

УДК 576.595.775

© 1992

## КЛАССИФИКАЦИЯ СЕМ. LEPTOPSYLLIDAE (SIPHONAPTERA)

С.Г. Медведев, Б.К. Котти

В статье рассмотрена история создания классификации сем. *Leptopsyllidae* Rothschild, 1915, а также на основании собственных и литературных данных предложена новая классификация блох данного семейства.

Сем. *Leptopsyllidae* Rothschild, 1915 насчитывает в настоящее время 215 видов, относящихся к 29 родам. Из современных классификаций этого семейства наиболее обоснованными являются две — Хопкинса и М. Ротшильд (Hopkins, M. Rothschild, 1971) и Гончарова (1981). В соответствии с ними сем. *Leptopsyllidae* делится на два подсемейства: либо *Leptopsyllinae* и *Amphipsyllinae* (Hopkins, Rothschild, 1971), либо *Leptopsyllinae* и *Paradoxopsyllinae* (Гончаров, 1981). Ядро подсем. *Leptopsyllinae* составляет триба *Leptopsyllini*, представители которой являются «блохами шерсти», а подсем. *Amphipsyllinae* (или *Paradoxopsyllinae*) — триба *Paradoxopsyllini*, объединяющая «блох гнезда». Блохи, принадлежащие к этим таксономическим группировкам, хорошо различаются не только типом паразитизма, но и морфологическими признаками.

Наиболее сложными и спорными в систематике сем. *Leptopsyllidae* являются вопросы, связанные с положением в системе таких родов, как *Amphipsylla*, *Caenopsylla*, *Cratynius*, *Acropsylla*, *Mesopsylla*, *Desertopsylla*, *Dolichopsyllus*, *Ornithophaga*. Представители этих родов обладают уникальными чертами строения, анализ которых пока не дает ответа на вопрос о их большей близости к трибе *Leptopsyllini* или трибе *Paradoxopsyllini*.

Ниже будет кратко рассмотрена история создания классификации сем. *Leptopsyllidae*, а также на основании литературных и собственных данных предложена новая классификация данного семейства.

При подготовке данной статьи были использованы материалы Национальной коллекции проф. И.Г. Иоффа (Научно-исследовательский противочумный институт Кавказа и Закавказья, Ставрополь), Зоологического института РАН, Британского музея (Естественной истории).

## ИСТОРИЯ СОЗДАНИЯ КЛАССИФИКАЦИИ СЕМ. LEPTOPSYLLIDAE

Классификации, созданные в XIX и в начале XX веков, во многом приблизительны, так как их авторам было известно всего несколько сот видов блох. Возможности оптики того времени позволяли использовать только внешние особенности строения блох, в частности, учитывалось наличие или отсутствие ктенидиев, форма максиллярной лопасти, расположение щетинок на теле и ногах и т.д. Известные на то время виды сем. *Leptopsyllidae* ныне относятся к родам *Leptopsylla*, *Peromyskopsylla* и *Pectinocetus*, но в первых классификациях объединялись в таксоны родового ранга с теми видами сем. *Hystrihopsyllidae*, которые имели щечные ктенидии (Kolenati, 1863; Baker, 1905). Род *Dolichopsyllus* выделялся Бекером в самостоятельное подсем. *Dolichopsyllinae* Baker, 1905.

В дальнейшем в классификации отряда главную роль стали играть признаки, выявленные с помощью тотальных бальзамных препаратов, и среди них в первую очередь такие, как наличие или отсутствие межусиковой бороздки, делящей голову на две части. Особенно большое значение этому признаку придавал Удеманс, разделивший отряд блох на два подотряда — *Integricipita* (цельноголовые) и *Fracticipita* (раздельноголовые) (Oudemans, 1909). Позднее было показано (Wagner, 1927, 1939), что бороздка является образованием, возникавшим независимо в различных таксонах отряда. Тем не менее почти до 40-х годов нашего столетия строению межусиковой бороздки придавалось большое значение в классификации отряда.

В классификации Н. Ротшильда (N. Rothschild, 1915) в подотряде *Fracticipita* было выделено сем. *Leptopsyllidae* Rothschild, 1915, включавшее, кроме рода *Leptopsylla*, также роды *Doratopsylla* и *Palaeopsylla*, относимые ныне к сем. *Hystrihopsyllidae*. Это семейство характеризовалось отсутствием брюшных ктенидиев, наличием межусиковой бороздки и щечного ктенидия. После того как Ротшильд предложил новое название для данной группы блох, в классификации сем. *Leptopsyllidae*, кроме разногласий в отношении его системы, возникли еще и чисто номенклатурные разногласия.

Дело в том, что в 1863 г. Коленати (Kolenati) выделил в роде *Ctenophthalmus* подрод *Ctenopsyllus*, включив в него два вида, относимых сейчас к родам *Leptopsylla* и *Peromyscopsylla*. Однако ранее он же (Kolenati, 1856) предложил для рода *Ceratophyllus* Curt., 1832 новое, более удачное, с его точки зрения, название — *Ctenopsyllus*. В данную группу Коленати включал виды блох, паразитирующих на летучих мышах. В результате название рода *Ctenopsyllus* Kolenati, 1863 стало младшим гомонимом предложенного ранее названия *Ctenopsyllus* Kolenati, 1856. Позже Ротшильд (Rothschild, 1911) предложил для группы видов, объединяемых в род *Ctenopsyllus* Kolenati, 1863 название *Leptopsylla* (Jordan, Rothschild, 1911). В 1954 г. Международная комиссия по Зоологической номенклатуре постановила считать валидным названием *Leptopsylla*, а *Ctenopsyllus* Kolenati, 1863 считать отвергнутым. В настоящее время сохраняется расхождение в указании автора названия сем. *Leptopsyllidae*. В одних работах семейство называется *Leptopsyllidae* Baker, 1905, в других — *Leptopsyllidae* Rothschild, 1915. Правильным является последнее название, так как его автором был Ротшильд. Бекером было предложено другое название — *Ctenopsyllidae*, которое не действительно, так как основывается на названии рода, являющегося младшим гомонимом (ст. 39 Международного кодекса Зоологической номенклатуры, 1988).

Вагнер (Wagner, 1939) в своей последней классификации рассмотрел широкий круг признаков, в том числе и те, которые используются в современной классификации сем. *Leptopsyllidae*; это, в частности, признаки вооружения головы, строения глаза и тенториума, модифицированных сегментов, формы пигидия, наличия шипиков на метанотуме. Однако решающее значение для этого автора имели признаки цельности головы, в результате чего в сем. *Ctenopsyllidae* Baker, 1905 было выделено подсем. *Ctenopsyllinae* Wagner, 1927, которое объединяло роды *Ctenopsyllus* Kolenati, 1863, *Paractenopsyllus*, *Pectinoctenus*, а также многие роды из сем. *Hystrihopsyllidae*, имеющие головные ктенидии. Напротив, таксоны без межусиковой бороздки и щечных ктенидий он отнес к сем. *Ceratophyllidae*. При этом роды *Mesopsylla* и *Caenopsylla* Вагнер выделил в этом семействе в подсем. *Mesopsyllinae* Wagner, 1939, а роды, близкие к *Paradoxopsyllus* и *Amphipsylla*, — в подсем. *Aceratophyllinae* Wagner, 1939.

