

УДК 576.895.775

© 1993

**ФАКТОРЫ, РЕГУЛИРУЮЩИЕ ЯЙЦЕКЛАДКУ У БЛОХ
LEPTOPSYLLA SEGNIS (LEPTOPSYLLIDAE: SIPHONAPTERA)**

В. С. Ващенко

В экспериментальных условиях активная и равномерная яйцекладка у самок *Leptopsylla segnis*, постоянно находившихся на прокормителе (белая мышь), наблюдалась при сочетании трех факторов: темноты, «запаха гнезда» и высокой (80—100 %) относительной влажности воздуха. Исключение или замена на альтернативный любого из факторов снижали количество отложенных яиц на 34.2—55.8 %. При устранении источника «запаха гнезда» в сочетании с заменой высокой влажности воздуха на низкую (50—60 %) откладка яиц почти полностью прекращалась независимо от условий освещенности.

У подавляющего большинства видов блох преимагинальное развитие приурочено к убежищу хозяина. Здесь личинки находят необходимый для питания субстрат в виде различных органических остатков и экскрементов имаго, содержащих непереваренные компоненты крови. Жилище теплокровного животного (особенно если это нора) обеспечивает также благоприятный для прохождения метаморфоза микроклимат, а последующий выплод имаго в убежище хозяина облегчает, кроме того, встречу паразита с прокормителем. В этой связи несомненный интерес представляют механизмы, способствующие попаданию откладываемых блохами яиц в условия, благоприятные для их развития.

Сведения на этот счет очень ограничены. Тем не менее известно, в частности, что у паразитирующих на монгольских пищухах «стационарных» блох *Echidnophaga oschanini* Wagner яйцекладка прерывается под воздействием света и возобновляется в темноте. В связи с тем что этим зверькам свойственна дневная активность, подобная реакция эктопаразитов на свет способствует откладке ими яиц во время нахождения хозяина в норе (Ващенко, 1967). В этой же связи можно отметить, что у паразитирующих на овцах «стационарных» блох *Vermipsylla alakurt* Schimkewitsch активная откладка яиц начинается, по наблюдениям Иоффа (1950), в вечерние часы, когда животные собираются в местах ночлега, а сигналом для ее начала служит, по-видимому, наступление сумерек. Подобное же указание содержится в работе Сутера (Suter, 1964) для паразитирующих на курах блох *Echidnophaga gallinacea* Westwood.

В настоящем сообщении приводятся результаты нашего исследования влияния различных факторов на динамику откладки яиц у блох *Leptopsylla segnis* Schönherr. Этот вид является специфическим паразитом домовых мышей. Эктопаразитов отличает высокая степень привязанности к телу прокормителя, и они известны как типичные «блохи шерсти» (Иофф, 1941; Космин-

ский, 1961; Krampitz, 1965, 1980, и др.). Попад однажды на хозяина, они в дальнейшем не сходят с него во внешнюю среду, что делает их удобным объектом для подобных исследований.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы блохи *L. segnis* из лабораторной культуры, а в качестве прокормителей — белые мыши. Опыты проводились при комнатной температуре 20—22°.

Для учета откладываемых блохами яиц зверек с находившимися на нем эктопаразитами помещался в садок — металлическую спираль, под которую подстилалась черная материя или черная полиэтиленовая пленка. Неклейкие яйца блох *L. segnis* свободно ссыпались, не задерживаясь в шерсти зверька и на спирали, а благодаря их белому цвету они были хорошо заметны на черном фоне и легко подсчитывались под бинокулярным микроскопом.

При оценке плодовитости блох на подопытную мышь подсаживалось контролируемое число половозрелых самок и по количеству яиц, отложенных за определенный отрезок времени, рассчитывалась среднесуточная плодовитость, а также показатель среднего числа яиц, приходящихся на 10 самок за 1 ч.

В качестве возможных факторов, влияющих на яйцекладку у блох, испытывались темнота и свет, низкая (50—60 %) и высокая (80—100 %) относительная влажность воздуха, а также «запах гнезда» хозяина. Опыты проводились в отключенных термостатных камерах разного объема, высокая влажность в которых поддерживалась с помощью заполненных водой чашек Петри и увлажненной фильтровальной бумаги. Для освещения применялись обычные электрические лампочки накаливания, а в качестве источника «запаха гнезда» служил подстилочный материал из клеток, в которых содержались белые мыши.

