

УДК 595.775 : 591.431.2

© Н. Ю. Клюге

ГОМОЛОГИЯ РОТОВЫХ ЧАСТЕЙ БЛОХ (APHANIPTERA)

[N. Ju. KLUGE. HOMOLOGY OF THE MOUTHPARTS IN FLEAS (APHANIPTERA)]

Тема данной статьи возникла в связи с работой над вторым томом книги «Современная систематика насекомых», первый том которой уже опубликован (Клюге, 2000). Способ изложения этой книги таков: все характеристики таксонов и описания деталей строения насекомых даются в сравнении. Для того чтобы в соответствии с этим способом изложения сформулировать особенности строения ротового аппарата блох, оказалось необходимым составить ясное представление о гомологии их ротовых частей.

Блохи — Aphaniptera Kirby, 1813 (синоним по объему: Siphonaptera Latreille, 1825) — имеют крайне специализированный колюще-сосущий ротовой аппарат у имаго и грызущий ротовой аппарат у личинок. Ротовые придатки имаго блох настолько видоизменены, что их трудно гомологизировать с частями ротового аппарата других насекомых (рис. 1—8). Наиболее известные работы по ротовому аппарату имаго блох принадлежат Снодграссу (Snodgrass, 1946) и Венку (Wenk, 1953), причем работа Снодграсса основана на сравнительном изучении многих видов блох. Правильность описаний и рисунков, сделанных Снодграссом и Венком, не вызывает сомнений, однако предложенная этими авторами гомологизация ротовых придатков представляется неубедительной.

СТРОЕНИЕ РОТОВОГО АППАРАТА ИМАГО

Если не использовать никакой гомологизации ротовых частей, то ротовой аппарат блох можно описать следующим образом. От нижней стороны головы вентрально отходит несколько придатков (рис. 1): впереди ротового отверстия — длинный «непарный стилет» (рис. 1, *lbr*); сразу позади ротового отверстия отходят два таких же длинных «парных стилета» (рис. 1, *lac*); позади них — «фугляр» (рис. 1, *me*, *p. lb*), в который могут вкладываться все три стилета; по бокам — одна пара «клиновидных придатков» (рис. 1, *p1*); от клиновидных придатков у самого основания спереди отходит одна пара 4-члениковых «щупиков» (рис. 1, *p2—5*). Основания всех этих придатков находятся в округлой впадине на вентральной стороне головы. Со всех сторон эта впадина обрамлена сплошным склеротизованным краниумом: спереди это дуговидный выступающий край клипеуса (рис. 1, *cl*) и щек, а сзади — гипостомальный мост (рис. 1, *hs*) (помимо Aphaniptera, гипостомальный мост характерен для Mecoptera, Diptera, Amphiesmenoptera и Hymenoptera). Между основаниями ротовых придатков во впадине, помимо мембранозной поверхности, имеется 3 подвижно