В середине 40-х годов ряд авторов отказывается от представлений, касающихся значения в систематике блох некоторых признаков, включая степень развития межусиковой бороздки. Вместе с этим Джордан (Jordan, 1948) и Иофф (1949) указывали, что высшие таксоны блох могут быть определены только по комбинации признаков. Отказавшись от «преувеличенного значения признака *caput fractum*», Иофф (1949) сближает подсем. *Leptopsyllinae*, *Mesopsyllinae* и *Paradoxopsyllinae* и вводит их в состав сем. *Ceratophyllidae*. Ранее Иофф (Ioff, 1936) впервые включил род *Amphipsylla* в подтрибу *Amphipsyllini* Ioff, 1936, а роды, близкие к роду *Paradoxopsyllus*, —

в подтрибу *Paradoxopsyllini* Ioff, 1936 подсем. *Ceratophyllinae* Dampf, 1908. Основанием для разделения подтриб послужило количество пар щетинок на 5-м членике задних лапок.

Джордан выделяет два самостоятельных семейства: *Amphipsyllidae* (включает подсем. *Amphipsyllinae*, *Mesopsyllinae* и *Dolichopsyllinae*) и *Leptopsyllidae* (включает подсем. *Pectinocetinae*, *Leptopsyllinae* и *Paractenopsyllinae*). В работе Джордана были указаны такие признаки, свидетельствующие о близости этих групп, как наличие зубчиков на метанотуме и аподемы у 9-го стернита, плоский пигидий, положение глазной щетинки выше верхнего края глаза, наличие передних ветвей тенториума.

В последующем в систематике блох стали использоваться признаки строения гениталий. В работе Трауба (Traub, 1950) было отмечено, что строение эдеагуса блох рода *Leptopsylla* более сходно с таковым сем. *Ceratophyllidae*, чем сем. *Huysrichopsyllidae*. Другим обстоятельством, повлиявшим на разработку классификации сем. *Leptopsyllidae*, было описание таксонов, признаки строения которых рассматривались в качестве промежуточных между родами, близкими к *Leptopsylla*, с одной стороны, и *Amphipsylla* и *Paradoxopsyllus* — с другой. Так, Трауб (Traub, 1952) в качестве такого таксона рассматривал род *Johnsonaepsylla*, описанный им по самцам с о. Калимантан. Это родовое название в настоящее время рассматривается как синоним рода *Cratynius*.

Современный объем сем. *Leptopsyllidae* установлен относительно недавно. Хопкинс и Трауб (Hopkins, Traub, 1955) объединили в одно семейство подсем. *Amphipsyllinae* и *Leptopsyllinae*. Доводом в пользу этого послужили признаки, отличающие сем. *Leptopsyllidae* как от блох сем. *Huysrichopsyllidae*, так и сем. *Ceratophyllidae*. В частности, это наличие зубчиков на метанотуме, плоский пигидий, 9-й стернит с аподемой, положение глазной щетинки выше глаза, наличие передних ветвей тенториума, отсутствие желез Вагнера на 8-м стерните самцов и др.

В настоящее время существует две точки зрения на классификацию сем. *Leptopsyllidae*. Хопкинс и Ротшильд (Hopkins, Rothschild, 1971) сем. *Leptopsyllidae* делят на два подсемейства: *Leptopsyllinae* (с трибами *Leptopsyllini* и *Cratyniini* Hopkins et Rothschild, 1971), и подсем. *Amphipsyllinae* (с трибами *Amphipsyllini*, *Dolichopsyllini*, *Mesopsyllini*, *Ornithophagini* Hopkins et Rothschild, 1971). Гончаров (1981) в предлагаемой им системе включает в подсем. *Leptopsyllinae* трибы *Leptopsyllini*, *Amphipsyllini*, *Mesopsyllini*, *Ornithophagini* и *Caenopsyllini* (Goncharov, 1981), а в подсем. *Paradoxopsyllinae* — трибы *Paradoxopsyllini*, *Dolichopsyllini* и *Cratyniini*.

Причина расхождений во взглядах на классификацию семейства состоит в том, что Хопкинс и Ротшильд придают большее значение наличию межсужиковой бороздки, вследствие чего род *Cratynius* объединяется с трибой *Leptopsyllini* в одно подсемейство. Гончаров (1971), напротив, больше основывается на признаках строения гениталий. Ранее им (Гончаров, 1966) было показано, что род *Amphipsylla* сближает с трибой *Leptopsyllini* форма 9-го стернита самца и характер его сочленения с крохотом эдеагуса. Кроме того, Гончаров привлек для решения этих вопросов ряд признаков половой системы самок. Необходимо отметить, что на близость рода *Amphipsylla* к роду *Leptopsylla* указывал Иофф (1949), объединявший их в одно подсемейство.

Таким образом, в настоящее время ряд положений, касающихся классификации блох подсем. *Leptopsyllidae* остается спорным. Для решения имеющихся вопросов необходимо привлечь дополнительные данные по строению блох этого таксона, а также рассмотреть особенности его распространения и паразито-хозяйных связей.

#### ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ БЛОХ СЕМ. LEPTOPSYLLIDAE

Ранее Медведевым (1988—1991б) было изучено строение головы и груди представителей большинства родов и подродов блох. Эти исследования подтвердили сложившиеся представления о близости сем. *Leptopsyllidae* и *Ceratophyllidae*, которые на

основании строения головы были объединены С.Г. Медведевым в цератофилиоидный комплекс семейств. Данные по строению груди также подтвердили близость этих семейств. В связи с этим при проведении таксономического анализа сем. *Leptopsyllidae* в качестве внешней группы нами рассматривалось сем. *Ceratophyllidae*.

Полученные сведения позволяют сделать вывод, что предковые формы современных семейств блох характеризовались признаками головы и груди, близкими к «цератофилиоидному» типу. Распределение признаков по сравниваемым таксонам показывает, что плезиоморфными можно считать их следующие состояния: широковыпуклый лоб, открытую усиковую ямку, наличие межусикового валика с наружным желобком («межусиковый шов»), отсутствие щечного ктенидия, а также медиального гребня на мезофрагме и прямой стенки у мезостернита, положение нижнего края мезофрагмы и нотума выше передневерхнего угла мезоплевры. Эти признаки присущи блохам сем. *Ceratophyllidae* и всем трибам сем. *Leptopsyllidae*, кроме трибы *Leptopsyllini*. Признаки данных структур у трибы *Leptopsyllini* являются апоморфными. Однако эти апоморфии являются следствием типа паразитизма, связанного с постоянным пребыванием в шерсти хозяина. Такие особенности возникают явно вторично и обнаруживаются у отдельных таксонов других семейств отряда (например, блох рукокрылых сем. *Ischnopsyllidae*).

Представители трибы *Leptopsyllini* имеют развитую хетотаксию из утолщенных щетинок, узкую клиновидную голову с высоковыпуклым лбом и глубокой межусиковой бороздкой. Сегменты груди у блох данной трибы удлинены, стерниты имеют килевидную форму, а места прикрепления межсегментарных мышц усилены склеротизациями или гребнями. В частности, фрагма среднегруди снабжена медиальным гребнем, а мезонотум вдвинут внутрь мезоплевростерны (Медведев, 1991а). Все эти особенности связаны с большой подвижностью головы и переднегруди относительно друг друга, что придает телу блох большую гибкость и позволяет блохе маневрировать в шерсти хозяина.

