ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР

НОВАЯ СЕРИЯ, № 72

ФАУНА СССР

НАСЕКОМЫЕ ПУХОЕДЫ

Том I, вып. 1

Д. И. БЛАГОВЕЩЕНСКИЙ

ПУХОЕДЫ (MALLOPHAGA)

Часть I

ВВЕДЕНИЕ

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА · 1959 · ЛЕНИНГРАД

1-я ТИПОГРАФИЯ
ИЗДАТЕЛЬСТВА АКАДЕМИИ НАУК СССР
Ленинград, В-34, 9-я линия, 12

КОНТРОЛЕР № 1

При обнаружении недостатков в книге
просим возвратить книгу вместе
с этим ярлыком для обмена

Главный редактор и редактор тома

директор Зоологического института АН СССР
акад. *Е. Н. Павловский*

Редакционная коллегия

Б. Е. Быховский, *А. А. Стрелков*, *А. А. Штакельберг*

Сердечно посвящается
моей жене и другу
Марии Федоровне
Крохиной

ПРЕДИСЛОВИЕ

Пухоеды (Mallophaga) составляют один из мало изученных отрядов насекомых. Они являются постоянными наружными паразитами теплокровных животных, имеющими известное экономическое значение, и представляют удобную и интереснейшую группу насекомых для исследования общебиологических вопросов.

В современный период разностороннее изучение пухоедов получает в СССР нужное развитие в связи с общим расцветом отечественной паразитологии. Систематико-фаунистическое направление исследования паразитов ныне тесно сочетается с экологическим, и проблема изучения паразитоценозов (акад. Е. Н. Павловский) определяет новый этап развития паразитологии в нашей стране. Проблема эта очень трудная и вместе с тем чрезвычайно важная по своему общебиологическому и общепатологическому значению. Она охватывает весь комплекс паразитов в их сложных отношениях с организмами-хозяевами и окружающей их средой и делает необходимым обобщение уже накопленных знаний по различным вопросам исследования разных групп паразитов и их хозяев или стимулирует такого рода обобщение.

Предлагаемая работа представляет собой введение в изучение пухоедов (Mallophaga) фауны СССР. В ней даны исторический обзор их изучения, морфология, биология, сравнительно-анатомические обоснования систематики, филогения и эволюция, влияние на хозяев и их реакция, меры борьбы и методы исследования. Морфологические разделы работы основаны главным образом на результатах оригинальных исследований внешней морфологии и анатомии (особенно пищеварительной и половой систем) и систематической обработки большой коллекции пухоедов, что в целом дает более прочные посылки для установления естественных группировок общих по происхождению форм и возможность наметить направления морфо-биологической дифференцировки этой группы насекомых. Мои исследования позволили в известной мере привнести необходимые для рациональной систематики анатомические данные и положить, таким образом, более прочное обоснование естественной системы пухоедов. Материалом для исследования фауны пухоедов послужили обширные коллекции Зоологического института Академии наук СССР, чрезвычайно пополнившиеся за последние годы в результате интенсивной деятельности комплексных зоологических и паразитологических экспедиций, проводившихся упомянутым институтом и рядом других центральных и местных научно-исследовательских учреждений.

Работа на тему «Пухоеды (Mallophaga) фауны СССР. Введение» была подготовлена мной (как диссертация) в 1953 г. Для настоящего издания в ней сделаны сокращения, главным образом за счет уже опубликованных описательных морфолого-систематических материалов, касающихся пищеварительной системы (1949), яйца (1955) и половой системы (1956), и принята во внимание появившаяся за последующие годы (до 1956 г.) доступная литература. Рамки отдельных глав работы, естественно, ограничиваются суммой сведений по различным вопросам изучения. Раздел «Исторический обзор» построен в сжатом плане во избежание повторения более развернутых ссылок, даваемых в специальных разделах. Основные выводы моих исследований, преимущественно морфолого-систематических, изложены в разделе, посвященном сравнительно-анатомическим обоснованиям систематики, филогении и эволюции пухоедов.

Ленинград,
январь 1957 года.

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОТРЯДА ПУХОЕДОВ

Пухоеды (рис. 1—9) — мелкие бескрылые насекомые, облигатные паразиты млекопитающих и птиц. Тело их уплощено дорсо-вентрально, довольно разнообразной формы, варьирующей от узко продолговатой до широко яйцевидной, около 1—11 мм длины, различной окраски, от бледно-желтой до почти черной, редко бесцветное. Усики трех-пятичлениковые, короткие, головчатые, булавовидные или нитевидные, нередко у самца с придатками, часто в покое скрыты в усиковых ямках. Глаза редуцированы, одно-двулинзовые, иногда отсутствуют. Ротовой аппарат грызущего типа, расположен обычно на нижней поверхности головы, редко терминально. Грудь подразделена на два или три сегмента, переднегрудь всегда ясно отграничена. Ноги бегательные или хватательные, приспособленные для большего сцепления с поверхностью субстрата либо для зажимания волос или бородок пера; лапка одно-двучлениковая, с одним или двумя коготками. Брюшко состоит из восьми-десяти сегментов. Глотка снабжена глоточным склеритом. Пищевод образует зоб в виде продольного или поперечного расширения, снабженного, как правило, хитиновым вооружением. Слюнные железы в числе двух пар, с прилежащими тяжами либо гроздьями или цепочками клеток (нефроцитов). Средняя кишка обыкновенно с более или менее развитыми слепыми выростами. Задняя кишка с ректальным пузырем, имеющим шесть ректальных желез. Мальпигиевых сосудов четыре. Сердце однокамерное, с двумя или тремя парами устьиц. Брюшных дыхалец чаще шесть пар (расположенных на третьем-восьмом или на втором-седьмом сегментах), редко меньше; иногда они отсутствуют. Яичники парные, каждый состоит из пяти яйцевых трубок. Обычно имеется придаточный орган влагалища — семеприемник или придаточная железа. Семенники парные, каждый образован из двух или трех семенных фолликулов. Семепроводы открываются в двух-, четырех-, шести- или восьмидольный семенной пузырек. Брюшная нервная цепочка состоит из четырех нервных узлов.

Питаются пухоеды кожными дериватами или кровью своих хозяев. Откладывают яйца (0.5—2.5 мм длины), прикрепляя их клейким секретом, на волосы или перья; превращение неполное. Наиболее близки ко вшам и сеноедам.

ИСТОРИЧЕСКИЙ ОБЗОР

В ту эпоху, когда энтомология находилась еще в зачаточном состоянии, первые сведения о пухоедах были приведены в работе Реди (Redi, 1668). Прослеживая историю познания этих паразитических насекомых, можно принять, что исследование их более интенсивно начало развиваться лишь с начала XIX в. До того времени пухоеды, как и вши, не вызывали специального интереса. Такое пренебрежение изучением их, сравнительно с некоторыми другими группами насекомых, находит известное объяснение в трудности исследования и отсутствии возможности для широкого собирания их, равно как и в возможном чувстве отвращения к ним. Развитие познания пухоедов было особенно связано с прогрессом микроскопической техники, усовершенствования которой позволяли обращаться к все более детальному изучению этих мелких насекомых.

В течение длительного периода исследование пухоедов носило почти исключительно систематико-фаунистическое направление. Наряду с многочисленными работами в этом направлении, начиная с прошлого века, стали появляться работы, посвященные анатомии, гистологии, физиологии, эмбриологии, общей и, лишь сравнительно недавно, экспериментальной биологии. Разностороннее познание все более углубляло и расширяло систематическое изучение пухоедов, предоставляя новые обоснования для установления положения их в системе насекомых и их классификации.

К настоящему времени накопилась уже довольно обширная литература, касающаяся различных вопросов исследования пухоедов, преимущественно их фаунистики и систематики. Предлагаемый сжатый обзор достигнутых результатов дается здесь в разрезе основных направлений изучения этой группы насекомых.

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ НАПРАВЛЕНИЕ

В длительный «колыбельный» период развития энтомологии мы, естественно, находим скудные данные о наружном и особенно о внутреннем строении пухоедов. Первые анатомические работы, касавшиеся человеческой вши *Pediculus* (Swammerdam, 1669; Leeuwenhoek, 1697), принимались действительными также для пухоедов, которых вместе со вшами долгое время относили к одному роду.

Рисунки пухоедов, приводимые Реди, с морфологической точки зрения довольно удачны, если иметь в виду примитивную микроскопическую технику того далекого прошлого, и могут свидетельствовать о тщательности наблюдения и, соответственно, о достаточно высокой ступени визуального представления о внешнем строении этих насекомых. Но в своем

тексте автор отметил только наличие у птичьих пухоедов (Pulices) на голове снизу щипцевидных образований, равнозначных верхним челюстям и изображенных им у *Pulex cygni*. Он наблюдал движение внутренних органов и обозначил на рисунках единичных видов просвечивающий орган, соответствующий зобу. В течение XVIII и начала XIX в. описания видов основывались на признаках общего строения отделов тела и их придатков, без различения полов. Линней (Linnaeus, 1746) отметил, что у *Pediculus tinnunculi* брюшко разделено на девять или десять сегментов, и принял зоб у *P. caponis*, просвечивающий черным пятном, за сердце; такое пятно у *P. subflavescens* Жоффруа (Geoffroy, 1762) считал за часть кишки. Скополи (Scopoli, 1763) указал в качестве признака для *P. ardealis* «трехзубчатые максиллы» (=верхние челюсти). Шранк (Schrank, 1776, 1781, 1803) видел у *P. curuccae*, *P. alaudae* и *P. porcelli* нижнечелюстные щупики, названные им у последнего вида «membra antenniformia», у *P. citrinellae*, *P. curvirostrae* и *P. pyrrhulae* — подвижные боковые придатки головы (=трабекулы), расположенные перед усиками, у *P. rubeculae* — отростки верхней губы, у *P. ovis* — «in capite macula palpitans (Cor), obscuriuscula subcordata et praeterea lineae duae longitudinales», что соответствует глоточному склериту и продольным верхним полоскам, и у *P. mustelae* — на брюшке два крючка, равнозначных женским половым придаткам. Он считал ноги пухоедов трех- или четырехчлениковыми, с одним-двумя коготками или без коготков, шипы на голенях у *P. sturni* служащими насекомому для закрепления на пере, просвечивающее темное пятно у *P. rubeculae* за желудок и отметил, что у *P. ortigometrae* «в голове просвечивают разные внутренности». Дегеер (De Geer, 1778) подтвердил наличие у пухоедов жующего ротового аппарата, установил у них подразделение груди на сегменты и видел у *Ricinus fringillae* переднюю кишку и как бы волнообразное движение желудка. Латрейль (Latreille, 1802) изучал мужской копулятивный аппарат *P. pavonis*.

В дальнейшем с развитием общих энтомологических знаний наружное и внутреннее строение пухоедов более широко и тщательно исследовал Ницш (Nitzsch, 1818; Giebel, 1874; Kéler, 1938). Этот автор различал у пухоедов основные области на голове — лоб, виски, темя, затылок, горло —, головные швы и наличниковую пластинку, встречающиеся у *Philopterus*, усиковые ямки и глазничные выемки, подвижные и неподвижные боковые придатки головы (трабекулы), трех-, четырех- или пятичлениковые усики и их половые признаки и, помимо типических четырех частей жующего ротового аппарата, нижнечелюстные и нижнегубные щупики у *Liotheum* и присоски верхней губы у *Physostomum*. Он считал ноги пухоедов пятичлениковыми с двучлениковыми лапками, снабженными обычно одним-двумя коготками и, часто у *Liotheum*, пульвиллами и эмподием, а брюшко девяти-, десятисегментным; принимал во внимание для диагностических целей многие другие структурные признаки, в частности склеротизованные или пигментированные участки покровов головы, груди и брюшка в виде пластинок, полосок или пятен (названных чаще по месту их положения), хетотаксию, женские половые придатки у *Trichodectes*; наблюдал у некоторых видов «шагреневую», «гранулированно-желобчатую» или «зернисто-шагреневую» скульптуру хитинового покрова, асимметрию у *Nirmus asymmetricus* и случай аномалии в формировании клиновидных пластинок у *Docophorus ocellatus*.

Что касается анатомии пухоедов, то Ницш исследовал у них пищеварительную, половую и нервную системы, частично дыхательную и жировое тело. В пищеварительной системе он различал пищевод, зоб,

желудок, четыре мальпигиевых сосуда, заднюю кишку, состоящую из тонкой, толстой и прямой кишок, и слюнные железы; в мужских половых органах — четыре или шесть семенных фолликулов с концевыми нитями, семепроводы, соединенные в непарный семенной проток, и семенной пузырек; в женских половых органах — три или пять пар яйцевых трубок с концевыми нитями, яйцеводы («маточные рога»), матку, влагалище и придаточную клеевую железу; в нервной системе — мозг и три ганглия; в дыхательной системе — главные боковые стволы с ветвями и шестью парами брюшных дыхалец, тонкие трахеальные разветвления в голове, на желудке и на половых органах, а в жировом теле — жировые частички в виде белых зернышек, рассеянных или соединенных в толстые рукава. Структуру зоба и количество семенных фолликулов и яйцевых трубок он принял в качестве семейственных признаков.

Еще бóльшая детализация наружного строения пухоедов находит отражение в целом ряде дальнейших систематических и морфологических исследований. Большое внимание было уделено изучению ротового аппарата и прилежащих к нему внутренних хитиновых органов (Grosse, 1885; Kellogg, 1896; Snodgrass, 1899, 1905, 1944; Shipley, 1909; Mjöberg, 1910; Armenante, 1911; Cummings, 1913; Strindberg, 1916; Благовещенский, 1931; Qadri, 1936; Kéler, 1938, 1939; Cope, 1940; Stöwe, 1943; Clay, 1949; Risler, 1951; Symmons, 1952). У разных форм были найдены подглоточник, надглоточник, нижнечелюстные вилки, глоточный склерит, язычковые склериты и у *Trochiloecetes* — сильно модифицированные ротовые части. Затем были описаны чувствительные ямки на усиках Ischnocera (Mjöberg), устройство глаз (Wundrig, 1936), морфологически различные боковые придатки головы, принимавшиеся также за трабекулы (Kéler, 1938, 1939), внутренний скелет головы (Strindberg, 1916; Kéler, 1938, 1939, Symmons), наружный и внутренний скелет груди и брюшка (Grosse; Kéler, 1938, 1939; Chong Ling-Ting, 1941; Mayer, 1954), наружный кутикулярный орган нового типа, найденный у одного представителя *Menoponinae* (Clay, 1948), случаи уродства (Müller, 1927; Благовещенский, 1950; Merisuo, 1944) и более подробно освещены строение кожных покровов (Mjöberg, Kéler, Séguy, 1944; Webb, 1947; Neuffer, 1954) и способ работы ног (Grosse; Snodgrass, 1899; Ewing, 1924; Kéler, 1955; Stenram, 1956).

