

УДК 595.42

И. А. Акимов, Г. Н. Золотарева

**РОТОВОЙ АППАРАТ КЛЕЩА ANOETUS FERONIARUM
(ACARIFORMES, ANOETIDAE)**

Ротовий апарат кліща *Anoetus feroniarum* (Acariformes, Anoetidae). Акимов І. А., Золотарева Г. М. — Подано опис гнатосоми вільноживучого кліща *Anoetus feroniarum*. Встановлено, що не зважаючи на загальну схожість анетид із представниками близьких родин акарідій, структури гнатосоми та її м'язової системи у зв'язку з постійним мешканням цих кліщів в рідкому середовищі адаптивно змінені. До таких змін відносяться: спеціалізація скелетних частин ротового апарату до живлення рідким субстратом, відсутність констрикторів глотки і стравоходу, наявність розвинутого апарату фільтрації, перетворення кліщні хелицери на гребні щітки, мембранізація всіх дистальних структур гнатосоми та деякі інші.

К л ю ч о в і с л о в а: Acari, *Anoetus feroniarum*, гнатосома.

Mouth Parts of Mite *Anoetus feroniarum* (Acariformes, Anoetidae). Akimov I.A., Zolotareva G.N. — Gnathosoma of free living mite *Anoetus feroniarum* has been described. It is established that under general likeness of Anoetides to representatives of similar families of Acaridie the structure of gnathosoma and its muscular system in connection with these mites habitat in liquid environment are adaptively changed. These changes are as follows: specialization of skeletal muscles of the mouth parts to nutrition on liquefied substrate, absence of constrictors of the pharynx and oesophagus, availability of developed apparatus of filtration, transformation of chelicera chela to raking brushes, membranization of all distal structures of gnathosoma and some other changes.

K e y w o r d s: Acari, *Anoetus feroniarum*, gnathosoma.

Среди акаридиевых клещей отряда Acariformes семейство Anoetidae — одно из самых малонизученных. Особенностью мест обитания представителей этого семейства является чрезмерная влажность: клещи фактически живут под пленкой жидкости, покрывающей гниющие или разлагающиеся субстраты. Встречаются среди анетид и настоящие пресноводные формы. Эти сапробионтные организмы распространены повсеместно, а общее количество видов достигает 200 (Севастьянов, 1979). Слабая изученность морфологии обусловлена прежде всего трудностью работы с ними, так как из-за содержания большого количества кристаллов гуанина в паренхиме сложно получить гистосрезы и просветлить тотальные препараты. Поэтому известны лишь работы, в которых рассматривается самый общий план строения гнатосоми клещей сем. Anoetidae, а также некоторые вопросы экологии и онтогенетического развития (Behra, 1957, Hill, Deahl, 1978, Hughes, Jackson, 1958, Johnston, 1965, Осипов, 1984, Perton, 1954, Phillipson, Coppel, 1977, Scheucher, 1963, Yousef et al., 1979). Следует отметить, что уже эти первые фрагментарные исследования показывают, что специализация анетид к своеобразным условиям обитания затрагивает в первую очередь их ротовые органы и гнатосому в целом (Hughes, 1953, Bongers et al., 1985).

Целью настоящего исследования было изучение строения и функций ротового аппарата и гнатосоми в целом клещей *Anoetus feroniarum*. На наш взгляд, это представляет несомненный интерес для понимания путей специализации и эволюции изучаемого семейства.

Материал и методики. В качестве объекта исследования был взят наиболее часто встречающийся на гниющих овощах вид *Anoetus feroniarum*, который был введен в лабораторную культуру. Взрослых самок и самцов клеща фиксировали в спиртовом растворе Буэна. Дальнейшая подготовка для гистологических исследований велась по общепринятой методике. Срезы толщиной 4–7 мкм окрашивали гематоксилином Майера и азаном по Гейденгайну. Исследовали тотальные препараты и гистологические срезы. При изготовлении тотальных препаратов клещей помещали в 10%-ный раствор КОН на 10–20 мин для растворения зерен гуанина, затем заключали их в гуммиарабиковую смесь.

Результаты исследований. Гнатосома анетид дорсально имеет форму трапеции, в базальной части прикрыта выростом переднего края идиосоми и подвижна относительно нее. У живых клещей гнатосома опущена по отношению к продольной оси тела.

Ротовой аппарат фильтрующего типа. Он состоит из 2 основных частей: пары двучлениковых конечностей — хелицер, лежащих дорсально, и

субкапитулюма — сложного образования из слившихся кокс паъп (гнатококс) и, вероятно, некоторых других структур (Ланге, 1962) (рис. 1, А).

