

УДК 595.4

ОНТОГЕНЕЗ КЛЕЩЕЙ-ЭРЕЙНЕТИД (EREYNETIDAE, TROMBIDIFORMES) И ЕГО АДАПТАЦИИ К ЭНДОПАРАЗИТИЗМУ

И. А. Акимов, С. А. Заблудовская

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина

Получено 13 ноября 2000

Онтогенез клещей-эрейнетид (Ereynetidae, Trombidiformes) и его адаптации к эндопаразитизму. Акимов И. А., Заблудовская С. А. — Анализ онтогенеза ряда видов клещей-эрейнетид Палеарктики различных жизненных форм (свободноживущих и паразитирующих) позволяет рассматривать постэмбриональное развитие клещей у теплокровных животных как наиболее соответствующее облигатному эндопаразитизму в этом семействе. У клещей-эрейнетид в результате совместной эволюции с хозяином онтогенетические изменения, по сравнению с исходным типом у свободноживущих (Ereynetinae), проявились в редукции цикла развития — от уменьшения числа стадий нимфы до ускоренного, с выпадением всех активных нимфальных стадий и превращения их в калиптостазу в подсемействе Speleognathinae.

Ключевые слова: Ereynetidae, онтогенез, калиптостаза.

Ontogeny of Ereynetid Mites (Ereynetidae, Trombidiformes) and its Adaptation to Endoparasitism. Akimov I. A., Zabudovskaja S. A. — Analysis of peculiarities of ontogeny in certain species of both free-living and parasitic Palearctic Ereynetidae mites shows that postembryonic development of the mites (Speleognathinae) are parasitizing in homeotherms is the most corresponding to obligate endoparasitism in the family. The common evolution of the mites and their host results in reduction of the mite individual development cycle. Comparing to ontogenetic initial type of free-living mites (Ereynetinae) the nymphal phase of the Speleognathinae parasitic mites of warm-blooded animals turns into in inactive caliptostasis.

Key words: Ereynetidae, ontogeny, caliptostas.

У широко распространенных в различных природных зонах клещей-эрейнетид (Ereynetidae Oudemansi, 1931) в пределах одного семейства существуют свободноживущие и облигатные паразитические формы. Некоторые специалисты прямо связывают этот феномен с продолжающейся эволюцией свободноживущих клещей этой группы в направлении паразитизма (Fain, 1969; Nyland, 1979). Тем не менее, образ жизни эрейнетид, особенности их развития и экологии до сих пор изучены недостаточно, хотя в последние годы появились работы, освещающие отдельные вопросы их онтогенеза и питания (Fain, 1972; Baker, 1970, 1973).

Целью наших исследований было изучение онтогенеза ряда видов клещей-эрейнетид различных жизненных форм — от свободноживущих миксофагов до факультативных и облигатных паразитов.

Материалом для исследований послужили как собственные, так и предоставленные коллегами сборы клещей этого семейства 1984–1991 гг. на территории Украины и других стран (ряд регионов России, Таджикистан, Туркменистан, Кыргызстан), за что приносим искреннюю благодарность О. М. Бутенко (Окский государственный заповедник, Россия) и А. Харатову (Кыргызский институт зоологии, Кыргызстан).

Всего было исследовано более 400 почвенных и растительных проб для сбора свободноживущих эрейнетид и более 4000 экз. беспозвоночных и позвоночных животных (легочные моллюски, амфибии, птицы, грызуны, рукокрылые) 125 видов — сборов паразитических эрейнетид. Было обнаружено и изучено более 2500 экз. 26 видов свободноживущих и паразитирующих клещей семейства. Кроме того, в дыхательных путях позвоночных животных, помимо клещей семейства Ereynetidae, паразитируют также клещи других таксонов. Анализ литературных данных и наши наблюдения позволили выделить характерные для разных групп клещей места их локализации в верхних отделах дыхательных путей птиц и грызунов (рис. 1).

