



УДК: 591.762.12+593.191.1

## Морфометрические особенности грегарин *Gigaductus exiguus* (Eugregarinorida, Gigaductus) кишечных паразитов *Pterostichus melas* (Coleoptera, Carabidae)

Павел Кобеза, Виктор Бригадиренко, Александр 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 межах чотирьох типологічних екосистем центральної частини степової зони України проведено дослідження апікомплексних паразитів для одного вигляду жужелиць. У роботі наведено характеристику морфологічних показників для грегарин *Gigaductus exiguus* (Wellmer, 1911), які трапляються в кишковому тракті *Pterostichus melas* (Creutzer, 1799). Представлено достовірні відмінності між рівнем зараження грегаринами в різних типах геоботанічних умов. Вид грегарин *G. exiguus* є типовим протистом паразитом для *P. melas*. У роботі подано 13 мікрофотографій із різними життєвими стадіями грегарин, які вилучені з кишечника турунів. У статтю включено чотири таблиці видової ідентифікації грегарин за морфометричними показниками. Показники наведемо в мікрометрах. Лінійна розмірність гамонтів грегарин відрізняється, порівняно з даними інших авторів. Наведемо результати морфометрії для 59 виявлених грегарин: 24 представлені у формі сизигіїв і 35 – гамонтів.

Відзначимо низьку інтенсивність й екстенсивність зараження грегаринами для *P. melas*. Лінійні характеристики та морфометричні індекси грегарин ( $n = 35$ ) збігаються з літературними даними. Довжина грегарини (TL) змінюється в межах 13,65–46,99 ( $x \pm SD - 26,60 \pm 12,17$ ) мкм. Довжина протомериту (ЛП) змінюється в межах 2,44–10,19 ( $4,78 \pm 2,24$ ) мкм. Довжина детомериту (LD) 10,77–41,79 ( $21,88 \pm 10,22$ ) мкм. Ширина протомериту (WP) – 3,65–9,49 ( $5,51 \pm 1,99$ ) мкм. Ширина детомериту (WD) у межах 3,85–10,58 ( $6,24 \pm 2,28$ ) мкм. Відношення довжин протомериту до загальної довжини грегарини (LP / TL) становить 0,11–0,22 ( $0,18 \pm 0,03$ ). Ширина протомериту до ширини дейтомериту (WP / WD) – 0,77–1,03 ( $0,89 \pm 0,07$ ). Лінійні розміри сизигіїв ( $n = 24$ ) збігаються з даними дослідників. Співвідношення приміту до сателіту (PTL / STL) склало 0,77–1,15 ( $0,96 \pm 0,09$ ). Відношення довжин протомериту приміту до протоміриту сателіту (PPL/SPL) – 0,84–1,68 ( $1,25 \pm 0,23$ ). Відношення ширини протомериту приміту до протомериту сателіту (PPWM/SPWM) – 0,78–1,19 ( $1,04 \pm 0,10$ ). Співвідношення довжин протомериту приміту до довжини протоміриту сателіту (PDL/SDL) – 0,71–1,12 ( $0,91 \pm 0,10$ ). Співвідношення ширину дейтомериту приміту до ширини дейтомериту сателіту (PDWM/SDWM) – 0,89–1,18 ( $1,06 \pm 0,07$ ). Результатом морфометрії є видова ідентифікація виду грегарини, як *Gigaductus exiguus* (Wellmer, 1911).

**Ключові слова:** паразити турунів, лінійні характеристики, морфометричні індекси, апікомплексні

## Morphometric Features of the *Gigaductus Exiguus* (Eugregarinorida, Gigaductus) Germinal Parasites *Pterostichus Melas* (Coleoptera, Carabidae)

Pavlo Kobeza, Viktor Brigadirenko, Oleksandr Pakhomov

Oles Honchar Dnipro National University, Dnipro, Ukraine  
Correspondence: kobeza.pavel@gmail.com

**Resume.** In the four typological ecosystems of the central part of the steppe zone of Ukraine, the study of apicomplex parasites for one type of beetle has been carried out. Variability of morphometric indices for the *Gigaductus exiguus* (Wellmer, 1911), which occurs in the intestinal tract of *Pterostichus melas* (Creutzer, 1799) was studied. There are significant differences in the characteristics of infection in various types of geobotanical conditions. The species of the *G. exiguus* is a typical unicellular parasite for *P. melas*. In the work 13 micrographs of gregarines are presented at different stages of life, which are extracted from the intestines. The article includes four tables of the species identification of the morphometric indices. All measurements are indicated in micrometers. The linear dimension of the gregarines gamonts is significantly different in comparison with the data of other authors. The results of morphometry for 59 detected gregarines are given: 24 organisms are presented in the form of a syzygium and 35 in the form of a gemont.

The low intensity and extensiveness of infestation by the pseudonyms for *P. melas* is noted. Linear characteristics and morphometric indices ( $n = 35$ ) coincide with the literary data. The length of the conjugate (TL) varies from 13,65 to 46,99 ( $x \pm SD - 26,60 \pm 12,17$ )  $\mu\text{m}$ . The length of the (LP) varies between 2,44 and 10,19 ( $4,78 \pm 2,24$ )  $\mu\text{m}$ . Deitomerite Length (LD) 10,77–41,79 ( $21,88 \pm 10,22$ )  $\mu\text{m}$ . The width of the protomerite (WP) is 3,65–9,49 ( $5,51 \pm 1,99$ )  $\mu\text{m}$ . The width of the deitomerite (WD) is within the range 3,85–10,58 ( $6,24 \pm 2,28$ )  $\mu\text{m}$ . The ratio of the length of protomerite to the total length of the (LP / TL) is 0,11–0,22 ( $0,18 \pm 0,03$ ). The width of the protomerite to the width of the (WP / WD) is 0,77–1,03 ( $0,89 \pm 0,07$ ). The linear dimensions of the siziges ( $n = 24$ ) coincide with the data of the researchers. The ratio of the (PTL / STL) was 0,77–1,15 ( $0,96 \pm 0,09$ ). The ratio of the protomerite length to the protomerite of the satellite (PPL / SPL) is 0,84–1,68 ( $1,25 \pm 0,23$ ). The ratio of the protomerite width of the primitive to the satellite (PPWM / SPWM) is 0,78–1,19 ( $1,04 \pm 0,10$ ). The ratio of the (PDL/SDL) – 0,71–1,12 ( $0,91 \pm 0,10$ ). The ratio of the deutomerite sweep width to the satellite deutomerite width (PDWM / SDWM) is 0,89–1,18 ( $1,06 \pm 0,07$ ). The result of morphometry is the identification of the species as *Gigaductus exiguus* (Wellmer, 1911).

