

Роль коллембол в реализации жизненного цикла цестоды
Arostrilepis tenuicirrosa Makarikov, Gulyaev et Kontrimavichus, 2011

The role of Collembola in life cycle implementation of cestode
Arostrilepis tenuicirrosa Makarikov, Gulyaev et Kontrimavichus, 2011

Л.А. Ишигенова*, **, А.В. Кривопапов*, О.Г. Березина*
L.A. Ishigenova*, **, A.V. Krivopalov*, O.G. Berezina*

* Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия.

* Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Frunze Str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

** Новосибирский государственный педагогический университет, ул. Вилуйская 28, Новосибирск 630126 Россия. E-mail: ishigenova@ngs.ru.

** Novosibirsk State Pedagogical University, Vilyuiskaya Str. 28, Novosibirsk 630126 Russia.

Ключевые слова: коллемболы, промежуточные хозяева, цистицеркоиды, цестоды, грызуны.

Key words: collembola, intermediate host, cysticercoid, cestoda, rodents.

Резюме. Впервые при экспериментальном исследовании коллембол прослежено личиночное развитие *Arostrilepis tenuicirrosa* — паразита полёвок (*Myodes*). Приведено полное описание стадий ларвогенеза.

Abstract. Larva development of cestode *Arostrilepis tenuicirrosa* in Collembolla has been studied experimentally for the first time. All stages of larvogenesis are described.

Исследования жизненного цикла цестоды *Arostrilepis tenuicirrosa*, проводимые на северо-востоке Алтая, показали, что его реализация протекает с участием первичнобескрылых насекомых — коллембол (Hexapoda, Collembola). Впервые жизненные циклы *Arostrilepis horrida* и *A. beringiensis*, протекающие с участием коллембол, были изучены Л.В. Смирновой [Смирнова, 1980]. Однако последние морфологические и молекулярно-генетические исследования показали, что *A. horrida* является комплексным видом. В результате ревизии было выделено и описано 11 новых видов [Makarikov et al., 2001, 2012, 2013; Makarikov, Kontrimavichus, 2001]. В проведённых нами исследованиях коллемболы экспериментально были заражены зрелыми яйцами *A. tenuicirrosa*.

A. tenuicirrosa — транспалеарктический вид плоских червей с диксенным циклом развития [Galbreath et al., 2013]. Дефинитивными хозяевами этого вида цестод являются полёвки рода *Myodes*. Инвазионные яйца цестод вместе с экскрементами дефинитивных хозяев проглатываются беспозвоночными животными, которые выполняют роль промежуточных хозяев. Наши исследования позволили установить, что коллемболы являются промежуточными хозяевами данной цестоды, а также проследить основные стадии её личиночного развития.

Материал и методы

Для изучения заражённости коллембол в природе материал отбирали в местах скопления грызунов. Постилка, корневища, луковицы и прикорневые части растений вместе с верхним слоем почвы (1–2 см) помещали во влажные матерчатые мешки и транспортировали в лабораторию. Выгонка микроартропод происходила в течение 3–7 суток до полного высыхания субстрата на модифицированном эклекторе Тульгрена, на сито которого помещали субстрат слоем не более 2 см, а под воронкой устанавливали стеклянный стакан (50 мл), на 2/3 заполненный водой.

Вышедших коллембол для вскрытия собирали ежедневно с поверхности воды микробиологической петлёй, перенося их вместе с плёнкой поверхностного натяжения на стекло для вскрытия.

Для заражения использовали лабораторную культуру коллембол двух видов разных жизненных форм (*Deuteraphorura variabilis* Pomorski, 1996 — почвенная форма, *Sinella coeca* (Schött, 1896) — подстилочная форма (рис. 1)), которые содержались при комнатной температуре. Стоковая культура содержалась в 1-литровых пластиковых контейнерах, залитых смесью гипса с активированным углём в объёмном соотношении 9:1, слоем не менее 1,5–2 см (такой слой создаёт оптимальную для микроартропод влажность и предотвращает появление конденсата в садке). В качестве пищи использовали дефаунизированный высушиванием опад берёзы с добавлением высушенной крапивы (10:1 по объёму). Перед закладкой в контейнеры смесь слегка увлажняли.

Для заражения коллембол извлекали из стоковых культур с помощью модифицированного эклектора, помещали в садки объёмом 125 мл³,



Рис. 1. *Sinella coeca* (Schött, 1896).
Fig. 1. *Sinella coeca* (Schött, 1896).