Этот материал, представленный как взрослыми, так и неполовозрелыми формами клещей, позволил установить наличие личинок и нимфальных стадий отдельных видов. Помимо этого, один вид был введен в лабораторную культуру (*Riccardoella oudemansi*), а ряд других видов клещей дли-

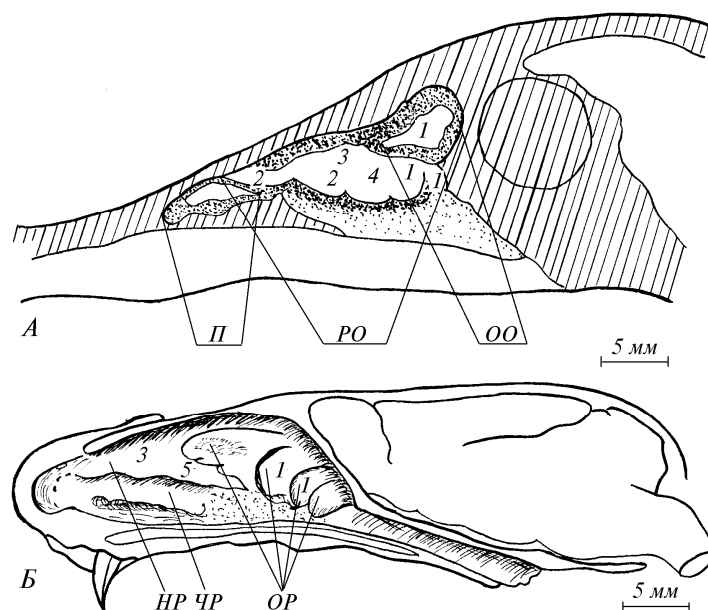


Рис. 1. Локализация эндопаразитических клещей в носовой полости птиц (А) и грызунов (Б): П — преддверие; РО — респираторный отдел; ОО — обонятельный отдел; НР — носовая раковина; ЧР — челюстная раковина; ОР — обонятельная раковина; 1 — клещи-эрейнетиды; 2 — клещи-ринониссиды; 3 — клещи-тромбикулиды; 4 — клещи-турбиноптиды; 5 — клещи-гастрониссиды.

Fig. 1. The location of endoparasitic mites in nasal cavity of birds (A) and rodents (B): П — atrium; РО — respiratory region; ОО — olfactory region; НР — turbinate; ЧР — maxilloturbinal; ОР — endoturbinal; 1 — Ereyinetidae; 2 — Rhinonyssidae; 3 — Trombiculidae; 4 — Turbinoptidae; 5 — Gastronyssidae.

тельное время содержались и питались в лабораторных условиях. Это позволило провести непосредственные наблюдения за развитием эрейнетид, послужившие основой наших исследований. Кроме того, были проанализированы опубликованные данные других авторов.

Биологические особенности эрейнетид

Особенностью клещей-эрейнетид как единого семейства является значительное разнообразие их образа жизни при весьма однотипном облике.

Из входящих в семейство 3 подсемейств представители подсемейства Ereyinetinae (Fain, 1957) наиболее примитивны по своему строению, ведут свободный образ жизни и питаются органическими веществами растительного и животного происхождения. Тело их стройное, с длинными ногами, на проподосоме расположено 2–3 щитка, есть остаточный стернальный щиток. Почти у всех видов подсемейства имеется пара глаз либо их рудименты. У свободноживущих клещей-эрейнетид имеется 1–2 пары настоящих половых присосок, а на идиосоме — 2 пары длинных сенсорных щетинок. Гнатосома у свободноживущих видов четко отделяется от идиосомы. Ротовой аппарат колюще-сосущего типа, с крупными хелицерами, сходный с таковым у сосущих тромбидиформных клещей и приспособленный к питанию жидкостями.

Уже в первых описаниях находок свободноживущих эрейнетид авторы обращают внимание на очень широкое биотопическое разнообразие этих клещей — от почвы и растительных субстратов до паразитирования у моллюсков и ракообразных (Cooreman, 1947; Bottazzi, 1950; Hunter, 1964; Hunter, Cross, 1968; Hunter, Rosario, Moser, 1989). При этом многие авторы акцентировали внимание на находках клещей-эрейнетид во влажных биотопах (Thor, 1932; Grandjean, 1939; Fain, 1964, 1976). В наших сборах клещи этого подсемейства чаще всего встречались не столько в биотопах с повышенной влажностью, сколько в местах

с повышенным содержанием разлагающейся растительной либо животной органики — в навозе, гумусе, камке, компосте и др.

Дальнейшее изучение показало, что даже у наименее специализированных и развитых в эволюционном отношении клещей подсемейства Ereyinetinae проявляются определенная избирательность к пище (разлагающиеся органические остатки у некоторых видов рода *Ereynetes*), топическая приуроченность (например, гнездовые камеры животных) и даже случаи паразитизма видов рода *Ereynetes* на ракообразных и птицах (Fain, Nadchatram, 1962; Fain, Goethem, 1978), а видов рода *Riccardoella* — на легочных моллюсках (питание слизью и кровью хозяина). При этом виды, являющиеся факультативными либо облигатными паразитами, живущие в дыхательных путях беспозвоночных и даже теплокровных животных, сохраняют цикл развития, присущий клещам этого подсемейства (Заблудовская, 1991; Fain, Nadchatram, 1962).

