



УДК 59.009:595.762.12 + 593.191.1

Грегарина *Gigaductus exiguis* (*Gigaductus*) паразитує в турунах *Calathus melanocephalus* (*Carabidae*) в умовах центральної частини степової зони України

Павло Кобеза, Олександр Пахомов

Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпро, Україна

Адреса для листування: kobeza.pavel@gmail.com

Отримано: 05.05.18; прийнято до друку: 06.06.18; опубліковано: 25.06.18

Резюме. У статті приведено видову ідентифікацію та варіативність індексів морфометричних показників для виду грегарин *Gigaductus exiguis* (*Gigaductus*) Wellmer, 1911 як паразита кишкового тракту одного з масових видів турунів *Calathus melanocephalus* (*Carabidae*) Linnaeus, 1758. Результатом роботи є морфометричний аналіз 27 показників грегарин, які визначають розміри клітини паразита, в умовах чотирьох типологічних екосистем у центральній частині степової зони України. *C. melanocephalus* визначено як найбільш масовий серед територіальних умов із різним типом геоботанічних формувань та антропотехногенного пресингу. Рівень інвазії грегаринами тісно пов’язаний із рівнем вологи в межах кожної пробної площини, який формується в особливих умовах мікрорельєфу на ділянках дослідження. Виявлено взаємозв’язк між показниками морфометричної видової ідентифікації апікомплексних із їх загальною чисельністю на одну одиницю господаря. Використовуються загальноприйняті методи польової ентомології та лабораторних досліджень при визначенні апікомплексних кишкового тракту турунів. При мікроскопії шлункового тракту турунів використовується фізіологічний розчин, який зменшує похибку осматичного тиску на мембрани клітини грегарини при фіксації основних метричних показників форми грегарин, які є основними показниками для достовірної ідентифікації одноклітинних паразитів до таксономічного роду та виду. Виявлено максимальні й мінімальні показники інвазії. Найбільша інвазія паразитами виявлена в умовах першої пробної площини, придолинно-балочного типу ландшафту пристінного типу лісу. Кількість особин становить 11,0 % від загальної вибірки ентомологічного матеріалу, із них заражено 27,2 %, самців – 30,7 %, самок – 25,0 %. Популяційна динаміка тут виражена більш стабільно, що зумовлює високе число заражених особин. Найменшим показником зараженості характеризується лісопаркова зона третьої пробної площини. Щільність популяції становить 18,6 % від загальної вибірки *C. melanocephalus* серед пробних площ, кількість заражених особин – 15,1 %, самців серед них – 23,0 %, а самок – 10,0 %. В умовах цієї пробної площині значно виражений антропотехногенний вплив на хазяїна та паразита. Достовірних відмінностей між інвазією в структурі популяції за статевою ознакою не виявлено за період дослідження й окремо за кожний місяць. Однаково фіксується нелінійний розподіл кількості паразитів на одну одиницю хазяїна у зв’язку зі статевою ознакою. Серед основних морфометричних показників використані метричні характеристики і їх пропорційне співвідношення, для достовірнішого визначення виду апікомплексних паразитів. Робота включає одну таблицю морфометричних індексів та дев’ять мікрофотографій трофозоїтів і сизигіїв для *Gigaductus exiguis* зі шлункового тракту турунів. У табличних даних наведено індекси видової ідентифікації з позначенням мінімальних і максимальних величин.

Ключові слова: gregarinasina, carabidae, біогеоценологія, протистологія, польова зоологія, екологія.

Gregarina *Gigaductus Exiguus* (*Gigaductus*) Parasites *Calathus Melanocephalus* (*Carabidae*) in the Central Part of the Steppe Zone of Ukraine

