

УДК 576.895.775

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ТРЕХ КЛАССИФИКАЦИЙ ОТРЯДА БЛОХ (INSECTA, SIPHONAPTERA)

© 2024 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 17.01.2024 г.

После доработки 23.01.2024 г.

Принята к публикации 27.01.2024 г.

Проанализированы морфологические основы и причины различий трех классификаций блох (Siphonaptera), предложенных во второй половине XX века.

Ключевые слова: блохи, Siphonaptera, классификация, морфология, признаки

DOI: 10.31857/S0031184724020054, **EDN:** YLKGAF

Целью настоящей публикации является анализ морфологических основ трех классификаций семейств отряда Siphonaptera. Классификации были предложены во второй половине 20 века – в Каталоге Ротшильдовской коллекции блох Британского музея, изданном в период с 1953 по 1987 г. (далее – КБМ), а также в работах Смита (Smit, 1982) и Медведева (1994, 1998а).

В настоящее время актуально установить причины различий классификаций, основанных на особенностях строения одних и тех же скелетных структур имаго блох. Ревизия сведений о морфологическом (Далее – МФ) разнообразии блох необходима и в свете широкого применения молекулярно-генетических (Далее – МГ) методов для построения филогений. При этом авторы этих ревизий не рассматривают особенности строения блох (Whiting et al., 2008), а предложенные ими МГ филогении всё в меньшей степени соответствуют МФ филогениям и классификациям (Zhu et al., 2015).

Данное обстоятельство объясняется тем, что выводы о филогенетической близости таксонов, основанные на признаках строения скелетных структур имаго, неоднозначны. Действительно блохам свойственны в высшей мере постоянный план строения отделов (тагм) и органов, а также сходство сенсорного аппарата. Однако на основе общих базовых черт у блох отмечается значительное разнообразие гомологичных органов и их структур. Кроме того, среди таксонов блох, с одной стороны, известны обособленные роды, выделяемые в монотипические семейства, с другой же стороны, представителям большей части родов блох присущи состояния признаков, отмечаемые также и у видов из других родов и семейств. Общее число сходных состояний признаков всех типов (258 состояний) почти в 1.8 раза превышает число состояний

(145), которые могут рассматриваться как синапоморфии (Медведев, 2018). Именно из-за широкого распространения гомоплазий систематики второй половины прошлого века выделяли большинство высших таксонов – родов и семейств – по наличию у их представителей уникальных комплексов признаков строения (далее – КП). При этом подчеркивалось, что отдельные сходные состояния признаков, составляющих в целом уникальный КП, отмечаются у видов из других родов и семейств (Jordan, 1947).

В настоящей статье мной не ставится задача построения кладограмм, которые при наличии такого количества гомоплазий будут заведомо неоднозначными. Цель настоящей публикации другая: установить причины противоречий МФ классификаций с точки зрения полноты признаков строения имаго. Для этого диагностические признаки таксонов ранга семейства и надсемейства были впервые сопоставлены посредством аналитических возможностей таблиц Excel. Полный же многоуровневый иерархический классификатор морфологических образований блох содержит более 2100 названий (Медведев, 2001а). В данной статье приведен сокращенный перечень отделов, органов и скелетных образований имаго блох, признаки строения которых были использованы при обосновании каждой из классификаций отряда.

Основу классификаций, предложенных в XIX и XX веках, составляли произвольные подобранные КП, отражающие интуитивно улавливаемое сходство блох различных таксонов. На определенном этапе за основу для выделения высших таксонов принимались КП, конвергентное сходство которых было обусловлено адаптациями к определенному образу жизни. Так, видам экологической группы «блохи шерсти» из разных семейств присущ «ишнопсиллоидный» морфотип головы. Признаки строения этого, а также «генерализованного», «пуликоидного» и «палеопсильного» адаптивных морфотипов подробно рассмотрены ранее (Медведев, 2017, 2023). КП могут быть выделены и на основе функционального единства отдельных структур. Ранее 92 скелетные структуры имаго были объединены в 15 морфофункциональных комплексов головы, груди и брюшка (Медведев, 2008). Можно предположить, что такие КП будут эволюционировать синхронно, т.е. представлять собой единый «сложный» признак.

Для применения МФ данных в целях совершенствования классификации отряда необходимо предложить метод выявления КП, значимых для решения задач таксономии. Можно предположить, что из многих возможных сочетаний признаков значимыми будут филетические КП, т.е. те, которые маркируют уникальные события эволюции и которые подтверждаются МГ данными.

Ниже в свете одной из гипотез происхождения отряда будут рассмотрены базовые особенности строения блох, а с точки зрения наличия или отсутствия ктенидиев – основные этапы становления их семейств. Результаты сравнения МФ основ трех указанных классификаций приведены в отдельном разделе. В Обсуждении приведены основные выводы настоящего исследования, а также оценены перспективы использования разных типов МФ признаков согласно представлениям о морфогенезе насекомых. Последнее важно для формулирования цели и задач следующего этапа анализа, направленного на установление филетических КП.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Из многих особенностей строения анализировались признаки, свойственные инфраотрядам и таксонам группы семейства – надсемействам, семействам и подсемействам. Перечень этих признаков представлен в трех источниках: 8-томном Каталоге Ротшильдовской коллекции блох

Британского музея (Hopkins, Rothschild, 1953, 1956, 1962, 1966, 1971; Mardon, 1981; Traub et al., 1983; Smit, 1987), а также в классификациях Смита (Smit, 1982) и Медведева (1994, 1998a).

На первом этапе текст с перечнем диагностических признаков таксона вносился в таблицу Excel целиком, так как он был приведен в первоисточнике. Далее исходная информация структурировалась: 1) разделялась на отдельные признаки строения той или иной структуры тела и 2) атрибутировалась указанием принадлежности структуры к органу и отделу тела, а также к таксону блох. Таким образом, таблица Excel содержит около 2500 записей двух типов: цитат исходного текста и производных от них унифицированных записей признаков строения блох.

Необходимо пояснить использованные ниже термины: отдел тела (тагма), морфофункциональный комплекс, орган (базовая структура) и структура (скелетное образование).

Тело взрослых блох, как и всех насекомых, подразделяется на три отдела: голову, грудь и брюшко. Тагмы тела подразделяются на органы, или базовые структуры, а также скелетные структуры. Базовые структуры имеются у всех представителей отряда, тогда как их отдельные скелетные образования могут быть в наличии или отсутствовать. Так, половая клешня представлена у самцов всех блох, а такие структуры, как ацетабулярный выступ и неподвижный палец, наиболее характерны для самцов блох из нескольких семейств. Например, у видов сем. Ceratophyllidae задненижний край тела клешни вытянут кзади и вооружен парой удлинённых ацетабулярных щетинок, расположенных у места сочленения подвижного пальца, или дигитоида. Задневерхний же угол тела клешни также образует отросток, или неподвижный палец. При этом на внутренней поверхности неподвижного пальца может быть расположено небольшое углубление для сочленения по типу замка с небольшим выступом на наружной поверхности уплощенного дигитоида. Однако у самцов во многих других семействах эти образования не развиты или отсутствуют (например, у блох сем. Pygiopsyllidae).

