

На правах рукописи



ЧАПУРИНА Юлия Евгеньевна

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

Специальность 1.5.12 – Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Архангельск 2023

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова УрО РАН.

Научный руководитель: **Кондаков Александр Васильевич,**
кандидат технических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории молекулярной экологии и биогеографии ФГБУН Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова УрО РАН

Официальные оппоненты: **Тузовский Пётр Васильевич,**
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологической паразитологии ФГБУН Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Бабушкин Евгений Сергеевич,
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Научно-образовательного центра Института естественных и технических наук БУ ВО «Сургутский государственный университет»

Ведущая организация: ФГАОУ ВО «Тюменский государственный университет»

Защита состоится «___» ____ 2023 г. В ___ часов на заседании диссертационного совета 24.1.034.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу: 152742, Ярославская обл., Некоузский район, п. Борок, д. 109. Тел./факс: +7 (48547) 24042, e-mail: dissovet@ibiw.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН и на сайте ФГБУН ИБВВ РАН (<http://www.ibiw.ru>), с авторефератом – в сети Интернет на сайтах ВАК РФ (<https://vak.minobrnauki.gov.ru/main>) и ФГБУН ИБВВ РАН (<http://www.ibiw.ru>).

Автореферат разослан: «___» _____ 2023 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета, доктор биологических наук



Л.Г. Корнева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

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 диссертационной работы - изучение систематики и экологии водяных клещей-паразитов пресноводных двустворчатых моллюсков Индокитая с применением морфологических, морфометрических и филогенетических методов анализа.

Задачи диссертационной работы:

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* Charurina et al., 2019 из бассейна реки Меконг. Описан новый подрод и вид клеща *Unionicola (Gibbosulicola) sella* Charurina et al., 2021, паразитирующего в мантийной полости индокитайской жемчужницы *Gibbosula laosensis* (Lea, 1863) из горного притока реки Ситаун. Описан новый вид *U. (Dimockatax) haungthayawensis* Charurina 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* Charurina et al., 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.).

Конкурсная поддержка работы. 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.

Личный вклад соискателя Автор принимал непосредственное участие на всех этапах диссертационного исследования: сбор материала, выделение ДНК, постановку ПЦР, соискателем выполнено изготовление микропрепаратов, проведены описания новых видов. Статистический, филогенетический анализы проводились совместно с коллегами. Текст диссертации написан Чапуриной Ю.Е. по плану, согласованному с научным руководителем.

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/или 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 126 на иностранном языке, а также 2 приложений. Материалы диссертации изложены на 139 страницах, иллюстрированы 27 рисунками и 7 таблицами.

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. Автор благодарен 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. Выражаю глубокую признательность 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, С.Е. Соколовой, 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.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе приводится характеристика региона исследования, включая описание наиболее крупных речных систем: Меконг, Ситаун, Иравади и Салуин. Рассмотрено влияние геологических и климатических событий на формирование биоразнообразия в Юго-Восточной Азии, а также систематика и паразиты моллюсков сем. Unionidae Индокитая. Представлено описание жизненного цикла клещей *Unionicola* и повреждений, наносимых ими хозяевам, проведён обзор биоразнообразия этого рода водяных клещей для Юго-Восточной Азии.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКИ

2.1 Места сбора образцов клещей *Unionicola* и изучение заражённости

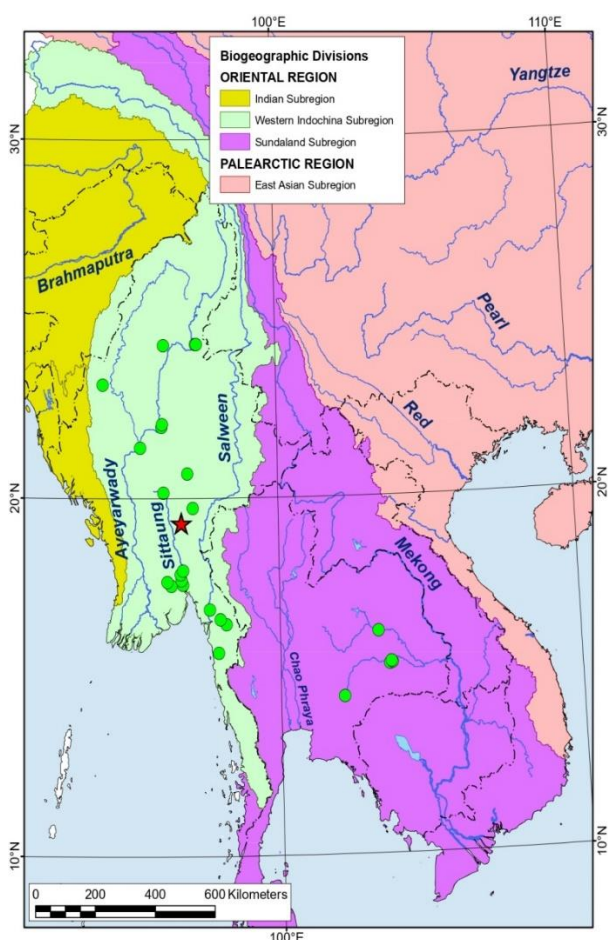


Рисунок 1 – места сбора клещей-паразитов моллюсков в Юго-Восточной Азии (зеленые кружки) и типовой локалитет подрода и вида *Unionicola (Gibbosulicola) sella* (Красная звезда). Биogeографическое разделение рек основано на филогенетике пресноводных моллюсков (Bolotov *et al.*, 2018, 2020). (Карта подготовлена Гофаровым М.Ю.).

Образцы клещей были собраны в ходе экспедиционных работ в период с 2010 по 2020 годы в 26 локациях Индокитая (Рис.1). 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 (г. Архангельск) [РМЦБ] из России, Италии, Южной Кореи, Восточной Африки и Канады. 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/calcspirmen.html>. В процессе камеральных исследований изготовлено, сфотографировано и изучено 110 препаратов клещей Индокитая и других регионов.

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. 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 РМЦБ. 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.