**Key words:** insect parasites, gregarines, linear characteristics, morphometric indices, Apicomplexa.

## Введение

Грегарины являются наиболее распространенными паразитами членистоногих [5]. Цикл развития паразитов и специфика их взаимоотношения с хозяином затрудняют исследование паразита [6]. Жизненный цикл гregarин связан с кишечным трактом насекомого, в котором проходят развитие *Eugregarinida* [7, 8, 9]. В литературе редко встречаются данные об интенсивности и экстенсивности заражения гregarинами популяций насекомых. В ходе исследований важным аспектом является экологическая роль *Eugregarinida* и их непосредственное влияние на качественный и количественный состав популяций хозяина. Роль гregarин в жизненных функциях членистоногих не установлена окончательно. В источниках по этому вопросу встречаются различные противоречивые сведения [20]. При высокой инвазии гregarинами отдельных особей на одного хозяина наблюдается нарушение работы кишечного тракта [14, 15]. Физиология кишечника нарушается микротравмированием стенок эпителия.

выстилающего кишечника, а также в связи с закупориванием самой трубки кишечника. Цикл развития гregarин включает стадию образования гаметоцисты. Гаметоцисты имеют большие размеры по сравнению с гамонтами и сизигиями. Накапливание в заднем отделе кишечника гаметоцист приводит к нарушению работы внутренних органов насекомого [10].

В источниках литературы поднимается вопрос о паразитировании гregarин в жуке *P. melas*. Большая часть авторов, которые упоминают об этом, указывают на паразитирование в жуке *P. melas* гregarин из рода *Gigaductus* [17, 20, 21, 25].

**Цель исследования** заключается в исследовании морфометрической вариативности параметров гregarин, которые паразитируют в жуке *Pterostichus melas* (Creutzer, 1799) в условиях центральной части степной зоны Украины. Актуальность работы видится в исследовании патогенного действия паразитов на хищных жуков, которые выполняют основную регулирующую функцию в комплексах подстилочной мезофауны. Видовой состав гregarин

жужелиц изучен недостаточно и требует детального рассмотрения [2, 11]. Влияние паразитов на популяции хищных насекомых изучено фрагментарно и возникает естественная необходимость исследования консортивных взаимосвязей между жужелицами и их паразитами в разных биогеоценозах [2, 3, 4].

## Материал и методы

Материал собран в условиях пригорода г. Днепр (48°22'45" N., 35°07'59" E.). Экологические условия биотопа, в котором отобран материал представлены придолинно-балочным типом ландшафта. Из доминирующей растительности следует выделить *Acer platanoides* Linnaeus, 1753, *Tilia cordata* Miller, 1768, *Populus alba* Linnaeus, 1753, *Populus nigra* Linnaeus, 1753, *Fraxinus excelsior* Linnaeus, 1753, *Salix alba* Linnaeus, 1753, *Quercus robur* Linnaeus, 1753, которые сменяются на нечастые заросли кустарников *Crataegus monogyna* Linnaeus, 1753 и *Rosa canina* Linnaeus, 1753, которые сменяются на степное разнотравье с зарослями *Urtica dioica* Linnaeus, 1753.

Материал собран в период летних месяцев 2014–2015 гг. (июнь–август). Для паразитологического исследования методом ручного разбора подстилки отобрано в год исследований 45 жужелиц *P. melas*. После полевого сбора материала все насекомые перевезены в лабораторию для дальнейшего паразитологического анализа. Лабораторное исследование жуков проведено согласно общепринятым методикам энтомологического вскрытия. Мальпигиевые сосуды и кишечный тракт насекомых изучены методом прямой световой микроскопии с использованием разных увеличений. При исследовании морфологических особенностей грегариин использован изотонический физиологический раствор (0,9 % NaCl) во избежание осмотического нарушения морфологической структуры грегариин [3, 4, 6].

Для статистической обработки результатов исследования использован однофакторный

дисперсионный анализ в совместном расчете теста Тьюки (для  $P < 0,05$ ). Проведено 77 расчетов достоверности отличий между показателями линейных размеров и индексов размерности грегариин. В описательной статистике используется среднее значение и standard deviation (в таблицах  $X \pm SD$ ), представлены в табличных данных расчет эксцесса (Ex) и асимметрии (As).

## Результаты

Из 45 жужелиц зараженными оказались только две жужелицы. Из желудочно-кишечного тракта *P. melas* обнаружено 59 грегариин, разделенных между собой на возрастные морфологические группы, трофозоиты и сизигии. В ходе исследований не выявлено формирование гаметоцист и ооцист. Заражение грегариинами выявлено в одного самца – 28 грегариин (14 гамонтов и 14 сизигиев) и одной самки – 31 грегариина (21 гамонт и 10 сизигиев). По результатам исследования составлена таблица линейных метрических параметров из 81 индекса для определения грегариин. По морфометрическим параметрам грегариины определены как *Gigaductus exiguus*.

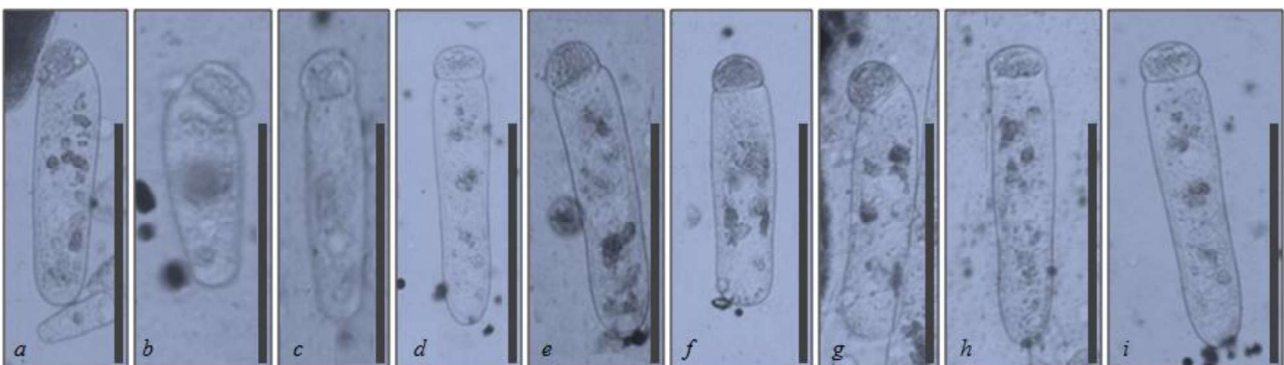
В работе по исследованию протистов жужелиц *P. melas* использована методика с расширенным числом линейных показателей. Индексы морфометрической характеристики, использованы в определении размеров грегариин, приводит в своих работах R. E. Clopton [5, 6]. Индексы позволяют с высокой точностью определить видовую принадлежность грегариин. Статистический анализ размерных параметров в полной мере не дает достаточно точных результатов по определению видовой принадлежности [5]. Это связано, в первую очередь, с тем, что инвазия грегариинами имеет особенность разновозрастных и разноразмерных грегариин на единицу одного жука. Сложность определения заключается в отсеивании грегариин, которые недостаточно сформированы для их видового определения и имеют разные показатели соотношений размеров

протомерита и дейтомерита, а также примита и сателлита [10, 11, 15]. Линейные параметры представлены в среднем значении с расчетом среднеквадратического отклонения. Представлен диапазон минимальных и максимальных показателей.