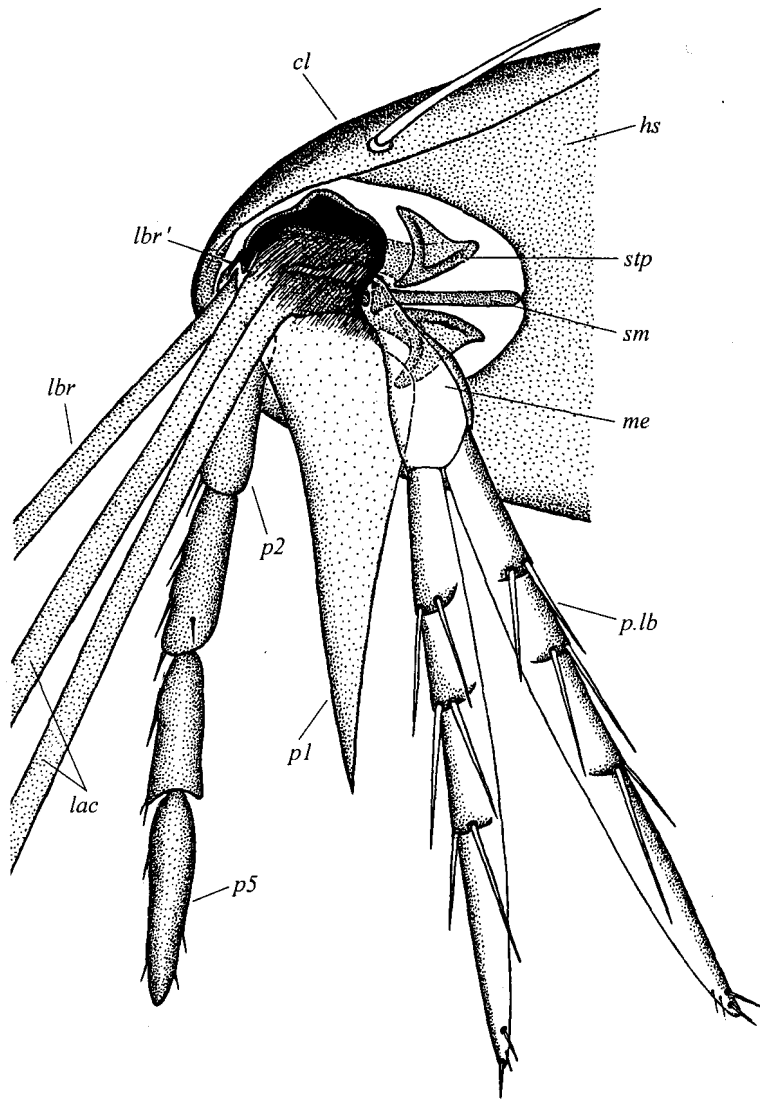


Рис. 1. Ротовые придатки имаго *Xenopsylla cheopis* (Roth.).

Вентральная сторона головы показана снизу и немного сбоку, ротовые придатки неестественно раздвинуты, левый максиллярный щупик вместе с базипальпусом удален. *cl* — клипеус, *hs* — гипостомальный мост, *lac* — лациния максиллы («парный стилет»), *lbr* — верхняя губа («непарный стилет»), *lbr'* — складка впереди верхней губы, *me* — ментум, *p1* — базипальпус («клиновидный придаток»), *p2*—*p5* — телопальпус, *p.lb* — лабиальный щупик, *sm* — субментум («непарный склерит»), *stp* — стипес максиллы («рычаг»).

соединенных склерита — «непарный склерит» (рис. 1, *sm*) и одна пара «рычагов» (рис. 1, *stp*). «Непарный склерит» палочковидный, продольный, своим задним концом он подвижно причленен к переднему краю гипостомального моста и лежит в той же плоскости, что и гипостомальный мост. К переднему концу «непарного склерита» причленено основание «футляра», а по бокам около переднего конца причленены «рычаги». Каждый из «рычагов», будучи в своей расширенной задней части причленен к «непарному склериту», кпереди уходит дорсальнее плоскости гипостомального моста, так что погружен вглубь головы; от переднего конца «рычага» отходит «парный стилет».

Общепризнано, что «футляр» представляет собой нижнюю губу (*labium*), точнее ментум (*mentum*) [или, по терминологии Снодграсса, прементум (*prementum*)], и одну пару лабиальных щупиков (*palpi labiales*), отходящих от ментума дистально вплотную друг к другу. Эта интерпретация не вызывает сомнений. Сходная нижняя губа без глосс и параглосс, с сомкнутыми основаниями щупиков характерна также для *Mecoptera* и *Diptera*.

Самый передний «непарный стилет» считают либо верхней губой (*labium*), либо эпифаринксом (*epipharynx*). По другой версии верхней губой считают маленькую складку (рис. 1, *lbr'*), скрытую между передним краем клипеуса и основанием «непарного склерита» (*Snodgrass, 1946; Wenk, 1953*). Эта маленькая складка не имеет мышц и сочленения, характерного для верхней губы; она выражена только у имаго, но совершенно отсутствует у куколки (рис. 4). Вероятнее всего, складка является вторичным образованием, а не исходной верхней губой. В любом случае целесообразнее называть «непарный стилет» не эпифаринксом, а верхней губой, поскольку эпифаринксом называется часть верхней губы (а именно вырост ее задней стенки).