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; II-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 биноклем. У выделенных образцов ДНК определяли концентрацию и использовали для постановки полимеразной цепной реакции. Экспериментальным путём нами 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 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 (Lobo et al., 2013). Область кодирования ядерного гена 28S рРНК была амплифицирована и секвенирована с использованием праймеров 23F (Park and Foighil, 2000) /D2 (Jovelin and Justine, 2001), либо D2F (Campbell et al., 1994) /D2. 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. Условия проведения ПЦР и температурные циклы подробно описаны в работах Bolotov et al., 2017ab, Chapurina et al., 2021.

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 расшифровывали и анализировали 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. использовали в качестве аутгруппы. Набор данных последовательностей выравнивали согласно алгоритму MUSCLE (Edgar, 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.

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 (Табл. 1).

Таблица 1. 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

Наиболее подверженными инвазии оказались представители триб Lamellidentini и Rectidentini (46 и 30%, соответственно). В моллюсках трибы Leoparreiisii клещи обнаружены не были. Наибольшая экстенсивность заражения выявлена у представителей рода *Hyriopsis* Conrad, 1853. 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. 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. Экстенсивность заражения этих моллюсков в типовом локалитете 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).

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 Лэй (Таиланд) в моллюске *Lens comptus* (Deshayes в Deshayes, Jullien, 1876) (Рис. 2, 3).

Najadicola loeiensis Chapurina, Vikhrev, Kondakov & Tanmuangpak, 2019

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 Viv119-12) из реки Лэй, GPS: Река Лэй вверх по течению, провинция Лэй, Таиланд, 8.iv.2014 (сборщики Болотов И.Н., Вихрев И.В., Спицын В.М., Гофаров М.Ю.), препарат коллекции РМЦБ Нуд 119 Naj., Union. (Рис. 3).

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, чем *N. ingens* (1,8 мм против 2,5 мм у самцов), отличается соотношение длины к ширине генитального поля самца (0,73 против 1,1), наблюдается различие в форме задней группы коксальных щитков (щитки III и IV) (Chapurina et al., 2019) (Рис.4)

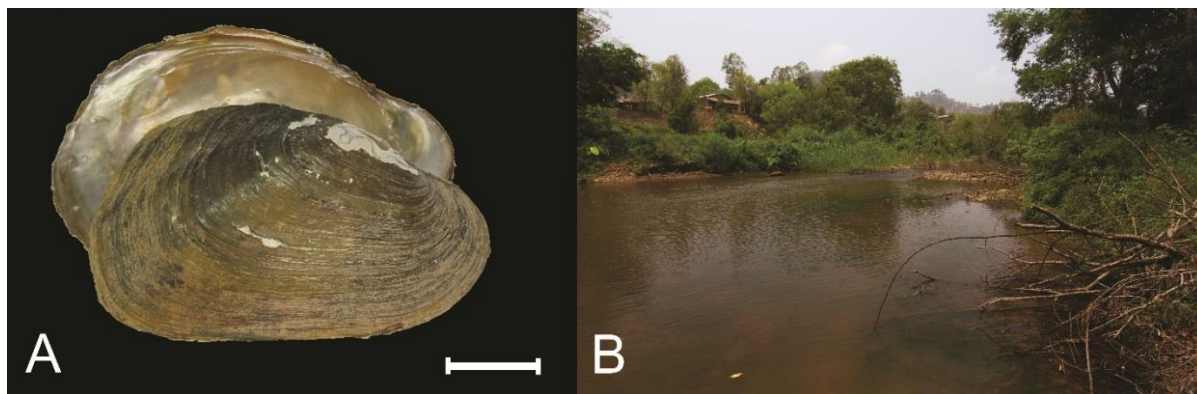


Рисунок 2 – (А) хозяин клеща, *Lens comptus*, из коллекции РМЦБ, ваучер Нуд 119-12, масштаб = 1 см. (В) типовой локалитет *Najadicola loeiensis*: Река Лёй рядом с Лоэй Ван Сай, бассейн Меконга, район Фу Луанг, Лёй, Таиланд (Фото Вихрев И.В.)