Параметры линейных размеров грегарин обнаруженных в *P. melas* и сравнительного анализа наводятся в табл. 1–4. Индексы морфометрии, которые использованы в статье, являются общепринятыми и описывают следующие показатели для определения грегарин: ACD – глубина впадины перед протомеритом сателлита, ACW – ширина впадины перед протомеритом сателлита, DL – общая длина дейтомерита, DLAM – расстояние от протомерита к перегородке дейтомерита, для дейтомерита является осью максимальной ширины, DLPM – расстояние от заднего конца дейтомерита по максимальной горизонтальной ширине дейтомерита, DWE – ширина дейтомерита в экваториальной зоне, DWM – максимальная ширина дейтомерита, NSD – расстояние от ядра к перегородке протомерит-дейтомерита, NL – длина ядра, NW – ширина ядра, PDSW – ширина перегородки септы между протомеритом и дейтомеритом, PL – общая длина протомерита, PLAM – расстояние от переднего конца протомерита к оси максимальной ширины протомерита, PLPM – расстояние от оси максимальной ширины

протомерита к септе –перегородке протомерит-дейтомерита, PTL – общая длина примита, PWE – ширина протомерита в экваториальной оси; PWM – максимальная ширина протомерита; STL – общая длина сателлита, KD – ширина кариосомы. Представленная терминология названий морфометрических линейных показателей широко используется в протистологии и в исследовании вариативности морфометрических показателей грегарин [6, 7, 17, 22].

Результаты морфометрических измерений рассматриваются однофакторным дисперсионным анализом с использованием теста Тьюки для сравнения достоверных отличий в выборке между данными других авторов, которые представлены в табл. 1. Табл. 1 включает данные Wellmer (1911), Foerster (1938), Moriggi (1943), Filipponi, 1948, а также наши данные. Приводится морфологическая характеристика гамонтов *G. exiguus*. В табл. 1 использованы данные линейных размеров для видового определения грегарин (Wellmer, 1911; Foerster, 1938; Moriggi. 1943) [10]. По результату теста Тьюки (для  $P < 0,05$ ) выявлены достоверные отличия. Достоверность отличий между линейными параметрами и индексами видового определения приводится в примечание к табл. 1.



**Рис. 1.** Общій вид трофозоитов *Gigaductus exiguus* Wellmer, 1911: a, b – общій вид незосревшого трофозоїта, с–і – середньозрастні гамонти, розмірна шкала – 10  $\mu\text{m}$

Сравнение морфометрических показателей *Gigaductus exiguus* (Wellmer, 1911)

| Авторы            | Index     | TL          | LP          | LD          | WP          | WD            | LP/TL       | WP/WD       |
|-------------------|-----------|-------------|-------------|-------------|-------------|---------------|-------------|-------------|
| Wellmer, 1911     | X ± SD    | 54.3 ± 7.3  | 11.8 ± 1.8  | 42.5 ± 5.7  | 17.6 ± 1.4  | 35.50 ± 2.88  | 0.22 ± 0.01 | 0.50 ± 0.01 |
|                   | Min – Max | 42.0 – 64.0 | 9.0 – 15.0  | 33.0 – 50.0 | 16.0 – 20.0 | 31.00 – 40.00 | 0.20 – 0.24 | 0.47 – 0.52 |
| Foerster, 1938    | X ± SD    | 62.5 ± 3.1  | 18.7 ± 1.5  | 43.7 ± 2.6  | 20.2 ± 2.6  | 25.75 ± 3.40  | 0.30 ± 0.02 | 0.79 ± 0.05 |
|                   | Min – Max | 58.0 – 65.0 | 18.0 – 21.0 | 40.0 – 46.0 | 18.0 – 23.0 | 23.00 – 30.00 | 0.28–0.32   | 0.74 – 0.85 |
| Moriggi, 1943     | X ± SD    | 69.7 ± 2.3  | 16.0 ± 1.8  | 53.7 ± 2.2  | 27.0 ± 2.1  | 50.00 ± 3.16  | 0.23 ± 0.02 | 0.54 ± 0.04 |
|                   | Min – Max | 68.0 – 73.0 | 14.0 – 18.0 | 51.0 – 56.0 | 25.0 – 30.0 | 46.00 – 53.00 | 0.20–0.25   | 0.50 – 0.59 |
| Filipponi, 1948   | X ± SD    | 70.3 ± 3.3  | 15.0 ± 1.4  | 55.3 ± 3.6  | 23.3 ± 0.8  | 45.67 ± 1.97  | 0.22 ± 0.02 | 0.56 ± 0.14 |
|                   | Min – Max | 65.0 – 73.0 | 13.0 – 17.0 | 50.0 – 60.0 | 22.0 – 24.0 | 43.00 – 48.00 | 0.18–0.24   | 0.47 – 0.85 |
| Наши данные, 2015 | X ± SD    | 26.6 ± 12.1 | 4.7 ± 2.2   | 21.8 ± 10.2 | 5.5 ± 1.9   | 6.24 ± 2.28   | 0.18 ± 0.03 | 0.89 ± 0.07 |
|                   | Min–Max   | 13.6 – 46.9 | 2.4 – 10.1  | 10.7 – 41.7 | 3.6 – 9.4   | 3.85 – 10.58  | 0.11 – 0.22 | 0.77 – 1.03 |
| Tukey's test      |           | f           | g           | a, h        | –           | –             | c, d, i     | b, e, j     |

Примечание. Для Wellmer (1911), n=8; для Foerster (1938), n=4; для Moriggi (1943), n=4; для Filipponi (1948), n=6; Наши данные, 2015, n=35; размеры в таблице указаны в  $\mu\text{m}$ , морфометрические индексы – в относительных единицах.

Различные буквы в столбцах показывают статистически значимые различия между средними (Tukey's test,  $P < 0.05$ ): a – достоверные отличия между Wellmer (1911) и Foerster (1938) в показателе LD; b – у этих авторов обнаружено различие в индексе WP/WD; c – Wellmer (1911) и Moriggi (1943), в индексе LP/TL; d – Wellmer (1911) и Filipponi (1948), между индексами LP/TL; e – по этим авторам обнаружено отличие в индексе и WP/WD; f – достоверные отличия между Filipponi (1948) и Moriggi (1943) в показателе TL; g – у этих авторов замечены отличия в параметре LP; h – также обнаружено отличие в параметре LD; i – обнаружены отличия в индексе LP/TL; j – обнаружены отличия в индексе WP/WD.

