

## II. Streszczenie

---

Systematyka to najstarsza dziedzina biologii, a współcześnie jednym z jej kluczowych zadań jest odkrywanie naturalnych relacji ewolucyjnych między taksonami na podstawie analizy filogenetycznej. Obecnie filogenetyka, już nie w jej pierwotnym znaczeniu opisanym przez Ernesta Haeckla jako nauka odkrywająca historię rozwoju paleontologicznego gatunku (w *Generelle Morphologie der Organismen*), ale jako integratywna dziedzina biologii łącząca dane systematyczne, genetyczne i paleontologiczne z metodyką bioinformatyczną pozwala na przeprowadzenie wszechstronnych analiz wyjaśniających historię ewolucyjną organizmów.

Grupą zwierząt dla której wciąż poszukiwany jest konsensus dotyczący wzajemnego pokrewieństwa są pajęczaki (Arachnida), jedna z głównych linii ewolucyjnych Chelicerata, które wyewoluowały już w Kambrze (Dunlop 2010). Najliczniejszą w gatunki grupę pajęczaków stanowią roztocze i chociaż systematycy, w tym również filogenezie roztoczy zostały poświęcone liczne publikacje naukowe, a badania molekularne dostarczyły przełomowych informacji o ich ewolucji, to nadal status taksonomiczny wielu grup wymaga weryfikacji. Rostocze tradycyjnie klasyfikowane jako takson monofiletyczny (Acari) w świetle badań molekularnych okazały się taksonem polifiletycznym (Alberti 2005; Dabert i in. 2010; Pepato i in. 2010; Pepato i Klimov 2015, ale patrz Lozano-Fernandez 2019). Filogenetyczne analizy molekularne wykazały, że tak wielkie podobieństwo morfologiczne w planie budowy skrajnie zminiaturyzowanego ciała może być wynikiem paralelizmu morfologicznego. Takie wyniki przyczyniły się do przeprowadzania szerszych analiz poświęconych również wewnętrznej strukturze taksonomicznej roztoczy. Jednak wiele grup roztoczy wciąż wymaga potwierdzenia/zanegowania dotychczasowego statusu taksonomicznego. Do takiej niejednoznacznej grupy należy również nadkohorta Eupodides (=Eupodina).

Do nadkohorty Eupodides zgodnie z obecną systematyką zalicza się pięć nadrodzin: Bdelloidea, Eupodoidea, Eriophyoidea, Halacaroidea i Tydeoidea (Lindquist i in. 2009). Nadrodzinę Eupodoidea tworzy osiem rodzin, do których należą drapieżniki oraz taksony odżywiające się grzybami, roślinami naczyniowymi i mchami (Walter i in. 2009). Rostocze te jak dotąd były opisywane z różnorodnych siedlisk glebowych oraz mchów, grzybów i rozkładającego się drewna (Baker 1990), jednak o ich preferencjach siedliskowych niewiele wiadomo. Nadrodzina Tydeoidea grupuje trzy rodziny roztoczy których przedstawiciele są drapieżne lub wszystkożerne, co w tym przypadku oznacza odżywanie się głównie detrytusem, pyłkiem, grzybami lub roślinami (André i Fain 2000; Kaźmierski 1998; Walter i in. 2009). Tydeoidea zasiedlają szerokie spektrum siedlisk glebowych i nadrzecznych (André i Fain 2000; Kaźmierski 1998). Nieliczne gatunki należące do tej nadrodziny są pasożytami związanymi z owadami, ślimakami i jamą nosową kręgowców (André i Fain 2000). Drapieżne Bdelloidea są reprezentowane przez dwie rodziny i zasiedlają zróżnicowane lądowe habitaty (Hernandes i in. 2016; Skvarla i in. 2014). Dwie rodziny wchodzące w skład Halacaroidea, zasiedlające głównie morskie habitaty i znacznie rzadziej słodkowodne siedliska, grupują drapieżne gatunki lub odżywiające się glonami, a w rzadkich przypadkach prowadzące pasożytniczy tryb życia (Bartsch 2009, 2004). Nadrodzina Eriophyoidea liczy trzy rodziny grupujące skrajnie wyspecjalizowane gatunki fitofagiczne o dużym znaczeniu ekonomicznym (Oldfield 2005). Takie bogactwo form i strategii życiowych prezentowanych przez Eupodides przywodzi na myśl pytania: czy tak różnorodne roztocze mogą pochodzić od wspólnego przodka? Jaka była ich droga ewolucji?

