

595
П-804 Академия Наук Казахской ССР

Объединенный Ученый Совет Институтов
зоологии и экспериментальной биологии

На правах рукописи

В.Н.ПРОКОПЬЕВ

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ БЛОХ

(03-098 - в'итомология)

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Алма-Ата 1970

Работа выполнена в лаборатории паразитологии Средне-азиатского научно-исследовательского противочумного института (директор - доктор медицинских наук, профессор М.А. Айкимбаев).

Диссертация изложена на 231 стр. машинописи, состоит из введения и 10 глав, содержит 39 рисунков и микрофотографий, из которых 3 микрофотографии и 12 рисунков оригинальные. Список литературы включает 185 работ отечественных и 82 иностранных авторов.

Научный руководитель - доктор биологических наук, профессор В.А. Бибикова.

Официальные оппоненты:

1. Доктор биологических наук, профессор В.В. Шавченко
2. Доктор биологических наук П.А. Лер

Ведущее предприятие - Институт Биологии АН Кирг.ССР

Автореферат разослан

Защита диссертации состоится 4 марта 1974

на заседании Объединенного ученого совета Институтов зоологии и экспериментальной биологии АН Казахской ССР.

Отзывы направлять по адресу: г.Алма-Ата - 72, проспект Абая, 38, Институт экспериментальной биологии АН Казахской ССР, ученому секретарю Совета доктору биологических наук А.М. Мурзамадиеву.

Особый среди насекомых отряд блох, в котором взрослые особи являются облигатными кровососами, долгие годы привлекает к себе внимание исследователей серьезной ролью в эпидемиологии и эпизоотологии чумы.

Современная систематика отряда блох строится прежде всего на прочной основе достижений морфологии, которая позволила удовлетворительно классифицировать более 1800 видов блох (Holland, 1964) мировой фауны. Внешние морфологические признаки, используемые при определении видов и подвидов блох, в последнее время дополняются результатами детального изучения их анатомии и физиологии. Это позволяет не только более уверенно и надежно строить систематику блох, изучать их экологические особенности, но и выяснять нерешенные вопросы филогении и эволюции этого отряда.

Вероятно, велика роль морфофизиологических особенностей отдельных родов и видов блох в становлении их переносчиками различных болезней. Как известно, пищеварительный тракт блохи — это единственная система органов, в которой обитают микробы чумы. Относение его оригинального отдела — преджелудка, где, в основном, возникают условия, определяющие заражающую способность укуса переносчика, имеет прямое отношение к объяснению отличий этой способности у отдельных видов. Такая проблема поставлена в работах В.А. Бибиковой, в которых рассматриваются биологические взаимоотношения и взаимные приспособления возбудителя и переносчика.

Исследование физиологических возрастов и физиологического состояния, характеризующих половозрастную структуру и активность популяции паразитов, привело к выявлению критериев для их определения, основанных на морфофункциональных изменениях в жировом теле, в половой и пищеварительной системах. Однако

выполненные работы по морфологии, анатомии, физиологии охватывают пока ограниченный круг вопросов прежде всего по общему устройству их (Landois, 1867; Lass, 1905; Martini, Burgarth, 1923; Wagner, 1939; Snodgrass, 1946; Иоффе, Скалон, 1954; Росицкий, 1957; Waworburger, 1961 и др.), строению модифицированных сегментов полового аппарата (Oudemans, 1909; Fox, 1909; Wagner, 1932; Traub, 1950; Ревв, 1955; Гончаров, 1963-1969 гг. и др.), пищеварительной (Raasch, 1936; Федорова, 1965; Ващенко, 1966, 1967; Бибилова, 1968; Ващенко и Солина, 1969) и половой системы самки (Прокопьев, 1958; Куницкая, 1960; Дарокая и др., 1962; Ващенко, 1966). Большинство подобных исследований проведено на крысиных паразитах *Xenopsylla cheopis*, являющихся своеобразной моделью в изучении блох.

Наша задача расширить круг этих вопросов, показать приспособительные признаки морфологии блох в сравнительном плане и вместе с тем рассмотреть их функциональное и экологическое значение. Высокий уровень адаптивной реакции к беспрерывно изменяющимся условиям среды двойного биотопа и обусловленная ими морфологическая изменчивость, характерная вообще для паразитических организмов, являются неиссякаемым источником эволюции блох. Как говорил в свое время В.М.Шимкевич, "ничто не доказывает нам с такой убедительностью изменчивость форм и их способность приспособляться к условиям, как изучение форм паразитических".

Наша работа посвящена описанию строения и функции почти всех органов блох и основных частей их наружного скелета. Она охватывает и дополнит такие уже описанные системы органов блох, как пищеварительная, половая и другие, так и совершенно незатронутые исследованием целые системы их смазочных желез,

сенсорного вооружения, органов равновесия и координации движения, содержит некоторые новые критерии оценки физиологического состояния и другое.

