

УДК 576.895.775

МОРФОТИПЫ БЛОХ (INSECTA, SIPHONAPTERA)

© 2023 г. С. Г. Медведев*

Зоологический институт РАН,
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: smedvedev@zin.ru; sgmed@mail.ru

Поступила в редакцию 19.05.2023 г.

После доработки 06.06.2023 г.

Принята к публикации 07.06.2023 г.

Проанализированы сочетания признаков строения, которые ранее использовались для обоснования различных классификаций отряда Siphonaptera. Рассмотрены адаптивные и филетические морфотипы, маркирующие сборные или филогенетически близкие группы семейств блох.

Ключевые слова: блохи, Siphonaptera, классификация, морфологические адаптации, адаптивные и филетические морфотипы

DOI: 10.31857/S003118472303002X, **EDN:** FTVWAT

Настоящая статья – первая в серии планируемых публикаций, посвященных морфологическим основам классификаций отряда блох. В частности, будут проанализированы сочетания признаков, которые принимались как ведущие в классификациях таксонов группы семейства – подсемейств, семейств и надсемейств, а также инфраотрядов. В этой части работы особое внимание уделяется сходству двух типов: конвергентному, обусловленному сходным образом паразитизма, и филетическому, основанному на единстве происхождения группы. Если сходство первого типа хорошо выражено даже у блох филогенетически удаленных групп, то второго устанавливается как совокупность особенностей строения различных скелетных образований.

Вероятно, сутью макроэволюции является то, что из всего морфогенетического потенциала предковой группы по каким-то причинам реализуется лишь часть возможных особенностей строения, которые становятся основой для последующей видовой дивергенции и формирования таксономического разнообразия. Таким образом, филетические корреляции маркируют события эволюции, следствием которых является формирование таксонов надвидового или высшего ранга.

Отбор из многих особенностей строения, значимых для обоснования классификации, формулирование признаков таксонов изменяются по мере накопления знаний

о морфологическом разнообразии групп в целом. Общая картина дополняется описаниями новых видов и родов, блохи которых постоянно обнаруживаются на разных континентах. Ранее мной (Медведев, 2002) было выделено четыре периода истории систематики отряда блох. Постлинеевский период (с 1759 по 1897 г.) отличает фрагментарность сведений о блохах, которые в основном касались паразитов европейской фауны грызунов, насекомоядных, летучих мышей, хищных и птиц. Во второй половине XIX века стали известны блохи фауны Южной Америки и других континентов. Начало второго, или классического, периода можно отнести к 1897 г., когда впервые было высказано предположение о возможности переноса возбудителей чумы блохами. Академический интерес к группе отдельных специалистов-систематиков сменяется интенсивными исследованиями ученых, включая медиков, из разных стран мира. С 1898 по 1950 г. отмечаются наиболее высокие темпы описания новых видов. В этот период формируются основные представления о таксономическом разнообразии отряда, основанном на морфологических данных. Первая половина XX века знаменуется публикациями работ Карла Джордана (K. Jordan) и Натаниэля Ротшильда (N.C. Rothschild), которые в отдельности и в соавторстве предложили 983 видовых (49% от числа всех валидных названий видов) и 94 родовых (37%) названий. Ю.Н. Вагнер (J.N. Wagner) с 1893 по 1940 г. самостоятельно и в соавторстве описал 228 таксонов всех рангов. С 1926 г. И.Г. Иофф регулярно описывает новые виды, распространенные на территории стран бывшего СССР. Этим автором в общей сложности было описано 205 видов и различных таксонов блох (из них 131 – самостоятельно, остальные – в соавторстве).

Временную границу между классическим и постклассическими периодами можно отнести к 1948–1950 годам. В 1948 г. К. Джордан (Jordan, 1948) опубликовал свою классификацию отряда блох. На длительный период с небольшими дополнениями она стала наиболее общепринятой. Несколько ранее Джордан (Jordan, 1947) изложил свои принципы подхода к исследованиям систематики блох, в соответствии с которыми их высшие таксоны могут быть выделены не по отдельным признакам, а только на основе их комбинаций, поскольку каждый отдельный признак может встречаться и у представителей других таксонов.

В настоящее время отряд Siphonaptera насчитывает более чем 2000 видов из 240 родов, принадлежащих к почти двум десяткам семейств. Однако и спустя почти три столетия, когда фауна различных континентов изучена более полно, чем ранее, отряд блох представляется исследователям как обособленная группа среди других насекомых с полным превращением. Исходя из внешнего облика отдельных экземпляров, обнаруженных в балтийском эоценовом и олигоценовом янтаре, можно заключить, что в период возникновения современных отрядов млекопитающих блохи имели все

признаки морфологической специализации, и эти признаки, таким образом, остались неизменными с начала кайнозоя.

Стабильность особенностей строения обуславливается сходным гнездово-норовым образом жизни большинства представителей отряда. Общими особенностями имаго всех блох являются неподвижно соединенные голова и переднегрудь, а также подвижно сочлененные друг с другом средний и задний сегменты груди. Блохам присущи полное отсутствие крыльев, наличие уплощенного с боков тела и удлиненных прыгательных задних ног. Взрослым блохам свойственна значительная двигательная активность: они способны совершать прыжки, перемещаться в слоях грунта и подниматься по стенкам пещер.

Многие черты строения указывают на монофилию отряда блох. Это касается сенсорного вооружения антенн и ротового аппарата, строения фрагм, аподем и гребней грудных сегментов, полового аппарата, наличия на брюшке уникального сенсиллиума, или пигидия. Однако еще Хенниг (Hennig, 1981) указывал на трудности установления родства блох с насекомыми из других отрядов и, соответственно, применения критерия «внешней группы» для поляризации состояний признаков. Предполагается, что блохи произошли от бореидоподобных предков, близких к современным представителям рода *Boreus* из отряда мекоптер. Вывод об этом был сделан на основании таких общих черт строения, как отсутствие ложных ног у личинок и наличие акантов (заостренных выростов) на внутренней поверхности стенки преджелудка имаго. Однако прочие особенности строения блох и мекоптер значительно различаются. В связи с этим процедура поляризации гомологичных состояний признаков строится на данных о характере их распределения по всем семействам блох и априорных допущениях.

Еще в середине прошлого века известный британский энтомолог К. Джордан сравнивал создание классификации блох с восстановлением разборной картинка-загадки (puzzle), у которой утрачены многие составляющие ее части (Jordan, 1948). Значительная часть представителей отряда, включая тех, которые сформировались на ранних этапах эволюции блох, остается неизвестной. Так, в настоящее время отряд Siphonaptera представлен, с одной стороны, крупными по объему и таксономическому разнообразию голарктическими семействами блох, а с другой стороны, небольшими по объему таксонами, которые, вероятно, являются фрагментами более обширной в прошлом фауны Южного полушария. Исчезновение трансантарктического моста между Южной Америкой и Австралией, а также оледенение Антарктиды привели к вымиранию значительной части фауны отряда. Таким образом, рецентная фауна южных континентов представлена относительно небольшим подсемействами и семействами. Это, например, семейства Malacopsyllidae и Rhopalopsyllidae, а также подсемейство Craneopsyllinae из семейства Stephanocircidae – в Южной Америке,

семейства Xiphiopsyllidae и Chimaeropsyllidae – в Африке, семейства Macropsyllidae и Lycopsyllidae, а также подсемейство Stephanocircinae (Stephanocircidae) – в Австралии. Освобождение же от воздействия ледников обширных территорий Евразии и Северной Америки привело к видовой дивергенцией в Северном полушарии семейств Ceratophyllidae, Leptopsyllidae и Ischnopsyllidae, а также ряда подсемейств семейства Hystrihopsyllidae. Современная фауна блох Палеарктики по объему в несколько раз больше фаун любой из других областей.

Особенности строения, которые сформировались на ранних этапах эволюции блох и которыми можно было бы охарактеризовать морфологические особенности представителей отряда в базальной части филогенетического древа, остаются в целом неизвестными. Таким образом, отсутствие сведений о многих таксонах отряда затрудняет реконструкцию рядов гомологической изменчивости большинства структур. Можно лишь предполагать, что в Южном полушарии элементы древней фауны отряда Siphonaptera представлены наиболее полно (Медведев, 2009). Так, статистический анализ показал, что разнообразные головные ктенидии свойственны именно блохам Афротропической, Неотропической и Австралийской областей (Медведев, 2001, 2005).

При наличии единого общего плана строения отмечается значительное разнообразие модификаций скелетных структур, многие сходные состояния которых, или гомоплазии, возникают параллельно в филогенетически удаленных семействах. Гомоплазии существенно затрудняют разработку классификации на основе строгих синапоморфий. За последние 100 лет было предложено всего несколько классификаций отряда, среди них следует указать системы Вагнера (Wagner, 1939), Джордана (Jordan, 1947) и Смита (Smit, 1982), а также Медведева (1994, 1998). В настоящее время имеются существенные разногласия во взглядах на классификацию и филогению отряда блох, основанных на морфологических и молекулярно-генетических данных.

Филогения отряда блох была построена по четырем генам (18S rDNA, 28S rDNA, фактор элонгации белкового синтеза *EF-1 α* и COII), которые были изучены у 128 видов 83 родов блох из 16 семейств (Whiting et al., 2008). Результаты этого молекулярно-генетического анализа подтверждали ранее установленные надсемейства блох кроме инфраотряда Pulicomorpha. Результаты более позднего анализа, проведенного позднее (Zhu et al., 2015), находятся во многом в противоречии с классификациями, построенными на основе морфологических признаков. Деревья филогенетических отношений, построенные методами максимальной экономии (maximum parsimony) и максимального правдоподобия (maximum likelihood), имели сходную топологию. Концевые ветвления этих древ, которые объединяли группы с ярко выраженными морфологическими особенностями, были хорошо обоснованы. Однако поддержки ветвлений (индекс Бремера и бутстрап), близких к базальной части, были низкими или

отсутствовали. Таким образом, в результате применения молекулярно-генетических методов целостность тех таксонов, в пользу монофилии которых и ранее имелись убедительные морфологические свидетельства, была подтверждена. В то же время проблемы филогенетических отношений крупных семейств и надсемейств отряда Siphonaptera остались нерешенными.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В настоящее время мировая фауна отряда насчитывает около 2162 видов и 800 подвигов блох, которые относятся к 241 родам и 97 под родам из 19 семейств (по данным ИАС PARHOST1 по мировой фауне блох Зоологического института РАН). Ранее мной были осуществлены специальные сравнительно-анатомические исследования 190 структур, а также пропорций тела у 325 видов блох, относящихся к 276 родам и под родам. Данный материал охватывает 96% всех таксонов родового ранга отряда. В частности, были изучены особенности строения головы (Медведев, 1982, 1983, 1988, 1989), груди (Медведев, 1990, 1991а, 1991б) и брюшка (Медведев, 1992, 1993а, 1993б). Проведенное морфологическое исследование блох имело следующие задачи. Во-первых, глубже изучить строение различных органов и структур; во-вторых, привлечь дополнительные признаки для обоснования классификации семейств; в-третьих, установить возможные направления эволюционных изменений структур. Исследования проводились методами световой и растровой электронной микроскопии. Было отснято в общей сложности около 8000 микрофотографий различных структур тела, что позволило оценить признаки структур, имеющих сложную трехмерную конфигурацию и небольшие размеры.