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ БЛОХ

Блохам свойственны значительная вариабельность гомологичных структур, имеющих единый план строения, и вследствие этого значительное видовое и таксономическое разнообразие. Согласно данным, накапливаемым посредством информационно-аналитической системы PARHOST1, мировая фауна отряда насчитывает более 2160 видов и 800 подвидов блох, которые относятся к 241 роду и 97 под родам из 19 семейств.

Следует отметить и наиболее эволюционно пластичные особенности строения блох, которые составляют основу таксономического разнообразия. Так, из 114 признаков и их 446 состояний 40% (40 признаков и их 163 состояний) характеризуют голову и переднегрудь, т.е. фронтальный комплекс структур. Структуры же нототрохантерального комплекса средне- и заднегруды характеризуются 18 признаками и 83 их состояниями. Оба комплекса имеют наибольшее адаптивное значение для блох: фронтальный комплекс обеспечивает продвижение сквозь волосистой покров хозяина, нототрохантеральный – обеспечивает ходьбу и прыжок. Значительное разнообразие признаков и их состояний (16 и 63, соответственно) отмечается среди структур полового аппарата самцов, что характерно и для других групп насекомых (Медведев, 2017, 2018).

Как неоднократно указывалось разными авторами, многие черты строения блох свидетельствуют о строгой монофилии этого отряда (например, Hennig, 1981). Хенниг (Hennig, 1981) не дал четкого определения положения блох и рассматривал их в качестве сестринской группы по отношению к двукрылым и мекоптерам в целом. Он указывал, что факт сходства строения преджелудка у блох и мекоптер является совершенно необъяснимым и делал акцент на многих различиях морфологии блох

и мекоптер. В частности, В. Хенниг обращал внимание на различия в строении нижнегубных пальп (2-члениковых у мекоптер и двукрылых и 4–5-члениковых у блох), наличие тергалных ремоторов ног у блох, которые отсутствуют у всех остальных представителей мекоптероидного комплекса. Согласно МГ и МФ данным, сестринской группой отряда Siphonaptera являются представителям сем. Boreidae отряда скорпионниц (Mesoptera). Однако в целом особенности строения головы, груди и брюшка блох резко отличны от особенностей ледничников рода *Boreus* Germar, 1817, которые обитают среди побегов мхов.

Особенности строения блох были подробно рассмотрены мною ранее (Медведев, 2003, 2023). Наиболее своеобразны из них следующие.

1. Тело блох уплощено с боков. Сильный прыжок блох обеспечивают развитые прыгательные мышцы удлинённых задних ног и специализированные скелетные структуры. Так, внутренние гребни нотума и плевры заднегруди гибко сочленены друг с другом, а вершина аподемы метастернита модифицирована в седловидный склерит (Медведев, 1991). Его поверхность и парные отростки служат местами прикрепления ножных и межсегментных мышц.

2. Фронтальный комплекс структур (Медведев, 2003) включает клиновидную головную капсулу, неподвижно соединённую с переднегрудью, а также крупные щитовидные коксы передних ног и развитые максиллярные пластинки. Следует отметить, что передняя пара ног сочленена с грудью только одним мышечком. Подвижность сустава обеспечивает работу передних ног, необходимую для быстрого и маневренного передвижения блох сквозь частицы грунта и волоски шерстного покрова хозяина. Для головы блох также характерно наличие глубоких усиковых ямок, в которых в состоянии покоя помещаются укороченные антенны с компактной булавой.

3. Средне- и заднегрудной сегменты груди блох обособлены, т.е. они не слиты в единый птероторакс, который присущ всем насекомым с полным превращением. Кроме ходьбы, мышцы и структуры заднего отдела груди обеспечивают прыжок, мышцы и структуры среднегрудного отдела груди – подвижность фронтального комплекса.

4. Брюшко блох подразделяется на несколько подсистем: немодифицированные 1–7-й сегменты, модифицированные 8-й и 9-й сегменты, а также постгенитальный отдел, образованный редуцированными 10-м и 11-м сегментами. Совокупительный орган самцов блох, или эдеагус, уникален сложностью: его образует полтора десятка небольших склеритов. При этом у самцов имеется больше брюшных ганглиев (8), чем у самок (7), и задний край пигидиального щитка отделен от анального тергита, тогда как у самок эти структуры слиты друг с другом. Поскольку у самцов пигидиальная пластинка отделена от анального тергита, то можно говорить о том, что они являются самостоятельными образованиями, которые не следует объединять в один сегмент. Анальные лопасти являются комплексными образованиями, в состав которых могли войти редуцированные 11 и 12-й сегменты брюшка. Здесь же находятся церки, которые у представителей других отрядов насекомых относят к 11-му сегменту брюшка. Можно предположить, что процесс слияния терминальных сегментов брюшка у самок зашел несколько дальше, чем у самцов.

У самок отверстие влагалища расположено между 8-м и 9-м стернитами, при этом 9-й стернит у них представляет собой округлый склерит на вершине брюшка. У самцов эдеагус занимает положение между 9-м стернитом и вентральной лопастью проктигера. 9-й стернит самцов, как уже отмечалось выше, является сложно устроен-

ной структурой, дифференцированной на отделы – горизонтальную и вертикальную ветви. Между дорсальной стенкой эдеагуса и вентральной анальной лопастью расположен мембранозный участок. Здесь у самцов блох подсем. Neopsyllinae, а также родов *Stenoponia* (Stenoponiinae) и *Hystrichopsylla* (Hystrichopsyllinae) перед анальным стернитом имеется склерит треугольной формы. У блох рода *Hypsophthalmus* (Chimaeropsyllidae) на этом склерите имеется одна щетинка.

5. Обитание блох в закрытом пространстве привело к редукции сложных глаз, а также к формированию наиболее заметной аутапоморфии отряда – пигидия, уникального сенсорного органа, расположенного на дорсальной поверхности преданального отдела брюшка. Пигидий образован несколькими десятками компактно сгруппированных трихоботрий и хордогенальных сенсилл.

6. Характерные для блох гребни, или ктенидии, как правило, имеются на заднем крае пронотума, они могут находиться также на голове, метанотуме груди и некоторых тергитах брюшка. Крупные, плоские, массивные и плотно сомкнутые зубцы ктенидиев неподвижно слиты со стенками нотумов и тергитов, что отличает их от утолщенных, часто шипообразных, щетинок, которые подвижно сочленяются с телом.

Для объяснения причин возникновения ктенидиев следует обратить внимание на тот очевидный факт, что у блох сегменты средне- и заднегруди, а также тергиты брюшка полностью открыты сзади, а их задние края вытянуты в виде воротничков. Логично предположить, что при частичной редукции стенок головы, груди и брюшка щетинки их хетомы неподвижно слились с краями воротничков нотумов передне- и заднегруди, а также тергитов брюшка (Медведев, 2001б).