**Zasadniczym celem badań prowadzonych w ramach mojej rozprawy doktorskiej było zaproponowanie hipotezy dotyczącej filogenezy nadrodzin i rodzin należących do nadkohorty**

## **Eupodides wraz z przedstawieniem trendów ewolucyjnych kluczowych cech fenotypowych.**

Temat ten podjęłam, ponieważ filogeneza Eupodides do tej pory pozostawała w dużej mierze nierozpoznana, a monofiletizm nadkohorty wciąż był kwestionowany. Koncepcje dotyczące wzajemnych powiązań nadrodzin i rodzin Eupodides opierały się nierzadko na niejednoznacznie zdefiniowanych cechach morfologicznych oraz ekologicznych aspektach strategii życiowych, dla których brak było potwierdzenia czy mogą stanowić cechy informatywne pod względem filogenetycznym (Bolton et al. 2017; Lindquist 1996; Zang 2017). Ponadto proponowane do tej pory hipotezy dotyczące ewolucji głównych linii ewolucyjnych Eupodides nie stanowiły spójnych koncepcji z uwagi na liczne wzajemne niezgodności oraz były obciążone defektem niewystarczającego próbkowania (Dabert et al. 2010; Klimov et al. 2018; Pepato et al. 2010; Thia et al. 2021; Xue et al. 2016; Xue et al. 2017). Do realizacji założonych celów wykorzystałam reprezentatywną grupę 114 taksonów należących do nadkohorty Eupodides. Analizy przeprowadziłam w oparciu o sekwencje DNA kodujące geny małej i dużej podjednostki rybosomalnego RNA (18S i 28S rDNA) oraz sekwencję podjednostki I oksydazy cytochromu c (COI). Temat rozprawy zrealizowałam w trzech częściach.

Na tle wszystkich nadrodzin należących do nadkohorty Eupodides filogeneza nadrodziny Eupodoidea była najslabiej poznana. Do tej pory powiązania pomiędzy taksonami Eupodoidea były analizowane jedynie raz na podstawie kladystycznej rekonstrukcji (Qin 1996). Co więcej, wiele taksonów Eupodoidea wymaga rewizji taksonomicznej co znacznie utrudniało przeprowadzenie analiz morfologicznych (Baker 1990). **Pierwsza część mojej rozprawy doktorskiej (Szudarek-Trepto i in. 2020) stanowi analiza filogenetyczna wybranych taksonów Eupodidae, jednej z rodzin Eupodoidea, na podstawie danych molekularnych wspartych śledzeniem cech fenotypowych. Testuję status taksonomiczny rodziny i odwołuję się do wcześniej wysuniętych hipotez opartych na danych morfologicznych.** Rodzina Eupodidae została wybrana do początkowych analiz, ponieważ stanowi ona trzon nadrodziny Eupodoidea i pozostawała niezbadana pod względem wewnętrznych powiązań filogenetycznych weryfikujących dotychczasowe, wzajemnie sprzeczne koncepcje klasyfikacji morfologicznej. W związku z tym rodzina ta mogła stanowić potencjalny problem w interpretacji całościowej filogenezy Eupodides. W szczególności sprzeczne hipotezy dotyczyły trzech rodzajów *Cocceupodes*, *Filieupodes* i *Linopodes*. Pierwsza hipoteza zakładała, że rodzaje *Cocceupodes*, *Filieupodes* i *Linopodes* powinny stanowić odrębną rodzinę Cocceupodidae Jesionowska, 2010 (Jesionowska 2010). Taksony te charakteryzuje położenie szczeciny rostralnej (*ro*) w botrydiach, które leżą za *naso* oraz obecność dwóch par szczecin pseudanalnych, podczas gdy rodzina Eupodidae jest definiowana na podstawie położenia szczecin *ro* na *naso*. W alternatywnej hipotezie (Khaustov 2014) rodzina Cocceupodidae rozważana była jako takson sztuczny, który nie powinien zostać wyodrębniony w randze rodziny, a cechy wyróżniające Cocceupodidae zostały uznane za homoplastyczne. Nierozwiązany pozostawał również problem statusu taksonomicznego rodzaju *Filieupodes*. Rodzaj ten został zdefiniowany na podstawie wyraźnie wydłużonej szczeciny *ro* położonej za *naso* (Jesionowska 2010). Natomiast Khaustov (2014) rozpatrywał ten rodzaj jako młodszy synonim rodzaju *Cocceupodes* ze względu na niejednoznaczność cechy definiującej ten takson i z powodu problemu z jednoznacznym rozróżnieniem szczeciny krótkiej vs. wydłużonej u rodzaju *Filieupodes* oraz szczeciny wąskiej vs. poszerzonej u nasady u rodzaju *Cocceupodes*.

