

УДК. 595.4:575.8

ПАЗАРИТО-ХОЗЯИНЫЕ КОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ОТНОШЕНИЯ КЛЕЩЕЙ РОДА *RICCARDOELLA* (PROSTIGMATA, EREYNETIDAE) С НАЗЕМНЫМИ МОЛЛЮСКАМИ

И. А. Акимов, С. А. Заблудовская

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина

Принято 15 октября 2009

Паразито-хозяйные коэволюционные отношения клещей рода *Riccardoella* (Prostigmata, Ereynetidae) с наземными моллюсками. Акимов И. А., Заблудовская С. А. — В лабораторной культуре паразитических клещей *Riccardoella* (*Proriccardoella*) *oudemansi* Thor, 1932 на их хозяине — слизне *Deroceras reticulatum* (Gastropoda) изучено поведение и паразито-хозяйные отношения между этими видами, а также влияние оптимальных и экстремальных условий на паразита. Прослежено развитие *R. (P). oudemansi* от яйца до половозрелых стадий, колебание численности каждой стадии в оптимальных и экстремальных условиях. Определено негативное воздействие клещей при питании их на хозяине — слизне, приводящее к отставанию в развитии и летальному исходу. Показан паразитический статус *R. (P). oudemansi* как не устоявшийся, переходящий в экстремальных условиях в факультативный.

Ключевые слова: коэволюция, Ereynetidae, слизни, биология, морфология, паразитизм, факультативный паразитизм, адаптации.

Host-Parasite Coevolutionary Relationships of Mites of the Genus *Riccardoella* (Prostigmata, Ereynetidae) and Terrestrial Mollusks. Akimov I. A., Zabudovska S. A. — In a laboratorial culture of parasitic mites *Riccardoella* (*Proriccardoella*) *oudemansi* Thor, 1932 on their host — slug *Deroceras reticulatum* (Gastropoda) — the behavior and host-parasite relationships between these species and the effect of optimal and extreme conditions on the parasite were studied on their host, slug *Deroceras reticulatum* (Gastropoda). The development of *R. (P). oudemansi* from egg to mature stages, variation of the number of each stage in the optimal and extreme conditions were traced. The negative effect of mites on their host, a slug, while feeding leads to underdevelopment and death of the host was detected. Parasitic status of *R. (P). oudemansi* was elucidated to be not well-established with transition to the optional under the extreme conditions.

Key words: coevolution, Ereynetidae, slugs, biology, morphology, parasitism, facultative parasitism, adaptation.

Введение

Клещи рода *Riccardoella* Berlese, 1923 принадлежат к одному из своеобразных семейств клещей-протистигмат — Ereynetidae Oudemans, 1931 (Tydeoidea), которое обладает чрезвычайно широкой адаптивной зоной. При сравнительно небольшом количестве видов (немногим более 150), в его состав наряду со свободноживущими формами входят и паразитические, различающиеся своими морфологическими, биологическими и экологическими особенностями. Изучая филогению, онтогенез и адаптивную радиацию в надсемействе Tydeoidea (Acari, Trombidiformes, Actinedida), Г. Андрэ (Andre, Fain 2000), отметил, что семейство Ereynetidae Oudemans выделяется в надсемействе чрезвычайном разнообразием, высоким эволюционным уровнем и специализацией. В экологическом отношении это весьма пластичная группа. Специфичность паразитизма этих клещей, и эндопаразитизма в частности, связана, прежде всего, с обитанием в ослизненных отделах дыхательных путей различных животных, в том числе и легочных моллюсков (Pulmonata). И если эндопаразитические клещи-эрейнетиды позвоночных животных (подсемейства Lawrencarinae Fain, 1957; Speleognathinae Fain, 1957) и их паразито-хозяйные связи исследуются достаточно интенсивно (Domrow, 1990; Fain, 1962, 1985 и др.),

то изучение более примитивных эрейнетид подсемейства Ereynetinae Fain, 1957 до сих пор недостаточно. В частности, требуют дальнейшего и более глубокого изучения виды рода *Riccardoella*, большинство которых паразитирует в мантийной полости легочных моллюсков — гастропод.