Материал и методика

Материалы для данной работы собраны нами в течение ряда лет в период полевых работ в Забайкалье и Монголии. Исследовано около 10 тысяч блох 50 видов, принадлежащих 23 родам. При обсуждении материалов в сравнительном плане в тексте диссертации использованы 238 названий семейств, родов и видов блох мировой фауны, сведения по которым взяты нами из отечественных и зарубежных литературных источников. Во всех случаях использования материалов других авторов мы приводим в диссертации ссылки на соответствующие публикации. Просмотрено также большое количество макропрепаратов блох из коллекции музея эктопаразитов Среднеазиатского противочумного института. Сделано около 100 анатомических препаратов блох из инсектария паразитологической лаборатории, преимущественно по видам, не встречавшимся нам ранее. Некоторые морфологические наблюдения были проконтролированы по гистологическим препаратам блох, любезно предоставленным в наше распоряжение Н.Т. Куницкой.

Для вскрытия использовались в основном блохи, собранные в естественных биотопах. Основными инструментами были обычные световые микроскопы, препаровальные иглы и тонкий глазной пинцет. Рисовки делались при помощи рисовального аппарата РА-4.

I. МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ ОЧЕРК ВНЕШНЕГО СТРОЕНИЯ БЛОХ

Тело блохи сплющено с боков и делится на голову, грудь и брюшко.

Г о л о в а блохи (глава I) гипогнатического типа. Форма ее в основном связана с механизмами выхода из кокона (лобный зубчик, выступ или угол), и закреплена в шерсти хозяина (ктенидии, зубцы), а также половым диморфизмом (томошая ямка).

Сбоку головного сочленения, независимо от пола, сидят трихонидные сенсиллы, иногда дополнительно имеется обонятельная ямка. У большинства цератифиллоидных блох с каждой стороны сидят по две трихонидные сенсиллы, у пуликонидных - одна.

Разнообразные ктенидии, имеющиеся на голове у блох, большей частью связаны с паразитированием на животных с тонкой шелковистой шерстью или с преимущественно малыми размерами хозяев. Функцию удерживания блохи в шерстном покрове хозяина играют не только ктенидии, но и ряды относительно быстро изнашивающихся щетинок на голове, особенно по лобному краю. По степени их износа определяют календарный возраст у отдельных особей родов *Leptopylla* (Косминский, 1959, 1960, 1961), *Stenophyllus* (Иофф, 1949), у которых эти щетинки хорошо развиты.

Л о б н ы й : з у б ч и к. Функции лобного зубчика, выступа (бугорка) или угла до последнего времени оставались неизученными^х). Прямые наблюдения за коконами, прикрепленными к стеклу и поэтому имеющими прозрачную боковую стенку, нам удалось установить, что эти острые склеротизованные образования служат блохе для вскрытия кокона при выходе имаго. Зубчиком как маленьким ножом блоха разрывает отдельные нити кокона, двигая головой сверху вниз. Через образовавшееся отверстие блоха выползает из кокона, упираясь в его стенки задними ногами. Блохи, имеющие конусовидный выступ или лобный угол, продавливают им отверстие на одном из полюсов кокона и, раздвигая края, уси-

лиши являлись как выбираются наружу.

^х) После того как было закончено оформление диссертации, мне удалось ознакомиться с интересной работой Хэмфриза (Humphrie 1967) в которой приводятся наблюдения за четырьмя видами блох по вскрытию ими кокона с помощью лобного зубчика.

Развитие лобного зубчика проходило конвергентно, по-видимому, почти во всех семействах пушикощных и цератофиллоидных блох. В различных группах можно проследить все этапы появления лобного или предротового угла, выступа, зубчика и его дегенерации. Этот процесс развивался с разной интенсивностью даже среди представителей одного рода, паразитирующих ^{на} систематически и экологически разных хозяевах. Угладкий лоб в основном характерен для пушицид - одной из древних групп блох, сохранивших большое число примитивных черт. Пушициды осуществляют вскрытие кокона головой в результате упора сильными задними ногами, свободно обходясь без специализированных приспособлений.

Появление лобного выступа или еще более специализированного приспособления - лобного зубчика является, по нашему мнению, прогрессивным направлением эволюции, которое привело к возможности сдвигания более плотного и прочного кокона с лучшими защитными свойствами. Это в свою очередь расширило приспособительные возможности блох, которые наряду с другими причинами обеспечили большую эвритопность и поливойность цератофиллоид.

Глава и редие. Наши материалы в основном касаются внешней морфологии глаз и конвергентных признаков их у различных экологических групп блох. Проведены некоторые наблюдения за характером зрения этих насекомых.

Фасеточных глаз у блох нет, они имеют простые боковые глазки различной степени развития, с пигментом и без пигмента. Большинство видов свойственны маленькие рудиментарные глаза. Зрение простыми глазками, как известно, несовершенно. Строение таких глаз (сетчатка лежит непосредственно под хрусталиком) не позволяет различать очертания предметов, хотя света в них проникает больше, чем в омматидий сложного глаза.

