

УДК 576.895.775 : 591.563

НАБЛЮДЕНИЯ ЗА ПРОЦЕССАМИ КОКОНООБРАЗОВАНИЯ
У БЛОХ *NOSOPSYLLUS FASCIATUS*

А. Н. Миронов, В. В. Пасюков

Описан процесс формирования коконов личинками блох *N. fasciatus* в экспериментальных условиях. Установлено, что для постройки кокона необходимо наличие относительно прочного каркаса для прикрепления шелкообразных нитей, являющихся основой кокона. Показано, что шелкоотделительные железы представляют собой видоизмененные слюнные, у которых функция слюноотделения, характерная для личинок питающихся стадий, заменена на шелкоотделительную.

Одним из наиболее сложных элементов в поведении личинок является формирование кокона, предназначенного для защиты от неблагоприятных условий внешней среды, нападения хищников и для обеспечения нормального прохождения метаморфоза. Однако этот этап в жизни личинок изучен далеко не полностью и весьма кратко описан лишь в работе Прокопьева (1979) на примере личинок некоторых видов блох родов *Oropsylla*, *Ceratophyllus*, *Frontopsylla*.

Нами проведены наблюдения за процессом формирования коконов личинками крысиных блох *Nosopsyllus fasciatus* Bosc., выращенных в инсектарии. Поскольку известно, что личинки начинают плести кокон только после освобождения их пищеварительного тракта от содержимого, т. е. на III возрастной стадии своего развития (Sharif, 1937; Иофф, 1941), в опытах использовали личинок только этого возраста. Личинок содержали в открытых чашках Петри при 20—23 °С и относительной влажности воздуха от 75 до 100 %. Субстратом служил прокаленный речной песок с размером частиц 0.2—0.5 мм; в одном варианте тонкий слой песка не полностью покрывал дно, в другом — слой толщиной 2—3 мм давал личинкам возможность закапываться. Кроме того, для облегчения наблюдений за поведением личинок в период формирования кокона, в качестве субстрата использовали мелко нарезанные (примерно 1×1 мм) прозрачные кусочки фотопленки, отмытой от эмульсионного слоя. С этой же целью личинок помещали в желобки, вырезанные в листах картона толщиной около 1 мм и накрытые предметным стеклом. Наблюдения производили с помощью бинокулярного микроскопа МБС-1 при увеличении 12—24×. Всего в опытах использовано около 400 личинок.

РЕЗУЛЬТАТЫ НАБЛЮДЕНИЙ

В поведении личинок III возраста, связанным с постройкой кокона, можно выделить несколько основных этапов, которые варьируют по своей продолжительности в зависимости от условий окружающей среды.

Первый этап. Началом его можно условно считать момент полного освобождения пищеварительного тракта от содержимого. При подкармливании личинок альбумином этот момент можно легко установить по исчезновению темного содержимого кишечника. В этот период личинки прекращают питание и тело их приобретает беловато-восковой цвет. На этом этапе личинки активно передвигаются по субстрату, ощупывая его перед собой поисковыми маятниковыми движениями головы. Изредка, в среднем один раз в 5—6 мин, наступают паузы, во время которых личинки прекращают двигаться. Продолжитель-

ность пауз невелика (до 5—10 сек), после чего двигательная активность возобновляется. Общая продолжительность этого этапа 1—2 ч.

В т о р о й э т а п. Этот период можно считать начальным этапом формирования кокона. В общих чертах поведение личинок остается таким же, как и на первом этапе. Однако характерной особенностью этого периода является то, что личинки начинают выделять из протока на нижней губе клейкую паутинообразную нить, которую прикрепляют к песчинкам или другим элементам субстрата. Опытным путем нами установлено, что эти нити, несмотря на незначительную их толщину (2—3 мкм), обладают большой прочностью и выдерживают на разрыв до 70 мг. Таким образом, к концу нити, выпускаемой личинкой, оказываются прикрепленными отдельные частицы песка (рис. 1, *1*). Вместе с прикрепленными песчинками личинки продолжают передвигаться по субстрату в поисках благоприятного места для постройки кокона, делая, как и на первом этапе, непродолжительные паузы. Длительность второго этапа — 2—3 ч.