Analiza przeprowadzona metodą największej wiarygodności (Maximum Likelihood, ML) oraz metodą wnioskowania bayesowskiego (Bayesian Inference, BI) wykonana na podstawie trzech

markerów molekularnych: COI, 18S i 28S rRNA potwierdza hipotezę zakładającą, że rodzaje *Filieupodes*, *Cocceupodes* i *Linopodes* stanowią kład reprezentujący wspólną linię ewolucyjną o randze rodzinowej. Rodzaj *Filieupodes* został zrekonstruowany jako grupa siostrzana rodzaju *Linopodes*, co wyraźnie wskazuje, że powinien zostać uznany za odrębny rodzaj, niespokrewniony bezpośrednio z rodzajem *Cocceupodes*. Co więcej procedura śledzenia cech fenotypowych wykazała, że nitkowate szczeciny *ro* obserwowane w rodzaju *Filieupodes* należy traktować jako cechę plezjomorficzną. Jednak ta cecha, wraz z umiejscowieniem *ro* za *naso*, jednoznacznie definiuje ten rodzaj. Badania te również wskazały na kwestię dotyczącą niewielkiej liczby cech morfologicznych odróżniających taksony przy wyraźnym zróżnicowaniu genetycznym. W związku z tym linia ewolucyjna obejmująca rodziny Eupodidae i Cocceupodidae jest przykładem taksonów, które wymagają połączenia danych morfologicznych i molekularnych, aby wiarygodnie określić ich status taksonomiczny.

Pierwsza część mojej pracy doktorskiej wskazała na dużą rozbieżność w wynikach analiz prowadzonych wyłącznie w oparciu o klasyczną analizę porównawczą cech morfologicznych w stosunku do rekonstrukcji filogenetycznych wykorzystujących dane morfologiczne i molekularne. Taki wynik jest szczególnie istotny w odniesieniu do taksonów, dla których interpretacja ewolucji opiera się na nielicznych cechach fenotypowych.