Глаза специфических видов блох, паразитирующих на животных с ночным или подземным образом жизни, бывают двух типов: 1) полурудиментарные или рудиментарные и 2) большие, с разной степенью пигментации или без пигмента,

В простом глазу чувствительность к свету и острота зрения возрастают с увеличением размера глаза пропорционально площади зрачка, или квадрату его диаметра (Проссер и Браун, 1967). Поэтому лучшим зрением обладают блохи, имеющие крупные темнопигментированные глаза и с темными покровами тела. Зрительные свойства глаз, как и у других насекомых, зависят, по-видимому, от наличия в них пигмента.

Хорошее развитие глаз у птичьих блох, способность их видеть движение объекта мы ставим в связь с дневным образом жизни хозяев (ночные птицы, насколько нам известно, не имеют специфических блох).

Прямые и косвенные наблюдения свидетельствуют о способности блох реагировать на чередование света и темноты соответствующим изменением цикла трофической и локомоторной активности, яйцекладки.

У с и к и. Известно, что у многих летающих насекомых усики наряду с другими функциями являются аэмотактильными органами для координации полета. У блох же, в связи с редукцией крыльев, последняя функция усиков утрачена вместе с утратой специализированного к этому сенсорного вооружения. Кроме того, переход блох к паразитизму на теплокровных привел, как у вшей и пухляков, к общей редукции усиков, т.е. укорочению и значительной утрате сенсилл, что наиболее ярко выражено среди блох пуликоидного комплекса. У самцов блох усики приспособлены к поддержанию самки во время спаривания. С этим связано

относительное их удлинение у цератофиллоидных представителей в основном за счет булавы и их дифференциации, присущей активному полу. Дифференциация заключается в развитии отдельных члеников усика, в расчленении булавы, иного характера и расположении специализированных прикрепительных органов (грибовидных щетинок) и в усилении сенсорного вооружения. У самок, наоборот, идет дальнейшее усиление редуцции усика с ослаблением обонятельной функции и почти полным исчезновением сенсорного вооружения из базиконических сенсилл (плакоидные сохраняются у цератофиллид).

В связи со специализацией усика блох как органа, способствующего спариванию, их обонятельная и контактно-хеморецептивная функция перешла к максиллярным пальцам и ногам, на которых имеются целые комплексы базиконических и плакоидных сенсилл контактного и дистантного действия. На усиках же сохранилось то небольшое их число, которое возможно обеспечивает поиск и контакт усиков самца с самкой при осуществлении спаривания.

Ротовые органы блохи колкше-сосущего типа и состоят из пяти частей, строение которых рассмотрено в диссертации. Suter (1964) упоминает о наличии на члениках щупиков *Echidnophaga gallinacea* обонятельных и обонятельных волосков. По нашим наблюдениям у блох здесь расположены многочисленные сенсорные органы нескольких типов. На всех члениках, кроме четвертого, сенсиллы располагаются вдоль дистальной кромки, причем большая их часть сидит сбоку членика, а меньшая — спереди. На четвертом членике сенсиллы расположены в один ряд вдоль дистальной половины членика с наружной стороны, заходя на две сенсиллы на другую сторону. Вооружение максиллярных пальцев сенсиллами связано с экологическими особенностями

отями (включая и специфичность к хозяину), систематическим положением и половым диморфизмом блох, положительно коррелируя с общей длиной пальца, особенно последнего членика.

В проколе участвуют только колющие органы, а губные пальцы, закрепившись к коже с помощью серповидных и фигурных цеттинок, в первое время служат для эпифаринкса и лациний направляющими ползьями. По мере погружения колющих органов в толщу кожи губные щупики постепенно сгибаются вперед и у большинства видов преломляются по границе между третьим и четвертым члениками, считая от конца щупиков.

Стационарные блохи с мощными лациниями в проколе кожи обходятся без помощи губных щупиков, которые в результате этого претерпевают редукцию. Надежная и длительная фиксация в коже у стационарных паразитов *Verminisylla* осуществляется за счет удлинения колющих органов при малой их толщине. Погружение длинных и тонких лациний и эпифаринкса в кожу уже не представляется возможным без помощи губных щупиков, имеющих в данном случае одинаковую с ними длину и дополнительную членистость, способствующую их сгибанию одновременно с погружением колющих органов. Механизм погружения последних, по-видимому, сходен с таковым же процессом погружения колющих, по-видимому, сходен с таким же процессом у других кровососущих членистоногих, т.е. они проталкиваются в кожу попеременным погружением левой и правой лациний.

Г р у д ь (глава 2). Кроме описания строения груди в диссертации рассматривается неизвестная для блох система органов равновесия и координации движений, которая впервые для насекомых обнаружена у муравьев и

других перепончатокрылых (Markl, 1962). Найденная им система состоит из, так называемых, "полей щетинок", расположенных в подвижных сочленениях частей тела. Трихоидные сенсиллы, сидящие на полях щетинок, воспринимают изменения положения частей тела относительно друг друга, как при движении насекомого, так и под действием силы тяжести, являясь универсальным органом равновесия и координации всех форм движения.