Наши наблюдения показывают, что у клещей подсемейства Ereyinetinae, как и у большинства акариформных клещей, цикл развития включает в себя стадию активной питающейся личинки, 3 нимфальные стадии, а также стадию размножающихся самки и самца (рис. 2).

Самка откладывает, как правило, одно крупное яйцо, из которого приблизительно через 3 суток в лабораторных условиях выходит личинка с полным набором щетинок идиосомы, характерным для вида (наблюдения проводились на виде *Riccardoella oudemansi*). У личинок этого подсемейства отсутствует зародышевый зубчик на дорсальной поверхности проподосомы, и линька в следующую стадию происходит при прямом разрыве кутикулы. У каждой последующей ювенильной стадии наблюдается усложнение строения в генитальной области и, прежде всего, усложнение хетома члеников ног. У последней ювенильной нимфальной стадии на проподосоме и ногах просматривается «узор», характерный для вида. В генитальной области появляется почти полный набор щетинок. Однако пол на этой стадии еще не определяется.

Представители двух других подсемейств — облигатные паразиты, живущие в дыхательных путях позвоночных животных и питающиеся слизью либо кровью. Так, клещи подсемейства Lawrencarinae (Fain, 1957), самые крупные среди эрейнетид (500–600 мкм), паразитируют в дыхательных путях бесхвостых амфибий. В наружном строении лавренкаринов наблюдаются признаки, свойственные как свободноживущим эрейнетинам (наличие проподосомальных щитков, половых присосок, 2 пар сенсорных щетинок на идиосоме), так и полостным паразитам. У них мощно развитые, короткие, подогнутые на брюшную сторону ноги.

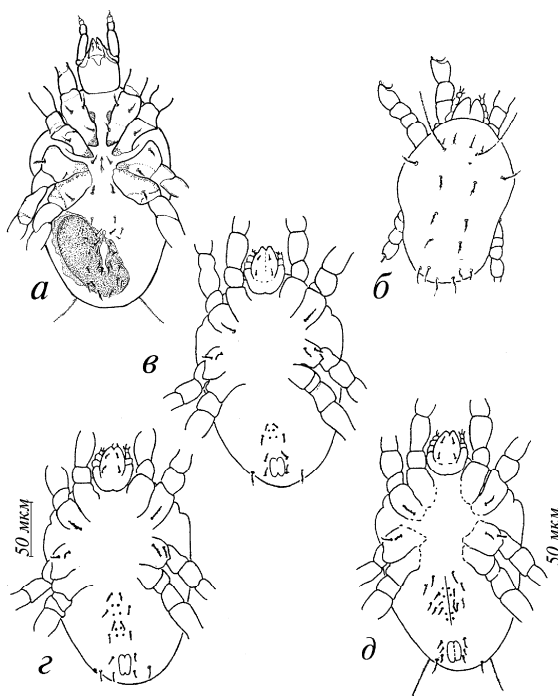


Рис. 2. Развитие клещей подсемейства Ereyinetinae: а — самка с яйцом (DN♀); б — личинка (L); в — протонимфа 1 (PN1); з — протонимфа 2 (PN2); д — дейтонимфа (DN).

Fig. 2. The development of Ereyinetinae: а — female with ovum (DN♀); б — larva (L); в — protonymf 1 (PN1); з — protonymf 2 (PN2); д — deutonymph (DN).

Коксы крупные и часто занимают почти всю вентральную поверхность проподосомы и метаподосомы. Гнатосома, благодаря мощному развитию основания рострума и коксальных выростов педипалпы (гипостома), почти сливается с идиосомой, несет мощные зазубренные хелицеры, способные проникать в ткани хозяина.

Для клещей этого подсемейства характерно яйцеживорождение и отсутствие дейтонимфальной стадии. Самка откладывает яйцо с полностью сформированной личинкой (Fain, 1962). Клещи-лавренкарины на ювенильной стадии также активны, однако, в отличие от клещей-эрейнетин, у них только 2 нимфальные стадии (рис. 3).