Гомологизация других частей ротового аппарата вызвала серьезные разногласия. В литературе XIX века «парные стилеты» считали мандибулами (*mandibulae*) (*Heymons, 1899*, и др.). Снодграсс (*Snodgrass, 1946*) показал, что они принадлежат не мандибулам, а максиллам (*maxillae*) и представляют собой максиллярные лацинии (*laciniae*). Действительно, «парный стилет» является продолжением «рычага», а от «рычага» идут мышцы в «клиновидный придаток», который, в свою очередь, несет «щупик». «Клиновидный придаток» с его «щупиком», бесспорно, относится к максилле, поскольку такое сложное строение может иметь только максилла, но не мандибула. В то же время ни у каких насекомых нет мышц, идущих от мандибулы к максилле; следовательно, «рычаг» и связанный с ним «парный стилет» являются частями максиллы.

«Клиновидный придаток» принято считать максиллярным стипесом (*stipes*) (*Heymons, 1899; Snodgrass, 1946; Wenk, 1953*, и др.). Это мнение основано лишь на том, что «клиновидный придаток» является наиболее массивной частью ротового аппарата и несет «щупик». По мнению Снодграсса, «клиновидный придаток» представляет собой стипес, перевернутый таким образом, что щупик и лациния отходят не от его дистальной, а от проксимальной части; «рычаг» вместе с «парным стилетом» считаются лацинией, которая отходит от основания стипеса, идет вглубь головы, а далее, изогнувшись, выходит из нее. В таком случае одну или несколько мышц, идущих от «рычага» в «клиновидный придаток» (рис. 5 и 7, *m4*), считают производными одной стипито-лациниальной мышцы (рис. 6, *m2*), а три (или более) мышц, идущие от разных частей «рычага» и от основания «парного стилета» к разным участкам краниума (рис. 5, *m1, m3*), считают производными единственной кранио-лациниальной мышцы (рис. 6, *m1*).

Такая интерпретация плохо согласуется с представлением о строении максилл насекомых. Исходно у *Hexapoda* стипес максиллы широко прикреплен к голове и образует часть стенки головы, а от его внутренней стенки идут многочисленные мышцы внутрь головы (рис. 6, *m3*), где они крепятся к тенториуму, лигаменту или головной капсуле; в редких случаях (например, у личинок некоторых *Oligoneoptera*) стипес имеет узкое основание и выглядит как торчащий придаток, в этом случае сохраняются мышцы, идущие из него в голову; иногда (например, у *Arthroidignatha*) стипес неподвижно сливается с головной капсулой и мышцы, идущие из