Прокопьев (1969, 1979) указывает, что нити, выделяемые личинкой и предназначенные для плетения кокона, являются продуктом секреции лопастных шелкоотделительных желез. На основании собственных наблюдений мы пришли к заключению, что шелкоотделительные железы представляют собой видоизмененные слюнные, в которых слюноотделение, характерное для личинок питающихся стадий, заменено выработкой шелка. Подобное изменение функции слюнных желез известно у личинок многих насекомых — чешуекрылых, перепончатокрылых, жуков, ручейников (Шванвич, 1949). Нами прослежено изменение внешнего вида слюнных желез по мере развития личинок от I возраста, только что начавших питаться, до личинок, закончивших формирование кокона и находящихся в стадии предкуколки. На рис. 2 схематически изображены парные слюнные железы личинок II, III возрастов и в стадии предкуколки.

На протяжении всей II возрастной стадии личинок их железы имеют незначительную толщину, полупрозрачные, с едва заметной альвеолярной структурой (рис. 2, *А*). Это типичные слюнные железы. В начале III возрастной стадии они начинают интенсивно развиваться, что выражается в увеличении размеров и потемнении содержимого лопастных отделов. Тот факт, что максимального развития железы достигают к моменту прекращения питания и сохраняют характерный вид в течение всего периода формирования кокона, свидетельствует об изменении их функции на шелкоотделительную (рис. 2, *Б*). Когда постройка кокона личинкой закончена, выделение шелковых нитей прекращается. Это сопровождается изменением внешнего вида желез: наблюдается просветление темных отделов, внутри которых остаются лишь единичные точечные включения (рис. 2, *В*).

Т р е т и й э т а п. На этом этапе личинки с одиночными частицами песка, передвигаясь по субстрату, продолжают выделять шелковистую нить и прикреплять ее к другим песчинкам, в результате чего постепенно образуется рыхлый конгломерат из нескольких частиц песка, скрепленных нитями. В ходе формирования кокона личинки блох не отдают какого-либо предпочтения частицам определенной формы или размера. По мере увеличения размеров конгломерата личинка прекращает перемещать его за собой и продолжает прикреплять к нему только близлежащие частицы. Таким образом, оказываются скрепленными между собой до 30—40 песчинок, которые имеют вид рыхлого комка. Длительность пауз на этом этапе у личинок увеличивается до 1—2 мин. Общая продолжительность этого этапа составляет 1—3 ч.

Ч е т в е р т ы й э т а п. Основной отличительной особенностью этого этапа по сравнению с предшествующими является то, что личинка продолжает формирование кокона, уже находясь внутри него. В процессе образования конгломерата из песчинок — каркаса будущего кокона — личинки заползают под него, раздвигая телом рыхло соединенные песчинки, и внутри скрепляют частицы дополнительными нитями, что придает каркасу добавочную прочность. При этом личинка, находящаяся внутри каркаса, изгибами тела расширяет его полость. В то же время она делает размеренные движения головой из стороны в сторону, напоминающие поисковые, выделяя шелковистую нить, и короткими стежками (0.2—0.5 мм) прикрепляет ее к внутренней поверхности каркаса. В результате через 3—4 ч эта поверхность оказывается густо оплетенной сетью

