

lis выпячивается передняя пара дивертикул, а у *Amblyseus andersoni*, *A. reductus* исчезает гофрированность стенок кишечника (Старовир, 1973; Акимов, Старовир, 1974). Исходя из этого можно сказать, что такие адаптации специфичны для гамазовых клещей, стенки кишечника которых имеют своеобразную складчатость, позволяющую увеличить объем кишечника при поглощении большого количества пищи (Акимов, Старовир, 1978). Форма и величина эпителиальных клеток кишечника зависят, по всей вероятности, не только от их функционального состояния, но и от степени растяжимости стенок кишечника при заполнении его пищей.

SUMMARY

Structure and morphofunctional changes of gut epithelial cells are described for hungry and replete mites *Androlaelaps casalis*. It is determined that owing to extensibility of the gut cells, the guts can take a considerable amount of food.

ЛИТЕРАТУРА

- Акимов И. А., Старовир И. С. Морфо-функциональные особенности пищеварительной системы клещей *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Gamasoidea, Phytoseiidae) — Вестн. зоол., 1974, № 4, с. 60—64.
- Акимов И. А., Старовир И. С. Морфо-функциональные адаптации пищеварительной системы трех видов клещей-фитосейид (Parasitiformes, Phytoseiidae) к хищничеству.— Докл. АН УССР, Сер. Б, 1978, с. 638—641.
- Виноградова Г. А. Материалы по анатомии и гистологии некоторых гамазовых клещей.— Науч. тр. Калинин. отд-ния МОИП, 1960, вып. 2, с. 63—73.
- Лагутенко Ю. П. Микроскопическая анатомия некоторых систем органов куриного клеща *Dermanyssus gallinae* (Gamasoidea, Dermanyssidae) — Зоол. журн., 1962, 41, вып. 6, с. 840—853.
- Мен-Ян-цунь. К вопросу о питании клещей *Haemolaelaps casalis* (Gamasoidea, Parasitiformes). I. Питание.— Мед. паразитол. и паразитар. бол., 1959, 28, № 4, с. 477—481.
- Старовир И. С. Некоторые особенности строения пищеварительной и выделительной системы клеща *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Gamasoidea, Phytoseiidae)— Вестн. зоол., 1973, № 5, с. 72—77.

• Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
5.XII 1978 г.

УДК 595.427:591.132.7

И. А. Акимов

ФУНКЦИИ ОТДЕЛОВ КИШЕЧНИКА АКАРОИДНЫХ КЛЕЩЕЙ (ACAROIDEA)

О функциях отделов кишечника акароидных клещей судят чаще всего по результатам их гистологического изучения (Беккер, 1940; Hughes, 1950; Prasse, 1967; Акимов, 1973, 1975; Baker, 1975; Акимов, Старовир, 1980 и др.). Исследования некоторых биохимических особенностей пищеварения акароидей (Matsumoto, 1965; Барабанова, 1972, 1976; Акимов, Барабанова, 1976, 1978; и др.) связаны с изучением гомогенатов целых животных и позволяют судить о процессах гидролиза пищи в том или ином отделе кишечника лишь косвенно.

В настоящей работе излагаются результаты исследований ряда функций отделов кишечника этих клещей с помощью специальных методик для работы с живыми особями. В задачи исследований входило

Таблица 1

Концентрация ионов водорода (рН) в кишечнике некоторых акаридных клещей

Вид	Желудок и дивертикулы	Толстая кишка	Постколон
<i>Acarus siro</i>	5,4—6,0	6,2—6,8	6,8—7,0
<i>Tyrophagus putrescentiae</i>	6,2—6,3	6,5	6,8—7,0
<i>Aleuroglyphus ovatus</i>	5,6—6,0	6,5—7,0	7,0—7,6
<i>Kuzinia laevis</i>	6,2—6,3	6,6	6,6—7,0
<i>Rhizoglyphus echinopus</i>	6,2	7,4	8,0
<i>Caloglyphus berlesei</i>	5,4—5,6	5,9—6,0	6,5
<i>Schwiebea rossica</i>	5,6—6,2	6,5	7,0
<i>Histiogaster bacchus</i>	6,2—6,6	6,8—7,0	7,0—7,4
<i>Thyreophagus entomophagus</i>	5,4	7,0	—
<i>Chortoglyphus arcuatus</i>	6,2	6,7	7,0
<i>Glycyphagus domesticus</i>	5,6—6,0	6,5	7,2
<i>Coleochaeta molitor</i>	5,6—6,0	6,0—6,8	6,8
<i>Göhieria fusca</i>	—	6,8	—
<i>Carpoglyphus lactis</i>	6,5	6,8—7,0	7,0
<i>Lardoglyphus konoii</i>	5,5	6,2—6,5	6,5—6,8