Х е л и ц е р ы. В каждой хелицере можно выделить покрывающий ее футляр и собственно хелицеру (рис. 1, А, Д). Футляр хелицер представляет собой эластичную мембрану, которая окружает базальную часть хелицеры. Передний край мембраны завернут внутрь и прикреплен к поверхности тела хелицеры. Медиально футляры обеих хелицер соединены друг с другом, а дорсально переходят в покров дорсальной поверхности гнатококс. Футляры позволяют хелицерам достаточно хорошо и быстро двигаться независимо друг от друга, выворачиваясь при движении подобно пальцу перчатки.

Собственно хелицера клеща удлиненная, сложной формы (рис. 1, А, Д). Дорсально тело хелицеры имеет форму искривленного боба с вытянутым узким ростком (неподвижный палец). На поперечных срезах в базальной (проксимальной) части хелицера овальная с вогнутым внутрь внутренним краем (рис. 2, г-е). Дистально она уплощается, причем в срединной части имеет наибольшую высоту. Ближе к дистальному концу тело хелицеры принимает остроклиновидную форму (рис. 2, а-в).

В базальной части хелицеры имеется отверстие неправильной формы, соединяющее ее с полостью тела клеща (рис. 1, Д). Такое отверстие, если смотреть сверху, косо срезает хелицеру и располагается параксиально к оси гнатосомы. Вся хелицера изящна, однако в базальной части достаточно сильно склеротизована. Наружная или антиаксиальная поверхность тела хелицеры гладкая, не имеет выростов и щетинок. Внутренняя (или параксиальная) несет длинную, гладкую хелицеральную щетинку, расположенную почти дорсально (рис. 1, А, Д). По длине она сравнима с неподвижным пальцем и изогнута наружу, к латеральному краю гнатосомы. Ближе к вентральной стороне на параксиальной поверхности хелицеры имеется 2 одноворшинных кутикулярных шипа. Один из них расположен возле места сочленения подвижного пальца, а второй — за хелицеральной щетинкой (рис. 1, Д).

Неподвижный палец является непосредственным продолжением тела хелицеры (рис. 1, Д), его длина соизмерима с длиной базальной части. Вентральная поверхность неподвижного пальца зубчатая, однако эти зубцы длинные, несклеротизованы и скорее напоминают бахрому.

У основания неподвижного пальца находятся 2 сильно склеротизованных когтевидных зубца, расположенных на выпуклой параксиальной поверхности, иногда принимаемых за редуцированный подвижный палец. Э. Бэкер и Г. Уартон (1955) указывали, что анетиды имеют хелицеры только с одним пальчатый пальцем. Однако, как показали наши исследования, существующий подвижный палец расположен ближе к базальной части хелицеры с вентральной стороны. Он имеет форму башмачка с вытянутым носком, по вентральному краю которого имеется несколько зазубрин (рис. 1, Д). Основание подвижного пальца в виде отростка располагается почти перпендикулярно продольной оси пальца и погружено в тело хелицеры. К нему крепятся сухожилия очень тонких мышц — депрессоров и леваторов, которые обеспечивают некоторую подвижность пальца. Основание подвижного пальца вентрально несет направленный косо под углом к параксиальной поверхности тела хелицеры отросток ("каблучок" башмачка). На поперечных срезах видно, что подвижный палец направлен внутрь, к латеральной стороне лабрума, и дистальный его конец заходит в щель между лабрумом и гипостомом (гипофаринксом), а базальный отросток скользит по латеральной выемке лабрума. С латеральными поверхностями тела хелицеры подвижный палец соединен при помощи 2 мышечков. Таким образом, оба пальца