заполненные смесью гипса с активированным углём в объёмном соотношении 9:1 слоем не менее 1,5–2 см. Перед заселением коллембол гипс увлажняли 10 мл кипячёной воды. После заражения коллембол кормили сырыми пекарскими дрожжами.

Инвазионные яйца были отобраны из зрелых маточных проглоттид цестод, извлечённых при полном гельминтологическом вскрытии кишечника полёвок. Перед кормлением коллемболы содержались без корма 2 суток, при температуре 20–25 °С. Вскрытие проводили в физиологическом растворе (0,7–0,9 %).

Измерение и фотографирование метацестод выполнены на живых личинках в стандартном растворе Рингера-Локка с помощью фазово-контрастного микроскопа Axiolab и микрофотокамеры МС-80. Морфологию сколекса цистицеркоидов изучали на тотальных препаратах личинок, заключённых в среду Берлизе. Все размеры приведены в мм.

Результаты

Для исследования природной инвазии коллембол цестодами в течение нескольких лет было вскрыто более 1000 особей и найдено около 20 цистицеркоидов, однако определить видовую принадлежность их не удалось, так как личинки находились на стадиях сколексогенеза и не достигли инвазионной зрелости. Для подробного изучения ларвогенеза было осуществлено экспериментальное заражение коллембол яйцами цестоды *A. tenuicirrosa*, дефинитивным хозяином которой являются полёвки рода *Myodes*. При экспериментальном заражении было вскрыто около 500 особей коллембол, найдено 120 личинок цестод на различных стадиях развития.

В нашем исследовании впервые личинки цестод были обнаружены на 9-е сутки после заражения. Это были мегалосферы, лежащие в полости тела промежуточных хозяев. Диаметр окружности составлял 0,0799–0,0873. Характерной особеннос-

тью являлась вариабельность формы мегалосферы от правильной округлой до вытянуто-овальной (рис. 2, 1). На данной стадии были обнаружены 10 личинок в 3 особях коллембол, количество личинок в каждой из них было различным (3, 5, 2 соответственно).

На 10-е сутки заражения наблюдалась стадия удлинения и дифференцировки, причём метацестоды на этих стадиях присутствовали в одной и той же особи хозяина (рис. 2, 2). Размер личинок первой стадии составлял 0,194–0,233 x 0,099–0,107, они имели форму кегли. Первичная полость на этой стадии не формировалась. Личинки на следующей стадии представляли собой дифференцирующиеся сферы (диаметром 0,0776), а также с выпячиваниями на апикальном и терминальном краях — 0,2037 длиной и 0,107 шириной (рис. 2, 3). Всего на 10-е сутки было обнаружено 25 личинок в двух особях коллембол.

Стадия кавитации наблюдалась на 11-е сутки заражения (рис. 2, 4). Личинки достигли следующих размеров: циста 0,0864–0,1008 x 0,1392–0,1776, церкомер — 0,0432–0,0610 x 0,0528–0,0624, размеры первичной полости — 0,0336–0,0480 x 0,0288–0,0480. Однако образование первичной полости наблюдалось не у всех исследованных личинок. Так, например, была обнаружена личинка кеглевидной формы с размерами 0,2016 x 0,1009 без каких-либо признаков формирования первичной лакуны. Эмбриональные крючья расположены в церкомере (0,01). На данной стадии было обнаружено 30 личинок в двух особях коллембол.

Процесс сколексогенеза проходил на протяжении 3–4 суток. На 12-е сутки заражения в одной особи было обнаружено 38 личинок на данной стадии. В этот момент у личинок происходит закладка плакод присосок (рис. 3, 1). Первичная лакуна уже отсутствует. Эмбриональные крючья располагаются в дистальной части церкомера. Инвагинация происходит после сколексогенеза (после формирования присосок и ростеллюма). Толщина стенки цисты — 0,00149–0,00153.

В последующие 13–14-е сутки были обнаружены личинки на стадиях позднего сколексогенеза, а также дефинитивные (рис. 3, 2). Инвазионные метацестоды обнаруживались затем в течение 7 суток в неизменном виде.