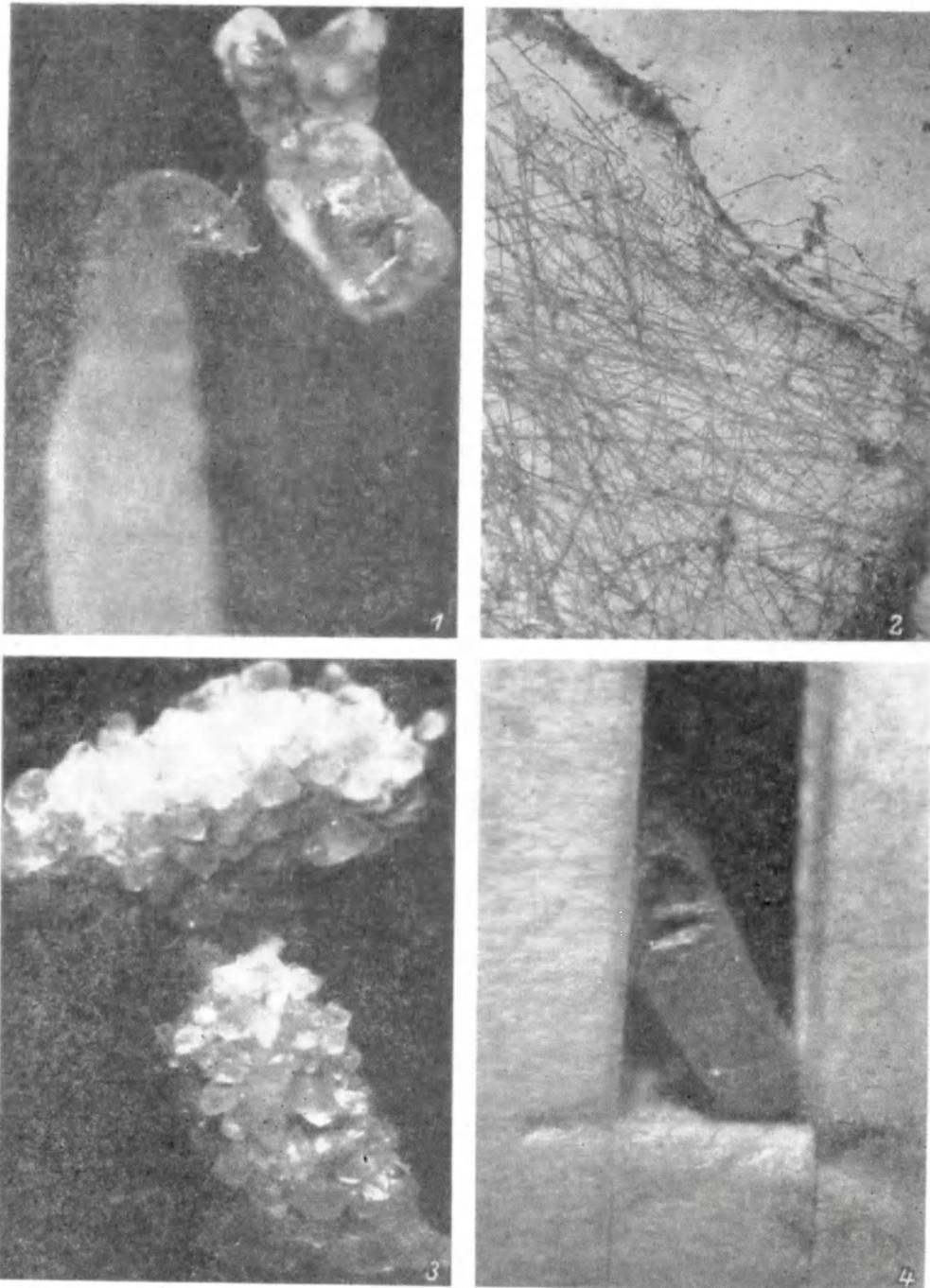


Рис. 1. Фрагменты постройки коконов личинками блох.

1 — личинка в момент выделения шелковой нити и прикрепления ее к частицам песка, ув. 72×; 2 — участок оболочки кокона, образованной густым переплетением шелковых нитей, ув. 240×; 3 — коконы, образованные на субстрате из речного песка, ув. 30×; 4 — кокон, сформированный личинкой в желобке из картона, ув. 30×.

шелковых нитей, которая составляет основу внутренней оболочки кокона. При рассмотрении различных участков оболочки кокона под микроскопом нам не удалось обнаружить какой-либо упорядоченности в расположении нитей (рис. 1,2).

Таким образом, личинка оказывается внутри кокона овальной формы, образованного частицами песка, внутренняя стенка которого выстлана шелковистой сетью. Примечательно, что если в стенках кокона оказываются отвер-