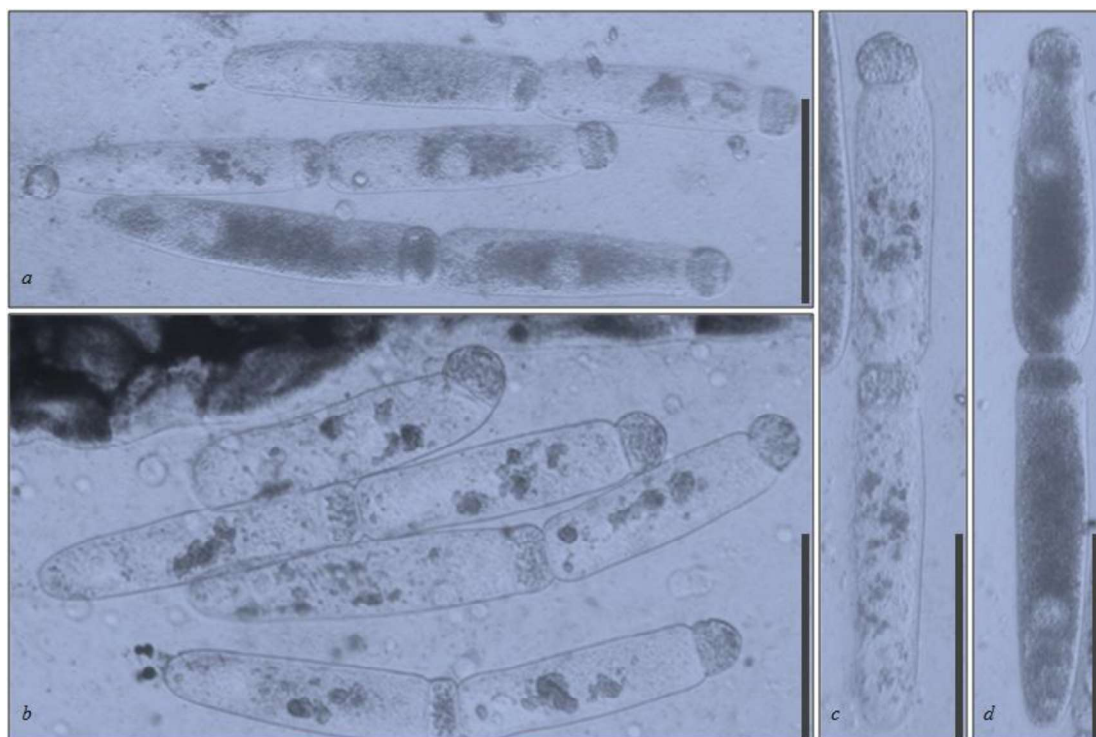


Рис. 2. Общий вид сизигиев *Gigaductus exiguus* Wellmer, 1911: a–d – общий вид созревших к размножению форм грегариин, размерная шкала – 10  $\mu\text{m}$ .

Таблиця 2

Линейные параметры гамонтов *Gigaductus exiguus* Wellmer, 1911 в условиях степной зоны Украины (n = 35)

|            |      | Морфометрический показатель | $\bar{x} \pm SD$ | Min – Max     | Ex          | As    |
|------------|------|-----------------------------|------------------|---------------|-------------|-------|
| Протомерит |      | PL                          | 4,78 ± 2,24      | 2,44 – 10,19  | 0,39        | 1,28  |
|            |      | PWE                         | 5,22 ± 1,88      | 2,88 – 9,10   | -0,71       | 0,91  |
|            |      | PWM                         | 5,51 ± 1,99      | 3,65 – 9,49   | -0,81       | 0,96  |
|            |      | PLAM                        | 2,44 ± 1,15      | 1,03 – 5,19   | -0,07       | 0,98  |
|            |      | PLPM                        | 2,33 ± 1,16      | 1,09 – 5,00   | 0,50        | 1,37  |
|            |      | PDSW                        | 4,83 ± 1,95      | 2,63 – 9,10   | -0,60       | 1,01  |
|            |      | PL/PWE                      | 0,91 ± 0,20      | 0,56 – 1,34   | -0,72       | 0,35  |
|            |      | PL/PWM                      | 0,85 ± 0,16      | 0,54 – 1,20   | -0,40       | 0,48  |
|            |      | PL/PDSW                     | 0,99 ± 0,20      | 0,56 – 1,51   | 0,43        | 0,11  |
|            |      | PLAM/PL                     | 0,51 ± 0,07      | 0,38 – 0,65   | -0,17       | 0,64  |
|            |      | PLAM/PLPM                   | 1,09 ± 0,31      | 0,64 – 1,88   | 0,89        | 1,21  |
|            |      | PWM/PWE                     | 1,06 ± 0,08      | 0,94 – 1,27   | 2,50        | 1,38  |
| Дейтомерит |      | DL                          | 21,88 ± 10,22    | 10,77 – 41,79 | -0,98       | 0,84  |
|            |      | DWE                         | 5,89 ± 2,25      | 3,46 – 10,13  | -0,85       | 0,94  |
|            |      | DWM                         | 6,24 ± 2,28      | 3,85 – 10,58  | -0,75       | 0,98  |
|            |      | DLAM                        | 3,47 ± 1,65      | 1,09 – 7,18   | -0,88       | 0,52  |
|            |      | DLPM                        | 18,32 ± 10,11    | 8,27 – 38,08  | -0,94       | 0,93  |
|            |      | DL/DWE                      | 3,64 ± 0,57      | 2,53 – 4,59   | -1,13       | -0,09 |
|            |      | DL/DWM                      | 3,42 ± 0,56      | 2,41 – 4,47   | -0,97       | 0,15  |
|            |      | DLAM/DL                     | 0,18 ± 0,10      | 0,05 – 0,40   | -0,48       | 0,78  |
|            |      | DLAM/DLPM                   | 0,24 ± 0,16      | 0,06 – 0,66   | 0,32        | 1,12  |
|            |      | DWM/DWE                     | 1,07 ± 0,05      | 0,95 – 1,20   | 0,79        | 0,22  |
|            |      | PTL                         | 26,60 ± 12,17    | 13,65 – 46,99 | -1,10       | 0,82  |
|            | Ядро |                             | NL               | 1,65 ± 0,95   | 0,77 – 5,58 | 7,97  |
|            |      | NW                          | 1,59 ± 0,79      | 0,77 – 4,81   | 7,01        | 2,20  |
|            |      | KD1                         | 1,10 ± 0,50      | 0,71 – 2,76   | 9,55        | 2,84  |
|            |      | NL/NW                       | 1,04 ± 0,28      | 0,64 – 1,92   | 1,68        | 1,09  |
|            |      | NL/KD1                      | 2,10 ± 1,02      | 0,82 – 4,50   | 1,01        | 1,10  |
| Індекс     |      | PTL/PL                      | 5,62 ± 1,00      | 4,47 – 9,22   | 4,78        | 1,99  |
|            |      | DL/PL                       | 4,64 ± 1,00      | 3,47 – 8,25   | 4,94        | 2,01  |
|            |      | DWM/PWM                     | 1,13 ± 0,09      | 0,97 – 1,29   | -0,50       | -0,02 |
|            |      | PTL/DL                      | 1,22 ± 0,05      | 1,01 – 1,31   | 6,26        | -1,96 |

Примечание. Размеры в таблице указаны в  $\mu\text{m}$ , морфометрические индексы – в относительных единицах.