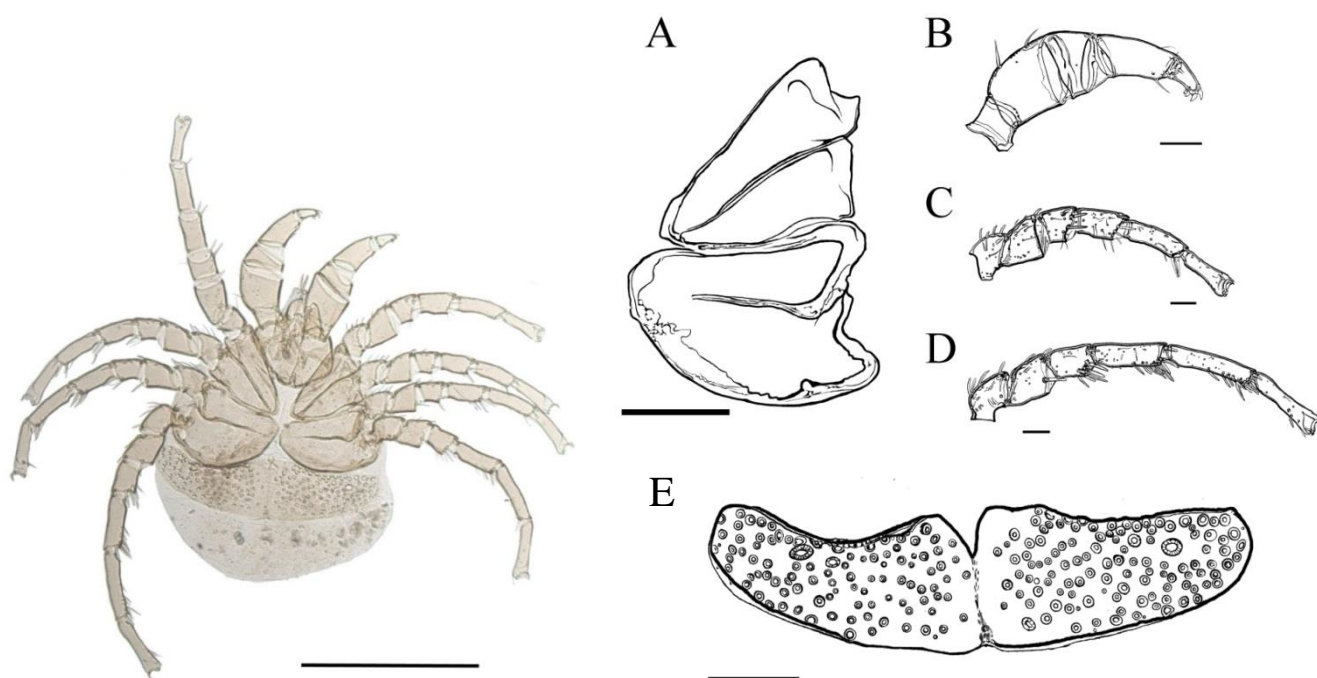


Рисунок 3 – Голотип самца *Najadicola loeiensis* Лёй, Таиланд (препарат РМЦБ № Нуд 119 Naj., Union.). Масштаб = 1 мм. (Charurina et al., 2019)

Рисунок 4 – Детали строения самца *Najadicola loeiensis* (А) Коксальные щитки. (В) Педипальпа (С) Нога I. (D) Нога IV. Масштаб = 100 мкм. (Е) Генитальное поле голотипа самца *Najadicola loeiensis* Масштаб = 200 мкм. (Charurina et al., 2019)

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.

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 et al., 2021 (Рис. 5).

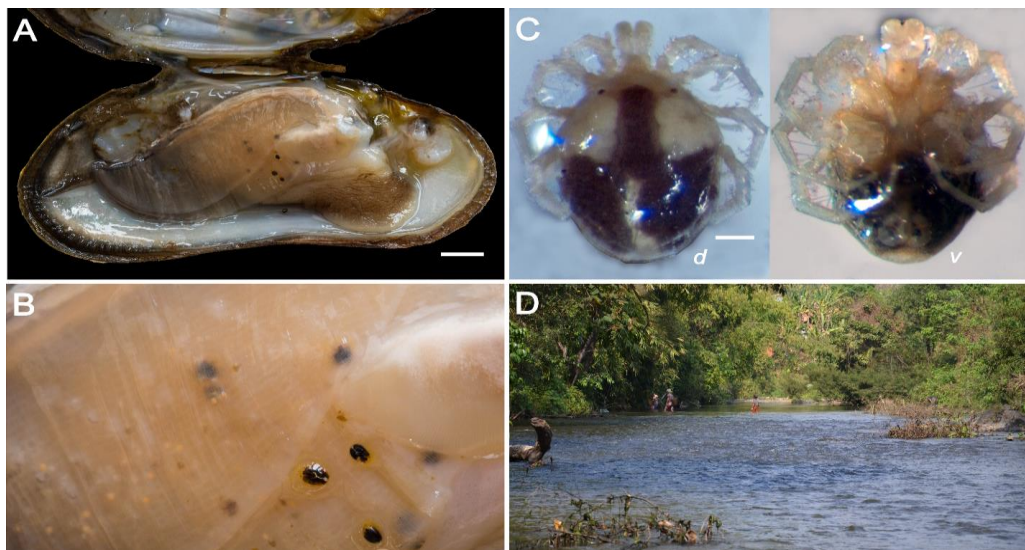


Рисунок 5 – *Unionicola (Gibbosulicola) sella* (A-B) живые клещи на жабрах хозяина *Gibbosula laosensis woodthorpi*. Масштаб = 5 мм (фото Вихрева И.В.). (C) Фиксированный паратип самца РМЦБ Нуд 136: дорсальная (d) и вентральная (v) стороны. Масштаб = 200 мкм. (D) Типовой локалитет вида: Река Таук Йе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

Unionicola (Gibbosulicola) sella Chapurina, Bolotov, Vidrine, Kondakov, Vikhrev, 2021
Семейство Unionicolidae Oudemans 1909

Род *Unionicola* Haldeman, 1842

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

Типовой вид. *Unionicola (Gibbosulicola) sella* (Рис. 5-6)

Голотип. МЬЯНМА: река Таук Йе Купт, 19.3075°с. ш., 96.7219° в. д. 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.

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.

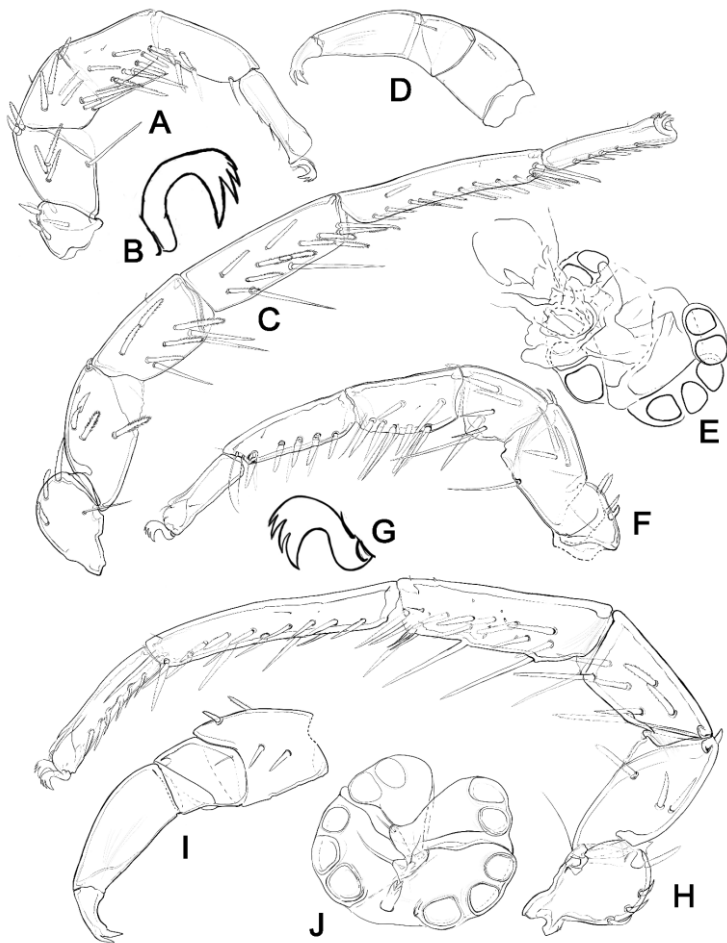


Рисунок 6 – Детали морфологии самца (А-Е) и самки (F-J) *U. (G.) sella*. (А, Н) – I нога; (В, G) – коготок I ноги; (С, Н) – IV нога; (D, I) – педипальпы; (Е, J) – генитальное поле. Масштаб 200 мкм. (Chapurina et al., 2021)