Таким образом, по признакам строения блохи значительно отличаются от других кровососущих эктопаразитов млекопитающих с дорсовентрально уплощенным телом, т.е. вшей, клопов, мух семейств Nycteribiidae и Hippoboscidae.

Особое строение головы и груди обуславливает обитание блох в таких условиях, где полная утрата крыльев компенсируется появлением способности прыгать, а сочленения грудных сегментов сохраняют подвижность. У предковых форм блох были уже полностью редуцированы мандибулы, а максиллы вытянуты и способны прорезать поверхность кожного покрова для кровососания.

Необходимость наскакивать на прокормителя для питания и при этом избегать попыток хозяина раздавить кровососа способствовала дальнейшему развитию у блох способности прыгать. Можно предположить, что предками блох была небольшая группа близких видов, способных нападать на прокормителя для кровососания не с воздуха, как двукрылые насекомые, а с поверхности земли в травянисто-кустарниковых биотопах или в подземных норах. Такая жизненная стратегия была единственно возможной для небольшой группы прыгающих насекомых, у которых в результате каких-то генетических перестроек были утрачены крылья.

Местами обитания предков блох могли быть густые заросли кустарников, в которых древние млекопитающие скрывались от хищных динозавров. Они, подобно землеройкам, могли перемещаться здесь по постоянным тропкам. Фактической основой для данной гипотезы служит пример паразитов насекомоядных – блох рода *Palaeopsylla*, нападающих на бурозубок во время их перемещения по определенным маршрутам. Данный род блох – один из нескольких известных из балтийского эоценового янтаря, а бурозубковые рассматриваются как наиболее близкие по строению и образу жизни к протомлекопитающим.

В свете данной гипотезы можно предположить, что многие признаки строения имаго блох, рассматриваемые как типичные адаптации к паразитическому образу жизни, таковыми в период их возникновения не являлись. Общий план строения сформировался еще у предков блох как преадаптация к определенному «подстерегающе-преследующему» типу нападения на теплокровного прокормителя с целью кровососания как в норе хозяина, так и вне ее. Морфологические особенности соответствовали не только условиям нахождения в шерстном покрове хозяина, но и определенным условиям внешней среды – необходимости обитания среди микрочастиц грунта и фрагментов растительности в припочвенном слое. Так, большинство представителей отряда блох (кроме небольшой группы видов – специализированных стационарных паразитов и «блох шерсти») только периодически находится на хозяине для кровососания.

На распространение блох влияют не только наличие хозяина-прокормителя, но и условия внешней среды, т. е. температура и влажность в местах обитания хозяина, в частности микроклимат нор. Блохи не паразитируют на хозяевах, обитающих в переувлажненных местах или ведущих водный образ жизни. В подстилку гнезда хозяина блохи откладывают яйца, здесь происходят развитие личинок и выплод из куколки имаго.

Подобную же стратегию кровососания на теплокровных хозяевах могли пытаться освоить представители и других отрядов насекомых. Вероятно, этим обусловлены находки ископаемых форм, в отдельных чертах строения сходных с современными блохами. Однако из всех потенциальных «претендентов» на питание кровью теплокровных животных способ «подстерегающе-преследующего» нападения освоила только одна группа насекомых с полным превращением, т. е. блохи, базовые черты строения которых были перечислены выше. Эти особенности строения являются критерием для различения реальных предков блох среди ископаемых форм.

Согласно МГ и МФ данным, особенности эволюции отряда блох следующие. По мере накопления сведений о МГ разнообразии видов различных родов и семейств все более выраженной становится асимметрия филогенетических деревьев. Их левая, наиболее близкая к корню, часть, представлена обособленными стволами, тогда как правая, близкая к вершине, – густой «кроной». Густые ветви – это виды и роды крупных таксономических групп: в Северном полушарии это сем. *Ceratophyllidae*, ряд триб семейств *Leptopsyllidae* и *Hystrihopsyllidae*, в Южном полушарии – семейства *Pugiosyllidae*, *Stivaliidae* и *Rhopalopsyllidae*. Разнообразные представители этих таксонов осваивали с грызунами и зайцеобразными горные и степные ландшафты Евразии и Северной Америки, а также Южной Азии и Австралии. Обособленные же и маловетвленные стволы филогенетических реконструкций представлены небольшими по объему таксонами, которые, согласно образному выражению Джордана (Jordan, 1947), являются сохранившимися фрагментами разборной картинке-загадки (puzzle), значительная часть которой утрачена. Так, только по единичным родам и видам известны австралийские сем. *Macropsyllidae* и подсем. *Staneopsyllinae*. Последнее относят к австрало-американскому семейству шлемоносных блох (*Stephanocircidae*). Очевидно, что они представляют остатки фауны паразитов сумчатых и плацентарных, вымершей вследствие оледенения Антарктиды и аридизации Австралии. К «осколкам» древней фауны могут быть отнесены южноафриканское сем. *Chimaeropsyllidae* и южноамери-

канский род *Adoratopsylla* Ewing, 1925. Судя по МГ филогениям, южноамериканский род *Adoratopsylla* – наиболее древняя группа хистрихопсилломорфных блох, часть фауны которых также вымерла.

Углубленный анализ распространения и паразито-хозяйных отношений видов блох мировой фауны (Медведев, 1997а, 1997б, 1998б, 2000а, 2000б, 2002), их морфологического (Медведев, 1994, 1998а) и молекулярно-генетического (Whiting et al., 2008; Zhu et al., 2015) разнообразия показывает, что различные филетические группы блох ранга семейства формировались неоднократно, начиная с мелового периода. При этом ктенидии могли быть в наибольшей мере свойственны наиболее древним таксонам блох. Можно предположить, что ктенидии способствовали становлению паразитизма блох на млекопитающих в условиях еще наземных микростадий, т.е. вне подземной гнездовой камеры. В этот период сформировались блохи с головными ктенидиями семейств *Hystriochopsyllidae*, *Macropsyllidae*, *Stephanocircidae* и *Chimaeropsyllidae*, а также подсем. *Leptopsyllinae* (*Leptopsyllidae*). В дальнейшем освоение блохами норных убежищ грызунов способствовало видовой дивергенции такого крупного семейства, как сем. *Ceratophyllidae* в Северном полушарии, а также семейств *Pugiopsyllidae* и *Stivaliidae* – в Южном. Блохи этих крупных семейств лишены головных ктенидиев, которые уже не имели такого адаптивного значения в условиях ограниченного пространства норы.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ КЛАССИФИКАЦИЙ

Во второй половине XX в. были предложены три классификации отряда *Siphonaptera*. Ниже будут рассмотрены органы и их скелетные структуры, признаки строения которых послужили основанием для выделения семейств и надсемейств отряда.

Ко времени окончания издания КБМ и публикации классификации Ф. Смита было известно 1868 видов из 239 родов, тогда как к 1998 г. – времени опубликования классификации С.Г. Медведева – уже 2245 видов из 246 родов.