Результаты анализа вариабельности 190 структур блох были сведены в таблицу Excel, которая в настоящее время представлена 169791 записью. Из этого многообразия на первом этапе были сформулированы 50 признаков и 204 состояний строения головы, груди и брюшка. На этой основе отряд был разделен на пуликоидный, пигиопсиллоидный, хистрихопсиллоидный и цератофиллоидный комплексы семейств (Медведев, 1994), которым позднее был придан статус инфраотрядов (Медведев, 1998). Таким образом, согласно этой классификации отряд Siphonaptera подразделяется на пуликоморфных блох (инфраотряд Pulicomorpha) и непуликоморфных блох (три инфраотряда: Hystrichopsyllomorpha, Pygiopsyllomorpha и Ceratophyllomorpha).

Для более глубокой оценки взаимосвязи состояний различных признаков и их распределения по таксонам блох на следующем этапе были сформулированы 114 признаков с 446 состояниями. Из них 32 признака со 135 состояниями описывают строение 14 скелетных образований и хетома головы (Медведев, 2015а), 60 признаков и 309 состояний – 37 скелетных структур груди (Медведев, 2015б, 2016а). Для 25 структур брюшка было предложено 28 признаков со 108 состояниями (Медведев, 2016б).

С целью анализа признаков, которые применялись авторами других классификаций отряда блох, была создана еще одна таблица Excel. Для этого были использованы характеристики подсемейств, семейств и надсемейств, приведенные в фундаментальных сводках «Каталог Ротшильдской коллекции блох» (Hopkins, Rothschild, 1953, 1956, 1962, 1966, 1971; Mardon, 1981; Traub et al., 1983), а также в статье Смита (Smit, 1982).

Особенности морфологических адаптаций блох

Отряд Блохи (Siphonaptera) объединяет вторично бескрылых облигатно-кровососущих насекомых с полным превращением. Имаго блох – высоко специализированные эктопаразиты млекопитающих (94% видов) и в меньшей степени птиц (6%). Большинство представителей отряда ведут гнездово-норный образ жизни, находясь на теле теплокровного хозяина периодически или постоянно. Среди хозяев блох, в частности, представлены виды млекопитающих, которые 1) имеют гнездовые и выводковые убежища (большая часть грызунов и некоторые из зайцеобразных); 2) не имеют гнездовых и выводковых убежищ (землеройки); 3) характеризуются особо подвижным образом жизни (летучие мыши, копытные и хищные); 4) ведут экологически изолированный (например, подземный) образ жизни; а также 5) птицы (Медведев, 2017).

Как известно, среди блох представлены прикрепляющиеся к телу хозяина «стационарные» и «полустационарные» паразиты, постоянно находящиеся на теле прокормителя «блохи шерсти» и периодически нападающие на хозяина для кровососания «блохи гнезда». Преобладают виды, занимающие промежуточное положение между типичными «блохами гнезда» и «блохами шерсти» (Ващенко, 1988).

Географическое распространение обуславливается не только адаптациями блох к обитанию на теле теплокровного хозяина, но и к микробиотопическим условиям его гнезда. Следует отметить, что в подстилке гнезда происходит и развитие преиминальных фаз блох. Вследствие этого на распространение блох оказывают большое влияние температура и влажность. Эти показатели определяют биотопическую приуроченность многих таксонов блох, а также их отсутствие на видах хозяев, обитающих в переувлажненных биотопах или ведущих водный образ жизни. Это обуславливает возникновение сложных паразито-хозяинных отношений и коэволюции блох и хозяев, причем для блох большинства таксонов характерен широкий круг прокормителей.

С помощью специально написанных аналитических программ обнаружено, что в пределах 10 наиболее крупных семейств отряда (Pulicidae, Tungidae, Rhopalopsyllidae, Pygiopsyllidae, Stivaliidae, Nystrichopsyllidae, Stephanocircidae, Ceratophyllidae и Leptopsyllidae) от 39 до 46% всех видов являются эвриксенными, т. е. они отмечаются на хозяевах, принадлежащих к различным отрядам. Поликсенные виды, паразитирующие на хозяевах различных семейств, принадлежащих к одному отряду, в каждом из этих семейств они составляют значительно меньшее число – от 2 до 15%. Мезоксенные виды (вид блохи обнаружен на нескольких родах хозяев из одного семейства) составляют от 11 до 25%, собственно олигоксенные виды (вид блохи паразитирует на нескольких видах хозяев из одного рода) – от 3 до 9% (Медведев, 2005).

Блохам присуща высокая специализация черт строения, что резко отличает их от сближаемых с ними скорпионниц и двукрылых. Приспособления предков блох должны были, во-первых, обеспечивать удержание насекомого на прокормителе во время

кровососания, а во-вторых, позволять ему быстро перемещаться по хозяину и уходить с него, в третьих, способствовать пребыванию паразита вне хозяина в подстилке гнезда, ходах нор и вне их, например, на тропках маршрутов хозяев. В связи с этим в облике современных блох следует выделить наиболее важные особенности строения.

1) Голова и ее придатки – антенны и ротовой аппарат, а также переднегрудь с передней парой ног объединены у блох в одно образование, т.е. фронтальный комплекс структур (Медведев, 2003). Задача этого комплекса скелетных образований состоит в том, чтобы раздвигать волосы шерстного покрова или частицы субстрата гнезда хозяина, тем самым обеспечивая возможность быстрого движения вперед. Дорсальные межсегментные мышцы, идущие от мезофрагмы к пронотуму и затылку, отклоняют фронтальный комплекс влево или вправо. Ниже клиновидной головы располагаются сомкнутые передними краями максиллярные пластинки и щитовидные передние коксы. При движении блохам присуща интенсивная работа максиллярных щупиков, постоянно осуществляющих движения, близкие к круговым. Антенны же блох находятся в состоянии покоя, располагаясь внутри усиковых ямок. Своеобразие условий обитания обусловило и трансформацию первого членика максиллярных пальцев в своеобразную пластинку. Ее наличие является характерной особенностью ротового аппарата блох наряду с колюще-сосущим ротовым аппаратом.

2) Передняя пара ног выполняет только шагательные функции. Передние коксы сочленяются с грудью подвижно так, что лапки могут описывать дугу, захватывая коготками неровности субстрата. У коготков блох имеются дополнительные более короткие вентральные лопасти, едва намеченные, например, у таких скорпионид как ледничники рода *Boreus*. В результате работы передних ног тело блохи подтягивается кпереди. Подвижность передних ног обусловлена одномышечковым суставом. Снодграсс (Snodgrass, 1946) обратил внимание на то, что, в отличие от других насекомых, у блох отросток мышечка находится на стенке коксы, а соответствующая ему сочленованная ямка – на плевростерне.

3) Средняя и, в особенности, задняя пара ног выполняют не только шаг, но и сильный направленный кзади толчок, благодаря которому блохи могут перемещаться сквозь волосы хозяев и быстро зарываться в них головой книзу, принимая почти вертикальное положение в момент тревоги.

4) Прыжок блох происходит благодаря удару трохантера (вертлуга) задних ног о субстрат (Rothschild, Schlein, 1975). Движение трохантера обеспечивается длинными дорсовентральными мышцами, расположенными в вытянутых кверху среднем и заднем сегменте груди. Кроме того, в прыжке задействованы мышцы самих ног. Их пучки расположены в широких трапециевидных коксах задней и средней пар ног. У предков блох рудименты аксиллярного склерита крылового сочленения стали частью прыгательного аппарата, что является уникальным признаком для вторично-бескрылых насекомых.

5) Наружная поверхности головы, груди и брюшка вооружена хетомом из щетинок различной длины и толщины. Основу хетома блох составляют крупные щетинки, которые в 3–5 раз длиннее прочих волосков, имеющихся на поверхности сегментов. Щетинки прилегают к телу или располагаются под небольшим углом к нему, отводя волосы хозяев. Развитый хетом представлен рядами, группами или отдельными щетинками. Щетинки имеются на поверхности всех нотумов груди, а также на мезо- и метаплеврах блох. При этом любые щетинки и волоски всегда отсутствуют на вентральных (стернальных) стенках грудных сегментов, а также на проплевростерне.

6) Грудь блох, состоящая из полностью обособленных и подвижно сочлененных друг с другом трех сегментов, имеет развитую продольную дорсальную и вентральную мускулатуру. Дорсальные продольные и дорсо-вентральные мышцы утратили свои функции в качестве крыловых мышц непрямого действия и стали обеспечивать движение блох в шерсти хозяина и их прыжок. Прочие же сегменты груди и брюшка у блох соединены более подвижно, они полностью открыты с задней стороны, благодаря чему могут вдвигаться внутрь друг друга. Подвижность основных функциональных отделов у блох возрастает вследствие наличия у них других уникальных образований в виде подвижных склеритов: 1) грудных соединительных пластинок между передне- и среднегрудью, средне- и заднегрудью, заднегрудью и брюшком, 2) сочленовных пластинок средней и задней пары ног. Последние, как нами было установлено, гомологичным крыловидным выростам аподем средне- и заднегруды меккоптер.

7) Задние края сегментов вытянуты в характерные для блох воротнички. Воротнички защищают от повреждений сочленения головы, нотумов груди, тергитов и стернитов, члеников антенн и максиллярных щупиков. Важно отметить, что как на наружной, так и на внутренней поверхности воротничков щетинки всегда отсутствуют.

8) Одним из органов, возникших в связи с гнездово-норовым образом жизни блох, являются гребни из плоских зубцов, или ктенидии. Зубцы ктенидиев, в отличие от щетинок, не имеют подвижного сочленения с телом. Ктенидии могут иметься на голове, заднем крае нотума передне- и заднегруды, а также на 1-м, 3-м и некоторых других тергитах брюшка.

Можно предположить, что массивные зубцы ктенидиев сформировались из щетинок, которые имелись у предков блох на задних стенках сегментов груди и брюшка. Однако в дальнейшем задние стенки сегментов блох редуцировались, а их щетинки сместились на стык наружной и внутренней поверхностей воротничков. Здесь щетинки утратили подвижность и вследствие этого сильно склеротизовались, сформировав гребни из массивных зубцов.