Морфогенез личинок является по существу еще открытым вопросом, рациональное исследование которого возможно, по моему мнению, лишь на основе экспериментального выведения их из яиц и раздельного воспитания мужских и женских особей. Раньше делались попытки различать стадии личинок по степени окраски (Nitzsch) и количеству горловых или заднегрудных щетинок (Oudemans, 1912), и только в недавнее время для некоторых видов показана более точная морфологическая дифференциация личинок, основанная большей частью на воспитании их без различения пола (Martin, 1934; Wilson, 1936, 1939; Cristal, 1949; Conci, 1952, 1956; Ansari, 1954). Яйца пухоедов знал уже Реди. Структура их, как это видно из описаний, имеющихся в ряде морфологических и систематических работ, довольно разнообразна. Описан также орган, способствующий выходу личинки из яйца (Мельников, 1869; Wigglesworth, 1932; Благовещенский, 1944, 1953, 1955; Conci, 1952).

Немногочисленные анатомические исследования, предпринятые после Ницша, установили много новых фактов и привнесли данные о гистологическом строении всех систем органов. Были описаны спинной сосуд (Wedl, 1855; Kramer, 1869; Grosse; Fulmek, 1905, 1909), две пары слюн-

ных желез и прилегающие к ним группы или тяжи клеток (Kramer; Grosse; Snodgrass, 1899; Благовещенский, 1931, 1949; Chong Ling-Ting; Stöwe; Risler; Haug, 1952; Waterhouse, 1953), лабиальные железы (Strindberg, 1916), ректальные железы (Kramer; Grosse; Snodgrass, 1899; Благовещенский, 1931; Haug; Waterhouse). Внесены существенные изменения в современное представление о структуре зоба (Благовещенский, 1949). Более подробно изучена нервная система: выделены надглоточный и подглоточный узлы, установлена парная природа нервных узлов и дифференцирована нервная масса на два слоя (Kramer; Grosse; Snodgrass, 1899; Благовещенский, 1931; Chong Ling-Ting; Stöwe; Risler). Описаны грудные дыхальца, запирательный аппарат (Grosse; Mjöberg; Harrison, 1915; Благовещенский, 1931; Chong Ling-Ting; Webb, 1946; Risler) и жировое тело (Grosse). Исследованы мужские половые органы — строение семенного пузырька, копулятивного аппарата (Kramer; Rudow, 1870; Nusbaum, 1882; Grosse; Snodgrass, 1899; Mjöberg; Waterston, 1914; Cummings, 1916; Strindberg, 1916, 1918, 1919; Благовещенский, 1931, 1953, 1956; Qadri, 1936; Schmutz, 1955) и механизм его действия (Cummings, 1916; Благовещенский, 1931; Schmutz) — и женские половые органы — семеприемник, придаточная железа (Kramer; Rudow; Grosse; Snodgrass, 1899; Gross, 1905; Cummings, 1916; Strindberg, 1916, 1918, 1919; Благовещенский, 1931, 1953, 1956; Ries, 1932) и сперматодозы (Kramer; Cummings, 1916; Благовещенский, 1953, 1956). Получены сведения о мускулатуре кровеносной, пищеварительной, дыхательной и половой систем по ходу их исследования, о мускулатуре головы, ее придатков (Strindberg, 1916; Благовещенский, 1931; Stöwe; Risler; Symmons), груди и ног (Chong Ling-Ting, Mayer), а также данные по истории развития выводных каналов половых желез (Nusbaum). Эмбриональное развитие нашло отражение в работах Мельникова (1869), который сближал пухоедов и вшей, принимая их в качестве семейств Rhynchota, Стриндберга (Strindberg, 1916), который отметил черты родства пухоедов с Isoptera, Риса (Ries, 1931) и Шёльцеля (Schölzel, 1937).

Изучение морфологии на уровне научных возможностей того или иного периода времени давало обоснования для определения положения пухоедов в системе насекомых и опытов их классификации. В частности, сравнительными исследованиями было установлено большое соответствие ротовых частей и прилежащих к ним внутренних хитиновых органов у пухоедов и сеноедов (Packard, 1887; Kellogg, 1896; Snodgrass, 1905), сходное устройство зрительных органов у пухоедов, вшей и сеноедов (Wundrig), большое сходство наружного и внутреннего строения пухоедов и вшей (Gross, 1905; Mjöberg, 1910; Cummings, 1915; Благовещенский, 1931, 1949, 1953, 1956; Ries, 1931; Webb, 1946), а также их эмбрионального развития (Мельников, 1869; Ries, 1931; Schölzel, 1937). Последние факты представляют веские обоснования выраженному Холодковским (1903—1905) мнению о связи между вшами и пухоедами, в противоположность взгляду Эндерлейна (Enderlein, 1904—1905), остаивавшего положение вшей внутри Rhynchota.

Таким образом, морфологическое изучение пухоедов к настоящему времени, можно сказать, заметно продвинулось вперед. Довольно подробно исследовано их внешнее и внутреннее строение, и в общих чертах показана история их развития. Все же остаются неизвестными или неясными функция и гомология ряда внешних и внутренних органов, еще мало накоплено данных по сравнительной морфологии яиц и особенно по морфогенезу личинок, существенно необходимы анато-

мические и эмбриологические исследования представителей разных групп пухоедов для понимания их родственных взаимоотношений.

БИОЛОГИЧЕСКОЕ НАПРАВЛЕНИЕ

Первоначальный период исследования пухоедов характеризуется немногими наблюдениями над их биологией. Исторически интересно, что уже Реди подметил специфичность птичьих пухоедов, отнесенных им в группу «блох», и ее характер, выразив это в двух кратких положениях: «1) птицы всякого рода имеют своих собственных, особенных, определенных и вполне различных блох («Aves cujuscunque generis suos peculiares, proprios, determinatos, et plane diversos pulices habent»); 2) однако верно, что существует известный род птиц, который имеет очень похожих или тех же самых блох («Verum tamen est, deri certum genus avium, quod his simillimos vel eosdem pulices habeat»)». Он указал на различие в числе видов пухоедов на хозяевах и на несоответствие величины этих паразитов величине птиц, на отрождение пухоедов из яиц белыми и постепенное приобретение ими, по мере роста, окраски.

Фриш (Frisch, 1730) наблюдал у взрослых аистов небольшое заражение осенью, что ставил в связь с переходом большинства пухоедов к этому времени с птиц-родителей на их потомство. Жоффруа (1762) верил еще в гермафродитизм, заподозренный у человеческой вши Сваммердамом; он насчитывал у пухоедов несколько линек. Шранк (1776) указал на непродолжительность жизни *Pediculus rubeculae* вне хозяина. О. Фабриций (O. Fabricius, 1780) отметил характер передвижения пухоедов, а Стеллер (Stellerus у Tilesius, 1815) упомянул о механизме передвижения *P. corvicis nigrae*. Латрейль (1802) считал, что при совокуплении самец и самка обращены друг к другу нижней поверхностью тела.

Более широкие и точные наблюдения были сделаны Ницшем, который изменил взгляд на питание пухоедов, считавшихся до тех пор почти исключительно кровососущими, установив, что в основном пищей им служат эпидермальные дериваты. Он уточнил локализацию этих паразитов, известную в общих чертах со времени Фриша, наблюдал способ копуляции у представителей *Philopterus*, *Trichodectes*, *Liotheum* и *Gyropus*, изучал места яйцекладки, численное соотношение полов, поведение, длительность жизни пухоедов после гибели хозяина и гостепаразитизм. Тип питания и способ копуляции были включены им в систематическую характеристику родовых группировок пухоедов.

Дальнейшие наблюдения, особенно в наше время, заметно пополнили познание биологии пухоедов благодаря новым методам и более широким масштабам исследований. Известный в общих чертах метаморфоз этих паразитов уточнен экспериментальным путем, причем установлены три личиночные стадии (Oudemans, 1912; Martin, 1934; Wilson, 1934, 1939; Matthysse, 1944; Scott, 1952; Conci, 1952, 1956), что соответствует числу стадий личинки у вшей; прослежены цикл развития и продолжительность развития яйца и личинки у некоторых видов при различных условиях содержания (Osborn, 1890; Lamson, 1918; Barber, 1923; Herrick, 1925; Bishopp a. Wood, 1926; Imes, 1918, 1926, 1928; Shull, 1932; Martin; Wilson; Шпринггольц-Шмидт, 1935; Matthysse; Scott); проведены наблюдения над образом жизни пухоедов *Actornithophilus patellatus* (Trouessart, 1886, 1899; Waterston, 1922; Благовещенский, 1949, 1950) и *Piagetiella* (Perry, 1876; Piaget, 1885; Kellogg, 1896; Дубинин, 1947); многими исследова-

ниями расширены сведения о локализации, косвенных способах распространения (например, форезия), о гостепаразитизме пухоедов и влиянии на них отдельных факторов среды, окружающей хозяина; получены новые данные об ингредиентах пищи и специфичности питания и пищеварения (Grosse, 1885; Kellogg, 1896; Eckstein, 1912; Sikora, 1922; Waterston, 1922, 1926; Ewing, 1924; Martin, 1934; Wilson, 1934; Eichler, 1937; Благовещенский, 1949, 1950; Дубинин, 1947; Haug, 1952; Waterhouse, 1953; Złotorzycka, 1955; Stenram, 1956, и др.); найдены бактериоподобные и риккетсиеподобные симбионты (Hindle, 1921; Sikora, 1922; Arkwright, 1923; Gowdry, 1923; Hertig a. Wolbach, 1924; Buchner, 1930, 1953; Ries, 1931; Colas-Belcour et Nicolle, 1938) и паразитические грибки Laboulbeniales у пухоедов птиц (Chatton et Picard, 1908, и др.) и млекопитающих (Благовещенский, 1950; Kéler, 1944); дана характеристика заражения пухоедами птиц разных систематических и экологических групп (Kellogg, 1896; Geist, 1935; Поспелова-Штром и Штром, 1940; Благовещенский, 1950, 1951); на ряде перелетных и оседлых птиц показана благодаря применению возрастно-сезонного анализа зависимость фауны пухоедов от возраста, образа жизни, миграции их хозяев и сезонов года (Догель и Каролинская, 1936; Догель и Навцевич, 1936; Догель, 1936; Дубинина, 1937, 1948; Дубинин, 1938; Марков, 1937, 1939, 1940, 1941; Никольская, 1939; Барышева, 1939; Бауэр, 1939; Победоносцев, 1940; Олигер, 1940; Зехнов, 1948, 1950, 1956; Гинецинская, 1949, 1952, и др.).

Работы экологического характера дают основание для изучения факторов, определяющих специфичность пухоедов и вызывающих колебания заражения ими хозяев. Для понимания всего своеобразия связей пухоедов с окружающей средой и закономерностей их развития и размножения, конечно, необходимо также физиологическое исследование этих насекомых. Но физиология пухоедов еще очень слабо изучена; лишь по отдельным ее частям получены более или менее отрывочные сведения общего или экспериментального порядка, разбросанные в ряде морфологических и биологических работ. При таком положении дела само собой вытекает необходимость более глубокого и широкого экспериментального исследования физиологических адаптаций пухоедов.

СИСТЕМАТИКО-ФАУНИСТИЧЕСКОЕ НАПРАВЛЕНИЕ

Приводимые в работе Реди тотальные рисунки 29 форм пухоедов, названных по хозяевам, настолько в общих чертах удачно выполнены, что и при отсутствии диагнозов нетрудно узнать современную родовую принадлежность большинства форм и даже некоторые виды. Уже он подразделил известных ему наружных паразитов теплокровных на две группы, объединив в группу Pollini или Pulices почти всех птичьих пухоедов и низших клещей, а в группу Pidocchi или Pediculi вшей, пухоедов, иксодовых клещей млекопитающих и один птичий вид пухоедов. Такое разграничение упомянутых паразитов, сделанное в общем по признаку типа хозяев, было, очевидно, скорее отражением бытового различия, чем следствием определенной оценки признаков внешнего строения их, в частности типа ротовых органов, хотя автор и видел у птичьих пухоедов верхние челюсти. Упоминание Реди об этих ротовых частях и наблюдения Сваммердама над сосущими ротовыми органами человеческой вши *Pediculus* представляют собой первые научные посылки к систематической дифференциации пухоедов и вшей по признаку структуры ротового аппарата, что было предложено значительно позднее, спустя более чем сто лет.

На протяжении XVIII и начала XIX в. систематико-фаунистическое изучение пухоедов, проводившееся в Европе частично в порядке освещения региональной фауны насекомых, касалось преимущественно диагностики, основанной еще на довольно низком уровне познания даже внешней морфологии этих паразитов. В то время пухоедами занимались немногие естествоиспытатели, главным образом Фриш (1724, 1730, 1734, 1736), Линней (1746, 1758, 1761), Жоффруа (1762), Скополи (1763), И. Фабриций (1775, 1805), Шранк (1776, 1781, 1803), Дегеер (1778), О. Фабриций (1780), Латрейль (1802, 1803, 1806), Панцер (Panzer, 1793), Олферс (Olfers, 1816), Лич (Leach, 1817). В этот довольно длительный период было установлено сравнительно небольшое число (менее 100) видов, частью только названных по хозяину или недостаточно описанных для идентификации, и уже вскоре после появления первого систематического труда «Systema naturae» (Linnaeus, 1758) были внесены некоторые изменения классификационного значения.

