядкин-Пи-Ди, пруд Мейера. 36.0500 -80.2667	<i>Pyganodon cataracta</i>	DQ222462	Ernsting et al., 2006
<i>U. (Unionicola) formosa</i>	США; штат Северная каролина, бассейн р. Ядкин-Пи-Ди, пруд Мейера. 36.0500 -80.2667	<i>Pyganodon cataracta</i>	GU550944	Edwards et al., 2010
<i>U. (Unionicola) foili</i>	США; штат Индиана, бассейн р. Миссисипи, оз. Берч. 38.0667 -87.4167	<i>Utterbackiana suborbiculata</i>	DQ222461	Ernsting et al., 2006
<i>U. (Unionicola) foili</i>	США; штат Индиана, бассейн р. Миссисипи, оз. Берч. 38.0667 -87.4167	<i>Utterbackiana suborbiculata</i>	GU550945	Edwards et al., 2010
<i>U. (Unionicola) foili</i>	США; штат Индиана, бассейн р. Миссисипи, пруд Пангбам. 39.4000 -87.6833	<i>Utterbackia imbecillis</i>	DQ222460	Ernsting et al., 2006
<i>U. (Unionicola) foili</i>	США; штат Индиана, бассейн р. Миссисипи, пруд Пангбам. 39.4000 -87.6833	<i>Utterbackia imbecillis</i>	EU544655	Edwards et al., 2010
<i>U. (Unionicola) dimocki</i>	США; штат Луизиана, бассейн р. Калькасю. 31.0833 - 92.7000	<i>Pseudodontoideus subvexus</i>	DQ222465	Ernsting et al., 2006
<i>U. (Unionicola) dimocki</i>	США; штат Луизиана, бассейн р. Калькасю. 31.0833 - 92.7000	<i>Strophitus subvexus</i>	GU550943	Edwards et al., 2010
<i>U. (Unionicola) ypsilophora</i>	Англия, граф.Линкольншир, бассейн р. Уитхэм, Пруд в поместье Харлакстон. 52.8856 -0.6829	<i>Anodonta cygnea</i>	DQ222464	Ernsting et al., 2006

Вид клеща	Место сбора	Вид моллюска-хозяина	COI	Источник
<i>U. (Anodontinatax) smithae</i>	США; штат Арканзас, бассейн р. Миссисипи, р. Уошито. 34.611749 -93.7672	<i>Lasmigona costata</i>	EU544652	Edwards et al., 2010
<i>U. (Pentatax) aculeata</i>	США; штат Индиана, бассейн р. Миссисипи, Пэнгбернский пруд. 39.4000 -87.6833	<i>Utterbackia imbecillis</i>	EU544658	Edwards et al., 2010
<i>U. (Neoatax) abnormipes</i>	США; штат Луизиана, бассейн р. Калькасю. 31.0833 - 92.7000	<i>Lampsilis hydiana</i>	EU544659	Edwards et al., 2010
<i>U. (clarkatax) serrata</i>	США; штат Луизиана, бассейн р. Калькасю. 31.0833 - 92.7000	<i>Leaunio lienosus</i>	EU544653	Edwards et al., 2010
<i>U. (clarkatax) serrata</i>	США; штат Луизиана, бассейн р. Калькасю, р. Тикфо, ручей Туэлв Майл. 30.7472 -90.6770	<i>Fusconaia cerina</i>	GU550949	Edwards et al., 2010
<i>U. (Unionicolides) parkeri</i>	США; штат Луизиана, бассейн р. Калькасю. 31.0833 - 92.7000	<i>Fusconaia chunii</i>	DQ222466	Ernsting et al., 2006
<i>U. (Unionicolides) parkeri</i>	США; штат Луизиана, бассейн р. Калькасю. 31.0833 - 92.7000	<i>Fusconaia chunii</i>	EU544654	Edwards et al., 2010
<i>U. (Unionicolides) vikitra</i>	США; штат Кентукки, бассейн р. Миссисипи, оз. Кентукки. 31.0833 -92.7000	<i>Cyclonaias pustulosa</i>	GU550948	Edwards et al., 2010
<i>U. (Unionicolides) fulleri</i>	США, штат Индиана, бассейн р. Миссисипи, р. Огайо. 37.933333 -86.9333	<i>Potamilus alatus</i>	GU550954	Edwards et al., 2010
<i>U. (Unionicolides) tupara</i>	США, штат Индиана, бассейн р. Миссисипи, р. Огайо. 37.933333 -86.9333	<i>Amblyma plicata</i>	GU550953	Edwards et al., 2010
<i>U. (Unionicolides) amandita</i>	США; штат Кентукки, бассейн р. Миссисипи, оз. Кентукки. 36.7500 -88.1167	<i>Amblyma plicata</i>	GU550951	Edwards et al., 2010
<i>U. (Unionicolides) vamana</i>	США; штат Кентукки, бассейн р. Миссисипи, оз. Кентукки. 36.7500 -88.1167	<i>Tritogonia verrucosa</i>	GU550947	Edwards et al., 2010