Ктенидии на голове также могли возникнуть из щетинок, располагавшихся на нижней части головы и на внутренней стенке усиковых ямок. Можно предположить, что свободноживущие предки блох имели подвижную головную капсулу с округлыми

нижними краями и без глубоких усиковых ямок. Угловатые нижний край головной капсулы и передний край усиковой ямки блох являлись теми участками, где подвижные щетинки могли модифицироваться в неподвижные и массивные зубцы.

9) На 10-м сегменте брюшка расположен уникальный сенсорный орган, или пигидий (сенсиллиум). Пигидий блох может быть отнесен к типичным аутапорфиям, маркирующим отряд блох в целом. Пигидий – обособленный щиток в форме яйца – снабжен большим количеством нитевидных рецепторов – трихоботриев, улавливающих колебания воздуха, а также хордотональными сенсиллами и несколькими мышцами.

10) Общей особенностью эволюции блох является тенденция к уменьшению размеров тела. Длина тела этих эктопаразитов в среднем составляет 4–5 мм и даже у небольшого числа видов блох, имеющих наиболее крупные размеры, тело редко превышает 1 см (самка полустационарного паразита *Dorcadia dorcadia* (Rothschild, 1912) при созревании яиц достигает 16 мм в длину.

Таким образом, гнездово-норовой образ жизни блох обусловил их небольшие размеры, уплощенное с боков тело, полную редукцию крыльев и сложных глаз, подвижное сочленение среднего и заднего сегментов груди, а также наличие развитых межсегментных и дорсо-вентральных мышц, прыгательных ног, защитных воротничков и ктенидиев на задних краях сегментов груди и брюшка. Эти признаки могли сформироваться еще у предков блох, нападавших на древних млекопитающих в условиях стесненного пространства микробиотопов. Можно заключить, что единый птероторакс, имеющийся у всех других насекомых с полным превращением, у блох изначально сформирован не был. Это послужило преадаптацией к нападению на прокормителя с поверхности земли. Смит (Smit, 1972) предположил, что предки блох были падальщиками (scavengers), обитавшими в норах хозяев, где они утратили крылья в процессе перехода к паразитизму. На наш же взгляд, предки насекомых, которые перешли к кровососанию, но и в тоже время к обитанию на прокормителе, не могли быть крылатыми. Если бы это было так, то сформировалась бы еще одна группа летающих кровососов, таких как комары, мокрецы или мошки, т.е. насекомых, не связанных с прокормителями близкими пространственными отношениями. Скорее всего, предки блох уже были бескрылыми и, таким образом, места их обитания было ограничено относительно небольшими постоянными участками. Можно предположить, что предки блох были близки к современным паразитам землеройковых. Обитание современных землероек также ограничивается охотничьим участком в несколько десятков квадратных метров. Уже бескрылые предки блох, как и блохи рода *Palaeopsylla*, могли подстергать, своих прокормителей на постоянных маршрутах их перемещений. Наличие же выводковых нор у млекопитающих с их относительно стабильным микроклиматом способствовало формированию еще более устойчивой связи бескрылых блох с теплокровными хозяевами-прокормителями. Гнездово-норовый образ жизни способствовал распространению блох в различных ландшафтных зонах, включая бореальные.

Следует отметить, что адаптации к обитанию в микростациях и периодическому питанию на позвоночных теплокровных хозяевах могли возникнуть независимо у представителей различных отрядов насекомых. Поэтому были обнаружены ископаемые формы со сходными с блохами чертами строения, но принадлежащие к другим группам насекомых. Непосредственные предки блох, предположительно в начале Кайнозоя, должны уже обладать, во-первых, структурами для того, чтобы удерживаться на прокормителе (например, хватательными коготками на лапках и протоктенидиями), а во-вторых, особенностями строения, которые позволяли бы им быстро избегать попыток хозяина раздавить паразита. Кроме прыгательно-толкательных средних и задних ног, паразит должен иметь уплощенное с боков тело, развитые хетом и ктенидии.

Проблемы разработки классификации отряда блох, основанного на признаках морфологии

Классификации отряда до середины 20 века основывались на отдельно взятых признаках, которым придавался произвольный таксономический вес. На первом этапе во второй половине 19 и начале 20 века исследователи обращали внимание на блох с сильно модифицированной головной капсулой. Дорсальная стенка головы такого типа разделена глубокой межусиковой бороздкой. Таким образом, головная капсула внешне делится на хорошо обособленные переднюю и заднюю части и при этом эта капсула так сильно уплощена с боков, что усиковые ямки срастаются внутренними стенками. В одной из первых классификаций отряд предлагалось разделить на подотряды «цельноголовых» (*Integricipata*) и «раздельноголовых» (*Fracticipata*) блох (*Kolenati*, 1863).

Ю. Вагнер также объединил «раздельноголовых» блох объединял в отдельную группу. Кроме того, в своей классификации 1939 г. Ю. Вагнер использовал признаки большого числа структур: глаз, ветвей тенториума, гениталий, ктенидиев, зубчиков, рядов щетинок и т.д. В целом, признаки, указываемые Ю. Вагнером, имели количественный характер (имеются или отсутствуют те или иные структуры, их количество). Ю. Вагнер установил, что семейства блох можно подразделить на три основные группы по наличию или отсутствию у их представителей сквамулума (короткого отростка в верхнем углу метэпистерна) и степени развития межусиковой бороздки. К первой группе, согласно его представлениям, принадлежат «*Pulex*- или *Xenopsylla*-образные» блохи, тело которых в среднем короткое и обычно более или менее округленное. В описаниях семейств этой группы Ю. Вагнер отмечал отсутствие у их представителей наружного межусикового желобка и наличие лицевого зубчика с направленной вверх вершиной.

У блох второй и третьей групп семейств сквамулум имеется, тело более вытянутое и сжатое с боков. Из этих двух групп первая включала «*Ctenopsyllus*, или

Leptopsylla-образных» блох с головой, разделенной на две части межусиковой бороздкой (*caput fractum*). К ней принадлежат семейство *Ctenopsyllidae* (включает современную трибу *Leptopsyllini*, подсемейства *Hystrihopsyllinae*, *Stenoponiinae*, *Dinopsyllinae*, *Hypsophthalminae*, *Doratopsyllinae*, род *Palaeopsylla*), семейства *Stephanocircidae* и *Ischnopsyllidae*. Вторая группа семейств была образована из «*Ceratophyllus*-образных» блох с цельной головой (*caput integrum* и *caput semifractum*). Последняя группа включала только одно сем. *Ceratophyllidae*, состав которого существенно отличался от таксономического состава, принимаемого в настоящее время. В частности, ранее в него входили современные трибы *Mesopsyllini* и *Caenopsyllini* из сем. *Leptopsyllidae*; подсемейства *Neopsyllinae*, *Ctenophthalminae*, *Listropsyllinae* (*Hystrihopsyllidae*), *Paradoxopsyllinae* (*Leptopsyllidae*), а также семейства *Ceratophyllinae*, *Pygiopsyllinae* и *Xiphiopsyllinae*.

По мере изучения фауны различных регионов мира исследователи формировали во многом «интуитивный» образ триб, подсемейств, семейств и надсемейств, подбирая комплексы признаков для этих таксонов блох. Джордан (Jordan, 1947) изложил свои принципы подхода к систематике блох, в соответствии с которыми их высшие таксоны могут быть выделены не по отдельным признакам, а только на основе их комбинаций, поскольку каждый отдельный признак может встречаться и у представителей других таксонов.

Иофф (1949) отмечал необходимость отказа от «преувеличенного значения» сильного развития межусиковой бороздки. Он объединяет «раздельноголовых» («*caput fractum*») блох подсем. *Leptopsyllinae* с «цельноголовыми» блохами из подсемейств *Mesopsyllinae* и *Paradoxopsyllinae* в одно сем. *Ceratophyllidae*. Другие авторы также свои же классификации основывали на комбинации признаков, включая признаки внутреннего строения блох и такие, как сочленения гипотендона (внутреннего тяжа, расположенного ниже эдеагуса самцов) с 9-м стернитом брюшка или с вентральной стенкой эдеагуса (Holland, 1949; Traub, 1950). В результате триба *Leptopsyllini* была сближена с сем. *Ceratophyllidae*. Таким образом, признак «цельности» или «раздельности» головы, как явная гомоплазия, был отвергнут. Однако термины «фрактиципатная» и «интегриципатная» голова присутствуют в определительной таблице семейств, предложенной в середине прошлого века (Hopkins, Rothschild, 1956).

Джордан (Jordan, 1948) подразделил отряд блох на два надсемейства неравного объема, 16 семейств и 32 подсемейства. К основным признакам надсем. *Pulicoidea* относятся отсутствие зубчиков на метанотуме и тергитах брюшка, наличие одного ряда щетинок на 2–7-м тергитах, отсутствие внутреннего гребня на наружной стенке коксы средней пары ног и псевдосет под воротничком метанотума, сильное развитие верху метэпимера, верхний край которого почти достигает дорсальной стенки брюшка. Каждый из этих признаков по отдельности может встречаться и за пределами данного надсемейства, однако в целом они образуют уникальную комбинацию.

В дальнейшем Джонсон (Johnson, 1957) выделила третье надсем *Rhopalopsylloidea*, название которого позже было изменено на *Malacopsylloidea* (Hopkins, 1958). На совершенствование классификации К. Джордана оказало в дальнейшем влияние исследование сочленения гипотендона с 9-м стернитом или эдеагусом (Holland, 1949; Traub, 1950). В результате этого триба *Leptopsyllini* была сближена с сем *Ceratophyllidae*. Авторы, работающие в этот период, вполне удовлетворяли классификация, предложенная К. Джордана, а также филогенетическое древо, которое было представлено во II томе «Каталога Ротшильдовской коллекции блох в Британском музее» (Hopkins, Rothschild, 1953) и позднее воспроизведено в историческом обзоре изучения блох Холланда (Holland, 1964).

Согласно классификации Смита (Smit, 1982), отряд *Siphonaptera* делится на пять надсемейств. В основу этой классификации были положены признаки 31 структуры. Новым в этой классификации является разделение семейства *Hystrihopsyllidae* на два отдельных семейства: *Stenophthalmidae* и собственно *Hystrihopsyllidae*. Последнее было объединено с сем. *Macropsyllidae*, вероятно, на основании наличия у представителей этих двух семейств двух семяприемников. По этому же признаку и по отсутствию зубчиков на метанотуме сем. *Coptopsyllidae* было включено в надсем. *Hystrihopsylloidea*.