В дальнейшем изучение фауны пухоедов достигает большого расцвета, описательная систематика строится на более подробном исследовании морфологии, с дифференциацией полов, вопросы филогенетической систематики разрабатываются на основе сравнительных морфологических и биологических данных. Фаунистическим исследованием затрагиваются в той или иной мере разные области Европы, Азии, Америки, Австралии и Африки, в частности в России Кавказ (Коленати, 1846), северная и восточная Сибирь (Грубе, 1851), Новая Земля (Якобсон, 1898). Результатом более широкого систематико-фаунистического изучения пухоедов являются работа Ницша (1818), положившая начало систематической разработке группы, монография Денни (Denny, 1842) — первая сводка, большой труд Гибеля (Giebel, 1874), основанный на материалах Ницша, монография Пиаже (Piaget, 1880, 1885) — наиболее обширная, работа Ташенберга (Taschenberg, 1882), представляющая ревизию некоторых родов, исследование Мьёберга (Mjöberg, 1910), включающее также морфолого-анатомический раздел, работы Осборна (Osborn, 1891, 1896) и Келлога (Kellogg) с сотрудниками (1896, 1899 и др.), посвященные американской фауне.

В итоге многочисленных систематико-фаунистических исследований видовой состав пухоедов чрезвычайно увеличился. Первый перечень видов, данный Келлогом (1908), включает около 1250 видов, с указанием их распространения по хозяевам и частично географического распределения, тогда как второй каталог, составленный Гаррисоном (Harrison, 1916), охватывает уже 2395 видовых названий, из которых автор считает действительными 1520, и содержит лишь виды типичных хозяев или группы хозяев. Предпринятую Гаррисоном попытку упорядочить видовую синонимику нельзя признать успешной как основанную только на изучении литературы группы, ибо к смешению, повторному описанию видов и расширению видовой синонимики приводили как большое внешнее сходство близких видов, так и недостаточность даже детальных описаний многих видов в смысле выявления действительных специфических признаков. Но оба каталога послужили и служат существенным пособием для ориентировки во всем обилии описанных до тех пор пухоедов и в настоящее время восполняются каталогом Томпсона (Thompson), построенным по видам хозяев и частями опубликованным в последние годы, а также перечнем видов Гопкинса и Клей (Hopkins a. Clay, 1952).

В современный период исследование фауны пухоедов интенсивно расширяется, захватывая все новые области земного шара. Систематика

основывается по возможности на типологической ревизии видов и родов, необходимость которой встала в связи с большими затруднениями в идентификации, и отличается весьма усиленным выделением родов и установлением более крупных таксономических категорий.

В СССР систематико-фаунистическая обработка коллекционных материалов Зоологического института Академии наук СССР предпринята Благовещенским, исследовавшим фауну пухоедов домашних млекопитающих и птиц (1940), фауну пухоедов Талыша (1940), Западной Сибири (1948), о. Врангеля (1958), Таджикистана (1951). Помимо того, опубликован ряд статей, целиком или частично касающихся фауны пухоедов животных европейской части СССР (Редикорцев, 1922; Кистяковский, 1926; Благовещенский, 1930, 1937; Оленев, 1931; Е. Павловский, 1935; Е. Павловский, Благовещенский и Алфеев, 1935; Догель и Каролинская, 1936; Догель и Навцевич, 1936; Дубинина, 1937, 1948; Дубинин, 1938, 1947; Марков, 1939; Никольская, 1939; Барышева, 1939; Дубинины, 1940; Победоносцев, 1940, 1949; Олигер, 1940; Зехнов, 1948; Гинецинская, 1949; Жуков, 1956), Сибири (Киселева, 1948), Дальнего Востока (Шпринггольц-Шмидт, 1935), Узбекистана (В. Павловский, 1935; Муратбеков, 1948), Таджикистан (Федоров, 1935), Кавказа (Киршенблат, 1939; Бауер, 1939), Новой Земли (Марков, 1937). Из систематико-фаунистических исследований, появившихся за рубежом, следует отметить, в частности, работы Учиды (Uchida), Бедфорда (Bedford), Ферриса (Ferris), Гаррисона, Эвинга (Ewing), Вернека (Werneck), Келера (Kéler), Эйхлера (Eichler), Томпсона (Thompson), Клей, Гимареса (Guimarães), Каррикера (Carriker), Тиммермана (Timmermann), Эмерсон (Emerson), Гопкинса, Кончи (Conci), Джеорджеску-Иордан (Georgescu-Iordan), Сеги (Séguy), Ансари (Ansari), Балата (Balát), Тулешкова.

В результате многих систематико-фаунистических исследований за сравнительно короткий срок состав фауны пухоедов заметно пополнился и насчитывает к настоящему времени около 2500 видов. В описательной систематике пухоедов уже широко используется существенный для диагностических целей признак структуры мужского копулятивного аппарата, принятый, правда, с запозданием по сравнению с систематикой ряда других групп насекомых. Появились упомянутые выше морфологические исследования, представившие новые материалы для филогенетической систематики.

Положение пухоедов в системе насекомых претерпевало существенные изменения в связи с различной интерпретацией объемов и родственных взаимоотношений групп. Для иллюстрации этого можно сослаться на следующие основные опыты классификации. Линней (1758), положивший в основу своей системы насекомых крылья, отнес пухоедов, как, в частности, и вшей, к отряду Aptera в сборный род *Pediculus*, дав им большей частью названия по роду или виду хозяев. Интересно, что в этом роде, помещенном Скополи (1763) в отряд Pedestria, соответствующий линнеевскому Aptera, он различал паразитов птиц и паразитов насекомых и использовал для названий почти исключительно особенности их организации. И. Фабриций (1775, 1805), принявший в основу классификации строение ротовых частей, поместил пухоедов, как и вшей, в класс Antliata и оставил их в этом же роде *Pediculus* даже после того, как Дегеер (1778) отделил их, как грызущих вшей *Ricinus*, от сосущих вшей *Pediculus*. Вскоре, впрочем, название *Ricinus* Герман (Hermann, 1804) заменил названием *Nirmus*, которое Олферс (1816) принял только для птичьих пухоедов, оставив пухоедов млекопитающих среди *Pediculus*.

Латрейль (1806) отнес пухоедов и вшей в отряд Parasita, соответственно в качестве родов *Ricinus* и *Pediculus*, а Лич (1817) выделил в отряде Anoplura (=Parasita Latr.), включенном вместе с Thysanura в подкласс Ametabolia, пухоедов в семейство *Nirmidea*, а вшей в семейство *Pediculidea*. Приняв во внимание главным образом способ развития, структуру ротовых частей, отделов тела и соотношения внутренних органов, Ницш (1818) определил пухоедов как особое, уклоняющееся семейство Orthoptera, названное им Orthoptera epizoica или Mallophaga, а вшей отнес к Hemiptera epizoica в качестве единого рода *Pediculus*, хотя ему было известно разделение Личем этого рода на три рода (*Phthirus*, *Haematopinus* и *Pediculus*). Бурмейстер (Burmeister, 1838) поместил пухоедов в качестве трибы в отряд Gymnognata (с неполным превращением). Герштекер (Gerstaecker, 1863) поставил семейство *Mallophaga*, выделенное вместе с семейством *Pediculina* в группу Parasita, в конец отряда Hemiptera (Homoptera) и считал его переходным звеном между Hemiptera и Orthoptera. Сближение пухоедов со вшами и положение этих групп в качестве семейств Rhynchota (=Hemiptera) было подтверждено эмбриологическим исследованием Мельникова (1869). Затем пухоеды были отнесены по типу ротовых частей к отряду Pseudoneuroptera, в котором они вместе с *Termitidae*, *Psocidae*, *Embiidae* и *Perlidae* образовали подотряд Platyptera, а позже (Brauer, 1885) были выделены наряду с *Termitidae* и *Psocidae* в подотряд Corrodentia отряда Pterygogenea. Установленные в дальнейшем морфологическими исследованиями родственные связи между пухоедами, вшами и сеноедами нашли отражение в позднейших системах насекомых. Гандлирш (Handlirsch, 1908) принимал пухоедов в качестве отряда в надотряде Blattaeformia, куда наряду с Mantoidea, Blattoidea и Isoptera вошли также Copeognatha и Anoplura, и в своей более поздней системе (1930) оставил за пухоедами то же положение. Холодковский (1912) поставил пухоедов и вшей в отряд лжехоботных (Pseudorhynchota) среди насекомых с неполным превращением, а Мартынов (1924, 1925, 1928) отнес отряд пухоедов вместе с отрядами Copeognatha (*Psocidae* или Psocoptera), Zoraptera и Anoplura к надотряду Corrodentia. Таким образом, пухоеды, занимавшие различное положение в разных схемах классификации насекомых, в новейших системах принимаются в качестве самостоятельного отряда, стоящего рядом с отрядами Anoplura (=Siphunculata Latr.) и Copeognatha. В то же время тесные родственные отношения между пухоедами и вшами повели к тенденции сведения этих отрядов в качестве подотрядов в отряд Anoplura (Harrison, 1916) или в отряд Phthiraptera (Weber, 1939).

С точки зрения филогении обоих отрядов особый интерес представляет вопрос о систематическом положении *Haematomyzus elephantis* Pg. — паразита слонов, присоединяемого в последнее время то к пухоедам, то ко вшам. В течение многих лет со времени описания (Piaget, 1869) это своеобразное насекомое относили ко вшам, и Эндерлейн (1904) даже выделил его в отдельное семейство *Haematomyzidae*. Только Уолкер (Walker у Ferris, 1931), вторично описавший *H. elephantis* под другим родовым названием — *Idolocoris*, считал этот род типом нового, неназванного семейства Hemiptera (Heteroptera), близкого к *Acanthiidae*. Однако уже Пиаже отметил у *H. elephantis* особое устройство и механизм действия рото-глоточного аппарата, что более детальными исследованиями подтвердили Феррис (1931) и Вебер (Weber, 1939). Свойственный вшам комплекс колющих стилетов, скрытый в покое внутри головы в особом мешке, у *H. elephantis* отсутствует. Вместе с тем по типу строения рото-

вые части этого насекомого резко уклоняются и от соответствующих органов пухоедов. Они сильно видоизменены, с парой верхних челюстей, служащих, по всей вероятности, для надрывания кожи (при внедрении в нее хоботка), расположены на вершине трубковидной передней части головы, напоминающей головотрубку жуков *Curculionidae*, функционально сосущего типа. Отличаясь от пухоедов и вшей, кроме того, другими особенностями строения, в частности устройством ног и наличием парного органа — предполагаемого статического аппарата, лежащего в голове перед лабиальными железами (Weber, 1938, 1939), *H. elephantis* имеет с упомянутыми группами некоторые общие признаки, такие, как пятичлениковые усики, расположение дыхалец (пара на груди и шесть пар на третьем-восьмом сегментах брюшка) и тип копулятивного аппарата самца.

Принимая пухоедов и вшей за группы, возникшие от общего ствола, а *H. elephantis* единственным представителем третьей ветви того же ствола, Феррис предложил отнести *H. elephantis* как обладающего грызущими ротовыми частями к пухоедам, в особый подотряд Rhynchophthirina. Обсуждая этот вопрос, Фаренгольц (Fahrenholz, 1936) принимает выделение упомянутого подотряда, но удерживает его в отряде Anoplura, предлагая в связи с этим соединить всех других вшей во второй подотряд Inrostrata. Вебер (1939) считал, что особое положение *H. elephantis* не нашло себе достаточного выражения, и поставил подотряд Rhynchophthirina вместе с подотрядами Mallophaga и Anoplura в отряд Phthiraptera.

Относится ли этот своеобразный паразит слонов к пухоедам или ко вшам или представляет собой реликтовую и, быть может, единственную форму близко родственной ветви развития? Этот вопрос, конечно, еще нуждается в дополнительном исследовании. Суждения Ферриса о родственной связи на основании сходства в строении ротовых органов недостаточно, так как такое сходство совсем не обязательно. Разные группы насекомых одного и того же отряда могут иметь в связи с тем или иным типом питания как атипичное устройство ротовых органов, что наблюдается, к примеру, среди Coleoptera у *Curculionidae*, так и совершенно разные их типы, например у Hymenoptera. Особенности же строения ног могут быть, по мнению самого Ферриса, чисто адаптивными. Однако ряд внешних и внутренних черт сходства и соответствие процессов эмбрионального развития и отрождения личинки (Weber, 1939) очень сближают *H. elephantis* со вшами и пухоедами. Уэбб (Webb, 1946) указывает на близкое родство *H. elephantis* со вшами *Haematopinus* и *Hybophthirus notophallus* по типу структуры дыхалец и, исходя из этого, предлагает оставить *H. elephantis* среди вшей, в семействе *Haematopinidae*. При современном же состоянии знаний остается более приемлемым выделение *H. elephantis* в особый отряд Rhyncophthiraptera (Mukerji a. Sen-Sarma, 1955). Дальнейшие сравнительные исследования этого паразита и представителей разных групп пухоедов и вшей могли бы привести к еще более обоснованному пониманию его систематического положения. В этом отношении были бы также очень интересны находки постоянных кровососущих эктопаразитов на других почти лишенных волосяного покрова (толстокожих) млекопитающих.

Начало систематической разработки пухоедов было положено Ницшем (1818), который дал на основании морфологических и биологических признаков первую схему классификации группы, бывшей предметом его особого интереса на протяжении многих (37) лет. Он подразделил пухоедов на два семейства, обозначенные им буквами А и В и позднее

названные Бурмейстером (1838), частично использовавшим его систематические материалы, соответственно *Philopteridae* и *Liotheidae*. Первое семейство характеризуется нитевидными усиками, отсутствием нижнечелюстных щупиков, девятисегментным брюшком, асимметричным зобом в виде длинного одностороннего придатка передней кишки, двумя двуфолликулярными семенниками, двумя пятитрубчатыми яичниками. Оно содержит 2 рода — *Philopterus* (перовики с пятичлениковыми усиками, двумя коготками, без женских половых придатков) и *Trichodectes* (волосовики с трехчлениковыми усиками, одним коготком, крючковидными половыми придатками на брюшке самки). Первый род подразделяется на 4 подрода — *Docophorus*, *Nirmus*, *Lipeurus* и *Goniodes*, выделенных по общей форме тела, структуре головы и ее придатков (трабекул и усиков), форме последнего сегмента брюшка самца и распространению по хозяевам. Второе семейство отличается булавовидными или головчатыми усиками, явственными нижнечелюстными щупиками, десятисегментным брюшком, симметричным зобом, двумя трехфолликулярными семенниками, двумя трехтрубчатыми яичниками. Оно включает род *Liotheum* (перовики) с нижнегубными щупиками и двукоготковыми бегательными лапками и род *Gyropus* (волосовики) без нижнегубных щупиков, с однокоготковыми лазательными лапками. Первый род подразделяется на 6 подродов — *Colpocephalum*, *Menopon*, *Trinoton*, *Eureum*, *Laemobothrion* и *Physostomum*, выделенных по структуре головы и ее придатков (усики, верхняя губа), строению груди и распространению по хозяевам.