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 криптоических видов *Myanmaratax*

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). Они были идентифицированы на основе филогенетического анализа, проведённого по двум фрагментам генов (COI + 28S) для представителей рода *Unionicola*. 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’. 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*. Уровень генетической дивергенции (нескорректированное р-расстояние по гену COI) составил: для *U. savadiensis* 14.5%, для

U. generosa – 15.1%, для *U. trapezidens* – 16.1%. 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. Ближайшим соседом для *U. trapezidens* оказался *U. (Vidrinatax) agilex* Wen, Hu, Zhu, 2008 из Китая (Wen et al., 2008).

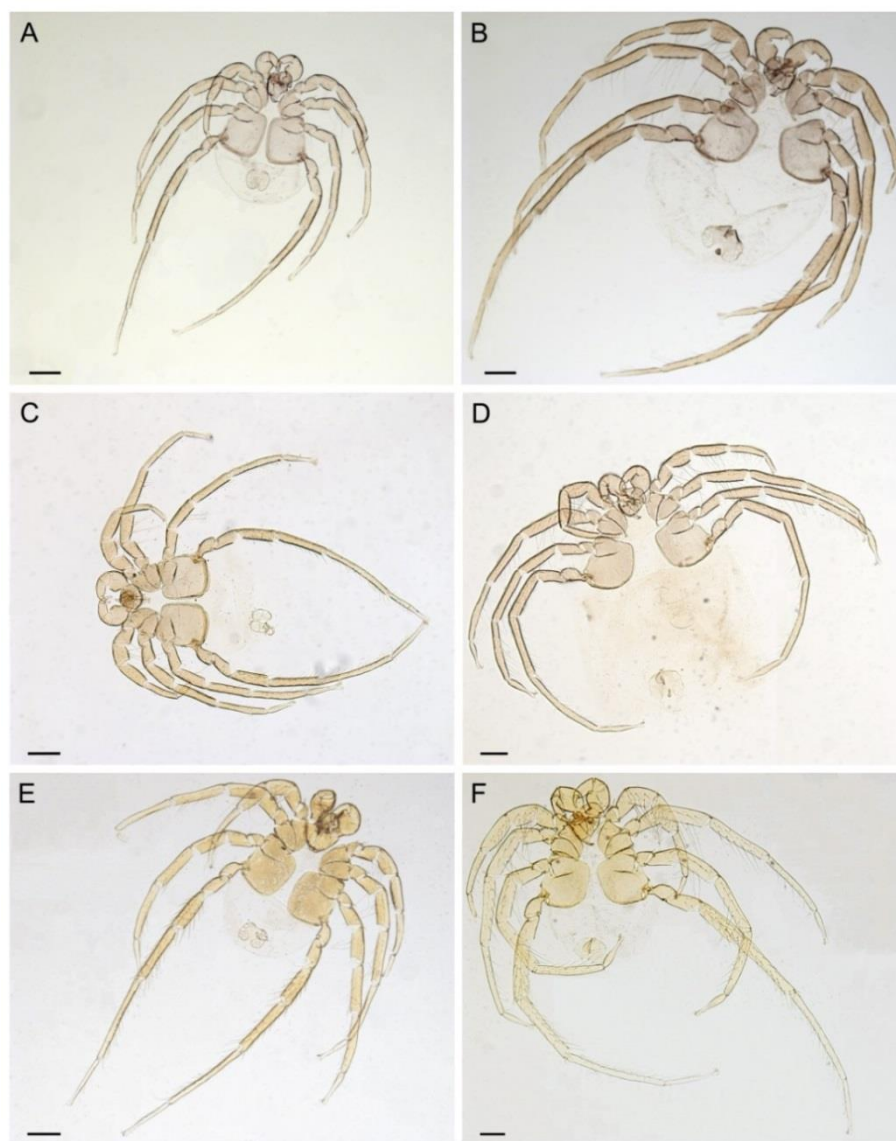


Рисунок 7 – типовые серии клещей *Myanmaratax* из Юго-Восточной Азии (фотографии постоянных микропрепаратов). (А-В) *U. (Myanmaratax) savadiensis*: голотип самца РМЦБ Нуд 603 (А) и паратип самки РМЦБ Нуд 603 (В). (С-Д) *U. (My.) generosa*: голотип самца РМЦБ Нуд 413 (С) и паратип самки РМЦБ Нуд 413 (Д). (Е-Ф) *U. (My.) trapezidens*: голотип самца РМЦБ Нуд 388 (Е) и паратип самки РМЦБ Нуд 388 (Ф). Масштаб = 200 мкм. (Chapurina et al., 2022a)

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)

Семейство Unionicolidae Oudemans 1909

Род *Unionicola* Haldeman, 1842

Подрод: *Myanmaratax* Chapurina, Vidrine, Kondakov, Vikhrev, Bolotov, 2022 (Рис. 7)

Типовой вид: *Unionicola (Myanmaratax) savadiensis*

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 Сундаленд являются рода *Contradens* and *Ensidens* (Bivalvia: Unionidae: Gonideinae: Contradentini и Rectidentini). Комментарии. В эту группу входит *U. (My.) brandti* (Vidrine, 1985) и три вида (Chapurina et al., 2022a):

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

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 Нуд 603], сборщики Вихрев И.В., Болотов И.Н., Ниен Чен. (Рис. 7,8)

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

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. (Рис. 7,9).