Pavlo Kobeza, Oleksandr Pakhomov

Oles Honchar Dnipro National University, Dnipro, Ukraine

Correspondence: kobeza.pavel@gmail.com

Resume. The article presents the species identification and variability of indices of morphometric indices for the species *Gigaductus exiguus* (*Gigaductus*) Wellmer, 1911, as a parasite of the intestinal tract of one of the mass species of ground beetles *Calathus melanocephalus* (*Carabidae*) Linnaeus, 1758. The result of the work is a morphometric analysis of 27 Gregarin indices determine the size of the parasite's cell, under the conditions of four typological ecosystems in the central part of the steppe zone of Ukraine. *C. melanocephalus* is defined as the most massive among the territorial conditions with different types of geobotanical formations and anthropogenic technogenic pressure. The level of invasion of Gregarin is closely related to the level of moisture within each trial area, which is formed under special microrelief conditions in the study sites. The interrelations between the indices of morphometric species identification of apicomplexes from their total number per one unit of the host have been revealed. Common methods of field entomology and laboratory studies are used to determine apicomplexes of the intestinal tract of ground beetles. Microscopy of the stomach tract of ground beetles uses a physiological solution that reduces the error of the osmotic pressure on the membrane of the gregarine cell while fixing the basic metric indicators of the form of the gregarins, which are the main indicators for the reliable identification of single-cell parasites to the taxonomic genus and species. The maximum and minimum rates of invasion were revealed. The most invasion by parasites was found in the conditions of the first trial area, the dolin-beam type of the landscape of the wall type forest. The number of individuals is 11,0 % of the total sample of entomological material, 27,2 % of them are infected, 30,7 % of males and 25,0 % of females. Population dynamics here is more stable, which causes a high number of infected individuals. The least indicator of infestation is characterized by a forest-park zone of the third trial area. The density of the population is 18,6 % of the total sample of *C. melanocephalus* among trial plots, the number of infected individuals is 15,1 %, the males among them are 23,0 %, and females – 10,0 %. In the conditions of this trial area, the pronounced anthropo-technogenic influences on the host and parasite are significant. There were no significant differences between the invasion in the sex structure of the population for the study period and separately for each month. All the same, a non-linear distribution of the number of parasites per one unit of the host is recorded in connection with gender. Among the main morphometric indicators, metric characteristics and their proportional relationship were used to reliably determine the appearance of apicomplexes of parasites. The work includes one table of morphometric indices and nine microphotographs of trophozoites and syzygia for *Gigaductus exiguus* from the stomach path of ground beetles. In the tabular data are given indexes of species identification with the indication of the minimum and maximum values.

Key words: gregarinasina, carabidae, biogeocenology, protistology, field zoology, ecology.

Вступ

Під час дослідження екологічних систем різних рівнів організації виникає необхідність дослідження компонентів зооценозу. Основним компонентом дослідження біологічного різноманіття є необхідність установлення повного списку компонентів зооценозу [3]. Дослідження міжвидових та паразитичних взаємовідносин між представниками різних видів є одним із фундаментальних напрямів зоологічних й екологічних досліджень [4].

Мета дослідження – визначення видового різноманіття грегарин для виду турунів *Calathus (Neocalathus) melanocephalus melanocephalus* (Linnaeus, 1758) [10] на території центральної частини степової зони України за результатами досліджень, відобразити варіативність морфометричних показників у різних типах екосистем.

Актуальність роботи на сьогодні полягає в необхідності фундаментальних біогеоценотичних досліджень такої тематики [5, 6, 7]. В умовах центральної

частини степової зони України такі дослідження проводили виключно фрагментарно. Комплекс підстилкової мезофауни в регіоні вивчено достатньо повно й вичерпно, однак матеріали з ендоконсортивних зав'язків турунів із грегаринами практично не трапляються в наукових публікаціях.

Матеріал та методи дослідження

Матеріал для дослідження зібрано на території центральної частини степової зони України. В адміністративному поділі Дніпропетровської області виділено чотири пробні площини в умовах різних екосистем із різним типом антропогенного навантаження. Видову ідентифікацію грегарин проведено за міжнародними протистологочними методами. Методом морфометричної ідентифікації описано 27 індексів для гамонтів грегарин [8, 9, 13, 17]. Лабораторне дослідження жуків проводили відповідно до загальноприйнятих методик ентомологічних досліджень [2, 11, 12]. Для детального дослідження взято зоб, шлунок і всі відділи кишечника [3]. При встановленні особливостей ендоконсортивних паразитичних зав'язків використано комплексні методики біогеоценотичного дослідження [1, 7, 14].

Результати дослідження та їх обговорення

Результатом роботи є характеристика мінливості й варіативності індексів морфометричного визначення кишкових найпростіших в умовах різного типу рослинності з урахуванням фактичного впливу факторів навколошнього середовища [24]. Об'єктом дослідження є група субпопуляцій одного з найбільш масових видів карабідофауни центральної частини степової зони України [14, 15, 16]. Дослідження, в яких розглядали питання про паразитування грегарин у представниках карабідофауни Дніпро-

петровської області, проводили, проте вони не включали видове різноманіття кишкових паразитів для *C. melanocephalus*. Після польового збору матеріалу й проведеного лабораторного розтину в кишечнику *C. melanocephalus* виявлено паразитуючі грегарини [21, 23]. За період із травня до липня 2015 р. в умовах пробних площин зібрано 172 жуки. Пробні площини, на території яких проводилися дослідження, обрано за типологічними ознаками, які найбільш характерні для центральної частини Дніпропетровської області, що включає вирішення спірних питань при екстраполяції отриманих результатів на схожі типи екосистем.