В отличие от личинки свободноживущих эрейнетин, личинка лавренкаринов имеет эмбриональный зубчик, облегчающий линьку. Набор идиосомальных щетинок личинки также соответствует хетому размножающейся стадии, за исключением генитальной и анальной зон. Полностью сформированные протонимфа 1 и протонимфа 2 с помощью эмбрионального зубчика выходят из личинки и протонимфы 1 соответственно. У протонимфы 2 (линяющей затем в половозрелых самку и самца) имеется почти полный набор генитальных щетинок и появляются характерные структуры в генитальной зоне.

В подсемейство Speleognathinae (Fain, 1957) включены только паразиты, живущие в дыхательных путях теплокровных животных (птиц и млекопитающих). Они наиболее специализированы к полостному паразитизму и составляют по численности большую часть семейства. Спелеогнатины, как лавренкарины и некоторые другие полостные клещи (например, клещи-ринониссиды), обладают мощными, подогнутыми на вентральную сторону ногами с характерной выемкой на лапках, что, вероятно, позволяет им удерживаться в постоянно продуваемых носовых ходах хозяина. Гнатосома у них также почти сливается с идиосомой, однако в отличие от эрейнетин и лавренкаринов, подвижный палец хелицер гораздо меньше и тоньше (особенно у спелеогнатин грызунов), он с трудом различается с вентральной стороны массивного неподвижного основания. В отличие от представителей первых 2 подсемейств, спелеогнатин опистосомальная пара сенсилл заменяется обычными боковыми щетинками. Кроме того, у них отмечена наибольшая редукция хетона имагинальных стадий в семействе. У них также гораздо слабее выражен половой диморфизм. Иногда самец отличается от самки лишь незначительными вторичными половыми признаками.

В результате длительной совместной эволюции клещи этой группы полностью адаптировались к внутриполостному образу жизни в своих хозяевах. Высокая степень специализации спелеогнатин в первую очередь проявилась в особенностях их разви-

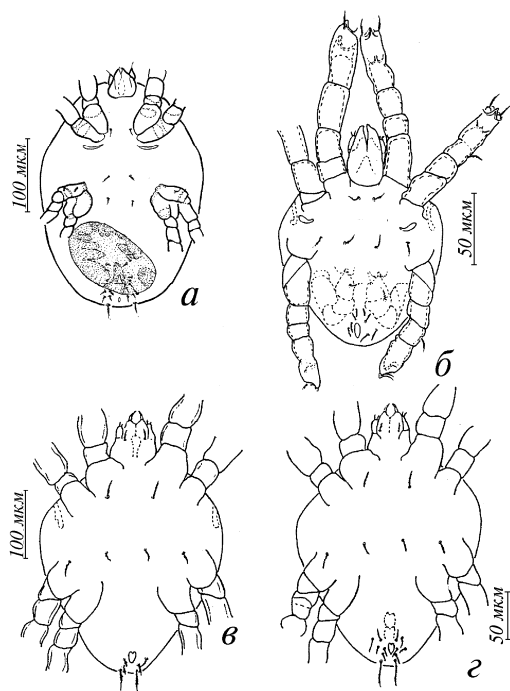


Рис. 3. Развитие клещей подсемейства Lawrencarinae: а — самка с яйцом (PN♀); б — личинка (L); в — протонимфа 1 (PN1); з — протонимфа 2 (PN2).

Fig. 3. The development of Lawrencarinae: а — female with ovum (PN♀); б — larva (L); в — protonymph 1 (PN1); з — protonymph 2 (PN2).

тия. У клещей этого подсемейства отмечено только живорождение и полное отсутствие активных нимфальных стадий.

В брюшной полости самки развивается только одно очень крупное яйцо, занимающее почти всю брюшную полость самки. На ранних стадиях яйцо окружено простой мембраной, а затем внутри него образуется вторая оболочка (оболочка предличинки). Сформировавшаяся личинка, как и личинки других подсемейств, обладает набором щетинок идиосомы, соответствующий хетому взрослой стадии. После рождения первой личинки самка, по всей вероятности, готова к рождению следующих. Дальнейшее развитие клеща (т. е. все 3 нимфальные стадии) протекает, как правило, в личиночной оболочке. Взрослая особь в таком случае линяет одновременно из двух оболочек — нимфальной и личиночной.

Особенностью постэмбрионального развития в этом подсемействе является частичная редукция всех нимфальных стадий, при которой клещи представляют собой неподвижные мембранные мешочки с зачаточными структурами ног и гнатосомы. Каждую последующую нимфальную стадию можно отличить лишь по усложняющейся структуре конечностей, хетому и количеству остаточных склеротизованных глоток, не подверженных гистолизу. В результате такого развития из оболочки личинки и мембраны последней нимфы выходят половозрелые, полностью сформировавшиеся самка и самец (рис. 4).