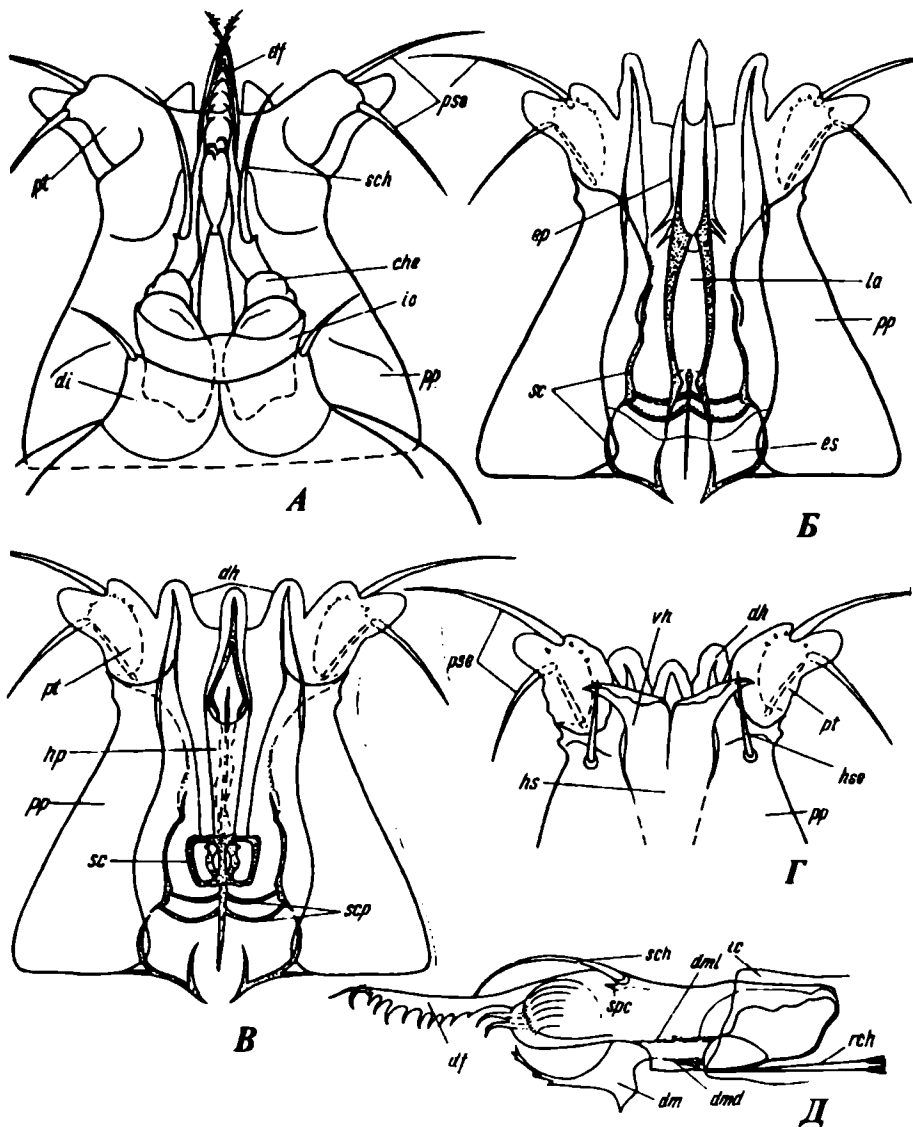


Рис.1. Гнатосома клеща *Anoletus feroniarum*: А) — общий вид гнатосомы (дорсально); Б) — то же с удаленными хелицерами (дорсально); Б) — то же с удаленными хелицерами и лабрумом (дорсально); Г) — передняя часть гипостома (вентрально); Д) — правая хелицера сбоку (параксиально).

Обозначения: *che* — хелицера, *df* — неподвижный палец, *dh* — дорсальные лопасти гипостома, *di* — дорсальный вырост идносомы, *dm* — подвижный палец, *dmd* — депрессоры подвижного пальца, *dml* — леваторы подвижного пальца, *ep* — эпифаринкс, *es* — эпистом, *hp* — гипофаринкс, *hs* — гипостом, *hse* — гипостомальные щетинки, *ic* — футляры хелицер, *la* — лабрум, *pp* — пальпы, *psa* — щетинки педипальп, *pt* — телоподиты пальп, *rch* — ретракторы хелицер, *sc* — склериты, *sch* — хелицеральная щетинка, *scp* — предилоточные склериты, *spc* — кутикулярный шип, *vh* — вентральные лопасти гипостома.

Fig.1. Gnathosoma of *Anoletus feroniarum*: А) — general view of gnathosoma from above; Б) — same (chelicera removed) (dorsal view); Б) — same (chelicera and labrum removed) (dorsal view); Г) — anterior part of hypostome (ventral view); Д) — right chelicera (lateral view).

che — chelicera, *df* — fixed digit, *dh* — dorsal blades of hypostome, *di* — dorsal jut of idiosoma, *dm* — movable digit, *dmd* — depressors of movable digit, *dml* — levators of movable digit, *ep* — epipharynx, *es* — epistome, *hp* — hypopharynx, *hs* — hypostome, *hse* — hypostomal setae, *ic* — sheath of chelicerae, *la* — labrum, *pp* — palps, *psa* — setae of pedipalps, *pt* — basal segment of palps, *rch* — retractors of chelicerae, *sc* — sclerites, *sch* — cheliceral seta, *scp* — underpharynx sclerites, *spc* — cuticular spike, *vh* — ventral blades of hypostome.