Признаки, касающиеся особенностей хетотаксии, степени редукции стенок глазного бокала и передних ветвей тенториума, положения и количества зубцов ктенидиев, формы лба, также используются для характеристики отдельных таксонов. Кроме того, отличительным признаком блох сем. *Coptopsyllidae* является «клипеус», т.е. впячивание, образованное лицевой стенкой, а блох сем. *Rhopalopsyllidae* – «глубокая складка», которая на самом деле представляет собой сильно развитый лицевой зубчик. Блохам семейств *Stephanociricidae* и *Macropsyllidae* свойственны поперечные склеротизованные валики на внутренней поверхности теменной стенки.

Согласно данным Хопкинс и Ротшильд (Hopkins, Rothschild, 1953), для представителей сем. *Hystrihopsyllidae* s. l. общим является ряд особенностей хетома груди и генитальных сегментов брюшка. При этом ни один из признаков нельзя отнести к синапоморфиям и по отдельности отмечается и за пределами семейства. Так, у блох сем. *Hystrihopsyllidae* 1) зубчики на метанотуме заднегруди отсутствуют, 2) 9-й стернит брюшка без аподемы, 3) пигидий самок более или менее выпуклый, 4) передние ветви тентория выражены и 5) на вершине анальных церок имеется одна длинная и две короткие утолщенные щетинки (кроме блох рода *Stenoponia*). Иофф и др. (1965), перечисляя эти же признаки, указывали, что выпуклость пигидия выражена слабо у блох родов *Nearctopsylla*, *Palaeopsylla* и *Wagnerina*, а внутренняя поверхность их задней коксы иногда бывает снабжена группой шипиков. Кроме того, указывалось, что у блох ряда родов семейства может быть два семяприемника.

Молекулярно-генетические данные, полученные по отдельным генам и рассчитанные в форме консенсусного древа, указывают, что сем. *Hystriochopsyllidae* не является монофилетичным. Однако морфологические признаки, использованные мной (Медведев, 2009), свидетельствуют в пользу филогенетической целостности сем. *Hystriochopsyllidae*. Например, подсем. *Anomiopsyllinae* имеет синапоморфные состояния строения метафрагмы, метастернита и аподемы мезостернита. По ряду признаков это подсемейство наиболее близко к подсемействам *Neopsyllinae* и *Rhadinopsyllinae*. Подсемейства *Neopsyllinae*, *Rhadinopsyllinae* и *Stenoponiinae* имеют неутолщенный метастернит, а первых два подсемейства объединяют сходство строения сочленения подвижного отростка с половой клешней, характер модификации метафрагмы, наличие склеротизованного центрального склерита. Гомологичные модификации метафрагмы представлены и у блох подсем. *Stenoponiinae*. К этой же группе примыкают подсем. *Hystriochopsyllinae* представители которого также имеют неутолщенную аподему метастернита, и подсем. *Listropsyllinae*, зубчик-склерит которого является специализированной модификацией зубчика-складки. Общей особенностью блох подсемейств *Hystriochopsyllinae* и *Listropsyllinae* является наличие седла метастернита с высокими остроконечными отростками и высоким гребнем. Сближение данных таксонов согласуется с данными молекулярно-генетического анализа. Подсемейства *Doratopsyllinae* и *Stenophthlaminae* (трибы *Stenophthmini* и *Carteretini*) объединяет способ прикрепления вершины мезоплеврального тяжа к специальному гребню у верхнего края плевры. Согласно молекулярно-генетическим данным, к этим двум подсемействам близка триба *Neotyphloceratini*, блохи которой не имеют гребня на мезоплевре. Сходство строения седла метастернита (наличие высоких дорсальных отростков с округлой вершиной и высокого медиального гребня) и соотношение длин лопастей вилки эдеагуса позволяют сближать подсемейства *Stenophthlaminae* и *Dinopsyllinae*.

Опыт комплексного анализа признаков

На основе отдельных признаков и их уникальных комбинаций был предложен ряд классификаций отряда блох, каждая из которых имеет свои особенности и отличия от других. В связи с этим актуальным является оценка признаков с разных точек зрения: морфофункциональной, адаптивной и филогенетической. Согласно критериям каждой из них могут быть выделены различные морфотипы имаго.

Морфофункциональные комплексы

На основе критерия функционального единства было предложено объединить 92 структуры в 15 основных морфофункциональных комплексов головы, груди и брюшка, согласно расположению мышц различных органов и мест их прикрепления к стенкам склеритов тела (Медведев, 2008; см. табл. 1). Так, головная капсула подразделяется на три комплекса (клипеофронтотемной, окципитальный и генальный), грудь – на пять (переднегрудной, нототоракальный, стерноторакальный, плевростернальный и терготрохантеральный), брюшко – на четыре (группа не модифицированных сегментов, группа модифицированных (половых) сегментов, собственно половой

аппарат и терминальные образования брюшка), эдеагус – на три (структуры каркаса эдеагуса, склериты стенок внутреннего протока эдеагуса и терминальные, якорные, структуры эдеагуса, служащие для его закоривания в половых путях самки).

Для выявления наиболее консервативных и вариабельных скелетных образований блох было проанализировано распределение 114 признаков строения по морфофункциональным комплексам (Медведев, 2018). Наибольшее разнообразие строения характерно для структур фронтального и нототрохантерального морфофункциональных комплексов. Если первый обеспечивает перемещение сквозь волосяной покров хозяина, то второй – прыжок блох (Медведев, 2017). Анализ показал, что 40% от всех выделенных признаков (40) и их состояний (163) характеризуют разнообразие структур головы и переднегруди. Структуры же нототрохантерального комплекса средне- и заднегруди характеризуют 18 признаков и 83 их состояния.

Количество признаков и их состояний, которые характеризуют другие морфофункциональные комплексы, приведено в табл. 1.

Таблица 1. Разнообразие признаков строения морфофункциональных комплексов блох
Table 1. Variety of features in the structure of morphological and functional flea complexes

№	Морфофункциональный комплекс	Колич. признаков	Колич. состояний
1	Клипеофронтальный	16	62
2	Генальный	11	55
3	Окципитальный	4	13
4	Переднегрудной	7	28
5	Пропорций головы	2	5
6	Грудных соединительных пластинок	7	24
7	Нототоракальный	7	30
8	Нототрохантеральный	18	83
9	Пропорций груди	1	2
10	Стерноторакальный	9	36
11	Абдоминальный	2	9
12	Терминальных сегментов брюшка	1	3
13	Полового аппарата самок	3	12
14	Полового аппарата самцов	16	63
15	Модифицированных сегментов брюшка	6	21
	Всего	110	446

Адаптивные морфотипы

Особенности строения блох, обусловленные адаптациями, можно объединить в следующие четыре морфотипа: пуликоидный, ишнопсиллоидный, палеопсиллоидный и генерализованный (Медведев, 2017). Критериями для их выделения служат различные особенности строения головы и груди, т. к. наибольшее адаптивное значение и разнообразие строения имеют структуры фронтального и нототрохантерального морфофункциональных комплексов.

Ишнопсиллоидный тип сформировался у «блох шерсти», имаго которых после выльода нападают на прокормителя и уже не сходят с него в течение всей жизни. Типичными примером этой экологической группы являются паразиты рукокрылых – блохи сем. *Ischnopsyllidae*. Им присуща узкая клиновидная голова, стенка покато-го лба валикообразно расширена. Плевральный узел в заднегруди, задействованный в механизме прыжка блох, редуцирован, что указывает на слабую прыгательную способность блох этой группы. Удлиненные средний и задний сегменты груди, а также ноги – явные адаптации к быстрому и маневренному перемещению в шерсти летучих мышей.

Сходные черты строения головы и отчасти груди имеют американско-австралийские шлемоносные блохи сем. *Stephanocircidae* и виды небольшого австралийского сем. *Macropsyllidae*. Шлемоносные блохи являются паразитами сумчатых, а также южноамериканских хомяковых, обитающих в высокогорьях Анд. Можно предположить, что блохи данных семейств также являются «блохами шерсти». Адаптации такого типа сформировались в условиях обитания на хозяевах, не имеющих постоянного убежища с ограниченной гнездовой камерой. Контакт паразита с прокормителем в таких условиях может быть легко утрачен, вследствие чего возникает необходимость постоянного нахождения на хозяине.

Палеопсиллоидный тип также характеризуется узкой, но не вытянутой вперед клиновидной головой с высоковыпуклой лицевой стенкой. Верхняя часть передней части головы узкоокруглая, нижняя – килевидная. Голова такого типа присуща представителям рода *Palaeopsylla*, ряд видов которых известен из балтийского янтаря. Такой тип головы представлен довольно широко как в самом сем. *Hystrihopsyllidae*, к которому относится данный род, так и в семействах *Leptopsyllidae* и *Stivaliidae*. Голове этого типа присущи щечные ктенидии или утолщенные шиповидные префронтальные щетинки.

Блохи рода *Palaeopsylla*, вероятно, являются «блохами шерсти», однако они отмечены и в гнезде. Их приспособления, возможно, связаны с адаптацией к паразитированию на насекомоядных, которые, с одной стороны, не имеют выраженных постоянных убежищ, с другой, обитают в микробиотопах, в пределах которых они перемещаются по постоянным маршрутам. Блохи, паразитирующие на таких животных, должны в поисках прокормителя сами перемещаться среди частиц почвы. Голову

«палеопсилльного» типа имеет и ряд родов африканского сем. *Chimaeropsyllidae*, блохи которого паразитируют на прыгунчиковых. Последние так же, как и насекомоядные, не имеют своего постоянного гнезда.

Большинству блох присущ генерализованный морфотип, который представлен в отряде двумя вариантами.

1-й вариант генерализованного морфотипа отмечен у видов родов *Coptopsylla* (*Coptopsyllidae*), *Chaetopsylla* (*Vermipsyllidae*), *Parapsyllus* и *Polygenis* (*Rhopalopsyllidae*), *Megabothris* и *Nosopsyllus* (*Ceratophyllidae*), *Paradoxopsyllus*, *Amphipsylla* и *Frontopsylla* (*Leptopsyllidae*). Для всех них характерно отсутствие ктенидиев на голове и наличие широкоокруглой головы с равномерно округлой лицевой стенкой.

2-й вариант генерализованного морфотипа характеризуется головой, у которой лицевая стенка в нижней части низкоокруглая, а в верхней более широкоокруглая. Такой вариант морфотипа отмечается у блох как с головными ктенидиями, так и без них. Голова с полууплощенной передней частью несет развитый хетом. Кроме длинных щетинок, расположенных у границы лба и щек, представлены более короткие и толстые. Глазные и нижнещечные гребни либо имеются (например, у блох родов *Ctenophthalmus*, *Neopsylla*, *Rhadinopsylla*, *Hystrihopsylla* из сем. *Hystrihopsyllidae*), либо отсутствуют (например, у блох родов *Amphipsylla* и *Ctenophyllus* из сем. *Leptopsyllidae*).