Клещи-риккарделлы зарегистрированы почти на всех континентах, (Baker, 1945; Plate, 1951; White, 1959; Fain, 1963, 1964; Fain, Goethem, 1986; Zacharda, 1978; Barker, 2003), а нами (Заблудовская, 1991, 1996) и в Украине. Ряд работ посвящен изучению анатомии, морфологии и биологии клещей-эрейнетид, паразитирующих на моллюсках (Арутюнян, 1972; Turk, Phillips, 1945), строению, стадиям развития и паразито-хозяйным отношениям для широко распространенного паразита улиток *Riccardoella (Riccardoella) limacum* (Karbarz-Victorovicz, 1973), а также особенностям питания и анатомии паразита слизней — *R. (P.) oudemansi* (Baker, 1970, 1973).

Проведенная в 1986 г. ревизия видов рода *Riccardoella* (Fain, Goethem, 1986) подтвердила самостоятельность его статуса. Для очень близких по строению видов *R. imacum* и *R. udemansi* установлены как морфологические, так и биологические отличия, а также гостальная специфичность этих двух видов, что позволило выделить *R. oudemansi* в новый подрод — *Proriccardoella* — наиболее примитивный среди риккарделл, куда авторы включают все известные виды, кроме *R. limacum*, который представляет монотипичный номинативный подрод *Riccardoella*.

Круг хозяев для риккарделл подрода *Proriccardoella* до настоящего времени ограничивается слизнями родов *Limax*, *Deroceras* и *Arion*. *Riccardoella (Riccardoella) limacum* встречается в основном на улитках семейства Helicidae.

Цель нашей работы: создание лабораторной культуры клещей и слизней; изучение паразито-хозяйных отношений между клещами и слизнями в лабораторных условиях; влияние оптимальных и экстремальных условий (температура, голодание и т. д.) на паразита, хозяина и их взаимоотношения.

Материал и методы

Изучение *R. (P.) oudemansi* проводили как при совместном содержании с основным хозяином — *Deroceras reticulatum* (Pulmonata, Gastropoda) в культуре, так и без него. Для закладки базовой лабораторной культуры использовали зараженных клещами слизней *D. reticulatum*, отловленных на газоне в городской черте. Одно из таких мест служило на протяжении ряда лет источником материала. Слизней содержали на слое почвы в кристаллизаторах. Кормом слизням служили листья травянистых растений и капуста, которые охотно поедались моллюсками. Небольшая высота кристаллизаторов позволяла проводить постоянные наблюдения за слизнями, клещами и поверхностью почвы с помощью бинокулярной лупы с раздвижным штативом. Клещей и слизней содержали в лабораторных условиях при комнатной температуре (18–20°C) с конца августа до конца июня следующего года с созданием, как оптимальных, так и критических для жизни клещей условий. Для определения сроков выживания различных возрастных стадий клещей содержали в микропробирках при температуре 20–22°C и влажности 80–90%.

Результаты

Известно, что сетчатый слизень *D. reticulatum* — один из основных хозяев *R. (P.) oudemansi*. В условиях лесостепной зоны Украины при благоприятных условиях этот вид может дать до трех генераций за сезон (Лихарев, Шапиро, 1987). В целом у слизней рода *Deroceras* сжатый по времени цикл развития, а у сетчатого слизня *D. reticulatum*, к тому же, более высокий темп роста, более раннее, чем у других слизней этого рода, наступление зрелости, а также короче сроки эмбрионального развития.

Из литературы известно, что при температуре 15°C и влажности 100% молодь из яиц вылупляется на 11–13-е сут (Дмитриева, 1969) и в дальнейшем оптимальные условия его жизнедеятельности проявляются при 17–20°C и 90–100% влажности (Лихарев, Шапиро, 1987). При совместном содержании клещей и слизней в лабораторной культуре учитывали все эти факторы.

При наблюдении в течение длительного времени клещей, собранных нами в природных условиях и в лабораторной культуре, выявлены как имагинальные, так и ювенильные стадии, а также прослежено развитие *R. (P.) oudemansi* от яйца до половозрелых самки и самца. При этом отмечены следующие активные и питающиеся стадии: личинка, протонимфа, дейтонимфа, половозрелые самка и самец. В течение всего срока содержания слизней и клещей в лабораторных условиях ежемесячно наблюдали изменения численности каждой стадии по отношению к общей численности (рис. 1).