изучение кислотности в отделах кишечника, движения по кишечнику пищи, изменений ее агрегатного состояния и объема, особенностей переваривания некоторых субстратов.

Материал и методика. Были исследованы представители 15 родов семейств Acaridae и Glycyphagidae (табл. 1). Наиболее подробно исследовали в экспериментах корневого клеща — *Rhizoglyphus echinopus*, удобного для этих целей. Все виды, за исключением клещей *Schwiebea rossica*, брались из лабораторных культур при содержании на соответствующем для каждого из них пищевом субстрате: пшеничных зародышках с добавлением сухих дрожжей — для сухоядных форм; среде Родригеца — для форм, питающихся очень влажным субстратом; свежих дрожжах — для *Carpoglyphus lactis*, рыбной муке — для *Lardoglyphus konoii*. Клещей *Sch. rossica* для экспериментов собирали периодически под корой гниющих берез. Для прижизненных наблюдений с помощью микроскопа и бинокулярной лупы клещей помещали в микрокамеры, изготовленные из предметного стекла, кусочка бумаги с вырезанным или выжженным иглой отверстием диаметром около 1 мм, и покровного стекла. Бумага закреплялась на предметном стекле в 2—3 местах клеем, в отверстие помещался клещ, а сверху все покрывалось покровным стеклом. Высота камеры регулировалась подбором сорта бумаги. Микрокамера позволяла использовать короткофокусные объективы, вплоть до иммерсионных, наблюдать сквозь прозрачную кутикулу отделы кишечника и отдельные клетки, особенно при фазово-контрастной микроскопии, а также производить необходимые измерения размеров пищевых комков, скорости их образования, перемещения и пр. Для определения рН в просвете кишечника использовали стандартные наборы подмешиваемых в пищу цветных индикаторов с узким интервалом цветных переходов. Наиболее удобны индикаторы с контрастными цветовыми переходами, например синий — желтый и т. д. (бромрезоловый зеленый, бромтимоловый синий и др.). Если при этом скармливать клещам пищу заведомо кислую или щелочную, то можно определить насколько широки буферные возможности кишечника, а также выяснить, какой из отделов служит регулирующим. Пища исследуемых клещей окрашивалась контрастными красителями — китайской тушью, нейтральным красным, конго-рот, азорубином S и др.

Для определения места гидролиза протеинов в кишечнике использовали свойство конго-рот образовывать с белковыми субстратами нерастворимый в воде комплекс, из которого краска начинает вымываться лишь при ферментативном гидролизе белка (Бреслер и др., 1969). Под микроскопом определяли, в каком отделе краска «дымит», если скармливать окрашенные конго-рот белковые субстраты (альбумин и др.).

Оценка переваривания (самопереваривания) мукоидных структур, адсорбирующихся в пищевом комке краски, производилась по интенсивности выхода этой краски (азорубина S, которая как было установлено для насекомых, слабо связывается эпителием кишечника (Treherne, 1967)).