Филетические морфотипы

В процессе эволюции отряда блох сформировались четыре основных морфотипа сложившихся не как следствие структурных адаптаций к определенной модели паразитизма, а как результат событий филогенеза. Основу таких событий составляют структуры, признаки которых находятся в менее жесткой взаимосвязи, чем те, которые присущи структурам, модифицированным вследствие узких адаптаций.

Каждый из сегментов тела насекомых представляет собой относительно автономную морфогенетическую систему, и конгруэнтность его признаков его строения может рассматриваться с высокой степенью вероятности как филогенетическая корреляция. Вследствие менее жестких системных связей изменения различных признаков отдельных структур или их групп происходят с разной скоростью и, кроме того, независимо друг от друга. Возникающее многообразие сочетаний различных признаков может послужить основой для формирования новых таксономических групп.

Выявляя корреляции между признаками структур, не связанных между собой непосредственными морфогенетическими зависимостями, можно установить уникальные признаки, сочетания которых возникли в момент образования группы. Например, в качестве гипотезы можно предположить, что у общего предка блох инфраотряда *Pulicomorpha* способность к прыжку обеспечивали в основном мышцы заднегруды.

В связи с этим ослабло соединение нотума и плевры среднегруди, что привело, например, к редукции дополнительной ветви мезоплеврального тяжа и формированию ряда других особенностей строения среднегрудного сегмента.

Упрощенная схема отношений семейств блох различных инфраотрядов представлена рис. 1. Подробная схема филогенетических отношений с указанием признаков была опубликована ранее (Медведев, 1994).

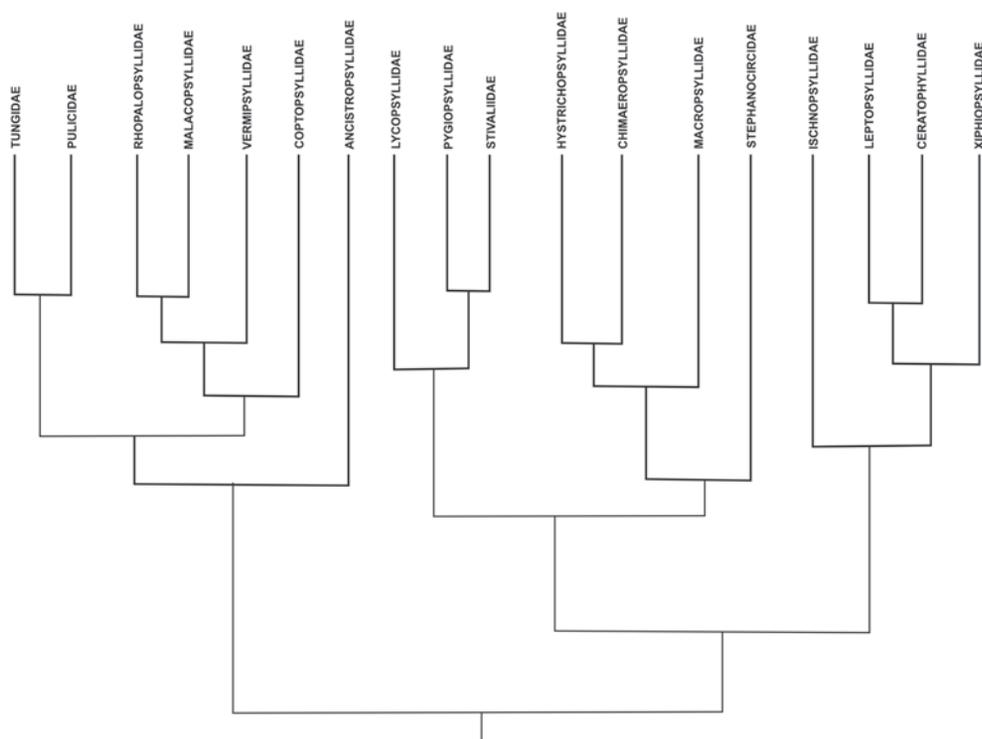


Рисунок 1. Схема филогенетических отношений семейств блох

Figure 1. Scheme of phylogenetic relationships of flea families

Представители инфраотряда Pulicomorpha значительно отличаются от блох трех других инфраотрядов – Ceratophyllomorpha, Pygiopsyllomorpha и Hystriopsyllomorpha – комплексом признаков среднегруди, головной капсулы, половой клешни, модифицированных сегментов и эдеагуса (рис. 2 и табл. 2).

Таблица 2. Основные признаки строения различных инфраотрядов блох
Table 2. The main features in the structure of different flea infraorders

Признаки и их состояния	Pulicomorpha	Pugiopsyllomorpha	Hystrichopsyllomorpha	Ceratophyllomorpha
Голова				
Наружный желобок на межсуставной стенке: 1 – отсутствует; 2 – имеется; 3 – имеется у самцов, у самок отсутствует	1	2	2	3
Внутренний валик на межсуставной стенке: 1 – отсутствует; 2 – имеется; 3 – имеется у самцов, у самок отсутствует	2	1	2	3
Лицевой зубчик: 1 – отсутствует; 2 – если имеется, то его вершина направлен вверх; 3 – имеется, его вершина направлена вниз	2	1	3	3
Затылочная аподема: 1 – отсутствует, 2 – имеется	1	2	2	2
Межщечный мост: 1 – широкий, развита интрацервикальная часть; 2 – широкий или узкий, исходно имелся межщечный отросток; 3 – широкий, развита экстрацервикальная часть	1	2	2	3
Тенториальный мост: 1 – широкий, 2 – узкий, 3 – совсем узкий	1	2	3	3
Переднегрудь				
Нижний край пронотума: 1 – цельный, 2 – разделен на две лопасти	1	2	2	2
Передняя ветвь 1-й грудной пластинки: 1 – редуцирована, 2 – развита	1	2	2	2
Среднегрудь				
Положение нижнего края мезофрагмы: 1 – выше передневерхнего угла плевры, 2 – нижний край нотума расположен ниже передневерхнего угла плевры	1	2	2	2
Ветви мезоплеврального тяжа: 1 – одинарная, 2 – две ветви	1	2	2	2
Нижний край мезонотума и верхний край мезоплевры	1	2	2	2
Ширина основания/вершина аподемы: 1 – широкое/узкое, 2 – широкое/широкое, 3 – узкое/широкое	1	2	2	2
Наружная лопасть 2-й грудной пластинки: 1 – отсутствует, 2 – имеется	1	2	2	2

Заднегрудь

Сквамуллою: 1 – отсутствует, 2 – имеется	1	2	2	2
--	---	---	---	---

Брюшко

Аподема 9-го тергита: 1 – в виде парных лопастей; 2 – аркообразная, в виде оттянутого кзади козырька; 3 – аркообразная, треугольной формы	1	2	2	3
Третья грудная пластинка: 1 – имеется, 2 – отсутствует	1	2	1	1
Ацетабулярный отросток и неподвижный палец тела половой клешни: 1 – не развит, 2 – развит, на вершине имеется удлиненная щетинка	1	1	1	2
Внутренний канал аподемы половой клешни: 1 – имеется широкий канал; 2 – имеется узкий канал, смещенный к нижнему краю	1	2	2	2
Место прикрепления дигитоида к телу половой клешни: 1 – ближе к основанию тела клешни, 2 – ближе к середине заднего края, 3 – прикрепляется хорошо выраженным мышцелком у задненижнего угла	2	1	2	3
8-й тергит самцов: высота его боковых лопастей меньше высоты тела половой клешни – 1 – менее чем в 2 раза; 2 – более чем в 2 раза; 3 – латеральные лопасти заходят за нижний край половой клешни	1	2	2	3
8-й стернит самцов: 1 – развит (его верхний край достигает уровня стигмы 8-го тергита), 2 – редуцирован (его высота в 1.5–2 раза меньше высоты брюшка)	1	1	1	2
9-й стернит самцов: 1 – вертикальные ветви прямые, горизонтальные слабо модифицированные; 2 – подразделение горизонтальной ветви 9-го стернита на три отдела и ее сочленение с крючками эдеагуса	1	1	1	2

Эдеагус

Соединение эдеагуса с 9-м стернитом: 1 – отсутствует; 2 – может срастаться нижними краями; 3 – имеется, благодаря модификациям нижнего края его чехла или специальным выростам внутренней трубки; 4 – имеется сочленение между горизонтальной ветвью 9-го стернита и крючком эдеагуса	2	3	1	4
Место прикрепления гипотендона: 1 – к мембранозной вентральной стенке эдеагуса, 2 – к склеротизованной вентральной стенке эдеагуса, 3 – к 9-му стерниту	1	2	2	3
Апикальные склериты и крючки эдеагуса: 1 – апикальные склериты имеют собственную мускулатуру, крючки редуцированы; 2 – не имеют собственной мускулатуры, крючки имеются	2	1	2	2