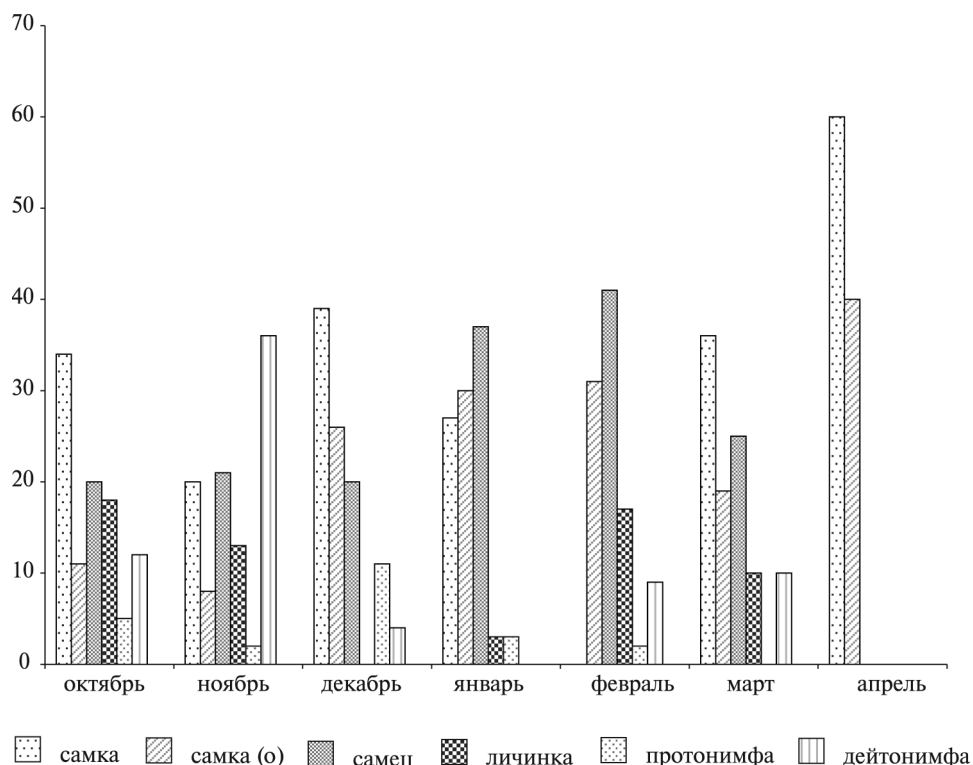


Рис. 1. Соотношение численности (%) стадий развития *R. (P.) oude-mansi* в лабораторной культуре (октябрь–апрель).

Fig. 1. Correlation (i%) of the number stage *R. (P.) oude-mansi* in the culture laboratory (october–april).

Содержание *R. (P.) oude-mansi* в лабораторных условиях позволило определить сроки развития этого вида, которые составляют от выхода из яйца до завершения половозрелой стадии около 9 сут при температуре 20–22°C. Самки *R. (P.) oude-mansi* откладывали яйца либо под мантию хозяина, либо в слизь на боковой поверхности тела, либо, при отсутствии хозяина, прямо в почву. Во время наших прежних наблюдений было замечено, что личинки линяли в протонимфу, как в легком слизня, так и вне его — среди комочков почвы. Протонимфа, как правило, линяет в дейтонимфу в легком слизня. При отсутствии слизня клещ линяет в укрытии (складки листьев капусты, под комочками почвы). После стадии дейтонимфы (2–7 сут), отмечены только взрослые стадии (половозрелые самка и самец). Визуальный поиск, многократное эклектирование почвы в местах локализации зараженной клещами популяции слизней, осмотры и вскрытие слизней тритонимфу не выявили.