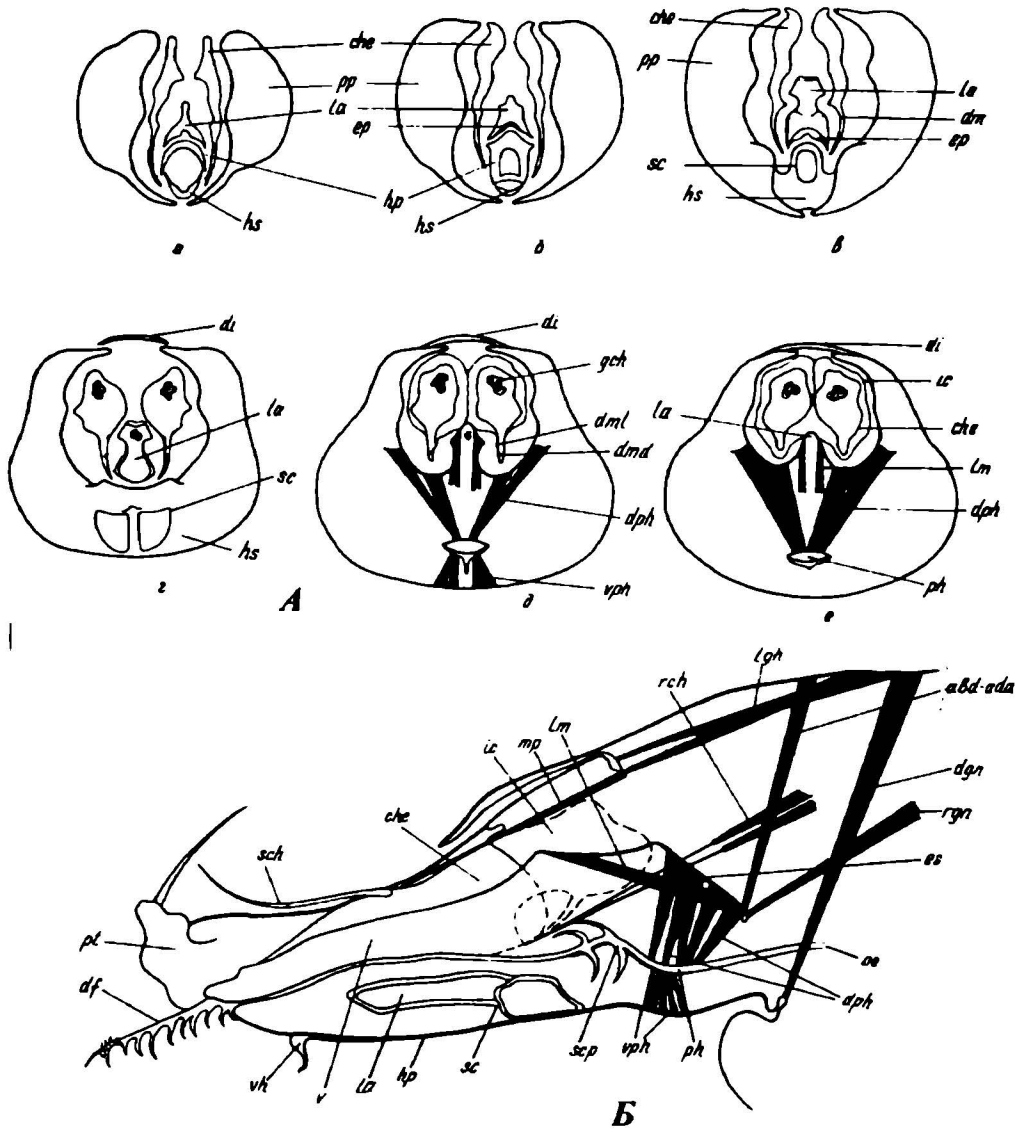


Рис.2. Серия поперечных срезов и сагиттальный срез гнатосомы клеща *Anoetus feroniarum*: А) — поперечные срезы гнатосомы (схема); Б) — мышцы гнатосомы (сагиттально, схема). Обозначения: *abd-add* — мышцы абдукторы и аддукторы гнатосомы, *dgn* — депрессоры гнатосомы, *dph* — дорсальные дилататоры глотки, *gch* — хелицеральная железа, *lgn* — леваторы гнатосомы, *lm* — мышцы лабрума, *mp* — мышцы педипальп, *oe* — пищевод, *ph* — глотка, *rgn* — ретракторы гнатосомы, *vph* — вентральные дилататоры глотки (остальные обозначения как на рис.1).