Подробно основные этапы развития классификации блох были рассмотрены ранее (Медведев, 2002). Здесь же надо отметить, что с 1820 по 1978 г. было предложено 19 ныне принятых названий семейств, а еще 12 названий были сведены в синонимы. За период с 1904 по 1985 г. было описано также 23 подсемейства, которые в настоящее время принимаются как валидные. Последние таксоны ранга семейства были описаны в конце 1970-х годов, когда ряд родов сем. *Pugiopsyllidae* был выделен в отдельное подсем. *Stivaliinae* Mardon, 1978. Сейчас подсем. *Stivaliinae* придается ранг семейства в составе надсем. *Pugiopsylloidea*. В середине 1980-х годов в составе сем. *Hystriochopsyllidae* s. l. было описано подсем. *Liuopsyllinae* Zhang, Wu et Liu, 1985. Позднее таксоны ранга подсемейства и семейства не описывались.

Согласно классификации КБМ, отряд блох делится на три надсемейства: 1) *Pulicoidea* (в его составе семейства *Tungidae* и *Pulicidae*), 2) *Malacopsylloidea* (*Malacopsyllidae* и *Rhopalopsyllidae*) и 3) *Ceratophylloidea* (объединяет все остальные семейства) (Jordan, 1947; Johnson, 1957; Hopkins, 1958). Признаки этих таксонов были указаны в виде тез и антитез определительных таблиц семейств, надсемейств и подсемейств, перечня основных диагностических и дополнительных признаков таксонов. Кроме того, была приведена схема филогенетических отношений, опубликованная в 1-м томе КБМ (Hopkins, Rothschild, 1953).

Таблица 1. Таксономическое положение семейств блох согласно трем классификациям отряда блох (Siphonaptera)

Table 1. Taxonomic position of the flea families according to the three classifications of the flea order (Siphonaptera)

№	Семейства	КБМ, 1953–1987	Smit, 1982	Медведев, 1994, 1998
1	Pulicidae	Pulicoidea	Pulicoidea	Pulicomorpha/Pulicoidea
2	Tungidae	Pulicoidea	Pulicoidea	Pulicomorpha/Pulicoidea
3	Malacopsyllidae	Malacopsylloidea	Malacopsylloidea	Pulicomorpha/ Malacopsylloidea
4	Rhopalopsyllidae	Malacopsylloidea	Malacopsylloidea	Pulicomorpha/ Malacopsylloidea
5	Vermipsyllidae	Ceratophylloidea	Vermipsylloidea	Pulicomorpha/ Vermipsylloidea
6	Ancistropsyllidae	Ceratophylloidea	Ceratophylloidea	Pulicomorpha/ Ancistropsylloidea
7	Ceratophyllidae	Ceratophylloidea	Ceratophylloidea	Ceratophyllomorpha/ Ceratophyloidea
8	Xiphiopsyllidae	Ceratophylloidea	Ceratophylloidea	Ceratophyllomorpha/ Ceratophyloidea
9	Ischnopsyllidae	Ceratophylloidea	Ceratophylloidea	Ceratophyllomorpha/ Ceratophyloidea
10	Leptopsyllidae	Ceratophylloidea	Ceratophylloidea	Ceratophyllomorpha/ Ceratophyloidea
11	Coptopsyllidae	Ceratophylloidea	Hystrichopsylloidea	Pulicomorpha/ Coptopsylloidea
12	Chimaeropsyllidae	Ceratophylloidea	Hystrichopsylloidea	Hystrichopsyllomorpha/ Hystrichopsylloidea
13	Ctenophthalmidae	Ceratophylloidea: как подсем. Ctenophthalminae сем. Hystrichopsyllidae	Hystrichopsylloidea	Hystrichopsyllomorpha: как подсем. Ctenophthalminae сем. Hystrichopsyllidae
14	Hystrichopsyllidae	Ceratophylloidea	Hystrichopsylloidea	Hystrichopsyllomorpha/ Hystrichopsylloidea
15	Lycopsyllidae	Ceratophylloidea/ Pygiopsyllidae: в ранге подсемейства	Hystrichopsylloidea	Pygiopsyllomorpha/ Pygiopsylloidea
16	Pygiopsyllidae	Ceratophylloidea/ Pygiopsyllidae: в ранге подсемейства	Hystrichopsylloidea	Pygiopsyllomorpha/ Pygiopsylloidea
17	Stivaliidae	Ceratophylloidea/ Pygiopsyllidae: в ранге подсемейства	Hystrichopsylloidea	Pygiopsyllomorpha/ ygiopsylloidea
18	Macropsyllidae	Ceratophylloidea	Hystrichopsylloidea	Hystrichopsyllomorpha/ Macropsylloidea
19	Stephanocircidae	Ceratophylloidea	Hystrichopsylloidea	Hystrichopsyllomorpha/ Stephanocircidoidea

Таблица 2. Скелетные структуры имаго блох и использование признаков их строения в трех классификациях 19 семейств отряда

Table 2. Skeletal structures of adult fleas and the use of features of their structure in three classifications of 19 families of the detachment

Иерарх код	Структура	КБМ	Смит, 1982	Медведев, 1994, 1998
1. Голова				
1.0. Пропорции				
1.0.1.	Отношение длины передней и задней части головы	1		19
1.1. Головная капсула				
1.1.1. Клипео-фронтально-теменной комплекс структур				
1.1.1.1.	Стенка лица			
1.1.1.1.1.	Форма лба	8		
1.1.1.1.2.	Преоральный край	1	1	19
1.1.1.1.3.	Кампаниформные сенсиллы		2	19
1.1.1.1.4.	Лицевой зубчик	16	8	19
1.1.1.2.	Межусиковая стенка	12	10	19
1.1.1.3.	Теменная стенка			
1.1.1.3.1.	Кампаниформные сенсиллы			19
1.1.1.3.2.	Утолщение стенки	10	1	
1.1.2. Генальный комплекс структур				
1.1.2.1.	Усиковые ямки	13	17	19
1.1.2.2.	Щечная лопасть	4		19
1.1.2.3.	Заднщечный мост			19
1.1.2.4.	Ктенидии	15	4	19
1.1.2.5.	Хетом	6	8	
1.1.3. Окципитальный комплекс структур				
1.1.3.1.	Затылочная камера	1	3	19
1.1.3.2.	Передние ветви тенториума	8	10	19
1.1.3.3.	Тенториальный мост			19
1.2. Антенны				
1.2.	Антенны	8	7	
1.3. Глаза				
1.3.	Глазной бокал	14	4	
1.4. Ротовые придатки				
1.4.1.	Верхняя губа			
1.4.2.	Эпифаринкс			