Результаты. Схема деления кишечника акароидных клещей на отделы показана на рис. 1. Результаты определения концентрации ионов

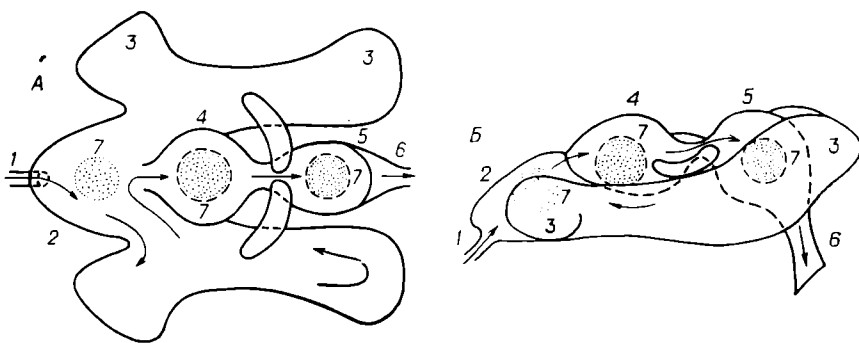


Рис. 1. Схема кишечника (А — сверху, Б — сбоку), стрелки указывают направление движения пищи:

1 — пищевод; 2 — желудок; 3 — дивертикулы; 4 — толстая кишка; 5 — постколон; 6 — ректум; 7 — пищевой комок.

водорода в просвете отделов кишечника изучаемых видов (табл. 1) показывают, что в желудке и дивертикулах поддерживается кислая, в толстой кишке — слабо кислая или нейтральная, в постколоне — чаще нейтральная или слабо щелочная среда. Регуляторная роль толстой кишки в поддержании соответствующего уровня кислотности в желудке с дивертикулами и постколоне, впервые отмеченная Хьюзом (Hughes, 1950) у *A. siro*, проявляется у корневого клеща даже в условиях поступления в просвет кишечника заведомо кислой (до рН 2) или щелочной (до рН 9,9) пищи. В центре просвета толстой кишки, как показывают наблюдения, среда более кислая по сравнению с пристеночным более щелочным слоем жидкости.

Заполнение желудка у голодных особей корневого клеща происходит через 3—4 мин. после посадки их на пищевой субстрат, а через 15—32 мин. формируется и переходит в толстую кишку, покрываясь перитрофической мембраной, первый пищевой комок (Акимов, 1973). В толстой кишке пищевой комок находится некоторое время, а затем переходит в постколон и ректум. В каждом отделе кишечника может находиться одновременно по одному пищевому комку. Таким образом, пища поступает в толстую кишку и постколон отдельными порциями с определенными интервалами. Комки образуются при питании как твердыми, так и жидкими пищевыми субстратами и, как показывают наблюдения, даже у голодных клещей. В последнем случае — из фрагментов клеток и слизи.

Сравнение данных о времени формирования пищевых комков при питании корневого клеща некоторыми углеводами (табл. 2) показывает, что статистически достоверны различия времени формирования пищевых комков лишь при питании растворами глюкозы и галактозы ($p < 0,01$). При питании растворами глюкозы различной концентрации (испытано по 20 особей корневого клеща на каждой из 11 концентраций от 0,01 до 3 М) статистически достоверных различий времени образования пищевого комка в желудке и времени пребывания комка в толстой кишке не выявлено. Лишь при высокой концентрации раствора (2—3 М) наблюдается длительная задержка в движении пищи, — отсутствие пищевых комков и паталогические изменения — раздувание кишечника при одновременном сморщивании идиосомы с образованием продольных полос.

Зависимость скорости образования и движения пищевого комка от концентрации мелких неперевариваемых частиц пищи показана в табл. 3. Сравнение этих результатов показывает, что время формирования пищевого комка в желудке достоверно ($p = 0,01$) отличается лишь при концентрации туши 23,6 мг/мл. Суммарное же время формирования и пребывания пищевого комка в желудке и толстой кишке одинаково ($p < 0,05$) за счет компенсаторного действия толстой кишки. В толстой кишке корневого клеща первый комок задерживается дольше, чем в желудке (табл. 2 и 3). Это справедливо и для других исследованных нами видов акароидных клещей, хотя различия не были такими резкими, как наблюдаемые у корневого клеща. В целом, при питании растворами туши с глюкозой или дрожжами у клещей *A. siro*, *T. putrescentiae*, *A. ovatus*, *C. berlesei*, *H. bacchus*, *C. lactis* время формирования первого

