

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
НАУКИ
ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР КОМПЛЕКСНОГО
ИЗУЧЕНИЯ АРКТИКИ РАН



УДК 594.1: 574.52: 575.86: 57.063

На правах рукописи

Коноплева Екатерина Сергеевна
ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ НАЯД (MOLLUSCA: UNIONOIDA) В
ТРОПИЧЕСКИХ РЕЧНЫХ БАССЕЙНАХ (НА ПРИМЕРЕ ИНДОКИТАЯ)

Специальность: 03.02.08 - экология (биология)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук
И.В. Вихрев

Научный консультант:
кандидат технических наук
А.В. Кондаков

Архангельск – 2017

СОДЕРЖАНИЕ

СОДЕРЖАНИЕ	2
ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕГИОНА ИССЛЕДОВАНИЯ	11
1.1 Климат.....	12
1.2 Рельеф	15
1.3 Гидрологическая сеть.....	17
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	25
2.1 Материалы исследований	25
2.2 Методики полевых работ и морфологических исследований	27
2.3 Методики молекулярно-генетического анализа.....	28
2.4 Методы филогенетического и эволюционно-экологического анализа.....	32
ГЛАВА 3. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ПО ЭКОЛОГИИ НАЯД ИНДОКИТАЯ	39
ГЛАВА 4. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ. ВИДОВОЙ СОСТАВ НАЯД ИНДОКИТАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ НА ПРИМЕРЕ РОДОВ <i>CONTRADENS</i> И <i>LAMELLIDENS</i>	48
4.1 Число видов родов <i>Contradens</i> и <i>Lamellidens</i> и их распределение по речным бассейнам.....	48
4.2 Экологическая характеристика видов родов <i>Contradens</i> и <i>Lamellidens</i>	59
ГЛАВА 5. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ НАЯД ИНДОКИТАЯ (НА ПРИМЕРЕ РОДОВ <i>CONTRADENS</i> И <i>LAMELLIDENS</i>).....	67
5.1 Оценка времени дивергенции видов родов <i>Contradens</i> и <i>Lamellidens</i>	67
5.2 Процессы адаптивной радиации и аллопатрического видообразования в родах <i>Contradens</i> и <i>Lamellidens</i> в реках Индокитая	70
5.3 Конвергенция формы раковины и таксономические проблемы (на примере <i>Lamellidens exolescens</i> и <i>Trapezoideus foliaceus</i>)	81
ГЛАВА 6. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ И ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ НАЯД В РЕЧНЫХ БАССЕЙНАХ ИНДОКИТАЯ	89
6.1 Проблема инвазивных видов (на примере рода <i>Sinanodonta</i>).....	89

6.2 Разрушение местообитаний и проблемы сохранения наяд Индокитая	94
ВЫВОДЫ	100
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ	102
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	104
ПРИЛОЖЕНИЕ	121

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Наяды или пресноводные двустворчатые моллюски отряда Unionoida являются обитателями пресных водоемов – рек и озер – практически на всех континентах, за исключением Антарктиды (Graf, 2013) и являются самым крупным отрядом из класса двустворчатых моллюсков. Индо-тропический регион является вторым по величине в мире центром разнообразия данных моллюсков, где обитает не менее 218 видов наяд (Graf, 2013), многие из которых представляют собой эндемичные таксоны, находящиеся под угрозой исчезновения вследствие изменения и деградации природной среды (Bogan, 1993, 2008; Bolotov et al., 2014). В последние годы такая уникальная фауна привлекает все больший интерес со стороны исследователей, что отразилось в появлении работ, посвященных изучению таксономии и филогении индокитайских наяд (Pfeiffer & Graf, 2013, 2015, Lopes-Lima et al., 2016) на уровне семейств и триб. Систематика и экология основана главным образом на старых публикациях XIX – начала XX веков (Benson 1862, Haas 1920-1924, Prashad 1918, 1930, Theobald 1873 и другие), а также некоторых трудах второй половины XX века (Brandt 1974, Dang 1980, Subba Rao 1989) и работах, использующих морфологические подходы (Köhler et al., 2012; Jing & Zhuang, 2013). В условиях, когда систематика индокитайских наяд нуждается в масштабной ревизии, затруднено изучение вопросов эволюционной экологии, происхождения, расселения, адаптивной радиации двустворчатых моллюсков и современного состояния их популяций. Именно поэтому исследования, направленные на комплексное изучение отдельных родов и видов, включающие морфологический, филогенетический, биогеографический и экологический анализы должны начинаться с разрешения таксономических проблем конкретных групп. Принимая во внимание слабую изученность пресноводных двустворчатых моллюсков Индокитая, а также эндемизм фауны, актуальной задачей является проведение комплексного

анализа отдельных родов на данной территории, изучение эволюции и экологии видов, а также современного состояния популяций в тропических речных бассейнах.

Водные ресурсы Юго-Восточной Азии активно эксплуатируются человеком. Увеличение масштабов гидростроительства, интенсификация освоения ранее труднодоступных горных территорий приводит к возрастанию нагрузки на пресноводные экосистемы и на популяции крупных двустворчатых моллюсков, как на один из ключевых элементов этих экосистем. Отсутствие знаний об экологии видов наяд, об их пределах толерантности к трансформации местообитаний не позволяет оценить их статус и обеспечить, при необходимости, их охрану.

Наиболее широко распространенными родами на территории Индокитая являются *Contradens* и *Lamellidens*. Встречаясь практически во всех тропических бассейнах, они являются хорошими модельными группами для реконструкции эволюционных событий и изучения процессов видообразования наяд. Кроме того, известно, что экология видов внутри данных родов недостаточно изучена, а в их систематике остается много неразрешенных вопросов (Pfeiffer&Graf, 2015). В связи с этим нами были определены следующие цели и задачи исследования:

Цель диссертационной работы – изучить эволюционную экологию наяд в условиях тропических речных бассейнов Индокитая на примере двух родов — *Contradens* и *Lamellidens*, используя комплексный подход.

Задачи диссертационной работы:

- определить видовой состав родов *Contradens* и *Lamellidens*, используя комплексный подход, построить филогению данных родов;
- изучить процессы адаптивной радиации, аллопатрического видообразования и конвергентной эволюции в родах *Contradens* и *Lamellidens* в реках Индокитая;

- оценить современное состояние популяций наяд в речных бассейнах Индокитая.

Научная новизна и теоретическое значение. Доказано, что каждый рассматриваемый речной бассейн полуострова Индокитай (реки Меконг, Салуин, Ситаун и Ирравади) представляет собой отдельный центр биоразнообразия пресноводных моллюсков с эндемичной фауной. Установлено, что филогения родов *Contradens* и *Lamellidens* свидетельствует о древних связях между этими речными системами, при этом обособление бассейнов привело к аллопатрическому видообразованию в обоих родах. На основании филогенетической реконструкции по типу водоема показано, что общий предок каждого рода заселял реки равнинного типа. Выявлено, что в процессе адаптивной радиации представители рода *Lamellidens* расселялись преимущественно в равнинных реках и озерах, а представители рода *Contradens* смогли проникнуть и в горные местообитания. Изучение экологии видов внутри этих двух родов показало наличие специализации по типам местообитаний. При этом установлено, что род *Contradens* отличается большей пластичностью по отношению к типу водотока, но специализирован по типу грунта, а род *Lamellidens* специализирован по типу водотока, что обуславливает и специализацию по типу грунта. При этом в обоих родах обнаружены виды (*Contradens* sp. 4, *Physunio eximius*, *Physunio modelli* и *Lamellidens exolescens*), которые обитают в экологических условиях, не характерных для представителей рода. Показано, что морфология раковины, являясь во многом функцией окружающей среды, не может служить надежным таксономическим признаком для различения представителей данных родов. Конвергентная эволюция формы раковины и высокая фенотипическая пластичность видов осложняют видовую идентификацию на основе морфологических подходов и требуют применения молекулярных методов. На основе комплексного таксономического анализа установлено, что в изученных бассейнах рода *Contradens* и *Lamellidens* насчитывают 12 и 5 видов соответственно, причем

первый род является парафилетичным. Выявлено, что индокитайские эндемичные виды наяд (в частности *Margaritifera laosensis* (Lea, 1863) и представители родов *Contradens* и *Lamellidens*) нуждаются в специальных мерах охраны из-за быстрой деградации пресноводных экосистем в результате интенсивного антропогенного воздействия и инвазий чужеродных видов.

Полученные результаты могут быть использованы для изучения процессов видообразования Индокитайских таксонов, уточнения вопросов систематики, а также при разработке природоохранных мероприятий и прогнозировании будущих изменений в тропических водоемах. Сведения о видовом составе и количественном распределении малакофауны будут полезными для систематиков и зоогеографов. Материалы работ также могут быть применены в лекционных курсах по естественным наукам в высших учебных заведениях.

Положения, выносимые на защиту:

1. Использование традиционных таксономических методов без привлечения филогенетического подхода не позволяет достоверно определить видовую принадлежность представителей родов *Contradens* и *Lamellidens*. Согласно комплексному таксономическому анализу данные рода представлены 12 и 5 видами соответственно. Род *Contradens* является парафилетичным.

2. Каждый рассматриваемый речной бассейн представляет собой отдельный центр биоразнообразия с эндемичной фауной. Филогения родов *Contradens* и *Lamellidens* свидетельствует о древних связях между бассейнами рек Меконг, Салуин, Ситаун и Ирравади.

3. Индокитайские эндемичные виды наяд (в частности *Margaritifera laosensis* и представители родов *Contradens* и *Lamellidens*) нуждаются в изучении и специальных мерах охраны, вследствие деградации экосистем в результате антропогенного воздействия и влияния инвазивных видов.

Личный вклад автора. Автор принимал непосредственное участие на всех этапах подготовки диссертации, включающий постановку целей и задач

исследования, сбор материала, анализ литературных данных, проведение комплексного анализа моллюсков, обработку полученных результатов и формулирование выводов. Автор принимал участие в экспедиции в Юго-Восточную Азию в 2015 году. Лично автором был проведен молекулярно-генетический анализ образцов, включающий выделение ДНК, постановку ПЦР и подготовку проб к секвенированию, а также работа с базами данных (NCBI GenBank, Mussel Project). Интерпретация результатов ПЦР и обработка нуклеотидных последовательностей была проведена под руководством к.т.н. А.В. Кондакова. Совместно с к.б.н. И.В. Вихревым был проведен сравнительно-морфологический анализ раковин моллюсков. Автором были сделаны фотографии моллюсков, проведен анализ формы раковины методом коэффициентов Фурье, осуществлена филогенетическая реконструкция с последующим анализом состояния предковых форм.

Апробация работы. Результаты исследования были представлены на всероссийских и международных конференциях: V международная молодежная научная конференция "Экология - 2015" (Архангельск, 2015); 2nd International Meeting on Biology and Conservation of Freshwater Bivalves (Buffalo, USA, 2015); XXIII Всероссийская молодежная научная конференция (с элементами научной школы) "Актуальные проблемы биологии и экологии" (Сыктывкар, 2016); The 19th International Congress of UNITAS MALACOLOGICA (UM) (Penang, Malaysia, 2016).

Выполнение работы было поддержано грантом РФФИ 16-34-00638_мол_а по теме «Таксономия и филогения пресноводных двустворчатых моллюсков рода *Trapezoides* в крупнейших речных бассейнах Индокитая» (руководитель Коноплева Е. С.).

Публикации. По результатам исследования опубликовано 8 работ, три из которых в рецензируемых журналах, входящих в список ВАК Минобрнауки РФ.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы, включающего 149 работ, в том числе 143 иностранных, а также 4 приложений. Работа изложена на 132 страницах, содержит 12 таблиц и 27 рисунков.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность научным руководителям диссертации Кондакову А. В. и Вихреву И. В. за переданные знания и опыт, всестороннюю помощь и надежное руководство во время подготовки данной работы. Автор глубоко благодарен Болотову И. Н. за идею, лежащую в основе данного исследования, ценные советы и поддержку на всех этапах работы над диссертацией.

Автор глубоко признателен сотрудникам лаборатории молекулярной экологии и биогеографии Томиловой А. А. за помощь в подготовке проб для молекулярно-генетического анализа, Гофарову М. Ю. и Когут Я. Е. за подготовку карт региона исследования. Искренняя благодарность выражается сотрудникам «Российского музея центров биоразнообразия» (УНУ РМЦБ) Аксёновой О. В., Беспалой Ю. В., Соколовой С. Е. и Зубрий Н. А. за консультацию по экологическим, таксономическим и организационным вопросам. Автор выражает также свою признательность заведующей сектором аспирантуры ФГБУН ФИЦКИА РАН Тельтевской С. Е.

Автор благодарен своим зарубежным коллегам М. Лопесу-Лиме за советы по обработке нуклеотидных последовательностей и Дж. Пфайфферу III за конструктивную критику и обсуждение результатов исследования.

Работа с музейными коллекциями была бы невозможна без содействия кураторов. Особую благодарность автор хотел бы выразить Р. Хершлеру (Вашингтон, США), Л. Л. Ярохнович, П. В. Кияшко (ЗИН, г. Санкт-Петербург) и А. Зиритц (Куала-Лумпур, Малайзия) за возможность работы с малакологическими коллекциями, а также Дж. Абблету (Лондон, Великобритания) за предоставление качественных изображений типовых образцов.

Автор выражает искренние слова благодарности своим родным и близким людям за поддержку и помощь на протяжении работы над диссертацией.

Автор посвящает диссертационную работу памяти своей бабушки Зинаиды Леонидовны Афанасьевой, благодаря которой было привито желание учиться и получать новые знания.

ГЛАВА 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕГИОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве региона исследования выбран полуостров Индокитай, являющийся одним из крупнейших центров биоразнообразия в мире (Köhler et al., 2012). В работе рассматриваются территории Мьянмы (Бирмы), а также северных районов Лаоса и северо-восточного Таиланда. Регион имеет сухопутные границы с Бангладешем и Индией на северо-западе (вдоль Мьянмы) и протяженную границу с Китаем (вдоль Мьянмы и Лаоса), вдоль которых проходят горные хребты юго-восточной оконечности Гималаев и Юньнань-Гуйчжоуского нагорья. Мьянма имеет приморское положение и с западного побережья омывается водами Бенгальского залива. В то время как Таиланд и Лаос не имеют непосредственного выхода к морю. На территории самого региона расположено большое число крупных горных систем, равнин, речных бассейнов и озер, имеющих богатую геологическую историю (Ермаков, 1988; Hadden, 2008).

Индокитай обладает рядом характерных особенностей, среди которых можно выделить (Ермаков, 1988; Hadden, 2008):

- 1) субэкваториальный муссонный тип климата;
- 2) сложное тектоническое строение, преобладание горного и плоскогорного рельефа местности;
- 3) густая речная сеть;
- 4) многообразие типов местообитаний и соответственно высокий уровень биоразнообразия;
- 5) древность фауны с высокой степенью эндемизма. Районы с уникальным биоразнообразием сформировались в результате геологических событий в прошлом. Колебания уровня моря в эпоху плейстоцена инициировали процессы видообразования (van Dijk et al. 1999), в то время как периоды оледенения позволяли видам эволюционировать в изоляции,

увеличивая число эндемиков на данной территории (Baltzer *et al.* 2001, van Dijk *et al.* 2004).

1.1 Климат

Климат Индокитая обусловлен расположением данного региона в субэкваториальном климатическом поясе, где преобладает муссонная циркуляция воздушных масс. Формированию муссонов на территории благоприятствуют два основных фактора: во-первых, это географическое положение между Северным тропиком и экватором, и, во-вторых, рельеф местности. Гималаи и Тибетское плато на севере не только задерживают холодные воздушные массы, приходящие с Центральной Азии, и препятствуют их дальнейшему продвижению на юг, но и способствуют формированию определенной структуры атмосферной циркуляции летнего муссона, обеспечивая естественный барьер для влажных ветров, дующих с Индийского океана. Горы вдоль западного побережья, а также северо-западных, северных и восточных границ региона играют важную роль в распределении осадков по территории региона (Saha, 2010).

Для региона характерна строго выраженная сезонность. Выделяют прохладный сезон, который длится с ноября по февраль (зима), жаркий сухой – с марта по май и сезон муссонных дождей с конца мая-июня по сентябрь (лето). Зимний период характеризуется наиболее низкими температурами и влажностью. Далее следует межсезонный период, длящийся примерно 3 месяца, во время которого поверхность суши быстро нагревается до высоких температур, в результате чего на территории региона формируются зоны с пониженным атмосферным давлением, что и способствует движению влажных ветров с Индийского океана на полуостров. Летний муссон приходит в конце мая-начале июня и продолжается до конца августа. В начале сентября в северо-западной части региона муссон начинает уже отступать, но на остальной

территории может действовать вплоть до конца ноября (Иванова, 2005; Saha, 2010).

Количество осадков (рис. 1) главным образом определяется влиянием летнего юго-западного и зимнего северо-восточного муссонов Индийского океана. Во время летнего периода под действием юго-западного муссона, приходящего с Бенгальского залива, выпадает наибольшее количество осадков и достигает на западном побережье Мьянмы, а также в некоторых северных ее районах максимальных значений (>5000 мм/год).

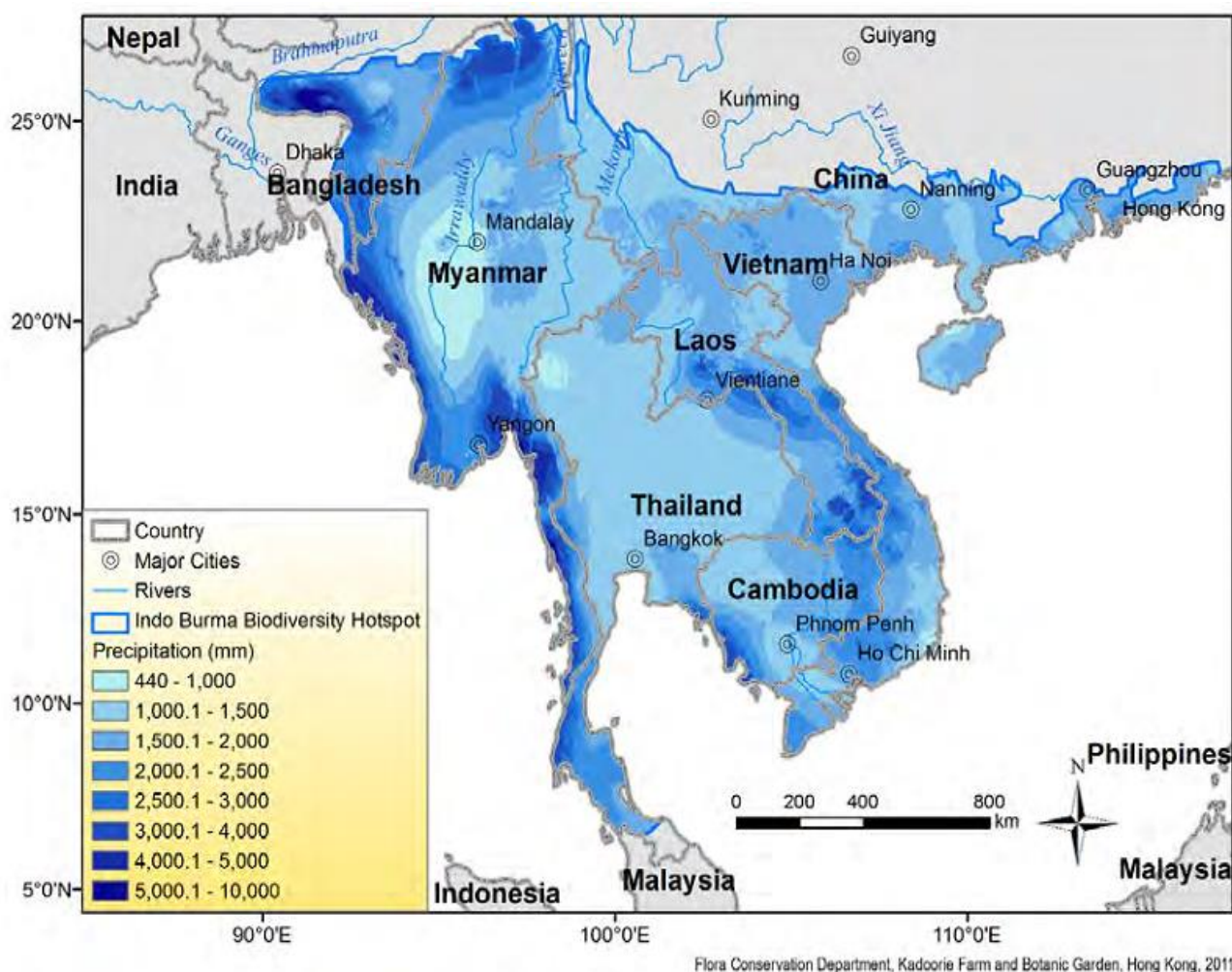


Рис. 1. – Среднегодовое количество осадков на территории полуострова Индокитай (Ecosystem Profile. Indo-Burma Biodiversity Hotspot 2011. Update, 2012)

По мере удаления от побережья количество осадков уменьшается и становится в среднем 2500 мм/год. Так на территории Шанского нагорья выпадает 1900 – 2000 мм/год. Однако при этом сезонные различия в увлажнении становятся значительнее. Например, в Таиланде на плато Корат при достаточно низком среднегодовом уровне осадков (800-1500 мм/год) случаются регулярные засухи. Наименьшее количество осадков (500–800 мм/год) характерно для северной части Центральной равнины Мьянмы, так называемой «Сухой зоны».

Таблица 1

Среднегодовые температуры, зарегистрированные во время прохладного (зима), жаркого сухого и влажного сезонов (лето) (Hadden, 2008)

Сезон	Значения средних температур, °С			
	Северная Мьянма	Центральная Мьянма	Таиланд	Северный Лаос
прохладный (ноябрь-февраль)	20	25	24	23
жаркий сухой (март-май)	>30	>30	28	28
влажный (конец мая-сентябрь)	29	27	27	28

Для большей части территории характерна среднегодовая температура от 20°С до 28°С (рис. 2). Наиболее умеренным климатом характеризуется Северная Мьянма. Несмотря на то, что климат не является континентальным, среднегодовые дневные температуры на всей территории показывают незначительные колебания от 26 до 28 °С. Несколько прохладнее в Лао (Шанское нагорье), где среднегодовое значение дневной температуры составляет 22 °С .

В целом в северных районах зарегистрированы более низкие температуры, и среднегодовое значение составляет 21 °С. В высокогорных районах на севере Мьянмы и Лаоса она может опускаться до 3,1°С (Hadden, 2008).

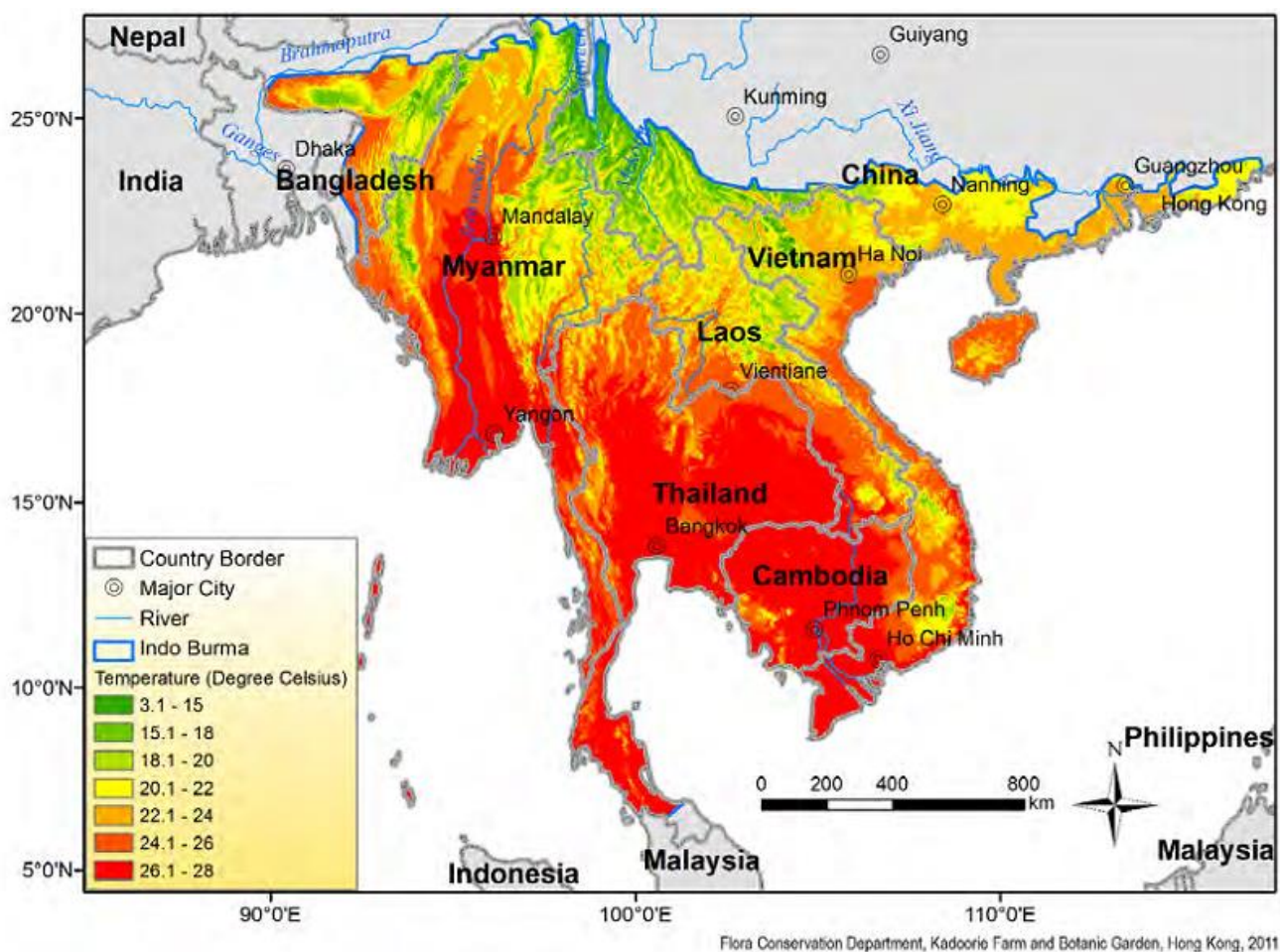


Рис. 2. Среднегодовая температура на территории полуострова Индокитай (Ecosystem Profile. Indo-Burma Biodiversity Hotspot 2011. Update, 2012)

1.2 Рельеф

Рельеф Индокитая отличается неоднородностью из-за чередования горных цепей и аллювиальных равнин. От юго-восточной оконечности Гималаев и Юньнань-Гуйчжоуского нагорья веером расходятся цепи трех горных хребтов: горы Ракхайн, хребет Пегу и Шанское нагорье. Между горными цепями лежат долины таких крупнейших рек, как Ирравади, Салуин, Ситаун и Меконг,

которые при движении на юг постепенно расширяются и образуют обширные плато и равнины (Иванова, 2005).

Значительная часть из упомянутых гор находится на территории Мьянмы. Горные цепи, проходящие вдоль северной границы, страны относятся к южной оконечности Гималаев, где происходит столкновение двух литосферных плит – Индо-Австралийской и Евразийской. Здесь же располагается самая высокая точка региона – гора Кхакаборази (5881 м) (штат Качин). От северных гор вдоль западного побережья Мьянмы протягиваются цепи Ракхайн. Средняя высота гор составляет 1800 метров, максимальная точка гора Виктория – 3094 метра. Входящие в горную систему Ракхайн, горы Поткаи, Чин и Нага образуют границу между Индией и Мьянмой (Hadden, 2008). Формирование рельефа в северной части гор происходило главным образом за счет гляциальных процессов, о чем свидетельствуют плоские сглаженные вершины и трогообразные долины. Горы образованы древними кристаллическими породами, по периферии сложены из твердых осадочных пород. Для горной системы Ракхайн характерны достаточно узкие и глубокие ущелья и крутые склоны. Хребет протягивается до центральной Мьянмы и отделяет западное побережье от бассейна Ирравади (Ермаков, 1988).

Далее на восток в центре Мьянмы располагается холмистая равнина Ирравади. В ее южной части находится вулканическая гряда Пегу. Самая высокая ее вершина – потухший вулкан Попа (1518 м). Хребет пересекает центральную равнину в меридиональном направлении и служит водоразделом между такими крупными речными бассейнами, как Ирравади и Ситаун. На юге равнины в районе слияния дельт этих рек рельеф становится совершенно плоским, не считая нескольких устойчивых к эрозии скал высотой не более 18 м (Hadden, 2008).

На северо-востоке Мьянмы, практически в центре Индокитая, поднимается Шанское нагорье и продолжается на территории Лаоса и Тайланда. Оно сильно изрезано глубокими долинами и волнистыми

водоразделами. Западная часть имеет характер ступенчатого плато, восточная – представляет собой складчато-глыбовое нагорье с труднодоступными массивными хребтами и глубоко расчленено эрозийными и тектоническими долинами. В северо-восточной части на границе с Китаем Шанское нагорье переходит в Юньнаньское.

Шанское нагорье сформировалось во время мезозойской эры в период 248 – 65 миллионов лет назад, поэтому оно гораздо старше, чем хребет Ракхайн. Однако процессы складкообразования происходили позднее и интенсивнее, чем на территории западных гор. В направлении с севера на юг высота нагорья увеличивается с 1800 и до более чем 2600 м. Максимальная точка – гора Лей Ленг высотой 2673 м (Hadden, 2008).

В северной части Лаоса рельеф также горный. На данной территории располагается высокое плато Сиангкхуан, высота которого варьируется от 500 до 2000 м. Здесь находится бассейн Верхнего Меконга, текущий с китайской провинции Юннань. При движении на юго-восток рельеф становится более плоским. Обширные равнинные территории в Лаосе и Таиланде приурочены к бассейну Среднего Меконга и его притоков (Иванова, 2005). В северной части аллювиальной низменности Меконга располагается обширное песчаниковое плато Корат (Таиланд), которое с запада и юга ограничено крутыми уступами. На его плоской поверхности выделяются 3 уровня четвертичных террас (Ермаков, 1988).

Горные районы, как правило, не сильно изменены деятельностью человека, в то время как плодородные аллювиальные равнины, а также предгорья активно используются для хозяйственной деятельности.

1.3 Гидрологическая сеть

Территорию отличает большое количество разнообразных пресноводных экосистем: рек, озер, заливов. Для исследования экологии пресноводных

моллюсков были выбраны речные бассейны Ирравади, Салуина, Ситауна и Каладана на территории Мьянмы и бассейн Меконга в Лаосе и Таиланде, а также северные озера Индавджи (бассейн Ирравади) и Инле (бассейн Салуина).

Густая сеть рек Северного и Центрального Индокитая сформирована главным образом за счет таких крупных рек, как Меконг, Ирравади, Салуин и Ситаун (табл. 2). Три из них (Ирравади, Салуин, Меконг) берут свое начало на тибетском нагорье и питаются за счет таяния ледников и снега, расположенных на высоте более 4500 метров.

Среднегодовой сток индокитайских рек в несколько раз больше, чем например, у рек умеренных широт, главным образом за счет осадков, которые интенсивно выпадают в сезон дождей (конец мая – сентябрь) (Dudgeon, 1999).

Таблица 2

Статистические данные рек для Ирравади, Меконг, Салуин и Ситаун

Река	Водосборная площадь, км ²	Годовой сток, км ³ /год	Длина, км
Ирравади	413674	141	2170
Меконг	795000	475	4800
Салуин	320000	149	2400
Ситаун	34400	42	420

Речной бассейн Меконга является наиболее крупным в Индокитае с годовым стоком около 475 км³/год. Длина реки составляет примерно 4800 км, а площадь водосбора – 795000 км² (рис. 3). Часть бассейна, находящаяся в Китае, Мьянме и Северном Лаосе, образует так называемый Верхний Меконг (189000 км²), который протекает по горным территориям на высоте 400 – 5000 м (Costa-Cabral et al., 2008). Далее от границы Китая и Лаоса начинается Средний Меконг, который занимает территории Лаоса и Таиланда. Среднегодовой сток бассейнов Верхнего и Среднего Меконга приблизительно 125 км³/год. При слиянии с крупными притоками Мун и Чи объем он увеличивается до 280

км³/год и далее, проходя по территории Камбоджи, увеличивается в среднем с 324 км³/год до 470 км³/год (<http://www.fao.org>).

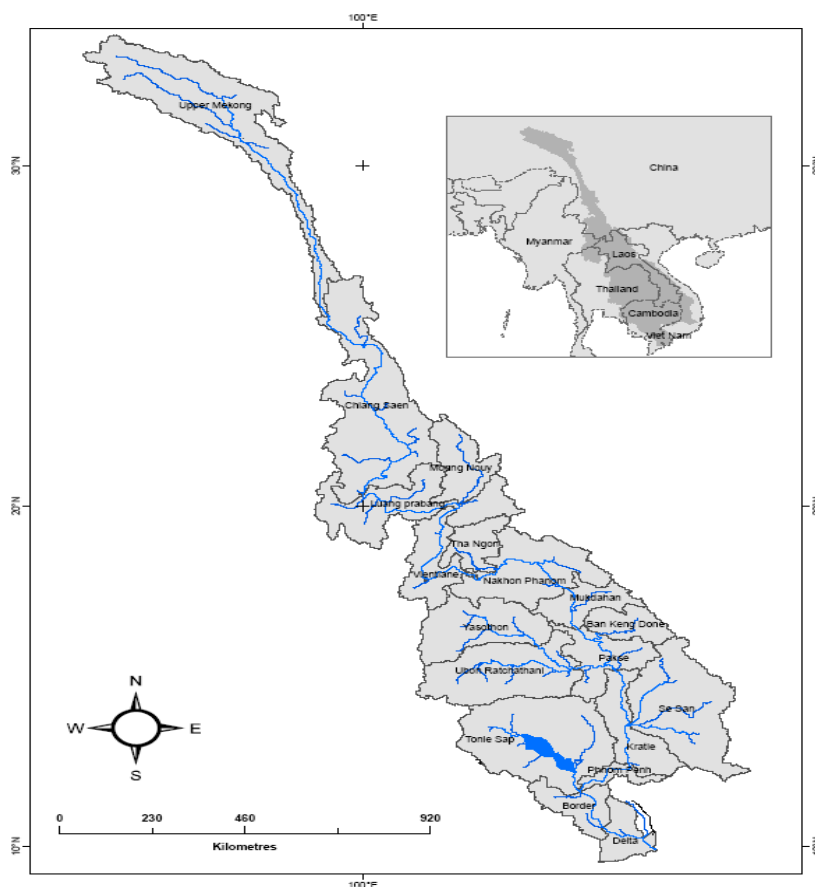


Рис. 3. — Речной бассейн Меконга, включающий 18 водосборных бассейнов (Eastham et al., 2008)

Температуры на территории бассейна Меконга варьируются значительно в направлении с севера на юг, однако климат в целом характерный для всей территории Индокитая – тропический муссонный. Верхний Меконг питается в основном за счет таяния снега и ледников, а Нижний Меконг преимущественно за счет осадков. Количество осадков больше в восточных горных районах Лаоса, благодаря которым формируется основная часть водного потока. Напротив, в северо-восточном районе Таиланда осадков меньше, а суммарное испарение выше, чем в остальных частях бассейна, поэтому данная территория вносит минимальный вклад в среднегодовой сток (рис. 4) (Eastham et al., 2008).