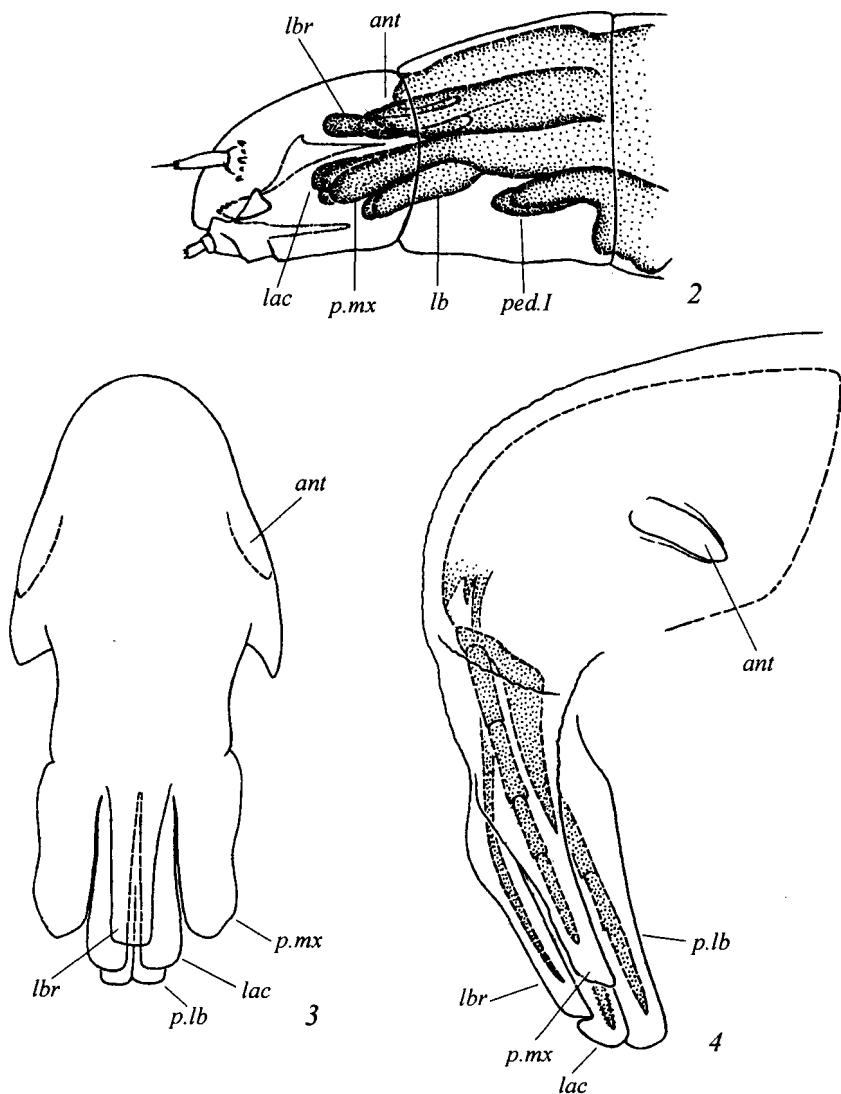


Рис. 2—4. Ротовые придатки куколки *Xenopsylla cheopis* (Roth.).

2 — голова и переднегрудь пронимфы латерально, с развивающимися внутри куколочными придатками (показаны прерывистой линией и пунктированы); 3 — голова куколки спереди; 4 — голова куколки латерально, с развивающимися внутри имагинальными придатками (показаны прерывистой линией и пунктированы).

ant — антенна, *lac* — лацияна максиллы, *lbr* — верхняя губа, *p.lb* — лабиальный щупик, *p.mx* — максиллярный щупик, *ped.I* — передняя нога.

него в голову, утрачиваются. Но трудно себе представить, чтобы стипес приобрел узкое основание и повышенную подвижность (как у «клиновидного придатка» блох) и одновременно с этим лишился бы всех мышц, идущих из него в голову. Однако от «клиновидного придатка» мышцы идут только к «рычагу» и к «щупику».

Гомологизация частей ротового аппарата блох затруднена тем, что все имаго Arhaptēra имеют однообразный ротовой аппарат, а близкие к ним насекомые с сопоставимым ротовым аппаратом неизвестны. Для того чтобы получить более полное представление о разнообразии ротовых частей, следует, помимо ротового аппарата взрослых блох, рассмотреть рото-