Таблиця 3

Линейные параметры сизигиев *Gigaductus exiguus* в условиях степной зоны Украины (n = 24)

|        |            | Морфометрический показатель | $\bar{x} \pm SD$ | Min – Max   | Ex    | As    |
|--------|------------|-----------------------------|------------------|-------------|-------|-------|
| 1      | 2          | 3                           | 4                | 5           | 6     | 7     |
| Примит | Протомерит | PL                          | 6,70 ± 1,63      | 3,59 – 9,42 | -1,26 | -0,01 |
|        |            | PWE                         | 7,87 ± 1,01      | 5,00 – 9,04 | 1,87  | -1,38 |
|        |            | PWM                         | 8,24 ± 1,06      | 5,26 – 9,87 | 1,67  | -1,14 |
|        |            | PLAM                        | 3,39 ± 0,80      | 2,18 – 4,94 | -1,12 | 0,25  |
|        |            | PLPM                        | 3,31 ± 0,88      | 2,05 – 4,81 | -1,43 | 0,15  |
|        |            | PDSW                        | 7,43 ± 1,33      | 4,36 – 9,55 | 0,16  | -0,64 |
|        |            | PL/PWE                      | 0,85 ± 0,14      | 0,64 – 1,08 | -1,16 | 0,06  |
|        |            | PL/PWM                      | 0,81 ± 0,13      | 0,63 – 1,02 | -1,24 | 0,17  |
|        | PL/PDSW    | 0,90 ± 0,13                 | 0,72 – 1,09      | -1,39       | 0,02  |       |

| 1          | 2          | 3            | 4             | 5             | 6            | 7     |       |
|------------|------------|--------------|---------------|---------------|--------------|-------|-------|
|            |            | PLAM/PL      | 0,51 ± 0,05   | 0,45 – 0,64   | 1,17         | 1,20  |       |
|            |            | PLAM/PLPM    | 1,05 ± 0,18   | 0,83 – 1,49   | 0,47         | 1,22  |       |
|            |            | PWM/PWE      | 1,05 ± 0,03   | 1,01 – 1,12   | 1,35         | 1,33  |       |
|            | Дейтомерит | DL           | 31,53 ± 4,54  | 18,78 – 39,23 | 2,51         | -1,17 |       |
|            |            | DWE          | 8,38 ± 0,78   | 6,15 – 9,62   | 1,62         | -0,81 |       |
|            |            | DWM          | 8,67 ± 0,71   | 6,41 – 9,81   | 3,32         | -1,16 |       |
|            |            | DLAM         | 7,39 ± 3,98   | 2,63 – 14,36  | -0,66        | 0,98  |       |
|            |            | DLPM         | 24,12 ± 5,43  | 7,56 – 32,82  | 3,65         | -1,76 |       |
|            |            | DL/DWE       | 3,75 ± 0,31   | 2,90 – 4,37   | 2,24         | -0,96 |       |
|            |            | DL/DWM       | 3,63 ± 0,36   | 2,59 – 4,23   | 2,03         | -1,13 |       |
|            |            | DLAM/DL      | 0,24 ± 0,14   | 0,08 – 0,64   | 2,31         | 1,67  |       |
|            |            | DLAM/DLPM    | 0,38 ± 0,39   | 0,08 – 1,81   | 7,87         | 2,70  |       |
|            |            | DWM/DWE      | 1,04 ± 0,05   | 0,93 – 1,12   | 0,20         | -0,14 |       |
|            |            | Ядро         | NL            | 2,22 ± 0,75   | 0,82 – 4,87  | 6,36  | 1,84  |
|            |            |              | NW            | 2,29 ± 0,84   | 0,99 – 5,32  | 6,85  | 2,03  |
|            | NDS        |              | 18,32 ± 5,41  | 4,18 – 26,79  | 1,66         | -1,51 |       |
|            | KD1        |              | 0,95 ± 0,31   | 0,26 – 1,60   | 0,62         | 0,08  |       |
|            | NL/NW      |              | 0,98 ± 0,11   | 0,76 – 1,12   | -0,95        | -0,38 |       |
|            | NDS/NL     |              | 8,59 ± 2,78   | 2,93 – 14,83  | 0,18         | -0,21 |       |
|            | DL/NDS     |              | 2,11 ± 1,50   | 0,91 – 7,50   | 7,13         | 2,64  |       |
|            | NL/KD      |              | 2,45 ± 0,74   | 1,28 – 5,00   | 5,22         | 1,79  |       |
|            | Сателлит   | Протомерит   | PL            | 5,35 ± 0,75   | 3,85 – 6,35  | -0,62 | -0,70 |
|            |            |              | AcW           | 5,07 ± 1,11   | 3,46 – 8,91  | 5,59  | 1,69  |
|            |            |              | AcD           | 0,84 ± 0,23   | 0,51 – 1,41  | 0,17  | 0,68  |
|            |            |              | PWE           | 7,61 ± 1,04   | 5,45 – 10,58 | 3,10  | 0,10  |
|            |            |              | PWM           | 7,97 ± 0,96   | 5,96 – 10,26 | 1,86  | -0,51 |
|            |            |              | PLAM          | 3,04 ± 0,69   | 1,67 – 4,29  | -0,32 | -0,33 |
|            |            |              | PLPM          | 2,31 ± 0,45   | 1,73 – 3,27  | -0,58 | 0,75  |
| PDSW       |            |              | 7,13 ± 0,94   | 4,94 – 8,78   | 1,09         | -1,13 |       |
| AcW/AcD    |            |              | 6,33 ± 1,72   | 3,59 – 9,67   | -0,88        | 0,40  |       |
| AcW/PWM    |            |              | 0,64 ± 0,10   | 0,43 – 0,87   | 0,29         | 0,04  |       |
| AcD/PL     |            |              | 0,16 ± 0,04   | 0,10 – 0,25   | -0,36        | 0,54  |       |
| PL/PWE     |            |              | 0,71 ± 0,08   | 0,45 – 0,82   | 2,78         | -1,35 |       |
| PL/PWM     |            |              | 0,67 ± 0,08   | 0,47 – 0,81   | 0,26         | -0,58 |       |
| PL/PDSW    |            |              | 0,76 ± 0,10   | 0,55 – 1,01   | 1,06         | 0,11  |       |
| Дейтомерит |            |              | PLAM/PL       | 0,56 ± 0,08   | 0,43 – 0,71  | -0,75 | 0,04  |
|            |            | PLAM/PLPM    | 1,37 ± 0,46   | 0,76 – 2,48   | -0,08        | 0,67  |       |
|            |            | PWM/PWE      | 1,05 ± 0,04   | 0,97 – 1,10   | -0,42        | -0,46 |       |
|            |            | DL           | 34,77 ± 4,47  | 26,47 – 45,26 | 0,33         | -0,02 |       |
|            |            | DWE          | 7,93 ± 0,89   | 5,90 – 9,81   | 0,50         | -0,19 |       |
|            |            | DWM          | 8,25 ± 0,88   | 6,28 – 9,94   | -0,01        | 0,00  |       |
|            |            | DLAM         | 6,29 ± 4,09   | 2,88 – 14,87  | 0,10         | 1,30  |       |
|            |            | DLPM         | 28,69 ± 5,38  | 17,63 – 34,68 | 0,16         | -1,19 |       |
|            |            | DL/DWE       | 4,40 ± 0,45   | 3,32 – 5,02   | 0,09         | -0,86 |       |
|            |            | DL/DWM       | 4,23 ± 0,43   | 3,11 – 4,85   | 0,36         | -0,73 |       |
|            |            | DLAM/DL      | 0,18 ± 0,12   | 0,09 – 0,46   | -0,26        | 1,15  |       |
|            |            | DLAM/DLPM    | 0,25 ± 0,21   | 0,09 – 0,84   | 1,08         | 1,43  |       |
|            |            | DWM/DWE      | 1,04 ± 0,03   | 0,99 – 1,10   | -0,57        | 0,41  |       |
| Ядро       |            | STL          | 39,99 ± 4,66  | 26,92 – 47,44 | 1,87         | -1,27 |       |
|            | NL         | 2,17 ± 0,69  | 1,22 – 3,59   | -0,05         | 0,88         |       |       |
|            | NW         | 2,41 ± 0,65  | 1,54 – 3,78   | 0,71          | 1,29         |       |       |
|            | NDS        | 18,79 ± 2,09 | 14,17 – 25,77 | 5,28          | 1,28         |       |       |
|            | KD         | 0,91 ± 0,35  | 0,51 – 2,05   | 5,07          | 2,14         |       |       |