W kolejnej części pracy doktorskiej kontynuowałam temat wskazując przypuszczalne mechanizmy leżące u podstaw ewolucji Eupodides. **W drugiej publikacji stanowiącej część mojej rozprawy doktorskiej (Szudarek-Trepto i in. 2021) skupiam się na problemie delimitacji gatunków roztoczy na podstawie rodzaju *Linopodes* (Eupodoidea; Cocceupodidae). Sprawdziłam, czy wynik delimitacji gatunków oparty o dane molekularne zgodny jest z analizą cech fenotypowych. Ponadto przeprowadziłam rekonstrukcję filogenezy między przypuszczalnymi gatunkami i oszacowałam czas dywergencji wykazanych linii ewolucyjnych.** Rodzaj *Linopodes* jest bardzo łatwy do rozpoznania dzięki charakterystycznym bardzo długim odnóżom pierwszej pary. Rostocze te występują kosmopolitycznie, zwykle pojedynczo lub w małym zagęszczeniu. Do tej pory zostały opisane 22 gatunki z rodzaju *Linopodes* (Abou-Awad i in. 2006; Meyer i Ryke 1960; Morikawa 1963; Shiba 1969; 1976; Thor i Willmann 1941), jednak rozpoznanie poszczególnych gatunków na podstawie ich opisów jest praktycznie niemożliwe. Problem ten wynika zasadniczo z różnych metod diagnostycznych i braku konsekwencji w opisach. Podgatunek *L. motatorius africanus* Meyer and Ryke, 1960 został opisany na podstawie pojedynczego okazu (samica), który miał częściowo uszkodzoną chetotaksję idiosomy (Meyer i Ryke 1960). Gatunki *L. pubescens* Morikawa, 1963 i *L. cameronensis* Shiba, 1976 porównano z enigmatycznym *L. motatorius*, który nigdy nie został redeksybowany (oryginalny opis nie pozwala na rozróżnianie gatunków i materiał typowy został utracony). *L. iwatensis* Morikawa, 1963 był opisany (Morikawa 1963) jako podgatunek *L. pubescens* Morikawa, 1963, a następnie podniesiony do poziomu gatunku (Shiba 1969) i w konsekwencji został porównany jedynie z *L. pubescens*. W końcu *L. barnufi* Abou-Awad i in., 2006 został opisany na podstawie porównania samca nowego gatunku z samicą (sic!) *L. cameronensis* (Abou-Awad i in. 2006). Pozostałe 17 gatunków (Thor i Willmann 1941) wymaga uzupełnienia opisów, jednak większość materiału typowego jest uszkodzona lub zaginęła. Ostatecznie zasugerowano, że gatunki te powinny zostać uznane za nieważne ze względu na nierozwiązywalny problem z ich identyfikacją (Jesionowska 2010).

Do przeprowadzenia moich analiz zostały użyte trzy markery molekularne: kompletna sekwencja 18S rDNA, fragment 980-pz 28S rDNA oraz fragment 670-pz sekwencji mitochondrialnej COI. Delimitacja molekularna z wykorzystaniem analizy dystansów genetycznych (model Kimury dwuparametrowy), modelu b-PTP (ang. Bayesian Poisson tree proces), analizy ABGD (ang. Automatic Barcode Gap Discovery), sieci filogenetycznych (TCS), metody wielogenowej delimitacji gatunków STACEY oraz dwóch algorytmów koalescencyjnych,  $P_{AB}$  (Reciprocal Monophyly) i  $P_{RD}$  (Randomly Distinct), ujawniła siedem gatunków należących do rodzaju *Linopodes* i dwa w początkowej fazie specjacji. Co więcej, analiza wskazała, że niektóre gatunki z tego rodzaju mogą występować w rozmieszczeniu sympatrycznym. Analiza statystyczna przeprowadzona metodami redukcji wymiarów [PCA (ang. principal component analysis), t-SNE (ang. t-Distributed Stochastic Neighbor Embedding) i UMAP (ang. Uniform Manifold Approximation and Projection)] nie ujawniła cech fenotypowych pozwalających na rozróżnienie gatunków lub kładów, które zostały dobrze zdefiniowane metodami molekularnymi. Cechy jakościowe były niezmiennie, a morfometryczne były zmienne w obrębie gatunku, ale niespójne z granicami molekularnie wytyczonych gatunków. W rzeczywistości klastry określone przez cechy mierzalne zawierały różne haplotypy, które niewątpliwie należały do różnych gatunków. Z tych powodów wszystkie gatunki należące do rodzaju *Linopodes* analizowane przeze mnie w tej części pracy należy traktować jako kompleks gatunków kryptycznych sensu Bickford i in. (2007). Ponadto uzyskane wyniki datowania molekularnego (BEAST) dla drzew wykonanych metodą wnioskowania bayesowskiego (BI), wskazują, że analizowane gatunki należą do ewolucyjnie starych linii powstałych ok. 145 milionów lat temu, a pomimo znacznej zmienności wewnątrzgatunkowej ujawnionej przez delimitację molekularną nie wykazują różniących cech fenotypowych. Na tej podstawie można uznać, że gatunki te ewoluują jako staza morfologiczna definiowana przez „brak lub niewielkie zmiany morfologiczne występujące w ciągu trwania linii ewolucyjnej danego gatunku od milionów lat” (Eldredge i in. 2005). Identyfikacja stazy morfologicznej wśród gatunków z rodzaju *Linopodes* ma znaczenie w szerszej perspektywie analizy filogenetycznej roztoczy z nadrodziny Eupodoidea, ponieważ specjacja kryptyczna była już sugerowana jako prawdopodobnie częste zjawisko ewolucyjne wśród tej grupy roztoczy (Young i in. 2019), jednak do tej pory nie potwierdzone.