Пробні площини для проведення ентомологічного дослідження обрано з урахуванням типологічних властивостей біогеоценозів, які домінують у центральній частині степової зони України. У роботі представлено результати в чотирьох типах екосистем. Кожна з них має характерний рівень факторів, які впливають на представників популяції карабідофауни, котрих ми дослідили. Серед факторів виділено загальний рівень антропогенного й техногенного навантаження (промислове забруднення, господарська та рекреаційна діяльність), загальний рівень суцесійних процесів в екосистемі й особливості геоботанічних умов, які впливають на субпопуляції *C. melanocephalus* як представника підстилкової мезофууни [10, 19, 22].

Для достовірності відображення варіативних змін морфометричних показників грегарин кожна географічна зона розміщена на відстані понад 12 км від інших, щоб уникнути перетину між представниками з різних субпопуляцій жуків *C. melanocephalus*. Розрахунок пересування турунів під час локальних міграцій засвідчує, що за інформацією літературних джерел, відстань понад 12 км за добу туруни цього виду не долають, а отже, відстань між пробними площинами вибрано доцільно для того, щоб виключити

фактор перельоту *C. melanocephalus* на інші пробні площини дослідження [27].

Жуки виду *C. melanocephalus* трапляються більше в межах певного типу екосистем, який характеризується кам'яни-

стим і піщаним ґрунтом та сухим мікрокліматом. Відповідні умови проживання виділено на кожній пробній площині й на них проведено збір матеріалу [25].

Матеріал для протистологічного



Рис. 1. Загальний вигляд трофозоїтів виду *Gigaductus exiguius*, виявлених у туруні *C. melanocephalus*. Шкала 10 мікрометрів

дослідження відібрано в період із травня до липня 2015 р., ручним розбором підстилки та опалого деревостану. Загальна кількість жуків *C. Melanocephalus* за площинами складає 172 жуки (перша пробна ділянка – 19, друга – 47, третя – 32, четверта – 74 жуки відповідно). Кількість зібраних матеріалу відображає загальну картину зараження грекаринами *C. Melanocephalus* для Центрального регіону середньої частини степової зони України. За результатами лабораторного розтину жуків виявлено 172 грекарини в 33 жуках. Із порівняльного аналізу статевої вибірковості й кількісної оцінки зараження багато джерел наводять суперечливі доводи [17, 18]. За висновком багатьох дослідників, достовірність не спостерігали при такому розподілі паразитів усередині популяції хазяїна. У ході дослідження в аналіз не включено цей фактор і наведено загальну характеристику видового різноманіття грекарин для регіону дослідження [24, 25, 26].

Наявність і морфологічна структура гаметоцитів юоцист є важливим критерієм, який дає змогу встановити видову принадлежність грекарин із більшою вірогідністю [7]. Фотографії життєвих форм грекарин у стадії гамонтів і сизигіїв представлено вижче.

Найбільшу щільність популяції спостерігасмо в умовах санітарної зони Придніпровської ТЕС, виявлено 43,0 % від загальної кількості жуків, зібраних за період дослідження для цього виду. Серед жуків, зібраних в умовах цієї пробної площини, виявлено 36,3 % заражених особин, із них 15,3 % – заражені самці і 50,0 % – самки. Другою за щільністю популяцією, виходячи з кількості особин у загальній вибірці, є субпопуляція смт Стари Кодаки – 27,3 % від загальної вибірки. Заражених особин на цій території 21,2 % жуків, із яких самців – 30,7 %, а самок – 15,0 %. На території лісопаркової зони жм Діївка щільність популяції *C. melanocephalus* становить 18,6 % від загальної вибірки,