Fig.2. Cross-sections and sagittal section of gnathosoma (presented diagrammatically): А) -- cross-sections of gnathosoma; Б) -- muscles of gnathosoma (sagittal section). *abd-add* -- abductors and adductors of gnathosoma, *dgn* -- depressors of gnathosoma, *dph* -- dorsal dilators of pharynx, *gch* -- cheliceral gland, *lgn* -- levators of gnathosoma, *lm* -- muscles of labrum, *mp* -- muscles of pedipalps, *oe* -- oesophagus, *ph* -- pharynx, *rgn* -- retractors of gnathosoma, *vph* -- ventral dilators of pharynx (remaining designations as in Fig.1).

(подвижный и неподвижный) ни по виду, ни по функциям не образуют клешни как, например, у ближайшей родственной группы акароидных клещей (Акимов, Гайченко, 1976).

С у б к а п и т у л ю м. Формирование субкапитулула происходит за счет слияния базальных частей пальп и их коксальных выростов. У анетид субкапитулул трапециевидный, однако он свернут в более закрытый, чем у акароидных клещей, желоб, в связи с чем можно говорить о полуоткрытом ротовом аппарате анетид. В узкой дорсальной щели его помещаются хелицеры. Базально субкапитулул подвижно сочленен с идиосомой циркумкапитулярной бороздой, а дорсально к нему прикреплены фуляры хелицер. Между коксами пальп находится своеобразная пластинка — гипостом. Дистально он заканчивается 2 мембранными лопастями (рис.1, Л), способными, заворачиваясь назад, принимать форму ковша, который, по-видимому, служит для подгребания вязкого полужидкого субстрата. С вентральной стороны гипостом имеет трапециевидную форму, постепенно сужаясь к дистальному краю. Его поверхность гладкая, ровная, с 1 парой гипостомальных щетинок (рис.1, Л). Дорсальная же поверхность в месте слияния кокс пальп образует гребень или киль (рис.1, В, рис.2, А), имеющий несколько склеритов, придающих ему своеобразную форму и прочность. Сверху гребень прикрыт выпуклой пластинкой — гипофаринксом (рис.1, В). Склеритные утолщения в базальной части гипостома подходят к ротовой щели и вентральной стенке глотки, образуя ее основание. Желоба по обе стороны от гребня гипостома служат направляющими для хелицер.

Дорсальные стенки кокс пальп, сливаясь в базальной части, образуют хорошо склеротизованный мостик — эпистом, продолжением которого служит сложная подвижная структура — лабрум. На продольном срезе лабрум имеет два излома с вершинами: одной у самого основания, второй в базальной части (к ней с вентральной стороны крепятся достаточно мощные мышцы-депрессоры, которые опускают лабрум вниз относительно продольной оси гнатосомы) (рис.2, Б). В базальной части лабрум на поперечных срезах имеет форму удлиненной трапеции, затем сложно вырезанную форму — с треугольной вершиной, латеральными выемками и треугольно-вогнутой вентральной частью — в этом месте лабрум имеет наибольшую высоту, затем он постепенно сужается и одновременно уплощается (рис.2, А). Вентральная поверхность лабрума полностью повторяет дорсальную поверхность гипофаринкса, т.е. с увеличением высоты гребня гипостома выемка вентральной части лабрума соответственно изменяется. Таким образом, гипофаринкс оказывается как бы вложенным в этот вырез лабрума.

Под дорсальной поверхностью лабрума видны склеритные утолщения, которые подвижно сочленены с эпистомом, что позволяет ему при расслаблении подниматься, открывая проход для потока полужидкой пищи, а при сокращении мышц опускаться, проталкивая пищу в глотку.

Покров кокс пальп непосредственно переходит в покров лабрума. Вентральная поверхность лабрума прикрыта приросшим эпифаринксом — продолжением дорсальной стенки глотки. Латеральные кромки эпифаринкса несут по 2 гребневидных выроста, направленных косо назад по отношению к продольной оси лабрума и имеющих изогнуто-клиновидную форму. Дистальные края эпифаринкса ровные, имеют закругленную форму. Под основанием лабрума находится ротовое отверстие полулунной формы с вогнутой дорсальной стенкой. Непосредственно в месте перехода в глотку оно окружено мощными склеритами. Склериты имеют фильтрационные щеточки (рис.1, Б, В, рис.2, Б). Вентральная стенка глотки дополни-

тельно укреплена склеритом. На продольном срезе глотка изгибается, образуя “карман” (рис. 2, Б), который при помощи дилаторов расширяется и заполняется отфильтрованным пищевым субстратом. Изгиб же препятствует обратному току пищи в ротовую полость. Латеральные края гипостома образуют дополнительные лопасти, хорошо склеротизованные, имеющие в базальной части выпуклые поверхности, усаженные ворсинками (рис. 1, Б). Они гомологичны простомальным зубцам акроидных клещей и подвижно сочленены склеритами с вентральной поверхностью гипостома, подобно манубриальному сочленению акароидных клещей (Акимов, 1985) или орибатид (Grandjean, 1957). Скорее всего эти лопасти у анетид участвуют в создании стенок своеобразного ковша, образуемого вентральными лопастями гипостома.