Окончание таблицы 3

| 1 | 2 | 3      | 4           | 5            | 6     | 7     |
|---|---|--------|-------------|--------------|-------|-------|
|   |   | NL/NW  | 0,90 ± 0,13 | 0,61 – 1,11  | –0,10 | –0,39 |
|   |   | NDS/NL | 9,33 ± 2,39 | 5,39 – 14,42 | –0,41 | 0,39  |
|   |   | DL/NDS | 1,85 ± 0,18 | 1,50 – 2,19  | –0,44 | –0,28 |
|   |   | NL/KD  | 2,56 ± 0,93 | 1,18 – 4,75  | 0,03  | 0,71  |

Примечание. См. табл. 2.

Таблица 4

**Морфометрические индексы вариативной изменчивости сизигиев *Gigaductus exiguus* в условиях степной зоны Украины (n = 24)**

|                            | Морфометрические показатели | $\bar{x} \pm SD$ | Min – Max     | Ex    | As    |
|----------------------------|-----------------------------|------------------|---------------|-------|-------|
| Примит                     | PTL                         | 38,46 ± 5,24     | 22,50 – 45,64 | 3,56  | –1,68 |
|                            | PTL/PL                      | 5,99 ± 1,34      | 4,33 – 8,19   | –1,39 | 0,46  |
|                            | DL/PL                       | 4,95 ± 1,29      | 3,33 – 7,19   | –1,35 | 0,44  |
|                            | DWM/PWM                     | 1,06 ± 0,12      | 0,89 – 1,29   | –1,03 | 0,42  |
|                            | PTL/DL                      | 1,22 ± 0,05      | 1,14 – 1,30   | –1,28 | –0,15 |
| Сателлит                   | STL/PL                      | 7,57 ± 1,09      | 5,70 – 9,81   | –0,67 | 0,13  |
|                            | DL/PL                       | 6,60 ± 1,07      | 4,70 – 8,78   | –0,74 | 0,00  |
|                            | DWM/PWM                     | 1,04 ± 0,10      | 0,78 – 1,25   | 1,04  | 0,05  |
|                            | STL/DL                      | 1,15 ± 0,07      | 0,98 – 1,34   | 4,48  | –0,15 |
| Ассоциация примит-сателлит | PTL/STL                     | 0,96 ± 0,09      | 0,77 – 1,15   | 0,17  | 0,02  |
|                            | PPL/SPL                     | 1,25 ± 0,23      | 0,84 – 1,68   | –0,86 | –0,17 |
|                            | PPWM/SPWM                   | 1,04 ± 0,10      | 0,78 – 1,19   | 0,92  | –0,73 |
|                            | PDL/SDL                     | 0,91 ± 0,10      | 0,71 – 1,12   | –0,26 | –0,08 |
|                            | PDWM/SDWM                   | 1,06 ± 0,07      | 0,89 – 1,18   | 0,17  | –0,01 |
|                            | PDWE/SDWE                   | 1,06 ± 0,08      | 0,95 – 1,22   | –0,41 | 0,32  |

Примечание. См. табл. 2.

**Обсуждение**

В источниках литературы поднимается вопрос о паразитировании грегариин в жужелицах *P. melas* [20, 21]. Основные авторы, которые упоминают об этом виде грегариин в своих работах описаны в определителе грегариин Geus 1969 [10], они указывают на паразитирование в жужелицах *P. melas* грегариин из рода *Gigaductus* (Filipponi, 1948; Foerster, 1938; Moriggi, 1943; Wellmer, 1911) [8, 9, 20, 21, 25]. Морфометрическая структура грегариин паразитирующих в *P. melas* имеет сходные морфологические особенности с многими видами рода *Gigaductus* [5, 6, 8, 10]. Грегарины являются паразитами внутренних органов членистоногих, но общий уровень патологического воздействия при низком

заражении грегаринами стремиться к минимуму. Kubilay and Gökse [15] и Zuk [26] показали в своих работах, что жизнедеятельность грегариин приводит к осложнениям в развитии и нарушении нормальной физиологии хозяина [27]. Многие виды грегариин [3, 4, 12] приспособлены к паразитированию во многих видах жуков. Часто наблюдается заражение одного вида хозяина несколькими видами грегариин [13, 16]. В литературных данных встречаются утверждения, что грегарины имеют разный уровень патологического воздействия на своего хозяина [18, 19]. Интенсивность и экстенсивность заражения выступает важным фактором, который влияет на численность и структуру популяций членистоногих [11, 13, 19]. Патогенное влияния грегариин на физиологию членистоногих не установлено



точно [24], при розвитку в великому кількості, грегарины викликають велике кількість фізіологічних ускладнень, викликаючи розвиток ряду захворювань [24, 26]. Екстенсивність і інтенсивність інвазії-рванних комах має різні співвідношення і неоднорідна по проявленню. В таксономічному положенні *G. exiguus* відноситься до роду *Gigaductus* CRAWLEY. 1903. В роботі Geus [10] приводиться характеристика для цього роду. Гаметоцисти цього виду грегарин мають особливі морфологічні відмінні ознаки. При дозріванні гаметоцисти, виведення ооцистів відбувається через довгі спородукти. Ооцисти мають циліндричну форму. На полюсах спостерігаємо ущільнення [8, 9, 20].