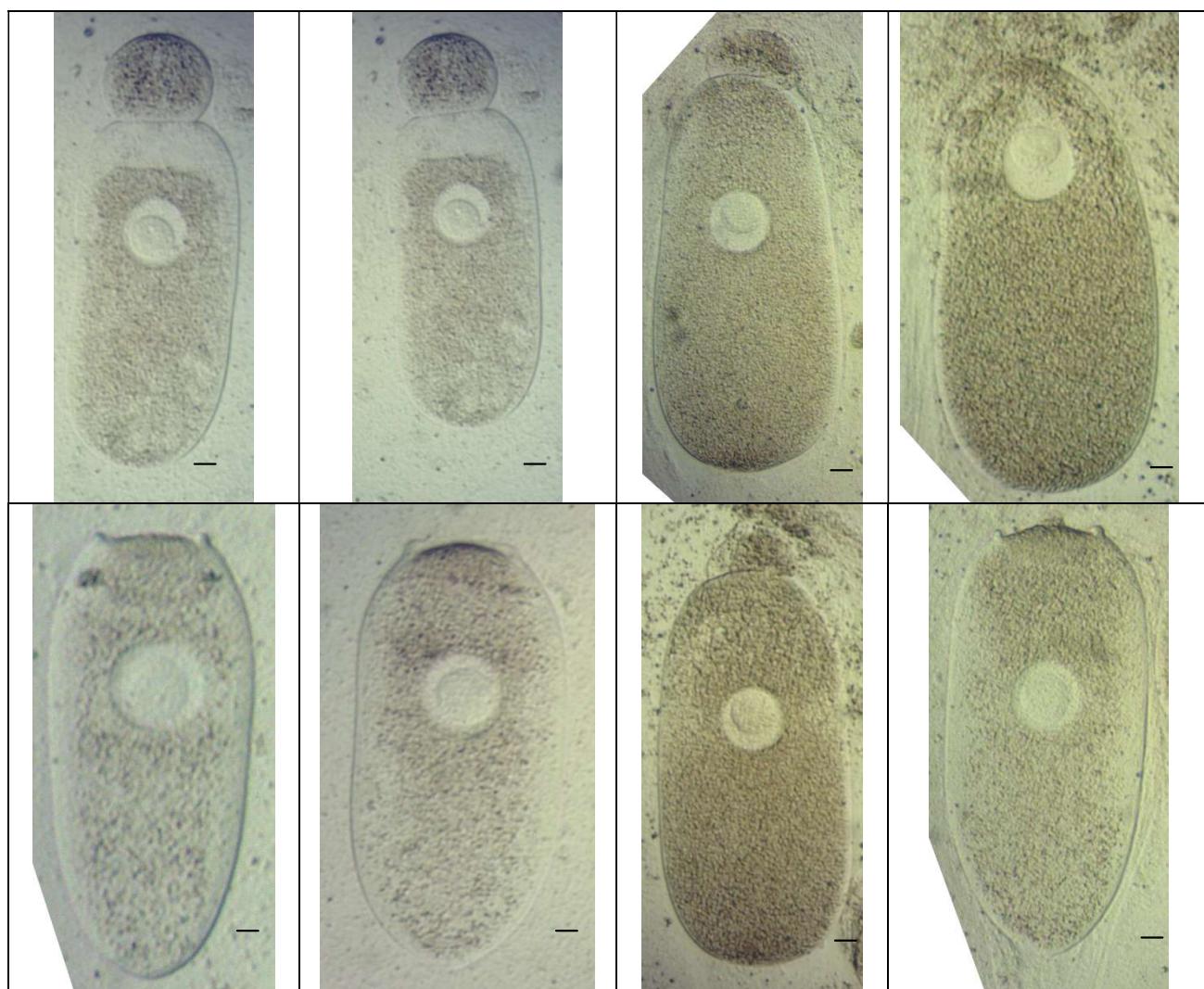


Рис. 2. Загальний вигляд трофозоїтів виду *Gigaductus exiguis*, виявлених в туруні *C. melanocephalus*. Шкала 10 мікрометрів

кількість заражених особин – 15,1 %, самців серед них – 23,0 %, а самок – 10,0 %. Для ділянки пристінного лісу в околицях села Андріївка загальна сума жуків від загальної вибірки становить 11,0 %, із них заражено – 27,2 %, самців – 30,7 %, самок – 25,0 %. Достовірних відмінностей між інвазією кількісного обліку грегарин на одну особину хазяйна й статевої структури популяції не виявлено.

Проведено 756 розрахунків достовірності відмінностей між показниками лінійних розмірів й індексів розмірності грегарин [2, 24]. Виявлено в

ході лабораторних досліджень у кишечнику турунів 172 грегарини та визначено згідно з прийнятыми методиками морфометричних показників [3, 4, 5]. В описовій статистиці використовують середнє значення й стандартне відхилення ($X \pm SD$) [3, 4]. Нижче представлено підсумкові результати Варіативності морфометричних показників грегарин *Gigaductus exiguis* Wellmer, 1911 та їх відмінності за пробними площинами.