Вид клеща	Место сбора	Вид моллюска-хозяина	COI	Источник
<i>U. (Unionicolides) gailae</i>	США; штат Луизиана, бассейн р. Калькасю, р. Тикфо, ручей Туэлв Майл. 30.7472 -90.6770	<i>Leaunio lienosus</i>	GU550952	Edwards et al., 2010
<i>U. (Unionicolides) hoesei</i>	США; штат Луизиана, бассейн р. Калькасю, р. Тикфо, ручей Туэлв Майл. 30.7472 -90.6770	<i>Villosa vibex</i>	GU550946	Edwards et al., 2010
<i>U. (Unionicolides) kavanaghi</i>	США; штат Луизиана, бассейн р. Калькасю. 31.0833 - 92.7000	<i>Toxolasma parvum</i>	GU550950	Edwards et al., 2010
<i>U. (Dimockatax) tumida</i>	США; штат Луизиана, бассейн р. Калькасю, р. Тикфо, ручей Туэлв Майл. 30.7472 -90.6770	<i>Pseudodontoideus subvexus</i>	EU544651	Edwards et al., 2010
<i>U. (Dimockatax) ernstingi</i>	США; штат Луизиана, бассейн р. Калькасю, р. Тикфо, ручей Туэлв Майл. 30.7472 -90.6770	<i>Strophitus radiatus</i>	EU867449	Edwards et al., 2010
<i>U. (Wolcottatax) arcuata</i>	США; штат Луизиана, бассейн р. Калькасю, р. Тикфо, ручей Туэлв Майл. 30.7472 -90.6770	<i>Strophitus radiatus</i>	EU544657	Edwards et al., 2010
<i>U. (Unionicola) formosa</i>	США; штат Индиана, бассейн р. Миссисипи, пруд Геккеля. 38.2000 -87.9000	<i>Pyganodon grandis</i>	DQ222463	Ernsting et al., 2006
<i>U. (Unionicola) formosa</i>	США; штат Северная каролина, бассейн р. Ядкин-Пи-Ди, пруд Мейера. 36.0500 -80.2667	<i>Pyganodon cataracta</i>	DQ222462	Ernsting et al., 2006
<i>U. (Unionicola) formosa</i>	США; штат Северная каролина, бассейн р. Ядкин-Пи-Ди, пруд Мейера. 36.0500 -80.2667	<i>Pyganodon cataracta</i>	GU550944	Edwards et al., 2010
<i>U. (Unionicola) foili</i>	США; штат Индиана, бассейн р. Миссисипи, оз. Берч. 38.0667 -87.4167	<i>Utterbackiana suborbiculata</i>	DQ222461	Ernsting et al., 2006
<i>U. (Unionicola) foili</i>	США; штат Индиана, бассейн р. Миссисипи, оз. Берч. 38.0667 -87.4167	<i>Utterbackiana suborbiculata</i>	GU550945	Edwards et al., 2010
<i>U. (Unionicola) foili</i>	США; штат Индиана, бассейн р. Миссисипи, пруд Пангбам. 39.4000 -87.6833	<i>Utterbackia imbecillis</i>	DQ222460	Ernsting et al., 2006
<i>U. (Unionicola) foili</i>	США; штат Индиана, бассейн р. Миссисипи, пруд Пангбам. 39.4000 -87.6833	<i>Utterbackia imbecillis</i>	EU544655	Edwards et al., 2010

Вид клеща	Место сбора	Вид моллюска-хозяина	COI	Источник
<i>U. (Unionicola) dimocki</i>	США; штат Луизиана, бассейн р. Калькасю. 31.0833 - 92.7000	<i>Pseudodontoideus subvexus</i>	DQ222465	Ernsting et al., 2006
<i>U. (Unionicola) dimocki</i>	США; штат Луизиана, бассейн р. Калькасю. 31.0833 - 92.7000	<i>Strophitus subvexus</i>	GU550943	Edwards et al., 2010
<i>U. (Unionicola) ypsilon</i>	Англия, граф. Линкольншир, бассейн р. Уитхэм, Пруд в поместье Харлакстон. 52.8856 -0.6829	<i>Anodonta cygnea</i>	DQ222464	Ernsting et al., 2006
<i>U. (Anodontinatax) smithae</i>	США; штат Арканзас, бассейн р. Миссисипи, р. Уошито. 34.611749 -93.7672	<i>Lasmigona costata</i>	EU544652	Edwards et al., 2010
<i>U. (Pentatax) aculeata</i>	США; штат Индиана, бассейн р. Миссисипи, Пэнгбернский пруд. 39.4000 -87.6833	<i>Utterbackia imbecillis</i>	EU544658	Edwards et al., 2010
<i>U. (Neoatax) abnormipes</i>	США; штат Луизиана, бассейн р. Калькасю. 31.0833 - 92.7000	<i>Lampsilis hydiana</i>	EU544659	Edwards et al., 2010
<i>U. (clarkatax) serrata</i>	США; штат Луизиана, бассейн р. Калькасю. 31.0833 - 92.7000	<i>Leaunio lienosus</i>	EU544653	Edwards et al., 2010
<i>U. (clarkatax) serrata</i>	США; штат Луизиана, бассейн р. Калькасю, р. Тикфо, ручей Туэлв Майл. 30.7472 -90.6770	<i>Fusconaia cerina</i>	GU550949	Edwards et al., 2010
<i>U. (Unionicolides) parkeri</i>	США; штат Луизиана, бассейн р. Калькасю. 31.0833 - 92.7000	<i>Fusconaia chunii</i>	DQ222466	Ernsting et al., 2006
<i>U. (Unionicolides) parkeri</i>	США; штат Луизиана, бассейн р. Калькасю. 31.0833 - 92.7000	<i>Fusconaia chunii</i>	EU544654	Edwards et al., 2010
<i>U. (Unionicolides) vikitra</i>	США; штат Кентукки, бассейн р. Миссисипи, оз. Кентукки. 31.0833 -92.7000	<i>Cyclonaias pustulosa</i>	GU550948	Edwards et al., 2010
<i>U. (Unionicolides) fulleri</i>	США, штат Индиана, бассейн р. Миссисипи, р. Огайо. 37.933333 -86.9333	<i>Potamilus alatus</i>	GU550954	Edwards et al., 2010