С дальнейшим развитием изучения морфологии и разработки накоплявшихся фаунистических материалов классификация группы претерпела значительные, хотя и не принципиальные, изменения, сводящиеся к выделению новых подродов, родов, семейств и к введению других систематических категорий — триб, подсемейств и семейственных рядов. Приняв положение пухоедов в качестве самостоятельного отряда, Келлог (1896) предложил рассматривать семейства Ницша подотрядами (Ischnocera и Amblycera), роды — семействами, считая, таким образом, кроме упомянутых *Philopteridae* и *Liotheidae*, еще семейства *Trichodectidae* и *Gyropidae*, а подроды — родами, что, впрочем, было признано ранее (Giglioli, 1864; Giebel, 1866; Piaget, 1880), и устранил родовые группы *Philopterus* и *Liotheum*. Приводимые им в каталоге (1908) виды пухоедов выделены в 27 родов, из которых 10 относятся к семейству *Philopteridae* и 15 — к семейству *Liotheidae*. Для дифференциальной диагностики подотрядов приняты положение, форма и число члеников усиков, отсутствие или наличие нижнечелюстных щупиков, положение верхних челюстей, наличие или отсутствие глоточного склерита и прилежащих к нему язычковых желез, строение груди, структура зоба, наличие или отсутствие зобных желез, число семенных фолликулов и яйцевых трубок, т. е. как большинство данных Ницшем признаков, так и новые морфологические признаки, введенные согласно работам Снодграсса. Подразделение на семейства проведено, как у Ницша, на основании числа члеников усиков, количества коготков и распределения по хозяевам. К этому времени с млекопитающих были известны уже 3 рода пухоедов — *Boopia* Pg., *Latumcephalum* Le Souëf и *Heterodoxus* Le Souëf et Bullen, относящиеся к семейству *Liotheidae*, и этот факт исключил, таким образом, полное разграничение семейств по признаку типа хозяев. Роды семейства *Philopteridae* дифференцированы по особенностям строения головы и ее придатков, груди, брюшка и общей формы тела, а роды

семейства *Liotheidae* по признакам структуры головы и ее придатков и величине тела.

Вскоре Мьёберг (1910) увеличил число семейств до 10, разделив семейство *Liotheidae* на семейства *Boopidae*, *Menoponidae*, *Laemobothriidae*, *Physostomidae*, а семейство *Philopteridae* на семейства *Lipeuridae*, *Eurymetopidae*, *Goniodidae* и *Docophoridae*, но не дал дифференциальной таблицы их. Гаррисон (1916) рассматривал свою схему классификации как провизорную, служащую для цели предпринятого им каталога. Признавая тесную родственную связь между пухоедами и вшами, он принял пухоедов в качестве подотряда отряда Anoplura, удержал подотряды Келлога в качестве надсемейств и подразделил Amblycera на 6 семейств (*Boopidae* с 2 подсемействами, *Trimenoponidae*, *Gyropidae*, *Menoponidae* с 2 подсемействами, *Laemobothriidae*, *Ricinidae*) и 23 рода, а Ischnocera на 3 семейства (*Trichodectidae*, *Nesiotinidae* и *Philopteridae* с 6 подсемействами) и 33 рода, предпослав схеме перечень принятой им родовой синонимики. Дифференцированной характеристики всех группировок Гаррисон не дал.

В схеме классификации пухоедов Эвинг (1929) следует схеме Гаррисона, но принимает разделение их Келлогом на подотряды; сводит семейство *Boopidae* из-за тесной родственной связи его родов с родом *Menopon* на положение подсемейства в семействе *Menoponidae*, в котором отбрасывает подсемейство *Ancistroninae*; включает выделенное Мьёбергом (1919) семейство *Trichophilopteridae*; устраняет семейство *Nesiotinidae* (с единственным родом *Nesiotinus*, как, очевидно, родственным роду *Austrogoniodes*) и опускает за недостаточностью разработки родовой систематики все подсемейства в семействе *Philopteridae*. Таким образом, Amblycera были подразделены на 5 семейств (*Menoponidae* с 2 подсемействами, *Trimenoponidae*, *Ricinidae*, *Laemobothriidae*, *Gyropidae* с 3 подсемействами) и 47 родов, а Ischnocera на 3 семейства (*Philopteridae*, *Trichophilopteridae*, *Trichodectidae*) и 54 рода. Эвинг сделал попытку построения определительных таблиц до рода. Подотряды дифференцированы им на основании наличия или отсутствия нижнечелюстных щупиков, формы и положения усиков; семейства Amblycera — по признакам строения лапок, числу члеников нижнегубных щупиков, положению усиковых ямок, строению груди и брюшка, количеству брюшных дыхалец, строению верхней губы и размерам ротового отверстия; семейства Ischnocera — по признакам количества коготков, числу члеников и форме усиков, наличию или отсутствию боковых крючковидных выростов на передней части головы. Подсемейства и роды дифференцированы на основании разнообразных особенностей строения головы, груди и брюшка и их придатков, общей формы тела, сходства и различия полов, деталей внутреннего строения — гениталий самца, наличия или отсутствия пищеводных (=язычковых) желез и гастрических (=зобных) зубцов. В приводимой Эвингом родовой таблице *Philopteridae* определенное разделение между парными категориями дано не во всех случаях; трудность разделения отчасти преодолевается, по мнению автора, названием групп хозяев, которыми ограничивается распространение родов.

Келер (1939) делит отряд на подотряды Philopterida, соответствующий Ischnocera, и Liotheida, равнозначный Amblycera. Первый подотряд распадается на надсемейство Trichodectoidea с семействами *Trichodectidae*, *Bovicolidae*, *Dasyonygidae* и надсемейство Nirmoidea с семействами *Trichophilopteridae*, *Goniodidae*, *Heptapsogastridae*, *Docophoridae*, *Giebeliidae*, *Docophoroididae*, *Nirmidae*, *Lipeuridae*, *Akidoproctidae* и *Nesiotinidae*; второй подотряд разделяется на надсемейство Gyropoidea с семействами

Gliricolidae, *Gyropidae*, *Boopidae*, *Trimenoponidae* и надсемейство Menoponoidea с семействами *Menoponidae*, *Ancistronidae*, *Physostomidae* и *Laemobothriidae*. Дифференциальная диагностика этих групп, за исключением Trichodectoidea (1938) и трех семейств Nirmoidea (1939), отсутствует.

Эйхлер (1941), принимая пухоедов в качестве одного из трех подотрядов Phthiraptera, а подотряды Келлога в качестве надсемейств, подразделяет надсемейство Ischnocera на 3 семейственных ряда, именно Goniodiformia с 3 семействами (*Heptapsogastridae*, *Goniodidae* и *Paragoniocotidae*), 12 подсемействами и 50 родами, Philopteriformia с 9 семействами (*Meinertzhageniellidae*, *Lipeuridae*, *Esthiopteridae*, *Acidoproctidae*, *Dahlemhorniidae*, *Degeeriellidae*, *Philopteridae*, *Docophoroididae*, *Giebeliidae*), 16 подсемействами и 90 родами, Trichodectiformia с 4 семействами (*Dasyonygidae*, *Bovicolidae*, *Trichodectidae*, *Trichophilopteridae*), 9 подсемействами и 29 родами, а надсемейство Amblycera также на 3 семейственных ряда, именно Menoponiformia с 7 семействами (*Somaphantidae*, *Menoponidae*, *Liotheidae*, *Trinotonidae*, *Tetrophthalmidae*, *Nesiotinidae*, *Ancistronidae*), 8 подсемействами и 47 родами, Laemobothriformia с 2 семействами (*Laemobothriidae*, *Ricinidae*) и 6 родами, Gyropiformia с 4 семействами (*Boopidae*, *Latumcephalidae*, *Gyropidae*, *Trimenoponidae*), 8 подсемействами и 24 родами. Автор не дает дифференциальной характеристики групп и считает введение триб, что частично им уже было сделано ранее (1937), пока еще несвоевременным.

Сеги (1944) придерживается в основном схемы Гаррисона, опуская многие недавно установленные роды, поскольку признаки их не облегчают идентификации видов.

Гопкинс и Клей (1952) принимают 3 подотряда: Amblycera с 6 семействами (*Menoponidae*, *Laemobothriidae*, *Ricinidae*, *Boopidae*, *Trimenoponidae* и *Gyropidae*) и 71 родом, Ischnocera с 3 семействами (*Trichodectidae*, *Philopteridae*, *Heptapsogasteridae*) и 128 родами и Rhynchophthirina с единственным родом семейства *Haematomyzidae*.

Упомянутые схемы классификации отражают в общем развитие систематической разработки группы, отличающейся в настоящее время, как указано, особенно интенсивным выделением родов (число которых уже более 250) и установлением более крупных таксономических категорий. Но вследствие слабой изученности фауны пухоедов (известных, например, не более чем с четверти всего видового состава птиц, если считать его за 10 000 видов) мы еще очень далеки от возможности построения более или менее полной системы этих паразитов.

Особенности распространения пухоедов по хозяевам, подмеченные уже Реди, привели к мысли о возможности привлечения паразитологического критерия для познания родственных отношений хозяев и решения зоогеографических вопросов. Эта мысль, которую на ряде примеров развивали Келлог (1896—1905, 1913, 1914) и Гаррисон (1911—1922) и поддерживают современные исследователи (Hopkins, Eichler, Clay, Timmermann и др.), основывается на том принципе, что эволюция пухоедов в связи с более однооообразными условиями окружающей их среды происходит более медленным темпом, чем эволюция их хозяев. Отсюда вытекает вывод, что часто более очевидное родство между паразитами отдельных видов или групп хозяев может служить показателем филогенетических связей между самими хозяевами. Положительное решение всех вопросов, связанных с классификацией и распространением паразитических животных, должно опираться, по моему мнению, прежде всего на точную диагностику вида и рода, представляющую наиболее трудную область система-

тики данных организмов. В этом отношении систематика пухоедов оставляет желать еще многого, ибо идентификация видов по данным им описаниям нередко гадательна или даже невозможна. Отсюда возникает необходимость ревизии таких видов для выявления или уточнения специфических признаков. При этом нужно принять во внимание возможность встречаемости биологических видов, установление которых требует экспериментального метода, доказательства физиологической адаптации путем перекрестного заражения хозяев. Не лучше обстоит дело и с родовой систематикой, поскольку многие роды установлены на основании недостаточно прочных или точных морфологических признаков. Отсутствие более или менее общего признания многих родовых и, как следствие, более крупных таксономических группировок связано как с различным фактическим материалом, так и с различной их оценкой.

Весьма значительное расхождение мнений достаточно иллюстрировать несколькими примерами. Эвинг подразделял семейство *Trichodectidae* на 14 родов (1936) и семейство *Gyropidae* на 3 подсемейства и 9 родов (1924), тогда как Вернек (1936) принял первое семейство с единственным родом *Trichodectes* и свел во втором семействе 9 родов до 4, опуская подсемейства, ввиду недостаточно значимых признаков и наличия переходов. Келер (1938) рассматривал семейство *Trichodectidae* в качестве надсемейства, разделяя его на 3 семейства, 4 подсемейства и 24 рода, а Эйхлер (1941) ввел даже семейственный ряд Trichodectiformia с 4 семействами, 9 подсемействами и 29 родами. В результате ревизии пухоедов *Goniodes* с куриных Келер (1939) относит 26 видов к 10 родам, между тем как Клей (1940), исследовав 61 вид, считает возможность выделения каких-либо новых родовых группировок сомнительной. Вернек и Томпсон (1940) оставляют под вопросом целесообразность соединения пухоедов австралийских сумчатых в особое семейство *Boopidae*, используя это название только для удобства обозначения, и выделяют этих паразитов в 7 родов. Эйхлер (1941) подразделяет пухоедов австралийских сумчатых на 2 семейства с 2 подсемействами и 8 родами, относя их к семейственному ряду Gyropiformia. Клей (1947) считает 24 из 70 описанных родов *Menoponidae* очевидными или несомненными синонимами, а классификацию Эйхлера, по крайней мере в отношении этого семейства, мало соответствующей фактам.

В развитии систематики пухоедов наряду со здоровой тенденцией к установлению и критической оценке признаков нельзя не отметить тормозящих обстоятельств, проявляющихся в том, что обоснования к выделению ряда новых, более или менее крупных таксономических групп и отдельных схем классификации по существу или не выдерживают критики, или вовсе отсутствуют. При современном состоянии систематико-фаунистической работы, когда фауна пухоедов еще далеко не полно охвачена исследованием и требуется основательная ревизия в целях установления рациональной систематики их, существующие схемы классификации этих паразитов еще мало отражают действительные родственные отношения и могут рассматриваться только как более или менее произвольные. История развития систематики показывает необходимость возможно более всестороннего познания форм, ведущего к более полному познанию их естественных связей. Систематика с ее целью построения естественной системы, отражающей пути эволюции, должна основываться на принципе глубокого всестороннего изучения организмов с учетом условий их существования и строиться на сравнительном анализе и синтезе специфических структурных и биологических признаков. Что

касается пухоедов, то на современном уровне изучения этой группы насекомых в основу построения естественной системы их может быть положен почти исключительно морфологический критерий, ибо палеонтологические сведения о пухоедах отсутствуют, а история развития и биология их исследованы еще только в общих чертах. Для понимания филогении пухоедов внешняя морфология, на которой главным образом строится за рубежом современная их систематика, оказывается недостаточной. Естественно, что родственные отношения пухоедов могли бы быть полнее поняты, исходя из оценки признаков как наружного, так и внутреннего строения этих паразитов. С этой точки зрения морфологический метод систематики пухоедов не должен быть сужен до внешней морфологии, а, наоборот, дополнен широким сравнительным исследованием анатомии с возможными физиологическими толкованиями.