Для выяснения влияния отдельных факторов и их сочетаний на яйцекладку зверька с находившимися на нем насекомыми содержали попеременно в течение определенного времени в сопоставлявшихся условиях, получая таким образом серии попарно связанных опытов. При этом животное с блохами бралось непосредственно из инсектария, находившиеся на нем эктопаразиты не подсчитывались, а основными использовавшимися для сравнения показателями служили выраженные в процентах доли количества яиц, приходившиеся на каждый из сопоставлявшихся вариантов. Разница между долями показывала, насколько снижался уровень яйцекладки под воздействием тех или иных факторов, другими словами, представляла собой количественный показатель влияния отдельных факторов и их сочетаний на яйцекладку. В анализе результатов наблюдений использованы, кроме того, показатели яйцепродукции, представленные средним количеством яиц, приходящихся на 10 самок за 1 ч. Ограниченность возможности их применения, однако, была связана с тем, что они вычислялись не по фактическому, а по расчетному количеству блох в опытах. Расчет числа блох для каждого занятого в опытах животного-прокормителя проводился по сумме яиц, отложенных с него во всех ставившихся в течение рабочего дня (6—7 ч непрерывных наблюдений) опытах, и полученному предварительно показателю средней плодовитости блох этого вида. Причем каждое животное с подопытными эктопаразитами использовалось в разных опытах, а в конце дня помещалось в условия, наиболее благоприятные для яйцекладки.

Статистическая оценка достоверности полученных результатов проводилась с использованием *t*-критерия Стьюдента для ошибки разностей между долями, а также по критерию Вилкоксона для выборок с попарно связанными вариантами (Лакин, 1980). В последнем случае в связи с неодинаковым количеством блох на зверьках, использованных в разных повторностях аналогичных опытов, разности в количестве яиц в отдельных парах альтернативных вариан-

тов перед их ранжированием переводились из абсолютных значений в соотношенные к расчетному количеству эктопаразитов.

Некоторые другие методологические особенности проведенных исследований оговорены при изложении основного материала.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для блох *L. segnis* характерно быстрое вступление в размножение после начала питания. Как отмечает Косминский (1961, 1962), что подтверждается и нашими наблюдениями, блохи начинают спариваться в первые 5—6 ч после начала питания, а к исходу вторых суток самки приступают к откладке яиц. Эктопаразиты концентрируются на верхней и боковых поверхностях головы хозяина — на переносице, на лбу, щеках. Откладка яиц происходит прямо с хозяина. При использовании в опытах обездвиженной белой мыши россыпь отложенных яиц находилась по бокам от головы зверька на расстоянии 1—2 см.

Для определения плодовитости *L. segnis* нами было проведено 6 опытов, в каждом из которых находилось от 8 до 24 половозрелых самок. Общая продолжительность опытов составила 53,7 ч и при этом было набрано 738 самко-часов. Среднесуточная плодовитость в разных опытах варьировала от 9,4 до 14,7 яиц на 1 особь, а в среднем составила 11,6, т. е. приблизительно 3 кладки из 4 яиц каждая, что соответствует данным других авторов о плодовитости этого вида (Косминский, 1961, 1962; Мурзахметова, 1974). Показатель среднего количества яиц от 10 самок в час, использованный нами при последующих расчетах количества блох в опытах, составил 4,8, а в разных опытах колебался от 3,9 до 6,1.

По утверждению Косминского (1962), которое, однако, не подтверждено фактическими данными, яйца *L. segnis* могут рассеиваться повсюду, где бывает зверек, имеющий на себе размножающихся самок. Вместе с тем нами при наблюдениях за размножением блох этого вида было отмечено, что динамика яйцекладки неодинакова в разных условиях. Так, при содержании зверька с блохами в камере, служившей в качестве инсектария, где поддерживались (при комнатной температуре) высокая влажность, темнота и содержались, кроме того, банки с культурами блох и животными-прокормителями, откладка яиц происходила сравнительно равномерно и непрерывно. При перенесении садка со зверьком и находившимися на нем эктопаразитами в условия комнаты откладка яиц прерывалась на 1—2 ч, а иногда и на более длительное время.