Ряд авторов полагает, что свободноживущие эрейнетиды в силу каких-то условий сумели в короткий срок, возможно даже в течение одного или нескольких жизненных циклов, перейти от свободного обитания к полостному паразитированию (Fain, 1965; Nyland, 1979). Однако причины или условия, способствующие освоению такой специфической экологической ниши, как носовая полость, до конца не выяснены. Высказывались лишь предположения, что так широко распространиться и освоить новые места обитания клещам-эрейнетидам позволила высокая биологическая пластичность (Fain, 1979).

Изучение основных морфометрических признаков клещей-эрейнетид, их трофической специализации в определенной экологической нише, в частности строения ротового аппарата как одного из основных органов такой специализации, показало, что его морфологические изменения в эволюционном плане являются следствием умеренной адаптации к характеру пищи, не несут принципиального характера и характеризуют лишь изменчивость в пределах единого плана

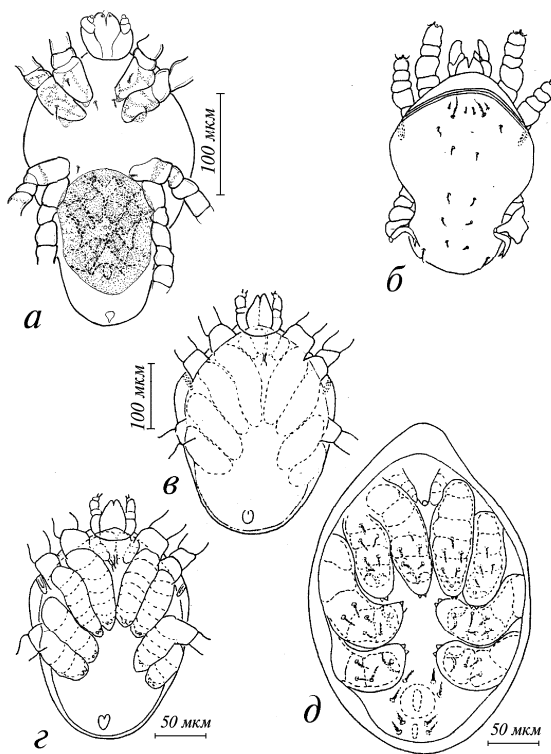


Рис. 4. Развитие клещей подсемейства Speleognathinae: а — самка с зародышем (DN♀); б — личинка (L); в — калиптостаза протонимфы 1 (PN1); з — калиптостаза протонимфы 2 (PN2); д — калиптостаза протонимфы 3 (PN3).

Fig. 4. The development of Speleognathinae: а — female with embryo (DN♀); б — larva (L); в — caliptostas PN1; з — caliptostas PN2; д — caliptostas PN3.

Таблица 1. Размеры некоторых признаков свободноживущих и паразитических эрейнетид, мкм
Table 1. Characters dimensions of the some of free-living and parasitic mites Ereyinetidae, μm

Признак	Ereyinetinae		Lawren- carinae	Speleognathinae	
	<i>E. gandensis</i>	<i>R. oude- mansi</i>	<i>L. eweri dahuricus</i>	<i>C. clavata</i>	<i>S. michigensis</i>
Гипостом:					
Длина М (мх)	83,0 (1,2)	59,4 (0,3)	79,3 (2,8)	73,0 (0,7)	38,6 (1,9)
Ширина М (мх)	63,4 (2,2)	58,3 (0,3)	61,2 (0,2)	71,6 (0,7)	57,4 (9,7)
Хелицеры:					
Длина М (мх)	77,3 (1,2)	50,0 (0,2)	66,0 (0,4)	55,2 (0,3)	28,0 (0,0)
Ширина М (мх)	54 (2,3)	40,6 (0,2)	50,2 (0,7)	49,5 (0,2)	28,4 (9,7)
Стилеты хелицер:					
Длина М (мх)	31,2 (1,6)	24,0 (0,1)	24,6 (0,2)	8,5 (0,1)	5,0 (0,0)
Пальпы:					
Длина М (мх)	71,7 (1,3)	34,0 (0,0)	18,4 (0,8)	44,3 (4,0)	17,0 (0,0)
Длина ног (с коксами):					
Нога I М (мх)	301,4 (5,5)	296,3 (2,2)	276,6 (1,7)	268,7 (1,9)	164,1 (7,3)
Нога II М (мх)	254,2 (6,1)	250,7 (1,1)	252,4 (1,2)	235,0 (1,3)	135,0 (6,0)
Нога III М (мх)	247,7 (4,5)	236,4 (0,5)	241,1 (2,4)	207,7 (1,3)	114,1 (7,6)
Нога IV М (мх)	299,4 (5,0)	272,3 (1,1)	250,0 (2,0)	241,0 (0,9)	132,9 (1,6)

Примечание. Для исследований отбирали по 10 экз. каждого вида.