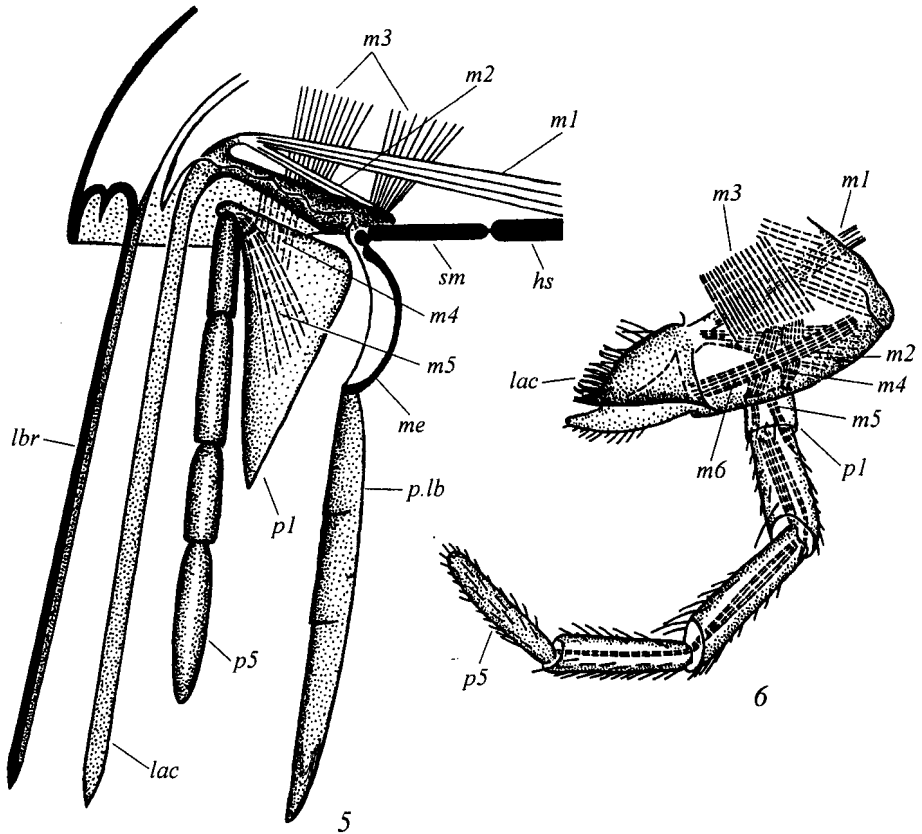


Рис. 5, 6. Мускулатура максилл.

5 — схема строения ротового аппарата имаго блох, медиальный разрез (пропорции сильно искажены, чтобы ротовые части не закрывали друг друга); 6 — максилла *Lepisma saccharina* L. как пример неспециализированной максиллы Нехарода, вид с вентральной стороны (по: Клюге, 2000).

hs — гипостомальный мост, lac — лация максиллы («парный стилет»); lbr — верхняя губа («непарный стилет»), me — ментум, m1—m6 — мышцы (те же, что на рис. 7 и 8), p1 — базипальпус («клиновидный придаток»), p5 — последний членик телопальпуса, p.lb — лабиальный щупик, sm — субментум («непарный склерит»).

вой аппарат куколок. В свое время гомологизацию ротового аппарата блох, основанную на строении куколок, предлагал Хаймонс (Heumons, 1899). Изображение кукольного ротового аппарата блохи в его работе неаккуратное, в частности на «Fig. 2» латеральные придатки названы «Mandibel», а медиальные — «Maxille», тогда как на «Fig. 3» — наоборот.

Мной было исследовано развитие ротового аппарата на одном виде блох — *Xenopsylla cheopis* (Rothschild, 1903) (= *Psylla cheopis* Roth.), на разных стадиях развития. Живые личинки этого вида были любезно предоставлены сотрудником Зоологического института РАН В. С. Ващенко. Пронимфы и куколки были зафиксированы спиртом на разных стадиях развития и изучались на тотальных препаратах в канадском балъзаме.

У куколки блохи ротовые придатки и ноги несклеенные, но и не способны двигаться, без развитых сочленений; такой тип куколок называется *rupa aedectica exarata* по классификации куколок, предложенной Хинтоном (Hinton, 1946). Ротовые придатки куколки направлены вентрально, как у имаго (рис. 3, 4); в процессе развития этих придатков у

пронимфы, внутри личиночной кутикулы, они направлены вперед, подобно ротовым частям личинки (рис. 2). Всего в ротовом аппарате куколки имеется 7 (1 непарный и 3 пары) длинных цилиндрических неподвижных отростков, плотно сомкнутых между собой от самых оснований. Поскольку ротовые придатки имаго развиваются непосредственно из куколочных, гомологизация куколочных и имагинальных частей не вызывает затруднений (рис. 4). Из переднего отростка куколки (рис. 3, 4, *lbr*) развивается «непарный стилет», т. е. верхняя губа (см. выше); из одной пары отростков позади него (рис. 3, 4, *lac*) — «парные стилеты», т. е. максиллярные лацинии; из одной пары отростков по бокам (рис. 3, 4, *p. mx*) — «щупики» и «клиновидные придатки»; из одной самой задней пары отростков (рис. 3, 4, *p. lb*), сидящих на непарном основании, — «футляр», т. е. ментум нижней губы с одной парой лабиальных щупиков.

Здесь важно отметить, что «щупики» и «клиновидные придатки», которые у взрослой блохи разделены почти от самого основания и кажутся разными придатками, у куколки представляют собой один отросток без всяких следов его будущего разделения на «щупик» и «клиновидный придаток». У прочих насекомых максиллы куколок сходны с максиллами имаго и отличаются лишь более плавными очертаниями и отсутствием сочленений; в тех случаях, когда у имаго имеются стипес и щупик, они хорошо различимы у куколки. В то же время членики щупика, выраженные у имаго, могут быть полностью слиты у куколки. Отсюда следует вывод, что «клиновидный придаток» и 4-члениковый «щупик» вместе составляют истинный максиллярный щупик (*palpus maxillaris*). Таким образом, «клиновидный придаток» представляет собой не стипес максиллы, как думали прежде, а сильно увеличенный и необычный по форме первый членик максиллярного щупика. Максиллярный щупик блох является не 4-члениковым, а 5-члениковым, как у *Mecoptera* и многих других насекомых; по всей видимости, 5-члениковый щупик является исходным для *Nexaroda* (Клюге, 2000).