Trzecia część pracy stanowi realizację głównych założeń mojej rozprawy doktorskiej. **W tej części (Szudarek-Trepto et al. 2022) zweryfikowałam monofiletyzm nadkohorty Eupodides i status taksonomiczny jej głównych linii ewolucyjnych (potencjalnych nadrodzin): Bdelloidea, Halacaroidea, Eriophyoidea, Eupodoidea, Tydeoidea. Szczególnie istotne było ustalenie czy Rhagididae stanowią grupę bazalną Eupodides oraz wyjaśnienie pozycji Eriophyoidea w szerszej perspektywie rzędu Trombidiformes.** Nadkohorta Eupodides została po raz pierwszy opisana w 1978 roku (Krantz 1978) łącząc nadrodziny: Halacaroidea, Bdelloidea, Tydeoidea i Eupodoidea. Już wtedy takson ten został skalsyfikowany jako heterogeny i prawdopodobnie sztuczny. W roku 2009 do Eupodides została dołączona nadrodzina Eriophyoidea (Walter i in. 2009) jednak wciąż brakowało jednoznacznych cech morfologicznych definiujących takson i wskazujących na jego monofiletyzm. Taki status taksonomiczny nadrodziny pozostał do dziś, Eupodides stanowią heterogenną grupę roztoczy, która jest definiowana przez niejednoznaczną kompozycję cech morfologicznych (Walter i in. 2009). Najnowsze badania wskazały, że Halacaroidea są grupą siostrzaną Parasitengona (Dabert i in. 2016; Pepato i in. 2018; Pepato i Klimov 2015), jednak wynik ten wymagał potwierdzenia w badaniach uwzględniających szersze próbkowanie roztoczy Eupodides.

W celu odpowiedzi na pytanie czy Eupodides są taksonem monofiletycznym przeprowadziłam molekularną analizę filogenetyczną nadkohorty w oparciu o sekwencje 18S i 28S rDNA oraz mitochondrialną sekwencją COI dla 253 taksonów Trombidiformes. Ponadto, na podstawie analizy kluczowych cech morfologicznych analizowanych dla głównych linii ewolucyjnych Eupodides (wcześniej wykazanych w molekularnej analizie filogenetycznej) został zrekonstruowany kladogram pokazujący wewnętrzną strukturę filogenetyczną nadkohorty. Wynik morfologicznej analizy kladystycznej był interpretowany w nawiązaniu do śledzenia cech fenotypowych (*character tracing*) na zrekonstruowanym drzewie molekularnym Eupodides. Molekularna analiza przeprowadzona metodą największej wiarygodności (ML) oraz metodą wnioskowania bayesowskiego (BI) wskazała, że Eupodides są taksonem bazalnym kladu grupującego taksony Prostigmata. Takson ten nadal powinien być klasyfikowany jako monofiletyczny (np. superkohorta) składający się z przedstawicieli Bdelloidea, Eupodoidea, Tydeoidea i Eriophyoidea. Wyniki molekularne pokazują, że Rhagidiidae są grupą bazalną monofiletycznych Eupodoidea, co jest zgodne z tradycyjną taksonomią Eupodides (Lindquist i in. 2009). Jednak wewnętrzna struktura filogenetyczna Eupodides nie potwierdziła statusu taksonomicznego niektórych taksonów. Analiza molekularna ujawniła, że Eupodides składają się z dwóch, a nie czterech oddzielnych kladów. Tylko nadrodzina Bdelloidea z rodziną Cunaxidae zagnieżdżoną w rodzinie Bdellidae może odpowiadać nadrodzinie w obecnej koncepcji taksonomicznej. Analiza potwierdziła status taksonomiczny wszystkich badanych rodzin w obrębie Eupodoidea i Tydeoidea, ale oba te taksony okazały się parafyletyczne. Dane molekularne wskazały, że Tydeoidea są zagnieżdżone w Eupodoidea, a Eriophyoidea są zagnieżdżone w Tydeoidea. W znacznej części drzewo morfologiczne Eupodides wykonane metodą Maksymalnej Parsymonii (Maximum Parsimony, MP) odpowiada filogenezie molekularnej. Niezgodność dotyczy filogenezy kladu Eriophyoidea-Tydeoidea. Dane morfologicznych podobnie jak molekularne wskazują, że Eriophyoidea są zagnieżdżone w Tydeoidea. Jednak analiza molekularna wsparła ich wspólne zagnieżdżenie w Eupodoidea, natomiast morfologiczna ujawniła kład Eriophyoidea-Tydeoidea w relacji siostrzanej do kladu Eupodoidea-Bdelloidea. Druga niezgodność dotyczy nadrodziny Bdelloidea. Analiza molekularna wskazała, że nadrodzina ta może być parafyletyczna z zagnieżdżonymi Cunaxidae w Bdellidae, natomiast w analizie morfologicznej zostało wykazane siostrzane powiązanie między taksonami. W oparciu o wyniki molekularne i morfologiczne można stwierdzić, że wszystkie trzy taksony (Eupodoidea, Tydeoidea i Eriophyoidea) nie powinny już być klasyfikowane jako nadrodziny.