МОРФОЛОГИЯ

Пухоеды характеризуются рядом особенностей своей внешней и внутренней организации, связанных с различным образом паразитической жизни на птицах и млекопитающих. Морфологически они распадаются на две крупные систематические группы — Amblycera и Ischnocera, а экологически — на группы перовиков и волосовиков.[1]

ВЗРОСЛОЕ НАСЕКОМОЕ

Наружное строение

Пухоеды — мелкие насекомые, около 1—11 мм длиной и 0.5—3 мм шириной. В каждой из двух упомянутых выше систематических групп величина видов значительно варьирует, но перовики отличаются более широкими колебаниями ее, чем волосовики, которые по длине не превышают 4 мм. Самцы чаще мельче самок. Тело пухоедов, как у вшей, уплощено в спинно-брюшном направлении, но уплощенность брюшка более или менее стушевывается в зависимости от степени созревания половых продуктов, особенно у самок. Форма тела довольно разнообразная, варьирует от узко продолговатой до широко яйцевидной (рис. 1—9). Все три основных отдела тела — голова (caput), грудь (thorax) и брюшко (abdomen) — ясно отграничены, но слабо подвижны, так как соединены, соответственно, один с другим сравнительно широко.

Наружный покров, или кожа, часто толстый и очень эластичный, что наблюдается у многих *Philopteridae*, *Trichodectidae* и *Gyropidae*, или более тонкий и хрупкий, как например у многих *Menoponidae*, всегда местами или на большей части всех отделов тела в разной степени склеротизован. Он образован, как и у других насекомых, из однослойного (разного по форме клеток) гиподермального эпителия, выделяемой им наружу кутикулы, неравномерной по толщине, и очень тонкой подстилающей его базальной мембраны.

Исследования наружного слоя кожи в последнее время дали еще новые факты. Считали, что он состоит из тонкого поверхностного и толстого, ясно слоистого, внутреннего пласта. Однако при окраске кутикулы *Eomenacanthus stramineus* гематоксилином Эрлиха и оранжем G дифференцируются три пласта — верхний (эпикутикула), средний и наиболее развитый (экзокутикула) и нижний (эндокутикула), пронизанные возникающими от гиподермальных клеток поровыми канальчиками

---

[1] Названия «перовики» и «волосовики» вводятся здесь для групп пухоедов, живущих, соответственно, в оперении (на птицах) или в шерсти (на млекопитающих). Прежнее разделение этих паразитов на «пероедов» и «власоедов» не согласуется с их типами питания. По современным исследованиям, среди «пероедов» имеются группы, питающиеся в основном кровью, а «власоеды», как правило, волосом не питаются.

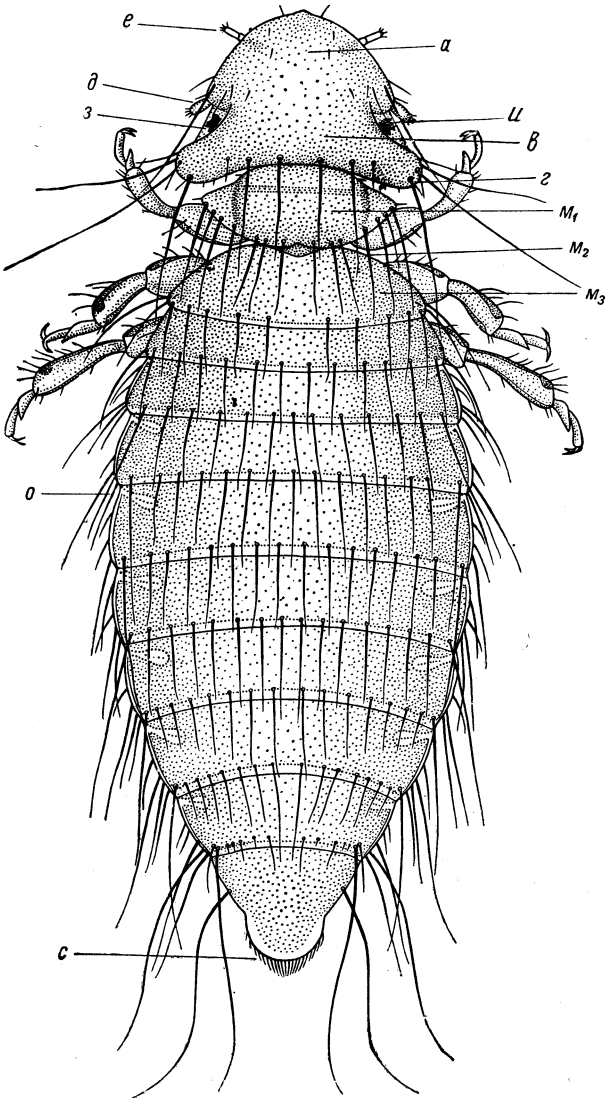


Рис. 1. *Menopon gallinae* (L.) (Amblycera), самка, длина 1.8—2.0 мм.

а — лоб, *б* — наличник, *в* — темя, *г* — висок, *д* — усик, *е* — нижнечелюстной щупик, *ж* — присосковидные разращения верхней губы, *з* — глаз, *и* — глазничная выемка, *к* — верхняя продольная полоска, *л* — затылочная полоска, M_1, M_2, M_3 — передне-, средне- и заднегрудь, M_{2+3} — заднегрудной комплекс, *н* — плейрит заднегрудного комплекса, *о* — брюшной плейрит, *п* — тергальная сплошная пластинка брюшка, *р* — пустула, *с* — бахрома мелких щетинок, *т* — дыхальце.

(Webb, 1947). При трихромовой окраске в кутикуле различаются четыре слоя — эпикутикула, экзокутикула, мезокутикула и эндокутикула, которые неодинаково и не везде все вместе развиты (Neuffer, 1954). Твердые и крепкие участки кутикулы — склериты — состоят главным образом из экзокутикулы, мягкие и эластичные участки — перепончатые, или мембранозные, — образованы преимущественно из эндокутикулы. Склеротизованные участки кутикулы в виде различной величины и формы полосок или пластинок усиливают твердость наружного скелета, служащего вместе с тем для прикрепления мышц. Такие участки обыкновенно пигментированы, и окраска их варьирует от светло-желтой до бурой или почти черной. Редко наружный покров почти или совсем бесцветный. Кутикула гладкая или имеет различную скульптуру, преимущественно штриховатую, ячеистую, сетчатую, точечную или чешуевидную (рис. 10—12). На разных участках тела скульптура может быть неодинаковой; например, у многих *Philopteridae* на склеротизованных местах кожи она гладкая или точечная, а на несклеротизованных—штриховатая (рис. 10). Скульптура придает покрову бо́льшую крепость и способствует лучшему удерживанию и движению пухоедов в шерсти или в оперении. Благодаря склеротизации и общему строению покрова кутикула оказывается механически очень прочной и химически очень устойчивой.

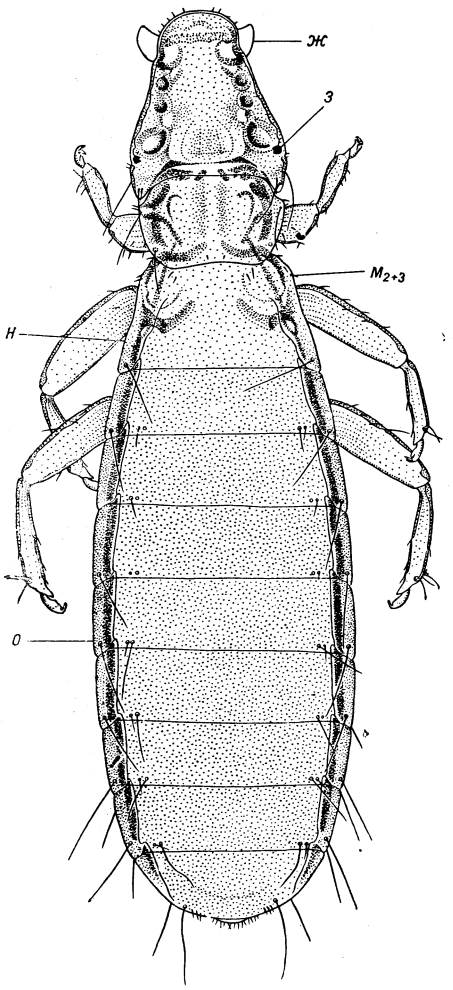


Рис. 2. *Ricinus ivanovi* Blag. (Amblycera), самка, длина 4.5 мм. Обозначения см. рис. 1.

Придатки кожи весьма разнообразны по форме, величине и пигментации. Они бывают в виде тонких и мелких волосков, волосовидных, шиповидных, игловидных и булавовидных щетинок разной степени эластичности или конусовидных и пальцевидных шипов, посаженных поодиночке, скоплениями или рядами (рис. 1, 2). Эти придатки имеются на всех отделах тела, часто многочисленны и направлены прямо назад, вперед или вбок, под острым углом или почти вертикально. Среди них различают шипики, образованные одной кутикулой (ненастоящие волоски, т. е. по существу форма скульптуры), развивающиеся из трихогенной и тормогенной клеток волоски, щетинки и шипы, сидящие в лунках (theca), иногда на сосочковидных выступах или на светлых округлых участках, называемых пустулами, и несочлененные выросты

(шиповидные и др.) с полостью, связанной с общей полостью тела. Кожные придатки, соответствующие, по Насонову (1901), хетоидам, дерматохетам и соматохетам, составляют механо-чувствительный аппарат, служащий насекомым для ориентировки в оперении или шерсти хозяев. Хетотаксия самцов и самок неодинакова. Между чувствительными придатками кожи (настоящими волосками) имеются осязательные, распределенные по всему телу, и химические (вкусовые и др.), расположенные на верхней и нижней губах, нижнечелюстных щупиках, усиках и брюшке. Кожными производными являются отдельные амфинематические сколопидии и хордотональные органы (из нескольких сколопидиев), размещенные на всех основных отделах тела (например, усиковые, ножные), джонстонов орган на втором членике усика (pedicellus) и эпифарингеальные органы (три у Amblycera, два у Ischnocera).

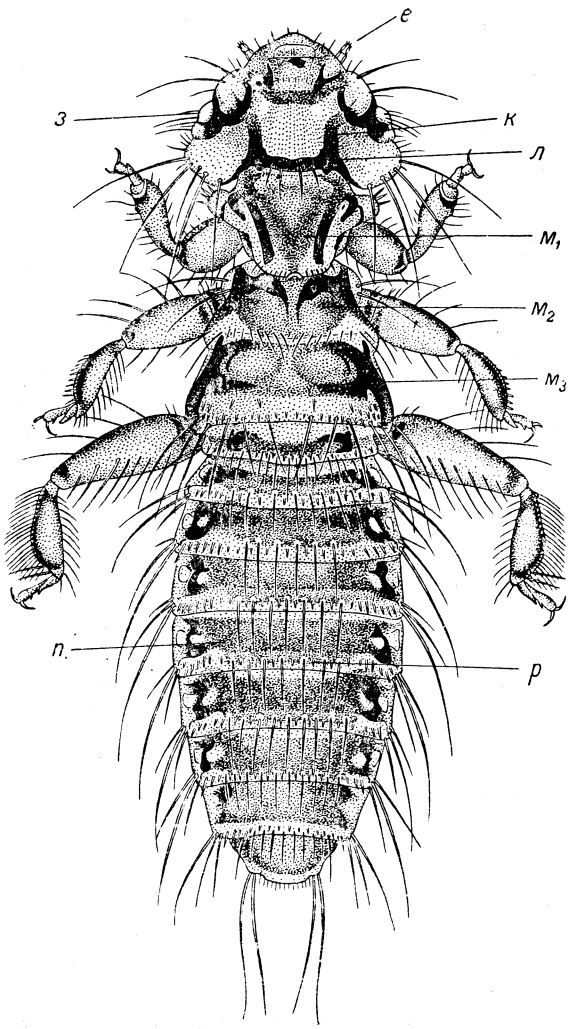


Рис. 3. *Trinoton anserinum* (Fabr.) (Amblycera), самка, длина 5.9—6.2 мм. Обозначения см. рис. 1.

Наружный скелет образует более или менее склеротизованные и несклеротизованные внутренние выросты, которые вместе представляют собой внутренний скелет, или эндоскелет. Местами наружный покров соединен с мышцами (посредством тонофибрилл), нервными узлами и соединительнотканными лигаментами.

Голова прогнатического или ортопрогнатического типа, по отношению к величине тела довольно большая, наиболее широкая обычно в своей задней половине. Форма головы весьма разнообразна, например: полулунная, трапециевидная, конусовидная, треугольная, пятиугольная, почти прямоугольная или квадратная. Иногда голова с асимметричной передней частью (рис. 15). Верхняя и нижняя поверхности ее слабо выгнуты (рис. 59) или почти параллельны.

Переднюю половину головы составляют лоб (frons), наличник (clypeus) и щеки (genae), а заднюю — виски (tempora), темя (vertex), затылок

(occiput), скулы (buccae) и горло (gula). Эти области, обозначаемые по общепринятой терминологии,[1] бывают частью разделены швами, являющимися линиями прерванной или слабой склеротизации кутикулы, в большинстве же они непосредственно переходят одна в другую. Часть верхней поверхности головы между глазами и впереди их называется лбом (рис. 1, 17, 18). Наличник, или клипеус (рис. 4, 5), — часть поверхности между лбом и верхней губой, нередко сильно развит и отграничен от лба явственным, особенно на боках, наличниковым швом (рис. 13), часто несет наличниковые пластинки (рис. 5) и иногда имеет чешуевидную (рис. 8), зубчатовидную или поперечно штриховатую скульптуру. Нередко наличник переходит в складку, принимаемую (Kéler, 1938d) за гомолога наличничка (clypeolus) сеноедов, к переднему краю которой и примыкает в таком случае верхняя губа. Передний край головы (лба или наличника) в различной степени вогнутый, выгнутый или прямой. Щеки — нижние боковые части передней половины головы — разделены срединным ротовым желобком, называемым также пульвинусом (pulvinus), или слиты. Виски — верхние боковые части задней половины головы — часто выдаются в виде округленных (рис. 1), угловатых (рис. 4) или клиновидно вытянутых вбок и назад лопастей. Между висками и позади лба лежит темя (рис. 1), переходящее в наклонный к шее затылок (рис. 59).