С целью выяснения таксономических связей триб сем. *Leptopsyllidae* нами были проанализированы признаки 17 структур, которые рассмотрены ниже. Плезиоморфные состояния признаков обозначены цифрой 1, апоморфные — следующими цифрами.

1. Тип преантеннальной части головы: 1 — широковыпуклый, 2 — узковыпуклый, 3 — килевидный.
2. Хетотаксия щек: 1 — глазной ряд с 3 щетинками, 2 — глазной ряд с 2 щетинками (рис. 1).
3. Лобный зубчик: 1 — простой, 2 — сложный (с выемкой на внутренней поверхности стенки под ним), 3 — погруженный, 4 — отсутствует.
4. Межусиковая стенка: 1 — валик с наружным желобком (шов); 2 — валик с желобком у самцов, наружный желобок у самок; 3 — валик с желобком у самцов, простая стенка у самок; 4 — межусиковая бороздка.
5. Наличие соединений между стенками усиковых ямок: 1 — отсутствует, 2 — стенки ямок срослись, 3 — соединены мостом, 4 — стенки срослись, места их сращения усилены склеротизациями.
6. Тип усиковой ямки: 1 — открытый (антенна длинная), 2 — открытый (антенна короткая), 3 — полуоткрытый, 4 — замкнутый.
7. Строение глазного бокала: 1 — имеется вырезка на нижнем его крае, 2 — узкая вырезка имеется на его переднем крае, 3 — вырезка на его переднем крае расширяется вовнутрь, 4 — передняя стенка с широкой выемкой, 5 — глаз редуцирован.
8. Щечный ктенидий: 1 — отсутствует, 2 — расположен на латеральной поверхности щеки (состоит из 1—2 зубчиков), 3 — на нижнем крае щеки (щечная лопасть развитая), 4 — на щеке вдоль края усиковой ямки (щечная лопасть редуцирована), 5 — ниже глаза (щечная лопасть развитая), 6 — ниже щеки (щечная лопасть редуцирована).
9. Латеральные гребни на мезонотуме: 1 — хорошо выражены, 2 — представлены темнопигментированными полосами, 3 — отсутствуют.

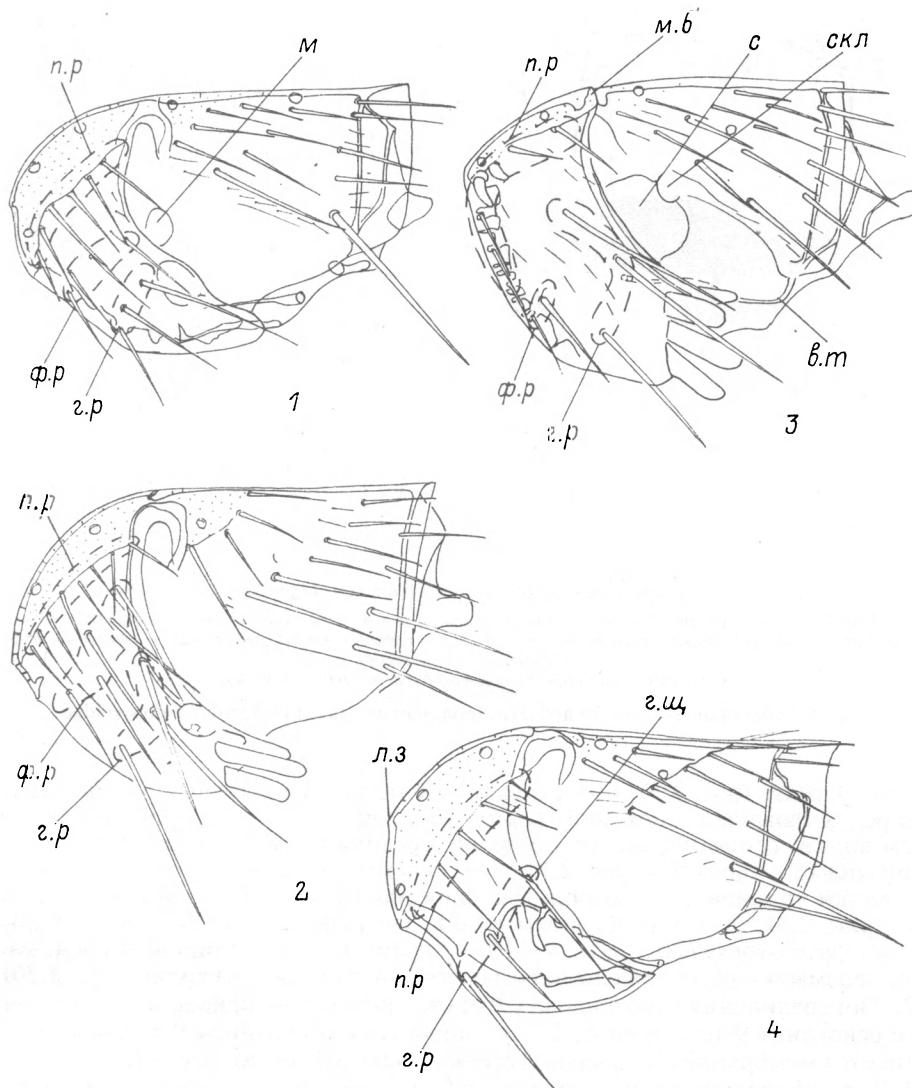


Рис. 1. Типы хетотаксии блох сем. Leptopsyllidae.

1 — *Kohlsia cora* Traub; 2 — *Acropsylla traubi* Lewis; 3 — *Leptopsylla aethiopica* (Rothsch.); 4 — *Frontopsylla ambigua* Fedina; в.т. — ветвь тенториума; г.р. — глазной ряд щетинок; г.щ. — глазная щетинка; л.з. — лобный зубчик; м.б. — мужусиковая бороздка; м — мост; п.р. — предфронтальный ряд щетинок; с — место срастания усиковых ямок; скл. — склеротизация; ф.р. — фронтальный ряд щетинок.

Fig. 1. Types of chaetotaxy in fleas of the family Leptopsyllidae.

10. Число пар щетинок на 5-м членике задних лапок: 1 — имеется 5 пар боковых щетинок, 2 — 1-я пара смещена на вентральную поверхность, 3 — 1-я пара щетинок вдвинута между щетинками 2-й пары.