На стадии позднего сколексогенеза обнаружено 28 цистицеркоидов в одной коллемболе. Размеры их цист составляли 0,1071–0,1083 x 0,0842–0,0800, церкомеров — 0,0872–0,088 x 0,0918–0,0920, присосок — 0,0505–0,0509 x 0,0428–0,0430. Развиваются мощные мышечные валики присосок. На данной стадии обнаруживается рудимент хоботкового аппарата округлой формы, который расположен между присосками (0,0060 x 0,0064) напоминающий ростеллюм (рис. 3, 3). Сосуды экскреторной системы обрываются в центральной части цисты. Экскреторные поры не обнаружены. Образуется задняя вырезка цисты. Стенка цисты на данной

стадии утолщается до 0,09. В четырёх из шести личинок на этой стадии обнаружены остатки первичной лакуны в церкомере.

Дефинитивная личинка имела размеры 0,1746–0,1790 x 0,1164–0,1200 (рис. 3, 4). Присоски, размером 0,07194–0,07200 x 0,03825–0,03900, активно перистальтически двигались. Стенка цисты имеет три слоя: 0,00143(1); 0,00715(5); 0,00143(1). Всего обнаружено 11 дефинитивных личинок в одной коллемболе. Их характерной особенностью является отсутствие запирательных клапанов — в апи-

кальном отделе цисты формируется утолщение и образуется едва заметная вырезка, однако запирательного клапана не образуется 0,01001(7). Шейка сформирована — 0,0452–0,046 x 0,0410–0,0417. Церкомер отделяется от цисты и подвергается резорбции (распадается на фрагменты).

Обсуждение

В структуре различных биогеоценозов коллемболы играют существенную роль. Обладая широ-