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continuation

Иерарх код	Структура	КБМ	Смит, 1982	Медведев, 1994, 1998
1.4.3.	Максилла			
1.4.3.1.	Максиллярные пластинки	1		
1.4.4.	Нижнегубные пальпы	6	1	
2. Грудь				
2.0. Пропорции сегментов груди				
			1	
2.1. Переднегрудной отдел				
2.1.1. Нотум и плевростерна				
2.1.1.1.	Пронотум			
2.1.1.1.1.	Дорсолатеральная стенка			
2.1.1.1.1.	Хетом			
2.1.1.1.2.	Ктенидий	7	9	19
2.1.1.1.3.	Нижний край	3	8	19
2.1.1.2.	Проплевростерна			
2.1.1.2.1.	Боковые стенки			
2.1.1.2.1.1.	Вырезка шейной пластинки	1	1	19
2.1.2.2.2.	Стернальная стенка	3		
2.1.2.2.3.	Аподема			19
2.1.1.3.	Шейная пластинка	1	1	19
2.1.1.4.	1-я грудная соединительная пластинка			
2.1.1.4.1.	Склерит соединительной пластинки	1		19
2.1.1.4.2.	1-е грудное дыхальце			
2.1.2. Передняя (первая) пара ног				
2.1.2.1.	Коксы			
2.1.2.2.	Вертлуг			
2.1.2.3.	Бедро	5	5	
2.1.2.4.	Голень			
2.1.2.5.	Лапка			
2.1.2.5.1.	5-й членик			
2.1.2.5.1.1.	Подошвенные щетинки			
2.1.2.5.1.2.	Коготки		1	

2.2. Среднегрудной отдел

2.2.1. Нотум и плевростерна

2.2.1.1.	Мезонотум			
2.2.1.1.1.	Мезофрага			19
2.2.1.1.2.	Дорсолатеральная стенка мезонотума			
2.2.1.1.3.	Воротничок			
2.2.1.1.3.1.	Псевдосеты	9	6	19
2.2.1.1.4.	Хетом			
2.2.1.2.	Мезоплевростерна			19
2.2.1.2.1.	Мезоплефра			
2.2.1.2.1.1.	Мезоплевральная склеротизация			
2.2.1.2.1.2.	Мезоплевральный тяж	9	11	19
2.2.1.3.1.3.	Хетом			
2.2.1.3.	Мезостернит	1		
2.2.1.3.	Стернит			
2.2.1.3.	Аподема			19
2.2.1.3.1.	Межкоксальный отросток			
2.2.1.3.2.	Гребень вершины аподемы			
2.2.1.4.	2-я грудная соединительная пластинка			19
2.2.1.4.1.	Склерит пластинки			19
2.2.1.4.2.	2-е грудное дыхальце	1		

2.2.2. Средняя (вторая) пара ног

2.2.2.1.	Коксы			
2.2.2.1.1.	Гребень на наружной стенке коксы	15	1	
2.2.2.2.	Вертлуг			
2.2.2.3.	Бедро			
2.2.2.4.	Голень			
2.2.2.5.	Лапка			
2.2.2.5.1.	5-й членик			
2.2.2.5.2.	Подошвенные щетинки			
2.2.2.5.3.	Коготки			

2.3. Заднегрудной отдел

2.3.1. Нотум и плевростерна

2.3.1.1.	Метанотум			
----------	-----------	--	--	--

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continuation

Иерарх код	Структура	КБМ	Смит, 1982	Медведев, 1994, 1998
2.3.1.1.0.	Отношение высоты метанотума к длине	1		
2.3.1.1.1.	Метафрагма			
2.3.1.1.2.	Дорсолатеральная стенка метанотума			
2.3.1.1.2.1.	Хетом			
2.3.1.1.2.2.	Гребень метанотума	1		
2.3.1.1.2.3.	Воротничок			
2.3.1.1.2.3.1.	Ктенидии		1	19
2.3.1.1.2.3.2.	Зубчики	8	4	19
2.3.1.1.3.	Боковая пластинка метанотума		1	
2.3.1.1.4.	Метаплевральный узел	1		
2.3.1.2.	Метаплевростерна			
2.3.1.2.1.	Метаплевра			
2.3.1.2.1.1.	Метаэпистерна	1		
2.3.1.2.1.1.1.	Сквамулюм	2	5	19
2.3.1.2.1.1.2.	Метаэпистернальная склеротизация	1		
2.3.1.2.1.1.3.	Хетом			
2.3.1.2.1.2.	Гребень метаплевры	1		
2.3.1.2.1.3.	Метэпимер	1	1	
2.3.1.2.1.3.1.	Высота метэпимера	3		
2.3.1.2.1.3.2.	Хетом		2	
2.3.1.2.1.3.3.	Третье грудное дыхальце	1		19
2.3.1.2.2.	Третья грудная пластинка	8	6	19
2.3.1.2.3.	Метастернит	1		
2.3.1.2.3.1.	Стернит			
2.3.1.2.3.2.	Аподема			19
2.3.1.2.3.3.	Седло аподемы	1		19
2.3.2. Задняя (третья) пара ног				
2.3.2.0.	Пропорции задних ног		2	
2.3.2.1.	Кокса			
2.3.2.1.1.	Гребень наружной стенки кокс	2		
2.3.2.1.2.	Хетом коксы	7	9	

2.3.2.1.3.	Бедро		1	
2.3.2.1.4.	Голень	3	7	
2.3.2.1.5.	Лапка			
2.3.2.1.5.1.	5-й членик задней пары ног	7	8	

3. Брюшко

3.1. Немодифицированные I-VII сегменты

3.1.1. Сегмент I

3.1.1.1.	Тергит 1-й			
3.1.1.1.1.	Хетом	1	1	19
3.1.1.1.2.	Ктенидии	1	1	
3.1.1.1.3.	Зубчики	2		

3.1.2. Сегмент II

3.1.2.1.	Тергит 2-й			
3.1.2.1.1.	Хетом	1		
3.1.2.1.2.	Ктенидии	1		
3.1.2.1.3.	Зубчики	2		
3.1.2.1.4.	Дыхальце	2		
3.1.2.2.	Стернит 2-й			
3.1.2.2.1.	Хетом	1		
3.1.2.2.2.	Наружная скульптура кутикулы(стриатум)	1		

3.1.3. Сегмент III

3.1.3.1.	Тергит 3-й			
3.1.3.1.1.	Хетом			
3.1.3.1.2.	Ктенидии			
3.1.3.1.3.	Зубчики	2		
3.1.3.1.4.	Дыхальце	2		
3.1.3.2.	Стернит 3-й			
3.1.3.2.1.	Хетом			

3.1.4. Сегмент IV

3.1.4.1.	Тергит 4-й			
3.1.4.1.1.	Хетом			
3.1.4.1.2.	Ктенидии			
3.1.4.1.3.	Зубчики	2		
3.1.4.1.4.	Дыхальце	2		
3.1.4.2.	Стернит 4-й			
3.1.4.2.1.	Хетом			

