

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* Vosc., 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, В). 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

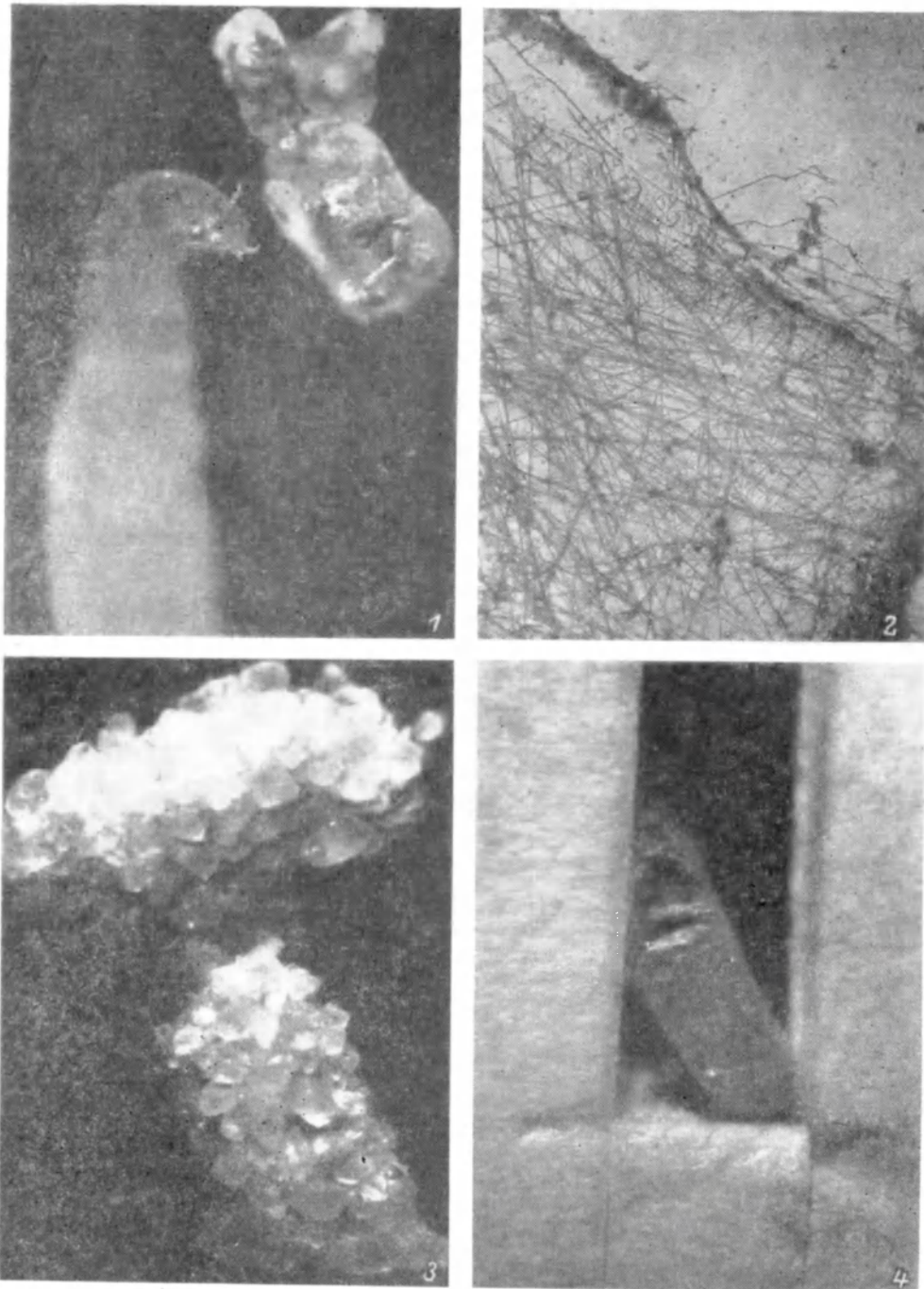


Рис. 1. Фрагменты постройки коконов личинками блох.

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-

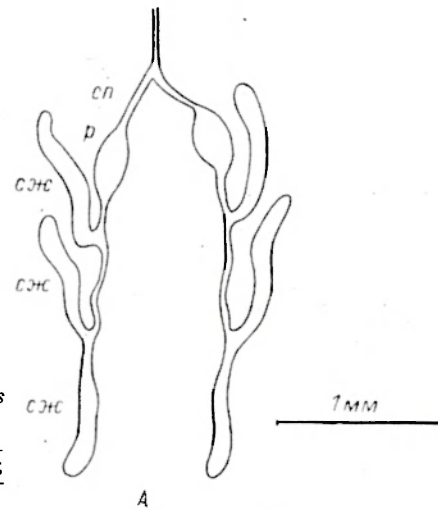
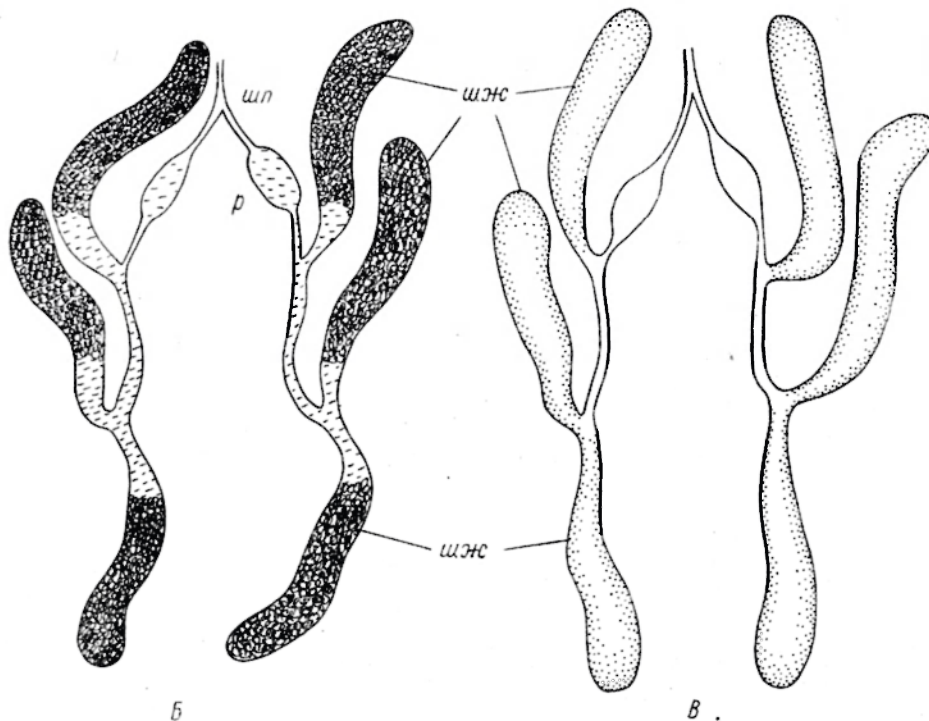


Рис. 2. Лопастные железы личинок *Nosopsyllus fasciatus*.

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



стия, 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 оболочке, 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.