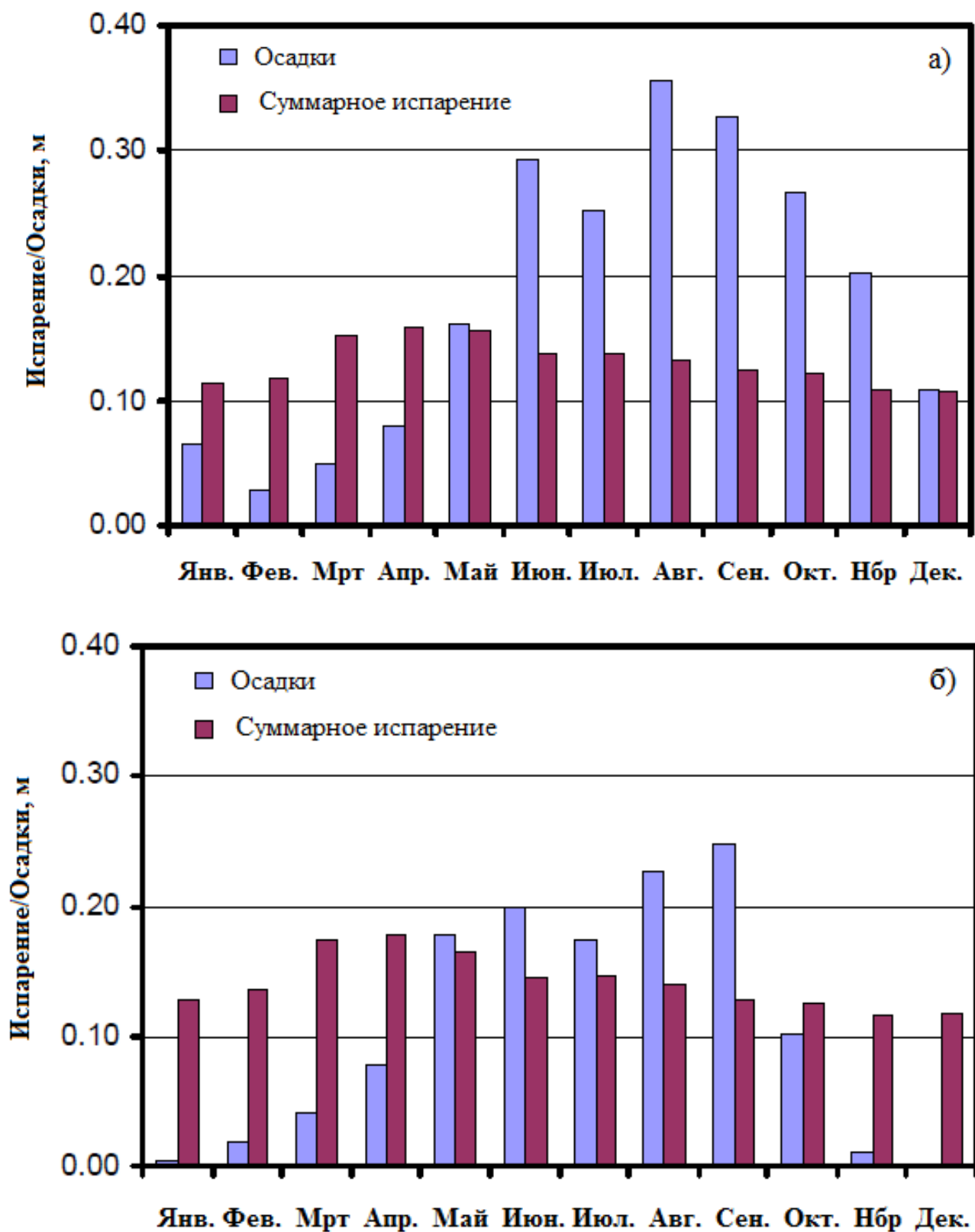


Рис. 4. – Среднемесячные осадки и потенциальное суммарное испарение (эвапотранспирация) в бассейне Меконга. а – Центральный Лаос; б – Река Чи (Таиланд) (Eastham et al., 2008)

Благодаря наличию разнообразных форм рельефа и климатических зон на протяжении всего бассейна Меконга, его воды используются для разных целей: сельского хозяйства, гидроэлектростанций, промышленных предприятий (Eastham et al., 2008).

Вторая по величине река после Меконга – Салуин, имеющая протяженность примерно 2400 км и общую водосборную площадь 320000 км². Салуин берет начало на Тибетском нагорье на высоте 5000 м, на территории Китая проходит через провинцию Юннань, затем через два бирманских штата Шан и Кая, далее 120 км вдоль границы Таиланда и Мьянмы, затем снова через Мьянму по территории штатов Кая и Мон, и наконец, достигает Андаманского моря. Салуин имеет преимущественное направление с севера на юг и практически до самых низовьев течет в узкой, зажатой горными хребтами долине (Иванова, 2005; Hadden, 2008).

Климат на территории бассейна также определяется влиянием юго-западного муссона летом и северо-восточного зимой. Среднегодовое количество осадков варьируется в широких пределах от примерно 2000 мм в среднем течении и более 2000 мм в верхнем и нижнем. На побережье бассейна, среднегодовые осадки выше – 4000 - 5000 мм/год (Vatcharasinthu et al., 1999). Высокие уровни воды наблюдаются во время сезона дождей, который также совпадает с периодом таяния ледников в северных горах. Достигая границы между Мьянмой и Таиландом, среднегодовой сток Салуина достигает значения 200 км³/год (Salween basin. FAO. Report, 2011).

Салуин является единственной крупной рекой Индокитая свободной от дамб. Однако имеется большое количество проектов по их строительству в Китае, Мьянме и Таиланде (Salween Watch, 2004, 2012).

Еще одна крупнейшая река Индокитая – Ирравади находится на территории Мьянмы. Она берет начало в северном штате Качин от места слияния двух рек Мали Кха и Нмаи Кха (в 50 км от Мьичины). Воды Мали текут с юго-восточной оконечности Гималаев (север Путао). В верховьях

Ирравади и ее притоки имеют горный характер, затем ниже Мьичины происходит расширение ее русла до 800 м. Пересекая западную часть Шанского нагорья, Ирравади образует три ущелья с шириной русла не более 100 м, а затем течет по широкой равнине, формируя долину.

Общая длина Ирравади составляет 2170 м. Река отличается значительными колебаниями среднегодового стока вследствие неравномерного выпадения осадков на территории. Значения варьируются между 2300 и 32600 м³/с, в среднем – 13000 м³/с (Furuichi, 2009). Уровень воды в Ирравади также может значительно изменяться в течение года, например, в районе Мандалая он может достигать 25 м (Ермаков, 1988).

Крупной рекой Мьянмы является Ситаун. Долина реки проходит между Шанским нагорьем и вулканической грядой Пегу. Длина Ситауна составляет примерно 420 км, водосборная площадь – 34400 км². Река питается в основном за счет осадков (889 – 3810 мм/год), средний расход воды равен 42 км³/год.

Среди озер Индокитая наиболее крупными являются Индавджи и Инле, оба из них находятся в Мьянме. Озеро Индавджи расположено в северном штате Качин (25°56'N, 96°39'E), оно протянулось на 24 км с севера на юг и 13 км с востока на запад, площадь водной поверхности – около 120 км², бассейна – около 850 км². Максимальная ширина озера составляет 10 км, глубина варьируется от 16 до 22 м (Davies et al., 2004). Озеро Индавджи окружено горными хребтами высотой от 300 до 1300 м. Бассейн озера связан с большим количеством ручьев. Один из них Индау, берет начало в северо-восточной оконечности озера, выходя из озера, соединяется с другим водотоком Мегаунг, который в свою очередь впадает в Ирравади.

На территории озера выпадает в среднем 1789 мм/год (относительная влажность 80-90%), в сезон дождей происходит наиболее интенсивное питание. Почвы вокруг территории озера и на плоской равнине луговые аллювиальные, главным образом илисто-глинистые. На севере преобладают сильно

увлажненные лугово-болотные или серые почвы. Воды Индавджи имеют слабокислую среду (рН около 6) (Latt, 2010).

Возраст озера Индавджи в точности не установлен. Считается, что та часть территории, где находится озеро, отделилась от Гондваны во время позднего юрского периода, и, двигаясь в северном направлении, достигла своего нынешнего положения между Индией и Индокитаем в позднем эоцене (cf. Audley-Charles, 1987). Поэтому возможно предположить, что Индавджи может быть как минимум тектонического происхождения. Однако данное озеро является более молодым, чем долина Ирравади, относящаяся по времени к третичному периоду (Dumont et al., 2005).

В штате Шан на высоте 870 м над уровнем моря находится второе по величине и геологически древнее озеро Мьянмы Инле ($20^{\circ}27' - 20^{\circ}40' \text{ N}$, $96^{\circ}52' - 96^{\circ}57' \text{ E}$). Озеро протягивается на 18 км с севера на юг и на 11 км с запада на восток (Ma, 1996), течет преимущественно с севера на юг. Инле главным образом питается за счет дождевых вод во время влажного сезона, в среднем на территории озера выпадает 953 мм осадков в год. В период муссонных дождей глубина озера увеличивается до 7 м, а во время сухого сезона становится равной 4 м. Дно озера мягкое, покрытое обильной растительностью. Воды Инле очень чистые, имеют слабощелочную среду (рН=7,7 – 8), что объясняется наличием большого количества известковых отложений в районе озера (Akaishi et al., 2006).

Формирование и эволюция речной сети Индокитая до сих пор остается недостаточно изученной. Известно, что на территории Юго-Восточной Азии произошло несколько значительных геологических событий, которые инициировали образование речных бассейнов. Считают, что образованию речной сети полуострова Индокитай способствовали два события во время кайнозойской эры: 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 началось формирование русел рек, которое способствовало изменению существующего ландшафта. Изначально Иравади, Меконг, Салуин и Чаупхрая сообщались между собой до тех пор, пока в результате вулканической деятельности Иравади и Салуин не отделились от данной системы рек (1,5 млн. лет назад). 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 не могли не оказать влияния на биоразнообразие пресноводных экосистем. За счет возникновения или потери связи между бассейнами рек соответственно происходили либо соприкосновение разных видов друг с другом, приводя к свободному скрещиванию, либо географическая изоляция, затруднявшая их взаимодействие. Подобные изменения действовали как факторы видообразования и увеличения биоразнообразия пресноводных моллюсков (Köhler et al., 2012).

В то же время, преобразования в расположении рек прекратились несколько миллионов лет назад, что способствовало появлению эндемичных видов, характерных только для определенной пресноводной экосистемы.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Материалы исследований

В качестве материала для проведения исследований были использованы представители пресноводных двустворчатых моллюсков семейств Unionidae и Margaritiferidae, хранящиеся в УНУ «Российский музей центров биоразнообразия» (УНУ РМЦБ). В качестве основных объектов исследования среди Unionidae были взяты рода *Lamellidens* и *Contradens* вследствие их широкого распространения по территории Индокитая (Brandt, 1974; Subba Rao, 1989; Graf & Cummings, 2007, 2015; Nabhitabhata, 2009; Jing & Zhuang, 2013; Tripathy & Mukhopadhyay, 2014), а среди Margaritiferidae – *Margaritifera laosensis*, как единственный вид подсемейства, зарегистрированный на данной территории. Изучаемые объекты были отобраны из 22 различных точек речных бассейнов Иравади, Салуина, Меконга и Ситауна, а также менее крупных рек – Тавой и Каладан (рис. 3; Приложение 1).

Данные сборы являются результатом экспедиций в Юго-Восточную Азию в 2012, 2014 и 2015 годах в рамках договора с Университетом Махасаракхам (Таиланд) и Университетом Янгона (Мьянма). Для молекулярно-генетического анализа было использовано 227 сиквенсов Unionidae (Приложение 2). Также 11 дополнительных сиквенсов для родов *Lamellidens*, *Contradens* и *Trapezoideus* были взяты из международной базы данных NCBI GenBank. В аутгруппу вошли представители Iridinidae (2 вида), Etheriidae (1 вид), Mycetopodidae (1 вид), Hyriidae (9 видов), Trigoniidae (2 вида) (NCBI GenBank), и Margaritiferidae (10 видов) из коллекции УНУ РМЦБ (Приложение Б). Для оценки проблемы состояния популяций наяд также было проведено исследование инвазивного вида *Sinanodonta woodiana*.

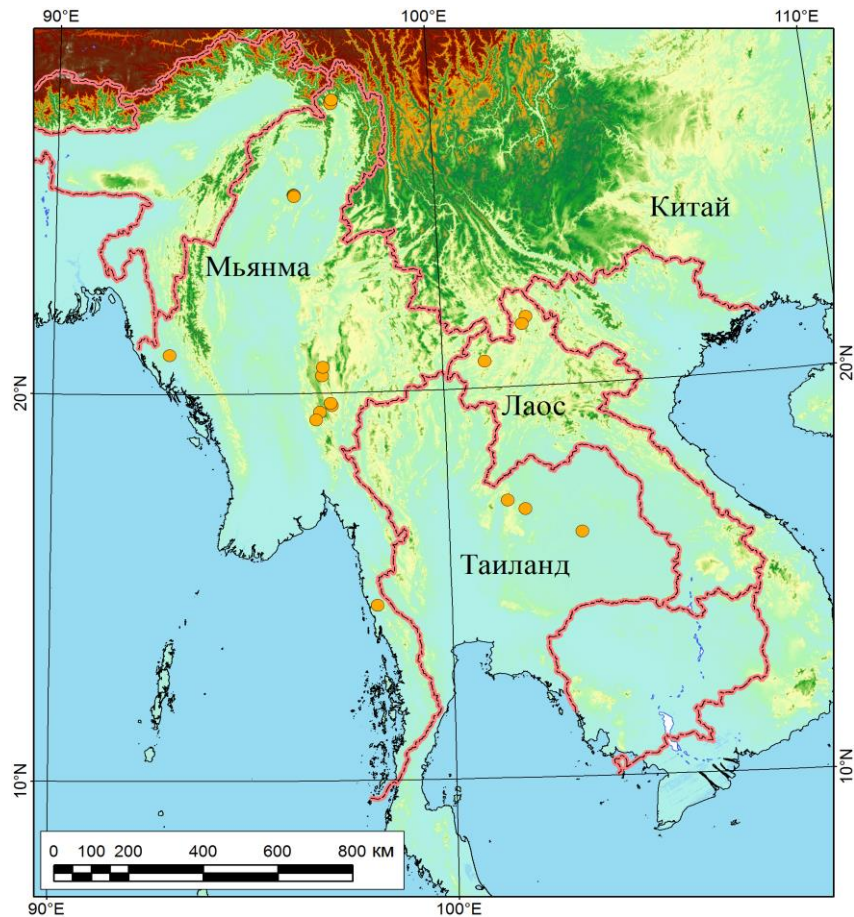


Рис.5. – Точки отбора проб на территориях Мьянмы, Лаоса и Таиланда

Были изучены типовые и коллекционные образцы пресноводных моллюсков, хранящиеся в Национальном музее естественной истории в Вашингтоне, США (National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, DC, USA; далее NMNH). Для сравнительного морфологического анализа были взяты типовые образцы рода *Trapezoideus*: лектотип *Unio exolegens* Gould, 1843, “lectotype, Tavoy, Burmah, Rev. F. Mason” (NMNH: no. 85473) и лектотип *Unio foliaceus* Gould, 1843: “types, Tavoy, Burmah, Gould” (NMNH: no. 84161). Кроме того, раковины моллюсков были изучены в Зоологическом институте РАН в Санкт-Петербурге (далее ЗИН) и Ноттингемском университете в Малайзии (University of Nottingham Malaysia Campus, Kuala-Lumpur, Malaysia; далее UNMC). Музейные экземпляры были просмотрены, измерены и сфотографированы.

Кураторами некоторых зарубежных музеев, таких как Музей естествознания, Лондон, Великобритания (British Museum of Natural History, London, UK, далее NHMUK), а также NMNH, были предоставлены для изучения качественные фотографии типовых образцов некоторых Unionidae. Они были использованы для уточнения таксономических вопросов и для анализа контура раковин методом Фурье.

2.2 Методики полевых работ и морфологических исследований

Пресноводные двустворчатые моллюски собирались вручную на мелководье и на небольшой глубине (до 3 м). Раковины моллюсков промывались в полевых условиях от грунта и прочих загрязнений и фиксировались 96-% этанолом. Далее проводился разбор отобранных проб, первичная идентификация до рода или вида, если необходимо, была сделана повторная фиксация 96-% этанолом. Те экземпляры, которые не поддавались идентификации, были подразделены на морфо-виды в соответствии с общими морфологическими признаками.

В лаборатории проводилась более точная идентификация. Определение видовой принадлежности осуществлялось с использованием монографий и определителей (Lea, 1838, 1856; Gould, 1843; Simpson, 1900, 1914; Prashad. 1922, 1930; Haas, 1911, 1913, 1969; Brandt, 1974, Subba Rao, 1989; Jing & Zhuang, 2013). Также были использованы материалы базы данных MUSSEL Project (Graf & Cummings, 2015), где собраны фотографии и ссылки на литературу по пресноводным двустворчатым моллюскам отряда Unionoida со всего мира.

Идентификация проводилась путем сравнительного морфологического анализа форм раковины, строения псевдокардинальных и латеральных зубов, мускульных отпечатков, а также развитости и расположения макушки. Фотографии моллюсков были получены при помощи фотоаппарата Canon с объективом Canon Macro Lens 100 mm.

Форма раковины была проанализирована с использованием коэффициентов Фурье (Froufe et al., 2016; Zieritz et al., 2010; Zieritz et al., 2011), рассчитанных при помощи пакета программ SHAPE ver. 1.3 (Iwata & Ukaï, 2002). Черно-белые изображения раковин были получены на основе фотографий и переведены в bitmap формат с использованием Adobe Photoshop CC 2014. Подготовленные изображения были преобразованы программой ChainCoder в цифровой код (от 0 до 7) с целью получения геометрических данных о контурах и сохранены в chc-формате. При помощи программы Chc2Nef были рассчитаны эллиптические Фурье-показатели (EFDs). Нормализация была проведена в соответствии с максимальным радиусом. Используя данную опцию, все контуры раковин были ориентированы в одном положении. Формы контуров были описаны с применением первых 20 гармоник. Анализ главных компонент (PCA) был осуществлен программой PrinComp, основываясь на полученных EFDs. Далее изменчивость раковин была визуализирована путем построения контуров крайних вариантов изменчивости формы раковины ($\pm 2SD$ от среднего). График был построен по значимым компонентам при помощи статистической программы PAST (Hammer, 2001). Значимость вклада каждой главной компоненты в общую изменчивость определялась на основе анализа графика «каменистой осыпи».

2.3 Методики молекулярно-генетического анализа

2.3.1 Выделение ДНК, полимеразная цепная реакция и секвенирование

Для анализа использовались преимущественно ткани ноги или режешей мантии двустворчатого моллюска, фиксированного в 96-% этаноле. Тотальная клеточная ДНК была выделена путем фенол-хлороформной экстракции по стандартной методике (Sambrook et al., 1989), а также с использованием

коммерческого набора NucleoSpin[®] Tissue Kit (Macherey-Nagel GmbH & Co. KG, Germany).

В качестве молекулярных маркеров были выбраны два митохондриальных гена (фрагмент гена, кодирующего первую субъединицу белка цитохром с-оксидазы – COI и большую субъединицу рибосомальной РНК – 16S рРНК) и один ядерный ген (фрагмент гена, кодирующего большую субъединицу рибосомальной РНК – 28S рРНК). Данные фрагменты генов наиболее часто применяются для изучения пресноводных двустворчатых моллюсков (Pfeiffer & Graf, 2015).

Полимеразная цепная реакция (ПЦР) проводилась в окончательном объеме 25 мкл. В каждую пробирку вносили от 0,5 до 2,0 мкл (в расчете примерно 200 нг на пробу) ДНК-матрицы; 1 мкл (10 пкмоль/пробу) каждого праймера; 2,5 мкл суммы дезоксирибонуклеотидтрифосфатов Σ dNTP (dATP, dGTP, dCTP, dTTP: 200 мкмол/пробу), 2,5 мкл Taq-буфера (с 2 mM MgCl₂); 0,15 мкл (5 ед/мкл; 0,8 единиц/пробу) термостабильной Taq-полимеразы (SibEnzyme Ltd., Новосибирск, Россия). Доводили объем до конечного деионизированной водой. Праймеры, использованные для каждого из трех молекулярных маркеров, а также условия проведения ПЦР приведены в таблице 3.

Полученные ПЦР-продукты были очищены в мягких условиях с применением смеси 5 М ацетата аммония и 96-% этанола и промыты 70-% этанолом (рекомендовано ЦКП Геном). Также для очистки некоторых проб использовали коммерческий набор Cleanup Mini (Евроген, Россия), следуя предложенной инструкции.

Секвенирование ДНК проводили с помощью набора реактивов ABI PRISM[®] BigDye[™] Terminator v. 3.1 с последующим анализом продуктов реакции на автоматическом секвенаторе Applied Biosystems 3730 DNA Analyzer (Thermo Fisher Scientific Inc., Waltham, MA, USA). Полученные последовательности были просмотрены при помощи программы BioEdit (BioEdit version 7.2.5, Hall, 1999, 2013). Готовые сиквенсы были

задепонированы в международной базе генетических данных NCBI GenBank (Benson et al., 2006) с использованием стандартного протокола для оформления информации.

Таблица 3

Праймеры для ПЦР и режимы амплификации

Фрагмент гена	Праймер	Направление	Последовательность (5'-3')	Режим*	Источник
COI	LoboF1	Прямой	kbtchacaaaусауаargayathgg	1	Lobo et al. (2013)
	LoboR1	Обратный	taaacytcwgggtgwcсraагауса		
16S рРНК	16Sar	Прямой	cgcctgtttatcaaaaacat	2	Palumbi (1996)
	16sar-L-myt	Обратный	cgactgtttaacaaaaacat		Lydeard et al. (1996)
	16sbr-H-myt	Обратный	ccgttctgaactcagctcatgt		
28S рРНК	C1	Прямой	acccgctgaatttaagcat	3	Jovelín and Justine (2001)
	D2	Обратный	tccgtgtttcaagacgg		

* - Режимы ПЦР:

1. Программа ПЦР: 95 °C/4 мин.; 37×[94 °C/50 с., 50 °C/50 с.; 72 °C/50 с.], финальная элонгация 72 °C/5 мин.
2. Программа ПЦР: 95 °C/4 мин; 33×[94 °C/50 с., 47 °C/50 с.; 72 °C/50 с.], финальная элонгация 72 °C/5 мин.
3. Программа ПЦР: 95 °C/4 мин; 38×[94 °C/50 с., 57 °C/50 с.; 72 °C/50 с.], финальная элонгация 72 °C/5 мин.

2.3.2 Выравнивание последовательностей и определение границ видов

Последовательности генов были выровнены при помощи алгоритма Muscle в MEGA6 (Tamura et al., 2013). Гены 28S рРНК и 16S рРНК, которые имели вставки, делеции и целые их блоки выравнивали дополнительно на сервере Gblocks v0.9b с использованием менее жестких опций (Castresana, 2000; Talavera & Castresana, 2007). Данная программа вырезала плохо-выравненные позиции и регионы с множественными заменами. Длина последовательностей для каждого фрагмента гена, полученная после обработки в программе Gblocks, приведена в таблице 4. Чтобы оценить для каждого фрагмента гена степень

насыщения заменами был использован тест Xia et al. (2003) в программе DAMBE v. 5.3.108 (Xia and Lemey, 2009). Тест на однородность был проведен при помощи программы PAUP v. 4b10, чтобы подтвердить согласованность филогенетических сигналов среди сиквенсов, входящих в набор данных (Farris et al., 1993; Swofford, 2002).

После выравнивания отсутствующие или недостающие данные по последовательности (например, когда фрагмент гена было трудно или невозможно прочитать, либо вообще при отсутствии всей последовательности) заменяли на символ «?». Гэпы в последовательности гена были обозначены стандартно знаком пробела «—».

Таблица 4

Длина последовательностей до и после выравнивания в GBlocks v. 0.91b
(Castresana, 2000; Talavera and Castresana, 2007)

Фрагмент	Первоначальная длина, п.н.	Процент, оставленный GBlocks, %	Конечная длина, п.н.
COI	660	100	660
16S rRNA	556	78	435
28S rDNA	866	87	755

Фрагменты исследуемых генов далее были объединены с получением последовательностей длиной 1850 п.н. и сколлапсированы до набора из 92 уникальных гаплотипов на онлайн сервере FASTA sequence toolbox (FaBox1.41, Villesen, 2007).

Определение предполагаемых границ между видами проводилось с использованием модели, основанной на процессах Пуассона (PTP) с входным филогенетическим деревом, полученным в анализе максимального правдоподобия (ML) (Zhang et al. 2013). ML-анализ был осуществлен на основе гаплотипов гена COI, используя RAxML v. 8.2.6 HPC Black Box (Stamatakis 2006) на онлайн сервере CIPRES Science Gateway (Miller et al., 2010). Набор гаплотипов состоял из собственных нуклеотидных последовательностей и

сиквенсов из базы NCBI GenBank. Анализ РТР-методом, основанный на Байесовском подходе был осуществлен на онлайн сервере по автоматическому разделению массива сиквенсов на виды (<http://species.h-its.org/ptp>), используя следующие параметры: 500000 генераций марковских цепей Монте-Карло (MCMC), первые 25% деревьев были отброшены (Zhang et al., 2013). Все сиквенсы, входящие в аутгруппу, были удалены из набора данных при помощи соответствующей опции на сервере. Данный подход был использован для предварительного разделения образцов на виды.

2.4 Методы филогенетического и эволюционно-экологического анализа

2.4.1 Филогенетический анализ

Филогенетический анализ был проведен с использованием двух методов: вероятностного метода Байеса (bayesian inference; далее BI) и метода максимального правдоподобия (maximum-likelihood; далее ML).

Анализ BI-методом был осуществлен в программе MrBayes 3.2.6 (Ronquist et al., 2012) на онлайн сервере CIPRES Science Gateway (Miller et al., 2010). Наиболее подходящая эволюционная модель для каждого исследуемого гена была рассчитана с использованием программы MEGA6 (Tamura et al., 2013) на основе информационного критерия Акаике (AIC_C) (табл. 5). Белок-кодирующий ген COI был проанализирован в соответствии с тремя кодонами. Модели представлены в таблице 5. Запускали в четырех повторностях три «горячих» и одну «холодную» марковские цепи (температура 0,2 °C) в течение 25 млн. поколений с отбором каждого 1000-го сгенерированного дерева. Первые 15% деревьев были отброшены. Консенсусное филогенетическое дерево было построено на основе оставшихся деревьев, которые имели стабильные оценки параметров моделей нуклеотидных замещений и правдоподобия. Величина эффективного объема выборки для каждого

параметра, полученного в результате метода Монте-Карло для марковских цепей, постоянно была зарегистрирована более 1000.

Таблица 5

Эволюционные модели для каждого раздела, рассчитанные на основе информационного критерия Акаике (AIC_C) в MEGA6 (Tamura et al., 2013)

Раздел	Модель	G	I
COI	GTR+G+I	0,77	0,43
1й кодон COI	GTR	-	-
2 й кодон COI	GTR+G	2,5	-
3й кодон COI	TN93+I	-	0,58
16S	GTR+G+I	0,43	0,26
28S	GTR+G+I	0,70	0,24

ML-анализ был проведен с использованием программы RAxML v. 8.2.6 HPC Black Box (Stamatakis, 2006) на онлайн сервере CIPRES Science Gateway (Miller et al., 2010). При этом использовался бутстреп анализ с 1000 повторностями (Silvestro and Michalak, 2012). Одна уникальная GTR+G модель была использована для всех трех фрагментов.

Генетические p-расстояния между сиквенсами были рассчитаны в программе MEGA 6 (Tamura et al., 2013). Уровень дивергенции внутри вида по митохондриальному гену COI для Unionoida принят не более 2-3 %, для ядерного гена 28S рРНК – 1 замена (0,1%).

2.4.2 Оценка времени дивергенции

При помощи теста максимального правдоподобия применительно к нашему многолокусовому набору данных (MEGA6, Tamura et al., 2013) была оценена гипотеза глобальных молекулярных часов. Тест показал, что нулевая гипотеза равномерной скорости эволюции по всему дереву отклонена. Таким образом, гипотетическое время дивергенции было оценено в программе BEAST v. 1.8.0 на основании множественных точек калибровки с использованием

алгоритма нестрогих логнормальных молекулярных часов, основанного на процессе Юла (Drummond et al., 2006, 2012; Drummond and Rambaut, 2007). Расчеты были сделаны через San Diego Supercomputer Center на онлайн сервере CIPRES Science Gateway (Miller et al., 2010). Калиброванное ультраметрическое дерево было получено в программе BEAST. Для каждого анализируемого участка была использована одна уникальная модель НКУ, как наиболее приемлемая для имеющегося набора данных. Было проведено 2 повторных поиска, каждый с 100 млн. генераций, первые 10% деревьев были отброшены. Лог-файлы были проанализированы визуально при помощи программы Tracer v. 1.6 для оценки конвергенции марковских цепей Монте-Карло и величины эффективного объема выборки (ESS) (Rambaut et al., 2013). Все значения ESS были зарегистрированы более 1500. Файлы с деревьями, полученными в результате трех независимых анализов, были скомпилированы с помощью LogCombiner v. 1.8.0 (Drummond et al., 2012). Максимально правдоподобное дерево было получено, используя программу TreeAnnotator v. 1.8.0 (Drummond et al., 2012). Дерево было визуализировано в программе FigTree v. 1.4.3. Стратиграфическая шкала применена в соответствии с Международной комиссией по стратиграфии, 2015.

Для калибровки молекулярных данных по времени были использованы только палеонтологические данные, которые могли с наибольшей вероятностью относиться к ближайшему общему предку (MRCA) определенных линий со значениями $ESF > 230$ (табл. 6).

Были взяты шесть точек калибровки:

Калибровочная точка 1. MRCA: Unionidae (Graf et al. 2015). Абсолютный оцениваемый возраст – 155 млн. лет назад; нестрогая верхняя граница интервала с вероятностью 95% – 310 млн. лет назад (рассчитана как увеличенный в два раза возраст ископаемого). Априорные параметры: экспоненциальное распределение, среднее (лямбда) = 42. Параметры были

заданы для пары гаплотипов, относящихся к видам *Contradens* sp. 3 и *Lamellidens generosus*.

Калибровочная точка 2. MRCA: Velesunioninae (Graf et al. 2015). Абсолютный оцениваемый возраст – 99,6 млн. лет назад; нестрогая верхняя граница интервала с вероятностью 95% – 199 млн. лет назад (рассчитана как увеличенный в два раза возраст ископаемого). Априорные параметры: экспоненциальное распределение, среднее (лямбда) = 27.

Калибровочная точка 3. MRCA: Hyridellini (Graf et al. 2015). Абсолютный оцениваемый возраст – 99,6 млн. лет назад; нестрогая верхняя граница интервала с вероятностью 95% – 199 млн. лет назад (рассчитана как увеличенный в два раза возраст ископаемого). Априорные параметры: экспоненциальное распределение, среднее (лямбда) = 27.

Калибровочная точка 4. MRCA: *Margaritifera falcata* – *M. laevis* (Bolotov et al. 2016). Абсолютный оцениваемый возраст – 46 млн. лет назад; нестрогая верхняя граница интервала с вероятностью 95% – 92 млн. лет назад (рассчитана как увеличенный в два раза возраст ископаемого). Априорные параметры: экспоненциальное распределение, среднее (лямбда) = 12,5.

Калибровочная точка 5. MRCA: *Margaritifera margaritifera* – *M. dahurica* (Bolotov et al. 2016). Абсолютный оцениваемый возраст – 34 млн. лет назад; нестрогая верхняя граница интервала с вероятностью 95% – 68 млн. лет назад (рассчитана как увеличенный в два раза возраст ископаемого). Априорные параметры: экспоненциальное распределение, среднее (лямбда) = 9,3.

Калибровочная точка 6. MRCA: Margaritiferidae. Минимальный возраст – 125 млн. лет назад, †*Margaritifera idubedae* (Palacios and Sánchez, 1885). Описание и место в филогении: данный вид был отнесен к роду на основании формы раковины, выраженных мантийных отпечатков на внутренней стороне створки и древовидной формы отпечатков у мускулов-замыкателей (Delvene and Araujo 2009). Стратиграфический горизонт и локалитет: готерив-баррем (группа Урбьон, единица В) в районах Вальдеиеро и Вальдемадеры (Навахун,

провинция Риоха) из бассейна Камероса, Испания (Delvene and Araujo 2009). Абсолютный оцениваемый возраст: верхняя граница баррема, 125 млн. лет назад, на основе стратиграфии; нестрогая верхняя граница интервала с вероятностью 95% – 250 млн. лет назад (рассчитана как увеличенный в два раза возраст ископаемого). Априорные параметры: экспоненциальное распределение, среднее (лямбда) = 33,9. Параметры были заданы для пары гаплотипов, относящихся к видам *M. laosensis* и *M. auricularia*.

Таблица 6

Точки калибровки, используемые для оценки времени дивергенции

Точка калибровки	MRCA	Возраст наиболее древнего ископаемого, Ma	Источник
1	Unionidae (<i>Contradens</i> sp. 3 и <i>Lamellidens generosus</i>)	155,0	Graf et al. (2015)
2	Velesunioninae (<i>Alathyria</i> , <i>Lortiella</i> , <i>Microdontia</i> , <i>Velesunio</i>)	99,6	Graf et al. (2015)
3	Hyridellini (<i>Castalia</i> , <i>Diplodon</i> , <i>Triplodon</i>)	99,6	Graf et al. (2015)
4	<i>Margaritifera falcata</i> – <i>M. laevis</i>	46,0	Bolotov et al. (2016)
5	<i>Margaritifera margaritifera</i> – <i>M. dahurica</i>	34,0	Bolotov et al. (2016)
6	Margaritiferidae (<i>M. laosensis</i> и <i>M. auricularia</i>)	125,0	Bolotov et al. (2016)

2.4.3 Реконструкция состояний предковых форм

Были произведены расчеты происхождения форм по типу водоема и типу грунтов с использованием трех различных подходов: Statistical Dispersal-Vicariance Analysis (S-DIVA) (Yu et al., 2010), Dispersal-Extinction Cladogenesis (конфигуратор Лагранжа, DEC) (Ree et al., 2008) и Statistical Dispersal-Extinction

Cladogenesis (непараметрический подход ‘Байеса-Лагранжа’ применительно к биогеографическим событиям, S-DEC) (Beaulieu et al., 2013), встроенных в RASP v. 3.2 (Yu et al., 2015). Использовали набор из 36002 калиброванных по ископаемым двоичных деревьев, которые были скомбинированы при двух запусках BEAST v. 1.8.0 с 10% отбрасываемых деревьев. В качестве сжатого (конденсированного) дерева было использовано заданное, откалиброванное по ископаемым консенсусное дерево, полученное на основе набора деревьев через TreeAnnotator v. 1.8.0. Из обеих групп деревьев были удалены некоторые таксоны, а также все сиквенсы, входящие в аутгруппу при помощи соответствующей опции в программе RASP v. 3.2. В целом было оставлено по одному гаплотипу из каждого предполагаемого биологического вида для того чтобы избежать неопределенностей в биогеографическом анализе. Для проведения расчетов по типу водоема было оставлено по два сиквенса для *Contradens* sp.1, *Contradens* sp.4 и *Contradens* sp.5, так как их гаплотипы относились к разному типу местообитания. Было закодировано 3 типа водоема: горный (A), равнинный (B) и озерный (C). Для расчетов по типу грунтов три гаплотипа было оставлено для *Contradens* sp.1, два – для *Contradens* sp.4, *Contradens* sp.5, *Physunio modelli* и *Physunio eximius*, по причине обитания данных видов на разных типах грунтов. Было закодировано 4 типа грунта: илистый (A), глинистый (B), каменистый (C) и песчаный (D). Оба анализа были проведены по отдельности.