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continuation

Иерарх код	Структура	КБМ	Смит, 1982	Медведев, 1994,1998
3.1.5. Сегмент V				
3.1.5.1.	Тергит 5-й			
3.1.5.1.	Хетом			
3.1.5.1.	Ктенидии			
3.1.5.1.	Зубчики	2		
3.1.5.1.	Дыхальце	2		
3.1.5.2.	Стернит 5-й			
3.1.5.2.	Хетом			
3.1.6. Сегмент VI				
3.1.6.1.	Тергит 6-й			
3.1.6.1.1.	Хетом			
3.1.6.1.2.	Ктенидии			
3.1.6.1.3.	Зубчики	2		
3.1.6.1.4.	Дыхальце	2		
3.1.6.2.	Стернит 6-й			
3.1.6.2.1.	Хетом			
3.1.7. Сегмент VII				
3.1.7.1.	Тергит 7-й			
3.1.7.1.1.	Хетом			
3.1.7.1.2.	Предпигидиальные щетки	1	1	
3.1.7.1.3.	Дыхальце	2		
3.1.7.2.	Стернит 7-й			
3.1.7.2.1.	Хетом			
3.2. Модифицированные VIII и IX сегменты				
3.2.1. Сегмент VIII				
3.2.1.1.	Тергит 8-й	5	6	19
3.2.1.1.1.	Хетом	1		
3.2.1.1.2.	Дыхальце			
3.2.1.2.	Стернит 8-й	8	1	19
3.2.1.2.1.	Хетом			
3.2.2. Сегмент IX				
3.2.2.1.	Тергит 9-й	3	4	19
3.2.2.1.1.	Аподема			19

3.2.2.2.	Стернит 9-й	8	3	19
3.2.2.2.1.	Вертикальная ветвь стернита 9-го			
3.2.2.2.2.	Горизонтальная ветвь стернита 9-го			19
3.4. 2.2.3.	Сочленение с 9-м стернитом			19
3.2.2.2.4.	Орган Вагнера 9-го стернита	2		
3.3. Половая клешня				
3.3.1.	Тело половой клешни	7	7	19
3.3.1.1.	Ацетабулярный отросток			
3.3.1.2.	Дигитоид (подвижный отросток, палец)			
3.3.1.3.	Неподвижный палец (отросток)	5	1	19
3.3.2.	Аподема			
3.3.2.1.	Внутренний канал аподемы			19
3.4. Эдеагус				
3.4.1. Каркас				
3.4.1.1.	Наружная стенка (чехол)	5	1	19
3.4.1.2.	Аподема			19
3.4.1.3.	Вилка			
3.4.2. Якорные структуры				
3.4.2.1.	Апикальные склериты	1		19
3.4.2.2.	Крючки	2		19
3.4.3. Склериты внутреннего протока				
3.4.3.1.	Внутренняя трубка			19
3.4.3.2.	Сателлитный склерит			19
3.4.3.3.	Серповидный склерит			19
3.4.3.4.	Центральный склерит			19
3.4.3.5.	У-склерит			19
3.4.3.6.	Гипотендон	1	1	19
3.4.3.7.	Эндотендоны	1	1	
3.5. Половой аппарат самки				
3.5.1. Влагалище				
3.5.1.1.	Влагалище	1	1	
3.5.2. Протоки семяприемника				
3.5.2.2.	Протоки семяприемника		4	
3.5.2.2.	Семяприемник	11	7	

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continuation

Иерарх код	Структура	КБМ	Смит, 1982	Медведев, 1994, 1998
3.6. Терминальные сегменты				
3.6.1. Пигидиальная пластинка				
3.6.1.	Пигидий	14	9	
3.6.2. Анальный сегмент и церки				
3.6.2.1.	Анальный сегмент			
3.6.2.1.1.	Анальный тергит	1		
3.6.2.1.1.	Анальный стернит			
3.6.2.2.	Церки	11	6	

Примечания. Цифрами отмечено количество семейств, для которых были указаны особенности строения данной структуры.

Согласно классификации Ф. Смита, отряд был разделен на пять надсемейств – *Huysrichopsylloidea*, *Ceratophylloidea*, *Malacopsylloidea*, *Vermipsylloidea* и *Pulicoidea*. Новые таксономические группировки в этой классификации были выделены вследствие деления сем. *Huysrichopsyllidae* на два семейства: *Stenophthalmidae* и собственно сем. *Huysrichopsyllidae* s. str. Последнее включало подсем. *Huysrichopsyllinae* и австралийское сем. *Macropsyllidae*. Блох этих таксонов объединяет наличие двух семяприемников. На основании этого же признака, а также отсутствия зубчиков на метанотуме сем. *Huysrichopsyllidae* s. str. и монотипное сем. *Coptopsyllidae* были объединены в надсем. *Huysrichopsylloidea*.

В классификации С.Г. Медведева семейства и надсемейства были впервые объединены в четыре инфраотряда: *Pulicomorpha*, *Huysrichopsyllomorpha*, *Pugiosyllomorpha* и *Ceratophyllomorpha*. Классификация строилась по итогам результатов сравнительно-анатомических исследований гомологичных органов и структур всех отделов и сегментов тела имаго. Среди многих особенностей строения были отобраны 50 признаков, конгруэнтные сочетания которых и послужили основой для выделения инфраотрядов и надсемейств (Медведев, 1994, 1998a).

Данные о структурах, признаки которых использовались в трех классификациях, приведены в табл. 2. В общей же сложности во всех трех классификациях были использованы признаки 67 органов и их 104 структуры. Наибольшее разнообразие признаков отмечается у наиболее сложно устроенных органов блох. Так, при описании таксонов были указаны признаки 12 структур эдегуса, от четырех до пяти структур 9-го стернита самцов, половой клешни и дорсальной части заднегруди, или метанотума.

В основу классификации КБМ положены признаки строения 96 структур 56 органов, классификации Ф. Смита – 51 структура 43 органов, классификации С.Г. Медведева, соответственно – 47 структур и 32 органа. Признаки головы составляли от

18 до 25%, груди – 37–38%, а брюшка – от 37 до 44% от их общего числа. Судя по данным, представленным в табл. 2, в качестве диагностических маркеров использованы признаки большинства структур всех трех тагм тела.

Имеются следующие особенности в подборе и формулировке признаков различных структур, использованных для характеристики семейств.

1) Во всех трех классификациях признаки типа «наличие/отсутствие» применяются для таких скелетных образований, как лицевые зубчики, межусиковая бороздка, вырезки для шейных пластинок, сквamuлюм (рудиментарный отросток на верхнем крае метэпистерны), 9-й тергит брюшка, неподвижный отросток половой клешни, церки самок, ктенидии и зубчики, и дополнительные ряды щетинок. Признаки типа «особенности строения» используются для передних ветвей тенториума, усиковых ямок, нижнего края пронотума, мезоплеврального тяжа (внутренний тяж плевры среднегруди), 8-го тергита и гипотендона.

2) Ряд скелетных образований упоминается при обосновании всех трех классификаций, но при этом используются различные признаки их строения. Это касается, например, нижней части переднегруди, или проплевростерны. Так, в классификации С.Г. Медведева акцент делается на степень развития усиковых ямок на плеврах и внутреннего скелета – аподем проплевростерны. Ф. Смит ограничивается указанием на особенности строения вентральной стенки проплевростерны и, в частности, отмечает здесь наличие хорошо развитого медиального выступа у блох отдельных семейств.