Протомерит має округлу сводчасту форму. Ширина протомерита завжди більше, ніж його висота. Ця морфологічна особливість добре виражена і проявляється безпосередньо в формі сизигія у приміта. Протомерит сателіта рівномірно плоский і розмірами складає до чверті загальної довжини тіла сателіта по довжині. Дейтомерит широкий і часто в середній частині розширений до заднього хвостового кінця. Він завжди закінчується з широким округленням. Ядро кругле і розташоване в середній третині дейтомерита. Geus [10] описує морфологічні особливості грегарины *G. exiguus*. Діаметр ядра складає 7–10  $\mu\text{m}$ . Діаметр варіює в межах 3–5  $\mu\text{m}$ . Приміт і сателіт досягають максимальної довжини 150  $\mu\text{m}$  при ширині 50  $\mu\text{m}$  [8, 9, 10, 20, 21].

Сферичні цисти *Gigaductus exiguus* мають відносно тонку гелеобразну оболонку. Їх діаметр знаходиться між 45–55  $\mu\text{m}$ . Мембрана на цистах має напівпрозору структуру, що полегшує спостереження за процесами розвитку грегарины. Після формування гаметоцисти в кишечнику комахи-хазяїна [15, 18, 23, 26, 27] з наступним перебуванням во вологих умовах призводить до формування і викиду спородуктів.

Гаметоцисти мають розміри 70–95  $\mu\text{m}$  і мають спородукти довжиною до 18–20  $\mu\text{m}$ . Порівняно з розмірами гаметоцист, ооцисти мають достатньо менші розміри. Їх довжина складає 11–12  $\mu\text{m}$ , ширина – 4,5–5  $\mu\text{m}$ . Вони мають циліндричну форму і ущільнення на полюсах [25].

В роботах Wellmer [25] цей вид грегарины зустрічається в кишечнику у іншого виду жуки – *Pterostichus niger* (Schaller., 1783). Спираючись на роботи своїх попередників, Filipponi (1948) і Moriggi (1943) описали внутріклітинний апарат грегарины і морфологічні особливості для цього виду грегарины. Moriggi (1943), вказує на максимальну довжину сизигія в 120  $\mu\text{m}$ , максимальну ширину 30  $\mu\text{m}$ . Filipponi (1948) підтверджує ранні дані з робіт Wellmer (1911) [10, 25]. При перегляді таксономічної характеристики роду *Gigaductus* в 1948 г. Також він підтвердив особливості роду *Gigaductus*, які описані в роботах Crawley в 1903 г. (Filipponi, 1948) [5, 17, 20, 25].

Довжина гамонтов, за нашими результатами (TL), змінюється в межах 13,65–46,99 ( $x \pm SD = 26,60 \pm 12,17$ )  $\mu\text{m}$ , довжина протомерита (LP) змінюється в межах 2,44–10,19 ( $4,78 \pm 2,24$ )  $\mu\text{m}$ . Довжина дейтомерита (LD) 10,77–41,79 ( $21,88 \pm 10,22$ )  $\mu\text{m}$ . Ширина протомерита (WP) – 3,65–9,49 ( $5,51 \pm 1,99$ )  $\mu\text{m}$ . Ширина дейтомерита (WD) – в межах 3,85–10,58 ( $6,24 \pm 2,28$ )  $\mu\text{m}$ . Відношення довжини протомерита до загальної довжини грегарины (LP/TL) складає 0,11–0,22 ( $0,18 \pm 0,03$ ). Ширина протомерита до ширини дейтомерита (WP/WD) – 0,77–1,03 ( $0,89 \pm 0,07$ ). З цього слід зробити висновок, що довжина гамонтов, виміряних в ході наших досліджень, показує наявність великої кількості трофозоїтів і малої кількості гамонтов в нашій загальній вибірці.

Відношення довжини приміта до сателіту (PTL/STL) склало 0,77–1,15 ( $0,96 \pm 0,09$ ). Відношення довжини протомерита приміта до протомерита сателіта (PPL/SPL) – 0,84–1,68 ( $1,25 \pm 0,23$ ). Відношення ширини протомерита приміта до протомерита

сателлита (PPWM/SPWM) – 0,78–1,19 ( $1,04 \pm 0,10$ ). Отношение длины протомерита примита к длине протомерита сателлита (PDL/SDL) – 0,71–1,12 ( $0,91 \pm 0,10$ ). Отношение ширины дейтомерита примита к ширине дейтомерита сателлита (PDWM/SDWM) – 0,89–1,18 ( $1,06 \pm 0,07$ ). Вид грегариин определен как *Gigaductus exiguus* (Wellmer, 1911).

## Выводы

Исследована изменчивость линейных показателей грегарины *Gigaductus exiguus* (Wellmer, 1911), которые являются паразитами *Pterostichus melas* в условиях степной зоны Украины. Линейная размерность гамонтов грегариин достоверно отличается по сравнению с данными других авторов. Зараженность грегариинами *G. exiguus* для вида жуков имеет неоднозначный характер. Из 45 жужелиц, вскрытых в ходе исследований, зараженными оказались только две жужелицы. Из 59 обнаруженных грегариин 24 грегарины представлены в форме сизигия и 35 – в форме гамонтов.

Отмечается низкая интенсивность и экстенсивность заражения грегариинами. Линейные характеристики и морфометрические индексы грегариин ( $n = 35$ ) совпадают с литературными данными. Длина грегарины (TL) изменяется в пределах 13,65–46,99 ( $x \pm SD - 26,60 \pm 12,17$ )  $\mu\text{m}$ . Длина протомерита (LP) изменяется в пределах 2,44–10,19 ( $4,78 \pm 2,24$ )  $\mu\text{m}$ . Длина дейтомерита (LD) – 10,77–41,79 ( $21,88 \pm 10,22$ )  $\mu\text{m}$ . Ширина протомерита (WP) – 3,65–9,49 ( $5,51 \pm 1,99$ )  $\mu\text{m}$ . Ширина дейтомерита (WD) – в пределах 3,85–10,58 ( $6,24 \pm 2,28$ )  $\mu\text{m}$ . Отношение длины протомерита к общей длине грегарины (LP/TL) составляет 0,11–0,22 ( $0,18 \pm 0,03$ ). Ширина протомерита к ширине дейтомерита (WP/WD) – 0,77–1,03 ( $0,89 \pm 0,07$ ). Линейные размеры сизигиев ( $n = 24$ ) совпадают с данными исследователей. Отношение длины примита к сателлиту

(PTL/STL) составило 0,77–1,15 ( $0,96 \pm 0,09$ ). Отношение длины протомерита примита к протомериту сателлита (PPL/SPL) – 0,84–1,68 ( $1,25 \pm 0,23$ ). Отношение ширины протомерита примита к протомериту сателлита (PPWM/SPWM) – 0,78–1,19 ( $1,04 \pm 0,10$ ). Отношение длины протомерита примита к длине протомерита сателлита (PDL/SDL) – 0,71–1,12 ( $0,91 \pm 0,10$ ). Отношение ширины дейтомерита примита к ширине дейтомерита сателлита (PDWM/SDWM) – 0,89–1,18 ( $1,06 \pm 0,07$ ).