Таблица 2

**Время формирования и пребывания пищевого комка в кишечнике
корневого клеща при кормлении растворами моносахаров**

Раствор	Количество наблюдений	Время, мин		
		Желудок	Толстая кишка	Желудок и толстая кишка
Глюкоза, 5%	20	15,5±1,52	45,2±3,17	60,7±3,52
Глюкоза, 18% (1 М)	23	22,5±1,39	38,7±1,02	61,2±1,72
Фруктоза, 5%	20	18,2±2,43	52,7±10,05	70,9±10,34
Галактоза, 5%	14	25,6±3,10	61,4±4,74	87,0±5,66

Таблица 3

**Время пребывания и формирования пищевого комка у корневого клеща
при кормлении раствором глюкозы (1 М) с различной концентрацией туши**

Концентрация туши, мг/мл	n	Время, мин		
		Желудок	Толстая кишка	Желудок и толстая кишка
0,24	18	18,4±1,25	29,7±2,68	48,1±2,98
2,36	18	12,6±1,09	33,4±2,18	46,0±2,44
23,6	18	9,6±1,43	35,9±2,86	45,5±3,20
35,4	18	18,6±1,28	28,7±1,73	47,3±2,15
47,2	18	19,4±1,49	30,4±1,91	49,8±1,99
59,0	18	19,4±1,24	28,2±1,69	47,6±2,10

комка в желудке составляло от 17 до 32 мин., а задержки в желудке — от 24 до 36 мин. У видов *Sch. rossica*, *Th. entomophagus*, *G. domesticus*, *Ch. arcuatus*, *L. konoï* — соответственно от 50 до 79 мин. и от 61 до 88 мин.

Внешний вид пищевых комков даже при одинаковом пищевом субстрате различен у исследованных видов. У *Rh. echinopus*, *C. berlessei*, *H. bacchus* пищевой комок был довольно гомогенным, правильной шарообразной формы; у *Ch. arcuatus*, *C. molitor*, *G. fusca* — неправильный, с очень темноокрашенными включениями.

В толстой кишке исследованных видов акарид пищевые комки, покрытые перитрофической мембраной, округляются и, как правило, уменьшаются в объеме, иногда (например у *T. putrescentiae*) более чем в 20 раз (табл. 4). Уменьшение объема сопровождается выходом подкрашенного раствора краски (азорубина S), адсорбированной на слизи и фрагментах клеток, образующих комок. В результате этого пищевой комок может в толстой кишке почти полностью обесцветиться к моменту перехода в постколон (у *Rh. echinopus*, *K. laevis*). У некоторых видов (*A. siro*, *A. ovatus*) комок переходит в постколон, не потеряв полностью окраску.

Исследовалась также зависимость объема пищевых комков в отделах кишечника корневого клеща от концентрации пищевого (глюкоза) и непищевого (поваренная соль) растворов. На рис. 2

Рис. 2. Изменение объема пищевого комка в толстой кишке при питании клещей растворами некоторых веществ:

1 — 0,277 М раствор хлористого натрия; 2 — изотонический ему 0,55 М раствор глюкозы; 3 — 2,5 М раствор глюкозы; 4 — 0,1 М раствор глюкозы.

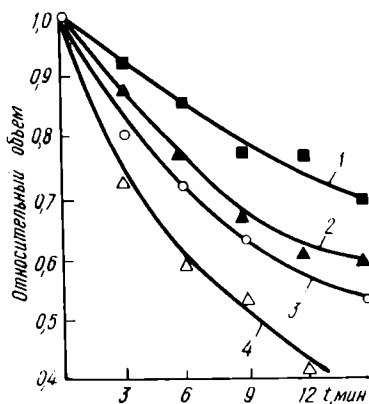


Таблица 4

Изменение объема комков пищи за время пребывания в толстой кишке у некоторых видов акаридных клещей