При совместном содержании в культуре клещей и слизней нами отмечено, что паразитирование клещей оказывает прямое негативное воздействие на слизня. Наблюдение в течение 10 мес (сентябрь–май) за развитием зараженных клещами слизней и контрольной группы выявило значительное отставание в развитии молодых (после вылода) слизней, зараженных клещами, вплоть до резкого увеличения их смертности после массового размножения на них клещей. Развитие контрольной группы молодых слизней без клещей проходило нормально. Рост численности хозяина вызывал (с некоторым опозданием) массовое развитие клеща. Так, в культуре наблюдалась четкая зависимость роста численности клещей от численности его хозяина (рис. 2). Увеличение численности *R. (P.) oude-mansi* в октябре происходило также и в природных условиях, в месте обитания популяции

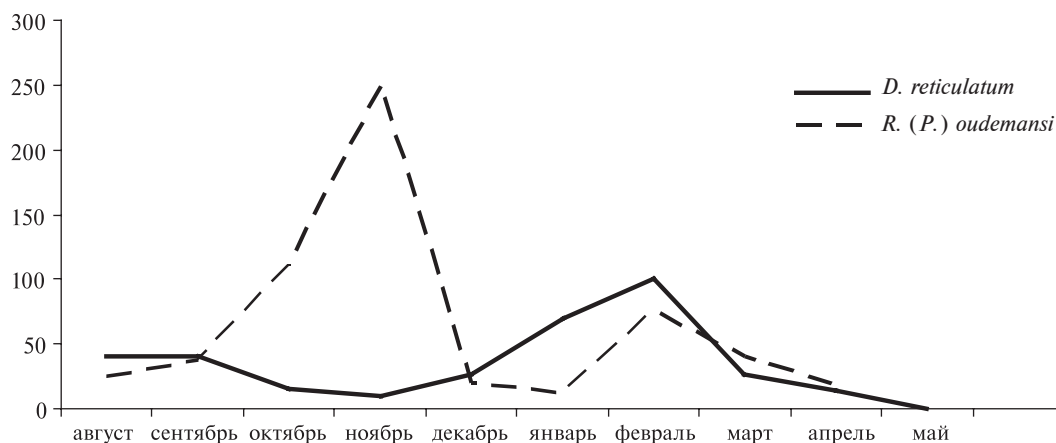


Рис. 2. Динамика численности (lg) *R. (P.) oudemansi* и *D. reticulatum* в лабораторной культуре.

Fig 2. Dynamics of the number (lg) *R. (P.) oudemansi* and *D. reticulatum* in the culture laboratory.

клещей совместно со своим хозяином — сетчатым слизнем (что, вероятнее всего, связано с подготовкой к зимнему периоду). Увеличение численности клещей в культуре в феврале прежде всего и объясняется массовым выплодом молодых слизней-прокормителей, что послужило интенсивному размножению на них клещей в этот период. Все самки в пробах были яйценосными. Количество самцов и личинок также резко возросло. Однако при увеличении численности клещей началась массовая гибель слизней, а затем — спад численности самих клещей. Резкий спад численности *R. (P.) oudemansi* в декабре можно объяснить гибелью слизней летней генерации после откладки яиц. К середине апреля все слизни зимней генерации погибли, не успев отложить кладки, что, вполне вероятно, явилось результатом массового размножения на них клещей. О влиянии паразитизма клещей *R. (P.) oudemansi* на гастропод (слизней), когда у слизней, инфицированных клещами, в течение 5 сут наступало резкое истощение вплоть до полного отказа от пищи, отметили также в своих работах Л. Каган, М. Шоэиб (2003, 2004).

Одновременно с изучением паразито-хозяйственных отношений *R. (P.) oudemansi* мы изучали также способность к выживанию этого вида при неблагоприятных условиях (температурные колебания и сохранение жизнеспособности в отсутствие хозяина-прокормителя).

При содержании клещей без хозяина-прокормителя при температуре 21°C и 80–90% влажности половозрелые клещи оставались живыми в течение 14 сут (для *R. (R.) limacum*, по данным литературы, — 8 сут) (Baker, 1970), личинки и дейтонимфы оставались живыми до 6 сут. Наблюдалась и линька личинок и протонимф после 3–5-суточного голодания. Однако такая протонимфа оставалась живой не более 2–3 сут.