Во избежание путаницы первый членик максиллярного щупика блох (т. е. «клиновидный придаток», ранее считавшийся «стипесом») можно называть **базипальпус**, а 2—5-й членики максиллярного щупика (ранее считавшиеся целым «щупиком») можно называть **телопальпус**. Предлагаемые здесь термины «базипальпус» и «телопальпус» не имеют общентомологического значения, а относятся только к имаго блох, у которых первый членик максиллярного щупика модифицирован уникальным образом.

Соответственно «рычаг» является не проксимальной частью лацинии, а склеритом, принадлежащим стипесу. В отличие от *Mecoptera* (рис. 8) и большинства других насекомых у блох стипес не выступающий, а, наоборот, вогнут в глубь головы и в значительной части мембранозный, а идущий вдоль него прочный склерит («рычаг») глубоко погружен в голову (рис. 7, *stp*).

Такая интерпретация ротовых частей (см. таблицу) вполне согласуется с расположением мышц (рис. 5—8). Становится понятным, почему «клиновидный придаток», несмотря на свою подвижность и массивность, не имеет мышц, идущих в голову: первый членик щупика никогда таких мышц не имеет. От него идут мышцы только к стипесу (рис. 5—8, *m4*) и ко второму членику щупика (рис. 5—8, *m5*). Из разнообразных мышц, ранее считавшихся производными одной кранио-лациниальной мышцы, только одна является действительно кранио-лациниальной (рис. 5, *m1*), тогда как другие представляют собой производные тенторио-стипитальных мышц (рис. 5, *m3*). У блох производные тенторио-стипитальных мышц начинаются не от тенториума, а от краниума, точнее — от клипеуса (рис. 7, *m3*); то же у некоторых *Mecoptera* (рис. 8, *m3*) (Hepburn, 1969). Таким

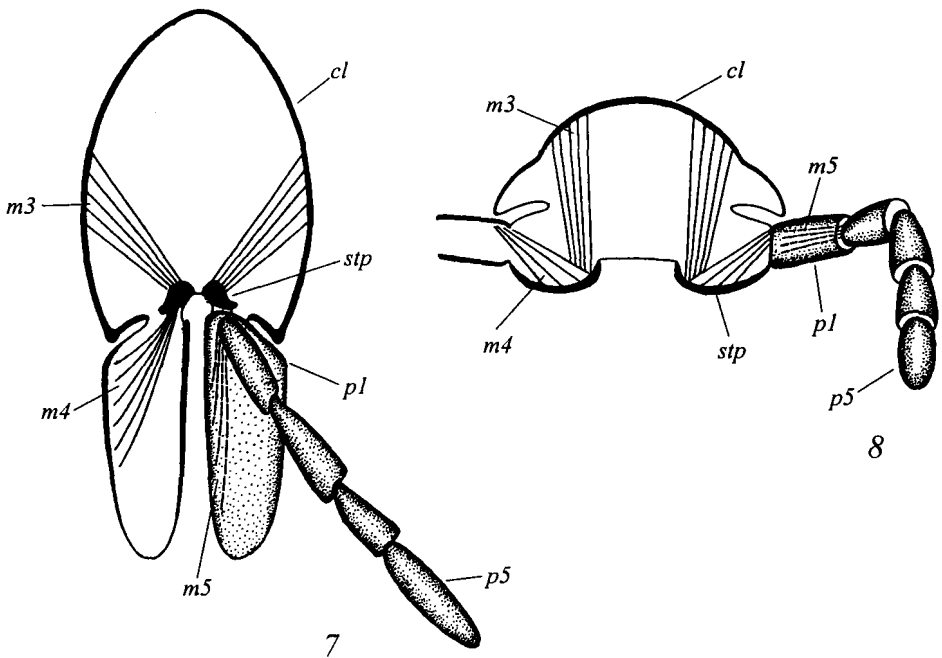


Рис. 7, 8. Схема расположения максиллярных стипесов и максиллярных щупиков с их мышцами на поперечном срезе головы.