11. Строение каркаса эдеагуса: 1 — боковые лопасти аподемы не соединяются с ее средней лопастью или вилкой; боковые лопасти аподемы соединяются (срастаются): 2 — перемычками с основанием вилки эдеагуса, перемычки снабжены внутренними каналами (рис. 2,2), 3 — перемычками с лопастями вилки (рис. 2,3), 4 — с лопастями вилки (рис. 2,4), 5 — с лопастями вилки и с ее основанием (род

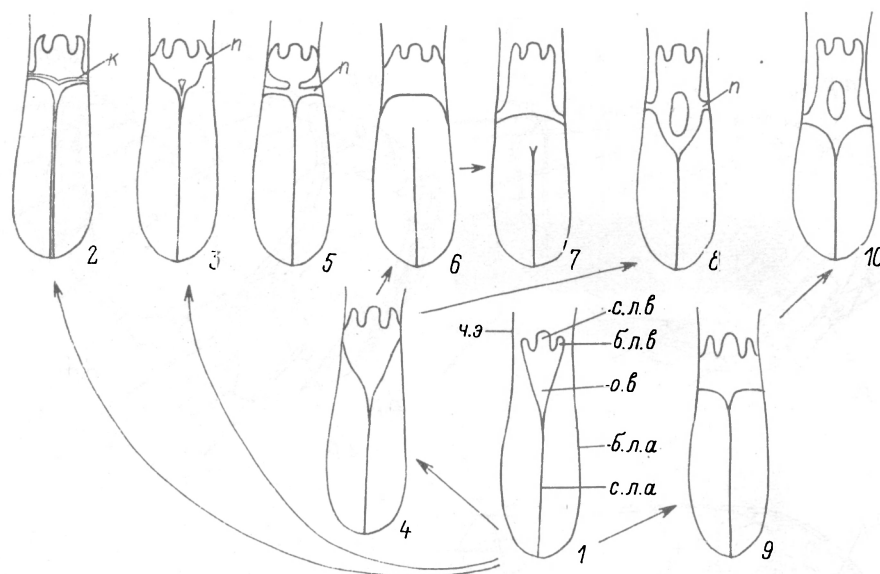


Рис. 2. Типы строения каркаса эдеагуса блох сем. Leptopsyllidae. Схема.

б.л.а — боковая лопасть аподемы; б.л.в — боковая лопасть вилки; к — канал; о.б — основание вилки; л — перемычка; с.л.а — средняя лопасть аподемы; с.л.в — средняя лопасть вилки; ч.э — чехол эдеагуса; Пояснения см. в тексте.

Стрелками показаны возможные пути эволюции структур.

Fig. 2. Types of the structure of aedeagus framework in fleas of the family Leptopsyllidae.

*Paractenopsyllus*) (рис. 2,5), 6 — с лопастями вилки, средняя лопасть аподемы частично редуцирована в основании (*Leptopsylla*) (рис. 2,6), 7 — перемычками с основанием вилки, основание вилки удлинено, средняя лопасть аподемы частично редуцирована (*Sigmactenus*) (рис. 2,7), 8 — перемычками с основанием вилки, основание вилки удлинено, перемычки расположены выше основания вилки (*Pectinotenus*) (рис. 2,8), 9 — с основанием вилки, средняя лопасть аподемы полностью развита (*Paradoxopsyllus*) (рис. 2,9), 10 — перемычками с удлинённым основанием вилки, перемычки расположены непосредственно у основания вилки (рис. 2,10).

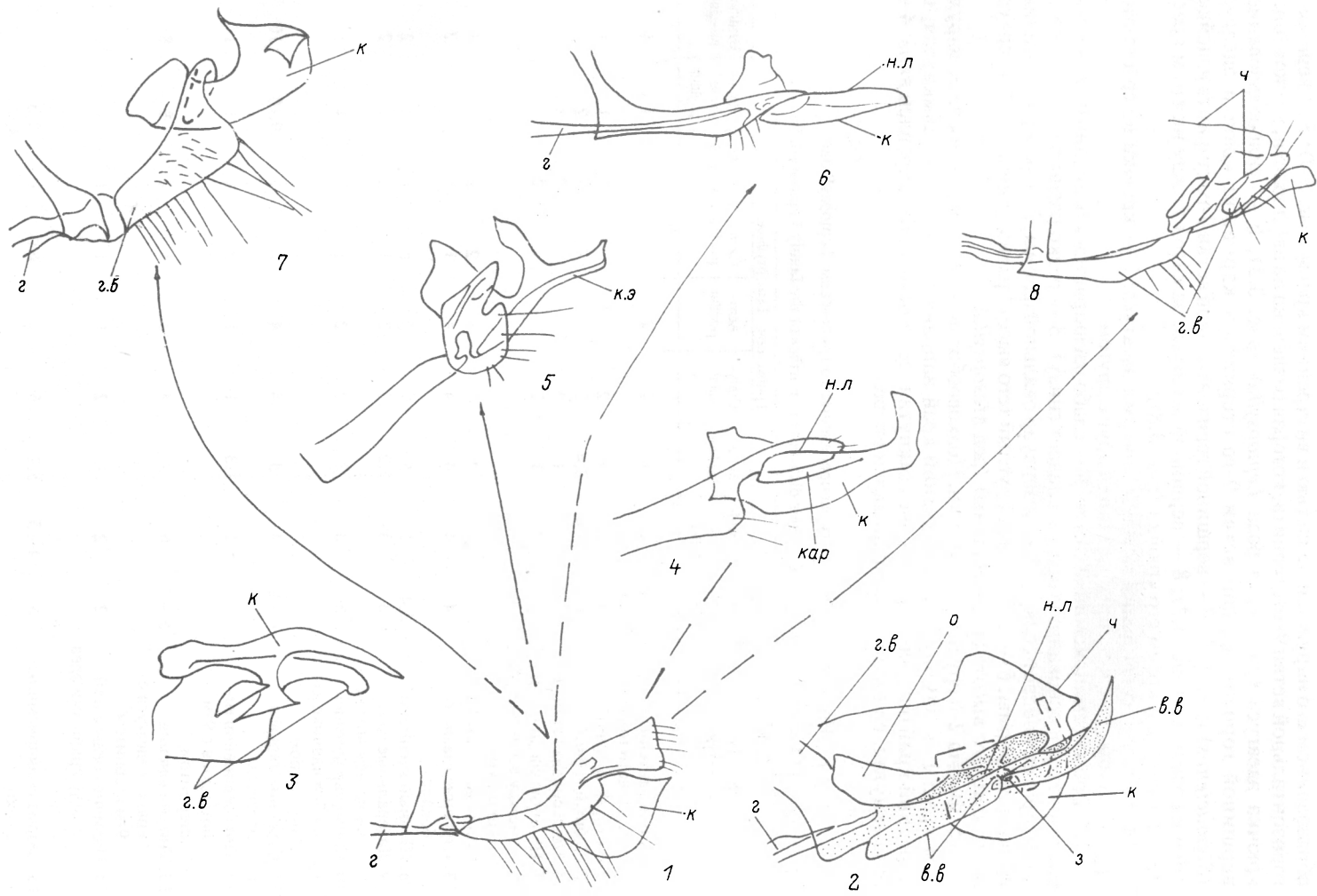
12. Тип соединения гипотендона с 9-м стернитом: 1 — прирастает к дорсальной стенке основания 9-го стернита, 2 — соединяется с основанием 9-го стернита, 3 — соединяется мембраной с дорсальной стенкой основания 9-го стернита.

13. Тип сочленения крючка эдеагуса с 9-м стернитом: 1 — развитое сочленение отсутствует; сочленение имеется между: 2 — отростком чехла и вертикальной ветвью 9-го стернита, наружной лопастью крючка эдеагуса и зацепкой на горизонтальной ветви 9-го стернита, нижним краем чехла эдеагуса и внутренним краем 9-го стернита (рис. 3,2); 3 — отростком крючка эдеагуса и наружной лопастью горизонтальной ветви 9-го стернита (рис. 3,3); 4 — вершиной и «карманом» на крючке эдеагуса,

#### Типы сочленения 9-го стернита с эдеагусом у блох сем. Leptopsyllidae.

1 — *Caenopsylla mira* Rothsch.; 2 — *Dolichopsyllus stylosus* (Bak.); 3 — *Acropsylla traubi* Lewis; 4 — *Cratynius audyi* (Traub); 5 — *Leptopsylla aethiopica* (Roths.); 6 — *Mesopsylla hebes* J.et R.; 7 — *Sigmactenus toxopeusi* Smit; 8 — *Stenophyllus conothoae* Ioff; в.в — вертикальная ветвь 9-го стернита; г.в — горизонтальная ветвь 9-го стернита; з — зацепка на нижнем крае горизонтальной ветви 9-го стернита; к.э — крючок (крохет) эдеагуса; кар — карман крючка эдеагуса; н.л — наружная лопасть крючка эдеагуса; о — отросток чехла эдеагуса.