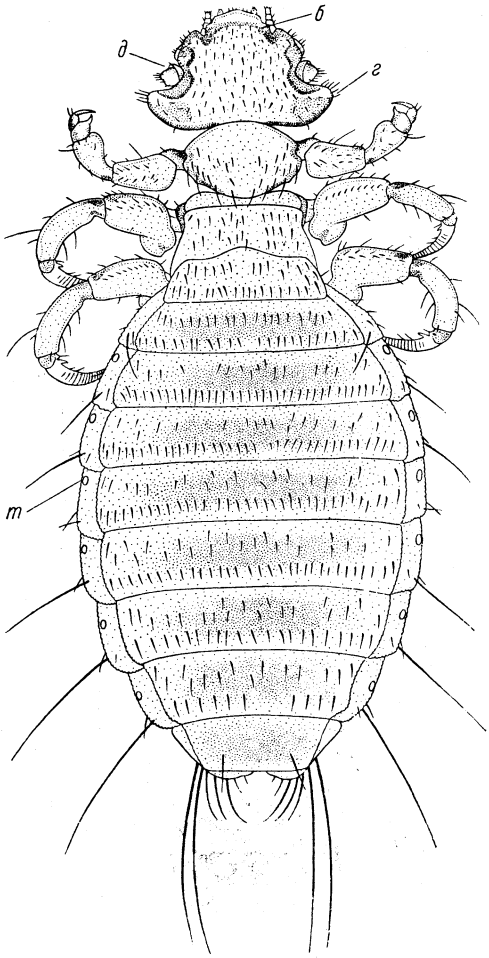


Рис. 4. *Gyropus ovalis* N. (Amblycera), самка, длина 1.3—1.4 мм. Обозначения см. рис. 1

Горло — серединная часть нижней поверхности головы — ограничено нижней губой и задними боковыми частями, называемыми скулами (рис. 16), нередко имеет разнообразную по форме горловую (или глоточную) пластинку, часто видимую на препаратах также сверху (рис. 5). В зависимости от характера угловатости задней части головы различают два угла: височный и затылочный (или скуловой).

Иногда голова несет зубцевидные, шиповидные или крючковидные выросты, называемые по месту их положения лобными, наличниковыми

[1] Попытки иного обозначения (толкования) отдельных частей головы (Cope, 1940, 1941; Risler, 1951; Symmons, 1952), отчасти противоречивые, нуждаются в еще более глубоких сравнительных исследованиях ее структурных вариаций.

(рис. 13), щечными (рис. 16), постпальпальными (рис. 19), горловыми. У Ischnocera часто имеются двоякого рода боковые придатки, расположенные впереди основания усиков: конусы (coni, s. clavi; рис. 16), являющиеся продолжением бокового края головы, и трабекулы (trabeculae; рис. 5), задний край которых связан с передним краем основного членика

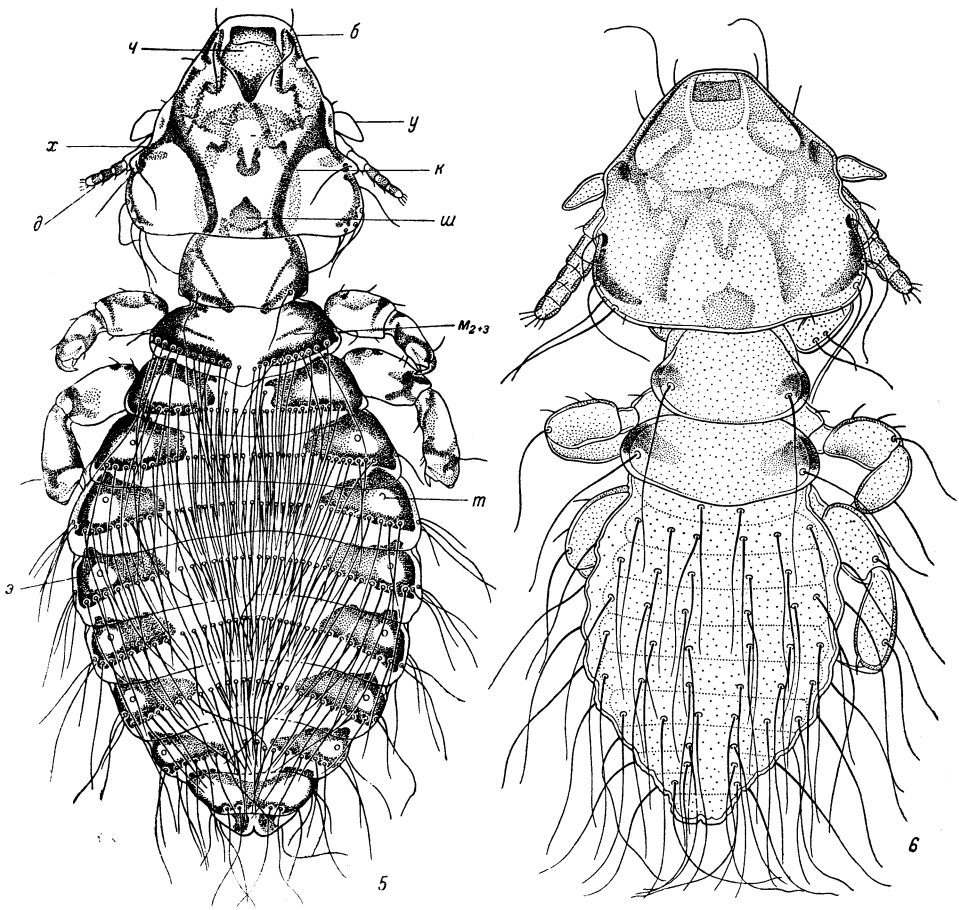


Рис. 5, 6. *Philopterus ocellatus* N. (Ischnocera): 5 — самка, длина 2.7 мм; 6 — молодая личинка, длина 1.0 мм.

у — трабекула, *ф* — лобная полоска, *х* — глазничная полоска, *ц* — височная полоска, *ч* — наличниковая (клипеальная) пластинка, *ш* — горловая пластинка (просвечивающая снизу), *щ* —плейрит переднегруди, *ы* — грудные тергальные пластинки, *э* — тергальная боковая пластинка брюшка, *ю* — тергальная срединная пластинка брюшка. Остальные обозначения те же, что на рис. 1—4.

усика. Эти образования заметно варьируют по величине и форме (конусовидные, треугольные и др.). В роде *Philopterus* (s. str.) они хорошо развиты (рис. 23) и трабекулы подвижны; функция последних до сих пор остается неизвестной. Большинство родов характеризуется развитыми конусами. У Ischnocera наличник и наличничек вместе с щечными лопастевидными выростами (рис. 16) образуют серединный ротовой желобок, служащий для направления пера или волоса к верхним челюстям, или же представляют собой складку, которая по своей струк-

туре приспособлена, очевидно, для плотного сцепления с пером. Щечные лопастевидные выросты и наличничек у некоторых *Trichodectidae* имеют поперечно штриховатую или чешуевидную скульптуру.

Глаза (oculi) редуцированы, с одной-двумя оптически анизотропными линзами, различной формы и величины, обыкновенно пигментированы

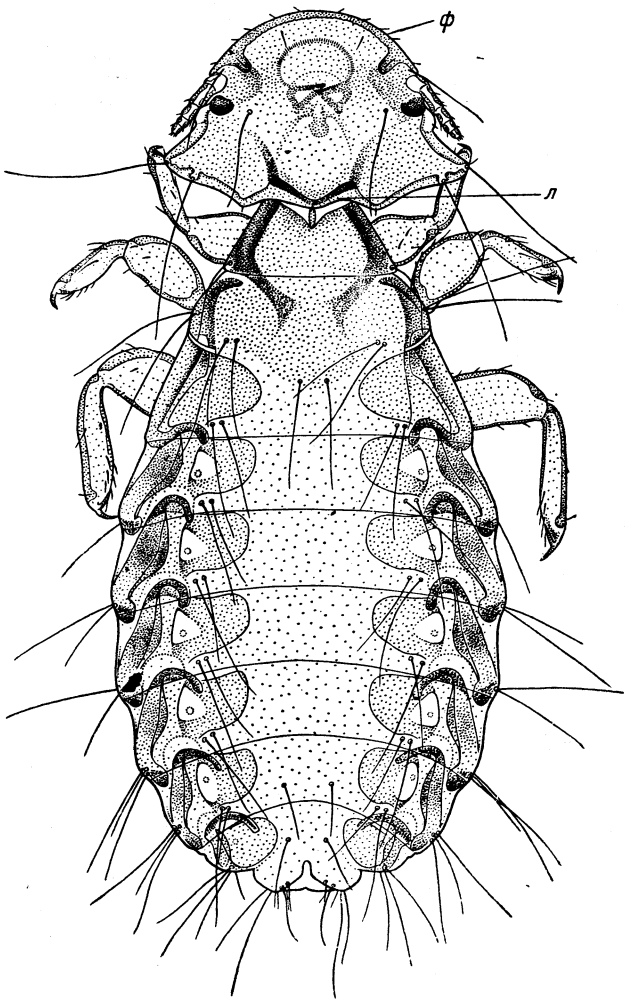


Рис. 7. *Goniodes bychovskyi* Blag. (Ischnocera), самка, длина 2.4—2.6 мм. Обозначения см. рис. 5 и 6.

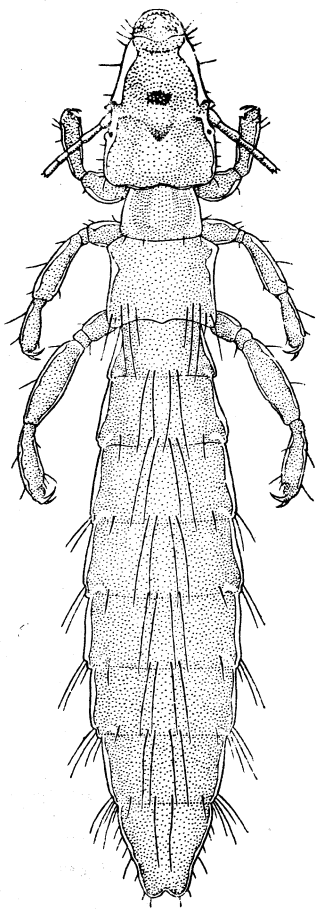


Рис. 8. *Ardeicola expallida* Blag. (Ischnocera), самка, длина 3.1—3.2 мм. Обозначения см. рис. 5 и 6.

(рис. 1, 20). Они расположены на боках головы впереди висков или на них, выдаются за край или лежат в боковой более или менее глубокой глазничной выемке (sinus orbitalis; рис. 1) и нередко у Amblycera частично прикрыты снизу нижней стенкой усиковой ямки или височным краем. Часто глаз не занимает целиком всей выемки; в таком случае перед ним остается различной ширины щель, называемая предглазничной. Глаза имеются почти у всех видов и легко распознаются по обычно заключенному в них черному пигменту (рис. 20). Они служат для вос-

приятия света и тени и направления движения. Некоторые виды пухоедов считаются безглазыми. При исследовании с помощью поляризационного микроскопа таких безглазых видов, как *Gyropus ovalis* и *Gliricola porcelli*, удалось установить, что у первого вида действительно нет даже никаких рудиментов глаз, тогда как у второго вида есть две, хотя и слабо выраженные, линзы (Wundrig, 1936).[1] Amblycera обладают редуцированными фасеточными глазами, состоящими из двух омматидиев. Ischnocera имеют однолинзовые глаза (pseudoocelli), которые, судя по их внутреннему строению (количеству зрительных клеток, положению чувствительной щетинки и паре зрительных нервов), сходному со строением глаз Amblycera, происходят из двух фасеток. Линзы бывают двояковыпуклыми, плосковыгнутыми и другой формы. Они часто направлены вершинами вперед или назад, иногда развиты неодинаково у самца и самки одного и того же вида Ischnocera. Глаза снабжены серединным или боковым чувствительным органом — волоском или щетинкой, находящимся у Amblycera нередко между линзами. В строении этого органа наблюдаются половые отличия, чаще у Ischnocera.

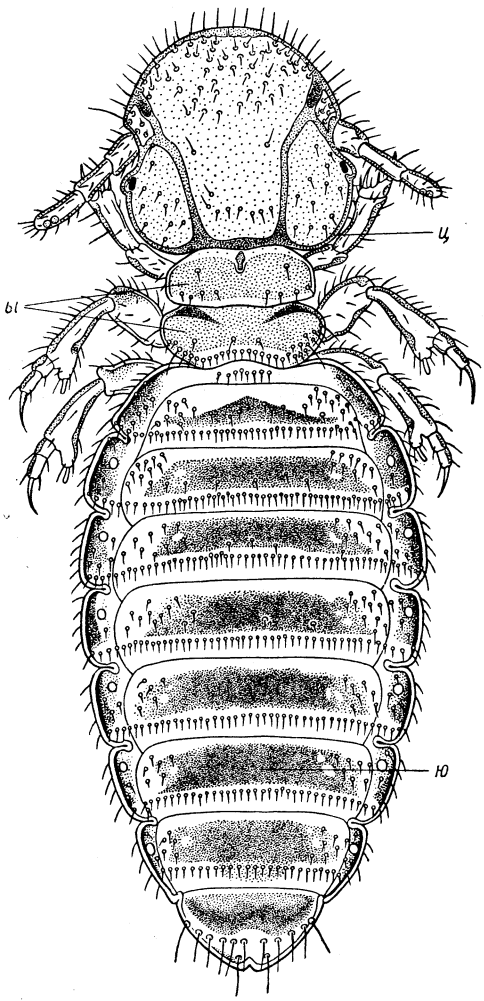


Рис. 9. *Bovicola equi* (L.) (Ischnocera), самка, длина 1.9—2.2 мм. Обозначения см. рис. 5 и 6.

Усики (antennae), или сяжки, причленены к бокам головы (рис. 5) или близ них на ее нижней поверхности (рис. 21). Они короткие, трех-, четырех- или пятичлениковые, варьируют по строению, в состоянии покоя часто лежат в усиковых углублениях (fossae antennales). У Amblycera усики четырех- или пятичлениковые, головчатые (a. capitatae) или булавовидные (a. clavatae), в покое скрыты в овальных ямках (рис. 21), расположенных по бокам нижней поверхности, или в бороздках на боках головы (рис. 19, 20). Усики Ischnocera трех- или пятичлениковые, нитевидные (a. filiformes), открыто выступают по бокам впереди глаз, прикреплены в усиковой выемке (sinus antennalis; рис. 22), переходящей в усиковый жело-

[1] Равным образом поляризационно-оптическим анализом было показано, что считавшаяся безглазой вошь *Haematopinus suis* имеет глаза, отличающиеся по положению и отсутствию пигмента от глаз *Pediculidae*.