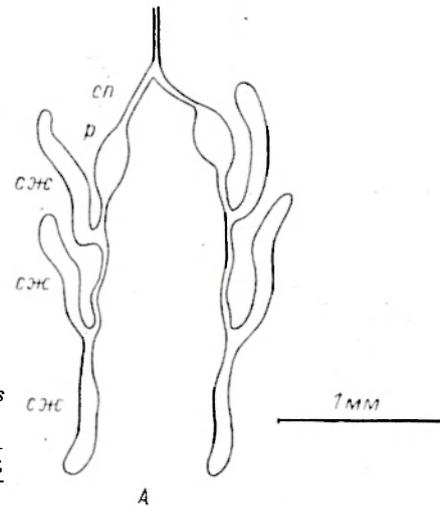
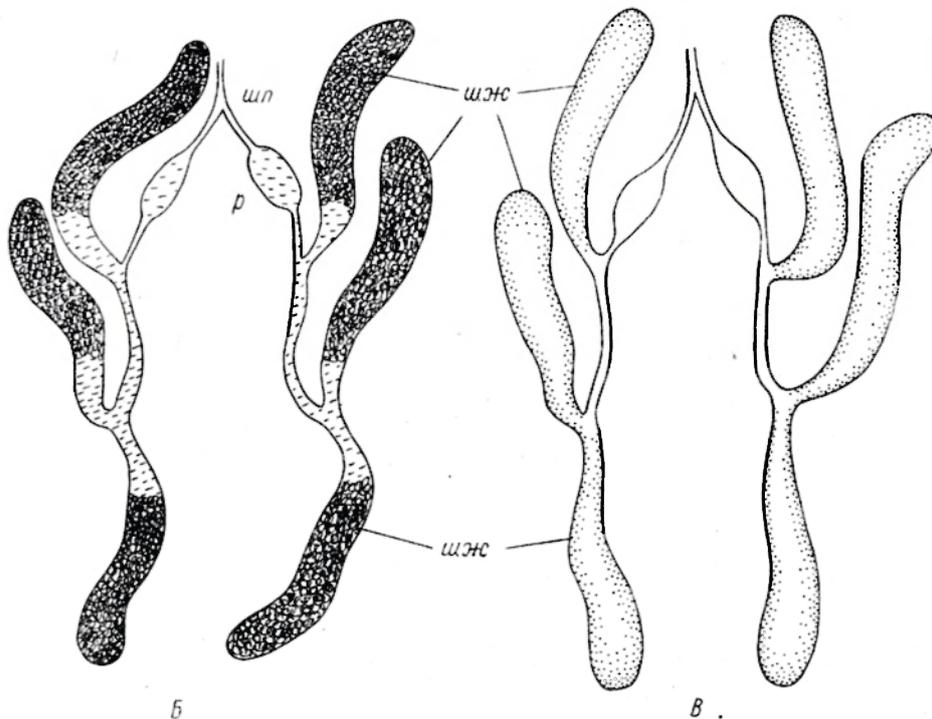


Рис. 2. Лопастные железы личинок *Nosopsyllus fasciatus*.

А — II возраст; Б — III возраст; В — предкуполка. р — резервуар; сэж — слюнные железы; сп — слюнный проток; шж — шелковичная железа; шп — шелкоотделительный проток.



ствия, не заполненные песчинками, то личинка, выползая из кокона примерно на половину длины своего тела, захватывает близлежащие частицы субстрата и прикрепляет их к стенкам, заполняя дефекты. Непрерывная активность личинок длится 1—5 мин, после чего они неподвижно лежат в течение примерно такого же времени, затем деятельность возобновляется. По мере приближения к завершению постройки кокона продолжительность периодов неподвижности личинок увеличивается, а длительность непрерывной их активности уменьшается. Формирующийся на этом этапе кокон представляет собой довольно рыхлое образование. Это хорошо заметно при движении личинок внутри него, когда

при прикосновении тела личинки к стенкам кокона последние также приходят в движение. При слабом нажатии снаружи на кокон стенки его легко продавливаются. Согласно Бэкоту (Bacot, 1914), такие коконы относятся к мягким.

П я т ы й э т а п. На этом этапе личинки прекращают выделять шелковистые нити, и формирование мягкого кокона на этом можно считать законченным. После этого личинки начинают обмазывать внутреннюю поверхность кокона веществом, которое, по мнению Прокопьева (1979), является экскретом мальпигиевых сосудов и кишечника. При застывании этот экскрет затвердевает и придает кокону прочность. При обмазывании личинки совершают сложные вращательные движения, изгибаются, плотно прижимаясь телом к стенкам кокона, и чередуют эти движения с довольно длительными (до 5—8 мин) паузами. Частицы субстрата, служившие первоначально каркасом для формирования кокона, оказываются прочно приклеенными к его оболочке и служат дополнительной защитой куколок блох (рис. 1, 3). Такие смазанные экскретом коконы по Бэкоту (1914) относятся к твердым. Внутри сформированного кокона личинка складывается вдвое таким образом, что голова и хвостовая часть ее оказываются на одном уровне; наступает стадия предкуколки (Mellanby, 1933; Humphries, 1967).