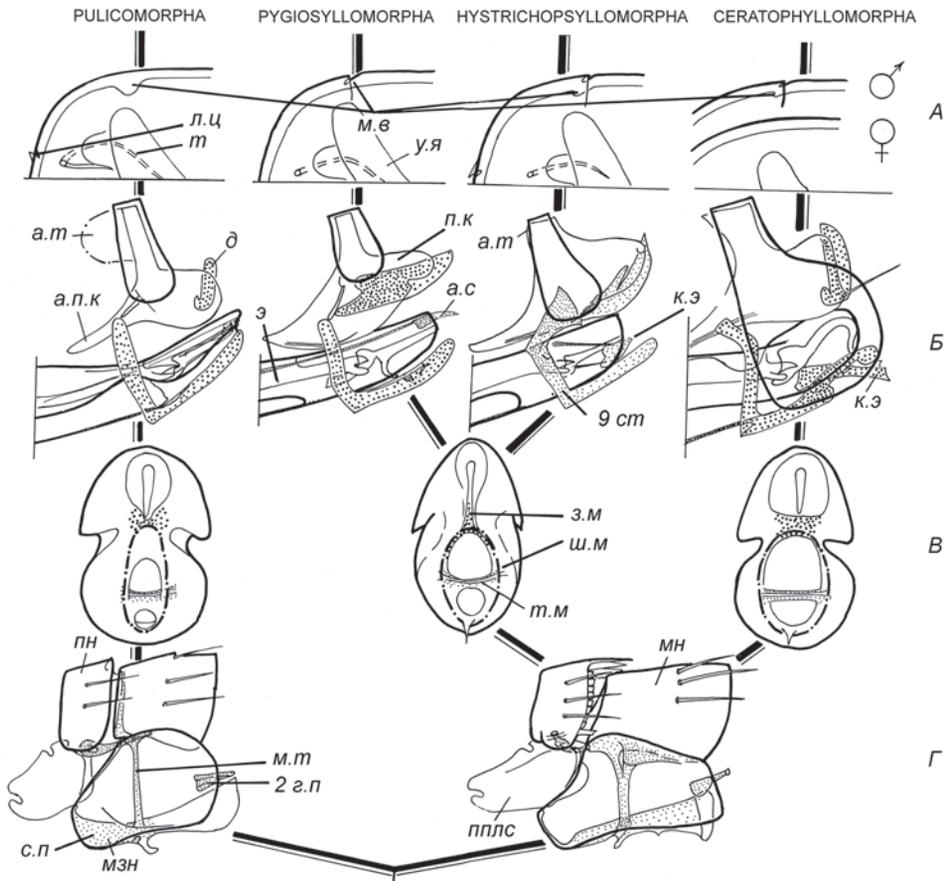


Рисунок 2. Схема взаимоотношений признаков строения блох четырех инфраотрядов. Ряды: А, В – голова сбоку (А) и снизу (В); Б – половые придатки; Г – передне- и среднегрудь, а.п.к – аподема половой клешни, а.с – апикальные склериты, а.т – аподема 9-го тергита, д – дигитоид, з.м – заднешечный мост, к.э – крючки эдеагуса, л.ц – лицевой зубчик, мн – мезонотум, м.в – межуסיковый валик, мзс – мезостернит, м.т – мезоплевральный тяж, п.к – половая клешня, пн – пронотум, пплс – проплевростерна, с.п – стернит переднегруды, т – тенториум, т.м – тенториальный мост, у.я – усиковая ямка, ш.м – шейная мембрана, э – эдеагус, 2 г.п – 2-я грудная пластинка, 9 см – 9-й стернит брюшка.

Figure 2. Scheme of relations between characters of the structure of fleas of the four infraorders. Lines: А, В – head lateral view (А) and ventral view (В); Б – genitalia; Г – pro- и mesothorax, а.п.к – manubrium of clasper, а.с – apicale sclerites, а.т – apodeme of tergum 9, д – movable process, з.м – postgenal bridge, к.э – crochets, л.ц – frontal tubercle, мн – mesonotum, м.в – ridge on the internal surface of the interantennal wall, мзс – mesosternum, м.т – mesopleural rod, мн – mesonotum, п.к – clasper, пн – pronotum, пплс – propleurosternum, с.п – sternum of prothorax, т – tentorium, т.м – tentorial bridge, у.я – antennal fossae, ш.м – cervical membrane, э – aedeagus, 2 г.п – 2nd thoracic link-plate, 9 см – sternum 9.

В ряде случаев в основу классификации таксонов блох рангом выше семейства мной были положены не отдельные состояния, а общие тенденции в развитии структур. Скелетные структуры обладают различной степенью изменчивости. Если некоторые консервативны и отдельные состояния их признаков могут маркировать группы в целом, то другие подвержены модификациям и образуют гомологические ряды, которые в целом характеризуют группы высших таксонов. Так, признаки строения мезоплеврального тяжа, межушковой стенки и 1-й грудной соединительной пластинки, а также ряда других структур достаточно четко свидетельствуют в пользу близости семейств *Tungidae*, *Pulicidae*, *Rhopalopsyllidae*, *Malacopsyllidae*, *Vermipsyllidae* и *Coptopsyllidae* инфраотряда *Pulicomorpha*, что, однако, не подтверждается данными молекулярно-генетического анализа (Zhu et al., 2015).

Инфраотряд *Pulicomorpha* S.G. Medvedev, 1998 включает пять надсемейств: *Pulicoidea* (*Pulicidae* и *Tungidae*), *Malacopsylloidea* (*Malacopsyllidae* и *Rhopalopsyllidae*), *Vermipsylloidea* (*Vermipsyllidae*), *Coptopsylloidea* (*Coptopsyllidae*) и *Ancistropsylloidea* (*Ancistropsyllidae*). Пуликоидный морфотип является наиболее характерным для паразитов грызунов – пуликоморфных блох сем. *Pulicidae*. Его особенностью является короткое компактное тело с узкими грудными сегментами, развитыми прыгательными структурами заднегруди и сильно удлинёнными ногами, которые обеспечивают прыжок до 32 см. Для инфраотряда *Pulicomorpha* в целом характерна тенденция к компактизации тела, выражающаяся как в его укорочении, так и в вытягивании сегментов груди в высоту. Так, у блох семейств *Tungidae*, *Pulicidae*, *Malacopsyllidae*, *Ancistropsyllidae*, *Vermipsyllidae* и подсем. *Rhopalopsyllidae* высота мезонотума равна ширине или больше ее, тогда как у блох других семейств высота нотума меньше его длины. Можно предположить, что эта тенденция обусловила ряд ниже перечисленных особенностей строения груди и всего тела блох в целом. Антенны блох этого типа укорочены, почти полностью прикрыты снаружи стенкой глубокой усиковой ямки. У представителей инфраотряда заднешечный мост, вероятно, первоначально возникает в виде узкой перемычки, расположенной снаружки от шейной мембраны. Впоследствии интрацервикальная (окруженная шейной мембраной) часть расширяется благодаря склеротизации краев переднезатылочного отверстия. В результате у блох ряда семейств инфраотряда наружная (экстрацервикальная) и внутренняя (интрацервикальная) части заднешечного моста одинаково широкие. В среднегруди соединение плеврального тяжа с нижним краем нотума редуцировано, в заднегруди метаплевральный узел развит наиболее сильно среди блох.

Таксоны инфраотряда *Pulicomorpha* демонстрируют связи между фаунами Африки и Азии, Африки и Южной Америки, т.е. имеют евразийско-американский и американо-австралийский типы распространения. Представители инфраотряда менее тесно связаны с грызунами. Если же такая связь имеется, то она присуща молодым группам блох и хозяев или, напротив, она возникает между наиболее рано уклонив-

шимися таксонами блох и группами хозяев. Представители инфраотряда Pulicomorpha отличаются от представителей других трех инфраотрядов паразито-хозяинными связями с такими разными группами млекопитающих, как хищные, броненосцы, ящеры, даманы и парнокопытные. Особенности связей с грызунами проявляются у этого инфраотряда в том, что он наиболее тесно связан с хомяковыми и мышинными. Третьей по численности группой хозяев являются зайцевые. В пределах этого инфраотряда имеется тенденция к возникновению в его различных семействах паразитизма «стационарного» и «полустационарного» типов. Представителей данного инфраотряда объединяет сходство признаков головы, груди и полового аппарата.

Вероятно, наиболее близки к исходной форме пуликоидного комплекса блохи монотипного сем. *Coptosyllidae*, виды которого распространены в Передней и Средней Азии на песчанках. Единственный североафриканский вид этого рода, *Coptosylla wassiliewi* Wagner, 1932, имеет направленный вверх зубчик, сходный с зубчиками южноамериканского сем. *Rhopalopsyllidae*. У блох других видов рода *Coptosylla* от этого зубчика отходят в стороны глубокие бороздки, которые отдельные исследователи принимают иногда за границу между клипеусом и лбом.

У представителей инфраотрядов *Pygiopsyllomorpha*, *Hystrichopsyllomorpha* и *Seratophyllomorpha* тело вытянутое, а длина каждого из сегментов груди превышает их высоту. Способность этих блох к прыжку менее выражена, чем у ряда представителей инфраотряда *Pulicomorpha*. Удлиненные антенны помещаются на голове в открытых наружу усиковых ямках, которые могут иметь продолжение на проплевростерну. Для представителей этих трех инфраотрядов не характерно развитие интрацервикального отдела заднешечного моста. Им свойствен другой путь его возникновения, связанный или с разрастанием первоначально узкой перемычки только кпереди, или с образованием межщечного отростка, расположенного между внутренними краями щек (Медведев, 1989).

Гибкость удлиненного тела обеспечивается благодаря подвижности соединения между передне- и среднегрудным сегментом. Межсегментные мембраны при этом защищены снаружи зубцами ктенидия пронотума. В данных инфраотрядах ктенидии пронотума отсутствуют только у представителей отдельных родов, виды которых паразитируют на хозяевах различных таксономических групп.

У блох этих инфраотрядов мезоплевральный тяж имеет две хорошо выраженные ветви и сочленяется с нотумом и плеврой сзади от их передних краев. Особенности строения мезоплеврального тяжа сочетаются с другими особенностями строения груди и, что особенно важно, с признаками других тагм тела – головы и брюшка. Это свидетельствует об обоснованности подразделения блох на четыре инфраотряда. Так, наличие двух хорошо выраженных ветвей мезоплеврального тяжа согласуется со следующими признаками груди: нижний край пронотума разделен на две лопасти; сквамulum (короткий отросток у передневерхнего угла метэпистерны) имеется; верхний край мезоплевры покатый кзади, мезонотум вдвинут внутрь мезоплевростерны,

а нижний край мезонотума, соответственно, находится ниже передневерхнего угла плевры. У блох этих трех инфраотрядов вторая грудная соединительная пластинка имеет наружную лопасть, а первая – имеет развитую переднюю ветвь. Объединяет эту группу инфраотрядов и общий путь усиления мезо- и метастернитов, при этом их вентральная стенка становится килевидной, а основание аподем – широким с аподемальной впадиной.

Межщечный отросток или его рудименты обнаружены у ряда представителей инфраотряда *Huysrichopsyllomorpha*, а также у блох инфраотряда *Pugiopsyllomorpha*, что свидетельствует о близости этих двух таксонов. Другими общими признаками инфраотрядов *Huysrichopsyllomorpha* и *Pugiopsyllomorpha* являются отсутствие зубчиков на метанотуме (имеются у блох сем. *Chimaeropsyllidae*), прикрепление гипотендона к вентральной стенке эдеагуса, а не к 9-му стерниту, сильно склеротизованные стенки тенториального моста, каплевидная стигма метэпимера. Общим признаком для инфраотрядов *Huysrichopsyllomorpha* и *Pugiopsyllomorpha* является также и то, что край метанотума груди и тергитов брюшка в основании зубчиков прямой, т.е. не имеет вырезки. У блох же инфраотряда *Ceratophyllomorpha* зубчики расположены в углублениях на краях метанотума груди и тергитов брюшка. Блохам инфраотрядов *Pugiopsyllomorpha* и *Huysrichopsyllomorpha* присуща тенденция к образованию в различной степени выпуклых пигидиев, которые, однако, имеют такую форму не у всех представителей этих групп.