Эти наблюдения стали предпосылкой для опытов, в которых сравнивался уровень яйцекладки у блох в попарно связанных вариантах, отличавшихся по трем контролируемым факторам. Один из этих вариантов имитировал условия гнезда хозяина, другой — внешнюю среду, в которой оказывается животное, покидая убежище. В первом варианте прокормитель с блохами содержался в камере: в темноте при высокой влажности и наличии источника «запаха гнезда» хозяина. В альтернативном варианте зверек с паразитами находился в просторном помещении, что предотвращало концентрацию запаха, на свету и при низкой влажности воздуха. При этом испытаны разные по продолжительности чередующиеся периоды экспозиции, варьировавшие в разных сериях от 5 до 60 мин (табл. 1). Во всех сериях опытов, отличавшихся продолжительностью чередующихся периодов экспозиции, относительное количество яиц было выше в условиях, имитирующих гнездо. Вместе с тем степень различий менялась в зависимости от промежутков времени, через которые происходила смена условий. Наименьшая кратность различий (в 3,5 раза) наблюдалась при смене условий через 5 мин. При увеличении периодов экспозиции до 10 и особенно до 20 мин разница возрастала. В последнем случае она увеличивалась до 20-кратной. При этом снижение количества откладываемых яиц в условиях, имитирующих внешнюю среду, составляло 90,4 %. При

Т а б л и ц а 1

Активность яйцекладки у блох *Leptopsylla segnis* в условиях, имитирующих гнездо и внешнюю средуActivity of egg-laying in fleas *Leptopsylla segnis* in conditions imitating a nest and an environment

Период экспозиции (мин.)	Число парных опытов	Отложено яиц					Разница между долями	Самко-часов *	Яиц на 10 самок за 1 ч *			Критерий Вилкоксона $W_{\phi}/W_{St} (P)$
		всего	условия, имитирующие гнездо		условия, имитирующие, внешнюю среду				в целом по серии	условия, имитирующие гнездо	условия, имитирующие внешнюю среду	
			абс.	%	абс.	%						
5	56	67	52	77.6	15	22.4	55.2±8.5	435	1.5	2.4	0.7	44/36 (0.05)
10	38	132	119	90.2	13	9.8	80.4±4.9	530	2.5	4.5	0.5	1/14 (0.01)
20	28	269	256	95.2	13	4.8	90.4±2.5	590	4.6	8.7	0.5	4/50 (0.01)
30	13	194	180	92.8	14	7.2	85.6±3.6	329	5.9	11	0.8	0/8 (0.01)
60	10	350	282	80.6	68	19.4	61.2±3.7	710	4.9	7.9	1.9	0/4 (0.01)
Итого	145	1012	889	87.8	123	12.2	75.6±1.9	2594	3.9	6.9	0.9	

Примечание. Здесь и в табл. 2: *количество самко-часов и показатели яйцепродукции определены по расчетному числу блох. Пояснения в тексте.

Т а б л и ц а 2

Влияние разных факторов и их сочетаний на откладку яиц блохами *Leptopsylla segnis*Influence of factors and their combinations on egg-laying in fleas *Leptopsylla segnis*

Фактор, исключавшийся из условий, имитирующих гнездо	Число парных опытов	Отложено яиц						Разница между долями	Самко-часов*	Яиц на 10 самок за 1 ч*			Критерий Вилкоксона $W_{\Phi}/W_{St}(P)$
		всего	условия, имитирующие гнездо		вариант с неполным набором факторов		в целом по серии			условия, имитирующие гнездо	вариант с неполным набором факторов		
			абс.	%	абс.	%							
«Запах гнезда»	33	272	212	77.9	60	22.1	55.8+4.2	538	5.1	7.9	2.2	47/69 (0.01)	
Высокая влажность воздуха	40	343	230	67.1	113	32.9	34.2+3.6	550	6.2	8.4	4.1	112/117(0.01)	
Темнота	23	392	266	67.9	126	32.1	35.8+3.4	698	5.6	7.6	3.6	19/24 (0.01)	
«Запах гнезда» и высокая влажность воздуха	41	350	325	92.9	25	7.1	85.8+2.6	761	4.6	8.5	0.7	25/104(0.01)	
«Запах гнезда» и темнота	24	417	315	75.5	102	24.5	51+3.5	722	5.8	8.7	2.8	8/62 (0.01)	
Высокая влажность воздуха и темнота	35	213	151	70.9	62	29.1	41.8+3.1	439	4.8	6.9	2.8	50/62 (0.01)	