Вид	Количество наблюденнй	Общий объем комков, усл. ед.		$\frac{V_1}{V_2}$
		V_1	V_2	
<i>Acarus siro</i>	3	1893,4	946,1	2,0
<i>Tyrophagus putrescentiae</i>	4	10288,0	449,6	22,9
<i>Aleuroglyphus ovatus</i>	5	117218,3	41133,6	2,8
<i>Kuzinia laevis</i>	5	40328,4	17136,0	2,3
<i>Caloglyphus berlessei</i>	5	8802,4	1695,4	5,2
<i>Schwiebia rossica</i>	5	50822,0	27022,6	1,8
<i>Histiogaster bacchus</i>	6	243406,2	49106,9	5,0
<i>Thyreophagus entomophagus</i>	6	1953,1	1520,9	1,3
<i>Glycyphagus domesticus</i>	5	11328,6	1434,6	7,9
<i>Carpoglyphus lastis</i>	5	6402,4	1301,6	4,9
<i>Lardoglyphus konoï</i>	4	11727,9	1817,0	6,5

Примечание: V_1 — объем в момент попадания в толстую кишку, V_2 — объем в момент выхода из толстой кишки; $\frac{V_1}{V_2}$ — степень уменьшения объема.

видно, что объем комка за время пребывания в толстой кишке уменьшается до 0,4—0,5 исходного, т. е. в 2—2,5 раза. Кроме того, график показывает, что скорость уменьшения объема комка, определяемая по углу наклона кривых графика, не зависит от осмотического давления, так как при изотонических растворах глюкозы и поваренной соли углы наклонов кривых различны. График указывает также на определенное влияние концентрации глюкозы на этот процесс. В то же время окончательные размеры комка после пребывания его в толстой кишке корневого клеща мало зависят от концентрации пищевого раствора глюкозы с азорубином и составляют для растворов глюкозы 0,1; 0,55; 2,5 М соответственно: $0,47 \pm 0,121$; $0,40 \pm 0,034$ и $0,49 \pm 0,023$ первоначального объема. В постколоне каждый пищевой комок преобразуется в фекальный шарик, покрытый перитрофической мембраной. Эти шарики, как показывают наблюдения, вместе с пищевым субстратом могут вновь поедаться клещами (автокопрофагия).

Наблюдения над процессами переваривания некоторых субстратов в отделах кишечника показали, что комплекс белок — конго-рот начинает распадаться с интенсивным выходом сквозь перитрофическую мембрану краски уже в толстой кишке. Это наблюдается при питании клещей не только окрашенным альбумином, но и другими белковыми веществами, если они подвергаются гидролизу.

Одновременно с выходом краски сквозь перитрофическую мембрану и обесцвечиванием комка наблюдается противоположный процесс — концентрация окраски комка в результате его обезвоживания. Если преобладает этот последний процесс, то, несмотря на интенсивный выход раствора краски сквозь мембрану комка, последний (например, у *T. putrescentiae* и *G. fusca*) становится темно-малиновым или почти черным, причем процесс выхода краски проходит с различной интенсивностью. У видов *A. siro*, *T. putrescentiae*, *Rh. echinopus*, *G. fusca* интенсивный гидролиз наблюдается уже в толстой кишке, а у *T. entomophagus*, *H. bacchus*, *Ch. arcuatus* — лишь при переходе комка в постколон. Не одинакова и степень переваривания белка, в связи с чем фекальные шарики могут выходить из тела клещей совершенно обесцвеченными (*Sch. rossica*) или же окрашенными. В последнем случае, попав в воду, шарики быстро обесцвечиваются (у *A. siro*) или же остаются интенсивно окрашенными (у *T. putrescentiae*, *A. ovatus*). Мукополисахаридный субстрат пищевого комка, адсорбирующий азорубин в желудке, подвергается интенсивному и практически полному гидролизу в толстой кишке, в результате чего освобождается много воды и в постколон комки попадают полностью обесцвеченными.

С другой стороны, протеиноиды (кератин, коллаген и оссеин), как показано нами ранее (Акимов, Щур, 1972), практически не подвергаются гидролизу в кишечнике исследованных акарид. Очень слабый выход краски из пищевых комков у клещей (*Carpoglyphus lactis* и *Histiogaster baccus*), питавшихся этими субстратами, окрашенными конго-рот, все же наблюдался.