Инфраотряд *Huysrichopsyllomorpha*: надсемейства *Huysrichopsylloidea* (*Huysrichopsyllidae* и *Chimaeropsyllidae*), *Macropsylloidea* (*Macropsyllidae*) и *Stephanocircidoidea* (*Stephanocircidae*). У ряда представителей инфраотряда обнаружен межщечный отросток, который стал основой для заднешечного моста. Представителям инфраотряда *Huysrichopsyllomorpha* не свойствен половой диморфизм межсуставной стенки (за исключением нескольких родов). Вариации, в строении лицевого зубчика следующие: простой зубчик – зубчик-складка – слитный зубчик. Префронтальные гребни хорошо выражены. Ветви тенториума редуцируются в задней или передней части. Вершина щечной лопасти оттянута вниз и назад. Усиковая ямка может быть открытой; если она закрыта, то воротничком на нижнем крае головы.

Для инфраотряда *Huysrichopsyllomorpha* нельзя указать апоморфные признаки, присущие всем его представителям, однако объединяемые мной в инфраотряд семейства имеют ряд признаков возникших параллельно, но на единой основе. Вероятно, это объясняется тем, что инфраотряд *Huysrichopsyllomorpha* включает ряд наиболее древних таксонов отряда, промежуточные формы между которыми вымерли. Инфраотряд *Huysrichopsyllomorpha* характеризуется связями с хомяковыми и мышинными, но третьей по численности группой хозяев для блох этого таксона являются насекомоядные семейств *Soricidae* и *Talpidae*. Вероятно, этот инфраотряд возник в Азии, откуда его представители распространялись через Северную Америку в Южную. Однако позднее

на распространение представителей этого семейства оказывало влияние не только азиатско-американские межконтинентальные связи, но и американо-австралийские. О связях последнего типа свидетельствует распространение таких своеобразных семейств инфраотряда, как *Macropsyllidae* и *Stephanocircidae*.

1. Инфраотряд *Pygiopsyllomorpha*: надсем. *Pygiopsylloidea* (*Lycopsyllidae*, *Pygiopsyllidae* и *Stivaliidae*). Кроме признаков, указанных в табл. 2, особенностью блох инфраотряда является сильное развитие внутреннего валика пронотума, который направлен кпереди. В основании зубцов ктенидия пронотума видны только отверстия их каналов.

Особенностью распространения инфраотряда является приуроченность многих его родов к Индо-Малайской области, где распространены 26 из 37 родов и 62% видов от их общего числа. Большую часть из этих родов (22 рода) составляют представители сем. *Stivaliidae*. При этом наибольшая часть эндемичных родов (13) сосредоточена в Папуасской подобласти, в частности на Новой Гвинее. Ряд родов сем. *Stivaliidae* (109 видов 23 родов) представлен в фауне Юго-Восточной Азии, а также в Африке, где они паразитируют на мышинных и тупайях. Сем. *Pygiopsyllidae* (10 родов) более широко представлено в Австралии (семь родов из 10 известных), четыре рода этого семейства распространены также в Новой Зеландии. Представители небольшого сем. *Lycopsyllidae* (восемь видов из четырех родов) паразитируют на ехиднах, вомбатах и хищных сумчатых.

2. Инфраотряд *Ceratophyllomorpha*: надсем. *Ceratophyloidea* (*Ceratophyllidae*, *Leptopsyllidae*, *Xiphiopsyllidae* и *Ischnopsyllidae*). Признаки инфраотряда приведены в табл. 2.

Местом происхождения инфраотряда вероятнее всего является Азия, где и сосредоточена большая часть таксонов этой группы. На распространение большинства таксонов инфраотряда оказало наличие берингийского моста в прошлом между Евразией и Северной Америкой. Виды инфраотряда *Ceratophyllomorpha* паразитируют в основном на хомяковых. Второй же по значимости группой хозяев для блох этого инфраотряда являются беличьи и рукокрылые, а из зайцеобразных – пищуховые (*Ochotonidae*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ особенностей строения должен быть направлен на установление совокупности признаков, или филетическую корреляцию, свойственную только представителям определенного таксона блох. Устойчиво взаимосвязанные черты строения, в совокупности с особенностями распространения и паразито-хозяйинных связей, обуславливают целостность таксономической группы.

Однако возникает вопрос, какая именно комбинация из многих вариантов признаков маркирует уникальное событие филогенеза. Основу классификации таких таксонов, как семейства и надсемейства, должны составлять те филетическими корреляциями, которые были интегрированы на предыдущем этапе эволюции.

Процесс построения классификации состоит в конкретизации диалектики стабильных и переменных свойств данной группы на каждом этапе ее эволюции. Однако, если бы иерархия выявленных филогенетических корреляций соответствовала бы этапам морфогенеза, то мы бы располагали и непротиворечивой иерархией признаков, и классифицирование не вызывало бы затруднений. Тем не менее, дело обстоит иначе. Объяснение этому факту состоит в том, что эпигеномные перестройки и изменения в положении блоков генов в геноме приводят к изменениям онтогенеза, глубина и масштаб которых непредсказуемы. Согласно современным данным, трансформация скелетных образований в филогенезе обуславливается не только мутациями структурных генов, но и, например, встраиванием в геном коротких, состоящие из 18–25 нуклеотидов, цепочек микро-РНК. Как показывают последние исследования, они выполняют существенную роль регуляторов онтогенеза (Christodoulou et al., 2010).

Микро-РНК не кодирует белки, ее функция состоит в подавлении процесса трансляции того или иного белка. Блокировка трансляции происходит путем связывания микро-РНК с комплементарным концевым участком матричной РНК. Микро-РНК определенного вида может регулировать работу сотен генов, которые образуют единую функциональную сеть. Соответственно мутации в одном из семи значимых нуклеотидов микро-РНК могут нарушить регуляцию работы целого ансамбля генов. Изменение или повреждение сайтов связывания с микро-РНК может также приводить к существенным изменениям в функционировании генов, отвечающих за морфогенез. Важно еще раз подчеркнуть, что данные изменения локализуются за пределами кодирующей последовательности структурных генов. При этом негомологичный кроссинговер может усилить эффект точечной мутации микро-РНК и изменить ее локализацию в ядре, а также переместить под другой промотор. Таким образом, замены отдельных нуклеотидов короткой цепочки микро-РНК могут приводить к значительным морфологическим изменениям, в основе которых лежат изменения во времени и пространстве работы ансамблей регуляторных генов. Именно эти процессы могут обусловить возникновение сходных признаков у генеалогически отдаленных таксонов. Кроме того, мобильность микро-РНК обуславливает и высокую интенсивность эволюционной изменчивости. Можно предположить, что одинаковые мутации микро-РНК могут возникать независимо у близких видов. Это, вероятно, и объясняет «мозаичное» распределение сходных состояний по близким видам. Едва ли такого рода сложные процессы можно «упорядочивать» исключительно в виде дихотомически ветвящегося древа.

Обособление отдельных филогенетических линий, имеющих равный таксономический статус в отряде блох, происходило в разные исторические промежутки времени. Так, отсутствие признаков, четко обособляющих сем. *Hystrihopsyllidae*, объясняется тем, что его таксоны представлены в современной фауне не полностью. Вследствие

оледенения Антрактиды, аридизации Австралии, вымирания древних фаун сумчатых и плацентарных, населявших в прошлом Австралию, Антарктиду и Южную Америку, значительная часть блох семейства остается неизвестной.

Вероятно, в меловой период или ранее различные группы насекомых осваивали пищевые ресурсы в местах обитания протомлекопитающих. Предковые формы блох уже утратили в ротовом аппарате мандибулы, а их максиллы были вытянутыми и способными прорезать поверхность кожного покрова для кровососания. Эти формы были уже не только бескрылыми и уплощенными с боков, но и имели преадаптации к способности прыгать. Часть нижней стенки головы, задние стенки грудных и брюшных сегментов редуцировались, что позволило сегментам втягиваться друг в друга, а части щетинок трансформироваться в зубцы ктенидиев на воротничках некоторых сегментов.

Вероятно, в палеогене ктенидии головы способствовали становлению паразитизма блох на млекопитающих в условиях микростадий, т.е. вне гнездовой камеры. В этот период сформировались блохи с головными ктенидиями из семейств *Huyschopsyllidae*, *Macropsyllidae*, *Stephanocircidae* и *Chimaeropsyllidae*, а также подсем. *Leptopsyllinae* (*Leptopsyllidae*). В дальнейшем освоение блохами норных убежищ грызунов привело к видовой дивергенции внутри такого крупного семейства, как *Ceratophyllidae* в Северном полушарии, и семейств *Pygiopsyllidae* и *Stivaliidae* – в Южном. Блохи этих крупных семейств лишены головных ктенидиев, которые уже не имели функционального значения в условиях ограниченного пространства норы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20) и при финансовой поддержке темы Министерства науки и высшего образования «Разработка современных основ систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. Регистрационный номер 122031100263-1).

Автор выражает благодарность к.б.н., доценту кафедры цитологии и генетики Новосибирского государственного университета Ю.Ю. Илинскому за анализ молекулярно-генетических данных по отряду блох.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ващенко В.С. 1988. Блохи (Siphonaptera) – переносчики возбудителей болезней человека и животных. Л., Наука, 163 с. [Vaschenok V.S. Blokhi (Siphonaptera) – perenoschiki vozbuditelei boleznei cheloveka i zhivotnykh. L., Nauka, 163 s. (in Russian)].
- Иофф И.Г. 1949. Аphaniptera Киргизии. Эктопаразиты 1: 1–212. [Ioff I.G. 1949. Aphaniptera Kirgizia. Ectoparasity 1: 1–212. (in Russian)].
- Иофф И.Г., Микулин М.А., Скалон О.И. 1965. Определитель блох Средней Азии и Казахстана. М., Медицина, 371 с. [Ioff I.G., Mikulin M.A., Skalon O.I. 1965. Opredelitel' bloh Srednej Azii i Kazahstana. M., Medicina, 371 s. (in Russian)].