Модели S-DIVA были рассчитаны, используя следующие параметры: max areas = 2; allow reconstruction with max reconstructions = 100 и max reconstructions for final tree = 1000; allow extinctions. Анализы DEC и S-DEC были запущены в соответствии со стандартными настройками и максимальным числом областей = 2 (max areas = 2). В дополнение к результатам, полученным при помощи каждого анализа в отдельности, были использованы обобщенные результаты всех трех модельных подходов благодаря алгоритму встроенному в RASP v.

3.2. Датированное филогенетическое дерево было построено на основе комбинированных данных с расчетом наиболее вероятных сценариев.

В данном анализе рассчитывается вероятность двух типов аллопатрического видообразования – викариантного видообразования и расселения с последующей изоляцией (дисперсного видообразования). Викариантное видообразование заключается в пассивном разделении популяции на субпопуляции в пределах одного ареала под действием преимущественно абиотических факторов. Например, в результате изменения рельефа (формирование горных цепей или новых рек). Дисперсное видообразование происходит преимущественно под действием биотических процессов и заключается в расселении популяции, когда часть особей активно перемещается и захватывает новый ареал.

ГЛАВА 3. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ПО ЭКОЛОГИИ НАЯД ИНДОКИТАЯ

Наяды или пресноводные моллюски из отряда Unionoida являются обитателями пресных водоемов – рек и озер – практически всех континентов, за исключением Антарктиды (Graf, 2007). Значительное разнообразие моллюсков сосредоточено в Ориентальном регионе, фауна которого является второй по величине в мире после Палеарктики (Graf, 2013) и насчитывает, по крайней мере, 218 видов наяд. Среди субрегионов значительной фауной отличается полуостров Индокитай, включая не менее 90 видов из семейства Unionidae и один вид Margaritiferidae (Graf & Cummings, 2007, Köhler et al., 2012). Среди них находится большое число эндемичных видов, поэтому такая фауна является уникальной и требующей детального изучения (Köhler et al., 2012).

С территории Ориентального региона, опираясь главным образом на форму раковины и внутренние морфологические параметры, было описано значительное количество видов Unionoida еще в XIX-начале XX веков. В настоящее время для территории Юго-Восточной Азии используется классификация, сделанная Naas 1969 в целом для Индокитая, а также Brandt (1974) для Таиланда; Subba Rao (1989) для Бирмы и Индии. Значительная часть видов требует таксономической ревизии с применением комплексного подхода, включающего морфологические, молекулярно-генетические и филогенетические методы. Наиболее точные представления о таксономии можно получить, исследуя топотипы каждого номинально вида или подвида. Известно несколько работ, проведенных с использованием филогенетического подхода (Pfeiffer & Graf, 2013, 2015, Lopes-Lima et al., 2016), в значительной мере улучшивших знания о таксономии индокитайских наяд на уровне семейств и триб. Однако классификация на родовом и видовом уровне все еще остается недостаточно понятной и основана главным образом на старых

публикациях 19 и 20-х веков, использующих морфологические подходы (Köhler et al., 2012; Graf, 2013).

Пресноводные двустворчатые моллюски являются организмами, чувствительными к изменениям, происходящим в окружающей среде, так называемыми биоиндикаторами (Bauer, 2001). По их состоянию можно судить об экологической ситуации в тропических водоемах и степени разрушения природных экосистем.

На сегодняшний день согласно Köhler et al. (2012) на территории Индокитая зарегистрировано 112 видов пресноводных двустворчатых моллюсков, из которых большая часть видов попадает в Красную книгу Международного союза охраны природы (The IUCN Red list of Threatened Species). На территории Мьянмы, Таиланда и Лаоса в список попадают 69 видов пресноводных моллюсков. Большинство из них относятся к видам с минимальным риском угрозы исчезновения (37 видов, 54%), часть – имеют статус недостатка данных (29 видов, 43%) и три вида относятся к категории вымирающих (*Margaritifera laosensis*, *Modellnaia siamensis* и *Physunio ferrugineus*). Согласно Красной книге для основной массы индокитайских видов неизвестно состояние популяций, для трех – зарегистрировано сокращение численности (*Hyriopsis bialata*, *Chamberlainia hainesiana* и *Hyriopsis myersiana*) и для двух видов состояние популяции отмечено как стабильное (*Parreysia corrugata* и *Parreysia occata*) (The IUCN Red list of Threatened Species. Version 2016-3).

Согласно исследованиям Köhler et al. (2012), в бассейне Меконга, отличающегося высоким эндемизмом фауны, обнаружено значительное количество видов, потенциально находящихся под угрозой исчезновения, связанные со строительством дамб в Лаосе, Камбодже и Вьетнаме. Также такие виды найдены в озере Инле (Мьянма).

Принимая во внимание высокий эндемизм фауны Индокитая, можно предположить, что данный список является неполным и на самом деле

существует гораздо большее число видов, требующих изучения и охраны. Большинство районов Индокитая, в особенности горных, не исследованы и нет информации относительно видового состава и состояния популяций.

Индокитайские наяды, как и все представители Unionoida ведут малоподвижный донный образ жизни, нередко наполовину или полностью зарывшись в грунт (Догель, 1981; Шарова, 2002; Graf, 2007). Они являются уникальными организмами за счет своего необычного жизненного цикла, который совмещает как период заботы о потомстве, так и стадию паразитизма на пресноводных рыбах (рис. 6) (Абдурахманов, 2001).

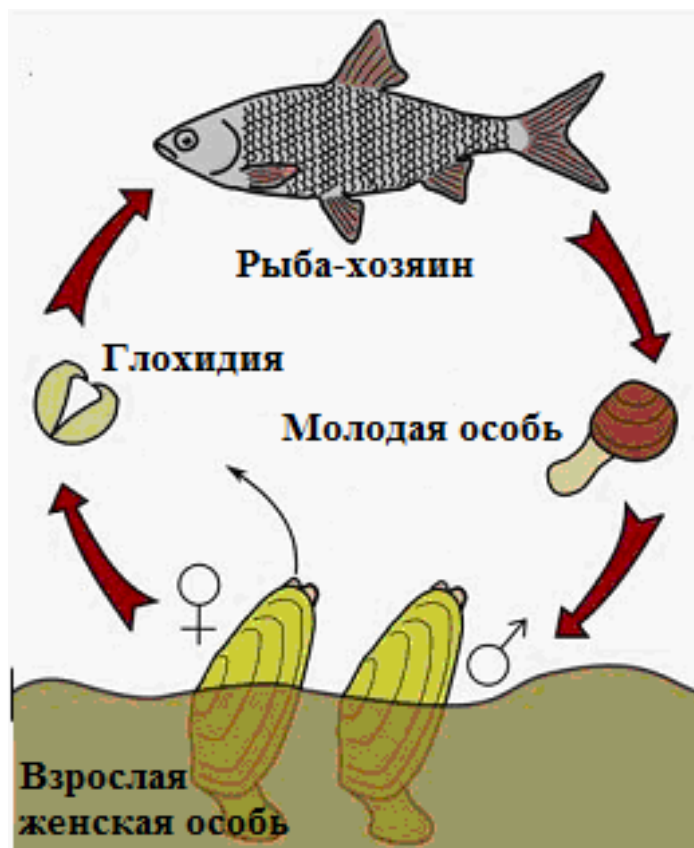


Рис. 6. – Жизненный цикл Unionoida (Zieritz, 2010)

Моллюски откладывают яйца в жабры, где из них развиваются двустворчатые личинки – глохидии. Глохидия имеет тонкостенную двустворчатую раковину с крючками или без крючков на брюшном крае. Посреди брюшной поверхности выдается тонкая липкая нить биссуса – секрета,

выделяемого биссусовой железой (Догель, 1981; Шарова, 2002). Наяды выталкивают через выводной сифон глохидии в воду, которые с помощью биссусной нити прикрепляются к жабрам или плавникам проплывающих рыб, и затем глохидии, имеющие крючок, зубцами раковины внедряются в их ткани, образуя подобие опухоли. Питаясь за счет хозяина, личинка растет, превращаясь в маленького моллюска, опухоль на коже рыбы лопаается, и молодая ракушка выпадает на дно. Личиночная стадия длится от нескольких недель до нескольких месяцев. Период временного паразитизма выгоден в смысле питания, а главное в обеспечении расселения малоподвижных наяд на дальние расстояния (Догель, 1981; Шарова, 2002).

Как правило, выделяют пять основных типов строения глохидий: 1) с S-образным крючком (S-shaped hooked); 2) с крючком в виде шипа (hooked with basal spines); 3) без крючка (unhooked); 4) топорovidные (axe-head); 5) билатерально-ассиметричные (Graf & Cummings, 2006; Thorp & Rogers, 2014; Pfeiffer & Graf, 2015).

Считается, что большие глохидии с крючком (рис. 7А) являются наиболее распространенными по форме среди Unionoidea, в то время как маленькие и не имеющие крючка глохидии встречаются только у более специализированных видов с ограниченным распространением (рис. 7Б) (Wächtler et al., 2001; Graf & Cummings, 2006).

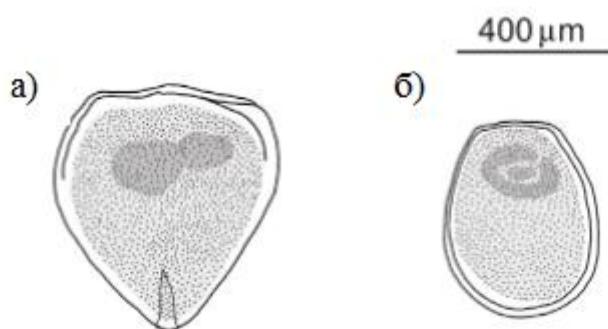


Рис. 7 . Строение глохидий, характерное для индокитайских видов моллюсков: а – имеющие крючок; б – без крючка.

Для индокитайских пресноводных двустоворчатых моллюсков характерно два типа глохий: билатерально-ассиметричные и не имеющие крючка. Билатерально-ассиметричные глохии зарегистрированы у пяти родов *Contradens* Hass, 1913; *Trapezoideus* Simpson, 1900; *Physunio* Simpson, 1900; *Pseudodon* Gould, 1844; и *Solenaiia* Conrad, 1869 (Ortmann, 1916; Panha & Eongprakornkeaw, 1995; Deen et al., 2008, Pfeiffer & Graf, 2015). Глохии без крючка характерны для представителей Parresiinae (родов *Lamellidens*, *Parreysia*, *Oxinaia*, *Scabies*, *Radiatula*) и Gonideinae (родов *Pseudodon* и *Pilsbryconcha*), а также рода *Ensidens* (Rectidentinae).

Согласно более детальному исследованию, проведенному Pfeiffer & Graf (2015), виды *Contradens* sp. (UMMZ 304653) и *Physunio eximius* (ANSP 3612) обладают билатерально-ассиметричными глохидиями (рис. 8). Ассиметричные глохидии также характерны для *Trapezoideus exolescens*. В свою очередь *Pseudodon cumingii* (UMMZ 304648) и *Solenaiia soleniformis* (BMNH 1926.1.26) обладают глохидиями без крючка.

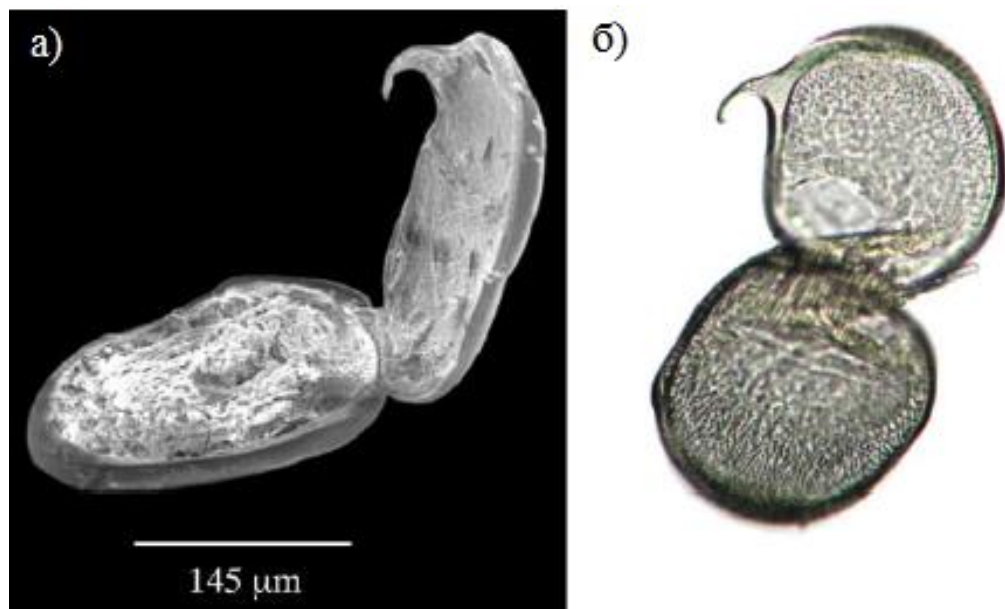


Рис. 8. – Изображения билатерально-ассиметричных глохий, полученные с помощью электронного микроскопа. а – *Contradens* sp. (UMMZ 304653); б – *Physunio eximius* (10×; ANSP 3612) (Pfeiffer & Graf, 2015).

Отростки у билатерально-ассиметричных глохий могут служить аналогией прикрепления (крючка) у Unioninae и Hyriidae для внедрения в ткани. В свою очередь глохии, не имеющие крючка, паразитируют главным образом на жабрах рыб-хозяев (Lefevre & Curtis, 1910; Hoggarth & Gaunt, 1988; Bauer, 1994, 2001; Shadoan & Dimock, 2000; Jansen, Bauer & Zahner-Meike, 2001).

У большинства индокитайских видов рыба-хозяин не известна, и данные о жизненном цикле и распространении очень ограничены. Известно, что для *Contradens contradens* хозяином служит *Cirrhinus jullieni* из семейства карповых. Также был определен хозяин для *Physunio superbus* – желтый сомик *Mystus nemurus* (Panha, 1990). Исследование, проведенное (Panha, 1990) показало, что виды рыб семейств Cyprinidae, Bargidae и Eleutridae могут инфицироваться глохидиями *Pylsbryochonha exilis*, *Physunio superbus*, *Contradens contradens*, *Pseudodon cambojiensis*, *P. vondembuschianus*, *Ensidens ingallsianus*, *Scabies crispate*, *Hyriopsis myersiana*. Однако конкретные соответствия глохидия – рыба-хозяин не были установлены.

Распространение и типы местообитаний отдельных видов наяд Индокитая также недостаточно изучены. Наиболее широко распространенный по территории полуострова вид рода *Contradens*, *C. contradens* Lea (1838), упомянутый ранее, обитает в различных типах водоемов, реках, каналах, прудах. Данных о конкретных состояниях популяций *C. contradens* нет, однако считается, что основными угрозами являются загрязнение и деградация местообитаний (Bogan, 2012).

Еще один распространенный вид на территории Индокитая *Trapezoideus exolescens* населяет речные бассейны Мьянмы (район Мандалая, Пегу, Танессерима, Бамо), Тайланда, Лаоса, Камбоджи, а также Индии и Суматры (Brandt, 1974; Subba Rao, 1989; Graf & Cummings, 2007, 2015; Nabhitabhata, 2009; Madhyastha, & Daniel, 2010; Jing & Zhuang, 2013; Tripathy & Mukhopadhyay, 2014). Обитает преимущественно в прудах. Данные о

состоянии популяций также ограничены, известно, что данный вид моллюска используется в пищу местными жителями (Madhyastha, & Daniel, 2010).

Водотоки Индокитая, а также Индии заселяют представители рода *Lamellidens*. Одного из представителей рода, *Lamellidens corrianus*, (Subba Rao, 1989; Nesemann et al., 2007, Ramakrishna and Dey, 2007) находят на песчаных, илистых и глинистых грунтах в крупных равнинных реках предпочитает проточные водоемы с богатым зообентосным сообществом (Nesemann et al., 2007). Еще один представитель рода, *Lamellidens marginalis*, обитает преимущественно в стоячей воде: канавах, прудах, озерах. Оба вида используются в качестве источника пищи и для изготовления украшений.

Исследование, проведенное Panha (1990) на территории центрального Таиланда в сельскохозяйственных районах, показало, что такие виды, как *Pylsbyochonha exilis*, *Contradens contradens*, *Pseudodon cambojiensis*, *Ensidens ingallsianus* и *Scabies crispata* могут обитать совместно. Они были найдены в канале вблизи рисовых полей. В то время как *Physunio superbus* и *Hyriopsis myersiana* были обнаружены на глубине более чем 2 метра (2 – 7 м для *Hyriopsis myersiana*) в канале для орошения. Согласно исследованию такой вид, как *P. vondembuschianus*, был редок и найден только в нескольких каналах вблизи рисовых полей (глубина 1,4 – 1,95 м) с глинистым дном и щелочным значением pH = 7,7 – 8,4.

В таких каналах наяды испытывают значительный стресс во время сухого сезона, когда уровень воды становится минимальным и начинается так называемое цветение воды и заиливание водоема. Таким образом, канал превращается в стоячий водоем, что приводит к высокой смертности моллюсков.

Влияние на распространение наяд в каналах оказывает тип грунта и наличие или отсутствие растительности. Наиболее богатая фауна была обнаружена в местах, где грунт состоял из толстого слоя глины, в то время как в водоемах с илистым дном, покрытых слоем растительности популяции

отличались очень низким разнообразием. В каналах видом-доминантом стал *Pylsbyochonha exilis*, менее многочисленными были *C. contradens* и *E. ingallsianus*. *Hyriopsis myersiana* предпочитал песочный, хорошо аэрируемый грунт. Таким образом, виды *Pylsbyochonha exilis*, *C. contradens* и *E. ingallsianus* обладают хорошей адаптивной способностью и могут обитать в заиленных водоемах с пониженным содержанием кислорода.

Однако не все наяды способны приспосабливаться к таким условиям. Например, единственный тропический представитель семейства Margaritiferidae *Margaritifera laosensis*, тяготеет к горным рекам с быстротекущим водотоком, крупнодисперсным субстратом и низкой концентрацией растворенных минеральных и органических веществ. Однако, в условиях Ориентального региона водотоки с подобными условиями встречаются только в горных районах. Поэтому *M. laosensis* имеет дисперсное распространение, популяции приурочены к горным притокам. Кроме того, негативный эффект на распространение лаосской жемчужницы оказывает гидростроительство и повышенное содержание биогенных элементов (азот и фосфор). Поэтому небольшие популяции *Margaritifera laosensis* расселяются вдоль берегов под корнями деревьев или кустарников. Это служит своего рода адаптацией к быстро изменяющимся условиям вследствие регулирования потока и загрязнения (Bolotov et al., 2014).

Кроме того, тропические водоемы подвержены пересыханиям во время сухого сезона (март – май) и наводнениям во время сезона муссонных дождей (июнь-сентябрь) (Dudgeon, 1999). От пересыхания в первую очередь страдают мелкие реки и ручьи, что приводит к эрозии (Dudgeon, 2000). Наиболее стабильными местообитаниями являются каналы, так как благодаря своему плотному субстрату в меньшей степени страдают от наводнений (Resh, 1988).

Моллюски отряда Unionoidea выполняют важные функции в экосистемах, являясь биофильтраторами, способными пропускать через мантийную полость огромные количества воды за счет работы ресничного эпителия мантии, жабр и

ротовых лопастей, обеспечивают высвобождение биогенных элементов и перемешивание донных осадков (Догель, 1989; Zieritz, 2010). Таким образом, снижение их численности оказывает ключевое влияние на состояние пресноводных систем и их обитателей, а сами они являются индикаторами загрязнения окружающей среды.

Информация об индокитайских видах по большей части общая. Видовое разнообразие Мьянмы и Лаоса практически не исследовано, особенно в высокогорных труднодоступных северных районах, поэтому данных об экологии моллюсков ограничены и требуют уточнения.

ГЛАВА 4. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

ВИДОВОЙ СОСТАВ НАЯД ИНДОКИТАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ НА ПРИМЕРЕ РОДОВ *CONTRADENS* И *LAMELLIDENS*

4.1 Число видов родов *Contradens* и *Lamellidens* и их распределение по речным бассейнам

Согласно результатам РТР-анализа (рис. 9), полученным на основе уникальных гаплотипов гена COI с использованием онлайн сервиса по автоматическому разделению массива сиквенсов на предполагаемые виды, оценочное число видов рода *Lamellidens* и трибы Contradentini составило 22. Исключая индийскую линию пресноводных двустворчатых моллюсков (номера NCBI's GenBank: JQ861126, KF690121, KF690119, JQ861227, KF690117), внутри рода *Lamellidens* было выделено 5 видов моллюсков, трибы Contradentini – 12 видов, среди которых морфологически к роду *Contradens* относятся 9 видов, 2 вида – к роду *Physunio* и один к *Trapezoideus*.

Принимая во внимание только собственные сборы, на территории Индокитая было выделено 12 видов. Практически все клады получили высокие поддержки $>0,75$. Наименьшие значения байесовской апостериорной вероятности были зарегистрированы для трех видов, среди которых *P.modelli* с BPP=0,68 из бассейна Меконга (Таиланд), *Contradens* sp. 2 из бассейна Ситауна (Мьянма) с BPP=0,72, а также *L. marginalis* из бассейна Каладан с BPP=0,73. В целом значения байесовской апостериорной вероятности варьировались в пределах BPP = 0,68 – 1,00.

Каждый вид был распространен только в пределах определенного бассейна. В речном бассейне Ирравади было зарегистрировано 2 вида, Меконга – 4 вида, Салуина – 3 вида, Ситауна – 2 вида, по одному виду из рек Каладан и Тавой.

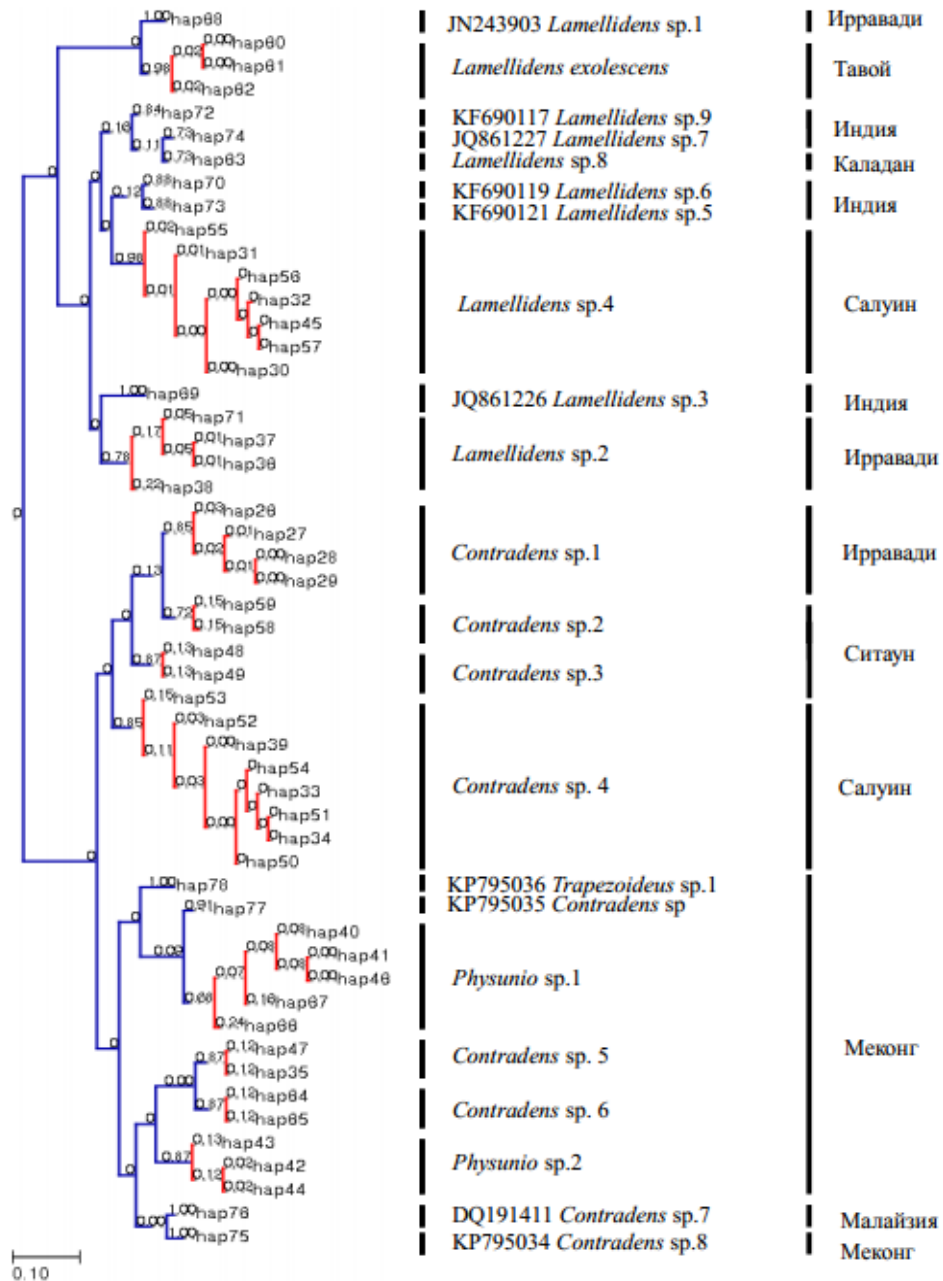


Рис. 9 – Филогенетическое дерево, полученное на основе РТР-анализа.

Красным цветом обозначены гаплотипы, относящиеся к одному виду

Уровни дивергенции (р-расстояния, %) между видами, рассчитанные на основе двухпараметрической модели Кимуры, варьируются в разной степени внутри трибы *Contradentini* (табл. 7) и рода *Lamellidens* (табл. 8). Максимальный уровень дивергенции внутри *Contradentini* равен $15,7 \pm 1,5\%$ по

COI между видами *Contradens* sp. 1 (бассейн Ирравади) и *Contradens* sp. 5 (бассейн Меконга), однако по морфологическим признакам они отнесены к одному роду. Выделенные в отдельный род *Physunio* гаплотипы имеют значения р-расстояний в пределах 10,5 – 14,6 % по отношению к остальным сиквенсам трибы, что не превышает максимального для рода *Contradens*.

В ходе сравнения р-расстояний между сиквенсами митохондриального (COI) и ядерного (28S рРНК) фрагментов генов были также отмечены некоторые несоответствия в скорости накопления замен. Ядерные гены считаются медленнее эволюционирующими по сравнению с митохондриальными, и частота замен внутри консервативных участков должна быть меньше.

Наименьший уровень дивергенции на основе гаплотипов митохондриального гена COI был зарегистрирован между видами *C. sp.1* из бассейна Ирравади и *C.sp. 2* из бассейна Ситауна, равный 2,7 %. Данное значение является пограничным для Unionidae, так как находится в пределах 2 – 3%, однако уровень различия по ядерному гену 28S составил 0,3 %, что свидетельствует уже о межвидовой дивергенции.

C. sp.5 и *C. sp. 6*, относящиеся к бассейну Меконга (Лаос) по митохондриальному гену (р-расстояние = 3,8 %) являются разными видами, но по 28S рРНК не имеют замен. Согласно РТР-анализу они четко расходятся на две разные клады с высокой поддержкой (BPP = 0,87). Вероятно, что дивергенция данных таксонов началась сравнительно недавно, и они перешли к уровню подвидов. Похожая ситуация наблюдалась для видов *Contradens* sp. 7 и *Contradens* sp. 8 (рис. 9, согласно РТР-анализу BPP = 1,00), взятых из базы данных NCBI's GenBank. По гену COI уровень дивергенции составил 3,5% (межвидовой уровень), но в свою очередь они оказались идентичны по ядерному гену 28S рРНК. Согласно публикациям (Graf, 2002; Graf & Cummings, 2006; Pfeiffer & Graf, 2015), в которых фигурируют данные нуклеотидные последовательности, они определены к одному виду *Contradens contradens*.

Таблица 7

Средние уровни дивергенции (p-расстояния, %) между видами трибы *Contradentini*, рассчитанные на основе гаплотипов митохондриального гена COI (ниже диагонали) и ядерного гена 28S (выше диагонали)

№ п/п	Вид	C.sp.1	C.sp.2	C.sp.3	C.sp.4	C.sp.5	C.sp.6	<i>P. eximius</i>	<i>P. modelli</i>
1	C.sp.1	-	0,3±0,2	0,4±0,2	0,1±0,1	1,4±0,2	1,4±0,2	1,4±0,4	0,9±0,3
2	C.sp.2	2,7±0,6	-	0,1±0,1	0,4±0,2	1,7±0,4	1,7±0,4	1,7±0,4	1,1±0,4
3	C.sp.3	6,1±1,0	7,2±1,1	-	0,5±0,3	1,8±0,4	1,8±0,4	1,8±0,5	1,2±0,4
4	C.sp.4	8,2±1,1	8,4±1,1	7,1±1,0	-	1,4±0,4	1,4±0,4	1,4±0,4	0,9±0,3
5	C.sp.5	15,7±1,5	14,9±1,5	13,9±1,5	11,6±1,3	-	0	0,3±0,2	1,6±0,4
6	C.sp.6	14,8±1,6	14,5±1,6	14,0±1,5	11,7±1,3	3,8±1,2	-	0,3±0,2	1,6±0,4
7	<i>P. eximius</i>	12,3±1,3	12,8±1,4	12,8±1,4	11,4±1,2	11,6±1,3	10,5±1,3	-	1,9±0,4
8	<i>P. modelli</i>	13,5±1,4	14,1±1,5	13,7±1,5	12,6±1,3	11,6±1,3	14,6±1,5	12,8±1,3	-

Таблица 8

Средние уровни дивергенции (p-расстояния, %) между видами рода *Lamellidens*, рассчитанные на основе гаплотипов митохондриального гена COI (ниже диагонали) и ядерного гена 28S (выше диагонали)

№ п/п	Вид	<i>L. generosus</i>	<i>L. indawgyiensis</i>	<i>L. marginalis</i>	<i>L. exolescens</i>	<i>L. corrianus</i>
1	<i>L. generosus</i>	-	0,7±0,3	0,4±0,2	1,7±0,5	2,9±0,6
2	<i>L. indawgyiensis</i>	10,9±1,2	-	0,3±0,2	1,6±0,4	1,9±0,6
3	<i>L. marginalis</i>	7,4±1,0	8,3±1,2	-	1,7±0,4	2,2±0,7
4	<i>L. exolescens</i>	16,6±1,6	15,2±1,5	15,3±1,5	-	1,0±0,5
5	<i>L. corrianus</i>	18,1±1,8	17,5±1,7	16,9±1,7	4,8±0,9	-

Среди видов *Contradentini* из бассейна Меконга (3,8 – 14,6 %) уровень дивергенции сравнительно выше, чем из бассейнов Ирравади, Салуина и Ситауна (2,7 – 8,4 %). Рассматривая значения p-расстояний внутри *Contradentini* можно сделать предположение об отнесении видов, входящих в данную трибу, к одному роду *Contradens*.

Внутри рода *Lamellidens* наблюдается значительный уровень дивергенции между видами, в среднем от 7,4 % до 18,1 %. Виды *Lamellidens corrianus* из бассейна Ирравади и *Lamellidens exolescens* из бассейна реки Тавой имеют максимальные значения p-расстояния как по митохондриальному (COI), так и по ядерному гену (28S рПНК), между собой отличаются незначительно (p-

расстояние COI = 4,8 %; p-расстояние 28S рРНК = 1 %). Принимая во внимание результаты РТР-анализа, группа *Lamellidens corrianus*+*Lamellidens exolescens* выделяется в отдельную ветку среди всех представителей рода. Гаплотипы *Lamellidens* из Северного Индокитая (бассейны Ирравади и Каладана) близки к сиквенсам из Индии. *L.generosus*, *L. indawgyiensis* и *L.marginalis* имеют уровни дивергенции по митохондриальному гену в пределах 7,4 % и 10,9 %, а по ядерному – 0,3 – 0,7 %.

Филогения, построенная на основе комбинированного набора данных (5 участков: 3 кодона COI + 16S рРНК + 28S рРНК), используя ВІ и ML-методы, показана на рисунке 10. Топология филогенетических деревьев, полученных в результате двух разных методов, имеет некоторые отличия, главным образом внутри аутгруппы, относительно позиции клады Margariferidae и ее отдельных видов. Согласно ML-анализу (BS = 13), данная клада является сестринской к таким таксонам аутгруппы как Iridinidae, Etheriidae и Mycetopodidae, а в ВІ-анализе Margariferidae оказалась ближе к Unionidae (BPP=0,65). Расположение остальных клад одинаково для обоих анализов. В целом поддержки, полученные в результате Байесовского подхода выше, чем в ML-анализе, поэтому за основную топологию было принято дерево, построенное на основе ВІ-анализа.

Согласно построенной филогении среди Unionidae было выделено две основных клады, принадлежащие родам *Contradens* (1.00/96) и *Lamellidens* (1.00/100). Данные группы получили высокие поддержки как в ВІ-, так и ML-анализе. Внутри *Contradens* выделено две подклады, которые имеют четкое разделение по речным бассейнам. К первой подкладе относятся 4 вида рода *Contradens* из бассейнов Салуина (*C. sp. 4*), Ситауна (*C. sp. 2* и *C. sp. 3*) и Ирравади (*C. sp. 1*). Все четыре вида имеют довольно высокие поддержки в ВІ-анализе. Согласно ML-анализу *Contradens sp. 4* получил более низкое значение BS = 53.