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

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 Нуд 388], сборщики местные жители. (Рис. 7,10).

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. Результаты анализов One-Way-ANOVA и MANOVA, выполненных по сравнению 22 параметров между самцами и самками трёх видов показали: Самки у вида *U. (My.) savadiensis* значительно крупнее, чем самцы, по ДИ и по другим измеренным параметрам (Wilk's Lambda = 0,00033; $F_{1,9}=330,14$; $p=0,043$); 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; $F_{1,9}=216,89$; $p=0,053$). 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; $F_{1,5}=29,97$; $p=0,136$). (Chapurina et al., 2022a)

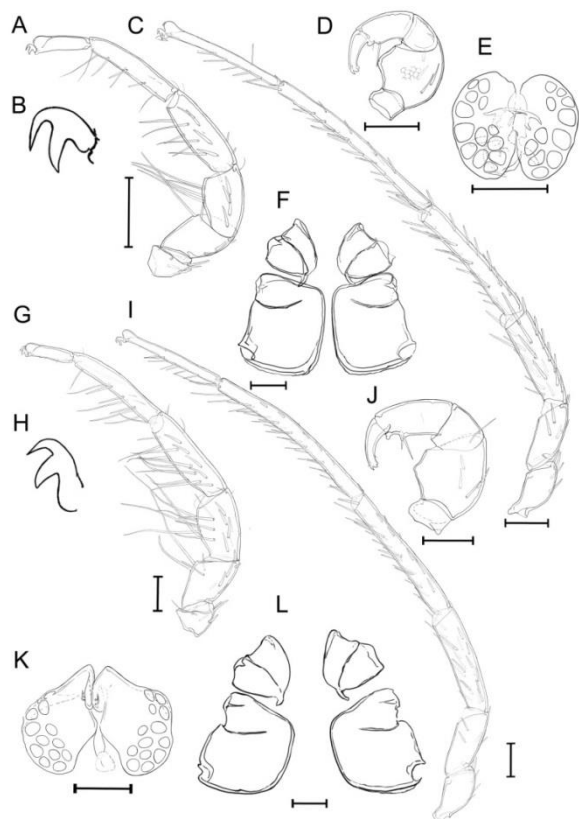


Рисунок 8 – *Unionicola* (*Myanmaratax*) *savadiensis*. Самец, препарат РМЦБ Нуд 603: (А) I-N, (В) коготок I-N, (С) IV-N, (D) Педипальпа, (Е) Генитальное поле, (F) коксальные щитки. Самка, препарат РМЦБ Нуд 603: (G) I-N, (H) коготок I-N, (I) IV-N, (J) педипальпа, (K) генитальное поле, (L) коксальные щитки. Масштаб = 100 мкм. (Charurina et al., 2022a)

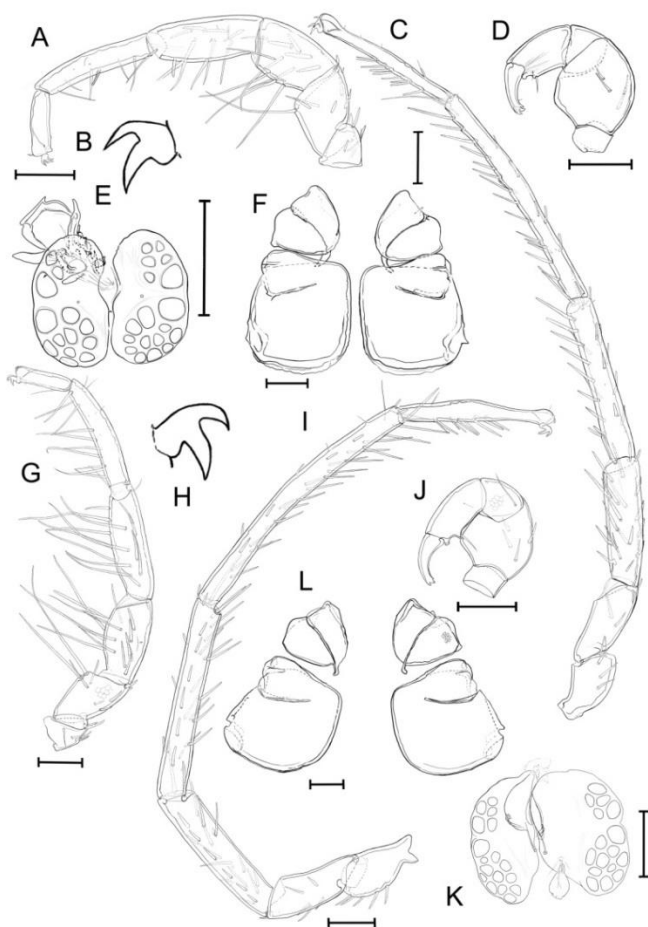


Рисунок 9 – *Unionicola* (*Myanmaratax*) *generosa*. Самец, препарат РМЦБ Нуд 413: (А) I-N, (В) коготок I-N, (С) IV-N, (D) Педипальпа, (Е) Генитальное поле, (F) коксальные щитки. Самка, препарат РМЦБ Нуд 413: (G) I-N, (H) коготок I-N, (I) IV-N, (J) педипальпа, (K) генитальное поле, (L) коксальные щитки. Масштаб = 100 мкм. (Charurina et al., 2022a)