Сложнее непосредственно наблюдать гидролиз других пищевых субстратов. Окрашенный по методу ШИК крахмал, поедаемый клещами, в желудке и в толстой кишке становится более темным, что может указывать на определенные процессы изменения его агрегатного или химического состояния. Окрашенные волокна целлюлозы в кишечнике не изменяются, хотя, как показали наши исследования (Акимов, Щур, Барабанова, 1972; Акимов, Барабанова, Горголь, 1975), некоторые акаридные клещи способны длительное время питаться практически одной целлюлозой.

Изменение состояния жировых веществ, окрашенных суданом красным, не наблюдалось, однако липидная смазка перьев, как показано нами (Акимов, Щур, 1972), может использоваться некоторыми акаридами в качестве пищи.

Обсуждение. Анализ наблюдений и сопоставление их с результатами гистологического и биохимического изучения акароидных клещей позволяют проследить у них процесс последовательной переработки пищи в отделах кишечника. Переваривание пищи связано с поддержанием в отделах определенных химических условий, прежде всего кислотности, и с механической переработкой пищи в кишечнике — измельчением, перемешиванием, агрегированием и перемещением благодаря движениям отделов кишечника, стенки которого обладают мышечной сетью (Беккер, 1940; Prasse, 1967; Акимов, 1973 и др.). Определение кислотности в отделах кишечника акароидей показывает, что она закономерно изменяется от кислой (в желудке) до нейтральной и щелочной (в толстой кишке и постколоне). Оптимумы активности некоторых пищеварительных фрагментов этих клещей совпадают по значению с наблюдаемой в отделах кишечника рН (Акимов, Барабанова, 1976, 1978). Кислотность поддерживается на определенном уровне вне зависимости от кислотности пищи, благодаря регуляторной деятельности толстой кишки.

В желудке и дивертикулах пища накапливается, гомогенизируется, оседает на слизи эпителия и вместе с нею агрегируется в виде пищевых комков. Несмотря на то, что для акароидных клещей характерно непрерывное питание, движение пищи из желудка этих клещей в последующие отделы происходит отдельными порциями с остановками. Регуляция процесса движения пищи осуществляется иным, чем у насекомых, способом (Treherne, 1967), и не зависит от осмотического давления пищевого раствора. В то же время, наличие определенных питательных веществ в пище и их концентрация оказывает влияние на скорость образования пищевого комка и изменения его объема. Особую роль при этом играет пребывание пищевого комка, покрытого перитрофической мембраной, в толстой кишке. Если в желудке и его дивертикулах преимущественно внутриклеточное и контактное переваривание пищи (Акимов, 1975; Baker, 1975), то в толстой кишке, под перитрофической мембраной, осуществляется полостное пищеварение (Акимов, 1975) таких субстратов, как белки и муцины.

Наблюдаемая нами у клещей степень гидролиза пищевых субстратов, иногда очень слабая, может компенсироваться отмечаемой у них автокопрофагией, в результате которой субстрат, подвергаемый многократному и длительному химическому и механическому воздействию, в конце концов усваивается.

Постколон, судя по результатам наших наблюдений и гистологии этого отдела, служит местом дальнейшего обезвоживания пищевых комков и органом выделения (Акимов, 1973).

Полученные результаты еще раз показывают, что на основе внутриклеточного и контактного пищеварения у акароидных клещей возникло пищеварение полостное, под перитрофической мембраной. Толстая кишка акароидей служит важнейшим органом, обеспечивающим этим членистоногим возможность полостного пищеварения, без которого переваривание крупных твердых частиц и их усвоение в качестве пищи было бы невозможным.

SUMMARY

Functions of the digestive system were studied by means of vital stains, pH indicators and light microscopy in special microcells. Formation of food balls from mucus, cell fragments and food pieces was observed in representatives of 15 genera from Acaridae and Glycyphagidae families.

These balls were found to be surrounded by a peritrophic membrane and to move through the gut sections with stoppages. The influence of different factors on these processes, including concentration of some sugars, osmotic pressure and presence of small hard food pieces is discussed. The pH concentration in the gut sections is found to be constant. The digestive process in food balls under peritrophic membrane in the lumen of colon and localization of protein hydrolysis are demonstrated.