строения колюще-сосущего ротового аппарата (табл. 1). Фактически они выполняют определенную преадаптивную роль в специализации питания, но не являются определяющими для характеристики паразитизма эрейнетид.

Изучение некоторых особенностей биологии клещей-эрейнетид позволило выделить 3 типа их развития, для описания которых мы воспользовались известной терминологией Б. А. Вайнштейна (1977) (табл. 2).

Исходный тип развития отмечен для свободноживущих эрейнетид (Ereyinetinae). Самка откладывает, как правило, одно яйцо. Постэмбриональное развитие включает в себя личиночную и 3 нимфальные стадии. Все ювенильные стадии активны и отличаются от половозрелых стадий лишь отсутствием наружных генитальных органов, хетомом конечностей и генитальной области. Цикл развития этого подсемейства таков: яйцо (предличинка)—личинка—протонимфа 1—протонимфа 2—дейтонимфа—дейтонимфа (прозопон). Его можно отразить формулой $O(PL)-L-PN1-PN2-DN-DN\sigma\sigma$.

Риккарделлидный тип развития отмечен нами у представителей подсемейства Lawrencarinae, паразитирующих в носовом синусе земноводных. Для этого типа характерно яйцевиворождение и отсутствие дейтонимфальной стадии. Поскольку в самку или самца линяет сразу $PN2$, цикл развития клещей-лавренкарин отражен формулой $(PL)-L-PN1-PN2-PN\sigma\sigma$. Данные литературы и наши наблюдения свидетельствуют о промежуточном положении этой группы в пределах семейства. Развитие лавренкарин соответствует более примитивным свободноживущим эрейнетинам, а по своему строению они стоят гораздо ближе к следующему, наиболее эволюционно специализированному подсемейству — спелеогнатидам.

Ватакаринидный тип развития свойственен клещам-спелеогнатидам (Speleognathinae), паразитирующим в носовых полостях и дыхательных путях тепло-

Таблица 2. Типы редукции онтогенеза клещей-эрейнетид сем. Ereyinetidae
Table 2. Types of ontogeny reduction of the mites of the family Ereyinetidae

Тип онтогенеза	Личинка (L)	Протонимфа (PN)	Дейтонимфа (DN)	Прозопон
Исходный	L	PN1, PN2	DN	$DN\sigma\sigma$
Риккарделлидный	L	PN1, PN2	—	$PN\sigma\sigma$
Спелеогнатидный	L	(PN1) (PN2) (PN3)	—	$PN\sigma\sigma$

Примечание. В скобках даны стадии калипстоза.

кровных. При этом питающиеся нимфальные стадии отсутствуют вовсе, а их развитие проходит в виде калиптостаз внутри личиночной оболочки. Формула их развития может быть представлена следующим образом: L—...—DN₀σ.

У клещей этого подсемейства в основном отмечено живорождение и, редко, яйцеживорождение (Fain, 1972). Их эмбриональное развитие сходно с таковым у клещей-тромбикулид (Trombiculidae, Trombidiformes), у которых нимфа представлена бесструктурным образованием в виде мешочка. В свою очередь в развитии клещей-спелеогнатин мы находим большое сходство с развитием водяных клещей (Hydrachnidia, Trombidiformes), у которых покоящиеся стадии (протонимфа и тритонимфа) протекают скрытно в теле предыдущей стадии (Тузовский, 1987). Однако онтогенез паразитических эрейнетид отличается от такового тромбикулид или водяных клещей тем, что у спелеогнатин не происходит полного гистологического тканевого при образовании нимфальных стадий внутри личинки. И хотя все нимфальные стадии спелеогнатин редуцированы до мешкообразных неподвижных образований — калиптостаз, каждую последующую нимфохризалиду мы различали по все более усложняющемуся строению и количеству глоток предыдущих стадий.