П а л ь п ы. Пальпы состоят из слившихся между собой при образовании субкапитулома кокс и подвижных частей пальп — телоподитов. Поверхность пальп гладкая, не несет щетинок. Телоподиты одночлениковые, короткие, составляют лишь четверть от длины пальп, окружены мембраной и на дистальном конце вооружены 2 бичевидными щетинками разной длины, направленными косо назад (рис. 1, А). Другие органы чувств, подобные соленидиям на апикальной поверхности пальп акароидных клещей, у анетид не обнаружены. Латеральная часть дистального края кокс пальп сильно склеротизована и образует удлинённый острый выступ. Пальпы на поперечном срезе имеют форму выпуклых лопастей и образуют желоб, внутри которого расположены хелицеры (рис. 2, А).

М ы ш е ч н а я с и с т е м а. Гнатосома и ее структуры обладают мускулатурой, обеспечивающей их подвижность. При этом различают внешние мышцы, обеспечивающие движение органа в целом, и внутренние, управляющие движением его отдельных структур и расположенные внутри органа.

Внешние мышцы гнатосомы (рис. 2, Б).

Мышцы-ретракторы гнатосомы. Начало — на внутренней поверхности дорсальной стенки тела, впереди ретракторов хелицер; прикрепляются к основанию эпистома, ближе к центральной оси. Достаточно мощные (по 2 пучка), с длинными сухожилиями. Функция — втягивание гнатосомы.

Мышцы абдукторы и аддукторы гнатосомы. Начало — на внутренней дорсальной поверхности стенки тела на уровне ног I (по 2 пучка); прикрепляются к противоположным краям дорсальной части кокс пальп. Функция — эти мощные, короткие мышцы при поочередном сокращении обеспечивают подвижность гнатосомы в горизонтальной плоскости.

Мышцы-делеваторы гнатосомы. Начало — на внутренней поверхности дорсальной стенки тела за мышцами леваторами и абдукторами; прикрепляются к латеральной наружной поверхности проксимальной части субкапитулома. При их сокращении происходит опускание гнатосомы вниз.

Мышцы-леваторы гнатосомы. Начало — на внутренней поверхности дорсальной стенки тела перед мышцами депрессорами и абдукторами-аддукторами; прикрепляются к дорсальной поверхности гнатосомы с обеих сторон.

Мышцы хелицер.

Внешние мышцы — ретракторы хелицер. Очень мощные (по 3 пучка), длинные. Начало — на вентральной поверхности дорсосоюгальной борозды (рис. 2, Б). Перед входом в гнатосому переходят в длинные сухожилия, прикрепляющиеся к вентральной стороне хелицеры (к склериту). Характерно, что все мышцы хелицер окружены чехлом из питающих клеток, так

как интенсивность работы этих мышц очень высока. При сокращении этих мышц хелицеры втягиваются. Протракция хелицер происходит за счет давления внутриволокнистой жидкости.

Внутренние мышцы хелицер. В хелицерах отсутствуют характерные для акаридных клещей мощные перистые мышцы, обеспечивающие движение подвижного пальца клешни. У анетид леваторы и депрессоры подвижного пальца представлены тонкими мышечными лентами, расположенными параллельно друг над другом на небольшом расстоянии (рис. 1, *I*). Обе они крепятся к проксимальной части хелицеры (одна ниже оси артикуляции, а другая — выше). По-видимому, подвижный палец совершает движения с небольшой амплитудой в продольной плоскости хелицеры.

Мышцы лабрума. Начало — на вентральной поверхности основания эпистома; прикрепляются на вентральной поверхности вершины лабрума (рис. 2, *B*, рис. 1, *Д*). Функционально они являются мышцами-делеваторами.

Мышцы глотки. Представлены только одним типом — дилататорами. Мощные дорсальные дилататоры крепятся к вентральной поверхности эпистома и дорсальной стенке глотки. Вентральные дилататоры — веерообразный пучок тонких мышечных волокон, крепятся к вентральной стенке гипостома и вентральной стенке глотки, позади предглоточных склеритов (рис. 2, *д-е, Б*). Констрикторы глотки и пищевода не обнаружены.