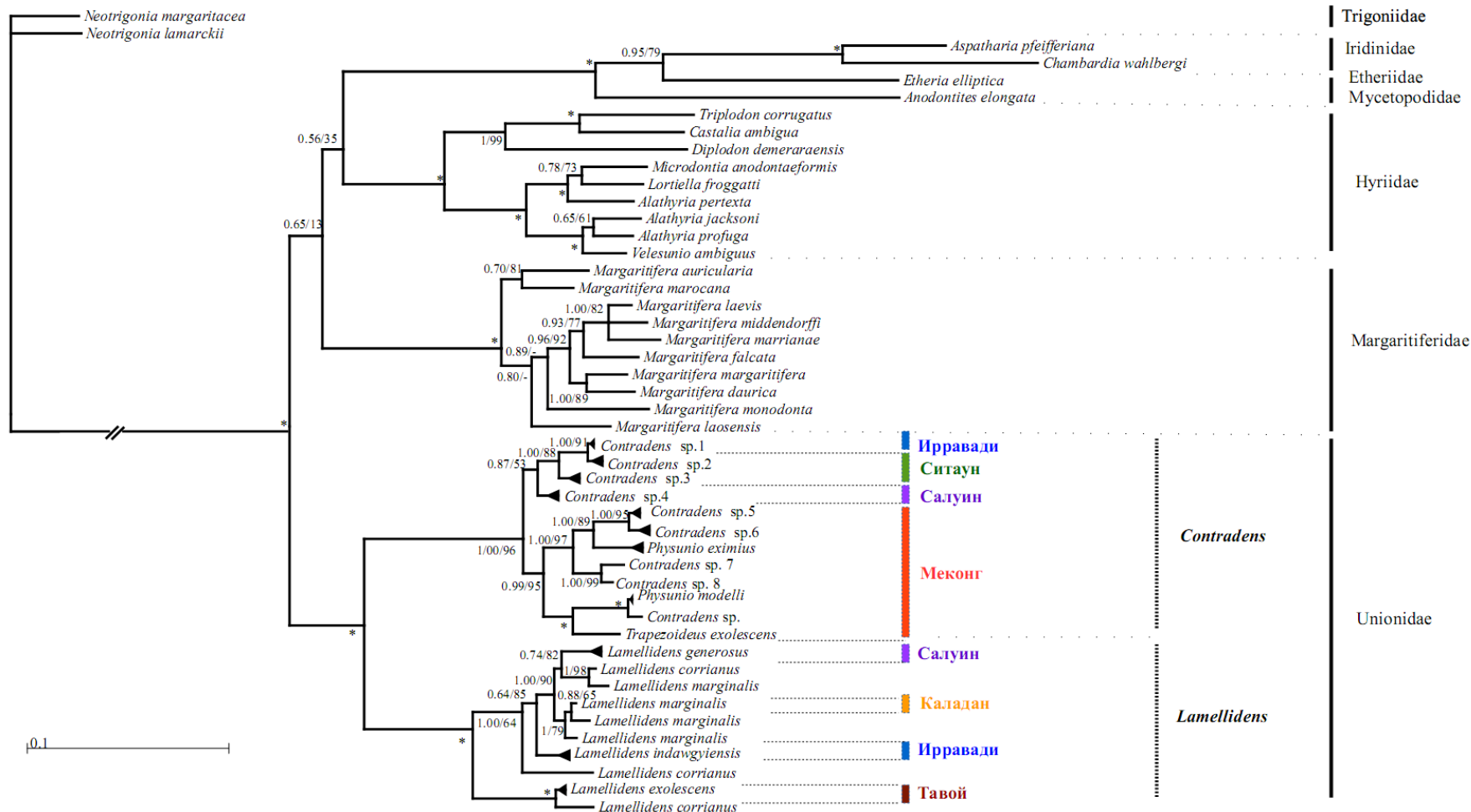


Рис. 10. – Филогенетическое дерево, построенное на основе трех генов (3 кодона COI+16S+28S). Величины возле узлов обозначают значения байесовской апостериорной вероятности (BPP) и бутстреп-поддержек (BS), полученных в результате Байесовского анализа и анализа максимального правдоподобия соответственно. Звездочками (*) обозначены поддержки = 1.00/100.

Вторая подклада включает представителей из бассейна Меконга, которая в свою очередь подразделяется на две группы. В первую входят *C.sp.5* и *C.sp. 6* и *Physunio eximius*, *C.sp. 7* и *C. sp.8*; во вторую – *Physunio modelli*, *C.sp.* и *T.exolescens*.

Принимая во внимание топологию дерева, внутри рода *Contradens* присутствуют представители других родов *Physunio* и *Trapezoideus*. Соответственно, сложно говорить о монофилетичности данного таксона. Род *Contradens*, как таксономическая единица, проявляет свойства парафилетической группы. Клада *Lamellidens* является строго монофилетичной (BPP/BS = 1.00/100). Внутри рода выделяются две подклады. В одну из них входят представители видов *L. generosus*, *L. indawgyiensis*, *L. marginalis* и *L.corrianus*: первые три вида из Северного Индокитая и Индии, *L.corrianus* – из Индии. Вторая подклада включает *L.exolescens* и *L.corrianus* с территории Мьянмы.

На основе морфологического анализа формы раковины представителей рода *Contradens* методом коэффициентов Фурье были определены две значимые главные компоненты. Первая главная компонента (PC1) объясняет 80,66 % от общего изменения формы раковины (в сагиттальной плоскости), в то время как вторая главная компонента (PC2) – 7,79%. На рисунке 11 изображены крайние варианты формы раковины (-2StD; +2StD). Первая компонента отражает изменение формы раковины от удлинненно-овальной без кия к раковине с хорошо выраженным килем и скошенным задним краем. Вторая компонента отражает изменение кривизны брюшного края – от слегка-вогнутого до выпуклого скругленного и формы спинного края – от скругленной до скошенной.

Фурье-анализ формы раковин показал небольшую межвидовую изменчивость этой характеристики у представителей рода *Contradens*. На графике анализа главных компонент видно, что группы точек видов *C. sp. 1*, *sp. 2*, *sp. 3*, *sp. 4*, *sp. 5* и *sp. 6* характеризуются значительной степенью перекрытия

областей 95% эллипса вероятности. Наибольшее перекрытие наблюдается для видов *C. sp. 4*, *C. sp. 5* и *C. sp. 6*, *C. sp. 2* и *C. sp. 3*, в меньшей степени для *C. sp. 1*, точки которого попадают в эллипс *P. eximius*, однако практически не перекрываются с массивом его значений. В целом *C. sp. 1*, *sp. 2*, *sp. 3*, *sp. 4*, *sp. 5* и *sp. 6* обладают характерной для рода формой раковины с небольшими вариациями, которая соответствует усредненному значению по обеим компонентам PC1 и PC2. В свою очередь *P. eximius* и особенно *P. modelli* формируют облака точек, практически не перекрывающиеся со значениями представителей рода *Contradens*. График показывает, что *P. modelli* в большей степени отличается от остальных видов в силу значительной вариабельности по PC2, а *P. eximius* – по PC1.

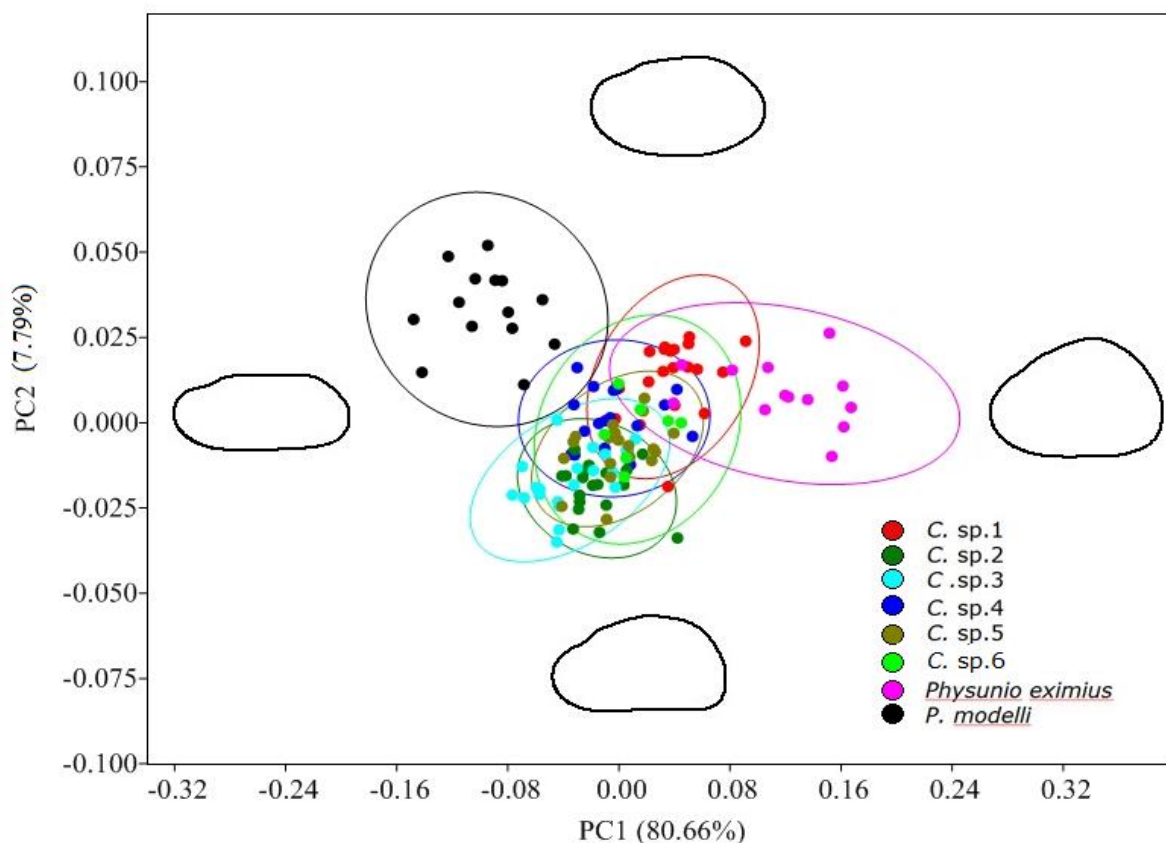


Рис. 11. – Анализ формы раковины видов рода *Contradens* методом коэффициентов Фурье. Цветными окружностями обозначены 95% эллипсы вероятности; приведены крайние варианты форм раковин (-2StD; +2StD). Брюшным краем раковина ориентирована к горизонтальной оси PC1, передним краем – к вертикальной оси PC2

Для представителей рода *Lamellidens* также были определены две значимые главные компоненты. Первая главная компонента (PC1) объясняет 83,59 % от общего изменения формы раковины (в сагиттальной плоскости), а вторая главная компонента (PC2) – 7,35%. Четыре крайние варианта формы раковины (-2StD; +2StD) отображены на рисунке 12. Значения первой и второй компонент имеют широкий диапазон. Первая компонента определяет изменение формы раковины от вытянутой с вогнутым брюшным краем до раковины с выраженным килем и скругленным брюшным краем. Вторая компонента показывает изменения формы заднего края – от скошенного до вогнутого и брюшного края – от прямого до скругленного.

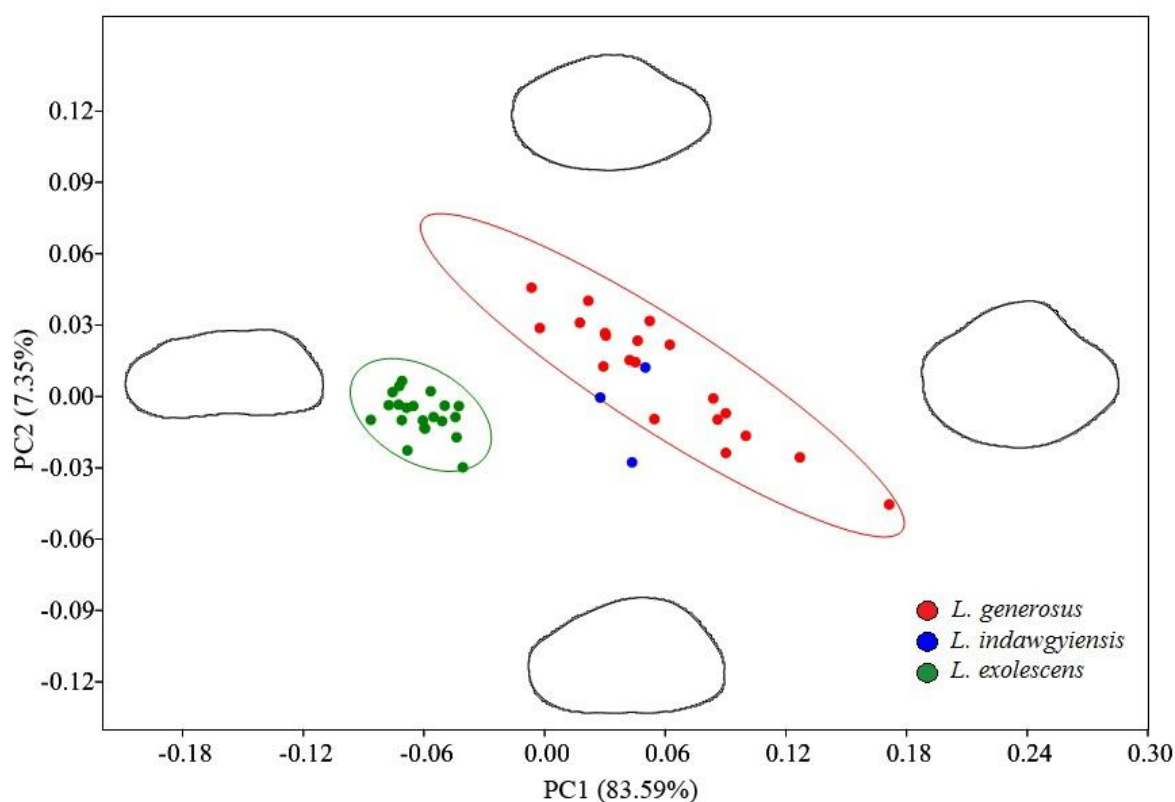


Рис. 12. – Анализ формы раковины видов рода *Lamellidens* методом коэффициентов Фурье. Цветными окружностями обозначены 95% эллипсы вероятности; приведены крайние варианты форм раковин (-2StD; +2StD). Брюшным краем раковина ориентирована к горизонтальной оси PC1, передним краем – к вертикальной оси PC2

Виды *L. generosus* и *L. exolescens* формируют отдельные облака точек, принадлежащие 95% эллипсам вероятности, что свидетельствует о четкой дифференциации данных видов по форме раковины. Для представителей *L. indawgyiensis* в наличии имелось только три образца, и при нанесении на график две точки попали в область, принадлежащую *L. generosus*, а одна точка вышла за пределы эллипса. Малое количество раковин *L. indawgyiensis* не дает в полной мере оценить расположение точек на общем графике. Вероятно, при наличии большего количества образцов, а также в силу сходной формы раковин *L. generosus* и *L. indawgyiensis* наблюдалось бы перекрытие областей точек в той или иной степени. Вид *L. generosus* имеет значительную вариабельность внутри одного вида, причем изменения наблюдаются как по первой, так и второй компоненте. Раковины *L. marginalis* и *L. corrianus* не были включены в анализ, так как в наличии было только по одной раковине представителей данных видов.

Визуально оценивая раковины, можно выделить значительные сходства между видами *C. sp.2* и *C. sp.3* (рис. 13). По морфологии изначально они были отнесены к одному виду, однако принимая во внимание генетический анализ, уровень дивергенции между образцами составил $7,2 \pm 1,1\%$ по гену COI и $0,1\%$ по гену 28S (см. Таблицу 7), что свидетельствует о четкой межвидовой изменчивости.

Объяснить это можно недавним расхождением видов под действием изоляции, которые еще не успели изменить фенотип. Виды были найдены в реках Стоун и Коклю, относящихся к одному бассейну Ситауна.

Обратная ситуация была среди представителей вида *Contradens sp.4*, которые по форме раковины отличались друг от друга (рис. 14), но генетически были отнесены к одному виду, не превышая уровня межвидовой дивергенции. Образцы данного вида были отобраны из озера Инле и равнинной реки Нам Пилу, а также ее притока (Змеиный ручей). Вероятно, что несколько разные

типы местообитаний с отличающимися условиями среды способствовали изменению формы раковины.

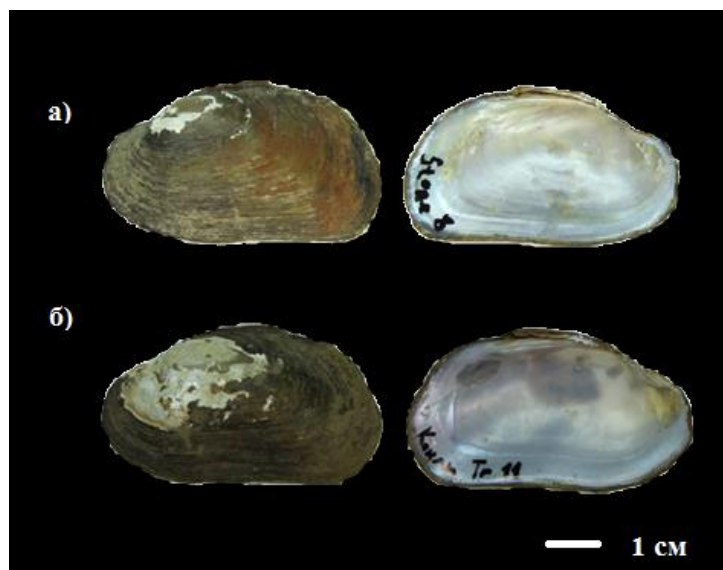


Рис. 13. – Строение раковины *Contradens* sp.2 (р. Стоун, бассейн Ситауна, Мьянма; кат. номер biv0144/8) (а) и *Contradens* sp.3 (р. Коклю, бассейн Ситауна, Мьянма; кат. номер biv0155/11) (б)

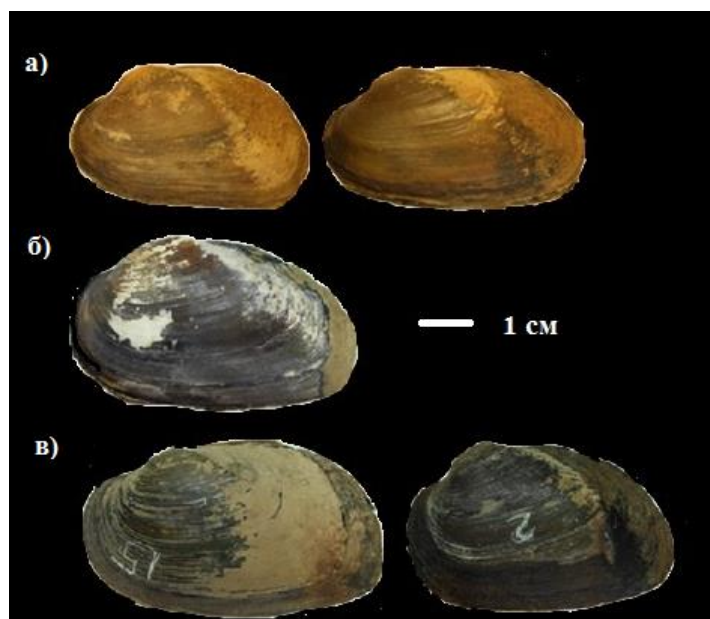


Рис. 14. – Изменчивость формы раковины внутри вида *Contradens* sp.4 из бассейна Салуина, Мьянма: а – озеро Инле (кат. номера biv0114, biv0115); б – Нам Пилу (кат. номер biv0140); в – Змеиный ручей, приток Нам Пилу (кат. номера biv0139/15, biv0143/2) .

Данные факты отражают противоречия между результатами, полученными с использованием молекулярно-генетического метода и традиционной морфологии. По этой причине изучение таксонов должно проводиться с использованием комплексного подхода (Bolotov et al., 2015; Konopleva et al., 2016), включающего как морфометрию и анализ контуров раковины, так и учитывать изменения в геноме с последующей филогенетической реконструкцией. При этом должны приниматься во внимание изменения происходящие, как в митохондриальных, так и ядерных генах, чтобы исключить варианты гибридизации или других ошибок идентификации.

В целом по разделу можно сделать вывод относительно видового состава родов *Contradens* и *Lamellidens* в исследуемых тропических бассейнах Индокитая. На основании комплексного анализа определено, что род *Contradens* представлен 12 видами, род *Lamellidens* – 5 видами. Род *Contradens* проявляет свойства парафилетичной группы, род *Lamellidens* – строго монофилетичен. Наибольшее число видов (8 видов) и высокий уровень дивергенции между ними (3,8 – 14,6 %) по сравнению с другими речными системами обнаружен в бассейне Меконга.

4.2 Экологическая характеристика видов родов *Contradens* и *Lamellidens*

Виды родов *Contradens* и *Lamellidens* можно подразделить на группы по типу местообитания, с некоторыми особенностями грунта и характера водотока (табл. 9, 10).

Большинства видов рода *Contradens* (*Contradens* sp.1, sp.2, sp.3, sp.5, sp.6) обитают в горных водотоках с каменистым, илисто-песчаным дном. *Contradens* sp.1 (рис. 15) был обнаружен в горных ручьях и реках на севере Мьянмы, отличающихся небольшой глубиной (максимум 2 м) и относительно невысокими температурами (23°C и ниже). Данные водотоки относятся к

бассейну горной реки Мали Кха, которая в свою очередь является одной из рек образующих Ирравади. Некоторые представители *Contradens* sp.1 были обнаружены в равнинном ручье с песчано-глинистым типом грунта.



Рис. 15. – Тип местообитания вида *Contradens* sp.1 (Нам Шу)

Местообитание *Contradens* sp. 2 – горная река Стоун с галечно-гравийным дном и малой глубиной (0,4 м), есть небольшие песчаные участки (примерно 20% обследованной площади). *Contradens* sp. 3 найден в притоке горной реки Коклю с каменисто-песчаным грунтом. Виды *Contradens* sp. 5 и *Contradens* sp. 6 обитают в горных реках на севере Лаоса, грунт преимущественно каменисто-песчаный.

Для вида *Contradens* sp.4 наоборот свойственен равнинный тип местообитания с глинистым, либо илистым грунтом. Данный вид обнаружен в озере Инле, а также равнинных водоемах, относящихся к бассейну Салуина. Температура воды выше, в среднем составляет 27 °C.



Рис. 16. – Тип местообитания *Contradens* sp. 5 (Нам Лонг)



Рис. 17. – Озеро Инле (местообитание *Contradens* sp.4)

Экологическая характеристика видов рода *Contradens*, включающая тип водоема, характер водотока и тип грунта

Вид	Локалитет	Высота, м над ур.м.	Тип водоема	Тип грунта
<i>Contradens</i> sp.1	Нануинкха Чаунг	178	Равнинный ручей	Песчано- глинистый
	Мансакун	413	Горная река	Песчаный, песчано-илистый
	Ручей Пан Кхаи	209	Горный ручей	Песчаный, песчано-илистый
	Нам Балак	418	Горная река	Песчаный, песчано-илистый
	Нам Шу	434	Горная река	Каменистый
<i>Contradens</i> sp.2	Стоун	426	Горная река	Каменистый
<i>Contradens</i> sp.3	Коклю	896	Горная река	Каменисто- песчаный
<i>Contradens</i> sp.4	озеро Инле	887	Озеро	Илистый
	Змеинный ручей	878	Равнинный ручей	Глинистый
	Нам Пилу	878	Равнинная река	Глинистый
<i>Contradens</i> sp.5	Нам Лонг	480	Горная река	Каменисто- песчаный
	Нам Пе	863	Горная река	Каменисто- песчаный
	Лей	531	Горная река	илисто-песчаный, каменистый
<i>Contradens</i> sp.6	Нам Фа	668	Горная река	Глинисто- каменистый
<i>Physunio</i> <i>eximius</i> <i>/Physunio</i> <i>modelli</i>	Чи	145	Равнинная река	Песчано-илистый
	Пхонг	242	Равнинная река	Песчано- глинистый, песчаный

Physunio eximius и *Physunio modelli*, филогенетически попавшие внутрь рода *Contradens*, обитают в равнинных реках Чи и Пхонг. Данные водоемы характеризуются песчано-илистым, либо песчано-глинистым типом грунта. Воды реки Пхонг визуальнo содержат большое количество взвешенных частиц, на что указывает их непрозрачность и характерный цвет.



Рис. 18. – Река Пхонг (местообитание *Physunio eximius* и *Physunio modelli*)

Моллюски рода *Contradens*, как правило, обитают под берегом, в корнях деревьев, под камнями, отдельные образцы были собраны прямо с грунта. Регион обитания рассмотренных видов *Contradens* – горные и предгорные районы Северного Индокитая (северная часть Мьянмы и Лаоса) и северо-востока Таиланда на территории плато Коран. Высота варьируется от 145 до 896 м над уровнем моря.

Виды рода *Lamellidens* главным образом являются представителями равнинных водоемов – озер, равнинных рек и запруд. *Lamellidens generosus*

найден в озере Инле на илистом грунте и равнинной реке Нам Пилу, отличающейся глинистым типом грунта. Единственный образец *Lamellidens marginalis* был обнаружен в запруде от временного притока реки Каладан на илистом грунте, вода содержала большое количество взвешенных частиц. Глубина запруды – 0,5 м. *Lamellidens indawgyiensis* найден в озере Индавджи на песчаном грунте среди травы. Рядом находится скалистый мыс, сформированный молодыми вулканическими породами.



Рис. 19. – Дно озера Индавджи, составленное из песка, крупных камней и растительности (местообитание *L. indawgyiensis*)

Lamellidens exolegens несколько отличается по типу местообитания. Равнинная река, где обнаружен данный вид, обладает галечно-гравийным, песчаным дном. Сами моллюски находятся на песке, а также в корнях деревьев под одним из берегов реки.



Рис. 20. – Река Тавой (местообитание *Lamellidens exolescens*)

Таблица 10

Экологическая характеристика видов рода *Lamellidens*, включающая тип водоема, характер водотока и тип грунта

Вид	Локалитет	Высота, м над ур.м.	Тип водоема	Тип грунта
<i>Lamellidens generosus</i>	Инле	887	Озеро	Илистый
	Нам Пилу	878	Равнинная река	Глинистый
<i>Lamellidens marginalis</i>	Безымянная запруда в русле реки Каладан	14	Запруда	Илистый
<i>Lamellidens indawgyiensis</i>	Индавджи	170	Озеро	Песчаный
<i>Lamellidens exolescens</i>	Тавой	18	Равнинная река	Каменисто- песчаный

В целом можно заключить, что представители рода *Contradens* обитают предпочтительно в горных реках с достаточно быстрым течением на каменисто-песчаных грунтах. Исключением стал вид *Contradens* sp. 4, найденный в медленно текущих водоемах. Виды рода *Physunio* обладают отличительными особенностями по типу местообитания и характеризуются способностью выдерживать высокое содержание взвешенных частиц в воде.

Представители рода *Lamellidens* наоборот предпочитают более равнинные водоемы с низкой скоростью течения и способны обитать в воде с большим количеством взвеси, как например *Lamellidens marginalis*. В данной группе исключением стал *Lamellidens exolescens*, который по типу водоема и грунта похож на представителей рода *Contradens*.

Изучение экологии родов показало наличие специализации представителей этих таксонов по типам местообитаний. При этом род *Contradens* отличается большей пластичностью по отношению к типу водотока, но специализирован по типу грунта. Род *Lamellidens* специализирован по типу водотока, что обуславливает и специализацию по типу грунта. При этом в обоих родах есть виды, которые обитают в экологических условиях не характерных для представителей рода.

ГЛАВА 5. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ НАЯД ИНДОКИТАЯ (НА ПРИМЕРЕ РОДОВ *CONTRADENS* И *LAMELLIDENS*)

5.1 Оценка времени дивергенции видов родов *Contradens* и *Lamellidens*

Оценка времени дивергенции таксонов (рис.11), проведенная с использованием программы для филогенетических реконструкций BEAST, показала, что ближайший общий предок Unionidae (*Contradens* и *Lamellidens*) мог существовать во время раннего юрского периода (средний возраст 177 млн. лет назад; 95% доверительный интервал = 155 – 207 млн. лет назад). Ближайшие общие предки родов *Lamellidens* и *Contradens* эволюционировали в середине мелового периода (107 и 89 млн. лет назад, 95% доверительный интервал 81 – 135 млн. лет назад и 70 – 112 млн. лет назад соответственно).

Внутри рода *Contradens* подклада, включающая представителей из бассейна Меконга, произошла во время позднего мела (78 млн. лет назад, 95 % доверительный интервал = 59 – 98 млн. лет назад). Позднее возникла вторая подклада, приблизительно 55 млн. лет назад в начале эоцена (95% доверительный интервал = 36 – 76 млн. лет назад). События видообразования в группе, относящейся к бассейну Меконга, происходили на границе эоцена-палеоцена (58 млн. лет назад, 95 % доверительный интервал = 43 – 76 млн. лет назад; 55 млн. лет назад, 95 % доверительный интервал = 37 – 74 млн. лет назад; и 42 млн. лет назад, 95 % доверительный интервал = 29 – 57 млн. лет назад) и позднее в миоценовую эпоху. Примерно в это же время происходила эволюция внутри подклады Силауин+Ирравади+Ситаун, причем более древними являются представители из бассейна Салуина (*C. sp.4*). Позднее образование видов *Contradens* происходило в притоках бассейна Ситауна и Ирравади.

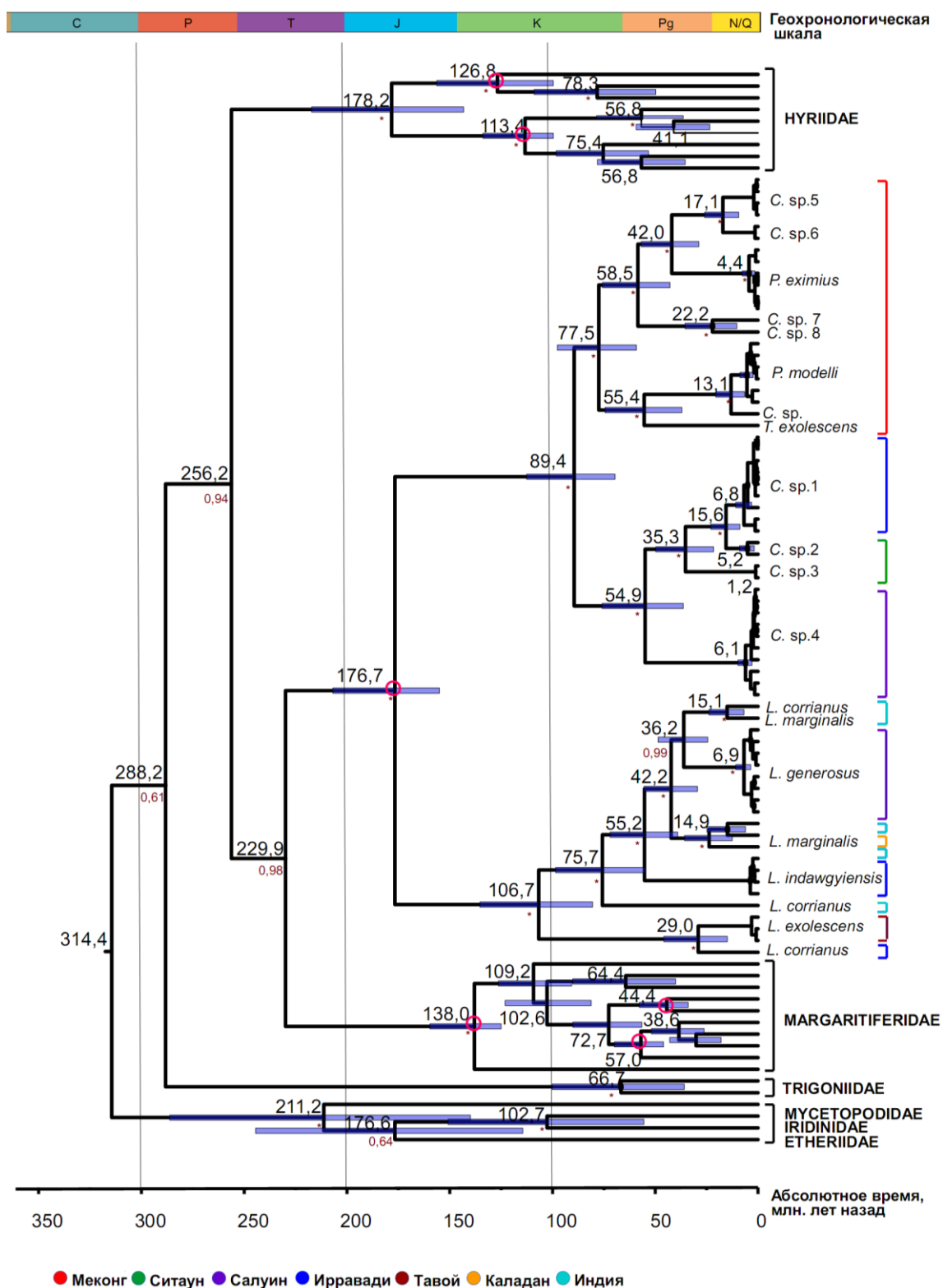


Рис. 11. – Откалиброванное по палеонтологическим данным филогенетическое дерево, построенное на основе трех генов (3 кодона COI+16S+28S). Черные числа возле узлов обозначают средний возраст, красные – значения вероятностей; прямоугольники – 95 % доверительный интервал оценочного времени дивергенции между линиями (млн. лет назад). Круги в узлах обозначают калибровочные точки.

Эволюция подклад внутри рода *Lamellidens* происходила в эпоху позднего мела (76 млн. лет назад, 95 % доверительный интервал = 55 – 72 млн. лет назад), палеоцена-эоцена и позднее. Клада *Lamellidens* имеет смешанное происхождение, так как включает представителей, как с Индийского субконтинента, так и Индокитая (Мьянма).

Обобщая полученные результаты, можно сделать несколько выводов о происхождении клад во времени. Оценочный возраст клады семейства Unionidae – 177 млн. лет может свидетельствовать о возникновении данного таксона до начала распада суперконтинента Пангеи, которое произошло приблизительно 180 млн. лет назад (Dietz et al., 1970). Внутри рода *Lamellidens* имеется наиболее древняя клада, включающая *L. corrianus* и *L. exolescens*, ближайший общий предок которых возник приблизительно 107 млн. лет назад. На данный момент данные виды имеют значительный уровень дивергенции (максимум $18,1 \pm 1,8$) от представителей более молодой смешанной клады *Lamellidens*, которая сформирована представителями Индии и Индокитая. Ближайший общий предок данной группы рода *Lamellidens* вероятно был распространен на территориях северо-западной части Индокитая и Индии. Среди авторов есть гипотеза о существовании возможного сухопутного сообщения между Индией и Азией во время позднего мелового периода (65 – 70 млн. лет назад) (Rage, 2003). Средний возраст клады 76 млн. лет, что соотносится со временем присутствия азиатских видов в Индии. Однако в настоящее время это предположение не подтверждено и находится под вопросом (Rage, 2003; Ali et al, 2008).

На основании результатов оценки времени и уровня дивергенции, а также филогенетической реконструкции и РТР-анализа, видно, что каждый из исследуемых видов наяд обитает в пределах определенного речного бассейна. Вместе с этим можно сделать предположение о существовании не просто отдельных видов, а целых их комплексов, которые состоят из нескольких криптических видов и эндемичны по отношению к отдельному бассейну.

Каждая из рассматриваемых крупных речных систем (Меконг, Ирравади, Салуин, Ситаун, Тавой) вероятно является местом обитания только для свойственных ей отдельных видов индокитайских родов *Contradens* и *Lamellidens*. Обе клады *Contradens* и *Lamellidens* отражают связи между речными бассейнами. Наиболее древние связи зарегистрированы для бассейна Меконга с группой рек Салуин+Ирравади+Ситаун (89 млн. лет назад). Согласно датированной филогении бассейн Меконга является более древним. Кроме того, на данный момент в нем зарегистрировано наибольшее число видов (8 видов *Contradens*) с достаточно высоким уровнем дивергенции (3,8 – 14,6 %). Меконг, таким образом, можно рассматривать как древнюю долгоживущую речную систему, наиболее крупную на данный момент в Юго-Восточной Азии. Сообщение между бассейнами Ирравади, Ситауна и Салуина было 15,6 – 55 млн. лет назад. Причем Ирравади и Ситаун разошлись позднее среди всех исследуемых рек (15,6 млн. лет назад), об этом также свидетельствует невысокий уровень дивергенции между видами из данных речных систем (2,7±0,6).

Согласно топологии датированного филогенетического дерева основные клады начали происходить 55 млн. лет назад, что согласуется со временем столкновения Индийской и Евразийской тектонических плит (Ali et al., 2008).