Органы координации движений, были найдены нами у блох в 1963 году при изучении сенсорного вооружения на различных частях их тела. Характер полей щетинок, число на них щетинок, приуроченность их к различным участкам тела блохи во многих отношениях не соответствуют такому у других насекомых и имеют различия в отдельных эколого-систематических группах. Расположены они в сочленениях головы и переднегруди, переднегруди и среднегруди, среднегруди и заднегруди, во всех грудно-коксоальных, коксоально-вертлужных, вертлужно-фemorальных, фemorально-тибиальных сочленениях всех ног и между члениками лапок. Рабочее состояние полей щетинок поддерживается характерными боковыми качаниями тела блохи до и после прыжка.

Система амортизации движения.
Блоха, чтобы произвести мощный прыжок, по привычным представлениям далеко не соответствующий ее размерам и весу, должна иметь, кроме сильной мускулатуры, систему рычагов и кузовов для заведения мышц и мгновенной реализации прыжка, а также не менее развитую систему амортизации движений при его осуществлении. Поиски такой системы показали, что вся локомоторная система блох имеет совершенно не изученную систему амортизации, состоящую из связок, мышц, склеротизированных пластинок, тяжей и т.д. Одним из глубоко специализированных амортизаторов

являются спиральные склеротизованные пружины на ногах у блох. Расположены они на передневерхней кромке всех пар ног в том месте, где склеротизованный покров бедра истончается и образует светлое пятно под защитой пары сильных щетинок. Концы каждой пружинки, состоящей всего из трех-четырех спиральных витков, орастаются с верхними и нижними кройками истонченного гибкого участка покровов, сжимаясь при выпрямлении бедра и разжимаясь при его подгибании. По своему происхождению пружинка является обособившимся и специализированным участком склеротизованной кутикулы передневерхней кромки бедер и служит амортизатором при движениях блохи, при прыжках и приземлении.

Б р ю ш к р (глава 3). Здесь мы остановимся на пигидии — специализированном образовании, несущем анемотактильную функцию. Подобный орган у блох является новым приобретением, не имеющим гомолога среди других насекомых. Чувствительность его, по нашим наблюдениям, зависит от трофической активности блохи.

Мы полагаем, что пигидий произошел от парных образований из состава 8 тергита путем слияния и специализации как анемотактильного органа. Это видно по очертаниям пигидиев равных видов блох с довольно четко прослеживаемой последовательностью слияния отдельных вначале образований в единый орган, и вторичным раздвоением (наряду с восьмой брюшной стигмой) у стационарных и полустационарных паразитов. Шов первичного слияния в виде сагитально направленного гребешка выражен на пигидии пулицид. Трихоботрии по своему происхождению являются, по-видимому, специализированными щетинками боковых сторон тергита, образовавшегося пигидий. Трихоботрии различной длины и толщины улавливают движение воздуха разной силы. Количество их зависит от вида блохи и колеблется от 8 до 50.

Как показали наши материалы, деление блох на две основные экологические группы "блех паразитов" и "блех гнззда", а также на стационарных и полустационарных паразитов (в противоположность подотерягающим кровососам) подтверждается и морфологическими особенностями у них глаз, пигментов. Разные виды блох неодинаково реагируют на движение воздуха и могут руководствоваться при отыскивании хозяина доминированием различных органов чувств.

II. MORFOFУНКЦИОНАЛЬНЫЙ ОЧЕРИС ВНУТРЕННЕГО СТРОЕНИЯ БЛОХ

Пиде-варительная система (глава 4).

Из материалов данной главы остановимся здесь на строении и функции слюнных желез, в связи с их недостаточной изученностью. У блох слюнные железы состоят из одного отдела с секреторными клетками одинакового строения и функционального назначения. По своему строению они близки к таковым москитов и бывают или шаровидной, или яйцевидной формы, довольно изменчивой в зависимости от питания.

Слюнные железы блох подвержены циклическим изменениям в зависимости от возраста, питания, от сезонных изменений физиологического состояния и гормонального цикла. У свежевывлотившихся блох в просвете слюнных желез нет секрета, а цитоплазма железистых клеток однородна. В результате образования олки ранее гомогенная цитоплазма вакуолизируется в апикальной половине клетки. У голодных блох, готовых к кровососанию, олина из клеточных вакуолей изливается в просвет железы. Клетки при этом спадаются, образуя ободок по периферии железы; чем больше выделяется слюны, тем уже становится ободок из опорожнившихся клеток, что наблюдается обычно при длительном голодании. В про-

цессе кровососания слюна расходуется, освобождая просвет железы, и последние несколько сужаются. По мере пищеварения и ассимиляции питательных веществ клетки слюнных желез набухают, частично заполняя просвет железы. К концу пищеварения клетки вновь вакуолизируются и с этого времени блоха готова к повторному кровососанию. Такова общая картина функционального цикла слюнных желез у блох с временным типом паразитирования.