Онтогенез и паразитизм

Изучение онтогенеза клещей семейства показывает, что освоение экологической ниши, каковой является носовая полость и дыхательные пути животных, в гораздо большей степени отразилось не на морфологии, а на онтогенезе эрейнетид. Цикл их развития преобразовался от исходного, с откладкой яиц у свободноживущих, до развития с выпадением отдельных стадий и живорождением — у паразитических (эмбрионизация онтогенеза) форм. Кроме того, изучение биологии этих клещей показывает существование прямой зависимости укорочения цикла развития паразитических эрейнетид от природы хозяина, что так-же может рассматриваться как адаптивная черта, а эволюционное преобразование онтогенеза в семействе — одним из наиболее ярких адаптивных признаков.

Анализ онтогенеза семейства Ereyinetidae позволяет выделить постэмбриональное развитие у эрейнетид теплокровных животных как наиболее соответствующее облигатному эндопаразитизму, характерному для этого семейства. При этом клещи-лавренкарины, паразитирующие у земноводных, по своим морфологическим особенностям занимают промежуточное положение между свободноживущими эрейнетинами и эндопаразитическими спелеогнатинами теплокровных. Особенностью развития в этом семействе является то, что если у других групп тромбидиформных клещей (Trombiculidae, Hydrachnidia) присутствует хотя бы одна активная питающаяся нимфальная стадия (как правило, дейтонимфа), то эрейнетиды подсемейства Speleognathinae на всех нимфальных стадиях неактивны.

Таким образом, можно предположить, что свободноживущие эрейнетиды, являясь микро- и миксофагами, преимущественно питаются пищей, богатой животными белками (Заблудовская, 1994), попав из гнезда хозяина в новое место обитания (в носовую полость), сумели приспособиться к нему, получив при этом легко доступный и неограниченный источник пищи (слизь, лимфа и кровь). О возможности очень быстрого перехода эрейнетид от свободного обитания к эндопаразитизму в течение одного или нескольких жизненных циклов высказывал предположение А. Фэн (Fain, 1965). Благоприятные условия в организме хозяина привели к возникновению у них облигатного внутриполостного эндопаразитизма (Балашов, 1981), минуя эктопаразитический уровень. При этом у клещей все же произошли некоторые морфологические изменения по типу адаптационной регрессии, затронувшей размеры гнатосомы, хелицер, ног и хетома.

Анализ морфологических и биологических особенностей этой группы клещей дает основание предположить, что специализация клещей-эрейнетид к эндопаразитизму наиболее ярко проявилась именно в онтогенезе, а уж затем — в особенностях их морфологии. В целом, экологические особенности эрейнетид в значительной мере определяются особенностями их питания. Локализация свободноживущих эрейнетид в местах богатых животной и растительной органикой, а паразитических — чаще всего в обонятельной части носовой полости, где всегда достаточное количество слизи и близко к поверхности расположены кровеносные сосуды, вызвана, вероятно, потребностью в белках для нормальной репродуктивной деятельности. Сведения о находках свободноживущих эрейнетид в носовой полости птиц, причем клещи ведут там фактически паразитический образ жизни (Fain, Nadchatram, 1962), свидетельствуют о возможности таких переходов.

Таким образом, у клещей-эрейнетид в результате совместной эволюции с хозяином эволюционировал и онтогенез, что проявилось в редукции цикла развития и постепенном уменьшении числа нимфальных стадий по сравнению с исходным типом развития у свободноживущих форм.