бок на нижней поверхности головы. Они нередко характеризуются ясным половым диморфизмом (рис. 24—27), выраженным в форме и величине отдельных члеников и наличии на одном или двух члениках у самца придатков (рис. 24—26). Такими модифицированными усиками самец пользуется для поддерживания самки во время спаривания. Сенсориальный аппарат — обонятельные ямки и площадка с чувствительными придатками в виде волосков, щетинок и шипов — расположен на одном или двух последних члениках усика. Так, у *Gyropidae* на последнем членике имеется небольшая округлая ямка (рис. 60), у *Trichodectidae* — пло-

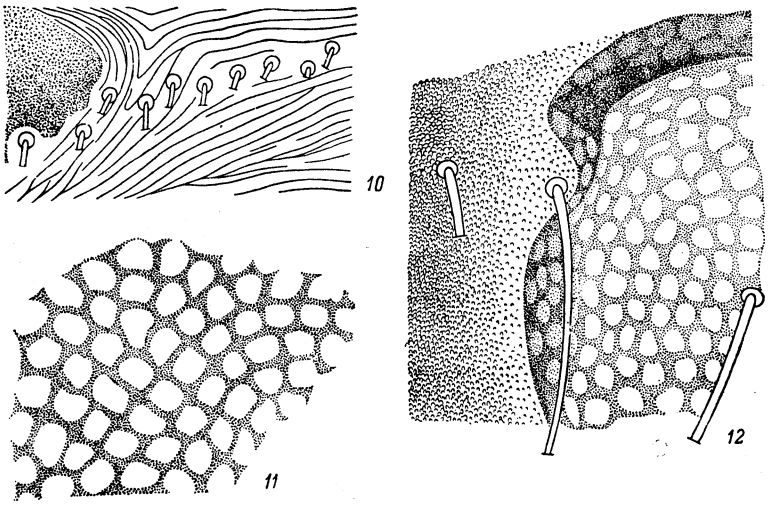


Рис. 10—12. Скульптура кутикулы: 10 — *Philopterus ocellatus* N., мягкая и склеротизованная части брюшного тергита; 11 — *Laemobothrion circi* (Geof.), брюшной тергит; 12 — *Falcolipeurus perspicillatus* (N.), более или менее склеротизованные части брюшного тергита.

щадка и две округлые или овальные ямки (рис. 26), у *Goniodinae* последний членик несет площадку и, так же как предпоследний членик, две округлые ямки (рис. 24). Усики приводятся в движение работой мышц двух члеников — первого, или основного (scapus), и второго, или ножки (pedicellus). Остальная часть усика, или жгут (flagellum), состоящая из одного, двух или трех члеников, мышцами, очевидно, не снабжена.

Ротовой аппарат — грызущего типа, расположен обычно на нижней поверхности головы, у Ischnocera чаще ближе к середине, а у Amblycera — к переднему краю ее, иногда же почти или совсем терминально, благодаря чему части его лежат спереди назад или сверху вниз. Он состоит из верхней губы (labrum), пары верхних челюстей — мандибул (mandibulae), пары нижних челюстей — максилл (maxillae) и нижней губы (labium), обслуживаемых системой мышц (рис. 13). Непарные придатки ротовых частей — подглоточник, или язык, или гипофаринкс (hypopharynx), и надглоточник, или эпифаринкс (epipharynx), — бывают сильно развиты. Ротовой аппарат пухоедов структурно наиболее сходен с ротовым аппаратом сеноедов.

Верхняя губа (рис. 28), функция которой сводится к придерживанию и проталкиванию пищевой массы, представляет собой обыкновенно хо-

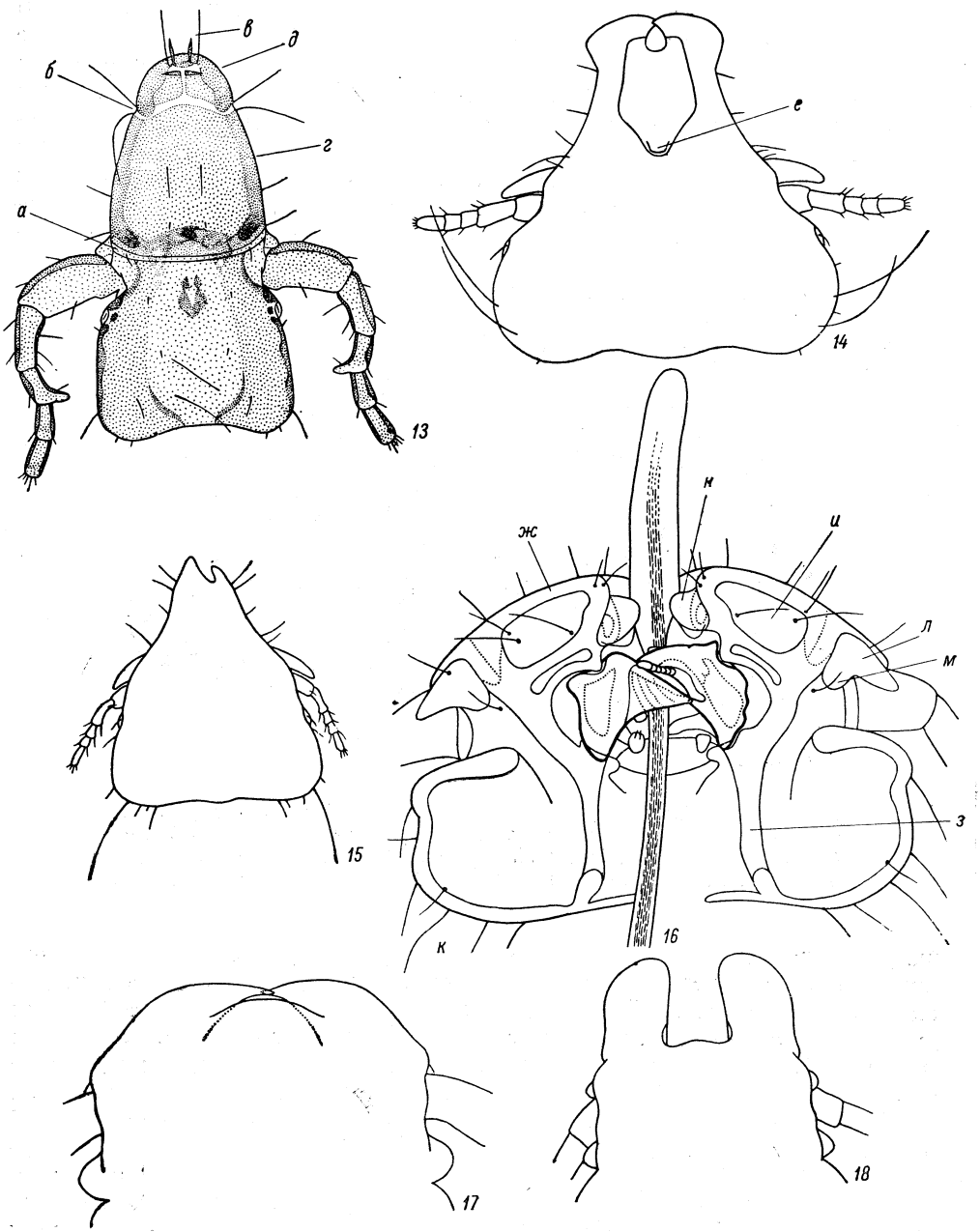


Рис. 13—18. Строение головы: 13 — *Columbicola columbae* (L.), голова самца; 14 — *Incidifrons pertusus gallinulae* Blag., голова самки; 15 — *Bizarrifrons magus* (N.), голова самки, асимметрия передней части (по Paine); 16 — *Trichodectes canis* (De Geer), голова самки, нижняя поверхность (способ закрепления пухоеда на волосе с помощью верхних челюстей и ротового желобка); 17 — *Ornithobius cygni* (L.), передняя часть головы самца; 18 — *Acidoproctus stenopyx* (Burm.), передняя часть головы самца.

а — лобный шов, *б* — наличниковый (клипеальный) шов, *в* — уплощенный шип наличника, *г* — лобная полоска, *д* — наличниковая полоска, *е* — гребневидный вырост наличниковой пластинки, *ж* — щечная полоска, *з* — нижняя продольная полоска, *и* — щека, *к* — скула, *л* — конус, *м* — щечный зубец, *н* — лопасть ротового желобка.

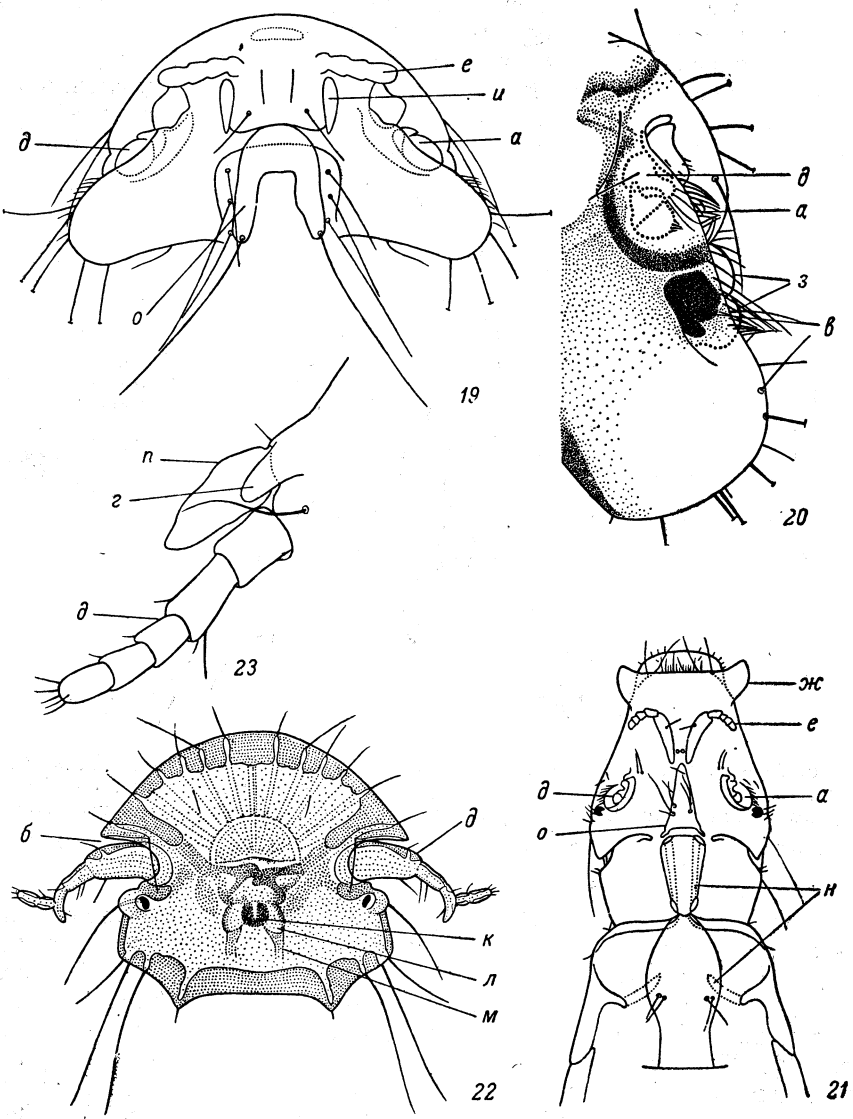


Рис. 19—23. Строение головы: 19 — *Menacanthus phylloscopi* Blag., голова самки, нижняя поверхность; 20 — *Trinoton querquedulae* L., боковая часть головы самца, нижняя поверхность; 21 — *Ricinus ivanovi* Blag., голова и грудь самки, нижняя поверхность; 22 — *Goniodes dissimilis* N., голова самца; 23 — *Philopterus ocellatus* N., боковая часть головы самки, нижняя поверхность.

а — усиковое углубление, *б* — усиковая выемка (синус), *в* — пигмент глаза, *г* — конус, *д* — усик, *е* — нижнечелюстной щупик, *ж* — присосковидные разращения верхней губы, *з* — глаз, *и* — постпальпальные отростки, *к* — глоточный склерит, *л* — язычковый склерит, *м* — прилежащая к нему аподема, *н* — стернальные серединные пластинки груди, *о* — горловая пластинка, *п* — трабекула.

рошо развитую лопасть, иногда (*Ricininae*) с выдающимися за боковые края головы разращениями, служащими в качестве присосок (рис. 2). Наружная стенка верхней губы бывает укреплена склеротизованными поперечными и боковыми полосками и покрыта чувствительными щетинками или волосками, мелкими ямками или бугорками.

Верхняя губа прикрывает более или менее массивные и сильно склеротизованные верхние челюсти (рис. 29). По общему контуру верхние челюсти неправильно трех- или четырехсторонние, более или менее асим-

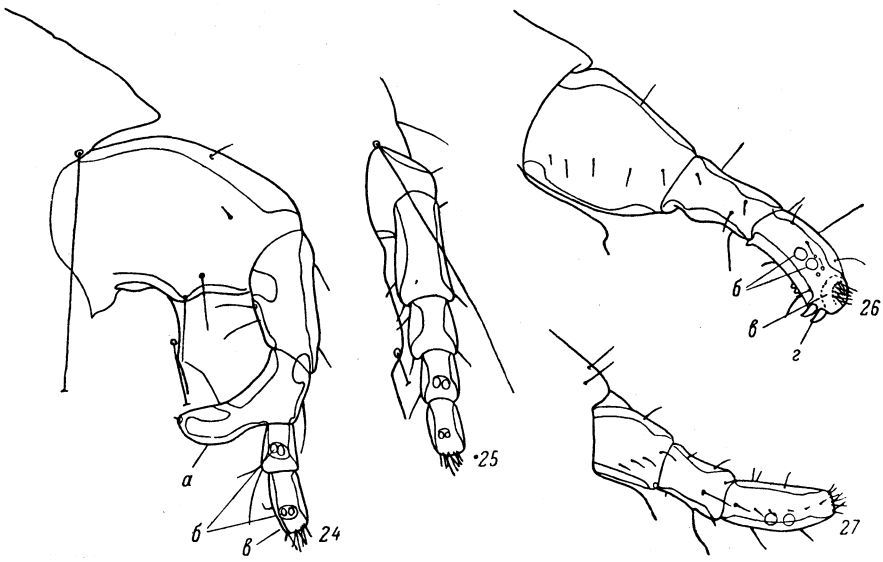


Рис. 24—27. Половой диморфизм усиков: **24** — *Goniodes bituberculatus* Rud., правый усик самца; **25** —*G. bituberculatus*, правый усик самки; **26** — *Trichodectes canis* (De Geer), правый усик самца; **27** — *T. canis*, правый усик самки.