7 — блоха *Xenopsylla cheopis* (Roth.), 8 — скорпионца *Panorpa communis* L.

cl — клипеус; *m3*—*m5* — мышцы (те же, что на рис. 5 и 6); *p1* и *p5* — 1-й и 5-й членики максиллярного щупика; *stp* — стипес максиллы.

образом, в максилле блох имеются все мышцы исходной максиллы Нехарода, за исключением стипито-галеальной мышцы (рис. 6, *m6*), которая утратилась в связи с утратой галеи.

«Непарный склерит», к вершине которого причленен ментум нижней губы, принято считать субментумом (Snodgrass, 1946; Wenk, 1953). Ничто не противоречит такой гомологизации: в исходном ротовом аппарате насекомых все части максилл являются парными, поэтому непарный склерит логичнее всего считать частью нижней губы. Однако для Mesoptera, которые предположительно родственны блохам (см. далее), характерно наличие единого лабио-максиллярного комплекса, а для Coleus/fgl (см.

Гомология ротовых частей блох

Деталь строения	Гомологизации, предложенные разными авторами		
	Heymons, 1899	Snodgrass, 1946	у автора
«Непарный стилет»	labrum	epipharynx	labrum
«Парный стилет»	mandibula	lacinia	lacinia
«Рычаг»	—	lacinia	stipes
«Клиновидный придаток»	stipes	stipes	<i>p. mx</i> : 1
«Щупик»	<i>p. mx</i> : 1—4	<i>p. mx</i> : 1—4	<i>p. mx</i> : 2—5
«Футляр»	labium, <i>p.1b</i>	labium, <i>p.1b</i>	labium, <i>p.1b</i>
«Непарный склерит»	—	submentum	submentum (?)

Примечание. *p. mx* : 1 — первый членик максиллярного щупика; *p. mx* : 1—4 — с первого по четвертый членики максиллярного щупика; *p. mx* : 2—5 — со второго по пятый членики максиллярного щупика; *p.1b* — лабиальный щупик.

ниже) — слияние стипесов максилл в непарный зигостипес таким образом, что нижняя губа отходит от дистального конца зигостипеса. Поэтому не исключено, что «непарный склерит» является результатом срастания каких-то частей нижней губы и максилл. Следует учесть, что среди рассмотренных выше ротовых частей нет максиллярных кардо.

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ APHANIPTERA

С разными интерпретациями частей ротового аппарата имаго блох связаны различные гипотезы о филогенетических связях Aphaniptera. В прошлом было широко признано мнение о родстве блох с двукрылыми; таксон, объединяющий Aphaniptera и Diptera, получил название Dipteroidea Escherich, 1914 (синоним по объему: Haustelloidea Boudreaux, 1979). Первоначально мнение о голофилии Dipteroidea было связано с представлением о том, что «парные стилеты» блох соответствуют мандибулам; в таком случае получается, что у блох, как и у комаров, в образовании хоботка принимают участие верхняя губа и мандибулы.

Другая интерпретация, согласно которой «парные стилеты» вместе с «рычагами» являются лациниями, а «клиновидные придатки» — стипесами, породила представление о глубоком сходстве ротового аппарата Aphaniptera и Acercaria Börner, 1904. Считалось, что у блох максиллярная лациния втягивается в голову, а стипес остается снаружи, так же как у сеноедов, пухоедов, трипсов и хоботных (Matsuda, 1965). На основании сходства ротового аппарата в XVIII веке хоботных, трипсов и блох объединяли в таксон *Ryngota Fabricius, 1775*. Если же исходить из того, что «рычаги» являются стипесами, а «клиновидные придатки» — базипальпами, то сходство между ротовыми аппаратами Aphaniptera и Acercaria выглядит весьма отдаленным, а механизм движения максиллярной лацинии, свойственный Acercaria, представляется по-настоящему уникальной аутапоморфией этого таксона.