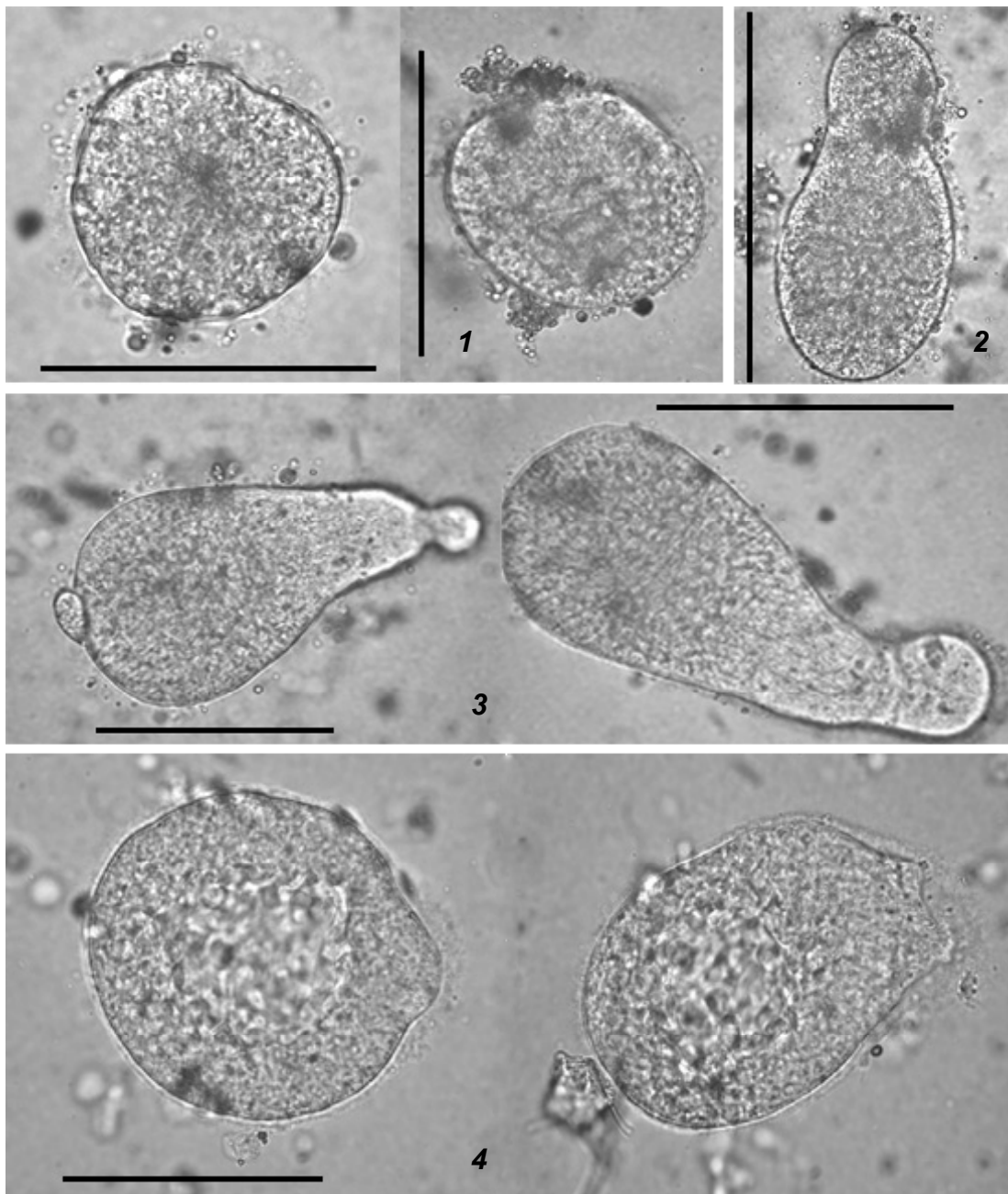


Рис. 2. *Arostrilepis tenuicirrosa*: 1 — мегалосферы; 2 — метацисты на стадии удлинения; 3 — личинка на стадии дифференцировки; 4 — стадия образования первичной лакуны. Масштабные линейки 0,1 мм.

Fig. 2. *Arostrilepis tenuicirrosa*: 1 — megalospheres; 2 — metacystodes at the stage of lengthening; 3 — larva at the stage of differentiation; 4 — the stage of lacuna primitive. Scale bars 0.1 mm.