смене условий через 30 и 60 мин различия между сопоставлявшимися вариантами по относительному количеству отложенных яиц вновь уменьшались. Следует также отметить, что частая смена условий неблагоприятно сказывалась и на яйцепродукции блох. Показатели количества яиц на 10 самок за 1 ч в целом для серий с периодами экспозиции 5 и 10 мин соответственно составляли 1.5 и 2.5 и были значительно меньше нижнего предела, полученного при определении плодовитости самок *L. segnis*. В целом опыты показали, что устранение фактора «запаха гнезда» в сочетании с заменой на альтернативные двух других, имитировавших условия гнезда, снижало или даже почти полностью прерывало откладку яиц, а для последующих опытов был выбран 20-минутный период экспозиции как наиболее оптимальный.

На втором этапе исследований выяснялось влияние отдельных факторов и их сочетаний на динамику яйцекладки у блох. Следует отметить, что этому предшествовала большая серия предварительных опытов. Их результаты в целом уже указывали на существенную роль «запаха гнезда» хозяина как фактора, регулирующего откладку яиц блохами, но вместе с тем отличались крайней нестабильностью. Сложность состояла в том, что зверек, на котором находились подопытные эктопаразиты, сам по себе также мог служить источником запаха, который постепенно по ходу опытов накапливался и в тех камерах, где этот фактор не предусматривался. Кроме того, было показано, что вместо подстилки из клеток с мышами в качестве источника «запаха» может быть использован другой зверек, предварительно подсаженный в камеру. Так, в 22 парных опытах, в одном из вариантов которых источником «запаха» служила подстилка, а в другом мышь, относительное количество отложенных яиц соответственно составляло 48 ± 2.8 и 52 ± 2.8 %, и различия между ними не выходили за пределы случайных. Снижать воздействие накапливающегося в ходе опытов «запаха» от зверька оказалось возможным проветриванием камеры после каждого опыта, ограничением продолжительности ее использования или периодической ее заменой.

По принятой нами схеме опытов, выполненных с отмеченными предосторожностями, сравнивалась активность яйцекладки у блох, с одной стороны, в условиях, имитирующих гнездо по трем изучавшимся факторам, и, с другой стороны, в вариантах, в которых эти факторы сначала по одному, а затем по два исключались или замещались на альтернативные. Продолжительность чередующихся периодов экспозиции зверька с эктопаразитами в сопоставлявшихся условиях, как уже отмечалось, составляла 20 мин.

Как видно из данных, приведенных в табл. 2, исключение или замена на альтернативный любого, а тем более двух факторов снижали активность яйцекладки. Полученные при этом различия между сопоставлявшимися вариантами во всех сериях удовлетворяли 1 %-ный уровень значимости.

В вариантах, в которых исключалось или замещалось по одному фактору, снижение количества отложенных яиц составляло от 34.2 до 55.8 %. При этом наибольшее отрицательное влияние на яйцекладку оказывало отсутствие фактора «запаха гнезда».

В опытах, в которых исключалось или замещалось на альтернативные по два фактора, обращает на себя внимание прежде всего резкое снижение активности откладки яиц при исключении фактора «запаха гнезда» в сочетании с заменой высокой влажности воздуха на низкую. В подавляющем большинстве опытов яйцекладка в таких условиях прекращалась. На этот вариант приходилось 7.1 % яиц от общего количества отложенных в серии, а снижение активности яйцекладки, судя по разнице между долями, составило 85.8 %. Характерно, что эти показатели очень мало, причем статистически недостоверно, отличались от аналогичных показателей, полученных в варианте с таким же периодом экспозиции, имитировавшим внешнюю среду (табл. 1), в котором, помимо исключения двух упомянутых факторов, темнота

заменялась на свет. При исключении фактора «запаха гнезда» в сочетании с замещением темноты на свет активность яйцекладки снижалась приблизительно до такого же уровня, что и в опытах, в которых устранялся только источник «запаха». Совокупная замена высокой влажности воздуха на низкую и темноты на свет приводила к результатам, которые незначительно и притом недостоверно отличались от данных, полученных при отдельной замене этих же факторов на альтернативные.