Fig. 3. Types of articulation of crochet and sternum IX in fleas of the family Leptopsyllidae.





образованном его наружной лопастью и внутренним краем (рис. 3,4); 5 — вершиной горизонтальной ветви 9-го стернита, которая разделена на две лопасти, и основанием крючка эдеагуса (ряд видов рода *Leptopsylla*) (рис. 3,5); 6 — склеротизованной вершиной горизонтальной ветви 9-го стернита и карманом крючка эдеагуса (*Sigmactenus*) (рис. 3,6); 7 — вершиной горизонтальной ветви 9-го стернита и шейкой крючка эдеагуса (рис. 3,7); 8 — вершиной эдеагуса, зажатой между нижним краем чехла эдеагуса и краем его крючка (рис. 3,8).

14. Наличие соединений между крючками эдеагуса: 1 — крючки не срастаются друг с другом, 2 — крючки срастаются друг с другом.

15. Форма семяприемника самок: 1 — слабо расширяется к основанию, 2 — резко расширяется к основанию (проток впадает снизу), 3 — резко расширяется к основанию (проток впадает сбоку), 4 — резервуар овальной формы, 5 — резервуар цилиндрической формы, 6 — резервуар округлый (его высота равна длине), 7 — резервуар округлый (его высота больше длины) (род *Mesopsylla*).

16. Форма 2-й грудной пластинки. Подковообразная склеротизация на ее наружном крае: 1 — замкнутая, ее передний край направлен назад, 2 — замкнутая, ее передний край опущен вниз; 3 — незамкнутая, ее задний край направлен вниз; 4 — незамкнутая, ее задний край направлен вперед.

Признаки строения и их распределения по трибам сем. Leptopsyllidae  
Characters of structure and their distribution in tribes of the family Leptopsyllidae

Названия структур	Трибы сем. Leptopsyllidae								
	Lepto- psy- llini	Amphi- psy- llini	Meso- psyllini	Craty- niini	Acro- psyllini	Caeno- psyllini	Dolicho- psyllini	Para- doxo- psyllini	Ornitho- phagini
1. Тип преантеннальной части головы	3	2	1	2	2	2	1	1	1
2. Хетотаксия щек	2	2	2	2	2	2	1	1	1
3. Лобный зубчик	4	2—4	3,4	2	1	2	2	2	1
4. Межусиковая стенка	4	2	1	3	1	2	2	3	2
5. Наличие соединений между стенками усиковых ямок	4	2	1	2	1	2	2	2,3	1
6. Тип усиковой ямки	4,3	1	2	1	1	2	1	1	1
7. Строение глазного бокала	4	4	4	4	4	1	5	3	2
8. Щечный ктенидий	3,4	1	5	1	5	6	1	1	2
9. Латеральные гребни на мезонотуме	3	3	1,2	3	3	1	2	1	2
10. Число пар щетинок на 5-м членике задних лапок	3	3	3	2	2	1	2	1	1
11. Строение каркаса эдеагуса	4—8	4	3	4	4	2	1	9,10	10
12. Тип соединения гипотендона с 9-м стернитом	1	1	1,3	1	1	2	1	1	1
13. Тип сочленения крючка эдеагуса с 9-м стернитом	5—7	6	7	4	3	1	2	8	8
14. Наличие соединений между крючками эдеагуса	2	2	1	2	1	1	1	1	1
15. Форма семяприемника самки	5	4—5	5,7	6	2	6	1	1,3 4,6,7	4—5
16. Форма 2-й грудной пластинки	4	4	3,4	4	?	?	2	1,2	4



Распределение данных признаков по трибам сем. *Leptopsyllidae* приведено в таблице, а кладограмма, построенная на их основе, приведена на рис. 4.

#### КЛАССИФИКАЦИЯ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ТАКСОНОВ СЕМ. LEPTOPSYLLIDAE

Ведущими при построении предлагаемой нами классификации сем. *Leptopsyllidae* являются признаки строения преантенальной части головы и ее хетотаксии, строение межусиковой стенки, усиковых ямок, глазного бокала и щечного ктенидия, числа пар щетинок на 5-м членике задних лапок, строение каркаса и крючков эдеагуса, особенности сочленения крючка эдеагуса с 9-м стернитом, строение семяприемника самок, форма 2-й грудной пластинки (см. таблицу).

В пределах семейства можно выделить две группы родов, различающихся по количеству щетинок в глазном ряду на голове. В частности, блохи трибы *Leptopsyllini*, *Amphipsyllini*, *Caenopsyllini*, *Cratyniini*, *Mesopsyllini* имеют в глазном ряду 2 щетинки, а *Paradoxopsyllini* и *Ornithophagini* — 3. Судя по состоянию этого признака, у блох сестринской группы — сем. *Ceratophyllidae*, у блох сем. *Leptopsyllidae* первоначально в глазном ряду имелось 3 щетинки (рис. 1, 1). Впоследствии у блох трибы *Paradoxopsyllini* и *Ornithophagini* в глазном ряду сохранилось 3 щетинки, а префронтальный и фронтальный ряды в той или иной мере редуцировались (рис. 1, 2). При этом редукция фронтального ряда в основном касается передних щетинок, тогда как его задняя щетинка сохраняется у блох ряда родов.

У блох второй группы триб эволюция хетотаксии шла иначе. Задняя щетинка глазного ряда сместилась кверху и оказалась расположенной выше глаза у переднего края усиковой ямки. Во фронтальном ряду произошла редукция задней третьей щетинки, тогда как две передние сохранились. Об этом свидетельствует то, что щетинка, расположенная выше 2-й глазной щетинки, заметно крупнее первых двух щетинок фронтального ряда. Наиболее полно ряды щетинок выражены у блох рода *Acropsylla* (рис. 1, 3). У блох трибы *Leptopsyllini* фронтальный ряд в той или иной мере редуцирован, что, вероятно, связано с формированием килевидной головы с щечным ктенидием. У блох трибы *Leptopsyllini*, *Amphipsyllini* и *Acropsyllini* задняя (3-я) щетинка глазного ряда смещена вверх — она расположена выше второй щетинки глазного ряда у края усиковой ямки (рис. 1, 4). Вероятно, сходный процесс изменения положения 2-й и 3-й щетинок глазного ряда происходила и у блох триб *Caenopsyllini* и *Cratyniini*, у которых 3-я глазная щетинка имеется у самцов, а у самок — отсутствует. У блох трибы *Mesopsyllini* глазная щетинка редуцирована.

Другие признаки строения блох сем. *Leptopsyllidae* только отчасти подтверждают наличие в его составе двух крупных групп триб. Так, наиболее таксономически ценным для классификации семейства считаются признаки соединения крючков эдеагуса и вершина горизонтальной ветви 9-го стернита. У блох трибы *Paradoxopsyllini* вершина 9-го стернита зажата между краем чехла эдеагуса и его крючком, вершина которого образует карман (рис. 3, 8). Крючки эдеагуса у блох этой трибы несросшиеся.