Далее в 4 и 5 главах описаны строение преджелудка, средней и задней кишки, мальпигиовых сосудов, ректальных сосочков, а также механизм пищеварения, выделения, водного обмена и т.д.

В главе 6 рассматриваются морфофункциональные особенности органов дыхания - трахейных стволов, стигм, трахейных расширений, снабжение трахеями органов и тканей, а также процесс дыхания и работа стигм. В кровеносной системе (глава 7) основное внимание уделено строению и работе сердечной трубки.

Ж и р о в о е т е л о (глава 8). Эта глава посвящена морфологии и топографии жирового тела, строению жировой клетки - трифоцита и ее функциональным изменениям в течение жизни имаго.

Объем жирового тела в организме взрослой блохи вероятно связан с размером и числом жировых клеток, а размер и загроможденность клетки отражает главным образом содержание жировых вакуолей. В период физиологической активности исходное жировое тело включается в метаболические процессы организма расходует себя на развитие яиц. По мере накопления питательных веществ трифоциты становятся крупнее, усиливается их тургор под давлением жировых вакуолей, все увеличивающихся в числе и размерах. Относительное количество цитоплазмы при этом уменьшается, постепенно замещаясь запасами жира; границы клеток, ранее обво-

наченные протоплазменным ободком, а также клеточное ядро становятся не заметными.

Вид жирового тела под микроскопом зависит от загруженности клеток энергетическим запасом: чем плотнее жировое тело, тем более оно выглядит в отраженном свете и темнее -- в проходящем. При малом содержании резервных веществ, при измельчении капель жира и гранул гликогена в результате их расходования в клетках появляется броуновое движение этих частиц, ослабляется клеточный тургор. Описанная изменчивость клеток жирового тела, прослеженная под обычным световым микроскопом на живых анатомированных блохах, положена в основу составленной нами пятибальной шкалы для определения состояния запасов жира и зерен гликогена в организме блох.

Следующая 9 глава посвящена описанию нервной системы у блох по собственным наблюдениям с привлечением литературных данных, а глава 10 -- наименее изученным вопросам строения и функции половой системы. В частности у самцов изучены семенники со сперматоцитами и половыми клетками, семяпроводящие пути, придаточные железы. Особенности функциональных изменений этих органов впервые использованы нами в качестве критериев для определения физиологического возраста блох.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Внешнее строение блохи полностью приспособлено к обитанию в шерстном и перьевом покрове теплокровных хозяев, в их убежищах и гнездах. К числу таких явно выраженных адаптивных признаков внешнего строения относятся боковое (вертикальное) уплощение и челночный габитус тела, наличие зубцов и щетинок на всей поверхности тела и их направление, способствующее

поступательному движению блохи и ее удержанию в наружном покрове животных как во время оvoidного передвижения, так и во время кровоосаания.

Строение ног отвечает требованиям конечностей бегательного (передняя и средняя пара) и прыгательного (задняя пара) типа. Обе формы передвижений свойственны почти всем видам блох, но преобладание одной из них зависит от экологических условий обитания. Скачущий способ передвижения свойствен блохам с активной жизнедеятельностью, т.е. с высокой локомоторной и трофической активностью (блохи шерсти, мигранты). Все остальные, в первую очередь специализированные блохи гнезда, блохи рукокрылых ограничиваются преимущественным использованием бегательных ног. Согласно форме передвижения преобладающее развитие получает тот или иной тип ноги, что выражается в увеличении массы бегательной или прыгательной мускулатуры в ногах соответствующего типа.

Исследования органов чувств, кроме теоретического, имеют непосредственное значение при изучении реакций блох на пестициды, репелленты и аттрактанты. Блохи, как и многие другие насекомые, обладают такими органами чувств, как зрение, обоняние, вкус, осязание, чувство осмотического (Salun, 1966) давления, влажности и температуры, равновесия и координации движений. Степень развития и дифференциации их различна и связана с образом жизни паразита.

Об органах равновесия и координации движений можно сказать следующее. У блохи внешне переход голова-шея-грудь-брюшко незаметен. Когда гибкость распределена по всему телу, роль шейного сочленения ослабляется. Поэтому ведущее значение шейных рецепторов в координации движения констатируется и статорецепте-

ры распределяются более или менее равномерно по всему телу. Большое количество рецепторов получают грудь и ноги. На шею остаются всего одна или две пары боковых сенсилл. При движении основным направлением осевого смещения тела блохи являются боковое, и соответственно статорецепторы у нее локализованы на боковых сторонах шеи и груди. У стационарных и полустационарных блох поля щетинок частично редуцированы, т.е. уменьшено число самих полей и число щетинок на каждом из них.