5.2 Процессы адаптивной радиации и аллопатрического видообразования в родах *Contradens* и *Lamellidens* в реках Индокитая

Анализ эволюционных процессов и определение типа видообразования внутри родов *Contradens* и *Lamellidens* были проведены с использованием трех методов (S-DIVA, DEC и S-DEC) с последующим объединением полученных результатов и построением датированного филогенетического дерева.

В случае реконструкции по типу водоема (рис. 21, табл. 11) анализ S-DIVA показал максимальные поддержки (100%) для каждого узла клады, в

свою очередь значения вероятностей в DEC и S-DEC анализах варьировались достаточно сильно. Согласно комбинированному анализу (рис. 21), ближайший общий предок родов *Contradens* и *Lamellidens* являлся представителем равнинного водотока (реки), однако данный сценарий имеет невысокую поддержку (34%). Возникновение родов произошло в результате расселения и последующей изоляции. Предковые формы *Lamellidens* определены как представители равнинного и озерного типов местообитания, а *Contradens* – горно-равнинного. Однако обобщенные результаты, полученные на основе трех методов, показали достаточно низкую поддержку для клады *Contradens* (39 %) и поддержку выше среднего – для *Lamellidens* (70 %).

Внутри рода *Lamellidens* видообразование происходило как в результате расселения с последующей изоляцией (дисперсное видообразование), так и викарианса. Эволюционный возраст группы – 107 млн. лет, в этот же период произошла дивергенция ближайшего общего предка вида *Lamellidens exolescens* в результате дисперсного видообразования (вероятность 70 %). Возникновение ближайшего общего предка вида *Lamellidens indawgyiensis* произошло в результате событий викариантного видообразования с вероятностью 100%. Возможно, этому способствовало изменение сообщения между озером Индавджи и определенным притоком Ирравади. Остальные предковые формы видов данного рода, *Lamellidens generosus* и *Lamellidens marginalis*, возникли в результате событий дисперсного видообразования, вероятность 56 %. В анализ были включены два представителя вида *Lamellidens generosus*, так как они относятся к разным типам местообитания – равнинной реке и озеру. Расчеты показали викариантное видообразование между предковыми формами этих гаплотипов (средний возраст 2 млн. лет назад; вероятность 100%). На данный момент эти формы относятся к одному виду, но нахождение в разных типах водоемов может инициировать их расхождение, как, например, в случае *Lamellidens indawgyiensis*, тем более что они уже имеют замены в митохондриальном гене. Как показала реконструкция, виды рода *Lamellidens* –

это обитатели равнинных водоемов и достаточно легко переходят из речного равнинного типа водоема в озерный в результате адаптивной радиации.

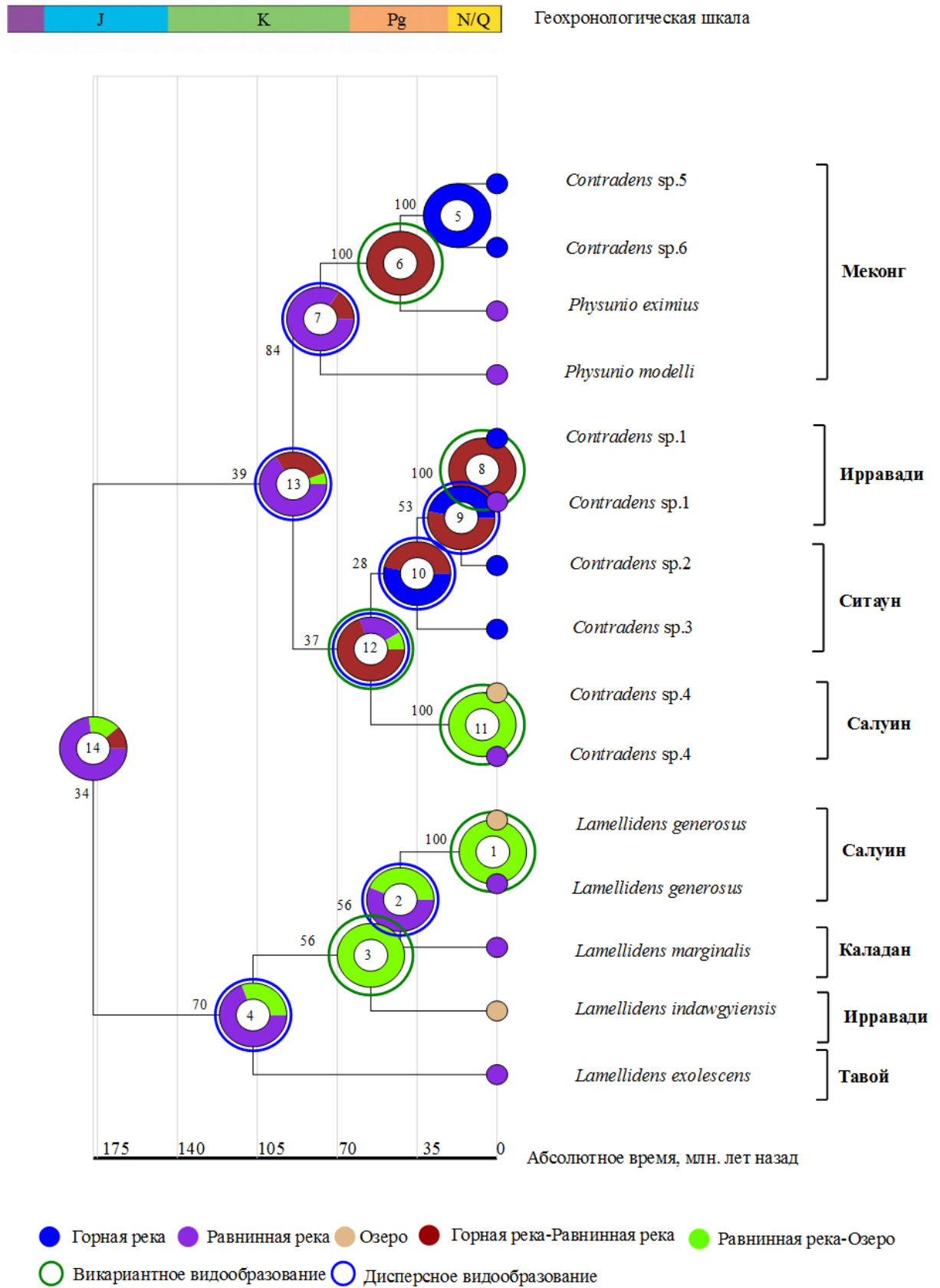


Рис. 21. – Расхождение видов *Contradens* и *Lamellidens* по типу водоема

Внутри клады *Contradens* зарегистрированы процессы как дисперсного, так и викариантного видообразования. Эволюционный возраст группы – 89 млн. лет. В результате дисперсного видообразования сформировалась клада, относящаяся к бассейну Меконга, преимущественно с речным равнинным типом местообитания, а также дивергировал ближайший общий предок *Physunio modelli* (вероятность 84%). Согласно реконструкции 42 млн. лет назад в результате событий викарианса произошло разделение клад предковых форм *Physunio eximius* и лаосских видов *Contradens* sp.5 и *Contradens* sp.6. (вероятность = 100%). Ближайший общий предок *Physunio eximius* остался представителем равнинных рек, а *Contradens* sp.5 и *Contradens* sp.6 адаптировались к горным условиям. Группа *Contradens* из бассейнов Салуина, Ситауна, Ирравади имеет смешанный тип видообразования. Клада, относящаяся к бассейну Салуина, отделилась 55 млн. лет назад в результате викариантного видообразования (вероятность 37%), и представители предковых форм вида *Contradens* sp.4 адаптировались к равнинному типу местообитания (река и озеро). В свою очередь горные формы из бассейна Ситауна сформировались 35 млн. лет назад (вероятность 28%). Далее 6,8 млн. лет назад предковая форма вида *Contradens* sp.1 из бассейна Ирравади разделилась на горную и равнинную (вероятность 100%).

Согласно проведенной реконструкции, изначально *Contradens* и *Lamellidens* были представителями равнинных водоемов. В процессе эволюции *Lamellidens* заняли равнинные реки и озера, а *Contradens* стали распространяться как в равнинных, так и горных местообитаниях. Внутри группы *Contradens* события видообразования совпадают с разделением по речным бассейнам, так как есть группы видов, относящаяся только к бассейну Меконга и бассейнам Салуина, Ситауна и Ирравади. Прекращение сообщения между равнинными формами Меконга и группой рек Салуина, Ситауна и Ирравади произошло 89 млн. лет назад, и внутри каждой речной сети начало происходить видообразование.

Таблица 11

Наиболее вероятные биогеографические сценарии происхождения видов родов *Contradens* и *Lamellidens* на основании типа водоема (горная река, равнинная река, озеро)

Клады	Средний возраст клады, млн. лет назад	№ узла	Наиболее вероятный сценарий на основании обобщенных результатов	Тип видообразования	Вероятность, %			
					S-DIVA	DEC	S-DEC	Обобщенный результат
<i>Lamellidens</i> + <i>Contradens</i>	177	14	$B \rightarrow B^{\wedge} B \rightarrow B B$		100	16	16	34
<i>Lamellidens</i> : <i>Lamellidens exolescens</i> (бассейн Тавой)	107	4	$B \rightarrow B^{\wedge} B \rightarrow BC \cap B \rightarrow B BC$	Дисперсное	100	54	54	70
<i>Lamellidens</i> (бассейн Ирравади)								
<i>Lamellidens indawgyiensis</i> (о. Индавджи)	55	3	$BC \rightarrow C B$	Викариантное	100	65	66	56
<i>Lamellidens cf. generosus</i> (о. Инле, Нам Пилу) + <i>Lamellidens marginalis</i> (Каладан)	42	2	$B \rightarrow B^{\wedge} B \rightarrow BC \cap B \rightarrow B BC$	Дисперсное	100	65	66	56
<i>Lamellidens cf. generosus</i> (о. Инле, Нам Пилу)	2	1	$BC \rightarrow B C$	Викариантное	100	100	100	100
<i>Contradens</i>	89	13	$B \rightarrow B^{\wedge} B \rightarrow AB \cap B \rightarrow AB B$	Дисперсное	100	20	21	39
Группа <i>Contradens</i> (бассейн Меконга) <i>Physunio modelli</i> (Чи, Пхонг)	77	7	$B \rightarrow B^{\wedge} B \rightarrow AB^{\wedge} B \rightarrow B AB$	Дисперсное	100	76	76	84
<i>Physunio eximius</i> (Чи, Пхонг)	42	6	$AB \rightarrow B A$	Викариантное	100	100	100	100
<i>Contradens</i> sp.5, sp.6 (Нам Пфа)	17	5	$A \rightarrow A^{\wedge} A \rightarrow A A$		100	100	100	100

Продолжение Таблицы 11

Группа <i>Contradens</i> (бассейны Салуина, Ситауна, Ирравади) <i>Contradens</i> sp.4 (бассейн Салуина)	55	12	$AB \rightarrow ABC \rightarrow BC \parallel A$	Викариантное / Дисперсное	100	38	38	37
<i>Contradens</i> sp.4 (Змеиный ручей, о. Инле)	6	11	$BC \rightarrow B \parallel C$	Викариантное	100	100	100	100
Группа <i>Contradens</i> (бассейны Ирравади и Ситауна) <i>Contradens</i> sp. 3 (бассейн Ситауна, Коклю)	35	10	$A \rightarrow A^{\wedge} A \rightarrow AB \cap A \rightarrow A AB$	Дисперсное	100	55	57	28
<i>Contradens</i> sp. 2 (бассейн Ситауна, Стоун)	16	9	$AB \rightarrow AB \cap A \rightarrow A AB$	Дисперсное	100	79	81	53
<i>Contradens</i> sp. 1 (бассейн Ирравади, Нануинкха Чаунг и горные ручьи)	6,8	8	$AB \rightarrow B \parallel A$	Викариантное	100	100	100	100

Типы водоема: горная река (A), равнинная река (B) и озеро (C). Символы: “ $\rightarrow$ ” – шаг между биогеографическими событиями; “ $\parallel$ ” – расхождение таксонов в результате викариантного видообразования; “ $|$ ” – расхождение таксонов в результате дисперсного видообразования; “ $\wedge$ ” – Событие в пределах водоема; “ $\cap$ ” – Сообщение между водоемами в прошлом. Высокие и средние значения ($\geq 55\%$) вероятностей выделены жирным шрифтом.

В свою очередь сообщение между Салуином и сетью Ситауна и Ирравади по полученным оценкам прекратилось 35 млн. лет назад. Однако данные сценарии получили невысокие поддержки 39% и 37% соответственно. В равнинных водоемах бассейна Салуина сформировалась предковая форма вида *Contradens* sp.4, а в горных притоках Салуина и Ирравади возник ближайшие общие предки видов *Contradens* sp.3, sp.2 и sp.1.

Согласно реконструкции предковых форм на основании типа грунтов (рис. 22, табл. 12) эволюционные сценарии получили достаточно низкие поддержки. Из трех анализов только S-DIVA показал в целом более высокие значения. Реконструкция на основе S-DIVA, DEC и S-DEC показала, что общий предок, от которого произошли клады *Contradens* и *Lamellidens*, и в последующем и сами группы изначально были представителями преимущественно песчаных грунтов.

Внутри рода *Lamellidens* произошла дивергенция на группы, обитающие преимущественно на глинисто-илистом (*L. generosus*, *L. marginalis*, *L. indawgyiensis*) и каменисто-песчаном грунтах (*L. exolescens*). В свою очередь в результате викариантного видообразования произошло отделение от первой клады ближайшего общего предка *L. indawgyiensis* и он адаптировался к песчаным грунтам, а ближайшие общие предки *L. generosus*, *L. marginalis* стали обитателями глинисто-илистых грунтов.

Клада *Contradens*, изначально обитающая на песчаных грунтах, включает в себя две основных подклады. В первую вошла группа видов из бассейна Меконга, тяготеющая к песчаным грунтам, а во вторую – виды со смешанным типом грунта из бассейнов Салуина, Ирравади и Ситауна. В группе Меконга происходили процессы преимущественно дисперсного видообразования, переход от песчаного типа грунта к глинисто-песчаному (*Physunio modelli*) и каменисто-песчаному (*Contradens* sp.5, sp.6). В группе бассейнов Салуина, Ирравади и Ситауна происходило как дисперсное, так и викариантное видообразование. В результате викариантного видообразования появилась

клада *C. sp.4*, которая адаптировалась к илесто-глинистым грунтам и предковая клада *C. sp.3*, *C. sp.2*, *C. sp.1*, тяготеющая к каменисто-песчаным грунтам.

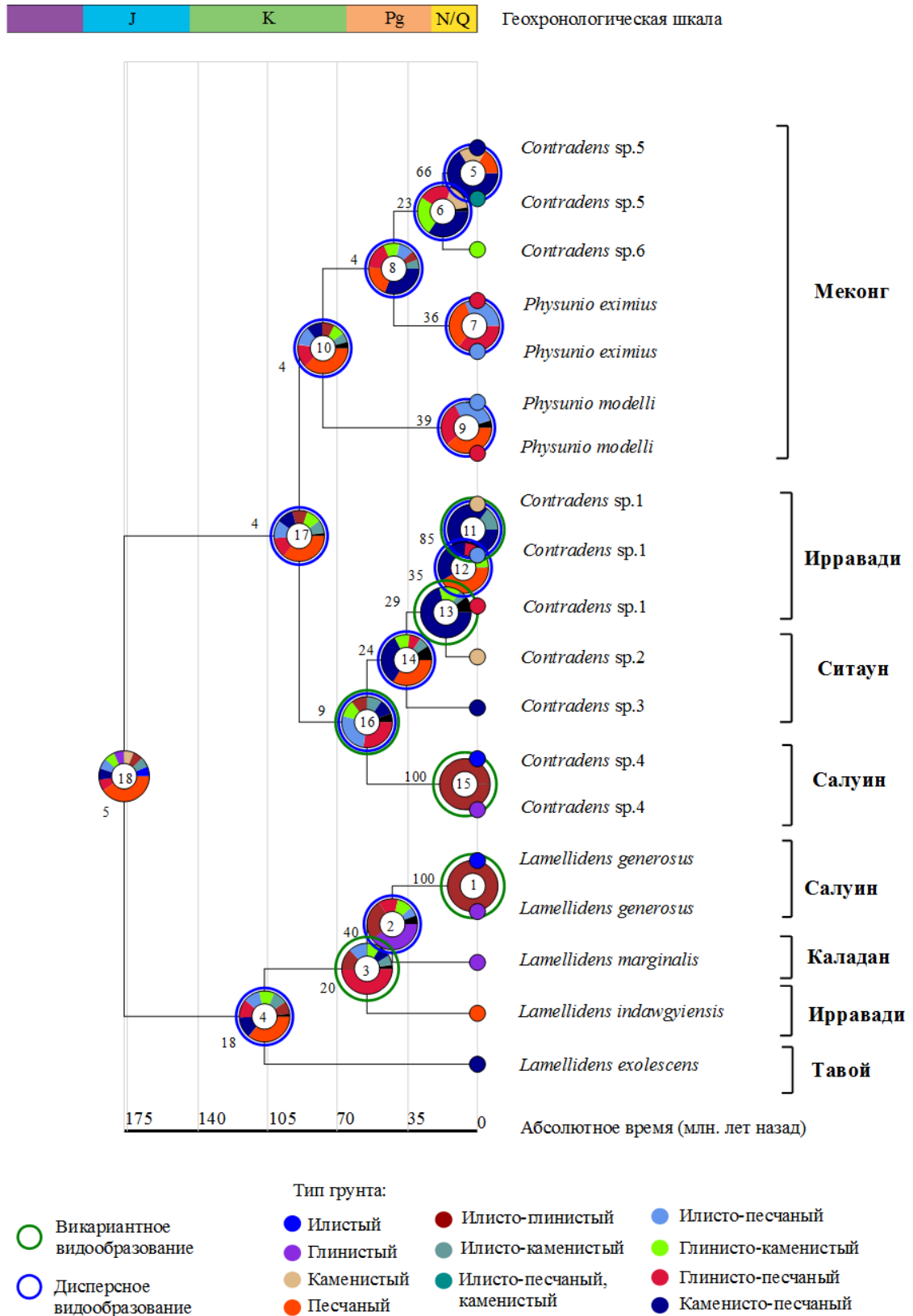


Рис. 22. - Расхождение видов *Contradens* и *Lamellidens* по типу грунта

Таблица 12

Наиболее вероятные биогеографические сценарии происхождения видов родов групп *Contradens* и *Lamellidens* на основании типа грунта (илистый, глинистый, каменистый, песчаный)

Клады	Средний возраст клады, млн. лет назад	№ узла	Наиболее вероятный сценарий на основании обобщенных результатов	Тип видообразования	Тип грунта	Макс. доля, %	Вероятность, %			
							S-DIVA	DEC	S-DEC	Обобщенный результат
<i>Lamellidens</i> + <i>Contradens</i>	177	18	D->D^D->D D		Песчаный	41	100	0,4	4	5
<i>Lamellidens</i> : <i>Lamellidens exolescens</i> (бассейн Тавой)	107	4	D->D^D->BCD^D->CD BD	Дисперсное	Песчаный	36	100	5	5	18
<i>Lamellidens</i> (бассейн Ирравади)										
<i>Lamellidens indawgyiensis</i> (о. Индавджи)	55	3	BD->D B	Викариантное	Глинисто-песчаный	49	100	10	11	20
<i>Lamellidens generosus</i> (о. Инле, Нам Пилу) + <i>Lamellidens marginalis</i> (Каладан)	42	2	B->B^B->AB^B->B AB	Дисперсное	Глинистый/илисто-глинистый	39/29	100	41	43	40
<i>Lamellidens generosus</i> (о. Инле, Нам Пилу)	2	1	AB->B A	Викариантное	Илисто-глинистый	100	100	100	99	100
<i>Contradentini</i>	89	17	D->D^D->BD^D->BD D	Дисперсное	Песчаный	36	50	1	1	4
Группа <i>Contradens</i> (бассейн Меконга) <i>Physunio modelli</i> (Чи, Пхонг)	79	10	D->D^D->D D	Дисперсное	Песчаный	37	50	3	3	4

Продолжение Таблицы 12

<i>Physunio modelli</i> (Чи) <i>Physunio modelli</i> (Пхонг)	5	9	D->D^D- >ADB^D- >AD BD	Дисперсное	Песчаный/ глинисто- песчаный	38/29	100	43	44	39
<i>Physunio eximius</i>	42	8	D->D^D- >ADB^D- >AD BD	Дисперсное	Каменисто- песчаный/ песчаный	31/20	17	5,2	5	4
<i>Physunio eximius</i> (Чи) <i>Physunio eximius</i> (Пхонг)	1,6	7	BD->BD^D- >ABD^D- >AD BD	Дисперсное	Глинисто- песчаный/ песчаный	35/34	100	53	53	36
<i>Contradens</i> sp.6 (Нам Пфа)	17	6	CD->CD^C- >BCD^C- >BC CD	Дисперсное	Каменисто- песчаный/ глинисто- песчаный	35/25	17	37	37	23
<i>Contradens</i> sp.5 (р. Лей, Нам Лонг)	2,1	5	CD->CD^C^D- >ACD^C^D- >ACD CD	Дисперсное	Каменисто- песчаный	66	50	100	97	66
Группа <i>Contradens</i> (бассейны Салуина, Ситауна, Ирравади) <i>Contradens</i> sp.4 (бассейн Салуина)	55	16	BD->ABCD- >AB CD	Викариантное	Глинисто- песчаный/ илисто- песчаный	27/26	50	8	9	9
<i>Contradens</i> sp.4 (Змеиный ручей, о. Инле)	6,1	15	AB->B A	Викариантное	Илисто- глинистый	99	100	100	96	100
Группа <i>Contradens</i> (бассейны Ирравади и Ситауна) <i>Contradens</i> sp. 3 (бассейн Ситауна, Коклю)	35	14	CD->CD^C^D- >CD CD	Дисперсное	Каменисто- песчаный/ песчаный	35/34	100	26	32	24
<i>Contradens</i> sp. 2 (бассейн Ситауна, Стоун)	16	13	CD->C D	Викариантное	Каменисто- песчаный	71	100	28	30	29

Продолжение Таблицы 12

<i>Contradens</i> sp. 1 (бассейн Ирравади, Нануинкха Чаунг и горные ручьи)	6,8	12	D->D^D- >BCD^D- >BD CD	Дисперсное	Песчаный/ каменисто- песчаный	42/35	100	40	40	35
Пан Кхаи и Нам Шу	2,2	11	CD->ACD- >AD C	Викариантное	Каменисто -песчаный	85	100	77	77	85

Типы грунта: илистый (A), глинистый (B) каменистый (C), песчаный (D). Символы: “→” – шаг между биогеографическими событиями; “||” – расхождение таксонов в результате викариантного видообразования; “|” – расхождение таксонов в результате дисперсного видообразования; “^” – Событие в пределах водоема; “∩” – Сообщение между водоемами в прошлом. Высокие и средние значения ($\geq 55\%$) вероятностей выделены жирным шрифтом.

Реконструкция по грунтам показала дивергенцию предковых форм от обитателей песчаных грунтов до илисто-глинистых для видов рода *Lamellidens* и илисто-песчаных и каменисто-песчаных для видов рода *Contradens*. Поддержки узлов внутри клад имели низкие поддержки, что позволяет усомниться в достоверности расчета эволюционных сценариев. Тем не менее, данные по типам грунта согласуются с реконструкцией по типу водоемов, которая имела более высокие значения вероятностей. Песчаные и илисто-глинистые грунты характерны, как правило, для обитателей озер и равнинных рек, которыми являются представители рода *Lamellidens*, а также *Contradens* sp.4. Каменисто-песчаные и глинисто-каменистые грунты соответствуют быстрому течению рек и горным водотокам, что характерно для видов из бассейна Ирравади и Ситауна, а также представителей из горных рек Лаоса.

5.3 Конвергенция формы раковины и таксономические проблемы (на примере *Lamellidens exolegens* и *Trapezoideus foliaceus*)

Конвергентная эволюция, является одним из самых интересных, однако недостаточно изученных процессов, наблюдаемых в эволюционной экологии. Данное явление выражается в выработке схожих морфологических и поведенческих признаков у разных видов, обитающих в одинаковых условиях среды. Организмы из разных филогенетических групп могут осваивать географически отдаленные, но схожие по параметрам среды биотопы, и в процессе адаптации к ним приобретать похожее строение. Основные механизмы морфологической конвергенции и адаптации изучены главным образом у позвоночных групп организмов, среди которых млекопитающие (Kelt et al., 1996), птицы (Van Tuinen et al., 2001; Grant et al., 2004); рыбы (Fryer & Iles, 1972; Rüber & Adams, 2001); амфибии (Wiens, Chippindale & Hillis, 2003) и рептилии (Stayton, 2006; Revell et al., 2007). Что касается беспозвоночных животных, то на данный момент знания в данной области очень ограничены

(Serb et al., 2011). Среди данной группы организмов значительной зависимостью от абиотических факторов среды обладают пресноводные двустворчатые моллюски (Bivalvia: Unionoidea). Их морфологические характеристики часто являются отражением условий местообитания, в которых они находятся. Известно, что такой внешний параметр как форма раковины может сильно меняться в зависимости от минерального состава воды, градиента pH и других характеристик водоема (Болотов и др., 2013). При описании видов и родов данный параметр нередко используется в качестве основного систематического признака, в особенности это касается старых публикаций. Однако в силу высокой фенотипической пластичности нельзя исключать, что форма раковины может быть выражением адаптации к условиям среды и стать признаком, появившимся в результате конвергентной эволюции.

Примером конвергентной эволюции по форме раковины служит проведенное нами исследование, относящееся к видам *Lamellidens exolescens* и *Trapezoideus foliaceus* (Konopleva et al., 2016), которые имеют ряд внешних морфологических сходств, но относятся к совершенно разным филогенетическим группам.

Вид *Lamellidens exolescens* comb.n. является результатом проведенной нами таксономической ревизии, касающейся статуса *Unio exolescens* Gould, 1843 (Тавой, Бирма), номинального таксона, признанного валидным внутри рода *Trapezoideus* Simpson 1900. В настоящее время вид *Trapezoideus exolescens* считается типовым для рода, а первоначально описанный вид *Unio foliaceus* Gould, 1843 (сведен в синонимы к *Unio exolescens* Gould, 1843) является типовым для *T. exolescens*. Используя комплексный подход, включающий анализ формы раковины и филогенетическую реконструкцию, нами было доказано, что *Unio exolescens* Gould, 1843 – представитель совершенно другого рода – *Lamellidens* Simpson 1900. На основании проведенных исследований *Unio exolescens* Gould, 1843 был выведен из синонимов *Unio foliaceus* и рода *Trapezoideus* и переведен в род *Lamellidens*, получив комбинированное название

Lamellidens exolezens. В соответствии с этим статус *Unio foliaceus* Gould, 1843 был ревизован, и была предложена следующая синонимия:

***Lamellidens* Simpson, 1900**

Типовой вид: *Unio marginalis* Lamarck, 1819

Lamellidens exolezens (Gould, 1843) **comb. n.**

***Trapezoideus* Simpson, 1900**

Типовой вид: *Unio foliaceus* Gould, 1843

Trapezoideus foliaceus (Gould, 1843) **stat. rev.**

Согласно проведенному сравнительно-морфологическому анализу внешнего строения, топотипы *Unio exolezens* Gould, 1843 (Тавой, Мьянма) и типовые образцы рода *Trapezoideus* – лектотип *Unio exolezens* Gould, 1843 и лектотип *Unio foliaceus* Gould, 1843 не показали значительной разницы по форме раковины (рис. 23). Для сравнения также был использован голотип *Unio scutum* Sowerby, 1868 (представитель рода *Lamellidens*), как сходный по внешним признакам и описанный из реки Танессерим, находящейся в том же районе, что и река Тавой (типовой локалитет *U. exolezens* Gould, 1843).

У всех исследуемых типовых образцов раковина неравносторонняя, макушка не выражена и находится в первой трети от переднего края, корродирована. Раковина довольно тонкая и сплюснутая, форма трапецевидная, передний край скругленный и узкий. Задний край расширенный и скошенный. Передняя часть спинного края может быть более или менее приподнятой.

Внутреннее строение раковины (рис. 24) *U. foliaceus* имеет характерные отличия от других исследуемых типовых образцов. Данный лектотип обладает слабо развитыми тонкими кардинальными зубами и слабо-различимым передним мускульным отпечатком. В свою очередь лектотип и топотипы *Unio exolezens*, а также *U. scutum* обладают развитым передним псевдо-

кардинальным зубом, а также хорошо-выраженным и глубоким передним мускульным отпечатком.

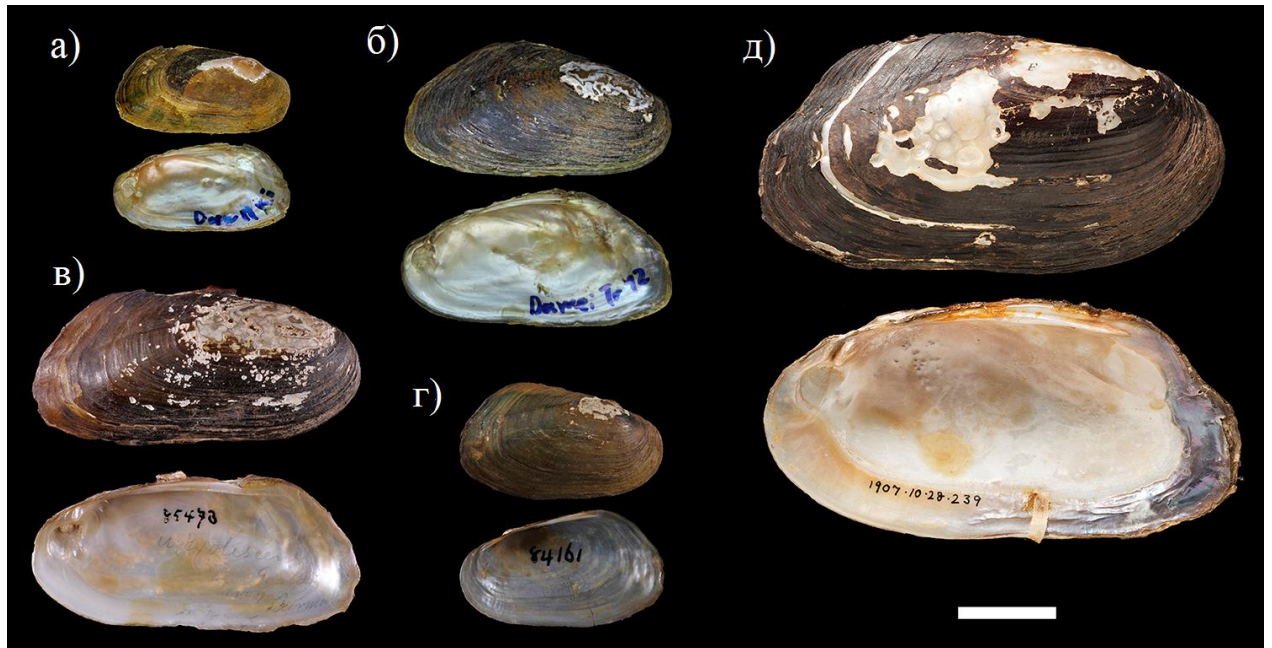


Рис. 23. – Типовые образцы и топотипы номинальных таксонов (шкала – 2 см): а – топотип ювенильной особи *U. exolescens* (biv146/11; Номер NCBI's GenBank KX230539); б – топотип взрослой особи *U. exolescens* (biv145/12; Номера NCBI's GenBank KX230535, KX230549, KX230560); в – лектотип *Unio exolescens* Gould, 1843 (NMNH: № 85473); г – лектотип *U. foliaceus* Gould, 1843 (NMNH: №. 84161); д – голотип *Unio scutum* Sowerby, 1868 (NHMUK: № 1907-10-28-239)

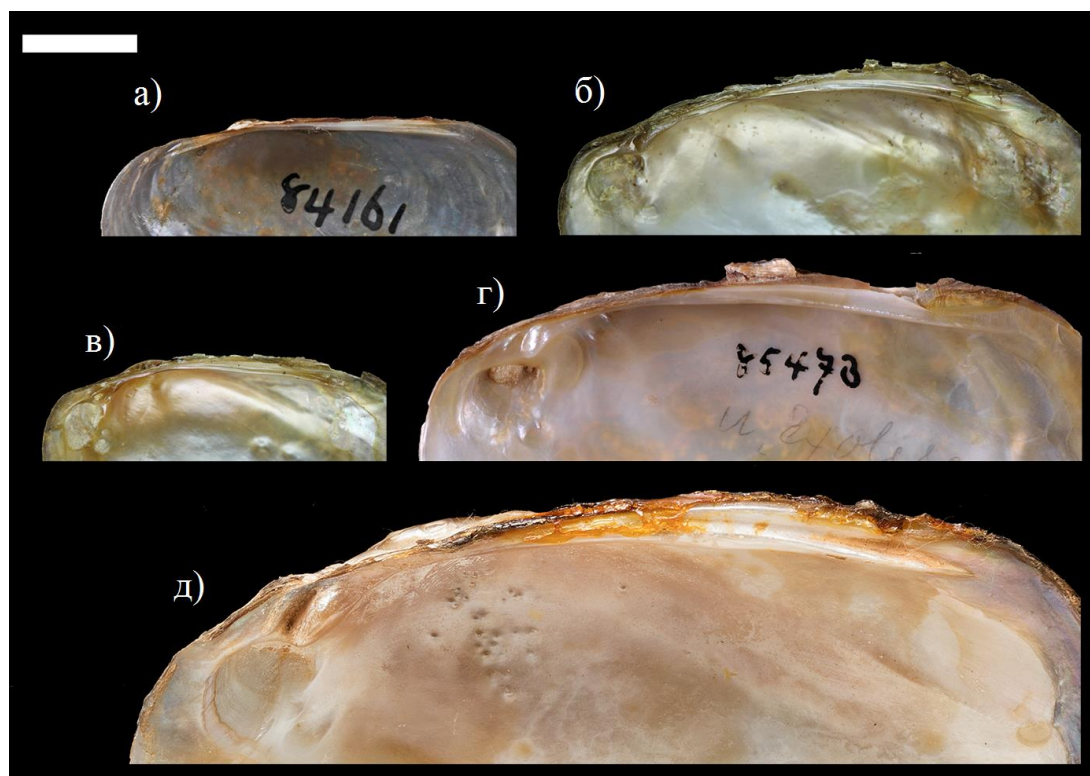


Рис. 24. - Морфология зубов и мускульных отпечатков исследуемых номинальных таксонов (шкала – 1 см): а – лектотип *U. foliaceus* Gould, 1843 (NMNH: №. 84161); б – топотип взрослой особи *U. exolescens* (biv145/12; Номера NCBI's GenBank KX230535, KX230549, KX230560); в – топотип ювенильной особи *U. exolescens* (biv146/11; Номер NCBI's GenBank KX230539); г – лектотип *Unio exolescens* Gould, 1843 (NMNH: № 85473); д –голотип *Unio scutum* Sowerby, 1868 (NHMUK: № 1907-10-28-239)

Анализ контуров раковины методом коэффициентов Фурье показал, что *U. foliaceus* не попадает в эллипс 95% доверительной вероятности, в который вошли топотипы и лектотип *Unio exolescens* и голотип *Unio scutum* (рис.25). Однако по единственному экземпляру нельзя сделать окончательные выводы относительно изменчивости формы раковины *U. foliaceus*. В то же время результаты данного анализа являются еще одним подтверждением того, что морфология *U. foliaceus* отличается от *U. exolescens*.