У дослідженні *Gigaductus exiguis* варто виділити деякі морфологічні особливості.

Протомерит круглий, склепінчастий, завжди більший за ширину, ніж у висоту. Ця морфологічна особливість добре виражена й зберігається у формі сизигію в примітів. Протомерит сателіту рівномірно плоский і розмірами становить до чверті загальної довжини тіла сателіта. Дейтомерит широкий і часто в середній частині розширений до заднього хвостового кінця [5, 9, 26]. Він закінчується з широким округленням. Ядро кругле та розміщується в середині третині дейтомерита. Діаметр ядра складає 7–10 μm . Діаметр варіює в межах 3–5 μm . Приміт і сателіт досягають максимальної довжини 150 μm при ширині 50 μm [9, 25].

При морфометричному аналізі основних індексів видової відповідності вид визначено представником роду *Gigaductus*. У світовій літературі вид описаний під назвою *Gigaductus exigui* Wellmer, 1911 [3, 4, 6]. У таксономічному положенні *G. Exiguus* належить до роду *Gigadudus* Crawley, 1903. У роботі Geus за 1969 р. [9] наведено характеристику для цього роду. Менші грегарини пов’язані в пари сизигії й утворюють собою гаметоцисту. Відмінністю гаметоцист цього виду є виведення ооцитів по одній через спородукти. Ооцити мають циліндричну форму, на полюсах не відсутні ущільнення [5, 7, 9, 25].

Таблиця 1
Варіативність морфометричних показників для виду *Gigaductus exigui*, виявленого в кишечнику представників субпопуляції *C. melanocephalus* в умовах центральної частини степової зони України. Розміри вказані в мікрометрах