Кутикула блох слабо проницаема для воды благодаря наличию воскового слоя, повреждение которого приводит к усиленному испарению влаги и в конечном итоге -- к засыханию блохи.

Восковой слой придает покровам несмачиваемость и гладкость, а также телескопическую подвижность сегментам тела, обуславливая легкость продвижения блохи в шерстном покрове козырина, в суботрате гнезда и т.д. Такое состояние поддерживается путем постоянного смазывания покровов и хитома секретом обнаруженных нами специальных смазочных желез. Расположены они одиночно и группами в гиподермальном слое и открываются на поверхность тела через узкие отверстия на голове, склеритах груди и брюшка, под задним свободным краем тергитов и стернитов, у основания зубцов ктенидия, с боков пигидия и т.д.

Как показали наши наблюдения, с возрастом смазочные железы постепенно атрофируются, перестают выделять липоидный секрет, покровы тускнеют, теряют присущий более молодым блохам блеск и глянецовитость. В далеко зашедших случаях возрастного угасания деятельности этих желез свободные края склеритов подвергаются деформации (хоробятся), под них набивается пыль, проникают тирогликофильные клещи. Вместе с тем склериты и кутикулярные образования теряют эластичность и становятся хрупкими (поломка щетинок, зубцов, а также края 7 стернита

при опаривании). Признак загрязненности и поломки кутикулярных образований был применен И.Г.Иофимом (1949) для определения возраста блох. Указанные признаки применялись в качестве критериев для определения относительного возраста блох *Oropsylla silantiewi* и внешнему виду (Ковткий, Прокопьев, 1958) и включены в "Руководство по противочумной работе в Среднеазиатском горном очаге".

Пищеварительный тракт блох отличается однотипностью, связанной с потреблением одинаковой для всех пищи в виде жидкой крови. Морфологические вариации вызваны объемом выпиваемой крови в зависимости от типа паразитирования. Типом паразитирования определяются также особенности процессов пищеварения, слюноотделения, функционирования мальпигиевых сосудов, моторики кишечника.

Наиболее интересным и заслуживающим пристального внимания отделом передней кишки является преджелудок, где в первую очередь возникают условия, приводящие к блокообразованию кишечника у зараженных чумой блох. Кутикулярная выстилка преджелудка несет на себе склеротизированные иглы. Морфология и число их имеют свои видовые, половые и возрастные особенности, вероятно определяющие возможность, скорость, частоту и характер блокообразования. По нашему представлению, функциональное назначение иглы преджелудка, заключается не в разрушении и измельчении кровяных клеток, как это отмечено в литературе, а в повреждении оболочки форменных элементов крови, являющейся преградой для проникновения пищеварительных соков и в конечном итоге для ускорения процессов пищеварения.

Самостоятельный интерес представляет деятельность преддатка передней кишки -- слюнных желез, являющихся у блох двумя парными и монотипическими. На основании изменений, происхо-

дящих в железистых клетках, степени накопления в проовете железн секрета и расходования его при кровосоосании, впервые на свежееанатомированных блохах нами прооложен полный функциональный цикл деятельности оловных желез у блох с временным типом паразитирования. Изучение его необходимо для практики паразитологической работы при определении готовности блох к кровосоосанию, которая, в конечном счете, определяет их активность как переносчиков болезней.

С питанием и пищеварением непосредственно связаны также функциональыше изменения в жировом теле блох. Объем жирового тела зависит от числа трофоцитов, что вероятно является наследственно закрепленным признаком у разных экологических групп блох. В свою очередь, размер и загрузка самих трофоцитов зависит от запасов питательных веществ в них, заложенных еще в личиночной стадии, а у размножавшихся блох - в период подготовки к диапаузе. Впоследствии, с началом питания и размножения или же в связи с длительным голоданием, состояние жирового тела существенно изменяется. Указанные обстоятельства говорят за то, что методы определения состояния жирового тела, основанные на критериях объема, не оправдывают себя. Определение его должно проводиться, исходя из физиологических процессов, происходящих в самой жировой клетке, на чем и основана наша шкала, рекомендованная для практического применения в Среднеазиатском горном очаге чумы при изучении физиологического состояния и активности блох - переносчиков инфекций.

К основным особенностям трахейной системы у блох относятся:

1. Постоянство единой схемы трахейной системы в отряде блох в целом. В пределах отдельных групп наблюдаются изменения периферических и концевых участков трахей. 2. Постоянство числа стигм. Частичная редукция грудных и первых брюшных стигм у внут-

рикожных паразитов относится к явлениям вторичного порядка. 3. Наличие воздушных мешков с тенидиями и выраженная активная пульсация их, способствующая вентиляции трахей. 4. Отсутствие вапирательного аппарата и фильтра у грудных стигм.

Нервная система блох также однотипна, с неслитыми конечными типами и постоянным числом обособленных узлов у представителей одного пола. Различия касаются только размеров и дифференцировки ганглиев, взаимной близости последних и числа отходящих от них стволов.