По-видимому, Aphaniptera имеют наиболее тесное родство с Mecoptera и, в частности, с *Boreus/fg1* (объемные названия: *Raphioptera MacLeay, 1821* и *Neomecoptera Crampton, 1930*).¹ Возможно, синапоморфиями Aphaniptera и Mecoptera являются наличие парного сочленения пронотума с мезэпистернами (Schlen, 1980) и наличие аканта в провентрикулюсе (Richards, Richards, 1969). Кроме того, некоторые авторы считают синапоморфией Mecoptera и Aphaniptera также характер сочленения тазика с плейритом, однако в действительности он здесь такой же, как и у многих других насекомых. Синапоморфиями Aphaniptera и *Boreus/fg1*, возможно, являются смещение дыхалец первого сегмента брюшка на эпимероны заднегруди и усложненное сочленение между основанием крыла и плейральным столбиком (которое у блох, утративших крылья, сохраняется на заднегруди) (Schlen, 1980).

В этом отношении интересно развитие куколочных ног. У изученного мной вида блох при развитии куколочных конечностей у пронимфы ноги вначале дифференцированы: зачатки передних ног направлены вершинами вперед (рис. 2, *ped. I*), а зачатки средних и задних ног сильно смяты и обращены вершинами латерально. Эта поза зачатков куколочных ног никак не связана с позой ног у куколки. У куколок блох, как и у куколок всех прочих Oligoneoptera, все ноги занимают одинаковое положение, направлены коленями дорсально-вперед и вершинами вентрально-назад. Возможно, поза зачатков куколочных ног повторяет исходное положение личиночных ног предков блох (тогда как у современных блох личиночные

¹ Об иерархических и объемных названиях — см. Клюге, 1999, 2000.

ноги полностью утрачены). Подобная дифференциация личиночных ног, когда передние ноги направлены вперед, а средние и задние — направлены латерально, свойственна *Voreus/fg1*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Федеральной программы поддержки ведущих научных школ 00-15-97934 и Федеральной программы «Университеты России» УР 07.01.056.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Клюге Н. Ю. Система альтернативных номенклатур надвидовых таксонов // Энтомол. обзор. 1999. Т. 78. Вып. 1. С. 224—243.
- Клюге Н. Ю. Современная систематика насекомых. Принципы систематики живых организмов и общая система насекомых с классификацией первичнообескрылых и древнекрылых // СПб.: Лань, 2000. 336 с.
- Herburn Y. R. The skeleto-muscular system of Mecoptera: the head // Univ. Kansas Sci. Bull. 1969. Vol. 48, N 17. P. 721—765.
- Heymons R. Die systematische Stellung der Puliciden // Zool. Anz. 1899. Vol. 22, N 588. S. 223—240.
- Hinton H. E. A new classification of insect pupae // Proc. Zool. Soc. London. 1946. Vol. 116, N 2. P. 282—328.
- Matsuda R. Morphology and evolution of insect head // Mem. Amer. Entomol. Inst. 1965. Vol. 4. P. 1—334.
- Richards P. A., Richards A. G. Acanthae: a new type of cuticular process in the proventriculus of Mecoptera and Siphonaptera // Zool. Jahrb. Anat. Ontog. 1969. Vol. 86. P. 158—176.
- Schlen Y. Morphological similarities between the skeletal structure of Siphonaptera and Mecoptera // Fleas (Proc. Int. Conf. on fleas. Ed. R. Traub & H. Starcke). 1980. P. 359—367.
- Snodgrass R. E. The skeletal anatomy of fleas (Siphonaptera) // Smits. Misc. Coll. 1946. Vol. 104, N 18. P. 1—89. Pl. 1—21.
- Wenk P. Der Kopf von *Ctenocephalus canis* (Curt.) (Aphaniptera) // Zool. Jahrb. Anat. Ontog. 1953. Vol. 73, N 1. P. 103—164.

Санкт-Петербургский государственный университет

Поступила 20 V 2000

SUMMARY

Based on the comparison of the adult and larval mouthparts of the flea *Xenopsylla cheopis*, the homologies of some structures have been reconsidered. The large appendage which was formerly regarded as a maxillary stipes, is actually a modified 1st segment of the 5-segmented maxillary palpus. The lever formerly believed to be proximal part of the lacinia, belongs in fact to the maxillary stipes, the latter conclusion being supported by the arrangement of maxillary muscles. Probable synapomorphies of the Aphaniptera and Mecoptera are discussed.