Обсуждение. В процессе эволюции пищеварительной системы наибольшим адаптивным изменениям подвергаются прежде всего пищеводобывающие органы (Слоним, 1971). Это хорошо видно на примере изучаемого объекта. Весьма специфическая трофическая ниша клещей-анетид, питание их в вязкой и полужидкой среде разлагающегося органического субстрата связана с тем, что их ротовой аппарат в сравнении с акаридными клещами видоизменился как морфологически, так и функционально. Отдельные части субкапитулума анетид более слитные, коксы пальп, окружая хелицеры и почти смыкаясь над ними, образуют неполностью закрытые желоба, в которых движутся хелицеры. Ротовой аппарат не достигает полной герметизации, как у хейлетид (Акимов, Горголь, 1990), но он и не столь открытый, как у акарид (Акимов, 1985).

Хелицеры. Двигаясь попеременно с большой скоростью, создают непрерывный пищевой ток пульпы в ротовую полость клеща. Способствуют этому и мембраны на вентральной стороне гипостома, свободный край которых образует подобие ковша, подгребающего пищевой субстрат снизу. Боковые же стенки ковша образованы подвижными выростами гипостома — лопастями простомальных зубцов. У акаридных клещей они играют значительную роль в функционировании жующего ротового аппарата как упор при откусывании пищевого субстрата, а также для разрыва захваченных клешнями кусочков пищи (Акимов, 1985). У анетид такие выросты одеты мембраной и служат как направляющие и для удержания вязкой жидкости. В строении ротовых конечностей — хелицер так же прослеживаются весьма интересные черты специализации к своеобразной трофике. Во-первых, у анетид, хелицера которых двучленистая, подвижный палец не образует вместе с неподвижным клешню, а сам подвижный членик причленен посередине тела хелицеры. Во-вторых, среди всех функций подвижного пальца акарид сохранились и развились у анетид лишь те, которые обеспечивают, по-видимому, фильтрационные свойства ротового аппарата анетид: прочистку фильтрующих гребешков эпифаринкса и гипофаринкса и транспорт пищевого субстрата к ротовому отверстию, т.е. сгребание его под лабрум. Характерно, что внешние мышцы хелицеры — ретракторы, начинающиеся на вен-

тральной стороне спинного щита возле второй пары ног, прикреплены к склериту, находящемуся с вентральной стороны тела хелицеры. Возможно, что это остаток третьего, базального членика хелицеры. Длинные сухожилия соединяют достаточно мощные пучки мышц с изящной и тонкой хелицерой, позволяя ей двигаться с огромной скоростью. Сам характер движения подвижного пальца до конца не ясен. Судя по наличию тонких простых мышечных пучков, он может совершать лишь слабые движения в продольной по отношению к хелицере плоскости.

Таким образом, хелицеры анетид, в сравнении с хелицерами их ближайших родственников — акароидных клещей, в целом претерпели значительные изменения и выполняют другие функции — не захвата и механического размельчения пищевого субстрата, а обеспечение успешной фильтрации, загребание вязкой жидкости и создание непрерывного потока ее к ротовой полости.

Лабрум, по сравнению с лабрумом акароидных клещей, имеет более сложное строение, а многочисленные склеритные утолщения у основания придают ему прочность. Вдоль латеральной стороны лабрума имеется продольный вырез в виде желобка, по которому, по-видимому, движется базальный вырост подвижного пальца хелицеры (рис.2, А). В процессе питания хелицеры,двигающиеся с большой скоростью по направляющим латеральным бороздам лабрума, синхронизированы в своих движениях с последним.

Функциональная интерпретация особенностей морфологии лабрума и окружающих его структур показывает, что мощные мышцы лабрума, расположенные в его базальной части, при сокращении опускают лабрум, и щель между гипостомом и лабрумом закрывается. Одновременно сокращаются дилататоры глотки, и порция пищи засасывается в глотку. Затем мышцы глотки (представленные только дилататорами) расслабляются, и эластичные стенки ее приходят в исходное состояние, выдавливая пищу дальше в пищевод. Изгиб глотки в районе ротового отверстия, которое окружено мощными склеритами, не позволяет пище проходить в обратном направлении. Одновременно с расслаблением дилататоров глотки полость лабрума заполняется полостной жидкостью, что позволяет поднимать лабрум в отсутствие мышц-антагонистов. Так происходит акт заглатывания пищи. Отфильтрованная через фильтрационные щетки лабрума и ротового отверстия жидкость, возможно, стекает в желоба, по которым двигаются хелицеры, одновременно обеспечивая их смазку. Излишки жидкости выталкиваются при обратном движении хелицеры наружу.

Сравнивая элементы мышечной системы гнатосомы между собой, можно отметить, что самыми длинными и мощными оказались ретракторы хелицер, что связано, вероятно, с характером их движения (большая скорость и амплитуда).