Половая система самок представлена двумя типами яичников — политрофическим и паностическим, причем первый тип свойствен эволюционно более древним представителям отряда. Из других морфофункциональных особенностей половой системы следует отметить ее модификацию у самок птичьих блох, которая заключается в слепом, слепой проток самок утрачивает железистую функцию в связи с полной редукцией трубчатых желез, что компенсируется гипертрофией таких же желез семенного протока. Базальная половина слепого протока склеротизируется, обростает довольно обложной и сильной мускулатурой и превращается в рычаг, нагнетающий сперму в семяприемник через значительно удлиненный семенной проток.

В основе методики определения физиологического возраста самок по состоянию яичников лежат главным образом функциональные изменения, происходящие в яйцевых трубочках и яйцеводах, в частности стадии развития яйцеклеток, созревание и выход их в яйцеводы, дегенерация клеток фолликулярного эпителия и образование желтого тела, изменения железистого эпителия яйцеводов и т.д. Впервые разработанная нами для блох методика определения физиологического возраста самок на примере тарбаганьей блохи (Проклов, 1957, 1958) применяется в практике

паразитологической работы в противочумных учреждениях Забайкалья, Монголии и Киргизии.

Поскольку до настоящего времени отсутствовали методы определения физиологического возраста самцов, мы предложили шкалу его определения, основанную на изменении функционального состояния их половой системы. Данная шкала предложена для проверки на блохах серых сурков в горном очаге чумы.

Детальное изучение морфофункциональных особенностей внешнего строения и внутренней анатомии блох дает нам основания для обсуждения возможных путей и направлений адаптивной радиации этой своеобразной эктопаразитической группы насекомых.

Прежде всего следует отметить, что адаптивная морфологическая изменчивость блох идет только на базе уже имеющихся структур путем их усиления до гипертрофии или ослабления до частичной или полной редукции, но обязательно на основе преимуществ в строении исходной формы.

Сказанное можно проиллюстрировать наиболее яркими примерами из эволюции стационарных и полустационарных видов блох. Успешный переход к постоянному типу паразитирования был возможен по пути выработки соответствующих приспособлений, к числу которых относятся: 1) гипертрофия органов для приема большого количества крови и содержания массы созревших яиц; 2) механизмы, способствующие длительному удерживанию тела в прикрепленном к коже хозяина состоянии в период кровососания и яйцепродукции; 3) особенности строения и функционирования яичников, обеспечивающие высокую яйцевую продуктивность самки; 4) возможность спаривания при новых условиях стационарного паразитирования.

В диссертации рассматриваются пути возникновения перечисленных особенностей.

Наши материалы мы попытались использовать и в сравнительном плане применительно к филогении и особенностям эволюции двух наиболее крупных систематических групп пуликоидных и цератофиллоидных блох.

По своим морфофункциональным особенностям цератофиллиды находятся на более высокой ступени эволюции, чем пулициды. Широкий диапазон морфологической variability признаков цератофиллид свидетельствует о продолжающемся процессе эволюционной изменчивости и сравнительной эволюционной молодости ныне существующих цератофиллоидных групп блох.

Те же признаки у пулицид отличаются высокой степенью устойчивости, более выраженной простотой организации. Устойчивость выражается в постоянстве кетотаксии, числа лицевых трубочек и других признаков, обладающих узким диапазоном variability.

Простота и, возможно, сравнительная примитивность организации вообще пулицид выражается в общей обедненности кутикулярных образований (уменьшение числа элементов кетотаксии, т.е. отсутствие ктенидиев на тергитах груди и брюшка, уменьшение числа щетинок), в большей устойчивости морфологических признаков, в отсутствии некоторых структур и даже органов, например, X-органа самца.

Обособленную группу ореди цератофиллоидов составляют представители сем. *Coptosyllidae* и подсем. *Hystrichosyllinae*. Характерным и объединяющим признаком их является примитивность многих черт организации по сравнению с преобладающим большинством представителей данного надсемейства.

Из других признаков, характерных вообще для сем. *Stenopthalmaeidae*, является то, что большинство их представителей

принадлежит к числу "гнездовых блох". Данная черта, присущая большой группе блох в масштабах семейства, может рассматриваться также в качестве примитивного признака, поскольку эволюция блох шла от случайного паразитизма в убежищах животных по пути проявления все большей привязанности к телу хозяина. Этим отличаются цератофиллоидные блохи, гнездовой тип паразитирования у которых относится или к случаям сохранения древнего признака (*Stenophthalmidae*, *Amphipsylla* и др.) или к явлениям вторичного порядка (*Ceratophyllus calicotes*).

По всему комплексу примитивных признаков, касающихся многих черт морфологии и анатомии, подсем. *Hystriehopsyllinae* (по классификации, принятой у нас^х) достойно возведения в ранг семейства, как и принято по зарубежной классификации (Hopkins, Rothschild, 1953).

В заключение следует остановиться на характерных чертах или особенностях общего направления эволюции блох.