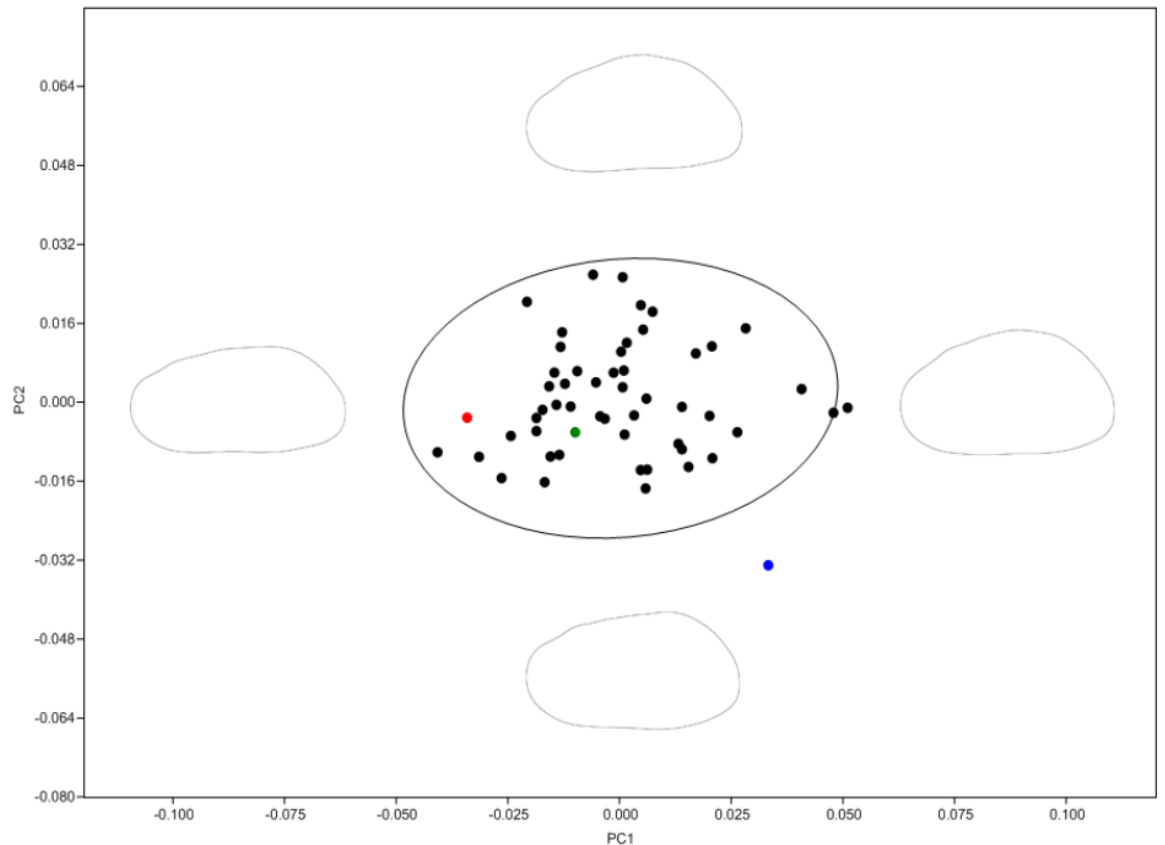


Рис. 25. – Анализ формы раковины методом коэффициентов Фурье. Черными точками обозначены топотипы *U. exlescens*, красной точкой - лектотип *U. exlescens* Gould 1843, зеленой точкой - голотип *U. scutum* Sowerby 1868, синей точкой – лектотип *U. foliaceus* Gould 1843. Окружностью обозначен 95% эллипс вероятности; приведены крайние варианты форм раковин (-2StD; +2StD). Брюшным краем раковина ориентирована к горизонтальной оси PC1, передним краем – к вертикальной оси PC2

Сравнительный морфологический анализ формы раковины, зубов и мускульных отпечатков показал, что *U. foliaceus* Gould, 1843 является таксоном далеким от изученных топотипов, а также типовых экземпляров *Unio exlescens* Gould, 1843 и *Unio scutum* Sowerby, 1868.

Проведенная ревизия свидетельствует, что *U. foliaceus* является валидным таксоном *Trapezoideus foliaceus*, типовым видом рода *Trapezoideus*.

Как было показано выше *Lamellidens exolescens* и *Trapezoideus foliaceus* имеют сходную форму раковины, и при визуальном осмотре трудно найти существенные отличия. Более детальное изучение зубов и мускульных отпечатков, а также анализ контуров раковины позволил развести их по отдельным родам, однако данные факты подтверждают конвергентную эволюцию данных видов. Только благодаря совместному использованию морфологического и филогенетического анализов удалось выявить ошибку в определении вида *Unio exolescens* к роду *Trapezoideus* и синонимам *U. foliaceus*.

Как было упомянуто ранее (см. разд. 4.2), *Lamellidens exolescens* в отличие от других представителей рода, для которых характерен равнинный или озерный тип водоема с медленным течением и заиленным грунтом, обитает в условиях быстротекущего водотока и каменисто-песочного грунта, что сближает его по условиям среды с представителями рода *Contradens*, внутри которого филогенетически попадает представитель *Trapezoideus*.

Данный факт может свидетельствовать о том, что попав в такие условия местообитания, представитель рода *Lamellidens* адаптировался к ним и несколько изменил форму раковины, став похожим на виды рода *Trapezoideus*.

В связи с этим возникает вопрос, касающийся верной идентификации таксонов Unionoidea, так как они обладают значительной фенотипической пластичностью даже внутри одного вида (Zieritz et al., 2010; Болотов и др., 2013). Данное свойство, которое является очень полезным для самих моллюсков, для адаптации к условиям среды, усложняет работу систематиков, так как нередко приводит к ошибкам в идентификации и неверной синонимии. Форма и размер раковины моллюска может сильно изменяться главным образом вследствие влияния различных абиотических факторов среды, таких как температура воды, pH, скорость течения, минеральный состав и т.д. По этой причине данные параметры не всегда могут быть использованы в качестве систематических и служить для выделения валидных видов (Widarto, 2007; Zieritz & Aldridge, 2009; Zieritz et al., 2010, 2011; Болотов и др., 2013). Как было

показано на примере *Lamellidens exolescens* и *Trapezoideus foliaceus*, конвергентная эволюция формы раковины и высокая фенотипическая пластичность видов является препятствием для видовой идентификации методами традиционного морфологического анализа.

Хотя в некоторых случаях, пропорции раковины применимы для идентификации криптических таксонов, как было показано, например, для видов *Margaritifera laevis* и *M. middendorffi* (Kobayashi & Kondo, 2007), *Unio delphinus* и *U. foucauldianus* (Froufe et. al, 2016).

ГЛАВА 6. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ И ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ НАЯД В РЕЧНЫХ БАССЕЙНАХ ИНДОКИТАЯ

На жизнедеятельность вида оказывает влияние целый комплекс факторов. Среди них следует выделить антропогенное воздействие, связанное с интенсивной человеческой деятельностью, ростом населения и развитием технологий. Они влияют не только на численность популяций пресноводных моллюсков, но и в целом на экосистемы, разрушая их структуру. Особенно это относится к таким государствам как Таиланд и Вьетнам, где наблюдается рост численности населения и промышленных предприятий.

Все факторы можно подразделить на несколько основных групп:

- 1) Традиционное использование многих видов наяд местными жителями для практических целей: в пищу, для изготовления украшений, декоративных изделий и др. Чрезмерная добыча может привести к сокращению отдельных популяций (Köhler et al., 2012);
- 2) загрязнение вод;
- 3) реконструкция водных потоков и в результате деструкция (или деградация) естественных сред обитания;
- 4) исчезновение видов рыб, служащих хозяевами для наяд во время личиночной стадии;
- 5) внедрение чужеродных видов.

6.1 Проблема инвазивных видов (на примере рода *Sinanodonta*)

Чужеродные, для данных экосистем, виды характеризуются тем, что способны быстро осваивать новые местообитания и тем самым снижать численность популяций местных видов и даже разрушать их среду обитания. Такие виды гораздо лучше, чем обычные и тем более эндемичные, приспособляются к меняющимся условиям окружающей среды, в частности,

связанных с антропогенной деятельностью и загрязнением (Sousa, 2014). Успешность интродукции зависит от двух факторов: 1) особенностей самих инвазивных видов и 2) характеристик территории, которая подвергается инвазии. Причем данные факторы могут усиливать друг друга. Инвазивные виды обладают высокой способностью к освоению различных типов местообитания, фенотипической пластичностью и значительным генетическим разнообразием, физиологической толерантностью к абиотическим условиям среды, высокой скоростью роста, малым временем смены поколений, быстрым достижением половозрелости и высокой плодовитостью. Такие свойства обычно связаны с r-стратегией эволюции (McMahon, 2002).

К одному из таких инвазивных видов относится *Sinanodonta woodiana*. Родина моллюска не определена точно, известно, что он распространен в Восточной Азии: от бассейна Амура до Тайвани, Индокитая и Малайзии (Watters, 1997; Pora et al., 2015). Случаи инвазии *S. woodiana* зарегистрированы в различных странах и регионах мира: Европа (Франция, Испания, Словакия, Чехия и др.), США, республика Доминикана и Коста-Рика, Индонезия и Филиппины (Lajtner & Crnčan, 2011). Данные о распространении вида на территории Индокитая остаются неполными. Считается, что *S. woodiana* является местным видом во Вьетнаме (район Кохинхина, синоним *Anodonta jourdyi* Morelet, 1886) и возможно в Камбодже. Согласно Brandt (1974), вид найден в Таиланде, Малайзии, Сингапуре и других странах Юго-Восточной Азии. Более современные исследования подтверждают, что вид проник на полуостров Малайзию и стал там повсеместно распространенным и самым многочисленным (Zieritz et al., 2016). Также случаи инвазии зарегистрированы на Борнео (Bogan and Schilthuizen, 2005) и островах Индонезии (Djajasasmita, 1982; Watters, 1997, Bolotov et al., 2016).

S. woodiana является видом-эврибионтом, который обнаруживают даже в сильно измененных и искусственных местообитаниях, а также сильно заиленных водоемах (Paunovic et al., 2006; Sousa, 2014). Вид обитает

преимущественно на илистых и глинистых типах грунта в водоемах с относительно высокой температурой воды (30 – 33 °C) и повышенным содержанием взвешенных частиц, а также в медленнотекущей и стоячей воде (Soroka, 2005, Zettler & Jueg, 2006). Согласно исследованиям Zieritz et al., 2016, *S. woodiana* является толерантной к условиям кислой среды (pH: 5.5–7.4). *S. woodiana*, как все Unionidae (Castagnolo et al., 1980; Aldridge & McIvor, 2003), имеют паразитическую стадию личинки-глохидии. Вид отличается способностью паразитировать на различных видах рыб, таких как толстолобик (*Hypophthalmichthys molitrix*), нильская теляпия (*Trichopodus pectoralis*) и другие (Djajasasmita, 1982; Hamidah, 2012, 2013).

Популяции инвазивного вида *S. woodiana* наиболее хорошо изучены в Европе (Soroka, 2010; Soroka et al., 2014) и США. В странах Юго-Восточной Азии данные более ограничены, в особенности по нуклеотидным последовательностям (Bolotov et al., 2016). Недавние молекулярные исследования популяций вида в Малайзии (Zieritz et al., 2016) и Индонезии (Bolotov et al., 2016) позволили выделить «тропическую» линию *S. woodiana*. На основании анализа фрагментов гена цитохромоксидазы I субъединицы (COI), было определено, что *S. woodiana* с острова Флорес (Индонезия) (рис. 26) и Малайзии принадлежат к одному гаплотипу и формируют «тропическую» линию вида (Bolotov et al., 2016). Средний уровень внутривидовой дивергенции составил $0,3 \pm 0,1\%$. Наиболее близким к тропической линии оказался образец из Китая (номер NCBI's GenBank KJ434487) со средним значением уровня дивергенции $1,9 \pm 0,6\%$. Сравнение гаплотипов гена COI с острова Флорес и Малайзии с популяциями из Китая, Южной Кореи и стран Европы, показало, что существует отдельная «линия умеренного пояса» уже в значительной мере отличающаяся от «тропической». Средний уровень дивергенции между данными линиями составил $5,3 \pm 1,0\%$, что соответствует межвидовому различию.

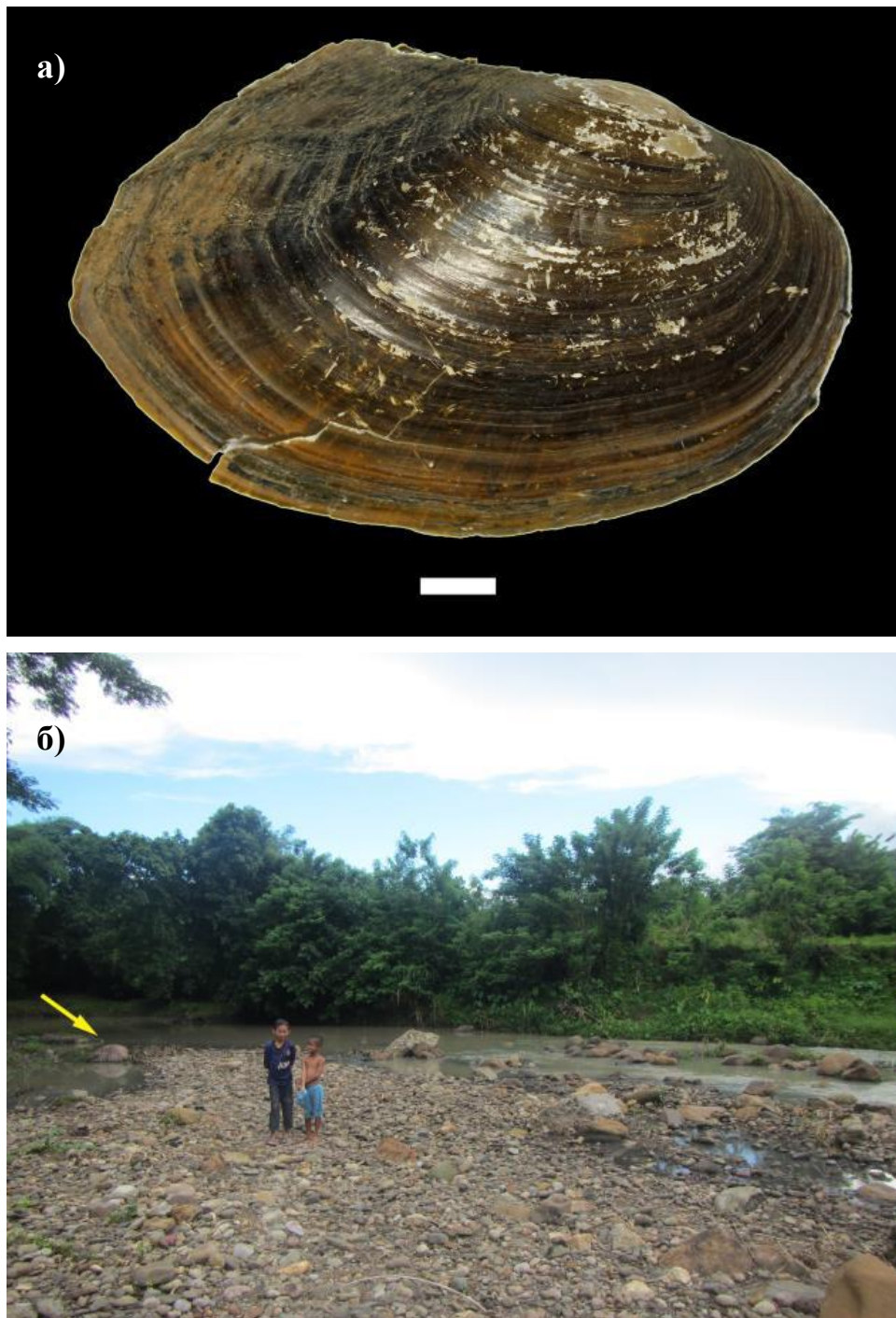


Рис. 26. – Инвазивная популяция *Sinanodonta woodiana* с острова Флорес (Индонезия): а – раковина, шкала – 1 см; б - местообитание (Wae Racang River).

Происхождение европейских популяций, принадлежащих «линии умеренного пояса», скорее всего, связано с расселением *S. woodiana* из бассейнов Амура и Янцзы (Watters, 1997). В свою очередь представители из Малайзии и Индонезии (тропическая линия) могут легко проникать в

тропические водоемы, включая также горные реки с муссонным типом питания, распространяясь по Австралии (Bolotov et al., 2016). Расселение *S. woodiana* также возможно посредством рыб-хозяев. Так, например, первая инвазия вида в западную Яву, была связана с тайваньскими рыбами (Djajasmita, 1982). Принимая во внимание данное доказательство, можно предположить основное происхождение «тропической линии» с данного острова или близлежащих южных районов Китая (Bolotov et al., 2016).

S. woodiana благодаря своей высокой экологической толерантности и устойчивости к вредным факторам окружающей среды может оказывать сильное влияние на популяции других видов, в особенности на эндемичные и находящиеся под угрозой исчезновения (Bielen et al., 2016). *S. woodiana* обладает высокой конкурентной способностью по сравнению с местными видами и способна модифицировать окружающую среду, изменяя физические и биологические характеристики пресноводных экосистем (Douda et al., 2012; Sousa et al., 2009, 2014; Lopes-Lima et al., 2016). Жизнедеятельность *S. woodiana* может оказывать влияние как на отдельные организмы и популяции, так и экосистемы в целом, в частности на биогеохимический цикл, гидрологию водоема, генетическую структуру популяций других видов посредством гибридизации и другое (Sousa, 2014).

Информации о проникновении *S. woodiana* в Мьянму и Лаос на данный момент нет. Однако учитывая ускорение в настоящее время изменений окружающей среды и деградацию отдельных местообитаний, к которым *S. woodiana* адаптируется гораздо быстрее и эффективнее, чем местные виды, можно предположить, что не исключена вероятность интродукции вида в данные регионы. Особую опасность такое расселение представляет для эндемичной фауны, которая характерна для речной и озерной сети Северного Индокитая. Недостаток экологических данных для Индокитайских видов усложняет отслеживание состояний конкретных популяций, поэтому необходимо сбор и анализ информации относительно их распространения,

экологических требований, репродуктивной характеристики, генетического разнообразия, а также рыб-хозяев. Кроме того требуется постоянный мониторинг *S. woodiana*, а также оценка потенциального отрицательного ее влияния на аборигенные виды.

6.2 Разрушение местообитаний и проблемы сохранения наяд Индокитая

Деграция естественных местообитаний является одной из основных причин снижения численности популяций наяд во всех мире, в частности на территории Индокитая. Основная роль в изменении природной среды принадлежит человеку, причем антропогенная нагрузка на пресноводные экосистемы и ее обитателей в странах Юго-Восточной Азии постоянно увеличивается (Dudgeon 2000a). Кроме того на состояние среды накладывают свой отпечаток такие глобальные факторы, как изменение климата и отложения азота (Köhler et al., 2012).

Деграция пресноводных экосистем, таких как реки, озера, ручьи и другие водоемы, происходит главным образом вследствие трех причин. Во-первых, загрязнение воды, которое ухудшает ее качество, и реконструкция водных потоков, изменяющая водный режим или уровни воды. Во-вторых, изменение растительного покрова, связанное с вырубкой лесов, сельским хозяйством и урбанизацией, которое вызывает ухудшение фильтрации вод и прохождение их через почву, что, в свою очередь, меняет характер стока. Третья причина – жизнедеятельность инвазивных видов, о которых было сказано ранее (см. раздел 6.1) (Dudgeon, 2012; Köhler et al., 2012).

Проблема загрязнения пресноводных местообитаний характерна для многих районов Индокитая, преимущественно для районов речных дельт в нижних течениях, где выше плотность населения и более интенсивная хозяйственная и промышленная деятельность. К основным источникам

загрязнения в целом на территории Индокитая относят потоки биогенных веществ и органики, а не промышленные отходы, так как предприятия размещены достаточно неравномерно. Например, такие страны, как Мьянма, Лаос и Камбоджа имеют ограниченное количество производств. Промышленные и химические предприятия в основном сосредоточены в Таиланде и Вьетнаме, где наблюдается интенсивная урбанизация (Dudgeon et al., 2000; Dudgeon, 2012).

Все загрязняющие вещества можно подразделить на несколько групп. Во-первых, загрязнение связано с накоплением бытового мусора и сбросом неочищенных городских сточных вод в речные системы; во-вторых, к поллютантам относятся сточные воды промышленных и горнодобывающих предприятий, которые могут содержать тяжелые металлы (ртуть, кадмий), цианиды (при переработке руды), токсичные для любых живых организмов. (Zalinger et al., 2003). Добыча полезных ископаемых сейчас становится все более интенсивной в районах верхних течений, ранее в меньшей степени подвергавшихся антропогенному воздействию (Dudgeon 1992).

Не менее опасными являются отходы сельского хозяйства, к которым относятся соединения азота и фосфора, пестициды, стойкие органические загрязнители СОЗы (ДДТ, полихлорированные бифенилы ПХБ и др.) (Minh et al., 2007). Повышение содержания загрязняющих веществ (особенно азота и фосфора) может приводить к эвтрофикации водоемов и массовому развитию водорослей (Köhler et al., 2012).

Еще один вид загрязнения – наносы, которые образуются в результате вырубки лесов. Огромные количества наносов скапливаются в дельте реки Ирравади, которая считается одной из наиболее заиленных рек в мире (Simmanee, 2013).

Изменение и деградация речных систем сильно связана с регулированием водных потоков, посредством строительства дамб или иных заградительных сооружений. Данные мероприятия проводятся, как правило, для снижения

уровня воды во время сезонных наводнений, а также для ирригации. Однако известно, что реки являются динамичными в пространстве и времени системами, каждая из которых имеет свой суточный, сезонный и среднегодовой водный режим, распределение иловых отложений и минеральных веществ, при этом необходимо также учитывать периоды наводнений и засух. Все эти параметры непосредственно связаны с водным потоком, и его изменение приводит к нарушению всей системы, оказывая непосредственное влияние и на биологическое разнообразие.

Дамбы и плотины оказывают влияние на ряд параметров (температура, уровень воды, характер течения, осадков и другие), жизненно важных для гидробионтов, в частности Unionidae. Например, повышение температуры вызывает снижение уровня растворенного кислорода необходимого для дыхания, что сразу сказывается на состоянии обитателей водоема, а также снижает образование гамет у представителей семейства Unionidae (Köhler et al., 2012). При большом количестве иловых осадков (заиливании) моллюски, будучи фильтраторами по типу питания, могут задохнуться под их слоем (Bogan, 1993).

Наяды относятся к долгоживущим организмам (продолжительность жизни может достигать 130 лет), поэтому конкретные причины их вымирания достаточно трудно определить. Наиболее уязвимой частью их жизненного цикла является стадия глохидии, когда личинка нуждается в постоянном хозяине. Если такой хозяин-рыба отсутствует, то вид может стать вымирающим или ему может грозить полное исчезновение с течением времени (Bogan, 1993). Исчезновение рыб-хозяев может произойти по тем же самым причинам – отравление токсичными отходами, строительство дамб и ГЭС, которые нарушают их среду обитания и могут мешать свободному перемещению (дамбы, как сооружения, становятся преградами на пути миграции рыб к местам размножения) (Graf, 2007).

На территории Индокитая на данный момент размещено значительное количество дамб и не меньшее число планируется к возведению (рис. 27) (Dudgeon, 2012). Наибольшую нагрузку по количеству дамб несет Меконг. В настоящее время в районе нижнего Меконга находится 25 действующих гидроэлектростанций, и дополнительно рассматриваются 99 проектов, находящихся на разных стадиях исследования, по строительству дамб в притоках реки (Pearse & Smith, 2012).

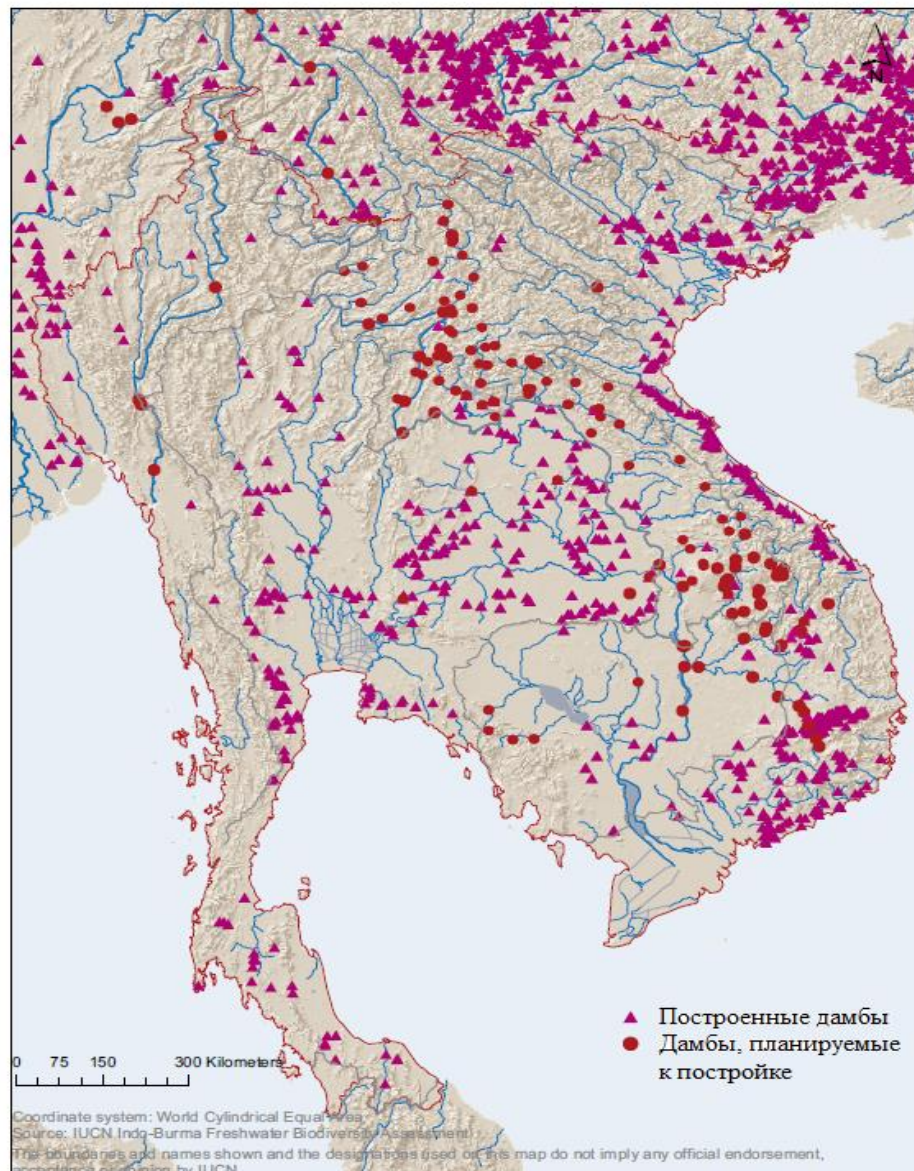


Рис. 27. – Построенные (обозначены треугольниками) и планируемые дамбы (обозначены кружками) на территории Индокитая (Dudgeon, 2012)

Состояние популяций наяд на территории Индокитая изучено достаточно поверхностно. Информация о биологии, экологии, местообитаниях очень ограничена, а для редких видов практически отсутствует. Примером может служить *Margaritifera laosensis*, единственный вид из семейства Margaritiferidae, который обитает в условиях тропических бассейнов (Smith, 2001). Данный вид на сегодняшний день относится к категории вымирающих на территории Индокитая (Phuong, 2011), однако данных об экологии популяций *Margaritifera laosensis* до недавнего времени практически не было и вся информация о возможных ее местообитаниях была известна только из старых публикаций (Godwin–Austen, 1919; Haas, 1969; Brandt, 1974).

В настоящее время популяции данного вида обнаружены в двух притоках реки Нам Оу – реках Нам Лонг и Нам Пе (бассейн Меконга), провинция Пхонгсали, Северный Лаос (Bolotov et al., 2014), а также бассейне Ситауна (реки Коклю и Стоун), Мьянма. Данные популяции, испытывают влияние главным образом трех факторов. Во-первых, это использование *M. laosensis* в качестве источника пищи местными жителями деревень. Данный вид, вместе с другими пресноводными моллюсками (гастроподами, корбикулами, разными видами наяд) становится объектом собирательства. Более значительный урон популяциям доставляет строительство даже небольших дамб и регулирование водного потока. Местные жители возводят небольшие плотины из природных составляющих – камней либо бамбуковых палок, для поднятия уровня воды до 1 м. В районе таких построек *M. laosensis* не была найдена, так как потоки вод здесь содержат остатки растительного опада, что уже губительно для данного вида (Bolotov et al., 2014). Еще одним фактором, скорее всего более весомым, является загрязнение вод, связанное с обезлесиванием и сельскохозяйственной деятельностью. Мьянма в целом все еще остается аграрной страной, где используются традиционные способы ведения сельского хозяйства, поэтому исчезновение лесов в сельских районах, как правило, связано с подсечно-огневым земледелием.

Растительность в районах Пхангсали и Лойко в основном состоит из кустарников и восстановленных лесов. В свою очередь практически лишенные растительного покрова горные склоны и речные долины подвергаются сильной эрозии в период муссонов. Вследствие этого водные потоки в значительной мере загрязняются глинистыми или другими мелкозернистыми осадками. Что касается загрязнения биогенными элементами, то в сельских районах на севере Мьянмы удобрения используются не так активно, поэтому концентрация азота и фосфора в воде не так значительна (Bolotov et al., 2014).

Популяции индокитайских наяд, в особенности эндемичных и редких, как *M. laosensis* нуждаются в особых мерах охраны, а также дополнительном изучении их состояния, экологии, генетического разнообразия, а также поиске рыб-хозяев глохидий. Кроме того необходимо более тщательное исследование самих местообитаний и оценка ресурсов внутри каждого речного бассейна. Меры должны приниматься также на законодательном уровне, вводя запрет на уничтожение *M. laosensis*, а также других видов, находящихся под угрозой исчезновения.

ВЫВОДЫ

1. На основании комплексного анализа определено, что на территории Индокитая род *Contradens* представлен 12 видами, род *Lamellidens* – 5 видами. Бассейн Меконга является наиболее древней речной системой Юго-Восточной Азии, на что указывает средний возраст эндемичной клады, равный 78 млн. лет, а также наибольшее число обнаруженных на данный момент видов и высокий уровень дивергенции между ними (3,8 – 14,6 %) по сравнению с другими исследованными бассейнами.

2. Среди представителей рода *Contradens* выделены три группы видов, приуроченных к различным типам местообитаний: 1) обитающие в условиях горных рек; 2) в условиях озера или медленной равнинной реки и 3) в равнинных реках с быстрым течением и повышенной мутностью. Все представители рода *Lamellidens*, за исключением *L. exolescens*, обитают в равнинных медленнотекущих водоемах.

3. Изучение экологии видов внутри родов показало наличие специализации представителей этих таксонов по типам местообитаний. При этом род *Contradens* отличается большей пластичностью по отношению к типу водотока, но специализирован по типу грунта. Род *Lamellidens* специализирован по типу водотока, что обуславливает и специализацию по типу грунта. При этом в обоих родах есть виды, которые обитают в экологических условиях, не характерных для представителей рода.

4. На основании реконструкции по типу водоема показано, что ближайший общий предок родов *Contradens* и *Lamellidens* был представителем равнинных рек. В процессе эволюции *Lamellidens* заняли равнинные реки и озера, а *Contradens* стали распространяться как в равнинных, так и горных местообитаниях. Прекращение сообщения между равнинными формами Меконга и группой рек Салуин+Ситаун+Ирравади способствовало процессам аллопатрического видообразования. В равнинных водоемах бассейна Салуина

сформировались предковые формы вида *Contradens* sp. 4, а в горных притоках Салуина и Ирравади возникли ближайшие общие предки *Contradens* sp. 3, sp. 2 и sp. 1. Реконструкция по грунтам показала дивергенцию предковых форм от обитателей песчаных грунтов до илисто-глинистых для видов рода *Lamellidens* и от илисто-песчаных до каменисто-песчаных для видов рода *Contradens*.

5. Морфология раковины двустворчатого моллюска, являясь во многом функцией окружающей среды, не может служить надежным таксономическим признаком. Как было показано на примере *Lamellidens exolescens* и *Trapezoideus foliaceus*, конвергентная эволюция формы раковины и высокая фенотипическая пластичность видов является препятствием для видовой идентификации методами традиционного морфологического анализа.

6. Инвазивный моллюск *Sinanodonta woodiana* представляет потенциальную опасность для популяций эндемичных видов, главным образом на севере Индокитая. Наяды также испытывают отрицательное влияние со стороны усиливающегося антропогенного воздействия, главным образом за счет загрязнения водных потоков вследствие вырубки лесов, сельскохозяйственной и промышленной деятельности; строительства дамб и изменения водного потока, а также традиционного использования моллюсков в пищу.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

В настоящей работе применяются следующие сокращения и условные обозначения:

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота;

п.н. – пара нуклеотидов;

ПЦР – полимеразная цепная реакция;

РНК – рибонуклеиновая кислота;

AIC_C – информационный критерий Акаике;

BI (bayesian inference) – вероятностный метод Байеса;

BPP – байесовская апостериорная вероятность;

BS – бутстреп-поддержка;

C – каменноугольный период;

COI – первая субъединица белка цитохром с-оксидазы;

DEC (Dispersal-Extinction Cladogenesis) – конфигуратор Лагранжа;

dNTP - дезоксирибонуклеотидтрифосфат;

EFDs (elliptic Fourier descriptors) - эллиптические Фурье-показатели;

ESF – эмпирический коэффициент масштабирования;

ESS – эффективный объем выборки;

J – юрский период;

K – меловой период;

MCMC – марковские цепи Монте-Карло;

ML (maximum-likelihood) – метод максимального правдоподобия;

MRCA – ближайший общий предок;

N/Q – неоген / четвертичный период;

P – пермский период;

PC (principal component) – главная компонента;

Pg – палеоген;

PTP (Poisson tree processes) – модель, основанная на процессах Пуассона;

S-DEC (Statistical Dispersal-Extinction Cladogenesis) – непараметрический подход Байеса-Лагранжа;

S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis) – статистический анализ для реконструкции событий викариантного и дисперсного видообразования;

StD – стандартное отклонение;

T – триасовый период;

16S рРНК – большая субъединица рибосомальной митохондриальной РНК;

28S рРНК – большая субъединица рибосомальной ядерной РНК.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдурахманов Г.М. Основы зоологии и зоогеографии / Г. М. Абдурахманов, И. К. Лопатин, Ш. И. Исмаилов. – М.: Академия, 2001. – 496 с.
2. Болотов, И. Н. Итоги тестирования компараторного метода: кривизна фронтального сечения створки раковины не может служить систематическим признаком у пресноводных жемчужниц рода *Margaritifera* / И. Н. Болотов, А. А. Махров, Ю. В. Беспалая, И. В. Вихрев, О. В. Аксенова, П. Э. Аспхольм, М. Ю. Гофаров, А. Н. Островский, И. Ю. Попов, И. С. Пальцер, М. Рудзите, М. Рудзитис, И. С. Ворошилова, С. Е. Соколова // Известия РАН. Серия биологическая, 2013. – № 2. – С. 245-256.
3. Догель, В. А. Зоология беспозвоночных: Учебник для ун-тов / В. А. Догель, под ред. Полянского Ю.И. – 7-е изд-е перераб. и доп. – М.: Высшая школа, 1981. – 606 с.
4. Ермаков, Ю. Г. Физическая география материков и океанов: Учеб. Для геогр. спец. ун-тов / Ю. Г. Ермаков, Г. М. Игнатъев, Л. И. Куракова и др.; под общей ред. А.М. Рябчикова. – М.: Высш. шк., 1988. – 592 с.
5. Иванова, И.С. Социально-экономическая география зарубежной Азии. Юго-Восточная Азия: Учебное пособие / И. С. Иванова. – М.: Географический факультет МГУ, 2005. – 184 с.
6. Шарова, И. Х. Зоология беспозвоночных: учеб. для студ. Высш. учеб. Заведений / И. Х. Шарова. – М.: Гуманит. Изд. Центр ВЛАДОС, 2002. – 592 с.
7. Akaishi, F. Surface water quality and information about the environment surrounding Inle Lake in Myanmar / F. Akaishi, , M. Satake, M. Otaki, N. Tominaga// Limnology. – 2006. – Vol. 7. – P. 57–62.
8. Akimoto, Y. The Salween Under Threat: Damming the Longest Free River in Southeast Asia / Y. Akimoto (ed.). – Salween Watch and SEARIN, 2004. – 83 p.
9. Aldridge, D. C. Gill evacuation and release of glochidia by *Unio pictorum* and *Unio tumidus* (Bivalvia: Unionidae) under thermal and hypoxic stress / D. C. Aldridge, A. L. McIvor // Journal of Molluscan Studies. – 2003. – Vol. 69. – P. 55-59.