**Podsumowując**, moja rozprawa doktorska pozwoliła ustalić, że nadkohorta Eupodides jest taksonem monofiletycznym. Natomiast struktura wewnętrzna nadkohorty nie jest zgodna z obecną klasyfikacją na poziomie nadrodzinowym. Co więcej, wykazałam, że niektóre linie ewolucyjne Eupodoidea charakteryzują się obecnością niewielkiej liczby cech morfologicznych odróżniających taksony przy wyraźnym zróżnicowaniu genetycznym. Natomiast na przykładzie szczegółowej analizy ewolucji rodzaju *Linopodes* wskazałam, że gatunki należące do Eupodides mogą być stare ewolucyjnie i trwać jako gatunki kryptyczne w stazie morfologicznej przez 145 milionów lat.

## References

---

### Bibliografia

- Abou-Awad, B.A., El-Sawaf, B.M., Abdel-Khalek, A.A. 2006. Four new species of eupodoid mites from Egypt (Acari: Eupodoidea: Eupodidae). *Acarologia* 46: 43–52.
- Alberti, G. 2005. On some fundamental characteristics in acarine morphology. *Attidella Accademia Nazionale Italiana di Entomologica R. A* 53: 315–360.
- André, H.M., Fain, A. 2000. Phylogeny, ontogeny and adaptive radiation in the superfamily Tydeoidea (Acari: Actinedida), with a reappraisal of morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society* 130(3): 405–448.
- Baker, A.S. 1990. A survey of external morphology of mites of the superfamily Eupodoidea Banks, 1894 (Acari: Acariformes). *Journal of Natural History* 24: 1227–1261.
- Bartsch, I. 2004. Geographical and ecological distribution of marine halacarid genera and species (Acari: Halacaridae). *Experimental and Applied Acarology* 34: 37–58 (2002).
- Bartsch, I. 2009. Checklist of marine and freshwater halacarid mite genera and species (Halacaridae: Acari) with notes on synonyms, habitats, distribution and descriptions of the taxa. *Zootaxa* 1998: 1–170.
- Bickford, D., Lohman, D.J., Sodhi, N.S., Ng, P.K.L., Meier, R., Winker, K., Ingram, K.K. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 148–155.
- Bolton, S.J., Chetverikov, P.E., Klompen, H. 2017. Morphological support for a clade comprising two vermiform mite lineages: Eriophyoidea (Acariformes) and Nematalycidae (Acariformes). *Systematic and Applied Acarology* 22(8): 1096–1131.
- Dabert, M., Witalinski, W., Kaźmierski, A., Olszanowski, Z., Dabert, J. 2010. Molecular phylogeny of acariform mites (Acari, Arachnida): Strong conflict between phylogenetic signal and long-branch attraction artifacts. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56: 222–241.
- Dunlop, J.A. 2010. Geological history and phylogeny of Chelicerata. *Arthropod Structure & Development* 39: 124–142.
- Dabert, M., Proctor, H., Dabert, J. 2016. Higher-level morphological phylogeny of the water mites (Acariformes: Prostigmata: Parasitengona: Hydrachnidia). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 101: 75–90.
- Eldredge, N., Thompson, J., Brakefield, P., Gavrilets, S., Jablonski, D., Jackson, J., Lenski, R., Lieberman, B., Mcpeek, M., Miller, W. 2005. The dynamics of evolutionary stasis. *Paleobiology* 31: 133–145.
- Hernandes, F., Skvarla, M., Fisher, R., Dowling, A., Ochoa, R., Ueckermann, E., Bauchan, G. 2016. Catalogue of snout mites (Acariformes: Bdellidae) of the world. *Zootaxa* 4152(1): 1–83.
- Jesionowska, K., 2010. Cocceupodidae, a new family of eupodoid mites, with description of a new genus and two new species from Poland. Part I. (Acari: Prostigmata: Eupodoidea). *Genus* 21: 637–658.