Содержание большой группы клещей (свыше 100 экз.) в почве, но без хозяина при 4°C и 80–90% влажности, выявило вначале резкое повышение репродуктивной активности клещей и их численности. Через 20 сут начало сокращаться количество самцов (16–17 до 2–4 в пробе). Через 32 сут в пробах полностью отсутствовали личинки и протонимфы, а через 45 сут в культуре наблюдали около двадцати дейтонимф и несколько экземпляров самок и самцов.

Таким образом, вполне вероятно, что при понижении температуры часть клещей популяции может оставаться живой и даже в течение какого-то времени размножаться. Подтверждением этому могут служить неоднократные находки в зимние месяцы яиц и живых клещей в почве, под корой деревьев и в легком

слизней, что демонстрирует возможность выживания *R. (P.) oudemansi* в зимний период в природных условиях.

При длительном содержании самок без пищи и почвы мы неоднократно регистрировали яйцевиворождение, не характерное в целом для подсемейства Ereyunetinae. В трех случаях у самок, голодавших 10 сут и более, отмечено яйцевиворождение. При фиксации погибшей на следующий день после яйцевиворождения самки в ее брюшной полости отчетливо просматривалась уже вполне сформировавшаяся новая личинка. Факт яйцевиворождения был также зарегистрирован Ф. Тюрком и С. А. Филлипсом (Türk, Phillips, 1945). Случаи наблюдения у *R. oudemansi* яйцевиворождения могут свидетельствовать о возможности сокращения онтогенеза у этих клещей за счет созревания личинки прямо в теле самки в экстремальных условиях.

Обсуждение

В настоящее время нами получены данные о наличии трех видов клещей рода *Riccardoella* (Ereyunetidae, Ereyunetinae) на территории Украины. Клещи обнаружены в 5 из 8 обследованных областей: Киевской, Харьковской, Херсонской, Николаевской и Автономной республике Крым (Заблудовская, 1994, 1996).

Изучение некоторых особенностей биологии *R. (P.) oudemansi*, как в природных, так и в лабораторных условиях, выявили высокую экологическую валентность вида, повышающую жизнеспособность этих клещей при изменении условий среды обитания (например, в неблагоприятный зимний период), а также факультативный характер паразитизма этого вида. Наблюдается прямая зависимость численности особей в популяции *R. (P.) oudemansi* и их состояния от жизнедеятельности колонии хозяина.

У самок при голодании отмечено увеличение количества яиц до трех в одной самке и ускорение созревания яиц, вплоть до яйцевиворождения — факт, не наблюдаемый у близкого вида *R. (R.) limacum*. На роль онтогенеза, имеющего определяющее значение в эволюции клещей семейства Ereyunetidae, указывал А. Фэйн (1965) и наши исследования (Акимов, Заблудовская, 2001).

Нашими наблюдениями подтверждены предположения Ф. Тюрка и С. А. Филлипса (Türk, Phillips, 1945) о том, что *R. oudemansi*, не имея такого укрытия как раковина улитки для *R. (R.) limacum* (Thor, 1932), укрываются для переживания неблагоприятного зимнего периода либо в легком слизи, либо в различных естественных укрытиях вне хозяина и, как правило, в стадии дейтонимфы. Наши многочисленные находки *R. (P.) oudemansi* вне хозяина в различных убежищах в зимнее время и данные литературы (Türk, Phillips, 1945), могут свидетельствовать о факультативном характере паразитизма данного вида и эволюционной молодости его паразито-хозяйинных отношений. Об этом также свидетельствует обнаруженный у *R. oudemansi* редуцированный 4-й членик пальп (Баданин, 2000). Парадоксальная широта адаптивной зоны эрейнетид, включающих в себя как свободноживущие, так и паразитические формы, определенным образом противоречит мнению Э. Майра (Maug, 1970) о том, что каждый таксон имеет свой экологический смысл, т. е. адаптивную зону. Этого еще никто не оспаривал. Анализ такого противоречия приводит к логическому выводу: а) либо таксономический статус эрейнетид не вполне корректен; б) либо свободноживущие и паразитические эрейнетиды близки чем-то более значительным, чем образ жизни свободноживущих и паразитических форм.