У блох триб *Leptopsyllini* и *Mesopsyllini* крючки эдеагуса в средней части имеют тонкую шейку, за которую цепляется загнутая внутрь вершина 9-го стернита (рис. 3, 5, 7). Крючки эдеагуса у блох триб *Leptopsyllini* и *Amphipsyllini* сросшиеся, у блох трибы *Mesopsyllini* — несросшиеся. Для блох этих трех триб характерно также наличие на 5-м членике задних лапок 4-х пар боковых щетинок и 1-й пары подошвенных. Эти признаки позволяют рассматривать трибы, как филогенетически близкие. Из них, вероятно, наиболее близки друг к другу трибы *Leptopsyllini* и *Amphipsyllini*. У них отмечена общая тенденция к уменьшению длины антенны. Наиболее сильно эта тенденция выражена у блох трибы *Leptopsyllini*, у которых наряду с укорочением антенны образуется замкнутая или полузамкнутая усиковая ямка на голове.

Трибы *Cratyniini*, *Acropsyllini* и *Caenopsyllini* являются, вероятно, филогенетически близкими к последним трем трибам. Так, у блох триб *Cratyniini* и *Acropsyllini* 1-я

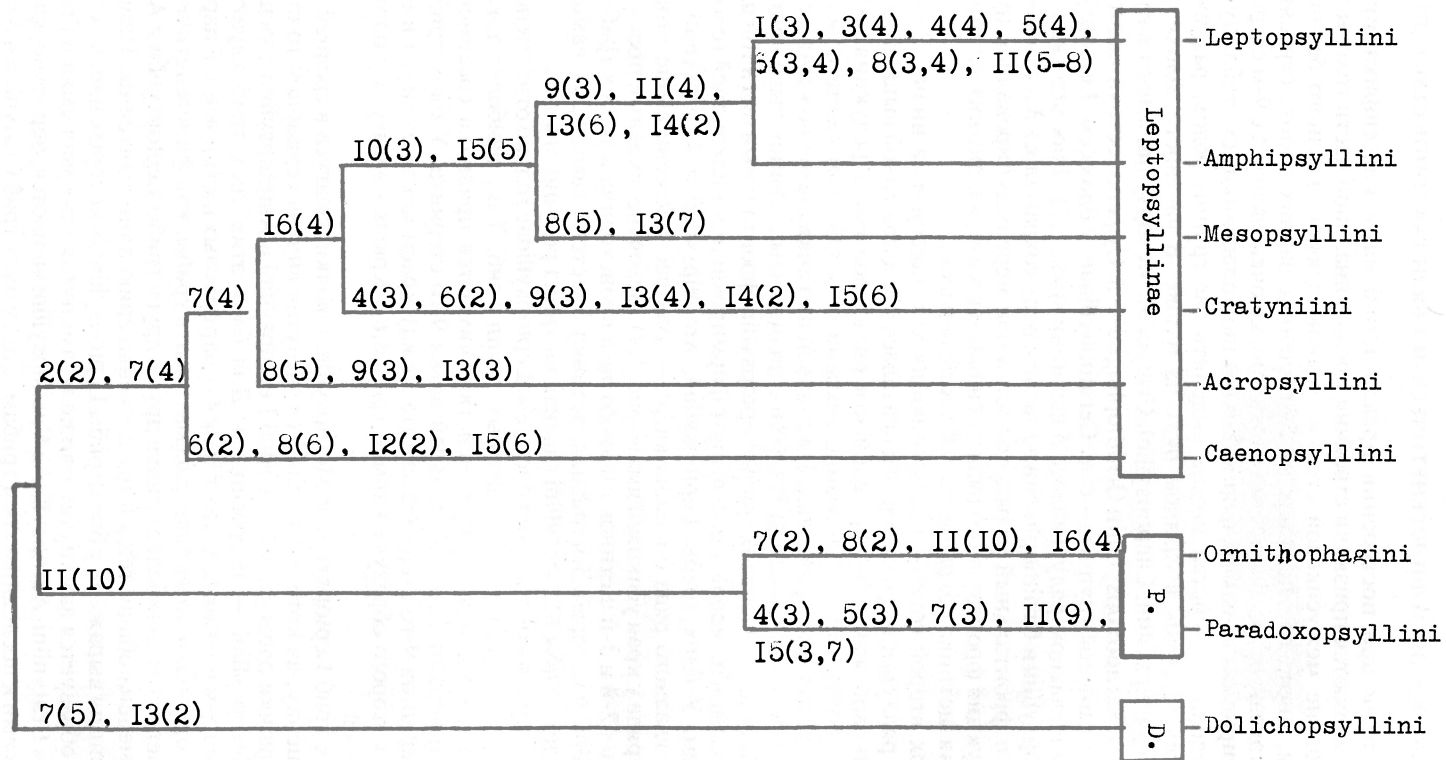


Рис.4. Кладограмма сем. Leptopsyllidae.

D — подсем. Dolichopsyllinae; P — подсем. Paradoxopsyllinae; цифры — номера названий структур и их признаки (в скобках).

пара щетинок частично смещена на подошвенную поверхность 5-го членика задних лапок, что можно рассматривать как состояние признака, переходное к полному смещению 1-й пары на подошву членика. Из этих двух триб наиболее близка к трибам *Leptopsyllini*, *Amphipsyllini* и *Mesopsyllini* триба *Cratyniini*, у представителей которой вершина 9-го стернита помещается в карман на крючке эдеагуса. Особенностью «кармана» блох трибы *Cratyniini* является то, что он образован лопастью, расположенной ближе к основанию крючка эдеагуса, тогда как у блох трибы *Paradoxopsyllini* аналогичная лопасть образована вершиной крючка. У блох рода *Acropsylla* сочленение 9-го стернита и крохета имеет оригинальное строение: оно осуществляется выростом на нижнем крае крючка, за который цепляется отросток на наружной поверхности вершины 9-го стернита (рис. 3,3). Род *Caenopsylla*, выделенный в самостоятельную трибу, не имеет приспособлений для сочленения 9-го стернита и крючка эдеагуса. Из чего, вероятно, следует, что род *Caenopsylla* мог обособиться в филогенезе сем. *Leptopsyllidae* наиболее рано.

Предлагаемую схему филогенетических отношений подтверждают признаки строения глаза. В сестринской группе — сем. *Ceratophyllidae* — имеются роды, виды которых имеют узкую и глубокую вырезку на дне глазного бокала. Аналогичные вырезки в сем. *Leptopsyllidae* имеют блохи родов *Caenopsylla* и *Ornithophaga*. Блохи других родов делятся на две большие группы, различающиеся по степени и характеру строения этой вырезки. У блох трибы *Paradoxopsyllini* вырезка имеет вид узкой щели и расширяется внутрь. У блох триб *Leptopsyllini*, *Amphipsyllini*, *Cratyniini*, *Mesopsyllini*, *Acropsyllini* глазной бокал открывается снизу широкой глазной вырезкой.