- Kaźmierski, A. 1998. Tydeinae of the word: generic relationships, new and redescribed taxa and key to all species. A revision of the subfamilies Pretytheine and Tydeinae (Acari: Actinedida: Tydeidae) – part IV. *Acta Zoologica Cracoviensia* 41(2): 283–455.
- Khaustov, A.A. 2014. A new genus and species in the mite family Eupodidae (Acari, Eupodoidea) from Crimea. *ZooKeys* 422: 11–22.
- Klimov, P.B., OConnor, B.M., Chetverikov, P.E., Bolton, S.J., Pepato, A.R., Mortazavi, A.R., Tolstikov, A.V., Bauchan, G.R., Ochoa, R. 2018. Comprehensive phylogeny of acariform mites (Acariformes) provides insights on the origin of the four-legged mites (Eriophyoidea), a long branch. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 119: 105–117.
- Krantz, G.W. 1978. *A Manual of Acarology*, second ed. Oregon State Univ. Bookstores, Corvallis. pp. 235–242.
- Lindquist, E.E. 1996. 1.5.2 Phylogenetic relationships. pp. 301–327. In: Lindquist, E.E., Sabelis, M.W., Bruin, J. (eds). *Eriophyoid mites: their biology, natural enemies and control*. World Crop Pests 6. Elsevier Science, Amsterdam.
- Lindquist, E.E., Krantz, G.W., Walter, D.E. 2009. Classification. pp. 97–103. In: Krantz, G.W., Walter, D.E. (eds). *A manual of acarology*. Texas Tech University Press, Lubbock.
- Lozano-Fernandez, J., Tanner, A. R., Giacomelli, M., Carton, R., Vinther, J., Edgecombe, G.D., Pisani, D. 2019. Increasing species sampling in chelicerate genomic-scale datasets provides support for monophyly of Acari and Arachnida. *Nature Communications* 10(1): 1–8.
- Meyer, M.K.P., Ryke, P.A.J. 1960. Mites of the superfamily Eupodoidea (Acarina: Prostigmata) associated with South African Plants. *South African Journal of Agricultural Science* 3: 481–496.
- Morikawa, K. 1963. Terrestrial Prostigmatic Mites from Japan (1). Some new species of Eupodidae and Rhagidiidae. *Acta Arachnologica* 18: 13–20.
- Oldfield, G. 2005. Biology of Gall-inducing Acari. pp. 35-57. In: Raman A., Schaefer C.W., Withers T.M. (eds). *Biology, ecology and evolution of gall-inducing arthropods*. Science Publishers, Inc., Enfield (NH), USA.
- Pepato, A.R., da Rocha, C.E., Dunlop, J.A. 2010. Phylogenetic position of the acariform mites: sensitivity to homology assessment under total evidence. *BMC Evolutionary Biology* 10(1): 235.
- Pepato, A.R., Klimov, P.B. 2015. Origin and higher-level diversification of acariform mites – evidence from nuclear ribosomal genes, extensive taxon sampling, and secondary structure alignment. *BMC Evolutionary Biology* 15(1): 178.
- Pepato, A., Vidigal, T.H.D.A., Klimov, P. 2018. Molecular phylogeny of marine mites (Acariformes: Halacaridae), the oldest radiation of extant secondarily marine animals. *Molecular Phylogenetics and Evolution*: 129.
- Qin, T.K. 1996. A review and cladistic analysis of the Eupodoidea (Acari: Acariformes). *Systematic and Applied Acarology* 1: 77–105.