Первый из этих выводов частично решен работой А. Фэйн, Дж. Гетем (Fain, Goethem 1986). Доказав на основании морфологических отличий существование двух разных видов — *R. limacum* и *R. oudemansi* А. Фэйн, Дж. Гетем (Fain, Goethem

1986) предположили существование также и биологических различий между этими видами. Правда, авторы отметили лишь гостальную специфичность к разным группам хозяев. Они еще раз подтверждают выдвинутую ранее гипотезу (Fain, 1965), согласно которой регрессия наружных структур, наблюдаемая у паразитов, является критерием, позволяющим судить о древности паразита и косвенно — его хозяина, что достаточно четко прослеживается у видов рода *Riccardoella* и в частности у *R. (R.) limacum*, паразитирующего у более древних в филогенетическом отношении наземных раковинных улиток (Helicidae).

Второй вывод частично решен в настоящей работе, в которой показано, что паразитический статус *R. (P.) oudemansi* нестойкий, не установившийся и в экстремальных условиях превращается в факультативный. В работе Х. М. Андре (Andre, 2004) и в более ранней работе А. Фейна (Fain, 1965) отмечена интересная особенность клещей-риккарделл. Весь *Riccardoella* — комплекс в целом и род *Riccardoella* демонстрируют эволюционный рецентный ряд видов, характерный для всего семейства: параллельное существование свободноживущих и паразитических разного уровня видов, создающих своеобразную эволюционную волну. Эта особенность прослеживается также и на уровне подсемейства Ereynetinae, ключ к которому с учетом особенностей строения и биологии необходимо привести для использования последующими исследователями этого интересного семейства.

Таблица для определения родов подсемейства Ereynetinae
Key to the genera of Ereynetinae

1. Пальпы состоят из 5 сегментов, дорсальных сенсилл 2 пары (проподосомальная и опистосомальная), бедро ноги I с 7 щетинками. Свободноживущие и хищные виды. *Ereynetes* (Berlese, 1883)
- Пальпы менее чем с 5 сегментами. 2
2. Пальпы с 4 свободными члениками, опистосомальные сенсиллы отсутствуют, бедро ноги I с 6 щетинками. *Pseudotydeus* Baker, Delfinado, 1974
- Бедро ноги I с 5 щетинками. *Hydranetes* Kethley, 1971
- Пальпы с 3 свободными члениками. Свободноживущие и паразитические виды. 3
3. Опистосомальные сенсиллы имеются, голень ноги I с 6 щетинками.
- Бедро ноги IV с 4 щетинками. *Hanriccardoella* Andre, 2004
- Бедро ноги IV с 3 щетинками. *Riccardoella* Berlese, 1923
- Опистосомальные сенсиллы отсутствуют, голень ноги I с 4 щетинками, Вертлуг I–IV ног без щетинок. *Austreynetes* Fain, Barker, 2004

Изучение особенностей биологии *R. (P.) oudemansi* дает нам основание выдвинуть предположение о том, что адаптация к паразитизму у этого вида и *R. (R.) limacum* могла развиваться двумя различными путями. У *R. (R.) limacum*, более древнего в филогенетическом отношении и имеющего возможность постоянного укрытия внутри раковины улитки (Thor, 1932) сохранился обычный для свободноживущих эрейнетид тип развития. У *R. (P.) oudemansi*, существующего в более жестких экологических условиях, который лишь периодически может укрываться в легком слизи и более подвержен влиянию внешней среды, адаптация проявилась в возникновении в отдельных случаях ускоренного цикла развития с крайне сокращенной стадией тритонимфы и яйцеживорождения. Исходя из этого, становится ясным, что отсутствие тритонимфы в наблюдениях по развитию клещей слизи в работе Ф. Турка и С. А. Филлипса (Türk, Phillips 1945) является достаточным свидетельством того, что основным объектом исследований этих авторов являлся именно вид *R. oudemansi*, на основании чего, Вайнштейн выделил развитие клещей рода *Riccardoella* в отдельный — риккарделлидный тип. Однако не так давно обнаруженная нами тритонимфа