3) Ряд признаков, хорошо маркирующих отдельные таксоны, упоминается единожды. Например, максиллярная лопасть у блох большинства семейств имеет треугольную форму и только у паразитов летучих мышей сем. *Ischnopsyllidae* она параллельносторонняя. Только у блох двух семейств – *Stephanociricidae* и *Macropsyllidae* – имеются поперечные склеротизации на теменной стенке, а передняя часть головы сильно уплощена сбоков.

4) Ряд признаков строения уточняется. Так, в качестве отличительного признака блох монотипного сем. *Soptopsyllidae* указывается наличие «клипеуса». В действительности эта глубокая складка на лицевой стенке представляет собой сильно развитый лицевой зубчик (Медведев, 1988).

5) Во всех трех классификациях упоминаются ктенидии головы, ктенидии и зубчики на груди, на 1–6-м сегментах брюшка, а также псевдосеты, расположенные на внутренней поверхности воротничка мезонотума. Однако при описании особенностей строения этих структур используются разные формулировки. Так, в классификациях КБМ и Ф. Смита акцент делается на наличие или отсутствие блох 1) на теле в целом, 2) на голове и нотуме (спинке) переднегруди (пронотуме), 3) на метанотуме и тергитах брюшка с 1-го по 6-й. В классификации С.Г. Медведева эти особенности зубчиков и зубцов учитываются, но при этом отмечаются и особенности расположения зубчиков. Так, у пигиопсилломорфных блох основание зубчиков находится в вырезках на заднем крае воротничков заднегруди и брюшных тергитов, тогда как у блох других инфраотрядов задний край прямой, т.е. не имеет углублений в основании зубчиков.

6) При обосновании классификаций КБМ и Ф. Смита не учитывались важные особенности строения стенки головы, расположенной между вершинами усиковых

ямок. Например, у пуликоморфных блох наружная поверхность межусиковой стенки гладкая, без следов бороздки или шва, но при этом на ее внутренней поверхности у обоих полов имеется поперечный межусиковый валик. Эти и другие особенности строения межусиковой стенки впервые были использованы при объединении надсемейств в инфраотряды (Медведев, 1998).

7) Во всех трех классификациях упоминаются признаки строения двух рудиментарных структур плевр средне- и заднегруди: мезоплеврального тяжа и сквамеллюма. Детальный анализ показал, что строение указанных структур и строение нижнего края пронотума хорошо коррелируют друг с другом. Таким образом, большую группу семейств можно объединить в инфраотряд Pulicomorpha.

8) Для классификации С.Г. Медведева используются признаки строения грудных соединительных пластинок, а также эндоскелета – стернитов средне- и заднегруди, аподем всех трех грудных сегментов, фрагм нотумов, аподемы 9-го тергита, внутреннего канала аподемы половой клешни, внутренних склеритов эдеагуса. Кроме того, учтены особенности сочленения ветвей мезоплеврального тяжа с верхним краем плевры и нижним краем мезонотума, а также разнообразные типы строения лицевых зубчиков.

ОБСУЖДЕНИЕ

Очевидно, что на начальных этапах классифицирование основывается на наиболее заметных чертах строения, т.е. на свойствах объекта, которые фиксируются в сознании исследователя первыми. Однако в дальнейшем отбираются те признаки, которые представляют собой наиболее интегрированную и, соответственно, информативную часть свойств классифицируемых объектов. В связи с этим, на мой взгляд, целесообразно различать такие понятия, как «особенности» и «признаки» строения. Сравнительно-анатомический анализ гомологических структур позволяет выявить многие детали строения, а также диапазон их варибельности. Однако не всякие особенности могут стать признаком, представляющим достаточную информацию для маркирования таксона.

Морфологическая пластичность только некоторых из многих скелетных структур блох послужила основой для выделения таксономических групп ранга семейства. В дальнейшем при описании новых высших таксонов отряда необходимо приводить признаки строения этих структур. Необходимость единого плана описания признаков всех гомологичных структур обуславливается закономерностями онтогенеза насекомых. Органы насекомых формируются из различных клеточных компарментов имагинальных дисков. Работа гомеозисных генов обеспечивает последовательное включение различных подпрограмм, или блоков (батарей) генов (García-Bellido et al., 1979; Робертис и др., 1990). Можно только предполагать, какое число блоков структурных генов достаточно для формирования дефинитивной скелетной структуры взрослого насекомого из тотипотентных клеток имагинальных дисков. Возможно, что у блох количество таких подпрограмм (или блоков) приблизительно соответствует 12 уровням классификатора структур, который построен согласно их принадлежности к соответствующему отделу тела, органу отдела, скелетному образованию органа и так далее (Медведев, 2001a).

Морфогенетические процессы в отдельных компартментах в значительной мере автономны. Это обуславливает неравномерность темпов эволюции различных органов и структур, мозаичный характер распределения сходных состояний признаков у близких таксонов и, соответственно, удивительное морфологическое, видовое и таксономическое разнообразие насекомых (Медведев, 1998а, 2008).

Закономерности морфогенеза находятся в процессе активного изучения (Дондуа, 2018). Очевидно, что трехмерные скелетные структуры формируются не только на основе геномных сетей, объединяющих сотни структурных и регуляторных генов, но и на основе эпигенетических факторов. На единой гомологичной основе у блох формируется значительное число гомоплазий, т.е. признаков, наименее информативных с точки зрения задач таксономии (Медведев, 2018). Среди таковых можно указать признаки типа «наличие/отсутствие» и «степень развития», которые определяются различной активностью отдельного(ых) гена(ов)-регулятора(ов). Мутации таких генов обуславливают возникновение сходных состояний признаков у филогенетически удаленных групп. Такие состояния указывают на сильное или слабое развитие определенного органа – вплоть до полного исчезновения, как, например, редукция второго семяприемника. Целью же морфологического анализа является установление филетических КП – особенности строения, которые устойчиво скоррелированы вследствие уникального эволюционного события. В широком смысле филетические КП можно рассматривать как результат обретения нового качества вследствие возникновения или значительной перестройки блока генов, или новой связи между несколькими подпрограммами развития.

Подводя итог анализа морфологических основ трех классификаций семейств, следует отметить следующее. Их авторы располагали различной полнотой данных не столько о таксономическом разнообразии блох, сколько о вариабельности гомологичных структур. Классификации КБМ и Ф. Смита строились в основном на признаках строения дорсальной и боковой (плевральной) частей стенок тела имаго. При этом указывались преимущественно признаки типа «наличие/отсутствие» лобного зубчика и межусиковой бороздки, сквamuлюма, ктенидиев и зубчиков, дополнительных рядов хетомы нотумов груди и тергитов брюшка. Среди признаков отмечались такие, как степень развития усиковых ямок, цельность нижнего края пронотума, раздвоенность вершины мезоплеврального тяжа, степень развития боковых лопастей 8-го тергита, особенности формы тела половой клешни и мест прикрепления гипотендона. В классификации С.Г. Медведева учитывались особенности этих же структур, но в контексте более полных данных об их строении и вариабельности в пределах отряда. Кроме того, в этой классификации впервые использованы признаки строения эндоскелета – фрагм и стернитов средне и заднегрудного сегментов, а также стернитов, включая их аподемы. Кроме того, в этой классификации впервые учтены внутреннее строение половой клешни и чрезвычайно разнообразные признаки строения эдеагуса – его каркаса, якорных склеритов и склеритов внутреннего протока. Были также впервые использованы признаки хетомы плевральной части груди и внутренних каналов зубцов ктенидиев.