Следует отметить, что итоговые для каждой серии показатели яйцепродукции, представленные в табл. 2 средним количеством яиц на 10 самок, не претерпевали резких изменений. Снижение количества отложенных яиц в вариантах с неполным набором факторов компенсировалось повышением в сопряженном варианте, имитирующем условия гнезда. Указанные показатели яйцепродукции в разных сериях опытов колебались от 4.4 до 6.2 и находились в пределах варьирования полученных нами данных о плодовитости самок *L. segnis*. Это позволяет предполагать, что испытанные факторы не влияли на развитие яиц, а служили лишь сигналами для приостановки и возобновления их откладки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что у блох *L. segnis* на основе реакций на свет, относительную влажность воздуха и «запах гнезда» хозяина сложился механизм регуляции яйцекладки, способствующий попаданию яиц в благоприятные для развития условия. Для активной и непрерывной яйцекладки эктопаразитам требовалось сочетание темноты, высокой влажности воздуха и «запаха гнезда». Изъятие или замена на альтернативный одного из этих факторов в той или иной степени снижали активность выведения яиц, и почти полное прекращение этого процесса как на свету, так и в темноте происходило при устранении фактора «запаха» в сочетании с заменой высокой влажности воздуха на низкую. Свет, таким образом, не имел решающего значения для прерывания яйцекладки, а его сдерживающее воздействие проявлялось лишь при возобновлении откладки яиц под сопряженным влиянием «запаха гнезда» и высокой влажности воздуха.

Участие в таком соотношении рассматриваемых факторов в регуляции яйцекладки у блох делает возможным прерывать и возобновлять ее соответственно при выходах прокормителя во внешнюю среду и возвращении в гнездо независимо от ритмов его суточной активности. Это имеет первостепенное значение в связи с особенностями экологии основных хозяев *L. segnis* — домашних мышей, ведущих сумеречный или ночной образ жизни в естественных условиях и меняющих режим активности в зависимости от деятельности человека при обитании в постройках.

Список литературы

- В а щ е н о к В. С. К экологии блох *Echidnophaga oshanini* Wagn. (Pulicidae, Aphaniptera) в Тувинской АССР // Паразитология. 1967. Т. 1, вып. 1. С. 27—35.
- И о ф ф И. Г. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. Пятигорск, 1941. 116 с.
- И о ф ф И. Г. Алакурт // Эктопаразиты. Вып. 2. М., 1950. С. 4—29.
- К о с м и н с к и й Р. Б. Изучение биологии блох домашних мышей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь, 1961. 21 с.
- К о с м и н с к и й Р. Б. Особенности годовых циклов блох домашних мышей в постройках степного села на Ставрополье // Вопросы экологии. Т. 8. Киев, 1962. С. 65—66.
- Л а к и н Г. Ф. Биометрия. М., 1980. 293 с.
- М у р з а х м е т о в а К., З о л о т о в а С. И., Б и б и к о в а В. А., Л е о н о в а Т. Н. Плодовитость и ее динамика у блох домашних мышей *Leptopsylla segnis* в эксперименте // Матер. VIII науч. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1974. С. 347—348.

- K r a m p i t z H. E. Beobachtungen an einer Laboratoriumzucht von *Leptopsylla segnis* Schönherr 1811 (Insecta: Siphonaptera) // Z. Parasitenk. 1965. Bd 22, H. 3. S. 197—214.
- K r a m p i t z H. E. Host preference, sessibility and mating behaviour of *Leptopsylla segnis* reared in captivity // Fleas. Rotterdam, 1980. P. 371—378.
- S u t e r P. B. Biologie von *Echidniphaga gallinacea* (Westw.) und Vergleich mit andern Verhaltenstypen bei Flöhen // Acta tropica. 1964. T. 21, N 3. S. 193—238.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург

Поступила 22.04.93

THE FACTORS REGULATING AN EGG-LAYING
IN THE FLEAS *LEPTOPSYLLA SEGNIS* (SIPHONAPTERA: LEPTOPSYLLIDAE)

V. S. Vashchonok

Key words: fleas, egg-laying

S U M M A R Y

In the fleas *Leptopsylla segnis* settled on white mice the steady egg-laying took place under conditions including three factors — darkness, high relative air humidity (80—100 %) and the «smell of host nest». The absence of anyone of these factors reduced an egg-production by 34—56 %. The removal of the «smell» source coupled with substitution of high air humidity on low one (50—60 %) interrupted the egg-laying almost completely inspite darkness or light.

Owing such reaction on joint influence of the «smell of host nest» and air humidity the fleas are capable to interrupt and to recommence egg-laying depending on either the host is outside or in the nest.