Ряд особенностей строения, характерных для отдельных триб семейства, имеет и 2-я грудная пластинка. Так, склеротизация в месте соединения тела пластинки и ее наружной лопасти имеет форму почти замкнутого треугольника у блох почти всех родов триб *Paradoxopsyllini* и *Dolichopsyllini*. У блох триб *Leptopsyllini* и *Amphipsyllini* гребень этой склеротизации у переднего края грудной пластинки развит слабо, а его вершина направлена вперед, а не назад. У блох трибы *Mesopsyllini* задний гребень склеротизации направлен вниз, но сама склеротизация не замкнута. К сожалению, данные о строении 2-й грудной пластинки у блох трибы *Caenopsyllini*, а также родов *Acropsylla* и *Cratynius* отсутствуют.

Род *Dolichopsyllus*, вероятно, имеет смысл выделить в самостоятельное подсем. *Dolichopsyllinae*. Блохи этого рода обладают рядом уникальных особенностей. Так, например, хетотаксия щечной части головы представлена у блох этого рода префронтальным рядом, состоящим из коротких щетинок, а также 5—6 более крупными щетинками. Наиболее постоянное положение из них имеют 3, расположенные выше сильно редуцированного глазного бокала. Вероятно, эти щетинки представляют собой видоизмененный глазной ряд. Выше их расположено еще 3 щетинки, из которых одна, находящаяся у края усиковой ямки, может быть сильно редуцирована. Другую яркую особенность блох рода *Dolichopsyllus* составляет сочленение 9-го стернита с эдеагусом, образованное посредством трех соединений (рис. 3,2). Блохи рода *Dolichopsyllus* обладают также рядом признаков, которые можно отнести к плезиоморфным. Это — отсутствие соединений между боковыми лопастями аподемы и вилкой эдеагуса и наличие слабо дифференцированного семяприемника, у которого, однако, склеротизованы стенки основания и вершины. На наш взгляд, род *Dolichopsyllus* отделился наиболее рано от общего ствола других родов сем. *Leptopsyllidae*. Таким образом, в составе сем. *Leptopsyllidae* можно выделить три подсемейства в следующем составе: подсем. *Leptopsyllinae* Roths., 1915 (включает трибы *Acropsyllini* S. Medvedev et Kotti, tr. nov.; *Amphipsyllini* Ioff, 1936; *Caenopsyllini* Goncharov, 1981; *Cratyniini* Hopkins et Rothschild, 1971; *Leptopsyllini* Roths., 1915; *Mesopsyllini* Wagner, 1939), подсем. *Paradoxopsyllinae* Ioff, 1936 (включает трибы *Paradoxopsyllini* Ioff, 1936; *Ornithophagini* Hopkins et Rothschild, 1971) и *Dolichopsyllinae* Baker, 1905 (род *Dolichopsyllus*).

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПАРАЗИТО-ХОЗЯЙННЫХ СВЯЗЕЙ И ЭВОЛЮЦИИ  
БЛОХ СЕМ. LEPTOPSYLLIDAE

Сем. *Leptopsyllidae* насчитывает 208 видов. Представители различных триб семейства значительно отличаются друг от друга по частоте питания и яйцекладки, приуроченности к телу хозяина. Известно, что при одной и той же температуре частота питания и яйцекладки у блох трибы *Paradoxopsyllini* ниже, чем у блох трибы *Leptopsyllini*. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что по степени приуроченности к телу хозяина к «блохам шерсти» в первую очередь должны быть отнесены роды *Amphipsylla*, *Mesopsylla* и затем уже род *Ctenophyllus*. Представители родов *Ophthalmopsylla*, *Brachictenonotus*, *Phaenopsylla* и подрода *Orfrontia* рода *Frontopsylla* являются «блохами гнезда».

Большая часть видов сем. *Leptopsyllidae* относится к трибам *Leptopsyllini* (насчитывает 35 видов), *Amphipsyllini* (35 видов) и *Paradoxopsyllini* (113 видов). Наиболее крупные роды этих триб (*Leptopsylla*, *Peromyscopsylla*, *Pectinotenus*, *Ctenophyllus*, *Frontopsylla*, *Ophthalmopsylla*, *Paradoxopsyllus*) тяготеют в своем распространении к Палеарктике. При этом виды триб *Amphipsyllini* и *Paradoxopsyllini* приурочены в основном к центральной и восточной, а триба *Leptopsyllini* — к западной и центральной частям Палеарктики. В трибе *Paradoxopsyllini* отчетливо выступает связь ее видов с горными ландшафтами. Часть видов трибы приурочена к равнинным степям, полупустыням и пустыням. Среди представителей трибы почти нет обитателей лесных биотопов. Эволюция трибы *Paradoxopsyllini* и *Amphipsyllini* была связана преимущественно с паразитированием на грызунах сем. *Cricetidae*. Виды трибы *Leptopsyllini* представлены широко в лесной зоне Палеарктики иNearктики, так как их хозяевами являются преимущественно грызуны родов *Mus* и *Rattus*. Виды трибы *Leptopsyllini* представлены также в фауне Афротропической области.

Более мелкие по объему роды триб *Leptopsyllini* и *Paradoxopsyllini* распространены главным образом в южных частях Палеарктики или в других фаунистических областях. Например, такие роды трибы *Leptopsyllini*, как *Paractenopsyllus* и *Tsaractenus*, представлены только на Мадагаскаре. Род *Sigmactenus* обнаружен только на о-вах Калимантан, Минданао и Новая Гвинея. В трибе *Paradoxopsyllini* виды рода *Hopkinsipsylla* распространены на севере Африки; виды рода *Odontopsyllus* — в Испании и США, а виды рода *Phaenopsylla* — в Передней Азии.

Паразито-хозяйинные связи и распространение других родов сем. *Leptopsyllidae*, образующих ряд самостоятельных триб, имеют свои особенности. Блохи рода *Dolichopsyllus*, выделенного в данной работе в самостоятельное подсемейство, паразитируют на горных бобрах, представляющих собой эндемичное для Северной Америки монотипичное семейство грызунов *Aplodontidae*. Виды рода *Caenopsylla* распространены в Северной Африке, а также Передней Азии. Блохи этого рода обнаружены на гундиевых — грызунах из сем. *Ctenodactylidae*, являющихся эндемиком Африки, а также хищных. Блохи рода *Cratynius* обнаружены на о-вах Калимантан и Ява на насекомоядных рода *Hylomys*. Этот род известен также из Китая. Блохи трибы *Mesopsyllini* паразитируют на тушканчиковых на территории от Крыма до Западного Китая. Блохи рода *Acropsylla* собраны с грызунов родов *Mus* и *Rattus*. Ареал рода простирается от северо-западного Пакистана до Бангладеш и Индокитая. Наконец, род *Ornithophaga*, включенный нами в подсем. *Paradoxopsyllinae*, известен из трех сильно удаленных мест, расположенных в штате Юта (США), Чехо-Словакии и Сибири. Хозяевами этого рода являются птицы из отрядов дятлообразных, совообразных и воробьиных.