## Литература

1. Birthisel S. K.; Gallandt E. R.; Jabbour R. Habitat effects on second-order predation of the seed predator *Harpalus rufipes* and implications for weed seedbank management. *Biological control*, 2014, 70, pp 65–72.
2. 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, pp 109.
3. Brygadyrenko V. V.; Reshetniak D. Y. Trophic preferences of *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) with regard to seeds of agricultural crops in conditions of laboratory experiment *Baltic Journal of Coleopterology*, 2014, 14, 2, pp 179–190.
4. Brygadyrenko V. V.; Svyrydchenko A. O. Influence of the gregarine *Stenophora julipusilli* (Eugregarinorida, Stenophoridae) on the trophic activity of *Rossiulus kessleri* (Diplopoda, Julidae). *Folia Oecol.* 2015, 42, 1, pp 10–20.
5. Clopton R. E. Phylum Apicomplexa Levine, 1970: Order Eugregarinorida Léger, 1900 *Illustrated guide to the protozoa*, 2nd ed., JJ Lee, G. Leedale, D. Patterson, and PC Bradbury (eds.). Society of Protozoologists; Lawrence: Kansas, 2002, pp 205–288.
6. Clopton R. E.; Gold R. E. Effects of pH on Excystation of *Gregarina cuneata* and *Gregarina polymorpha* (Eugregarinida: Gregarinidae) *Journal of Eukaryotic Microbiology* 1995, 42, 5, pp 540–544.
7. Clopton, R. E.; Janovy Jr J. J. *Developmental niche structure in the gregarine assemblage parasitizing; Tenebrio molitor*, 1993.
8. Foerster, H. Beobachtungen über das Auftreten von Gregarinen in Insekten. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 1938, 10, 5, pp 644–673.
9. Foerster, H. Gregarinen in schlesischen Insekten. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 1938, 10, №. 2, pp 157–205.

10. Geus A. *Sporontierchen. Sporozoa: die Gregarinida der land-und süßwasserbewohnenden Arthropoden Mitteleuropas*. Fischer, 1969.
11. Hecker, K. R.; Forbes, M. R.; Leonard, N. J. Parasitism of damselflies (*Enallagma boreale*) by gregarines: sex biases and relations to adult survivorship. *Canadian Journal of Zoology*, 2002, 80, 1, pp 162–168.
12. Holland, J. M.; Luff, M. L. The effects of agricultural practices on Carabidae in temperate agroecosystems. *Integrated pest management reviews* 2000, 5, 2, pp 109–129.
13. Johny, S.; Muralirangan, M. C.; Sanjayan, K. P. Parasitization potential of two cephaline gregarines, *Leidyana subramanii* Pushkala and *Muralirangan* and *Retractocephalus dhawanii* sp. n. on the tobacco grasshopper, *Atractomorpha crenulata* (Fab.). *Journal of Orthoptera Research*, 2000, pp 67–70.
14. Kim, J. I. Morphological and molecular characterizations of the Gregarina sp. (Apicomplexa: Protozoa) parasitizing on *Phaedon brassicae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2014, 17, 1, pp 1–5.
15. Kubilay, Er. M.; Gökce, A. Effect of *Diplocystis tipulae* sherlock (Eugregarinida: Apicomplexa), a coelomic gregarine pathogen of tipulids, on the larval size of *Tipula paludosa* Meigen (Tipulidae: Diptera). *Journal of invertebrate pathology*, 2005, 89, 2, pp 112–115.
16. Lebedovskaya, M. V. The defeat of the bivalves of river Black (Sevastopol) by gregarines *Nematopsis portunidarum* (Frenzel, 1885). *Scientific Notes of Vernadsky Taurida National University. Series Biology, chemistry*, 2013, 26(4), pp 85–93.
17. Lipa, J. J. *Studies on gregarines (Gregarinomorpha) of arthropods in Poland*. – Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego Polskiej Akademii Nauk, 1967.
18. Locklin, J. L.; Vodopich, D. S. Bidirectional gender biases of gregarine parasitism in two coexisting dragonflies (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 2009, 38, 2, pp 133–140.
19. Schreurs, J.; Janovy, Jr. J. Gregarines on a diet: The effects of host starvation on *Gregarina confusa* Janovy et al.; 2007 (Apicomplexa: Eugregarinida) in *Tribolium destructor* Uyttenboogaart, 1933 (Coleoptera: Tenebrionidae) larvae. *Journal of Parasitology*, 2008, 94, 3, pp 567–570.
20. Sienkiewicz, P.; Lipa, J. J.; Skalski, T. *Ancyrophora gracilis* LEGER, 1892 and *Actinocephalus permagnus* Wellmer, 1910 (Eugregarinorida: Apicomplexa) in natural populations of ground beetles (Coleoptera, Carabidae)—hosts preferences, intensity and seasonal dynamic. *Baltic Journal of Coleopterology*. 2015, 15, 1, pp
21. Sienkiewicz, P.; Lipa, J. J. Chrzęszcze z rodziny biegaczowatych (Coleoptera: Carabidae) jako żywicieli pasożytniczych i komensalicznych eugregaryn (Apicomplexa: Eugregarinorida)—przegląd badań z terenu Polski. *Wiadomości Entomologiczne* 2010, 4, 29, pp 120–124.
22. Simdyanov, T. G. Gregarinaea Dufour, 1828—Gregarinyi [Gregarinaea Dufour, 1828—Gregarines]. *Protisty. Rukovodstvo po zoologii [Protists. Guide to zoologists]*. Science: SPb, 2007, 2, pp 20–140.
23. Thiele, H. U. Carabid beetles in their environments: a study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour. *Springer Science & Business Media*. 2012, 10, pp 14–32.
24. Vezzani, D.; Wisnivesky, C. Prevalence and seasonality of *Ascogregarina culicis* (Apicomplexa: Lecudinidae) in natural populations of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) from temperate Argentina. *Journal of invertebrate pathology* 2006, 91, 3, pp 183–187.
25. Wellmer, L. Sporozoen ostpreussischer Arthropoden. *Schriften der Physikalisch-ökonomische Gesellschaft Königsberg*, 1911, 52; pp. 103–164.
26. Zuk, M. Seasonal and individual variation in gregarine parasite levels in the field crickets *Gryllus veletis* and *G. pennsylvanicus*. *Ecological entomology*, 1987, 12, 3, pp 341–348.
27. Zuk, M. The effects of gregarine parasites on longevity, weight loss, fecundity and developmental time in the field crickets *Gryllus veletis* and *G. pennsylvanicus*. *Ecological entomology*, 1987, 12, 3, pp 349–354.