ЛИТЕРАТУРА

- Акимов И. А. (Akimov I. A.). On the morphological and physiological characteristics of the alimentary canal of the Bulb mite *Rhizoglyphus echinopus* (Fumouze et Robin): Proc. 3-rd Intern. Congr. Acarology in Prague, 1971.—Academia, 1973, p. 703—706.
- Акимов И. А. Строение пищеварительной системы корневого клеща *Rhizoglyphus echinopus* (Fomouze et Robin) (Acariformes, Acaroidea).—Вестн. зоол., 1975, № 3, с. 66—72.
- Акимов И. А., Барабанова В. В. Пищеварительные ферменты некоторых акаридных клещей.—Вестн. зоол., 1976, № 6, с. 547—459.
- Акимов И. А., Барабанова В. В. Влияние особенностей питания акаридных клещей на активность их пищеварительных ферментов.—Экология, 1978, № 1, с. 643—644.
- Акимов И. А., Барабанова В. В., Горголь В. Т. Пищеварительные ферменты клещей *Caloglyphus berlesei* (Mich.), *Aleuroglyphus ovatus* (Group.) и возможность участия этих видов в почвообразовании.—В кн.: Проблемы почвенной зоологии: Матер. V Всесоюз. совещ.—Вильнюс, 1975, с. 47—48.
- Акимов И. А., Старовир И. С. Строение пищеварительной системы клещей *Acotyledon absoloni* Samsinak, 1961 (Acariformes, Acaroidea) из термитников.—Вестн. зоол., 1980, № 1, с. 51—56.
- Акимов И. А., Щур Л. Е. Особенности питания амбарных — *Glycyphagus domesticus* (Deg.), *Tyroglyphus putrescentiae* (Schr.) — и корневого — *Rhizoglyphus echinopus* (Fum. et Rob.) клещей некоторыми протеиноидами.—Вестн. зоол., 1972, № 6, с. 45—48.
- Акимов И. А., Щур Л. Е., Барабанова В. В. Питание корневого клеща — *Rhizoglyphus echinopus* целлюлозой.—В кн.: Проблемы почвенной зоологии: Матер. IV Всесоюз. совещ.—Баку, 1972.—М.: Наука, с. 8.
- Барабанова В. В. О переваривании крахмала и белка корневым луковым клещом (*Rhizoglyphus echinopus* Fum. et Rob., 1868).—Вестн. зоол., 1972, № 5, с. 81—82.
- Барабанова В. В. Адаптация клеща *Rhizoglyphus echinopus* (Fum. et Rob. 1868) к новым кормовым субстратам.—Вестн. зоол., 1976, № 6, с. 80—82.
- Беккер Э. Г. Строение, роль и происхождение соединительной ткани в полости тела зерновых клещиков (*Tyroglyphidae*).—Учен. зап./Моск. ун-т, 1940, вып. 42, с. 99—112.
- Бреслер Е. М., Блишкова-Лукьянец А. А., Попов А. Г. Колориметрический метод определения протеолитической активности в разных биологических средах.—Лаб. дело, 1969, № 7, с. 406.
- Baker R. The structure and function of the alimentary canal in *Histiogaster carpio* (Kramer, 1881). *Acari, Sarcoptiformes*.—*Acarologia*, 1975, 17, fasc. 1, p. 126—137.
- Hughes T. E. The physiology of the alimentary canal of *Tyroglyphus farinae*.—*Quart. J. microscop. sci.*, 3-rd ser, 1950, 91, p. 45—61.
- Matsumoto K. Studies on the environmental factors for breeding of grain mites. VII. Relationship between reproduction of mites and kind of carbohydrates in the diet.—*Jap. J. Sanit. Zool.*, 1965, 16, 2, p. 118—122.
- Prasse Z. Zur anatomie und histologie der Acaridae mit besonderer berucksichtigung von *Caloglyphus berlesei* (Michael, 1903) und *C. michaeli* (Ondemans, 1924).—*Wiss. Z. Univ. Halle*, 1967, fasc. 16, h. 5, s. 789—812.
- Therrien J. Gut absorption.—*Ann. Rev. Ent.*, 1967, 12, p. 43—58.