Мекоптероидные предки блох из почвенных полостей и трещин перешли к развитию в подземных гнездах млекопитающих, избрав последних в качестве жертвы и средств расселения. По-видимому, блохи произошли от двукрылых с сосущим типом питания и в этом отношении эволюция их как паразитов была существенно облегчена.

Дальнейшая эволюция блох пошла на пути выработки большей или меньшей привязанности к хозяевам, что привело к образованию двух экологических групп — блох шерсти и гнезда. Крайним выражением специализации блох шерсти являются стационарные паразиты, а блох гнезда — безглазые представители из числа индиколов, нападающих на хозяина кратковременно и только для кровососания.

^х)Иофф, Микулин, Скалон, 1966.

Блохи, развивающиеся на поверхности почвы и в поверхностных убежищах животных, являются боковой ветвью блох шерсти. Промежуточную группу между стационарными и временными паразитами составляют полустационарные паразиты, типичным представителем которых является кроличья блоха *Spilopsyllus cuniculi*.

Эволюция блох, кроме разделения на блох шерсти и блох гнезда, постоянных и временных кровососов, шла еще в двух направлениях — по пути выработки или узкой хозяинно-топической специфичности параллельно с монофагией, или выработки полизойности параллельно со способностью питания на многих видах животных. Специфичность или монозойность вырабатывается у блох хозяев с узкой экологической специализацией, препятствующей широким контактам с другими животными. Блохи животных, не обладающих такой особенностью и поэтому контактирующих со многими животными, идут по пути выработки полизойности, что является выгодным приспособлением для их выживания и широкого распространения. Специфические блохи теснее связаны с биологией и фенологией хозяев и зависимы от них.

Характер и эволюция паразито-хозяинных отношений накладывает специфический отпечаток на всю организацию паразитического членистоногого, определяя его морфофункциональные особенности.

Наши материалы подтверждают также общность систематической группы блох по главным принципиальным особенностям функциональной морфологии всех органов и систем. Морфологические отличия семейств и родов включаются главным образом в комбинации основных признаков, характеризующих отряд в целом. Некоторые узкие направления идиоадаптивной (по А.Н.Сверцеву) изменчивости, например, у стационарных блох, происходят по видимому по принципу мелких мутаций, усиленных естественным

отбором. За однотипность и единство всех групп отряда блох свидетельствует постоянное число таких жизненно важных систем и органов, как дыхальца, членики усиков и челюстных пупиков, число ганглиев нервной цепочки, мальпигиевых сосудов, ректальных сосочков. В целом это говорит в пользу однородности отряда *Biphonaptera*, эволюция которого шла в направлении коадаптации с организменной сущностью, образом жизни и географическим распространением теплокровных хозяев из разных экологических и систематических групп.

С П И С О К

Опубликованных работ по материалам диссертации

Прокопьев В.И. 1957. Методика определения физиологического возраста самок *Oropsylla silantiewi* и сезонные изменения возрастного состава блошиной популяции. Тез. докл. Саратовской научн. конф. 25/1-2/II 1957 г. Саратов: 323-324.

Прокопьев В.И. 1958. Методика определения физиологического возраста самок *Oropsylla silantiewi* Wagd. и сезонные изменения возрастного состава блошиной популяции. Изв. Иркутского противочумн. ин-та, т. 17: 91-108.

— Прокопьев В.И. 1969а. Морфологические типы коконов и механизм выхода из них имаго блох. Матер. VI научн. конф. противочумн. учрежд. Ср. Азии и Казахстана, вып. 2, Алма-Ата: 182-184.

Прокопьев В.И. 1969б. Эктопаразиты гнезд деревенской ласточки южной части Забайкалья и прилегающих районов Монголии. В сб. "Перелетные птицы и их роль в распространении арбовирусов". Новосибирск: 199-207.

— Прокопьев В.И. 1969в. Строение и функциональное назначение пугидия у блох. Матер. VI научн. конф. противочумн. учрежд. Ср. Азии и Казахстана, вып. 2, Алма-Ата: 185-189.

— Прокопьев В.И. 1969. Черты адаптации к хозяевам эктопаразитов летучих мышей. Матер. VI научн. конф. противочумн. учрежд. Ср. Азии и Казахстана, вып. 2. Алма-Ата: 189-192.

— Прокопьев В.И. 1970. Морфологические типы антенн у блох и особенности их сенсорного вооружения. В печати.

— Прокопьев В.И. 1970. Особенности сенсорного вооружения челюстных щупиков у блох. В печати.

Проконьев В.Н., Пешков Б.И. 1960. Гнездо тарбагана как
среды обитания его эктопаразитов. Изв.Иркутского противочумн.
ин-та, т.23, 239-249.

Проконьев В.Н., Рассказова А.К. 1961. К методике кормле-
ния и заражения блох возбудителями инфекционных болезней.
Докл.Иркутского противочумн.ин-та, вып.1. Улан-Удэ: 94-96.