R. (P.) oudemansi на слизи *Deroceras reticulatum* в культуре (Заблудовская, in press.), подводит черту, на наш взгляд, многолетним сомнениям разных авторов о существовании тритонимфы у этого вида. Достоверно тритонимфу этого вида, по-видимому, наблюдал лишь Р. А. Бейкер (Baker, 1970), изучавший анатомию клещей-риккарделл, добытых со слизней (т. е., вероятней всего, это был *R. (P.) oudemansi*, хотя он определил их как *R. (R.) limacum*. Учитывая тот факт, что нами за несколько лет наблюдений *R. (P.) oudemans*, как в природных условиях, так и в культуре и обследовании более 1500 экз. клещей, это единственная находка экземпляра в стадии тритонимфы, подтверждается высказанное нами ранее предположение о крайне кратковременной тритонимфальной стадии у *R. (P.) oudemansi*, если она будет обнаружена (Заблудовская, 1994).

Все вышеизложенное подтверждает наши предположения (Заблудовская, 1994; Акимов, Заблудовская, 2001, 2003) о путях адаптации к эндопаразитизму у клещей семейства Ereyenetidae, роли онтогенеза при освоении ими новых экологических ниш и об эволюции представителей семейства в направлении эндопаразитизма у позвоночных животных.

Работа выполнена в рамках совместных научных проектов НАН Украины, Российского фонда фундаментальных исследований № 104.3–08/09.

- Акимов И. А., Заблудовская С. А. Онтогенез клещей-эрейнетид (Ereyenetidae, Trombidiformes) и его адаптации к эндопаразитизму // Вестн. зоологии — 2001. — 35, № 5. — С. 69–76.
- Акимов И. А., Заблудовская С. А. Некоторые аспекты эволюции клещей семейства Ereyenetidae Oudemans, 1931 // Международная конференция «Проблемы современной паразитологии» и III съезд Паразитологического общества при РАН (Петрозаводск, 6–12 октября, 2003 г.). — СПб., 2003. — С. 14–16.
- Арутюнян Э. С. Клещ *Riccardoella limacum* (Schrank, 1776) Berlese, 1923 (Prostigmata, Ereyenetidae) из Армянской ССР как новинка для фауны СССР // Биол. ж. Армении. — 1972. — 25. — С. 108–111.
- Баданин И. В. Функциональная морфология гнатосомы клещей *Riccardoella oudemansi* (Trombidiformes, Ereyenetidae) // Вестн. зоологии. — 2000. — Отд. вып. № 14, ч. 2. — С. 144–151.
- Дмитриева Е. Ф. Динамика численности, рост, питание и размножение сетчатого слизня *Deroceras reticulatum* Mull. / в Ленинградской области // Зоол. журн. — 1969. — 48, вып. 6. — С. 802–810.
- Заблудовская С. А. Некоторые особенности биологии паразита легочных моллюсков — *Riccardoella (Proticcardoella) oudemansi* Sig Thor, 1932. — Киев, 1991. — 25 с. — Деп. в ВИНТИ 24.05.91, № 2341–В91.
- Заблудовская С. А. Клещи-эрейнетиды (Ereyenetidae Oudemans, 1931) и пути их специализации к паразитизму : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1994. — 24 с.
- Заблудовская С. А. Самец и дейтонимфа *Riccardoella canadensis* (Ereyenetidae, Trombidiformes) // Вестн. зоологии. — 1995(1996), — № 2–3. — С. 90–92.
- Лихарев И. М., Шаниро Я. С. Слизни — вредители сельского хозяйства. — Л. : Наука, 1987. — 190 с.
- Andre H. M., Fain A. Phylogeny, ontogeny and adaptive radiation in the superfamily Tydeoidea (Acari: Actinedida), with reappraisal of morphological characters // Zoological Journal of the Linnean Society. — 2000. — 130. — P. 405–448.
- Andre H. M., Ducarme X. Rediscovery of the genus *Pseudotydeus* (Acari: Tydeoidea), with description of the adult using digital imaging // Insect Systematics and Evolution. — 2003. — 34. — P. 373–380.
- Andre H. M. New Ereyenetid mites (Acari: Tydeoidea) from Karstic areas: true association or sampling bias? // J. of Cave and Karst Studies. — 2004. — 66, N 3. — P. 81–88.
- Baker E. W. Five mites of the family Ereyenetidae from Mexico // J. Wash. Acad. Sci. — 1945. — 35. — P. 16–19.
- Baker R. A. Some aspects of the biology and anatomy of *Riccardoella limacum* Schrank // Ph. D. Thesis University of London. — 1967. — P. 11–12.
- Baker R. A. Studies on the life history of *Riccardoella limacum* (Schrank) (Acari: Trombidiformes) // J. Nat. Hist. — 1970 a. — 4. — P. 511–519.
- Baker R. A. The food of *Riccardoella limacum* (Schrank) (Acari: Trombidiformes) and its relationship with pulmonate molluscs // J. Nat. Hist. — 1970 b. — 4. — P. 521–530.
- Baker R. A. Notes on the internal anatomy, the food requirements and development in the family Ereyenetidae (Trombidiformes) // Acarologia. — 1973. — 15, 1. — P. 43–52.
- Cagan L., Shoaib M. Effect of the mite *Riccardoella oudemansi* on food consumption of *Arion lusitanicus* and *Deroceras reticulatum* // Acta fytotechnica et zootechnica. — 2003. — 4. — P. 110–112.
- Domrow R. Acari prostigmata (excluding Trombiculidae) parasitic on Australian vertebrates: an annotated checklist, keys and bibliography // J. Invertebrate Taxonomy. — 1990. — 4 (6). — P. 1283–1376.