- Медведев С.Г. 1982. Особенности строения антенн блох (Siphonaptera) и их использование в систематике. I. Энтомологическое обозрение 61 (2): 418–427. [Medvedev S.G. 1982. Peculiarities of antennal structure in fleas (Siphonaptera) and their use in systematics. I. Entomological Review 61 (2): 170–184.]
- Медведев С.Г. 1983. Особенности строения антенн блох (Siphonaptera) и их использование в систематике. II. Энтомологическое обозрение 62 (2): 371–378. [Medvedev S.G. 1983. Peculiarities of antennal structure in fleas (Siphonaptera) and their use in systematics. II. Entomological Review 62 (2): 138–149.]
- Медведев С.Г. 1988. Строение головной капсулы блох (Siphonaptera). I. Энтомологическое обозрение 67 (3): 496–509. [Medvedev S.G. 1989. Structure of head capsule in fleas (Siphonaptera). I. Entomological Review 68 (4): 1–18.]
- Медведев С.Г. 1989. Строение головной капсулы блох (Siphonaptera). II. Энтомологическое обозрение 68 (5): 34–47. [Medvedev S.G. 1989. Structure of head capsule in fleas (Siphonaptera). II. Entomological Review 68 (5): 148–163.]
- Медведев С.Г. 1990. Строение груди блох (Siphonaptera). I. Энтомологическое обозрение 69 (3): 514–533. [Medvedev S. G. 1990. Structure of the thorax in fleas (Siphonaptera). I. Entomologicheskoe obozrenie 69 (3): 514–533.]
- Медведев С.Г. 1991a. Строение груди блох (Siphonaptera). II. Энтомологическое обозрение 70 (2): 330–344. [Medvedev S.G. 1992. The structure of the thorax in fleas (Siphonaptera). II. Entomological Review 71 (5): 38–47.]
- Медведев С.Г. 1991b. Строение груди блох (Siphonaptera). III. Энтомологическое обозрение 70 (4): 774–784. [Medvedev S.G. 1992. The structure of the thorax in fleas (Siphonaptera). III. Entomological Review 71 (1): 19–34.]
- Медведев С.Г. 1992. Строение эдеагуса блох (Siphonaptera). I. Энтомологическое обозрение 71 (3): 510–522. [Medvedev S.G. 1993. The structure of the aedeagus of fleas (Siphonaptera). I. Entomological Review 72 (4): 5–19.]
- Медведев С.Г. 1993a. Строение эдеагуса блох (Siphonaptera). II. Энтомологическое обозрение 72 (3): 519–536. [Medvedev S.G. 1994. The structure of the aedeagus of fleas (Siphonaptera). II. Entomological Review 73 (3): 32–52.]
- Медведев С.Г. 1993b. Строение модифицированных сегментов брюшка блох (Siphonaptera). Энтомологическое обозрение 72 (4): 747–763. [Medvedev S.G. 1994. Structure of the modified abdominal segments of fleas (Siphonaptera). Entomological Review 73 (7): 11–30.]
- Медведев С.Г. 1994. Морфологические основы классификации отряда блох (Siphonaptera). Энтомологическое обозрение 73 (1): 22–43. [Medvedev S.G. 1995. Morphological basis of the classification of fleas (Siphonaptera). Entomological Review 73 (9): 30–51.]
- Медведев С.Г. 1998. Классификация отряда блох (Siphonaptera) и ее теоретические предпосылки. Энтомологическое обозрение 77 (4): 916–934. [Medvedev S.G. 1998. Classification of fleas (order Siphonaptera) and its theoretical foundations. Entomological Review 78 (9): 75–89.]
- Медведев С.Г. 2001. Опыт создания компьютерной базы данных по морфологии блох (Siphonaptera). Энтомологическое обозрение 80 (2): 527–539. [Medvedev S.G. 2001. An attempt of create a database of the morphology of fleas (Siphonaptera). Entomological Review 81 (5): 511–519.]
- Медведев С.Г. 2002. Особенности распространения и паразито-хозяйственных связей блох (Siphonaptera). I. Энтомологическое обозрение 81 (3): 737–753. [Medvedev S.G. 2002. Specific Features of the Distribution and Host Associations of Fleas (Siphonaptera) Entomological Review 82 (9): 1165–1177.]
- Медведев С. Г. 2003. Морфологические адаптации блох к паразитизму. I. Энтомологическое обозрение 82 (1): 40–62. [Medvedev S.G. 2003. Morphological Adaptations of Fleas (Siphonaptera) to Parasitism: I. Entomological Review 83 (9): 1059–1080.]
- Медведев С.Г. 2005. Морфологические адаптации блох к паразитизму. IV. Энтомологическое обозрение 84 (2): 276–292. [Medvedev S.G. 2005. Morphological Adaptations of Fleas (Siphonaptera) to Parasitism: IV. Entomological Review 85 (4): 386–399.]
- Медведев С.Г. 2008. Классификации семейств блох (Siphonaptera). I. Сем. Hystrichopsyllidae (четвертая часть). Энтомологическое обозрение 87 (3): 668–691. [Medvedev S.G. 2008. Classification of the Flea Families (Siphonaptera): II. Family Hystrichopsyllidae (Part 4). Entomological Review 88 (7): 838–857.]

- Медведев С.Г. 2009. Классификации семейств блох (Siphonaptera). I. Сем. Hystrichopsyllidae (пятая часть). Энтомологическое обозрение 88 (3): 693–711. [Medvedev S.G. 2010. Classification of the Flea Families (Siphonaptera): I. Family Hystrichopsyllidae (Part 5). Entomological Review 90 (2): 203–217.]
- Медведев С.Г. 2015а. Морфологическое разнообразие скелетных структур блох (Siphonaptera). Часть 1: общая характеристика и признаки строения головы. Энтомологическое обозрение 95 (3): 559–588. [Medvedev S.G. 2015. Morphological Diversity of the Skeletal Structures of Fleas (Siphonaptera). Part 1: the General Characteristic and Features of the Head. Entomological Review 95 (7): 852–873.]
- Медведев С.Г. 2015б. Морфологическое разнообразие строения блох (Siphonaptera). Часть 3: общая характеристика хетома груди. Паразитология 49 (6): 453–464. [Medvedev S.G. 2016. Morphological Diversity of the Skeletal Structures of Fleas (Siphonaptera). Part 3: The General Characteristics and Features of Thoracic Setation. Entomological Review 96 (1): 51–58.]
- Медведев С.Г. 2016а. Морфологическое разнообразие скелетных структур блох (Siphonaptera). Часть 2: общая характеристика и признаки строения груди. Энтомологическое обозрение 96 (1): 34–63. [Medvedev S.G. 2016. Morphological Diversity of the Skeletal Structures of Fleas (Siphonaptera). Part 2: The General Characteristic and Features of the Thorax. Entomological Review 96 (1): 28–50.]
- Медведев С.Г. 2016б. Морфологическое разнообразие скелетных структур блох (Siphonaptera). Часть 2: общая характеристика и признаки строения груди. Энтомологическое обозрение 96 (1): 34–63. [Medvedev S.G. 2016. Morphological Diversity of the Skeletal Structures of Fleas (Siphonaptera). Part 2: The General Characteristic and Features of the Thorax. Entomological Review 96 (1): 28–50.]
- Медведев С.Г. 2017. Адаптации блох (Siphonaptera) к паразитизму. Паразитология 51 (4) 1–12. [Medvedev S.G. 2017. Adaptations of Fleas (Siphonaptera) to Parasitism. Entomological Review 97 (8): 273–284.]
- Медведев С. Г. 2018. Морфологическое разнообразие скелетных структур и проблемы классификации блох (Siphonaptera). Часть 6. Энтомологическое обозрение 97 (1): 16–31. [Medvedev S.G. 2018. Morphological Diversity of the Skeletal Structures of Fleas (Siphonaptera). Part 6. Entomological Review 98 (1): 10–20.]
- Christodoulou F., Raible F., Tomer R. et al. 2010. Ancient animal microRNAs and the evolution of tissue identity. Nature 463: 1084–1088.
- Johnson P.T. 1957. A classification of the Siphonaptera of South America, with descriptions of new species. Memoirs of the Entomological Society of Washington 5. 299 pp.
- Jordan K. 1947. On some phylogenetic problems within the order of Siphonaptera. Tijdschrift voor entomologie 88: 79–93.
- Jordan K. 1948. Suctorial insects of medical importance, 2nd ed. Norwich, 211–245.
- Hennig W. 1981. Insect phylogeny. Chichester-New-York-Brisbane-Toronto, 514 pp.
- Holland G.P. 1949. The Siphonaptera of Canada. Canadian department agriculture technical bulletin 70. 306 pp.
- Holland G.P. 1964. Evolution, classification and host relationships of Siphonaptera. Annual Review of Entomology 9: 123–146.
- Hopkins G.H.E. 1958. Order-group and family-group names for the fleas. Annals and magazine of natural history 13 (1(7)): 479–487.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1953. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. London: University Press, Cambridge. V. 1. XV+361 pp.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1956. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. London: University Press, Cambridge. V. 2. XI+445 pp.+32 Pls.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1962. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. London: University Press, Cambridge. V. 3. VIII+560 pp.+10 Pls.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1966. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. London: University Press, Cambridge. V. 4. VIII+550 pp.+12 Pls.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1971. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. London: University Press, Cambridge. V. 5. VIII+530 p.+30 Pls.
- Kolenati F.A. 1863. Beiträge zur Kenntnis der Phthiriomyiarien. Horae Societatis Entomologicae Rossicae. Bd. 2. S. 9–109.

- Mardon D.K. 1981. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). London, Oxford Univ. Press, V. 6. 298 p.
- Rothschild M., Schlein Y. 1975. The jumping mechanism of *Xenopsylla cheopis*. 1. Exoskeleton structures and musculature. Philosophical Transactions of the Royal Society. London. Ser. B. 271 (914): 457–490.
- Smit F.G.A.M. 1972. On some adaptive structures in Siphonaptera. Folia Parasitologica (Prague) 19: 5–17.
- Smit F.G.A.M. 1982. Siphonaptera. In: Taxonomy and classification of living organisms. New York (McGraw-Hill Co.). 557–563.
- Snodgrass R.E. 1946. The skeletal anatomy of fleas. Smithsonian Miscellaneous Collections 104 (18): 1–89.
- Traub R. 1950. Siphonaptera from Central America and Mexico. A morphological study of the aedeagus, with description of new genera and species. Fieldiana, Zoological Memoires 1: 1–127.
- Traub R.E., Rothschild M., Haddow J.F. 1983. The Ceratophyllidae: key to the genera and host relationships, with notes on their evolution, zoogeography and medical importance. Univ. Press, Cambridge, XV+288 pp.
- Wagner J. 1939. Aphaniptera. Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bb. 5:Arthropoda, 3 Abt. Insecta, XIII. Buch, Teil f. Leipzig. 1–114.
- Whiting M.F., Whiting A.S., Hastriter M., Dittmar K. 2008. A molecular phylogeny of fleas (Insecta: Siphonaptera) and host associations. Cladistics 24: 1–31.
- Zhu Q., Hastriter M.W., Whiting M.F., Dittmar K. 2015. Molecular phylogenetics and evolution. Molecular Phylogenetics and Evolution 90: 129–139.

FLEA MORPHOTYPES (INSECTA, SIPHONAPTERA)

S. G. Medvedev

Keywords: Fleas, Siphonaptera, classification, morphological adaptations, adaptive and phyletic morphotypes

SUMMARY

Combinations of structural characters previously used to substantiate various classifications of the order Siphonaptera are analyzed. Adaptive and phyletic morphotypes marking assemblages or phylogenetically closely related groups of flea families are considered.