10. Ali, J. R. Gondwana to Asia: plate tectonics, paleogeography and the biological connectivity of the Indian sub-continent from the Middle Jurassic through latest Eocene (166–35 Ma) / J. R. Ali, J. C. Aitchison // *Earth-Science Reviews*. – 2008. – Vol. 88(3). – P. 145–166.
11. Audley-Charles, M.G. Dispersal of Gondwanaland: relevance to the evolution of the Angiosperms / M.G. Audley-Charles: In Whitmore, T. C. (ed.), *Biogeographic Evolution of the Malay Archipelago*. – Clarendon Press, Oxford, 1987. – P. 5 – 25.
12. Baltzer, M. C. Towards a vision for biodiversity conservation in the Forests of the Lower Mekong Ecoregion Complex / M.C. Baltzer, T. D. Nguyen and R.G. Shore (eds.). – Hanoi: WWF Indochina Program, 2001.
13. Bauer, G. The adaptive value of offspring size among freshwater mussels (Bivalvia; Unionoidea) / G. Bauer // *Journal of Animal Ecology*. – 1994. – Vol. 63. – P. 933–944.
14. Bauer, G. Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida / G. Bauer, K. Wächtler (eds.) – Springer-Verlag, 2001. – 394 p.
15. Beaulieu, J.M. A Southern Hemisphere origin for campanulid angiosperms, with traces of the break-up of Gondwana / J. M. Beaulieu, D.C. Tank, M. J. Donoghue // *BMC Evolutionary Biology*. – 2013. – 13(1), 80.
16. Benson, D. A. GenBank / D. A. Benson, I. Karsch-Mizrachi, D. J. Lipman, J. Ostell & D. L. Wheeler // *Nucleic Acids Res.* – 2006. – Vol. 35. – P. 21–25.
17. Bielen, A. Differences in tolerance to anthropogenic stress between invasive and native bivalves / A. Bielen, I. Bošnjak, K. Sepčić, M. Jaklič, M. Cvitanić, J. Lušić, J. Lajtner, T. Simčić, S. Hudina // *Science of the Total Environment*. – 2016. – Vol. 543. – P. 449–459.
18. Bogan, A. E. Freshwater bivalve extinctions (Mollusca: Unionoida): a search for causes / A. E. Bogan // *American Zoologist*. – 1993. – Vol. 33. – P. 599–609.
19. Bogan, A. E. First report of the introduced freshwater bivalve, *Anodonta woodiana* (Lea, 1834) from the island of Borneo, Sabah, Malaysia / A.E. Bogan, M. Schilthuizen // *Ellipsaria*. – 2005. – Vol. 6 (5).

20. Bogan, A. E. Global diversity of freshwater mussels (Mollusca, Bivalvia) in freshwater / A. E. Bogan // *Hydrobiologia*. – 2008. – Vol. 595. – P. 139–147.
21. Bogan, A. *Uniandra contradens*. The IUCN Red List of Threatened Species. – 2012: e.T171891A1336006 (<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2012-1.RLTS.T171891A1336006.en>. Downloaded on 22 December 2016).
22. Bolotov, I. Ecology and conservation of the endangered Indochinese freshwater pearl mussel, *Margaritifera laosensis* (Lea, 1863) in the Nam Pe and Nam Long rivers, Northern Laos / I. Bolotov, I. Vikhrev, Y. Beshpalaya, V. Artamonova, M. Gofarov, J. Kolosova, A. Kondakov, A. Makhrov, A. Frolov, S. Tumpeesuwan, A. Lyubas, T. Romanis, K. Titova // *Tropical Conservation Science*. – 2014. – Vol. 7. – P. 706-719.
23. Bolotov, I. N. Taxonomy and distribution of the freshwater pearl mussels (Unionoida: Margaritiferidae) in the Far East of Russia / I. N. Bolotov, Y. V. Beshpalaya, I. V. Vikhrev, O. V. Aksenova, P. E. Aspholm, M. Y. Gofarov, O. K. Klishko, Y. S. Kolosova, A. V. Kondakov, A. A. Lyubas, I. S. Paltser, E. S. Konopleva, S. Tumpeesuwan, N. I. Bolotov, I. S. Voroshilova // *PLoS ONE*. – 2015. – Vol. 10, e0122408. doi: 10.1371/journal.pone.0122408
24. Bolotov, I. N. Spreading of the Chinese pond mussel, *Sinanodonta woodiana*, across Wallacea: One or more lineages invade tropical islands and Europe / I. N. Bolotov, Y. V. Beshpalaya, M. Y. Gofarov, A. V. Kondakov, E. S. Konopleva, I. V. Vikhrev // *Biochemical Systematics and Ecology* – 2016. – Vol. 67. – P. 58-64.
25. Bolotov, I. N. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny, biogeography and a subgeneric revision of the Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) / I. N. Bolotov, I. V. Vikhrev, Y. V. Beshpalaya, M. Y. Gofarov, A. V. Kondakov, E. S. Konopleva, N. I. Bolotov and A. A. Lyubas // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2016. – Vol. 103. – P. 104-121.
26. Brandt, R. A. M. The non-marine aquatic mollusca of Thailand / R. A. M. Brandt // *Archiv für Molluskenkunde*. – 1974. – Vol. 105. – P. 1–423.

27. Castagnolo, L. Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane / L. Castagnolo, D. Franchini, and F. Giusti. – C.N.R., Verona, Italy, 1980.
28. Castresana, J. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis / J. Castresana // *Molecular Biology and Evolution*. – 2000. – Vol. 17. – P. 540–552.
29. Clark, M.K. Late Cenozoic uplift of southeastern Tibet / M.K. Clark, M.A. House, L.H. Royden, K.X. Whipple, B.C. Burchfiel, X. Zhang and W. Tang // *Geology*. – 2005. – Vol. 33. – P. 525–528.
30. Costa-Cabral, M.C. Landscape structure and use, climate, and water movement in the Mekong River basin / M.C. Costa-Cabral, J. E. Richey, G. Goteti, D.P. Lettenmaier, C. Feldkötter and A. Snidvongs // *Hydrol. Process* – 2008. – Vol. 22. – P. 1731–1746
31. Davies, J. Wetland Inventory for Myanmar / J. Davies, A.C. Sebastian & S. Chan. – Ministry of the Environment, Japan, 2004.
32. Deein, G. Glochidium shell morphology of *Solenia khwaenoiensis* / Panha & Deein, 2003 (Bivalvia: Unionidae) / G. Deein, C. Pongsri, P. Rattanadeang, R. Prateepasen, S. Panha // *The Natural History Journal of Chulalongkorn University*. – 2008. – Vol. 8. – P. 61–64.
33. Delvene, G. Protopleurobema: a new genus of freshwater bivalve from the Lower Cretaceous of the Cameros basin (NW Spain) / G. Delvene, R. Araujo // *Journal of Iberian Geology*. – 2009. – Vol. 35(2). – P. 169–178.
34. Dietz, R. S. Reconstruction of Pangaea: breakup and dispersion of continents, Permian to present / R.S. Dietz, J.C. Holden // *Earth Sci. Rev.* – 1970. – Vol. 75. – P. 4939–4956.
35. Djajasasmita, M. The occurrence of *Anodonta woodiana* Lea, 1837 in Indonesia (Pelecypoda: Unionidae) / M. Djajasasmita // *Veliger*. – 1982. – Vol. 25. – P. 175.

36. Douda, K. The role of host specificity in explaining the invasion success of the freshwater mussel *Anodonta woodiana* in Europe / K. Douda, M. Vrtílek, O. Slavík, M. Reichard // Biol. Invasions. – 2012. – Vol. 14. – P. 127-137.
37. van Dijk, P. P. Indo-Burma. Hotspots: Earth's biologically richest and most Endangered terrestrial ecoregions / P. P. van Dijk, P. Ashton and J. M. Jinshuang: in R. A. Mittermeier, N. Myers, and C. G. Mittermeier eds. – Mexico City: Sierra Madre, 1999. – P. 319-334.
38. van Dijk, P. P. Indo-Burma. Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions / P. P. van Dijk, A. W. Tordoff, J. Fellowes, M. Lau, and M. Jinshuang: in R. A. Mittermeier, Robles Gil, P., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C. G., Lamoreaux, J. and da Fonseca, G. A. B. eds. – Monterrey: CEMEX; Washington D.C.: Conservation International; and Mexico: Agrupación Sierra Madre, 2004. – P. 323-330.
39. Dudgeon, D. Tropical Asian Streams: Zoobenthos, Ecology and Conservation / David Dudgeon. – Hong Kong University Press, 1999. – 830 p.
40. Dudgeon, D. The ecology of Tropical Asian rivers and streams in relation to biodiversity conservation / D. Dudgeon // Annual Review of Ecology and Systematics. – 2000. – Vol. 31. P. 239–263.
41. Dudgeon, D. The status and distribution of freshwater molluscs of the Indo-Burma region. In Allen, D.J., Smith, K.G., & Darwall, W.R.T. (Compilers), Threats to freshwater biodiversity globally and in the Indo-Burma Biodiversity Hotspot. – Cambridge, UK and Gland, Switzerland: IUCN, 2012. – 1–25 pp.
42. Dumont, H. J. *Eodiaptomus indawgyi* n. sp., a pelagic calanoid copepod presumed endemic to ancient Lake Indawgyi, Myanmar / H.J. Dumont & J. Green // Hydrobiologia. – 2005. – Vol. 533. – P. 41–44.
43. Ecosystem Profile: Indo-Burma Biodiversity Hotspot, 2011 Update. – Washington DC: Critical Ecosystem Partnership Fund, 2011. – 381 p.
44. Farris, J. S. Testing significance of incongruence / J.S. Farris, M. Källersjö, A.G. Kluge and C. Bult // Cladistics. – 1995. – Vol. 10. – P. 315–319.

45. Froufe, E. Who lives where? Molecular and morphometric analyses clarify which *Unio* species (Unionida, Mollusca) inhabit the southwestern Palearctic region / E. Froufe, D.V. Gonçalves, A. Teixeira, R. Sousa, S. Varandas, M. Ghamizi, A. Zieritz, M. Lopes-Lima // *Organisms Diversity & Evolution*. – 2016. – Vol. 16 (3). – P. 597–611.
46. Fryer, G. The cichlid fishes of the Great Lakes of Africa: their biology and evolution / G. Fryer, & T.D. Iles. – Edinburgh: Oliver & Boyd, 1972.
47. Furuichi, T. Discharge and suspended sediment transport in the Ayeyarwady River, Myanmar: Centennial and decadal changes / T. Furuichi, Z. Win and R.J. Wasson // *Hydrological Processes* – 2009. – Vol. 23. – P. 1631–1641
48. Godwin–Austen, H. H. Description of a new species of *Margaritanopsis* (Unionidae) from the Southern Shan States, with notes on *Solenaia soleniformis* / H.H. Godwin–Austen // *Records of the Indian Museum*. – 1919. – Vol. 16. – P. 203 – 205.
49. Gould, A. A. Dr. Gould had examined the shells not long since announced as having been received from the Rev. Francis Mason, missionary at Tavoy, in British Burmah / A. A Gould // *Proceedings of the Boston Society of Natural History*. – 1843. – Vol. 1. – P. 139–141.
50. Gould, A. A. Dr. Gould described new Shells, received from Rev. Mr. Mason, of Burmah” / A. A. Gould // *Proceedings of the Boston Society of Natural History*. – 1847. – Vol. 2. – P. 218–221.
51. Graf, D. L. Review of the systematics and global diversity of freshwater mussel species (Bivalvia: Unionoida) / D. L. Graf, K. S. Cummings // *Journal of Molluscan Studies*. – 2007. – Vol. 73. – P. 291–314.
52. Graf, D. L. The Freshwater Mussels (Unionoida) of the World (and other less consequential bivalves. MUSSEL Project Web Site / D. L. Graf, K. S. Cummings. – 2015. – Режим доступа: <http://www.mussel-project.net>
53. Graf, D. L. Molecular phylogenetic analysis supports a Gondwanan origin of the Hyriidae (Mollusca: Bivalvia: Unionida) and the paraphyly of Australasian taxa /

- D. L. Graf, H. Jones, A. J. Geneva, J. M. Pfeiffer, J. III, M. W. Klunzinger // *Molecular Phylogenetics & Evolution*. – 2015. – Vol. 85. – P. 1–9.
54. Graf, D. L. Patterns of freshwater bivalve global diversity and the state of phylogenetic studies on the Unionoida, Sphaeriidae, and Cyrenidae / D. L. Graf // *American Malacological Bulletin*. – 2013. – Vol. 31. – P. 135–153.
55. Grant, P. R. Convergent evolution of Darwin's finches caused by introgressive hybridization and selection / P. R. Grant, B. R. Grant, J. A. Markert, L. F. Keller, K. Petren // *Evolution*. – 2004. – Vol. 58. – P. 1588–1599.
56. Haag W. H. North American Freshwater Mussels: Natural History, Ecology and Conservation / W. H. Haag. – U.K.: Cambridge University Press, Cambridge, 2012. – 505 p.
57. Haas, F. Superfamilia Unionacea / F. Haas // *Das Tierreich*. – 1969. – Vol. 88. – P. 1–663.
58. Hall, T. A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT / T. A. Hall // *Nucleic Acids Symposium Series*. – 1999. – Vol. 41. – P. 95–98.
59. Hall, T. A. BioEdit version 7.2.5 / T. A. Hall. – 2013. – Режим доступа: <http://www.mbio.ncsu.edu/bioedit/bioedit.html>
60. Hamidah, A. Lama periode parasit glochidia kijing Taiwan (*Anodonta woodiana* Lea) pada berbagai jenis ikan sebagai inang [In Bahasa Indonesia] / A. Hamidah // *J. Penelit. Univ. Jambi Seri Sains*. – 2012. – Vol. 14. – P. 45–48.
61. Hamidah, A. Pengaruh beberapa ukuran dan jenis ikan sebagai inang terhadap densitas penempelan glokidia kijing Taiwan (*Anodonta woodiana* Lea) [In Bahasa Indonesia] / A. Hamidah // *Biospecies*. – 2013. – Vol. 6. – P. 46–50.
62. Hammer, O. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis / O. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // *Palaeontologia Electronica*. – 2001. – Vol. 4. – P. 1–9.

63. Hoggarth M. A. Mechanics of glochidial attachment (Mollusca: Bivalvia: Unionidae) / M. A. Hoggarth, A. S. Gaunt // Journal of Morphology. – 1988. – Vol. 198. – P.71–81.
64. Iwata, H. SHAPE: A Computer Program Package for Quantitative Evaluation of Biological Shapes Based on Elliptic Fourier Descriptors / H. Iwata, Y. Ukai // The Journal of Heredity. – 2002. – Vol. 93. – P. 384–385.
65. Jansen, W. Glochidial mortality in freshwater mussels. In: Bauer G, Wächtler K, eds. Ecology and evolution of the freshwater mussels Unionoida / W. Jansen, G. Bauer, E. Zahner-Meike. – Berlin: Springer-Verlag, 2001. – 185–211 pp.
66. Jing, H. The Freshwater Bivalves of China / H. Jing, Z. Zhuang. – Germany: ConchBooks, Harxheim, 2013. – 198 p.
67. Jovelín, R. Phylogenetic relationships within the polyopisthocotylean monogeneans (Platyhelminthes) inferred from partial 28S rDNA sequences / R. Jovelín, J.-L. Justine // International Journal for Parasitology. – 2001. – Vol. 31. – P. 393–401.
68. Kelt, D. A. Community structure of desert small mammals: comparisons across four continents/ D. A. Kelt, J. H. Brown, E. J. Heske, P. A. Marquet, S. R. Morton, J. R. W. Reid, K. A. Rogovin, G. Shenbrot // Ecology. – 1996. – Vol. 77. – P. 746–761.
69. Kobayashi, O. Comparative morphology of glochidia and juveniles between two species of freshwater pearl mussel *Margaritifera* (Bivalvia: Margaritiferidae) from Japan [in Japanese] / O. Kobayashi, T. Kondo // Venus. – 2007. – Vol. 65. – P. 355–363.
70. Köhler, F. Hybridisation as potential source of incongruence in the morphological and mitochondrial diversity of a Thai freshwater gastropod (Pachychilidae, Brotia H. Adams, 1866) / F. Köhler and G. Deen // Zoosystematics and Evolution. – 2010a. – 86. – P. 301–314.
71. Köhler, F. 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 / F. Köhler, M.

- Seddon, A. E. Bogan, D. V. Tu, P. Sri-Aroon, D. J. Allen. – Cambridge, UK and Gland, Switzerland: IUCN, 2012. – 66–88 pp.
72. Kondo, T. Revision of the genus *Margaritifera* (Bivalvia: Margaritiferidae) of Japan, with description of a new species / T. Kondo, O. Kobayashi. – Venus. – 2005. – Vol. 64. – P. 135–140.
 73. Konopleva, E. S. An integrative approach underscores the taxonomic status of *Lamellidens exolescens*, a freshwater mussel from the Oriental tropics (Bivalvia: Unionidae) / E. S. Konopleva, I. N. Bolotov, I. V. Vikhrev, M. Y. Gofarov and A. V. Kondakov // Systematics and Biodiversity. – 2016. – P. 1 – 14.
 74. Lajtner, J. Distribution of the invasive bivalve *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) in Croatia / J. Lajtner, P. Crnčan // Aquatic Invasions. – 2011. – Vol. 6. – P. 119–124.
 75. Latt, N.N. A Geographical Study on the Socio-economic development of Indawgyi Lake Environment Area in Kachin State / N. N. Latt, D. K. K. Thin, S. Aung // Dagon University Research Paper. – 2010.
 76. Lefevre, G. Reproduction and parasitism in the Unionidæ / G. Lefevre, W. C. Curtis // Journal of Experimental Zoology. – 1910. – Vol. 9. – P. 79–115.
 77. Lobo, J. Enhanced primers for amplification of DNA barcodes from a broad range of marine metazoans / J. Lobo, P. M. Costa, M. A. Teixeira, M. S. Ferreira, M. H. Costa, F. O. Costa // BMC Ecology. – 2013. –13: 34. – P. 1 – 8.
 78. Lopes-Lima, M. Phylogeny of the most species-rich freshwater bivalve family (Bivalvia: Unionida: Unionidae): Defining modern subfamilies and tribes / M. Lopes-Lima, E. Froufe, V. T. Do, M. Ghamizi, K. E. Mock, Ü. Kebapçı, O. Klishko, S. Kovitvadhi, U. Kovitvadhi, O. S. Paulo, J.M. Pfeiffer^{3rd}, M. Raley, N. Riccardi, H. Şereflişan, R. Sousa, A. Teixeira, S. Varandas, X. Wu, D. T. Zanatta, A. Zieritz, A. E. Bogan // Mol Phylogenet Evol. – 2017. – Vol. 106 – P. 174-191.
 79. Lopes-Lima, M. Conservation status of freshwater mussels in Europe: state of the art and future challenges / M. Lopes-Lima, R. Sousa, J. Geist, D. C. Aldridge, R.

- Araujo, J. Bergengren, Y. Bernal, et al // Biol. Rev. – 2017. – Vol. 92. – P. 572–607.
80. Lydeard, C. Molecular systematics and evolution of reproductive traits of North American freshwater unionacean mussels (Mollusca: Bivalvia) as inferred from 16S rRNA gene sequences / C. Lydeard, M. Mulvey, G. M. Davis // Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. – 1996. – Vol. 351. – P. 1593–1603.
 81. Madhyastha, A. *Trapezoideus exolegens* / A. Madhyastha, B.A. Daniel. – The IUCN Red List of Threatened Species, 2010: e.T166775A6280614. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-4.RLTS.T166775A6280614.en>.
Downloaded on 22 December 2016.
 82. Madhyastha, A. *Lamellidens marginalis* / A. Madhyastha, P.B. Budha, B.A. Daniel. – The IUCN Red List of Threatened Species, 2010: e.T166731A6270763. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-4.RLTS.T166731A6270763.en>.
Downloaded on 22 December 2016.
 83. Malcom, H. Travels in south-eastern Asia: embracing Hindustan, Malaya, Siam, and China. Vol. 1 / H. Malcom. – Boston: Gould, Kendall and Lincoln, 1839.
 84. McMahon, R. F. Evolutionary and physiological adaptations of aquatic invasive animals: r selection versus resistance / R. F. McMahon // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2002. – Vol. 59. – P. 1235–1244.
 85. Miller, M. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees / M. Miller, W. Pfeiffer, T. Schwartz // In Gateway Computing Environments Workshop (GCE). – New Orleans, 2010. – P. 1–8.
 86. Minh N.H. Pollution sources and occurrences of selected persistent organic pollutants (POPs) in sediments of the Mekong River delta, South Vietnam/ N.H. Minh, T. B. Minh, N. Kajiwarra, T. Kunisue, H. Iwata, P. H.Viet, N. P. Cam Tu, B. C. Tuyen, S.Tanabe// Chemosphere. – 2007. – Vol. 67. – P. 1794–1801.
 87. Nabhitabhata, J. (2009). Checklist of Mollusca Fauna in Thailand. Thailand, Bangkok: Office of Natural Resources and Environmental Policy and Planning.

88. Nesemann, H. Aquatic Invertebrates of the Ganga River System (Mollusca, Annelida, Crustacea (in part)) / S. Sharma, G. Sharma, S.N. Khanal, D.N. Shah et al. – 2007. – 263 p.
89. Ortmann A. E. The anatomy of *Contradens cambojensis* (Sow.) (Nayades) / A. E. Ortmann // Nautilus. – 1916. – Vol. 30. – P. 106–108.
90. Panha, S. The site survey and the study on reproductive cycles of freshwater pearl mussels in the central part of Thailand / S. Panha // Venus. – 1990. – Vol. 49. – P. 240–257.
91. Panha, S. Glochidium shell morphology of Thai amblymid mussels / S. Panha, A. Eongprakornkeaw // Venus. – 1995. – Vol. 54. – P. 225–236.
92. Paunovic, M. Distribution of *Anodonta (Anodonta) woodiana* (Rea, 1834) in inland waters of Serbia / M. Paunovic, B. Csanyi, V. Simic, B. Stojanovic, and P. Cakic. Aquatic Invasions. – 2006. – Vol. 1(3). – P. 154–160.
93. Pearse-Smith, S. W. D. The Impact of Continued Mekong Basin Hydropower Development on Local Livelihoods / S. W. D. Pearse-Smith // Consilience: The Journal of Sustainable Development. – 2012. – Vol. 7 (1). – P. 73–86.
94. Peng, Z. Uplift of the Tibetan plateau: Evidence from divergence times of glyptosternoid catfishes/ Z. Peng, S.Y.W. Ho, Y. Zhang and S. He// Molecular Phylogenetics and Evolution, 2006. – 39. – P. 568–572.
95. Pfeiffer, J. M., III. Re-analysis confirms the polyphyly of *Lamprotula* Simpson, 1900 (Bivalvia: Unionidae) / J. M. Pfeiffer III, D. L. Graf // Journal of Molluscan Studies. – 2013. – Vol. 79. – P. 249–256.
96. Pfeiffer, J. M., III. Evolution of bilaterally asymmetrical larvae in freshwater mussels (Bivalvia: Unionoida: Unionidae) / J. M. Pfeiffer III, D. L. Graf // Zoological Journal of the Linnean Society. – 2015. – Vol. 175. – P. 307–318.
97. Phuong, T. D. N. *Margaritifera laosensis*. IUCN 2011. 2011 IUCN Red List of Threatened Species, 2011: e.T171823A6804927. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-1.RLTS.T171823A6804927.en>. [Downloaded on 21 December 2016].

98. Popa, O. P. Characterization of nine microsatellite markers and development of multiplex PCRs for the Chinese huge mussel *Anodonta (Sinanodonta) woodiana* Lea, 1834 (Mollusca, Bivalvia) / O. P. Popa, V. Bartakova, J. Bryja, M. Reichard, L.O. Popa // Biochem. Syst. Ecol. – 2015. – Vol. 60. – P. 234–237.
99. Posada, D. jModelTest: phylogenetic model averaging / D. Posada // Molecular Biology and Evolution. – 2008. – Vol. 25. – P. 1253–1256.
100. Prashad, B. A revision of the Burmese Unionidae / B. Prashad // Records of the Indian Museum. – 1922. – Vol. 24. – P. 91–111.
101. Preston, H. B. A catalogue of the Asiatic naiades in the collection of the Indian Museum, Calcutta, with descriptions of new species / H. B. Preston // Records of the Indian Museum. – 1912. – Vol. 7. – P. 279–308.
102. Preston, H. B. Mollusca (Freshwater Gastropoda & Pelecypoda). Fauna of British India, including Ceylon and Burma / H. B. Preston. – London: Taylor & Francis, 1915.
103. Rage, J-C. Relationships of the Malagasy fauna during the Late Cretaceous: Northern or Southern routes? / J-C. Rage // Acta Palaeontol. Pol. – 2003. – Vol. 48(4). – P. 661–662.
104. Rambaut, A. Tracer v1.6. / A. Rambaut, M. Suchard, A. J. Drummond. – 2013. (accessed 1 June 2014). Режим доступа: <http://beast.bio.ed.ac.uk/software/tracer>
105. Ree, R. H. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis / R. H. Ree, S. A. Smith // Systematic Biology. – 2008. – Vol. 57(1). – P. 4–14.
106. Resh, V. H. The role of disturbance in stream ecology / V. H. Resh, A. V. Brown, A. P. Covich, M. E. Gurtz, H. W. Li, W. Minshall, S. R. Reice, A. L. Sheldon, J. B. Wallace and R. C. Wissmar // Journal of the North American Benthological Society. – 1988. – Vol. 7. – P. 433–455.
107. Revell, L. J. A phylogenetic test for adaptive convergence in rock-dwelling lizards / L. J. Revell, M. A. Johnson, I. Schulte, J. A. Schlute II, J. J. Kolbe, J. B. Losos // Evolution. – 2007. – Vol. 61. – P. 2898–2912.

108. Ronquist, F. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space / F. Ronquist, M. Teslenko, P. van der Mark, D.L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, ... J. P. Huelsenbeck // *Systematic Biology*. – 2012. – Vol. 61. – P. 539–542.
109. Rüber, L. Evolutionary convergence of body shape and trophic morphology in cichlids from Lake Tanganyika / L. Rüber, D.C. Adams // *Journal of Evolutionary Biology*. – 2001. – Vol. 14. – P. 325–332.
110. Saha, K. *Tropical Circulation Systems and Monsoons* / K. Saha. – Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2010. – 324 p.
111. Salween basin [Электронный ресурс] / FAO. AQUASTAT website. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). – 2011. – Режим доступа: <http://www.fao.org/nr/water/aquastat/basins/salween/index.stm>
112. Sambrook, J. *Molecular cloning: A laboratory manual*. Second edition. Volumes 1, 2, and 3. *Current protocols in molecular biology*. Volumes 1 and 2 / J. Sambrook, E. F. Fritsch, Maniatis. – Cold Spring Harbor, New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989. – 1626 p.
113. Serb, J. M. Morphological convergence of shell shape in distantly related scallop species (Mollusca: Pectinidae) / J. M. Serb, A. Alejandrino, E. Otárola-Castillo and D.C. Adams // *Zoological Journal of the Linnean Society*. – 2011. – Vol. 163. – P. 571–584.
114. Shadoan, M. K. Differential sensitivity of hooked (*Utterbackia imbecillis*) and hookless (*Megaloniaias nervosa*) glochidia to chemical and mechanical stimuli (Bivalvia: Unionidae). In: Tankersley RA, Warmolts DI, Watters GT, Armatage BJ, Johnson PD, Butler RS, eds. *Freshwater Mollusk symposium proceedings* / M. K. Shadoan, R. V. Dimock. – Columbus, OH: Ohio Biological Survey, 2000. – 93–102 pp.
115. Simmance, A. *Environmental Flows for the Ayeyarwady (Irrawaddy) River Basin, Myanmar* / A. Simmance. – Unpublished. UNESCO-IHE Online Course on Environmental Flows, 2013.

116. Simpson, C. T. Synopsis of the naiades, or pearly fresh-water mussels / C. T. Simpson // Proceedings of the United States National Museum. – 1900. – Vol. 22. – P. 501–1044.
117. Simpson, C. T. A descriptive catalogue of the naiades, or pearly fresh-water mussels. Parts I-III / C. T. Simpson. – Michigan, Detroit: Bryant Walker, 1914.
118. Smith, D. G. Systematics and distribution of the recent Margaritiferidae. In: Ecology and evolution of the freshwater mussels Unionoida. Bauer, G. and Wachtler, K (Eds) / D. G. Smith. – Heidelberg: Springer Verlag, 2001. – 33–49 pp.
119. Soroka, M. Genetic variability among freshwater mussel *Anodonta woodiana* (Lea, 1834) (Bivalvia: Unionidae) populations recently introduced in Poland / M. Soroka // Zool. Sci. – 2005. – Vol. 22. – P. 1137–1144.
120. Soroka, M. Characteristics of mitochondrial DNA of unionid bivalves (Mollusca: Bivalvia: Unionidae). I. Detection and characteristics of doubly uniparental inheritance (DUI) of unionid mitochondrial DNA / M. Soroka // Folia Malacol. – 2010. – Vol. 18. – P. 147–188.
121. Soroka, M. Chinese pond mussel *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) (Bivalvia): origin of the Polish population and GenBank data / M. Soroka, M. Urbańska, W. Andrzejewski // J. Limnol. – 2014. – Vol. 73. – P. 454–458.
122. Sousa, R. Invasive bivalves in fresh waters: impacts from individuals to ecosystems and possible control strategies / R. Sousa, A. Novais, R. Costa, D. L. Strayer // Hydrobiologia. – 2014. – Vol. 735. – P. 233–251.
123. Sowerby, G. B. Genus *Unio* / G. B Sowerby // Conchologica Iconica. – 1868. – Vol. 16 (pls. 1). – P. 61–96.
124. Stamatakis, A. RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models / A. Stamatakis. – Bioinformatics. – 2006. – Vol. 22. – P. 2688–2690.
125. Stayton, C. T. Testing hypotheses of convergence with multivariate data: morphological and functional convergence among herbivorous lizards / C. T. Stayton // Evolution. – 2006. – Vol. 60. – P. 824–841.

126. Subba Rao, N. V. Handbook of freshwater molluscs of India / N. V. Subba Rao. – Calcutta: Zoological Survey of India, 1989. – 289 p.
127. Swofford, D. L. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4.0b10. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 2002.
128. Talavera, G. Improvement of phylogenies after removing divergent and ambiguously aligned blocks from protein sequence alignments / G. Talavera, J. Castresana // *Systematic Biology*. – 2007. – Vol. 56. – P. 564–577.
129. Tamura, K. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. / K. Tamura, G. Stecher, D. Peterson, A. Filipski, S. Kumar // *Molecular Biology and Evolution*. – 2013. – Vol. 30. – P. 2725–2729.
130. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-3 [Электронный ресурс]. – Downloaded on 18 December 2016. Режим доступа: www.iucnredlist.org.
131. Thorp, J. H. Ecology and General Biology. Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates / J. H. Thorp, D.C. Rogers (Eds.). – 4th ed. – Academic Press, Elsevier Inc., 2015. – 1098 p.
132. Tripathy, B. Freshwater molluscs of India: an insight of into their diversity, distribution and conservation. In Rawat, M., Dookia, S., & Sivaperuman, C. (Eds.), *Aquatic Ecosystem: Biodiversity, Ecology and Conservation* / B. Tripathy, A. Mukhopadhyay – India, West Bengal: Springer India, 2014. – 163–195 pp.
133. Vannarattannarat, S. Molecular identification of the economically important freshwater mussels (Mollusca-Bivalvia-Unionoida) of Thailand: developing species-specific markers from AFLPs / S.Vannarattannarat, A. Zieritz, T.Kanchanaketu, U. Kovitvadhi, S. Kovitvadhi, V. Hongtrakul // *Animal Genetics*. – 2014. – Vol. 45. – P. 235–239.
134. Van Tuinen, M. Convergence and divergence in the evolution of aquatic birds/ M. Van Tuinen, D.B. Butvill, J.A.W. Kirsch, S.B.Hedges// *Proceedings of the Royal Society of London Series B. Biological Sciences*. – 2001. – Vol. 268. – P. 1345–1350.

135. Watters, G. T. A synthesis and review of the expanding range of the Asian freshwater mussel *Anodonta woodiana* (Bivalvia: Unionidae) / G. T. Watters // Veliger. – 1997. – Vol. 40. – P. 152–156.
136. Whelan, N. V. Molecular phylogenetic analysis of tropical freshwater mussels (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) resolves the position of *Coelatura* and supports a monophyletic Unionidae / N. V. Whelan, A. J. Geneva, D. L. Graf // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2011. – Vol. 61. – P. 504–514.
137. Widarto, T. H. Shell form variation of a freshwater mussel *Velesunio ambiguous* Philippi from the Ross River, Australia / T. H. Widarto // HAYATI Journal of Biosciences. – 2007. – Vol. 14. – P. 98–104.
138. Wiens, J. J. When are phylogenetic analyses misled by convergence? A case study in Texas cave salamanders / J. J. Wiens, P. T. Chippindale, D. M. Hillis // Systematic Biology. – 2003. – Vol. 52. – P. 501–514.
139. Wächtler, K. Larval types and early postlarval biology in Naiads (Unionoida). In: Bauer G, Wächtler K, eds. Ecology and evolution of the freshwater Mussels Unionoida / K. Wächtler, M. C. D. Mansur, T. Richter. – Berlin: Springer-Verlag, 2001. – 93–125 pp.
140. Xia, X. An index of substitution saturation and its application / X. Xia, Z. Xie, M. Salemi, L. Chen, Y. Wang // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2003. – Vol. 26. – P. 1-7.
141. Xia, X. Assessing substitution saturation with DAMBE. in Philippe Lemey, Marco Salemi and Anne-Mieke Vandamme, eds. The Phylogenetic Handbook: A Practical Approach to DNA and Protein Phylogeny / X. Xia, P. Lemey. – 2nd edition. – Cambridge University Press. – 2009. – 615-630 pp.
142. Yu, Y. S-DIVA (statistical dispersal-vicariance analysis): a tool for inferring biogeographic histories / Y. Yu, A. J. Harris, X. J. He // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2010. – Vol. 56(2). – P. 848–850.