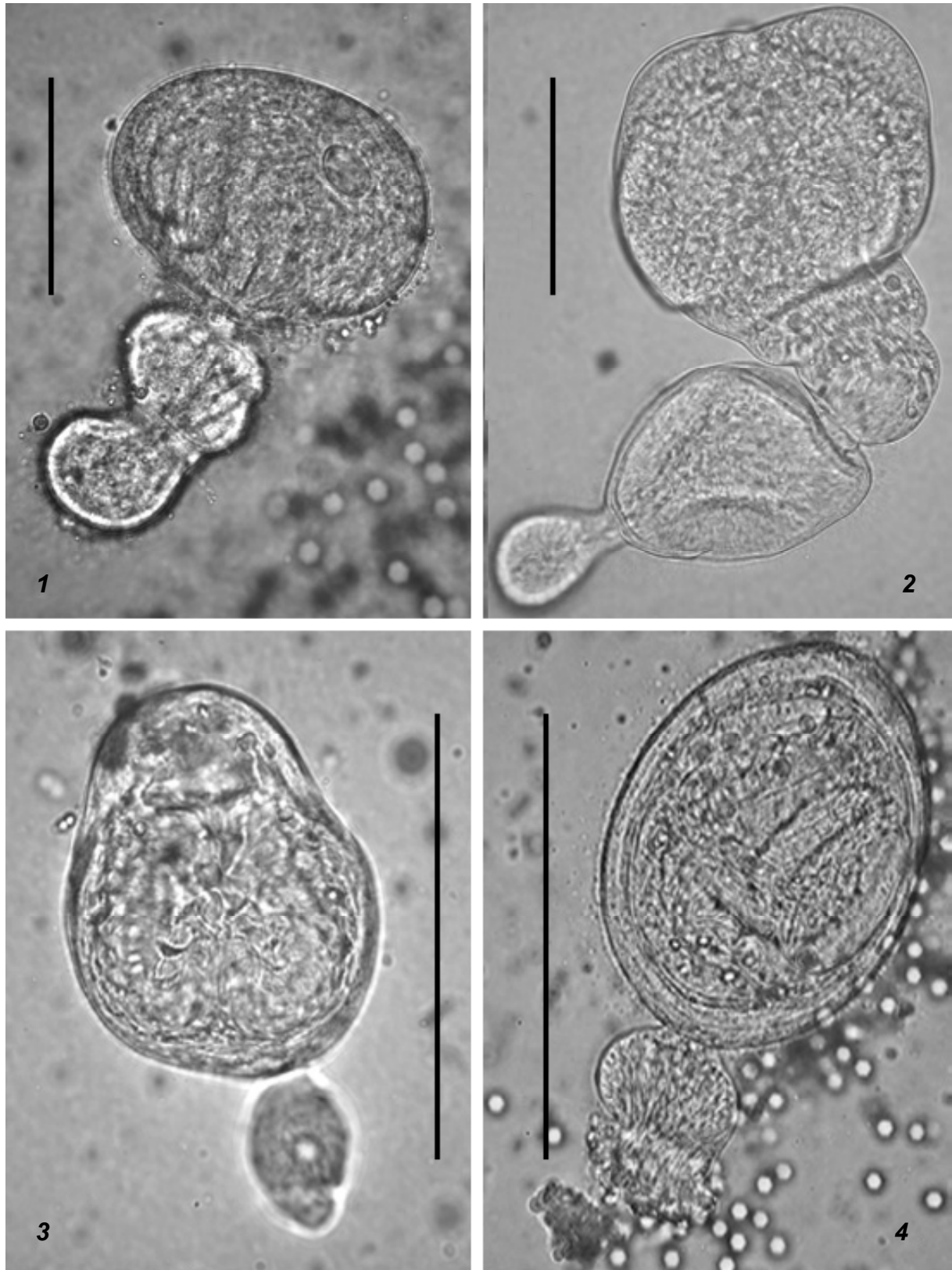


Рис. 3. *Arostrilepis tenuicirrosa*: 1, 2 — закладка плакод присосок на стадии сколексогенеза; 3 — рудимент хоботка; 4 — дефинитивный цистицеркоид. Масштабные линейки 0,1 мм.

Fig. 3. *Arostrilepis tenuicirrosa*: 1, 2 — anlage of placods suckers on the stage scolexogenesis; 3 — the rudiment of the proboscis; 4 — cysticercoids definitive. Scale bars 0.1 mm.

кой адаптивной способностью к низким температурам, многие виды перезимовывают на любой стадии развития [Смирнова, 1980].

Коллемболы являются сапрофагами в широком смысле, однако имеют заметную долю пищи животного происхождения в своей диете. Исследования содержимого кишечника показывает наличие фрагментов других беспозвоночных, в том числе коллембол своего вида [Atchison, 1983; Macmillan, 1975, 1976]. В лабораторных исследованиях пищевого предпочтения коллемболы часто выбирают пищу животного происхождения, а не растительного [Tosi, Sartini, 1984; Чернова и др., 2007]. В нашем исследовании при лабораторном заражении коллемболы охотно поедали яйца из зрелых маточных проглоттид цестод. В природе коллемболы образуют скопления на плодовых телах грибов, клубнях и корневищах растений и могут поедаться грызунами вместе с этими субстратами, что определяет их участие в реализации жизненных циклов цестод грызунов в качестве промежуточных хозяев.

Первые сведения о коллемболах — промежуточных хозяевах цестод грызунов — были получены Л.В. Смирновой [1980] из Чаунской низменности (северо-западная Чукотка). Личинки *H. horrida* (sin.) и *P. omphalodes* были обнаружены у спонтанно заражённых *Hypogasrura tullbergi* (Hypogastruridae). При экспериментальном заражении *Onychiurus octopunctatus* и *O. flavorufus* (Onychiuridae) было изучено развитие цистицеркоидов пяти видов цестод.

В исследованиях, посвящённых выявлению промежуточных хозяев цестод грызунов, использовались лабораторные культуры коллембол *Supraphorura furcifera* (Borner, 1901) (Onychiuridae) и *Tomocerus sibiricus* Reuter, 1891, *T. minutus* Tuelberg, 1876 (Tomoceridae) [Чечулин и др., 2004].

Некоторые признаки цистицеркоидов данного вида свидетельствуют о родстве с дилепидидами. Цестоды рода *Monocercus* (Dilepididae), также как и *A. tenuicirrosa*, характеризуются отсутствием замыкательных клапанов, отделением церкомера до полного формирования метацестоды, образованием экскреторной вырезки [Ишигенова, Корниенко, 2013].

Следует отметить, что, с учётом литературных данных, яйцами цестод успешно заражаются коллемболы разных видов и семейств. В нашем случае выбор видов для заражения был обусловлен исключительно удобством содержания культуры, однако заражение прошло успешно. Это говорит о том, что в природе также возможно заражение широкого набора видов коллембол и развитие в них инвазионных личинок цестод.