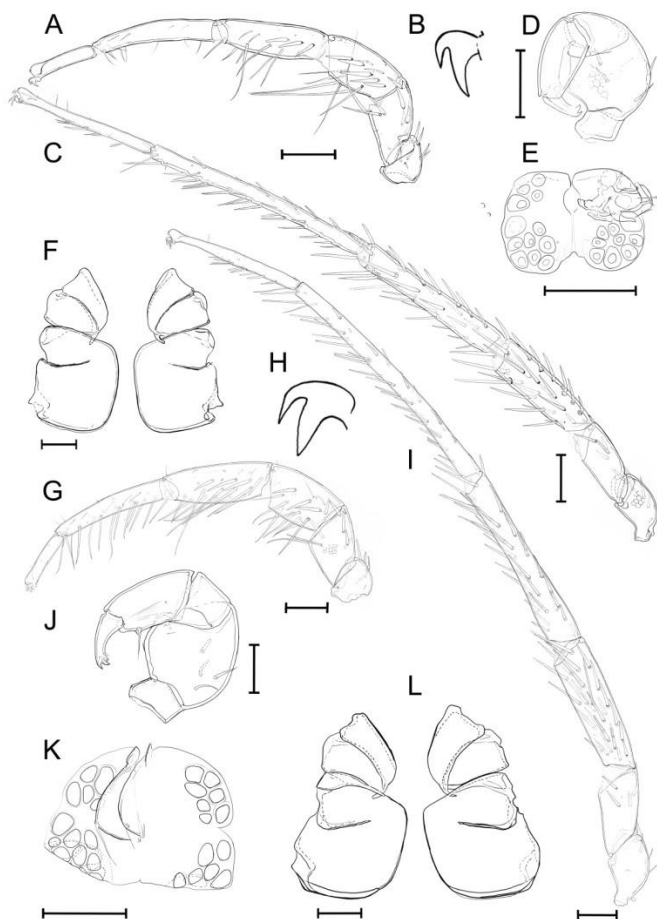


Рисунок 10 – *Unionicola* (*Myanmaratax*) *trapezidens*. Самец, препарат РМЦБ Hyd 388: (А) I-H, (В) коготок I-H, (С) IV-H, (D) Педипальпа, (Е) Генитальное поле, (F) коксальные щитки. Самка, препарат РМЦБ Hyd 413: (G) I-H, (H) коготок I-H, (I) IV-H, (J) педипальпа, (K) генитальное поле, (L) коксальные щитки. Масштаб = 100 мкм. (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. 11). Рассеянная диаграмма длин морфологических структур по первым двум каноническим осям показала, что выборки самцов занимают схожую ординацию в метрическом пространстве: 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. Выборки самок каждого из трёх видов, напротив, расходятся в метрическом пространстве.

Для изучаемых видов установлено, что общими морфологическими структурами, которые значимо отличаются по длине у обоих полов, являются: П-4, I-H-3, I-H-4, I-H-6, IV-H-6, III-H-6 (табл. 2). Соотношение линейных размеров данных структур следует использовать при идентификации видов клещей подрода *Myanmaratax*.

Длина идиосомы (ДИ) самцов *U. (My.) savadiensis* значительно меньше в сравнении *U. (My.) generosa* и *U. (My.) trapezidens* (табл. 2). Длины лапки и голени I и IV ходных ног (I-H-6 и IV-H-5, соответственно) у *U. (My.) trapezidens* значительно больше, чем эти же параметры у видов *U. (My.) generosa* и *U. (My.) savadiensis*. 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

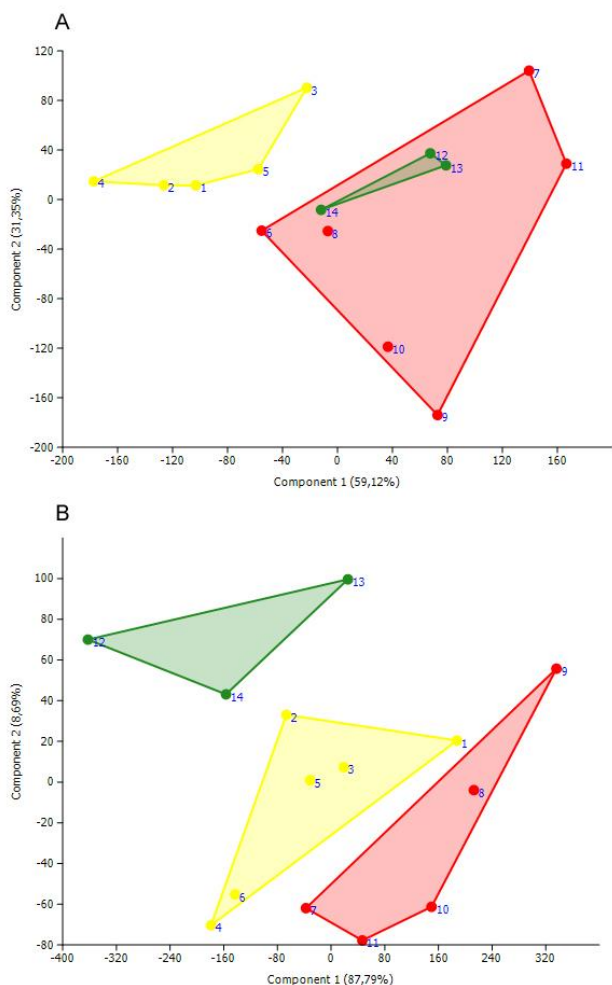


Рисунок 11 – График PCA ординации трёх видов клещей, построенный по измерению 22 параметров *U. (My.) savadiensis*. (жёлтый), *U. (My.) generosa* (красный) и *U. (My.) trapezidens* (зелёный). (А) самцы; (В) самки. (Графики построены Зубрием Н.А.) (Charurina et al., 2022a)

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

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

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-Н-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. Известно, что все сообщения о находках *U. (My.) brandti* были из Таиланда (Vidrine, 1985), в то время как все описываемые здесь виды населяют Мьянму.

Таблица 2. Попарные сравнения линейных измерений морфологических структур видов подрода *Myanmaratax*.

Измеряемые параметры	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-H-3,	144,65±3,74a	158,93±6,71ab	174,64±4,09b
I-H-4	-	-	-
I-H-5	203,95±5,72a	224,29±9,94ab	248,35±12,08b
I-H-6	115,80±2,53a	119,49±3,20a	142,86±0,84b
IV-H-5,	301,95±5,56a	297,66±5,30a	330,03±5,55b
III-H-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-H-3,	200,74±0,66a	194,37±1,37b	221,79±2,00c
I-H-4	281,27±2,65a	268,54±3,45b	301,74±0,98c
I-H-5	288,19±3,06a	276,72±2,20a	322,03±3,59b
I-H-6	138,90±1,90a	133,73±1,05a	162,18±2,08b
IV-H-5,	363,20±1,36a	338,96±3,43b	382,40±6,73c
III-H-6	248,98±2,42a	230,57±6,11b	254,64±2,46a

* M – среднее, SE – стандартная ошибка.