- Fain A.* Les Acariens parasites nasicoles des Batraciens. Revision des Lawrencarinae Fain, 1957 (Ereynetidae: Trombidiformes) // Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. — 1962. — **38** (25). — P. 1–69.
- Fain A.* Systematic notes on the Speleognathinae (Acari, Ereynetidae) with description of new taxa and a key to the Trispeleognathini // Bulletin Annales de la Societe Royale Belge d'Entomologie. — 1985. — **121**. — P. 143–152.
- Fain A.* Quelques aspects de l'endoparasitisme par les acariens // Ann. Parasitol. — 1965. — **40**, N 3. — P. 317–327.
- Fain A., Barker G. M.* A new genus and species of mite of the family Ereynetidae (Acari: Prostigmata from the pallial cavity of a New Zealand terrestrial gastropod (Athoracophoridae) // Bulletin de la Societe Royale Belge d'Entomologie. — 2004. — **139**. — P. 233–238.
- Fain A., Goethem J.* Ereynetes (Anereynetes) papuanus sp. n. (Acari: 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.
- Flechtmann C.* Nota sobre a ocorrencia do parasito *Riccardoella limacum* (Schrank, 1781) (Acari, Ereynetidae) em criacoes de escargot (*Helix pomatia* L. e *H. aspersa* L.) no Brasil // Ann. Esc. super. agr. L. de Queiroz. — 1985. — **42**, N 1. — P. 51–54.
- Karbarz-Wiktorowicz H.* Observations sur la morfologie de *Riccardoella limacum* (Schrank) (Acari: Ereynetidae) // Bull. Entomol. Pologne. — 1973. — **43**. — P. 767–788.
- Mayr E.* Population, species and evolution. — Cambridge, Mass.: Harvard Univ. press. — 1970. — 464 p.
- Plate H.* Die okologischen Beziehungen zwischen Artropoden und Mollusken // Zeitsch. f. Angew. Entom. — 1951. — **32**. — S. 406–432.
- Shoab M., Cagan L.* Natural enemies of slugs and snails recorded in Slovakia // Acta fytotechnica et zootechnica. — 2004. — **7**. — P. 275–278.
- Thor S.* *Riccardoella oudemans* sp. n. aus Holland // Zool. Anz. — 1932. — **99**, N 9–10. — S. 249–250.
- Turk F., Philips S.* A Monograph of the slug mite *Riccardoella limacum* (Schrank) // Proc. Zool. Soc. — 1945. — **115**. — P. 448–472.
- White A. R.* Infestation of Slugs // The Entomol. Monthly. Mag. — 1959. — **95**. — P. 14.
- Zacharda M.* Terrestrial prostigmatic mites from the Amateurs Cave, the Moravian Kars, Czechoslovakia // Vestnik Ceskoslov. Spolec. Zool. — 1978. — **42**. — P. 215–240.