Таким образом, широко распространённые в лесных биогеоценозах коллемболы в эксперименте заражаются яйцами цестод грызунов и могут являться промежуточными хозяевами *A. tenuicirrosa*. Кроме того, они хорошо размножаются в лабора-

торных условиях и могут служить объектами для изучения жизненных циклов паразитов.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (11-04-00870-а и 12-04-10171-к).

Литература

- Ишигенова Л.А., Корниенко С.А. 2013. Развитие цистицеркоида *Monocercus arionis* (Cestoda, Dilepididae) // Зоологический журнал. Т.92. №.11. С.1303–1308.
- Смирнова Л.В. 1980. Развитие цистицеркоида цестоды *Paranoplocephala omphalodes* (Anoplocephalidae) в коллемболах // Паразитология. Т. XIV. Вып.5. С.418–420.
- Чернова Н.М., Бокова А.И., Варшав Е.В., Голощапова Н.П., Савенкова Ю.Ю. 2007. Зоофагия у коллембол // Зоологический журнал. Т.86. №.8. С.899-911.
- Чечулин А.И., Кривопапов А.В., Гуляев В.Д., Березина О.Г. 2004. Коллемболы (*Supraphorura furcifera* (Borner, 1901) Collembola: Onychiuridae) — новые промежуточные хозяева цестоды *Arostrilepis horrida* (Linstow 1901) Mas-Coma et Tenora, 1997 (Cestoda: Hymenolepididae) // Основные достижения и перспективы развития паразитологии. Материалы международной конференции, посвящённой 125-летию К.И. Скрябина и 60-летию лаборатории гельминтологии АН СССР Института паразитологии РАН. М. С.346–347.
- Aitchison C.W. 1983. Low temperature and preferred feeding by winter-active Collembola (Insecta Apterygota) // Pedobiologia. P.27–36.
- Galbreath K.E., Ragaliauskaitė K., Kontrimavicius L.V., Makarikov A.A., Hoberg E.P. 2013. A widespread distribution for *Arostrilepis tenuicirrosa* (Eucestoda: Hymenolepididae) in *Myodes voles* (Cricetidae: Arvicolinae) from the Palearctic based on molecular and morphological criteria. Historical and biogeographic implications // Acta Parasitologica. Vol.58. No.4. P.441–452.
- Macmillan J.H. 1975. Interspecific and seasonal analyses of the gut contents of Collembola // Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol. Vol.12. P.419–457.
- Macmillan J.H. 1976. Laboratory observations on the food preferences of *Onychiurus armatus* (Tullb.) Gisin (Collembola, Fam. Onychiuridae) // Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol. Vol.13. P.353–361.
- Makarikov A.A., Galbreath K.E., Hoberg E.P. 2013. Parasite diversity at the Holarctic nexus: species of *Arostrilepis* (Eucestoda: Hymenolepididae) in voles and lemmings (Cricetidae: Arvicolinae) from greater Beringia // Zootaxa. Vol.3608 (6). P.401–439.
- Makarikov A.A., Gardner S.L., Hoberg E.P. 2012. New species of *Arostrilepis* (Eucestoda: Hymenolepididae) in members of Cricetidae and Geomyidae (Rodentia) from the Western Nearctic // The Journal of Parasitology. Vol.98. No.3. P.617–626.
- Makarikov A.A., Gulyaev V.D., Kontrimavichus V.L. 2001. A redescription of *Arostrilepis horrida* (Linstow, 1901) and descriptions of two new species from Palearctic microtine rodents, *Arostrilepis macrocirrosa* sp.n. and *A. tenuicirrosa* sp.n. (Cestoda: Hymenolepididae) // Folia Parasitologica. Vol.58. No.2. P.108–120.
- Makarikov A.A., Kontrimavichus V.L. 2001. A redescription of *Arostrilepis beringiensis* (Kontrimavichus et Smirnova, 1991) and descriptions of two new species from Palearctic microtine rodents, *Arostrilepis intermedia* sp.n. and *A. janickii* sp.n. (Cestoda: Hymenolepididae) // Folia Parasitologica. Vol.58. No.4. P.289–301.
- Tosi L., Sartini M. 1984 (1983). Interactions between social and feeding behaviour in *Sinella coeca* (Collembola) // Bollettino Di Zoologia. Vol.50. Nos 3–4. P.189–195.