143. Yu, Y. RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): a tool for historical biogeography / Y. Yu, A. J. Harris, C. Blair, X. J. He // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2015. – Vol. 87. – P. 46–49.
144. Zalinge N. The Mekong River System / N. van Zalinge, P. Degen, C. Pongsri, S. Nuov, J. G. Jensen, N. Van Hao and X. Choulamany // *Contribution to the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries*. – Phnom Penh, 11-14 February, 2003.
145. Zettler, M. L. The situation of the freshwater mussel *Unio crassus* (Philipsson, 1788) in north-east Germany and its monitoring in terms of the EC Habitats Directive / M. L. Zettler, U. Jueg // *Mollusca*. – 2006. – Vol. 25(2). – P. 165–174.
146. Zieritz, A. Identification of ecophenotypic trends within three European freshwater mussel species (Bivalvia: Unionoida) using traditional and modern morphometric techniques / A. Zieritz, D. C. Aldridge // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2009. – Vol. 98. – P. 814–825.
147. Zieritz, A. Sexual, habitat-constrained and parasite-induced dimorphism in the shell of a freshwater mussel (*Anadonta anatina*, Unionidae) / A. Zieritz, D. C. Aldridge // *Journal of Morphology*. – 2011. – Vol. 272. – P. 1365–1375.
148. Zieritz, A. Phenotypic plasticity and genetic isolation-by-distance in the freshwater mussel *Unio pictorum* (Mollusca: Unionoida) / A. Zieritz, J. I. Hoffman, W. Amos, D. C. Aldridge // *Evolutionary Ecology*. – 2010. – Vol. 24. – P. 923–938.
149. Zieritz A. Factors driving changes in freshwater mussel (Bivalvia, Unionida) diversity and distribution in Peninsular Malaysia / A. Zieritz, M. Lopes-Lima, A. Bogan, R. Sousa, S. Walton, K.A. Rahim, J.J. Wilson, P.Y. Ng, E. Froufe, S. McGowan // *Sci Total Environ*. – 2016. – Vol. 571. – P. 1069–1078.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Список точек сбора наяд на территории полуострова Индокитай

Номер п/п	Страна	Речной бассейн	Место сбора	Широта (N)	Долгота (E)	Высота, м над ур.м.	Тип местообитания
01	Лаос	Нам Оу -> Меконг	Нам Лонг	21.7700	102.1863	480	Горная река
02	Лаос	Нам Оу -> Меконг	Нам Пе	21.5905	102.0829	863	Горная река
03	Лаос	Меконг	Нам Пфа	20.68203	101.07942	668	Горная река
04	Мьянма	Ирравади	Приток озера Индавджи	25.1209	96.2812	174	Равнинный ручей
05	Мьянма	Ирравади	Озеро Индавджи	25.1099	96.2925	170	Озеро
06	Мьянма	Мали Кха -> Ирравади	Мансакун	27.4909	97.3351	413	Горная река
07	Мьянма	Мали Кха -> Ирравади	Нам Балак	27.4741	97.3493	418	Горная река
08	Мьянма	Мали Кха -> Ирравади	Нам Шу	27.5482	97.3700	434	Горная река
09	Мьянма	Мали Кха -> Ирравади	Ручей Пан Кхаи	27.4493	97.3432	209	Горный ручей
10	Мьянма	Мали Кха -> Ирравади	Безымянный ручей	27.5475	97.3705	435	Горный ручей
11	Мьянма	Ирравади	Нануинкха Чаунг	25.0815	96.2874	178	Равнинный ручей
12	Мьянма	Каладан	Безымянная запруда	21.0078	92.9831	14	Запруда
13	Мьянма	Салуин	Озеро Инле	20.4420	96.9036	887	Озеро
14	Мьянма	Салуин	Озеро Инле, канал в Нуангшве	20.6632	96.9310	892	Озеро
15	Мьянма	Салуин	Нам Пилу	19.6746	97.1352	878	Равнинная река
16	Мьянма	Салуин	Змеиный ручей	19.7266	97.0992	878	Равнинный ручей
17	Мьянма	Ситаун	Коклю	19.5059	96.8280	896	Горная река
18	Мьянма	Ситаун	Стоун	19.3075	96.7219	426	Горная река
19	Мьянма	Тавой	Тавой	14.5012	98.1557	18	Равнинная река
20	Таиланд	Меконг	Чи	16.2258	103.3007	145	Равнинная река
21	Таиланд	Меконг	Пхонг	16.8616	101.9105	242	Равнинная река
22	Таиланд	Меконг	Лей	17.0982	101.4814	531	Горная

Список нуклеотидных последовательностей, использованных в исследовании, включающий названия видов, точек отбора проб и номера доступа в базе данных NCBI's GenBank

Биологический вид	Морфо-вид	Точка сбора	Каталожный номер	Код гаплотипа	COI	16S рРНК	28S рРНК	Источник
UNIONIDAE								
Lamellidentini Modell, 1942								
<i>Lamellidens exolegens</i>	<i>Lamellidens exolegens</i>	Мьянма, Тавой	biv_145_3	hap74	KX230532	KX230548	KX230559	Данное исследование
<i>Lamellidens exolegens</i>	<i>Lamellidens exolegens</i>	Мьянма, Тавой	biv_145_21	hap74	KX230536	KX230550	KX230561	Данное исследование
<i>Lamellidens exolegens</i>	<i>Lamellidens exolegens</i>	Мьянма, Тавой	biv_146_2	hap74	KX230537	KX230551	KX230562	Данное исследование
<i>Lamellidens exolegens</i>	<i>Lamellidens exolegens</i>	Мьянма, Тавой	biv_146_14	hap74	KX230540	KX230552	KX230563	Данное исследование
<i>Lamellidens exolegens</i>	<i>Lamellidens exolegens</i>	Мьянма, Тавой	biv_145_12	hap75	KX230535	KX230549	KX230560	Данное исследование
<i>Lamellidens exolegens</i>	<i>Lamellidens exolegens</i>	Мьянма, Тавой	biv_146_23	hap76	KX230542	KX230553	KX230564	Данное исследование
<i>Lamellidens</i> sp.1	<i>Lamellidens corrianus</i>	Мьянма, Ирравади	UA: 20729.1/ UMMZ: 304642	hap82	JN243903	KP795042	JN243881	Whelan et al. (2011); Pfeiffer & Graf (2015)
<i>Lamellidens</i> sp.2	<i>Lamellidens</i> cf. <i>indawgyiensis</i>	Мьянма, Ирравади, Индавджи	biv_109_1	hap41	KX230544	KX230555	KX230566	Данное исследование
<i>Lamellidens</i> sp.2	<i>Lamellidens</i> cf. <i>indawgyiensis</i>	Мьянма, Ирравади, Индавджи	biv_109_2	hap42	KX230545	KX230556	KX230567	Данное исследование
<i>Lamellidens</i> sp.2	<i>Lamellidens</i> cf. <i>indawgyiensis</i>	Мьянма, Ирравади, Индавджи	biv_109_3	hap43	KX230546	KX230557	KX230568	Данное исследование
<i>Lamellidens</i> sp.2	<i>Lamellidens generosus</i>	Мьянма, Ирравади, Чиндуин, Паукин	UA:20727.1/U MMZ:MC:3043 46	hap85	JN243902	KF011263	JN243880	Whelan et al. (2011); Pfeiffer & Graf (2015)
<i>Lamellidens</i> sp.3	<i>Lamellidens corrianus</i>	Индия, Карли, безымянный ручей	RNBI25	hap83	JQ861226	n/a	n/a	Singh et al. [2012] (unpubl.)
<i>Lamellidens</i> sp.4	<i>Lamellidens</i> cf. <i>generosus</i>	Мьянма, Салуин, Инле	biv_113_8	hap35	KX865825	KX865596	KX865699	Данное исследование

<i>Lamellidens</i> sp.4	<i>Lamellidens</i> cf. <i>generosus</i>	Мьянма, Салуин, Инле	biv_113_12	hap36	KX865826	KX865597	KX865700	Данное исследование
<i>Lamellidens</i> sp.4	<i>Lamellidens</i> cf. <i>generosus</i>	Мьянма, Салуин, Инле	biv_113_14	hap37	KX865827	KX865598	KX865701	Данное исследование
<i>Lamellidens</i> sp.4	<i>Lamellidens</i> cf. <i>generosus</i>	Мьянма, Салуин, Инле, канал в Нуангшве	biv_112_7	hap55	KX865828	KX865599	KX865702	Данное исследование
<i>Lamellidens</i> sp.4	<i>Lamellidens</i> cf. <i>generosus</i>	Мьянма, Салуин, Инле, канал в Нуангшве	biv_112_12	hap55	KX865829	KX865600	KX865703	Данное исследование
<i>Lamellidens</i> sp.4	<i>Lamellidens</i> cf. <i>generosus</i>	Мьянма, Салуин, Инле, канал в Нуангшве	biv_112_15	hap55	KX865830	KX865601	KX865704	Данное исследование
<i>Lamellidens</i> sp.4	<i>Lamellidens</i> cf. <i>generosus</i>	Мьянма, Салуин, Нам Пилу	biv_141_5	hap68	KX865831	KX865602	KX865705	Данное исследование
<i>Lamellidens</i> sp.4	<i>Lamellidens</i> cf. <i>generosus</i>	Мьянма, Салуин, Нам Пилу	biv_141_9	hap69	KX865832	KX865603	KX865706	Данное исследование
<i>Lamellidens</i> sp.4	<i>Lamellidens</i> cf. <i>generosus</i>	Мьянма, Салуин, Нам Пилу	biv_141_18	hap70	KX865833	KX865604	KX865707	Данное исследование
<i>Lamellidens</i> sp.4	<i>Lamellidens</i> cf. <i>generosus</i>	Мьянма, Салуин, Змеиный ручей	biv_142_1	hap71	KX865834	KX865605	KX865708	Данное исследование
<i>Lamellidens</i> sp.5	<i>Lamellidens marginalis</i>	Индия	SBM12	hap87	KF690121	n/a	n/a	Dhaker et al. (2013)
<i>Lamellidens</i> sp.6	<i>Lamellidens corrianus</i>	Индия	SBM2	hap84	KF690119	n/a	n/a	Dhaker et al. (2013)
<i>Lamellidens</i> sp.7	<i>Lamellidens marginalis</i>	Индия, Карли, Бангсаль	RNBI19	hap88	JQ861227	n/a	n/a	Singh et al. [2012] (unpubl.)
<i>Lamellidens</i> sp.8	<i>Lamellidens</i> cf. <i>marginalis</i>	Мьянма, Каладан, безымянная запруда	biv_153	hap77	KX230547	KX230558	KX230569	Данное исследование
<i>Lamellidens</i> sp.9	<i>Lamellidens marginalis</i>	Индия	SBM8	hap86	KF690117	n/a	n/a	Dhaker et al. (2013)
Rectidentini Modell, 1942								
<i>Trapezoideus</i> sp.1	<i>Trapezoideus exolescens</i>	Лаос, Меконг, Нам Оу	UMMZ:304347 /UMMZ:MC:304347	hap92	KP795036	KF011265	KP795018	Pfeiffer & Graf (2013, 2015)
<i>Contradens</i> sp.9	<i>Contradens</i> sp.	Камбоджа, Меконг	UMMZ:304653	hap91	KP795035	KP795055	KP795017	Pfeiffer & Graf (2015)

Продолжение Приложения 2

<i>Physunio</i> sp.1	<i>Physunio</i> cf. <i>modelli</i>	Тайланд, Меконг, Чи	biv_125_2	hap46	KX865883	KX865654	KX865754	Данное исследование
<i>Physunio</i> sp.1	<i>Physunio</i> cf. <i>modelli</i>	Тайланд, Меконг, Чи	biv_125_3	hap47	KX865884	KX865655	KX865755	Данное исследование
<i>Physunio</i> sp.1	<i>Physunio</i> cf. <i>modelli</i>	Тайланд, Меконг, Чи	biv_131_1	hap48	KX865885	n/a	KX865756	Данное исследование
<i>Physunio</i> sp.1	<i>Physunio</i> cf. <i>modelli</i>	Тайланд, Меконг, Чи	biv_131_2	hap48	KX865886	n/a	KX865757	Данное исследование
<i>Physunio</i> sp.1	<i>Physunio</i> cf. <i>modelli</i>	Тайланд, Меконг, Чи	biv_131_3	hap48	KX865887	n/a	KX865758	Данное исследование
<i>Physunio</i> sp.1	<i>Physunio</i> cf. <i>modelli</i>	Тайланд, Меконг, Чи	biv_131	hap56	KX865888	n/a	KX865759	Данное исследование
<i>Physunio</i> sp.1	<i>Physunio</i> cf. <i>modelli</i>	Тайланд, Меконг, Пхонг	biv_205_1	hap80	biv_205_1	biv_205_1	biv_205_1	Данное исследование
<i>Physunio</i> sp.1	<i>Physunio</i> cf. <i>modelli</i>	Тайланд, Меконг, Пхонг	biv_205_2	hap81	biv_205_2	biv_205_2	biv_205_2	Данное исследование
<i>Physunio</i> sp.1	<i>Physunio</i> cf. <i>modelli</i>	Тайланд, Меконг, Пхонг	biv_205_3	hap81	biv_205_3	biv_205_3	biv_205_3	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.1	<i>Contradens</i> cf. <i>contradens</i>	Мьянма, Ирравади, Нануинкха Чаунг	biv_111_2	hap26	KX865889	KX865656	KX865760	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.1	<i>Contradens</i> cf. <i>contradens</i>	Мьянма, Ирравади, Нануинкха Чаунг	biv_111_21	hap27	KX865890	KX865657	KX865761	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.1	<i>Contradens</i> cf. <i>contradens</i>	Мьянма, Ирравади, Нануинкха Чаунг	biv_111_43	hap28	KX865891	KX865658	KX865762	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.1	<i>Contradens</i> cf. <i>contradens</i>	Мьянма, Ирравади, Мали Кха, ручей Пан Кхаи	biv_101_4	hap29	KX8658692	n/a	n/a	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.1	<i>Contradens</i> cf. <i>contradens</i>	Мьянма, Ирравади, Мали Кха, Нам Шу	biv_105_24	hap29	KX865893	n/a	n/a	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.1	<i>Contradens</i> cf. <i>contradens</i>	Мьянма, Ирравади, Мали Кха, ручей Пан Кхаи	biv_101_5	hap30	KX865894	KX865659	KX865763	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.1	<i>Contradens</i> cf. <i>contradens</i>	Мьянма, Ирравади, Мали Кха, ручей Пан Кхаи	biv_101_6	hap31	KX865895	n/a	KX865764	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.1	<i>Contradens</i> cf. <i>contradens</i>	Мьянма, Ирравади, Мали Кха, Мансакун	biv_103_17	hap31	KX865896	n/a	KX865765	Данное исследование

Продолжение Приложения 2

<i>Contradens</i> sp.1	<i>Contradens</i> cf. <i>contradens</i>	Мьянма, Ирравади, Мали Кха, Мансакун	biv_103_18	hap31	KX865897	n/a	KX865766	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.1	<i>Contradens</i> cf. <i>contradens</i>	Мьянма, Ирравади, Мали Кха, Мансакун	biv_103_19	hap31	KX865898	n/a	KX865767	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.1	<i>Contradens</i> cf. <i>contradens</i>	Мьянма, Ирравади, Мали Кха, Нам Балак	biv_102_7	hap32	KX865899	KX865660	KX865768	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.1	<i>Contradens</i> cf. <i>contradens</i>	Мьянма, Ирравади, Мали Кха, Нам Балак	biv_102_11	hap33	KX865900	KX865661	KX865769	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.1	<i>Contradens</i> cf. <i>contradens</i>	Мьянма, Ирравади, Мали Кха, Нам Балак	biv_102_14	hap33	KX865901	KX865662	KX865770	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.1	<i>Contradens</i> cf. <i>contradens</i>	Мьянма, Ирравади, Мали Кха, Нам Шу	biv_105_31	hap34	KX865902	n/a	KX865771	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.1	<i>Contradens</i> cf. <i>contradens</i>	Мьянма, Ирравади, Мали Кха, Нам Шу	biv_105_32	hap34	KX865903	n/a	KX865772	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.1	<i>Contradens</i> cf. <i>contradens</i>	Мьянма, Ирравади, Мали Кха, безымянный ручей	biv_104_34	hap34	KX865904	n/a	KX865773	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.1	<i>Contradens</i> cf. <i>contradens</i>	Мьянма, Ирравади, Мали Кха, безымянный ручей	biv_104_35	hap34	KX865905	n/a	KX865774	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.2	<i>Contradens</i> sp.A	Мьянма, Ситаун, Стоун	biv_144_14	hap72	KX865906	KX865663	KX865777	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.2	<i>Contradens</i> sp.A	Мьянма, Ситаун, Стоун	biv_144_25	hap72	KX865907	KX865664	KX865778	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.2	<i>Contradens</i> sp.A	Мьянма, Ситаун, Стоун	biv_144_19	hap73	KX865908	KX865665	KX865779	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.3	<i>Contradens</i> sp.B	Мьянма, Ситаун, Коклю	biv_138_4	hap60	KX865909	KX865666	KX865780	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.3	<i>Contradens</i> sp.B	Мьянма, Ситаун, Коклю	biv_138_7	hap60	KX865910	KX865667	KX865781	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.3	<i>Contradens</i> sp.B	Мьянма, Ситаун, Коклю	biv_155_4	hap60	KX865911	KX865668	KX865782	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.3	<i>Contradens</i> sp.B	Мьянма, Ситаун, Коклю	biv_155_25	hap60	KX865912	KX865669	KX865783	Данное исследование

Продолжение Приложения 2

<i>Contradens</i> sp.3	<i>Contradens</i> sp.B	Мьянма, Ситаун, Коклю	biv_138_12	hap61	KX865913	KX865670	KX865784	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.3	<i>Contradens</i> sp.B	Мьянма, Ситаун, Коклю	biv_155_11	hap61	KX865914	KX865671	KX865785	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.4	<i>Contradens</i> sp.C	Мьянма, Салуин, Инле	biv_114_1	hap38	KX865915	KX865672	KX865786	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.4	<i>Contradens</i> sp.C	Мьянма, Салуин, Инле	biv_114_3	hap38	KX865916	KX865673	KX865787	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.4	<i>Contradens</i> sp.C	Мьянма, Салуин, Змеиный ручей	biv_143_2	hap38	KX865917	KX865674	KX865788	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.4	<i>Contradens</i> sp.C	Мьянма, Салуин, Инле	biv_114_2	hap39	KX865918	KX865675	KX865789	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.4	<i>Contradens</i> sp.C	Мьянма, Салуин, Инле	biv_115_1	hap44	KX865919	n/a	KX865790	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.4	<i>Contradens</i> sp.C	Мьянма, Салуин, Инле	biv_115_3	hap44	KX865920	n/a	KX865791	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.4	<i>Contradens</i> sp.C	Мьянма, Салуин, Инле	biv_115_2	hap45	KX865921	n/a	KX865792	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.4	<i>Contradens</i> sp.C	Мьянма, Салуин, Змеиный ручей	biv_139_7	hap62	KX865922	KX865676	KX865793	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.4	<i>Contradens</i> sp.C	Мьянма, Салуин, Змеиный ручей	biv_139_15	hap63	KX865923	KX865677	KX865794	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.4	<i>Contradens</i> sp.C	Мьянма, Салуин, Змеиный ручей	biv_139_18	hap64	KX865924	KX865678	KX865795	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.4	<i>Contradens</i> sp.C	Myanmar: Salween River basin, Nam Pulu River	biv_140_22	hap65	KX865925	KX865679	KX865796	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.4	<i>Contradens</i> sp.C	Мьянма, Салуин, Нам Пилу	biv_140_24	hap66	KX865926	KX865680	KX865797	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.4	<i>Contradens</i> sp.C	Мьянма, Салуин, Нам Пилу	biv_140_25	hap67	KX865927	KX865681	KX865798	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.5	<i>Contradens</i> sp.D	Таиланд, Меконг, Лей	biv_119_5	hap40	KX865928	KX865682	KX865799	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.5	<i>Contradens</i> sp.D	Таиланд, Меконг, Лей	biv_119_6	hap40	KX865929	KX865683	KX865800	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.5	<i>Contradens</i> sp.D	Лаос, Меконг, Нам Лонг	182_3	hap57	KX865930	KX865684	KX865801	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.5	<i>Contradens</i> sp.D	Лаос, Меконг, Нам Лонг	182_12	hap57	KX865931	KX865685	KX865802	Данное исследование

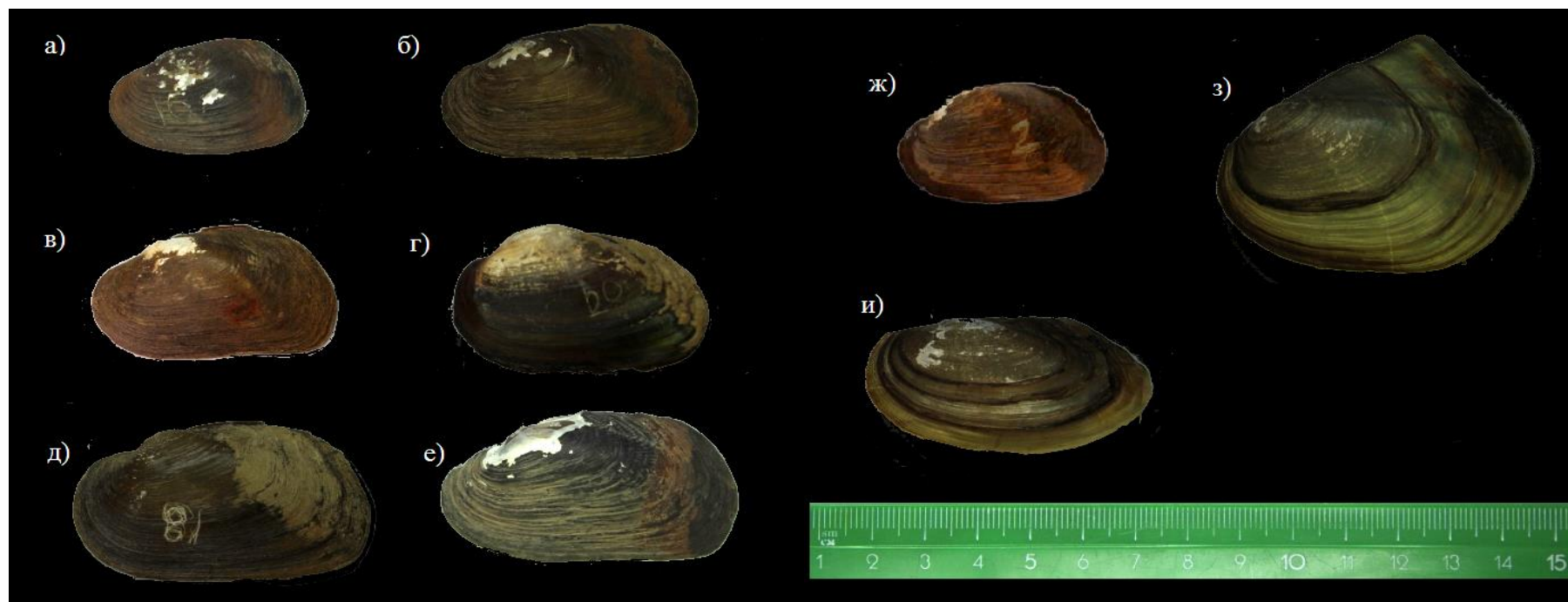
Продолжение Приложения 2

<i>Contradens</i> sp.5	<i>Contradens</i> sp.D	Лаос, Меконг, Нам Лонг	182_10	hap58	KX865932	n/a	KX865803	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.5	<i>Contradens</i> sp.D	Лаос, Меконг, Нам Пе	184_1	hap58	KX865933	n/a	KX865804	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.5	<i>Contradens</i> sp.D	Лаос, Меконг, Нам Пе	184_3	hap58	KX865934	n/a	KX865805	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.5	<i>Contradens</i> sp.D	Лаос, Меконг, Нам Пе	185_2	hap58	KX865935	n/a	KX865806	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.6	<i>Contradens</i> sp.E	Лаос, Меконг, Нам Пфа	biv_202_2	hap78	biv_202_2	biv_202_2	biv_202_2	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.6	<i>Contradens</i> sp.E	Лаос, Меконг, Нам Пфа	biv_203_5	hap78	biv_203_5	biv_203_5	biv_203_5	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.6	<i>Contradens</i> sp.E	Лаос, Меконг, Нам Пфа	biv_203_4	hap79	biv_203_4	biv_203_4	biv_203_4	Данное исследование
<i>Physunio</i> sp.2	<i>Physunio</i> cf. <i>eximius</i>	Тайланд, Меконг, Чи	biv_127_1	hap49	KX865936	n/a	KX865807	Данное исследование
<i>Physunio</i> sp.2	<i>Physunio</i> cf. <i>eximius</i>	Тайланд, Меконг, Чи	biv_127_2	hap50	KX865937	n/a	KX865808	Данное исследование
<i>Physunio</i> sp.2	<i>Physunio</i> cf. <i>eximius</i>	Тайланд, Меконг, Чи	biv_127_3	hap51	KX865938	KX865686	KX865809	Данное исследование
<i>Physunio</i> sp.2	<i>Physunio</i> cf. <i>eximius</i>	Тайланд, Меконг, Пхонг	biv_121_1	hap52	KX865939	KX865687	KX865810	Данное исследование
<i>Physunio</i> sp.2	<i>Physunio</i> cf. <i>eximius</i>	Тайланд, Меконг, Пхонг	biv_121_2	hap53	KX865940	KX865688	KX865811	Данное исследование
<i>Physunio</i> sp.2	<i>Physunio</i> cf. <i>eximius</i>	Тайланд, Меконг, Пхонг	biv_121_3	hap54	KX865941	KX865689	KX865812	Данное исследование
<i>Contradens</i> sp.7	<i>Contradens</i> <i>contradens</i>	Западная Малайзия, Паханг	ANSP:389059	hap90	DQ191411	n/a	AF400692	Graf & Cummings (2006); Graf (2002)
<i>Contradens</i> sp.8	<i>Contradens</i> <i>contradens</i>	Камбоджа, Меконг	UMMZ:304652	hap89	KP795034	KP795054	KP795016	Pfeiffer & Graf (2015)
MARGARITIFERIDAE								
<i>Margaritifera</i> <i>laosensis</i>	n/a	Лаос, Меконг, Нам Лонг	186_1	hap24	JX497731	KC845943	KT343741	Bolotov et al. (2016)
<i>Margaritifera</i> <i>dahurica</i>	n/a	Дальний Восток России: Амур, Илестя	92_6	hap25	KJ161516	KJ943526	KT343747	Bolotov et al. (2016)
<i>Margaritifera</i> <i>margaritifera</i>	n/a	Россия: Онега, Сомба	618	hap20	KX550089	KX550091	KX550093	Данное исследование

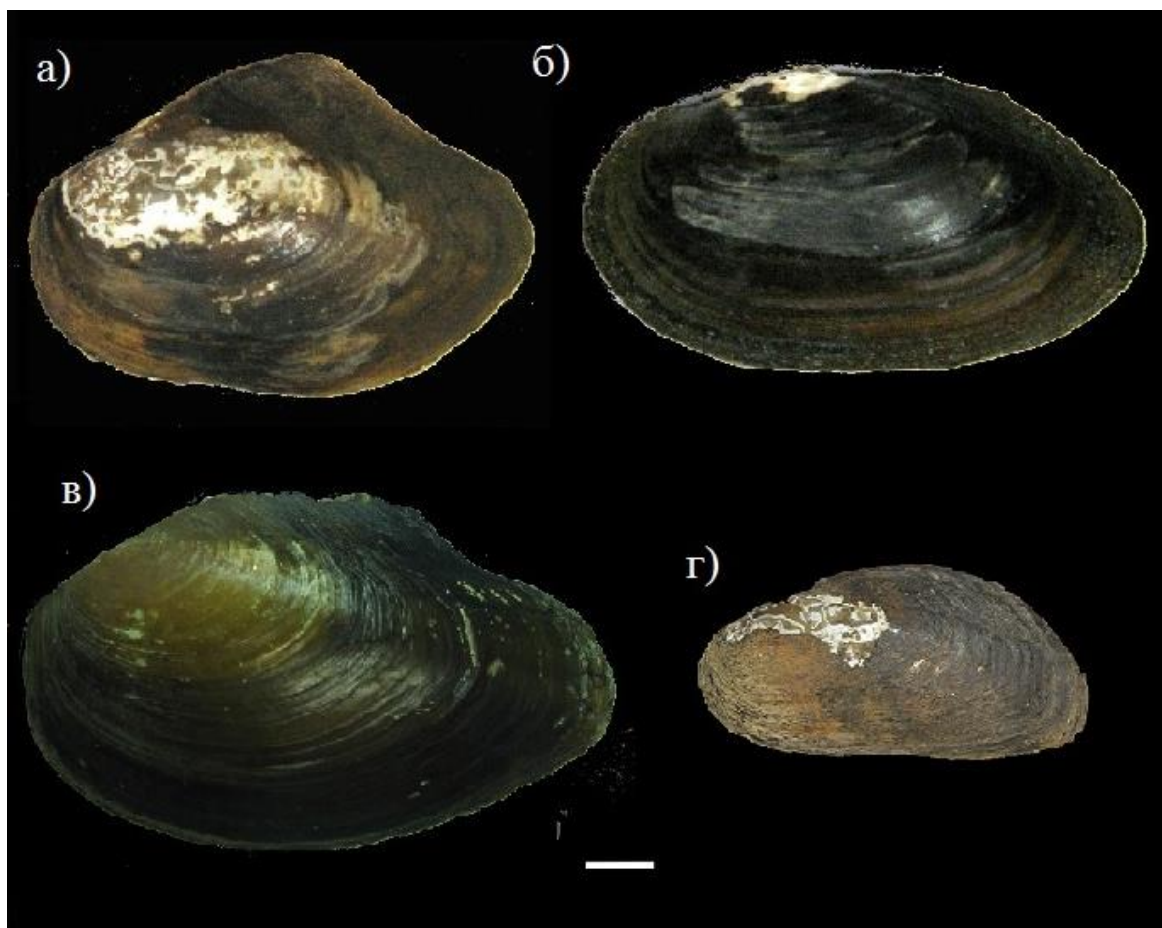
<i>Margaritifera laevis</i>	n/a	Дальний Восток России, Курильские острова, Кунашир, Сенная	d0036/22	hap18	KJ161500	KJ943523	KT343742	Bolotov et al. (2016)
<i>Margaritifera middendorffi</i>	n/a	Дальний Восток России, Камчатка, Большая, Начилова	d0099/6	hap19	KJ161547	KJ943528	KT343745	Bolotov et al. (2016)
<i>Margaritifera falcata</i>	n/a	США, Идахо, Фримонт, штат Колорадо, Буффало	n/a	hap21	AY579128	AY579085	n/a	Huff et al. (2004)
<i>Margaritifera auricularia</i>	n/a	Испания, Таррагона, Эбро	n/a	hap04	AY579125	AY579083	n/a	Huff et al. (2004)
<i>Margaritifera marocana</i>	n/a	Марокко, Умм-эр- Рбия, Эль Абид	n/a	hap05	EU429679	EU429691	n/a	Araujo et al. (2009)
<i>Margaritifera monodonta</i>	n/a	США, Миссисипи	n/a	hap22	AY579131	AY579089	AF305382	Graf (2002); Huff et al. (2004)
<i>Margaritifera marrianae</i>	n/a	США, Алабама	n/a	hap23	HM849098	AY579086	n/a	Huff et al. (2004); Breton et al. (2011)
IRIDINIDAE								
<i>Aspatharia pfeifferiana</i>	n/a	Замбия, Чамбеши	n/a	hap03	KC429107	KC429264	n/a	Sharma et al. (2013); Gonzalez and Giribet (2015)
<i>Chambardia wahlbergi</i>	n/a	Замбия, Чамбеши	n/a	hap06	JN243886	KP184845	JN243864	Graf et al. (2015)
ETHERIIDAE								
<i>Etheria elliptica</i>	n/a	Замбия, Чамбеши	n/a	hap08	KP184897	KP184847	KP184873	Graf et al. (2015)
MYCETOPODIDAE								
<i>Anodontites elongata</i>	n/a	Перу	n/a	hap07	KP184896	KP184846	KP184872	Graf et al. (2015)
HYRIIDAE								
<i>Triplodon corrugatus</i>	n/a	Перу	n/a	hap09	JN243890	KP184851	JN243868	Graf et al. (2015)
<i>Castalia ambigua</i>	n/a	Перу	n/a	hap10	JN243889	KP184848	JN243867	Graf et al. (2015)
<i>Diplodon demeraraensis</i>	n/a	Гайана	n/a	hap11	KP184898	KP184849	KP184874	Graf et al. (2015)
<i>Microdontia anodontaeformis</i>	n/a	Новая Гвинея	n/a	hap12	KP184909	KP184861	KP184885	Graf et al. (2015)

Продолжение Приложения 2

<i>Alathyria jacksoni</i>	n/a	Австралия, Новый Южный Уэльс	n/a	hap13	KP184912	KP184864	KP184888	Graf et al. (2015)
<i>Alathyria pertexta</i>	n/a	Австралия, Квинсленд	n/a	hap14	KP184910	KP184862	KP184886	Graf et al. (2015)
<i>Alathyria profuga</i>	n/a	Австралия, Новый Южный Уэльс	n/a	hap15	KP184913	KP184865	KP184889	Graf et al. (2015)
<i>Lortiella froggatti</i>	n/a	Западная Австралия	n/a	hap16	AF231746	KP184867		
<i>Velesunio ambiguus</i>	n/a	Австралия, Новый Южный Уэльс	n/a	hap17	KP184915	KP184868	KP184892	Sharma et al. (2013); Graf et al. (2015)
TRIGONIIDAE								
<i>Neotrigonia margaritacea</i>	n/a	Тасмания и Австралия	n/a	hap01	U56850	DQ280034	DQ279963	Hoeh et al. (1998); Huff et al. (2004); Giribet et al. (2006)
<i>Neotrigonia lamarkii</i>	n/a	Австралия, Коралловое море, Северный Стардброк, Квинсленд	n/a	hap02	KC429105	KC429262	KC429443	Sharma et al. (2013); Gonzalez and Giribet (2015)

Изображения раковин моллюсков рода *Contradens*

а – раковина *C. sp.1* (кат. номер biv103/16); б – раковина *C. sp.2* (кат. номер biv144/7); в – раковина *C. sp.3* (кат. номер biv155/9); г – раковина *C. sp.4* (кат. номер biv140/20); д – раковина *C. sp.4* (кат. номер biv139/18); е – раковина *C. sp.5* (кат. номер biv185/2); ж – раковина *C. sp.6* (кат. номер biv202/2); з – раковина *Physunio eximius* (кат. номер biv127/3); и – раковина *Physunio modelli* (кат. номер biv131/5).

Изображения раковин моллюсков рода *Lamellidens*

а – раковина *L. indawgyiensis* (кат. номер biv109/1); б - раковина *L. marginalis* (кат. номер biv153); в – раковина *L. generosus* (кат. номер biv113/2); г – раковина *L. exolescens* (кат. номер 145). Масштаб – 1 см.