- Shiba, M. 1969. Taxonomic investigations on free-living mites in the subalpine forest on Shiga heights IBP area. II. Prostigmata. Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Tokyo 12: 65–115.
- Shiba, M. 1976. Taxonomic investigation on free-living Prostigmata from the Malay Peninsula. Nature Life Southeast Asia 7: 83–229.
- Skvarla, M.J., Fisher, J.R., Dowling A.P. 2014. A review of Cunaxidae (Acariformes, Trombidiformes): Histories and diagnoses of subfamilies and genera, keys to world species, and some new locality records. Zookeys 418: 1–103.
- Szudarek-Trepto, N., Kaźmierski, A., Dabert, J. 2021. Long-term stasis in acariform mites provides evidence for morphologically stable evolution: Molecular vs. morphological differentiation in *Linopodes* (Acariformes; Prostigmata). Molecular Phylogenetics and Evolution: 163.
- Szudarek-Trepto, N., Kaźmierski, A., Dabert, M., Dabert, J. 2020. Molecular phylogeny of Eupodidae reveals that the family Cocceupodidae (Actinotrichida; Eupodoidea) and its genus *Filieupodes* are valid taxa. Experimental and Applied Acarology 80: 43–57.
- Szudarek-Trepto, N., Kaźmierski, A., Skoracka, A., Lewandowski, M., Dabert, J. 2022. Molecular phylogeny supports the monophyly of the mite supercohort Eupodides (Acariformes: Trombidiformes) and greatly coincides with traditional morphological definition of the taxon. Annales Zoologici 72(4): 757–786.
- Thia, J.A., Young, N.D., Korhnen, P.K., Yang, Q., Gasser, R.B. Umina P.A., Hoffmann, A.S. 2021. The mitogenome of *Halotydeus destructor* (Tucker) and its relationships with other trombidiform mites as inferred from nucleotide sequences and gene arrangements. Ecology and Evolution 11(20): 14162–14174.
- Thor, S., Willmann, C. 1941. Cunaxidae. Das Tierreich 71a: 1–186.
- Walter, D.E., Lindquist, E.E., Smith, I.M., Cook, D.R., Krantz, G.W. 2009. Order Trombidiformes. pp. 233. In: Krantz, G.W., Walter, D.E. (eds). A manual of acarology. Texas Tech University Press, Lubbock.
- Xue, X.-F., Dong, Y., Deng, W., Hong, X.-Y., Shao, R. 2017. The phylogenetic position of eriophyoid mites (superfamily Eriophyoida) in Acariformes inferred from the sequences of mitochondrial genomes and nuclear small subunit (18S) rRNA gene. Molecular Phylogenetics and Evolution 109: 271–282.
- Xue, X.-F., Guo, J.-F., Dong, Y., Hong, X.-Y., Shao, R. 2016. Mitochondrial genome evolution and tRNA truncation in Acariformes mites: new evidence from eriophyoid mites. Scientific Reports 6: 18920.
- Young, M.R., Proctor, H.C., deWaard, J.R., Hebert, P.D.N. 2019. DNA barcodes expose unexpected diversity in Canadian mites. Molecular Ecology 28: 5347–5359.
- Zhang, Z.-Q. 2017. Eriophyoidea and allies: Where do they belong? Systematic and Applied Acarology 22(8): 1091–1095.