Показник	ПП 1, n=64, μm		ПП 2, n=35, μm		ПП 3, n=54, μm		ПП 4, n=19, μm		
	Mean \pm SD	Min – Max	Mean \pm SD	Min – Max	Mean \pm SD	Min – Max	Mean \pm SD	Min – Max	
Protomerite	PL	12,12 \pm 4,1	5,83-24,1	13,24 \pm 3,9	6,47-23,53	11,43 \pm 3,9	5,83-24,1	12 \pm 4,16	7,44-24,10
	PWE	10,67 \pm 1,5	5,26-15,1	10,75 \pm 1,3	8,21-13,72	10,68 \pm 1,5	5,26-15,1	10,29 \pm 1,7	5,26-12,69
	PWM	11,91 \pm 1,5	9,42-16	11,97 \pm 1,5	9,42-15,00	11,83 \pm 1,5	9,42-16	11,85 \pm 1,5	10,13-15,00
	PLAM	6,52 \pm 2,45	3,01-12,3	7,12 \pm 2,48	3,01-12,12	6,19 \pm 2,44	3,01-12,3	6,33 \pm 2,49	3,78-12,31
	PLPM	5,60 \pm 1,93	1,92-11,7	6,12 \pm 1,65	3,46-11,41	5,24 \pm 1,78	1,92-11,7	5,67 \pm 2,04	3,65-11,79
	PDSW	11,41 \pm 1,5	8,78-14,8	11,42 \pm 1,3	8,78-14,1	11,40 \pm 1,5	8,78-14,8	11,52 \pm 1,8	9,94-14,81
	PL/PWE	1,16 \pm 0,44	0,45-2,95	1,23 \pm 0,32	0,54-1,96	1,10 \pm 0,44	0,45-2,95	1,23 \pm 0,60	0,64-2,95
	PL/PWM	1,02 \pm 0,33	0,43-2,12	1,10 \pm 0,27	0,52-1,70	0,97 \pm 0,33	0,43-2,12	1,04 \pm 0,41	0,58-2,12
	PL/PDSW	1,07 \pm 0,37	0,43-2,03	1,16 \pm 0,30	0,54-1,91	1,02 \pm 0,36	0,43-2,03	1,09 \pm 0,46	0,57-2,03
	PLAM/PL	0,54 \pm 0,06	0,45-0,76	0,53 \pm 0,05	0,45-0,65	0,54 \pm 0,06	0,45-0,76	0,52 \pm 0,06	0,46-0,76
	PLAM/PLPM	1,20 \pm 0,41	0,82-3,17	1,16 \pm 0,25	0,82-1,87	1,22 \pm 0,43	0,82-3,17	1,15 \pm 0,49	0,86-3,17
	PWM/PWE	1,13 \pm 0,17	1,03-2,40	1,12 \pm 0,05	1,05-1,25	1,12 \pm 0,18	1,03-2,40	1,18 \pm 0,30	1,07-2,40
Deutomerite	DL	41,88 \pm 7,5	27,50-66	40,43 \pm 5,6	31,67-52,12	41,91 \pm 7,7	27,50-66	45,56 \pm 8,9	37,95-66,09
	DWE	12,20 \pm 2,3	8,65-24,6	12,32 \pm 1,7	9,81-17,37	12,40 \pm 2,4	8,65-24,6	12,25 \pm 3,5	10,00-24,62
	DWM	15,58 \pm 3,1	12,1-27,6	16,08 \pm 2,3	12,12-19,3	15,63 \pm 3,3	12,1-27,6	15,34 \pm 4,5	12,12-27,63
	DLAM	11,29 \pm 2,3	5,90-15	11,56 \pm 2,2	6,15-15,00	11,37 \pm 2,2	5,90-15	11,77 \pm 1,4	10,71-14,36
	DLPM	30,59 \pm 6,8	19,5-51,7	28,88 \pm 4,5	20,45-39,81	30,53 \pm 7,1	19,5-51,7	33,79 \pm 8,1	25,51-51,73
	DL/DWE	3,52 \pm 0,78	2,03-6,17	3,36 \pm 0,73	2,03-5,04	3,46 \pm 0,76	2,03-6,17	3,80 \pm 0,49	2,68-4,49
	DL/DWM	2,76 \pm 0,61	1,92-4,04	2,58 \pm 0,58	1,92-4,04	2,76 \pm 0,60	1,92-4,01	3,10 \pm 0,58	2,13-4,01
	DLAM/DL	0,27 \pm 0,05	0,12-0,38	0,29 \pm 0,05	0,16-0,38	0,28 \pm 0,05	0,12-0,38	0,26 \pm 0,04	0,20-0,33
	DLAM/DLPM	0,38 \pm 0,10	0,13-0,61	0,41 \pm 0,09	0,19-0,60	0,39 \pm 0,10	0,13-0,61	0,36 \pm 0,07	0,25-0,49
	DWM/DWE	1,29 \pm 0,20	1,02-1,69	1,32 \pm 0,21	1,03-1,69	1,27 \pm 0,20	1,02-1,69	1,25 \pm 0,16	1,11-1,60
Indices	PTL	54,00 \pm 8,5	33,6-81,6	53,68 \pm 6,8	38,46-67,31	53,33 \pm 8,8	33,6-81,6	57,56 \pm 9,6	45,90-81,6
	PTL/PL	4,83 \pm 1,32	2,36-8,06	4,31 \pm 1,01	2,36-6,53	5,03 \pm 1,31	2,79-8,06	5,15 \pm 1,34	2,79-7,21
	DL/PL	3,83 \pm 1,32	1,36-7,06	3,31 \pm 1,01	1,36-5,53	4,03 \pm 1,31	1,79-7,06	4,15 \pm 1,34	1,79-6,21
	DWM/PWM	1,32 \pm 0,29	0,86-2,19	1,36 \pm 0,26	0,98-1,85	1,33 \pm 0,30	0,86-2,19	1,30 \pm 0,37	0,86-2,19
	PTL/DL	1,30 \pm 0,12	1,14-1,74	1,33 \pm 0,12	1,18-1,74	1,28 \pm 0,11	1,14-1,57	1,27 \pm 0,12	1,16-1,57

На чисельність і структуру популяцій комах діє велика кількість факторів. Один

із цих факторів слід досліджувати з погляду об’єднаної групи параметрів – це

взаємодія турунів із різними активними шкідливими агентами. Різні шкідливі агенти мають різну етіологію й патогенез [1, 3, 20]. Взаємодія жуків з інвазивними хворобами характеризується, в практичному сенсі, через екстенсивність та інтенсивність зараження, широтою осередку зараження, а також частотою зниження нормальної фізіологічної активності жуків на певному географічному просторі, аж до смертельних випадків і зникнення представників популяції або зміни території ареалу проживання [6, 11]. У статті наведено характеристику видів, які можна віднести до групи «умовно патогенних», через те, що дані про рівень і ступінь негативного впливу грегарин на турунів досліджуваного виду недостатньо вивчені [25, 26, 28]. У літературних джерелах траплюються згадки про позитивне симбіотичне існування споровиків в кишечнику, але, на наш погляд, взаємодія з протистами цієї групи в турунів має негативний характер [17, 18, 20].