- Акимов И. А. Биологические основы вредоносности акаридных клещей. — Киев: Наук. думка, 1985. — 160 с.
- Балашов Ю. С. Особенности паразитизма членистоногих на наземных позвоночных // Паразитология. — 1981. — **15**, № 6. — С. 481–491.
- Вайнштейн Б. А. Эволюция онтогенеза акариформных клещей // Морфология и диагностика клещей: Сб. науч. трудов. — Л.: Изд-во АН СССР, 1977. — С. 5–16.
- Заблудовская С. А. Некоторые особенности биологии паразита легочных моллюсков — *Riccardoella (Proliccardoella) oudemansi* Sig Thor, 1932. — Киев, 1991. — 25 с. — Деп. в ВИНТИ 24.05.91, № 2341-B91.
- Заблудовская С. А. Клещи-эрейнетиды (*Ereynetidae* Oudemans, 1931) и пути их специализации к паразитизму: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1994. — 24 с.
- Тузовский П. В. Морфология и постэмбриональное развитие водяных клещей. — М.: Наука, 1987. — 170 с.
- Baker E. W. Five mites of the family Ereynetidae from Mexico // J. Wash. Acad. Sci. — 1945. — **35**. — P. 16–19.
- Baker R. A. Studies on the life history of *Riccardoella limacum* (Schrank) (Acari: Trombidiformes) // J. Nat. Hist. — 1970. — **4**. — P. 511–519.
- Baker R. A. Notes on the internal anatomy, the food requirements and development in the family Ereynetidae (Trombidiformes) // Acarologia. — 1973. — **15**, N 1. — P. 43–52.
- Bottazzi E. Primo contributo alla fauna de Trombidiformes (Acari) de Parmense // Monitore Zoologico italiano. — 1950. — **58**. — P. 28–44.
- Cooreman J. Association d'Acariens vivant dans nids de *Larus ridibundus* L. a Kalmthout // Bull. Mus. roy. hist. nat. Belgique. — 1947. — **23**, N 30. — P. 1–14.
- Fain A. Les Acariens parasites nasicoles des Batraciens. Revision des Lawrencarinae Fain, 1957. (*Ereynetidae*: Trombidiformes) // Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique. — 1962. — **38**, N 25. — P. 1–69.
- Fain A. Les Ereynetidae de la collection Berlese a Florence Designation d'une espece type pour le genre *Ereynetes* Berlese // Redia. — 1964. — **49**. — P. 87–111.
- Fain A. Quelques aspects de l'endoparasitisme par les acariens // Ann. Parasitol. — 1965. — **40**, N 3. — P. 317–327.
- Fain A. Nouveaux Speleognathinae parasites nasicoles d'oiseaux (Acarina: Trombidiformes) // Rev. Zool. Bot. Afr. — 1969. — **80**, N 3–4. — P. 369–376.
- Fain A. Developpement postembryonnaire chez les Acariens de la sous-faile Speleognathinae (*Ereynetidae*: Trombidiformes) // Acarologia. — 1972. — **13**, N 4. — P. 607–614.
- Fain A. Anciennete est Specificite des acariens parasites. Evolution parallele. Hotes-parasites // Acarologia. — 1976. — **17**, N 3. — P. 369–374.
- Fain A. Specificity, adaptacion and parallel host-parasite evolution in acariens, especially myobiidae, with a tentative explanation for the regressive evolution caused by the immunological reactions of the hosts: Proc. 5th Int. Congr. Acar. U. S. A., 1978 // Recent in Advances in Acarology. — 1979. — **2**. — P. 321–328.
- Fain A., Goethem J. *Ereynetes (Anereynetes) papuanus* sp. n. (Acary: *Ereynetidae*) associated with the hermit crab *Coenobita rugosa* Milne Edwards from Papua New Guinea // Ann. Soc. r. Zool. Belg. — 1978. — **107**, N 3–4. — P. 125–128.
- Fain A., Nadchatram M. Acariens nasicoles de Malaisie. I. *Ereynetoides malayi* n. g., n. sp., parasite d'un nectarin (*Ereynetidae*: Trombidiformes) // Z. f. Parasitenk. — 1962. — **22**. — P. 68–82.
- Grandjean F. Observations sur les Acariens (5^e serie) // Z. f. Parasitenk. — 1939. — **11**. — P. 394–401.
- Hunter P. E. Five new mites of the subfamily Ereynetinae (Acarina: *Ereynetidae*) // The Florida Entomologist. — 1964. — **47**, N 3. — P. 181–193.

- Hunter P. E., Cross N.* Key to North American Ereyinetinae and description of a new species (Acarina: Ereyinetidae) // J. Georgia Entomol. Soc. — 1968. — **3**, N 4. — P. 154–158.
- Hunter P. E., Rosario R., M. T., Moser J.* Two new species of Ereynetes (Acari: Prostigmata: Ereyinetidae) associated with bark beetles // J. Entomol. Sci. — 1989. — **24**, N 1. — P. 16–20.
- Hyland K.* Specificity and parallel host-parasite evolution in the Turbinoptidae, Cytoditidae and Ereyinetidae, living in the respiratory passages of birds // Advances in Acarology. — 1979. — **2**, N 1–20. — P. 363–369.
- Thor S.* *Riccardoella oudemansi* sp. n. aus Holland // Zool. Anz. — 1932. — **99**, N 9–10. — P. 249–250.
- Turk F., Philips S.* A Monograph of the slug mite *Riccardoella limacum* (Schrank) // Proc. Zool. Soc. — 1945. — **115**. — P. 448–472.