Таким образом, распространение и связи с хозяевами блох данных триб дают столь же пеструю картину, как и их морфологические особенности. Возможность оценить значения этих данных может осуществиться на базе более широкого изучения фауны Китая и тропических областей Юго-Восточной Азии. Скорее всего, сем. *Leptopsyllidae* возникло в этом регионе. При этом большая часть его представителей, паразитировавшая на различных группах древних грызунов, вымерла. О возможно-

сти существования таких форм свидетельствуют особенности рода *Dolichopsyllus*, уникальные черты строения которого хорошо соотносятся с особенностями его хозяев, известных уже в эоцене (Thenius, 1980). Столь же древнее происхождение имеют гундиевые, являющиеся хозяевами рода *Caenopsylla*, и тушканчиковые, на которых паразитируют блохи трибы *Mesopsyllini*. Более поздняя эволюция сем. *Leptopsyllidae* была связана с паразитированием на хомячьих, возникших в начале олигоцена, а в дальнейшем, в миоцене — плейстоцене, и мышинных. При этом в трибах *Leptopsyllini* и *Amphipsyllini* этот процесс шел по пути выработки приспособлений к постоянному обитанию в шерсти хозяина, а *Paradoxopsyllini* — к обитанию в гнезде и периодическим нападением на хозяина. Таким образом, освоение адаптивной зоны, связанной с паразитированием на мышинных и хомячьих на обширной территории Палеарктики, могло происходить двумя филогенетическими ветвями сем. *Leptopsyllidae*, обособившимися друг от друга на ранних этапах эволюции этого таксона.

#### Список литературы

- Гончаров А. И. Об особенностях сочленения крючка эдеагуса с 9 стернитом у самцов некоторых подсемейств сем. *Ceratophyllidae* (Insecta, Suctoria) // Особо опасные инфекции на Кавказе. Баку, 1966. С. 59—61.
- Гончаров А. И. О семействе *Leptopsyllidae* (Insecta, Siphonaptera) // Паразитология. 1971. Т. 5, вып. 4. С. 369—373.
- Гончаров А. И. Подразделение *Leptopsyllidae* Baker, 1905 и *Ceratophyllidae* Dampf, 1908 на подсемейства и трибы (Insecta, Siphonaptera) // Паразитол. сб. 1981. Т. 30. С. 85—96.
- (Иофф И. Г.) Ioff I. Zur Systematik der Flohe aus der Unterfamilie *Ceratophyllinae* // Zeit. Parasit. 1936. Bd 9, Hf. 1. S. 73—124.
- Иофф И. Г. Аphaniptera Киргизии // Эктопаразиты. Вып. 1. М., 1949. С. 1—212.
- Медведев С. Г. Строение головной капсулы блох (*Siphonaptera*). I // Энтомол. обозр. 1988. Т. 67, вып. 3. С. 469—509.
- Медведев С. Г. Строение головной капсулы блох (*Siphonaptera*). II // Энтомол. обозр. 1989. Т. 68, вып. 1. С. 34—47.
- Медведев С. Г. Строение груди блох (*Siphonaptera*). I // Энтомол. обозр. 1990. Т. 69, вып. 4. С. 514—533.
- Медведев С. Г. Строение груди блох (*Siphonaptera*). II // Энтомол. обозр. 1991а. Т. 70, вып. 2. С. 330—344.
- Медведев С. Г. Строение груди блох (*Siphonaptera*). III // Энтомол. обозр. 1991б. Т. 70, вып. 4. С. 774—784.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Л., 1988. 205 с.
- Baker C. F. The classification of the american *Siphonaptera* // Proc. U.S. National Museum. 1905. Vol. 29. P. 121—170.
- Hopkins G. H. E., Traub R. The genus *Cratynius* Jordan (*Siphonaptera*) and its systematic position, with a description of a new species // Trans. R. ent. Soc. Lond. 1955. 107. P. 249—264.
- Hopkins G. H. E., Rothschild M. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (*Siphonaptera*) in the British Museum (Nat. Hist.). 1971. Vol. V. 530 p.
- Jordan K. Suctoria (Fleas) // A handbook for the identification of insects of medical importance. 1948. P. 211—245.
- Jordan K., Rothschild N. C. Katalog der Siphonapteren des Koniglichen Zoologischen Museums in Berlin // Novit. Zool. 1911. Vol. 18. N 1. P. 57—89.
- Kolenati F. A. Die Parasiten der Chiroptern. Bd 8. Brünn, Roher, 1856. 51 p.
- Kolenati F. A. Beiträge zur Kenntniss der Phthiro-Myiariern // Trudy russk. ent. Obsch. 1863. T. 2. S. 11—109.
- Oudemans A. C. Neue Ansichten über die Morphologie des Flöh-Kopfes, sowie über die Ontogenie, Philogenie und Systematik der Flohe // Nov. Zool. 1909. Vol. 16. S. 133—158.
- Rothschild N. C. A synopsis of the British *Siphonaptera* // Entomol. mon. mag. 1915. Vol. 51, N 601. P. 49—112.
- Thenius E. Grundzüge der Faunen- und Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Jena. 1980. 357 s.
- Traub R. *Siphonaptera* from Central America and Mexico. A morphological study of the aedeagus with descriptions of new genera and species // Fieldiana Zool. Mem. 1950. Vol. 1. P. 1—127.
- Traub R. *Johnsonaepsylla audyi*, a new genus and new species of flea from North Borneo, with notes on the subfamily *Leptopsyllinae*. (*Siphonaptera*) // J. Wash. Acad. Sci. 1952. Vol. 42, N 9. P. 288—296.

Wagner J. Über die Einteilung der Gattung *Ceratophyllus* Curtis // *Konowia*. 1927. Bd 6, H. 2. S. 101—113.  
Wagner J. Ordnung: Aphaniptera Kirby et Spence 1818 // *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. Leipzig.  
1939. Vol. 5, Pt 3, Bd 13. S. 1—114.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург;  
Научно-исследовательский  
противочумный институт Кавказа,  
Ставрополь

Поступила 15.04.1992

---

## CLASSIFICATION OF THE FAMILY LEPTOPSYLLIDAE (SIPHONAPTERA)

S.G. Medvedev, D.K. Kotty

*Key words*: fleas, Leptopsyllidae, new classification

### SUMMARY

On the basis of analysis of structural characters, peculiarities of distribution and host-parasite relationships a new classification of the family Leptopsyllidae Rothschild, 1915 has been suggested. The family Leptopsyllidae is divided into three subfamilies as follows: Leptopsyllinae (contains the tribes Acropsyllini tr. nov., Amphipsyllini, Caenopsyllini, Cratyniini, Leptopsyllini, Mesopsyllini), Paradoxopsyllinae (Paradoxopsyllini, Ornithophagini), Dolichopsyllinae (the genus *Dolichosyllus*). The subfamily Leptopsyllinae is characterized by the presence of 2 bristles in the ocular row while Paradoxopsyllinae and Dolichopsyllinae have 3 bristles. When establishing phylogenetic relations between the tribes of the family such characters as structure of the frontal part of the head, frontal tubercle, interantennal wall, antennal fossae, eye, genal comb, mesonotum and mesosternum, framework of aedeagus, apodemal rod of sternum IX, articulation of crochet and sternum IX, spermatheca of females, 2nd thoracic link-plate have been used.

Morphological peculiarities of some tribes are unique not only for the family Leptopsyllidae but also for Siphonaptera as a whole that points to their early isolation that is borne out by the peculiarities of their host-parasite relationships. Thus, *Dolichosyllus* fleas parasitize rodents of Aplodontidae, *Caenopsylla* fleas are parasitic on rodents of Ctenodactylidae, and Mesopsyllini fleas on rodents of Dipodidae known from Eocene. Further evolution of the family Leptopsyllidae was connected with parasitism on rodents of Crecitidae and Muridae.