Паразитуючі організми мають великий вплив на організм хазяїн. Залежно від рівня інвазії й ступеня шкоди, паразити здатні впливати на динаміку статевої та вікової структури популяції [21, 22]. Літературні дані про видовий склад грегарин турунів на території Дніпропетровської області мають фрагментарний характер і потребують більш детального й поглиблленого дослідження [2, 3, 14, 15]. Родина турунів є одним з основних рушійних факторів в екосистемах, який впливає на динаміку відображення кількісних і якісних характеристик між елементами ґрунтово-підстилкового комплексу, тому дослідження цього напряму можна вважати досить перспективними в майбутньому.

Висновки

Видова різноманітність кишкових грегарин зі шлунково-кишкового тракту турунів *Calathus melanocephalus* включає

тільки одну таксономічну одиницю і представлена видом *Gigaductus exiguus* (*Gigaductus*), Wellmer, 1911. Індекси морфометричної варіативності підтверджують видове визначення в ході проведених досліджень.

Виявлено максимальні й мінімальні показники інвазії. Найбільшу інвазію паразитами простежуємо в умовах першої пробної площини, придолинно-балочного типу ландшафту пристінного типу лісу. Кількість особин становить 11,0 % від загальної вибірки ентомологічного матеріалу, із них заражено 27,2 %, самців – 30,7 %, самок – 25,0 %. Популяційна динаміка тут виражена більш стабільно, що зумовлює високе число заражених особин. Найменшим показником зараженості характеризується лісопаркова зона третьої пробної площини. Щільність популяції становить 18,6 % від загальної вибірки *C. melanocephalus* серед пробних площ, кількість заражених особин – 15,1 %, самців серед них – 23,0 %, а самок – 10,0 %. В умовах цієї пробної площині значно виражений антропотехногенний вплив на хазяїна та паразита. Достовірних відмінностей між інвазією в структурі популяції за статевою ознакою не виявлено. Однаково фіксується нелінійний розподіл кількості паразитів на одну одиницю хазяїна у зв'язку зі статевою ознакою.

Література

1. Bollatti, F.; Ceballos, A. Effect of gregarines (Apicomplexa: Sporozoa) on survival and weight loss of Victorwithius similis Beier, 1959 (Arachnida: Pseudoscorpiones). *Journal of invertebrate pathology*. 2014, T. 117, pp 13–18.
2. Brygadyrenko, V.; Reshetniak, D. Morphometric variability of Clitellocephalus ophoni (Eugregarinida, Gregarinidae) in the intestines of Harpalus rufipes (Coleoptera, Carabidae). *Archives of Biological Sciences*. 2016, 68, 3, pp 587–601.
3. Brygadyrenko, V.; Reshetniak, D. Morphometric variability of Clitellocephalus ophoni (Eugregarinida, Gregarinidae) in the intestines of Harpalus rufipes (Coleoptera, Carabidae). *Archives of Biological Sciences*. 2016, 68, 3, pp 587–601.