Общая продолжительность процесса формирования кокона личинками блох *N. fasciatus* в условиях относительной влажности воздуха 95—100 % и температуры 20—23 °С составляет 10—15 ч. С понижением влажности до 75—80 % продолжительность коконообразования увеличивается до 2—3 дней. По данным Прокопьева (1979), при повышенной влажности воздуха коконы получаются деформированными, а при относительной влажности около 100 % шелковая масса перестает схватываться за субстрат и личинки окукливаются без кокона, однако в наших опытах личинки *N. fasciatus* образовывали полноценные твердые коконы и при высокой влажности (95—100 %). Время между прекращением питания личинок III возраста, с одной стороны, и стадией предкуколки, с другой, в течение которого личинка должна успеть построить кокон, ограничено. Личинки, покинувшие недостроенный кокон или не сумевшие из-за внешних помех сформировать его, теряют подвижность и окукливаются вне кокона. В наших опытах личинки, извлеченные из наполовину сформированного кокона и еще не потерявшие подвижность, окукливались без образования нового кокона. По-видимому, у личинок III возраста через определенный промежуток времени в организме наступают физиологические изменения, связанные с подготовкой к окукливанию, и выделение шелковых нитей прекращается. Это может объяснить причину появления в инсектарных заводах отдельных куколок, лишенных коконов, так как перемешивание или встряхивание субстрата является помехой, вынуждающей личинок покидать недостроенные коконы. И хотя отсутствие кокона не влияет на сроки метаморфоза (Bacot, 1914; Mellanby, 1933), в естественных условиях куколки, лишенные защитной оболочки, могут подвергаться нападению хищников и поражаться энтомопатогенными грибами и бактериями.

Личинки *N. fasciatus*, помещенные в наших опытах в чистые чашки Петри, окукливались без образования коконов. Такое же явление наблюдал и Прокопьев (1979) у личинок блох *Oropsylla silantievi* Wagn., *Citellophyllus tesquorum* Wagn. и других видов. На стекле вокруг куколок виднелись многочисленные обрывки шелковых нитей — следы безуспешных попыток личинок сплести кокон в отсутствие подходящего субстрата. Личинки, помещенные в чашки Петри с толстым слоем песка, уже на третьем этапе закапываются вглубь субстрата и формируют кокон в глубине его, не выходя на поверхность. В этом случае каркасом для постройки кокона служат окружающие со всех сторон песчинки. Личинки, помещенные в желобки, вырезанные в картоне, использовали в качестве каркаса для постройки кокона боковые стенки желобков, а также стеклянные «пол» и «потолок». В этом случае коконы представляли собой овальные образования, стенки которых состоят из густо переплетенных шелковистых нитей (рис. 1, 4). Поведение личинок в период формирования кокона на субстрате из мелконарезанной фотопленки мало отличалось от поведения их на песчаном субстрате.

Проведенные наблюдения свидетельствуют о том, что личинки блох *N. fasciatus* способны формировать коконы только при наличии твердых частиц или каркаса, необходимого для прикрепления выделяемых шелковых нитей, составляющих основу оболочки кокона. В естественных условиях в качестве такого каркаса личинки могут использовать различный материал — мелкий мусор, песок, комочки шерсти и т. д., а также заползая в щели в полу и в них формировать коконы.

Л и т е р а т у р а

- И о ф ф И. Г. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. Пятигорск, 1941. 116 с.
- П р о к о п ь е в В. Н. Морфологические типы коконов и механизм выхода из них имаго блох. — Матер. 6-й науч. конф. противочумных учрежд. Средней Азии и Казахстана. Вып. 2. Алма-Ата, 1969, с. 182—185.
- П р о к о п ь е в В. Н. Плетение кокона личинкой блохи и его нарушения. — В кн.: Зоо-паразитология бассейна озера Байкал. Улан-Удэ, 1979, с. 122—128.
- Ш в а н в и ч Б. Н. Курс общей энтомологии. М.—Л. «Совет. наука», 1949. 900 с.
- В а с о т А. W. A study of the bionomics of the common rat fleas and other species associated with human habitations with special reference to the influence of temperature and humidity at various periods of the life history of the insect. — J. Hyg. Plague Suppl., 1914, vol. 3, p. 447—654.
- Н u m p h r i e s D. A. The behaviour of fleas (Siphonaptera) within the cocoon. — Proc. Roy. Ent. Soc. Lond., 1967, vol. 42, N 4—6, p. 62—70.
- M e l l a n b y K. The influence of temperature and humidity on the pupation of *Xenopsylla cheopis*. — Bull. Ent. Res., 1933, vol. 24, p. 197—202.
- S h a r i f M. On the life history and the biology of the rat flea *Nosopsyllus fasciatus*. — Parasitol., 1937, vol. 29, N 2, p. 225—238.

Ростовский-на-Дону государственный научно-исследовательский
противочумный институт

Поступила 21.02.1985

OBSERVATION ON THE COCOON FORMATION PROCESS IN THE FLEA NOSOPSYLLUS FASCIATUS

A. N. Mironov, V. V. Pasjukov

S U M M A R Y

The succession of the cocoon formation by larvae of the flea *Nosopsyllus fasciatus* has been studied. The ability of larvae to use different material for cocoon formation has been shown. It has been found out that glands producing silky substance in the cocoon formation period are modified salivary glands characteristic of larvae at feeding stages.