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

3.5 Филогенетический анализ клещей *Unionicola* Индокитая

На данный момент, по результатам комплексной двухлокусной филогении (COI + 28S) фауна ассоциированных с моллюсками клещей рода *Unionicola* Юго-Восточной Азии и Индии насчитывает 14 видов в 8 подродах (Рис. 12). Клады, соответствующие уровню подрода, имеют среднюю или высокую поддержку.

Филогенетическое дерево содержит представителей следующих подродов: *Unionicola*, *Prasadatax*, *Pentatax*, *Anodontinatax*, *Imamuraatax*, *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.

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.

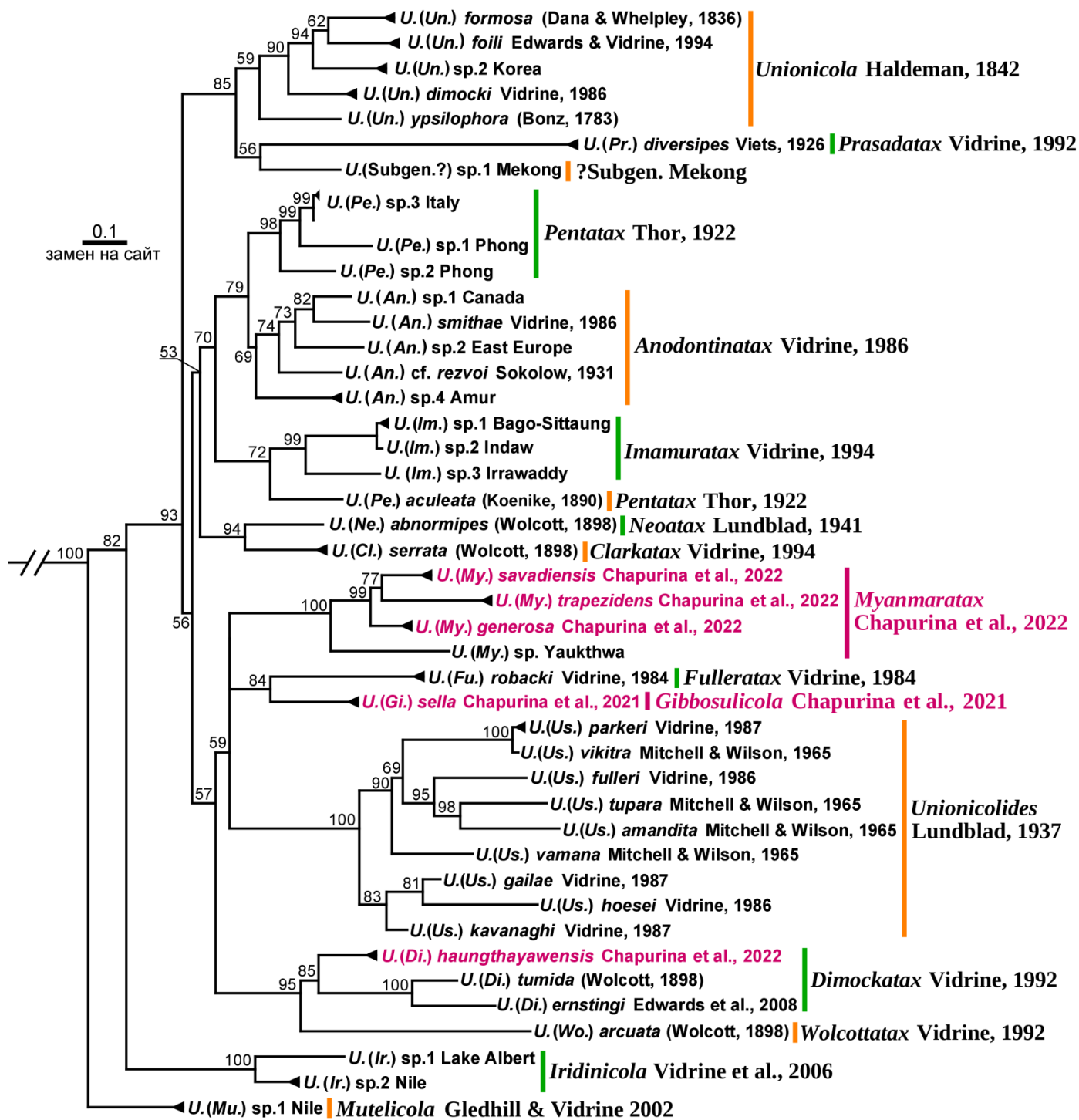


Рисунок 12 – Двухлокусная филогения рода *Unionicola* (COI + 28S), построенная методом максимального правдоподобия. Цифры над узлами – значения BS/BPP. Клады уровня подрода окрашены разными цветами.

По-видимому, подрод *Pentatax* является полифилетическим таксоном, так как *U. (Pentatax) aculeata* из Северной Америки занимает отдельное место на дереве (Chapurina et al., 2022a).

Также было обнаружено три клады видового уровня для подрода *Imamura tax*, один из трёх видов был обнаружен у двустворчатых моллюсков, принадлежащих к роду *Leoparresysia* Vikhrev, Bolotov, Aksenova, 2017 (Unionidae: Parreysiinae: Leoparreysiini) (Chapurina et al., 2022a), ранее в этих моллюсках нам не удавалось встретить клещей. Ещё

один вид клещей из Мьянмы относится к подроду *Dimockatax* – *U. (Di.) haungthayawensis*. 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.

Фактическое видовое богатство этой группы, по-видимому, намного выше, поскольку обсуждаемые нами образцы охватывают только небольшую часть региона (Мьянма и несколько рек в Таиланде) и довольно ограниченное количество таксонов пресноводных моллюсков (Chapurina et al., 2021).