Таким образом, гнатосома анетид и их ротовой аппарат весьма своеобразно адаптированы к добычанию и поглощению специфической пищи этих клещей. Эта специализация и освоение новой адаптивной зоны связаны с тенденциями, которые отмечались у некоторых акароидных клещей (Акимов, 1985). Тем не менее, последние не освоили полностью такую адаптивную зону, как полужидкая среда обитания и ее трофический резерв — микроорганизмы. Вероятно, питание этими микроорганизмами отражает общее для всех акароидей стремление к питанию более концентрированной и богатой белками пищей (Hughes, 1959, Акимов, 1985).

- Акимов И.А.* Биологические основы вредоносности акаридных клещей. – Киев: Наук.-думка, 1985. – 160 с.
- Акимов И.А., Гайченко В.А.* Принцип действия клещей хелицер некоторых клещей семейства Acaridae и Glucyrrhagidae в связи с адаптацией их к различным пищевым субстратам // Докл. АН УССР. Сер. Б. – 1976. – N 4. – С. 352–355.
- Акимов И.А., Горголь В.Т.* Хищные и паразитические клещи-хейлетиды. – Киев: Наук.думка, 1990. – 120 с.
- Бэкер Э., Уартон Г.* Введение в акарологию. – М.: Изд-во иностр. лит., 1955. – 475 с.
- Ланге А.Б.* Строение ротовых органов и систем клещеобразных Chelicerata // Вопросы общей зоологии и медицинской паразитологии. – М.: Медгиз, 1962. – С.189–214.
- Севастьянов В.Д.* Клещи когорты Tarsonemina и надсемейства Anectoidea фауны СССР: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Киев, 1979. – 52с.
- Слоним А.Д.* Экологическая физиология животных. – М.: Высш.школа, 1971. – 448 с.
- Behura V.K.* The life-history of *Histiostoma polypori* (Oud.) (Acari: Tyroglyphoidea) // J.NY Entomol. Soc. – 1957. – N65. – P.51–78.
- Bongers M.G.H., OConnor B.M., Lukoschus F.S.* Morphology and ontogeny of histiostomatid mites (Acari: Astigmata) associated with cattle dung in the Netherlands // Zool. Meded. (Leiden). – 1985. – N223. – P. 1–56.
- Grandjean F.* L'infacapitulum et al manducation chez les Oribates et d'autres Acariens // Ann. Sci. Natur.Zool. (II). – 1957. – N 19. – P.233–281.
- Hill A., Deahl K.L.* Description and life cycle of a new species of *Histiostoma* (Acari: Histiostomidae) associated with commercial mushroom production // Proc. Entomol. Sci. Wash. – 1978. – N80. – P.317–329.
- Hughes T.E.* The functional morphology of the mouthparts of *Anoetus sapromyzae* (Dufour, 1839) compared with those of the more typical Sarcoptiformes // Proc. Konn.Ned.Acad.Wetensch. C. – 1953. – 56, N 3. – P. 278–287.
- Hughes T.E.* Mites or Acari. – London: Athlon press, 1959. – 227 p.
- Hughes R.D., Jackson C.G.* A Review of the Anectoidea (Acari) // The Virginia Journal of Science. – 1958. January. – P. 1–194.
- Johnston D.E.* Comparative studies of the mouth-parts of the mites of the Suborder Acaridei (Acari): Dis... D-ra philos. Sci. – Ohio State Univ, 1965. – 189 p.
- OConnor B.M.* Acarine-fungal relationships: the evolution of symbiotic associations // Fungus-Insect Relationships: Perspectives in Ecology and Evolution /Eds Q.Wheeler, M.Blackwell. – New York: Columbia Univ. Press, 1984. – P. 354–381.
- Perron R.* Untersuchungen uber Bau, Entwicklung und Physiologie der Milbe *Histiostoma laboratorum* Hughes // Acta Zool. (Stockh.). – 1954. – N35. – P. 71–176.
- Phillipsen W.J., Coppel H.C.* *Histiostoma formosana* sp.n. associated with the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki (Acarina: Acaridae-Isoptera: Rhinotermitidae) // J. Kans. Entomol.Soc. – 1977. – N50. – P.399–409.
- Scheucher R.* Systematik und Okologie der deutschen Anectoinen. – 1963. – 456 p.
- Yousef A.A., El-Badry E.A., Metwally S.H.* Life history of the anoetid mite *Histiostoma cataglyphi* Yousef et Metwally, with a description of the immature stages (Acari, Astigmata, Anectoidea) // Z. Angew. Entomol. – 1979. – N87. – P.225–229.

Институт зоологии НАН Украины
(252601, Киев)

Получено 13.02.96