4. Brygadyrenko, V. V.; Reshetniak, D. Y. Morphological variability among populations of *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae): What is more important-the mean values or statistical peculiarities of distribution in the population? *Folia oecologica*. 2014, 41, 2, p. 109.
5. Ceryngier, P., Twardowska, K. *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) as a host of the parasitic fungus *Hesperomyces virescens* (Ascomycota: Laboulbeniales, Laboulbeniaceae): A case report and short review. *European Journal of Entomology*. 2013, 110, 4, p. 549.
6. Clopton, R. E., Nolte, C. M. *Clitellocephalus americanus* n. gen., n. sp.(Apicomplexa: Eugregarinida: Gregarinidae) from *Cratacanthus dubius* (Coleoptera: Carabidae: Harpalinae) in the Nebraska Sandhills and *Clitellocephalus ophoni* n. comb. (Apicomplexa: Eugregarinida: Gregarinidae) from *Ophonus pubescens* (Coleoptera: Carabidae: Harpalinae) in Sète, France. *Journal of Parasitology*. 2002, 88, 4, pp 750–757.
7. Desportes, I. et al. Presence de Gregarina ophoni Tuzet et Ormieres 1956 (Eugregarina, Gregarinidae) chez *Notiobia* (*Anisotarsus*) bradytoides (Bates) (Coleoptere, Carabidae) en Equateur. *Annales de parasitologie humaine et compare*. 1980, 4, pp 32-44.
8. Desportes, I., Schrével, J. (ed.). *Treatise on Zoology-Anatomy, Taxonomy, Biology. The Gregarines (2 vols): The Early Branching Apicomplexa*. Brill, 2013.
9. Foerster, H. Gregarinien in Schlesischen Insekten. *Z. Parasitenk.*, 10; 157–209. 1939
10. Geus A. Sporentierchen Sporoza, Die Gregarinida: Die Tierwelt Deutschlands. Teil 57. Jena: VEB Gustav Fischer; 1969.
11. Gilbert, O. The natural histories of four species of *Calathus* (Coleoptera, Carabidae) living on sand dunes in Anglesey, North Wales. *Oikos*. 1956, 7, 1, pp 22–47.
12. Gudowska, A.; Drobniak, S.M.; Schramm, B.W.; Labecka, A.M.; Kozłowski, J. & Bauchinger, U. *Hold your breath beetle – Mites!* — Evolution, 2015, 70, pp 249–255.
13. Danny, H. et al. *Hesperomyces virescens* (Fungi, Ascomycota, Laboulbeniales) attacking *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) in its native range. *Chinese Science Bulletin*. 2014, 59, 5–6, pp 528–532.
14. Heger, T., Jeschke, J. M. The enemy release hypothesis as a hierarchy of hypotheses. *Oikos* 2014, 123, 6, pp 741–750.
15. Korolev, O. V., Shendrik, L.I., Bojko, O. O., Brygadyrenko, V. V. Gregarinida and Mermithida parasitism in *Pterostichus melanarius* (Coleoptera, Carabidae) in Dnipropetrovsk region. *Visn Dniproprov Univ Ser Biol Ekol*. 2009, 17(2), pp 50–64.
16. Korolev, O. V., Brygadyrenko, V. V. Influence of individual variation in the trophic spectra of *Pterostichus melanarius* (Coleoptera, Carabidae) on the adaptation possibilities of its population. *Folia Oecol*. 2014, 41(1), pp 34–43.
17. Kryzhanovskij, O. L., Belousov, I. A., Kabak, I. I., Kataev, B. M., Makarov, K. V., Shilenkov, V. G. *A checklist of the ground-beetles of Russia and adjacent lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae)*. Pensoft Publishers: Sofia, Moscow; 1995.
18. Levine, N. D. *The Protozoan Phylum Apicomplexa*, CRC Press, 2018.
19. Lipa, J. J. Studies on gregarines (Gregarinomorpha) of arthropods in Poland. Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego Polskiej Akademii Nauk, 1967.
20. Matalin, A. V. Typology of the life cycles of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Western Palearctic. *Zool Zh*. 2007, 86(10) pp. 1196–210.
21. Massot, N., Ormieres, R. Eugrégarines parasites de Coléoptères Carabiques-Données et Espèces nouvelles. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 1979, 54, 3, pp 267–275.
22. Petrusenko, A. A.; Petrusenko, S. V. *The family of ground beetles (Carabidae)*. In: Vasil'ev V. P, editor. *Pests of Agricultural Crops and Forest Plantations*. Urozhaj: Kiev; 1973, pp. 363–87.
23. Putchkov, A. V. A review of the caraboids-beetles (Coleoptera, Caraboidea) of Ukraine. *Ukrainian Entomological Journal*. 2012, 2, pp 3–44.
24. Sienkiewicz, P., Lipa, J. J. Chrząszcze z rodzin biegaczowatych (Coleoptera: Carabidae) jako żywice pasożytniczych i komensalicznych eugregaryn (Apicomplexa: Eugregarinorida)-przegląd badań z terenu Polski. *Wiadomości Entomologiczne*, 2010, 4, 29, pp. 120–128.
25. Sienkiewicz, P.; Lipa. J. Clitellocephalus ophoni (Tuzet et Ormieres, 1956) (Apicomplexa: Eugregarinida: Gregarinidae) recorded in Poland on strawberry seed beetle *Harpalus* (*Ophonus*) *rufipes* (De Geer, 1774) (Coleoptera: Carabidae). *Biological Letters*. 2009, 46, 1, pp 43–50.
26. Sienkiewicz P. et al. Prevalence of eugregarines (Apicomplexa: Eugregarinida) parasitizing in ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in various habitats. *Polish Journal of Entomology*. 2009, 78, 4, pp 351–368.
27. Thiele, H.U. *Carabid beetles in their environments*. Springer-Verlag: Berlin; 1977.
28. Tuzet, O.; Ormieres, R. Sur quelques Gregarinies de la région de Sete. *Ann Parasit Hum Comp*. 1956, 31, pp 317–30.