В ходе работы сформирован предварительный контрольный список клещей *Unionicola*, из Юго-Восточной и Южной Азии, связанных с пресноводными двустворчатыми моллюсками, включающий 15 описанных видов региона. Этот контрольный список не включает свободноживущие виды, неописанные таксоны и виды с неизвестным образом жизни:

Dimockatax Vidrine 1992:

U. (Di.) tumidoides Vidrine, 1986,

U. (Di.) haungthayawensis Chapurina et al., 2022;

Fulleratax Vidrine, 1984:

U. (Fu.) davisii Vidrine, 1984,

U. (Fu.) robacki Vidrine, 1984;

Gibbosulicola Chapurina et al., 2021:

U. (Gi.) sella Chapurina, Bolotov, Vidrine, Kondakov & Vikhrev 2021;

Imamuratax Vidrine 1994:

U. (Im.) heardi Vidrine, 1985,

U. (Im.) neokoenikei Viets, 1957,

U. (Im.) scutigera Viets, 1926;

Myanmaratax Chapurina et al., 2022:

U. (My.) savadiensis Chapurina et al., 2022,

U. (My.) generosa Chapurina et al., 2022,

U. (My.) trapezidens Chapurina et al., 2022,

U. (My.) brandti Vidrine, 1985;

Pentatax Thor, 1923:

U. (Pe.) thaiensis Vidrine, 1985;

Prasadatax Vidrine 1992:

U. (Pr.) diversipes Viets, 1926;

Unionicola Haldeman 1842:

U. (Un.) thienemanni Viets, 1957.

Полученные 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. 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).

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.

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 подрода (*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 подроду 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 Индокитае паразитируют на моллюсках трибы *Lamellidentini* (рода *Lamellidens* и *Trapezidens*).

5. Подрод 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.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в изданиях из перечня, рекомендованного ВАК РФ, Web of Science, Scopus:

1. **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.

2. **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.

3. **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

4. **Chapurina Y.E., Kondakov A.V., Nyein Chan, Vikhrev I.V., Lunn Z. et al.** A new species *Unionicola* (*Dimockatax* stat. rev.) *haunghthayawensis* sp. nov. (Trombidiformes: Unionicolidae) from the freshwater mussel *Lamellidens generosus* (Gould, 1847) in Myanmar // *Ecologica Montenegrina*. 2022b. Vol. 56. P. 28-39.

Материалы и тезисы научных мероприятий:

5. **Чапурина Ю.Е., Кондаков А.В., Болотов И.Н.** Паразитические клещи *Unionicola* моллюсков Unionida бассейнов древних рек Ориентального региона // Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление, рациональное использование. Материалы Международной научно-практической конференции. Керчь: КГМТУ, 2018. С. 298-302.

6. **Чапурина Ю.Е., Кондаков А.В., Болотов И.Н.** Диверсификация пресноводных паразитических клещей *Unionicola* в реках Юго-Восточной Азии // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы докладов: XXVI Всероссийская молодежная научная конференция (с элементами научной школы), посвященная 75-летию А.И. Таскаева. Сыктывкар: ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 2019. С. 70-72.

7. **Чапурина Ю.Е., Кондаков А.В., Вихрев И.В.** Изучение заражённости моллюсков отряда Unionida клещами *Unionicola* в бассейнах рек Юго-Восточной Азии // Моллюски:

биология, экология, эволюция и формирование малакофаун. Тезисы докладов всероссийской научной конференции с международным участием, Борок: ИБВВ им. И.Д. Папанина, Ярославль: «Филигрань», 2019. С. 98.

8. **Чапурина Ю.Е.**, Кондаков А.В., Винарский М.В., Болотов И.Н. Узкая специализация паразитических клещей *Unionicola formosa* (Dana & Whelpley, 1836) к двустворчатым моллюскам рода *Puganodon* // Экология водных беспозвоночных. тезисы Международной конференции, посвященной 110-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского, Борок: ИБВВ им. И.Д. Папанина, Ярославль: «Филигрань», 2020. С. 91.

9. **Chapurina Y.E.**, Kondakov A.V., Vikhrev I.V. Bolotov I.N. The first finding of a parasitic water mite in freshwater pearl mussels and studying of their infestation // Зоологические чтения, посвящ. 130-лет. д-ра биол. наук, проф. А.В. Федюшина сборник науч. ст., Гродно: ГрГУ им. Янки Купалы, 2021. С. 10-12.

10. **Чапурина Ю.Е.**, Кондаков А.В., Лебедева Д.И., Яковлева Г.А. Первые генетические данные о клеще *Unionicola (Pentatax) bonzi* из моллюсков рода *Unio* республики Карелия // Биология водных экосистем в XXI веке: факты, гипотезы, тенденции: тезисы докладов Всероссийской конференции, посвященной 65-летию Института биологии внутренних вод имени И. Д. Папанина Российской академии наук, Борок: ИБВВ им. И.Д. Папанина, Ярославль: «Филигрань» 2021. С. 194.

11. **Чапурина Ю.Е.**, Кондаков А.В., Зубрий Н.А., Коноплева Е.С. Применение морфометрических характеристик для идентификации криптических видов паразитических водных клещей рода *Unionicola* (Hugrobatoidea, Prostigmata) в бассейнах рек Мьянмы // Всероссийская конференция молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели», посвященная Международному году фундаментальных наук, Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2022 (в печати).

Чапуринa Юлия Евгеньевна
ФИЛОГЕНЕТИКА, СИСТЕМАТИКА И ЭКОЛОГИЯ КЛЕЩЕЙ
(ACARI: HYDRACHTNIDIA) - ПАРАЗИТОВ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ
В ПРЭСНЫХ ВОДАХ ИНДОКИТАЯ
Автореф. дис. на соискание учёной степени кандидата биологических наук

Подписано к печати 12.12.2022 г.
Формат 60×84/16. Тираж 70 экз. Заказ № 4447.
Отпечатано в типографии «Гефест».
163002 г. Архангельск, пр. Новгородский, 32, корп. С.