Таким образом, сравниваемые классификации семейств отряда Siphonaptera основывались на приблизительно одинаковом количестве признаков, использованных для установления таксонов ранга семейства и подсемейства. Однако круг скелетных структур, использованных авторами для обоснования классификаций семейств и надсемейств, различен.

Уточнение данных о разнообразии строения гомологичных структур, привлечение дополнительных признаков, в частности особенностей строения эндоскелета, обусловило объединение групп надсемейств в инфраотряды. Дальнейшее развитие классификации блох будет направлено на установление филетических КП. Основу для этого составят полные ряды варибельности всех гомологичных органов и их структур с учетом их принадлежности как к одному из морфогенетических компартментов, так и морфофункциональной системе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дондуа А.К. 2018. Биология развития: учебник. 2-е издание, исправленное и дополненное. СПб., Издательство Санкт-Петербургского университета, 812 с. [Dondua A.K. 2018. Developmental biology: textbook. 2nd edition corrected and supplemented. St. Petersburg, St. Petersburg University Publishing House, 812 p.]
- 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. 1991. 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. 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. 1997а. Паразито-хозяйинные связи семейств блох (Siphonaptera). I. Энтомологическое обозрение 76 (2): 318–336. [Medvedev S.G. 1997a. Host-parasite relations in fleas (Siphonaptera). I. Entomological Review 77 (2): 318–337.]
- Медведев С.Г. 1997б. Паразито-хозяйинные связи семейств блох (Siphonaptera). II. Энтомологическое обозрение 76 (4): 755–769. [Medvedev S.G. 1997b. Host-parasite relations in fleas (Siphonaptera). II. Entomological Review 77 (4): 511–521.]
- Медведев С.Г. 1998а. Классификация отряда блох (Siphonaptera) и ее теоретические предпосылки. Энтомологическое обозрение 77 (4): 916–934. [Medvedev S.G. 1998a. Classification of fleas (order Siphonaptera) and its theoretical foundations. Entomological Review 78 (9): 75–89.]

- Медведев С.Г. 1998б. Фауна и паразито-хозяйинные связи блох (Siphonaptera) Палеарктики. Энтомологическое обозрение 77 (2): 295–314. [Medvedev S.G. 1998b. Fauna and host-parasite relations of fleas (Siphonaptera) in the Palaearctic. Entomological Review 78 (3): 292–308.]
- Медведев С.Г. 2000а. Фауна и паразито-хозяйинные связи блох (Siphonaptera) различных зоогеографических областей мира. I. Энтомологическое обозрение 79 (2): 341–374. [Medvedev S.G. 2000a. Fauna and host-parasite associations of fleas (Siphonaptera) in different zoogeographical regions of the world: I. Entomological Review 80 (4): 409–435.]
- Медведев С.Г. 2000б. Фауна и паразито-хозяйинные связи блох (Siphonaptera) различных зоогеографических областей мира. II. Энтомологическое обозрение 79 (4): 812–830. [Medvedev S.G. 2000b. Fauna and host-parasite associations of fleas (Siphonaptera) in different zoogeographical regions of the world: II. Entomological Review 80 (6): 640–655.]
- Медведев С.Г. 2001а. Опыт создания компьютерной базы данных по морфологии блох (Siphonaptera). Энтомологическое обозрение 80 (2): 527–539. [Medvedev S.G. 2001a. An attempt of create a database of the morphology of fleas (Siphonaptera). Entomological Review 81 (5): 511–519.]
- Медведев С.Г. 2001б. Особенности строения головных ктенидиев блох (Siphonaptera). Энтомологическое обозрение 80 (4): 797–818. [Medvedev S.G. 2001b. On the Structure of Cephalic Ctenidia in Fleas (Siphonaptera). Entomological Review 81 (9): 1117–1135.]
- Медведев С.Г. 2002. Особенности распространения и паразито-хозяйинных 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. 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. 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.]
- Медведев С.Г. 2023. Морфотипы блох (Insecta, Siphonaptera). Паразитология 57 (3): 199–227. [Medvedev S.G. 2023. Flea morphotypes (Insecta, Siphonaptera). Parazitologia 57 (3): 199–227.]
- Робертис Э.М., Оливер Г., Райт К. В.Е. 1990. Гомеозисные гены и план строения тела у позвоночных животных. В мире науки 9: 16–23. [Robertis E.M., Oliver G., Wright K. V.E. 1990. Homeotic genes and body plan in vertebrates. Science World 9: 16–23. (in Russian).]
- Garcia-Bellido A., Lawrence P.A., Morata A. 1979. Compartments in animal development. Scientific American 241 (1): 90–98.
- Hennig W. 1981. Insect Phylogeny. Chichester, New York, Brisbane, Toronto, John Wiley & Sons, 514 pp.
- 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. V. 1. London, Trustees of the British Museum, XV + 361 pp.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1956. An Illustrated Catalogue of the Rothschild Collection of Fleas (Siphonaptera) in the British Museum. V. 2. London, Trustees of the British Museum, 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. V. 3. London, Trustees of the British Museum, 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. V. 4. London, Trustees of the British Museum, 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. V. 5. London, Trustees of the British Museum, VIII + 530 pp. + 30 Pls.
- 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: 1–299.

- Jordan K. 1947. On some phylogenetic problems within the order of Siphonaptera. *Tijdschrift voor entomologie* 88: 79–93.
- Mardon D.K. 1981. An Illustrated Catalogue of the Rothschild Collection of Fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). V. 6 – Pygiopsyllidae. London, Trustees of the British Museum (Natural History), 298 pp.
- Smit F.G.A.M. 1982. Siphonaptera. In: S. P. Parker. *Synopsis and Classification of Living Organisms*. V. 2. New York, McGraw-Hill, 557–563.
- Smit F.G.A.M. 1987. An Illustrated Catalogue of the Rothschild Collection of Fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History): with Keys and Short Descriptions for the Identification of Families, Genera, Species and Subspecies. London, Trustees of the British Museum, 388 pp.
- 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*. London, Cambridge University Press, XV + 288 pp.
- 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.

MORPHOLOGICAL BASIS OF THE THREE CLASSIFICATIONS OF THE ORDER OF FLEAS (INSECTA, SIPHONAPTERA)

S. G. Medvedev

Keywords: fleas, Siphonaptera, classifications, morphology, features and states

Morphological basis and the reasons of differences between three classifications of the order of fleas (Siphonaptera), proposed in the second half of the 20th century, are analyzed.