а — придаток третьего членика усика, *б* — чувствительные (обонятельные) ямки, *в* — чувствительная площадка, *г* — шипы третьего членика.

метричные, одно-четырехзубчатые, с внешним задним головчатым или округленным сочленовным мыщелком (рис. 29), вложенным в суставную лунку задней аподемы головы (рис. 32), с внешней передней суставной лункой, в которую входит передняя аподема головы (рис. 32), и часто с внутренним базальным отростком (рис. 29), иногда сильно развитым (рис. 32). Дистальные зубцы неодинаковой величины, острые или тупые, гладкие (Amblycera) либо с косыми или поперечными бороздками, зарубками и зубчиками (большинство Ischnocera). Верхние челюсти у Amblycera расположены в горизонтальной плоскости (рис. 60), тогда как у Ischnocera они направлены вниз, иногда почти вертикально. Эти челюсти служат для захватывания, перегрызания и отрывания пищи, для прокалывания тканей и, кроме того, для закрепления самих пухоедов на перьях или волосах (Ischnocera) и иногда на коже (Amblycera: *Piagetiella*) хозяев. Они более развиты и склеротизованы у видов, питающихся кожными дериватами, тогда как у кровососущих видов характеризуются более удлиненными и острыми дистальными зубцами или базальными стилетовидными отростками.

Непосредственно под или за верхними челюстями помещаются сравнительно небольшие нижние челюсти, служащие для удержания, измель-

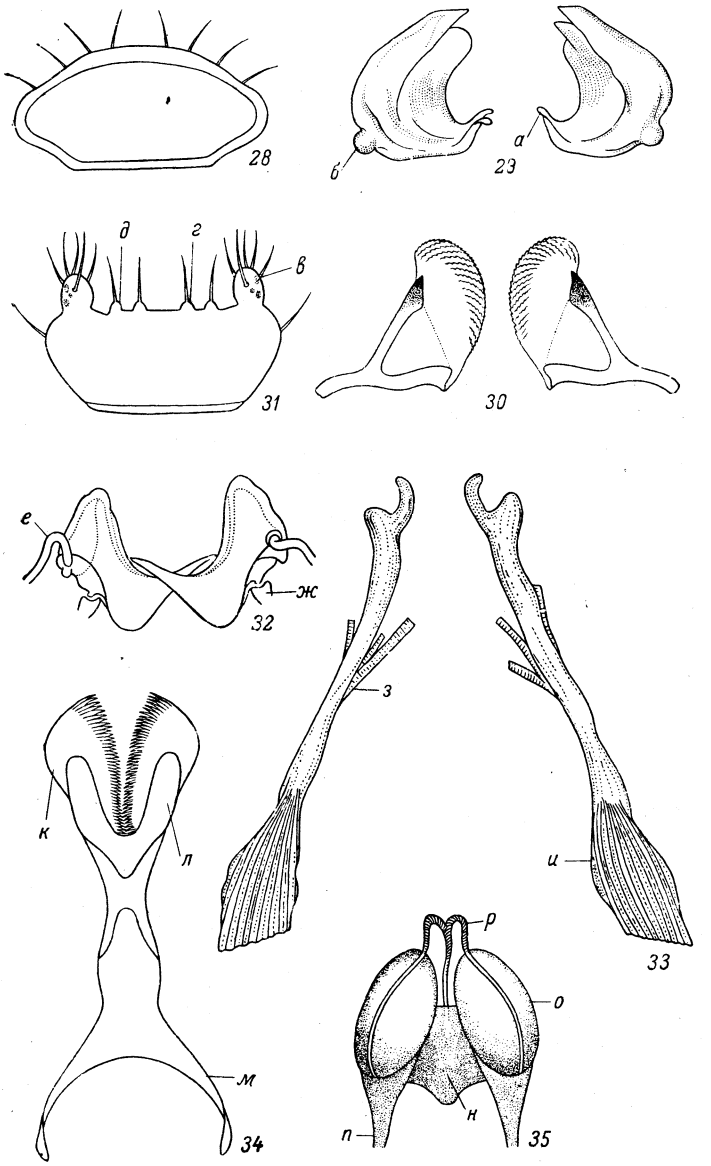


Рис. 28—35. Ротовые части и глоточный склерит: 28—31, 34 — *Gyropus ovalis* N., верхняя губа (28), верхние челюсти (29), нижние челюсти — наружные жевательные лопасти, или галеа (30), нижняя губа (31), глоточный склерит (34); 32 — *Ricinus dolichocephalus* (Scop.), верхние челюсти; 33 — *Ancistrona gigas* Pg., нижние челюсти — внутренние жевательные лопасти, или лацинии, или нижнечелюстные вилки (по Snodgrass); 35 — *Docophoroides pacificus* (Kell.). глоточный склерит, вид снизу (по Kellogg).

а — базальный отросток, *б* — шаровидный отросток, *в* — нижнегубной щупик, *г* — глосса, *д* — параглосса, *е* — передняя аподема, *ж* — задняя аподема, *з* — протракторные мышцы, *и* — ретракторные мышцы, *к* — подглоточник, *л* — передние и *м* — задние ветви глоточного склерита, *н* — глоточный склерит, *о* — язычковые склериты, *п* — прилежащие к ним аподемы, *р* — хитиновые нити.

чения и продвигания пищи. Часть нижней челюсти, принимаемая за наружную лопасть (lobus externus), или галеа (galea), склеротизована, обычно с зубчатым внутренним краем или рядами зубчиков (рис. 30). Зубчатые наружные лопасти довольно ясно заметны на тотальных, даже не обработанных щелочью, препаратах пухоедов. Внутренней лопастью (lobus internus), или лацинией (lacinia), считают тонкие хитиновые стержни (рис. 33) — нижнечелюстные, или лациниальные вилки (furcae maxillares), снабженные ретракторными и протракторными мышцами. Функция нижнечелюстных, обычно вильчатых, стержней еще не известна; предполагают, что они служат в качестве кирки. Лациниальные стержни, найденные у ряда видов Amblycera и Ischnocera, гомологичны свободным стержневидным внутренним лопастям нижних челюстей сеноедов. Некоторые авторы считают эти стержни независимыми органами и склонны принимать их за максиллулы или суперлингвы гипофарингеального или пятого сегмента головы насекомого (Cummings, 1913c) или за склериты гипофаринкса (Qadri, 1936b). С передним концом лацинии связана мешкообразная, часто двулопастная железа, функция которой не установлена (Symmons, 1952). Нижние челюсти Amblycera снабжены двух-, трех- или четырехчлениковыми щупиками (palpi maxillares), которые расположены на щупиконосцах (palpigeri) и часто выдаются за боковые края головы. Членики щупиков почти цилиндрические, неодинаковой величины, с чувствительными щетинками или волосками.

Нижняя губа (рис. 31), прикрывающая снизу или сзади нижние челюсти и подглоточник, представляет собой обычно хорошо развитую лопасть, часто образованную из подподбородка (submentum) и подбородка (mentum). Дистальный ее край с двумя или несколькими маленькими выростами, из которых внешние являются нижнегубными щупиками (palpi labiales), а внутренние принимаются за язычки — глоссы (glossae) и придаточные язычки — параглоссы (paraglossae). Щупики у Amblycera одно-двучлениковые, варьируют по форме и величине; у Ischnocera они одночлениковые, цилиндрические. Нижняя губа и щупики несут чувствительные волоски или щетинки. Функция нижней губы, очевидно, аналогична функции верхней губы.

Подглоточник состоит из двух или нескольких более или менее развитых лопастей, надглоточник одно- или двулопастной. У *Gyropus ovalis* первый (рис. 34) образован из двух хорошо развитых гребневидных лопастей, неразрывно соединенных с глоточным склеритом и нижней губой (рис. 59), а второй представлен маленьким склеротизованным выростом (рис. 58).

К опорным образованиям головной капсулы относятся склеротизованные участки наружного покрова и его выросты, направленные в полость головы. Такие участки в виде полосок или пластинок, часто представляющих собой внутренние гребневидные утолщения кутикулы, особенно выражены у Ischnocera. В этой группе система полосок, сливающихся одна с другой и образующих утолщения или узлы (nodi), составляет как бы непрерванный остов. Передняя половина головы, в соответствии с особенностями ее строения, бывает окаймлена переднекрайней полоской (называемой также усиковой, наличниковой, лобной, лицевой, эпистомой или предусиковой краевой). Эта полоска, огибая лоб, становится лобной (рис. 7), цельной или прерванной посередине. Прерываясь на наличниковом шве, она подразделяется на лобную часть, представляемую боковыми полосками лба (рис. 13), и наличниковую часть в виде цельной полоски или боковых полосок наличника. Переднекрайняя полоска

часто образует перед усиками направленные назад выпячивания, называемые предусиковыми узлами, которые иногда соединены или продолжены поперечной полоской. Усиковые полоски укрепляют усиковые ямки, бороздки или выемки. Глазничные полоски (рис. 5) расположены перед глазами, височные полоски (рис. 9) окаймляют виски, затылочная полоска проходит по краю затылка. Верхние продольные полоски (рис. 5), отграничивающие виски от темени, сливаются с затылочной полоской и глазничными полосками или предусиковыми узлами и глазничными полосками; нередко они выражены лишь частично. Нижние продольные полоски (рис. 16), отделяющие скулы от горла, образуют задние верхнечелюстные аподемы и сливаются со щечными полосками, которые дают передние аподемы верхних челюстей.

Внутренний скелет головы — навес, или тенториум (tentorium), служащий для прикрепления мышц и поддержания органов, образован более или менее глубоко вклинивающимися в ее полость передними и задними выростами наружного скелета. Навес — с мостиком, у Amblycera полный, различный по форме и степени развития составляющих его частей, в некоторых родах *Menoponidae* (*Colpocephalum*, *Menopon* и др.) очень сходный по типу с навесом сеноедов, у Ischnocera неполный, сравнительно однообразный (Symmons, 1952). Так, у *Trimenopon hispidum* навес представляет две узкие в средней части продольные ветви, соединенные тонкой срединной поперечной ветвью; с задней частью продольных ветвей находится в связи одна пара аподем и с передней частью — две пары аподем, с которыми сочленены верхние челюсти (Stöwe, 1943). Навес *Bovicola caprae* редуцирован и состоит из двух раздельных частей: передних склеротизованных ветвей и задних несклеротизованных тонких ветвей, слитых над подглоточным узлом в мостик, связанный с глоточным склеритом (Risler, 1951). Передние тенториальные ямки (fossae tentorii anteriores), от которых начинаются передние ветви навеса, как и задние тенториальные ямки (fassae tentorii posteriores), от которых возникают задние ветви навеса, расположены на вентральной поверхности.

Типы хетотаксии головы весьма разнообразны. В отдельных группах пухоедов расположение и количество некоторых щетинок довольно постоянны. В систематических целях различают лобные, наличниковые, глазные, височные, теменные, затылочные, горловые, скуловые и щечные волоски, щетинки или шипы.

Грудь (рис. 3) нередко сохраняет присущую большинству насекомых сегментацию, подразделяясь на три явственных сегмента — переднегрудь (prothorax), среднегрудь (mesothorax) и заднегрудь (metathorax), и лишена каких-либо рудиментов крыльев (в любой фазе развития). У большинства Ischnocera (рис. 5—8) и некоторых Amblycera (рис. 2) два последних сегмента сращены в один заднегрудной комплекс — птероторакс (pterothorax) или синторакс (synthorax). Среднеспинка (mesonotum) бывает сильно редуцирована, как например у *Gyropidae* и *Trichodectidae*.

В этой связи следует указать, что часть груди *Trichodectes canis*, обозначенная Шонг Линг-Тингом (Chong Ling-Ting, 1941) как тергальный склерит синторакса (рис. 37), представляет собой редуцированную спинку среднегруди. Переднегрудь, соединенная с головой короткой и часто прикрытой ею сверху шейной частью или шеей (collum, cervix), всегда ясно отграничена, варьирует по форме от почти квадратной до почти округлой, обычно у́же головы. Заднегрудь или заднегрудной комплекс — разнообразной формы, иногда не прерваны по контуру с брюшком.

Спинка (notum), или тергит, грудка (sternum), или стернит, и бочки (pleurae), или плейриты, всех сегментов груди более или менее склеротизованы. На груди могут быть поперечные или продольные, парные или непарные, серединные или боковые тергальные (рис. 9, 36) и стернальные (рис. 21, 33) пластинки или пятна. Бочки груди несут эпистерны (episternum; рис. 36, 37) и эпимеры (epimerum), подразделенные плейральным швом, идущим к тазиковому отростку, сочленовному с тазиком. Эпистерны среднегруди и заднегруди часто образуют отростки, проходящие между передними и средними, средними и задними тазиками и интерпретируемые как потерявшие связь с тазиками трохантины (trochantin; рис. 37). На переднегруди бывают боковые шейные, или латероцервикальные, склериты и спинной шейный, или дорсо-цервикальный, склерит. Иногда присутствует срединный спинной грудо-брюшный склерит. Эндоскелет состоит из внутренних выростов наружного покрова, имеющихся на всех сегментах груди. Среди этих выростов, в большинстве случаев служащих для прикрепления мышц, различают эндоплейриты, эндофрагмы и фурки.

Скелетная мускулатура груди состоит из групп различных по функции мышц. Различают дорсальные продольные мышцы, вентральные продольные мышцы, к которым относят характерные фурко-коксальные, дорсо-вентральные мышцы (терго- и плейро-коксальные, сегментальные терго- и плейро-фуркальные, многочисленные интерсегментальные, терго-плейральные), ножные мышцы, поперечные мышцы. Среднегрудные дорсальные продольные мышцы отсутствуют. У Ischnocera нет идущих к голове вентральных продольных мышц, как полагают, в связи с редукцией тенториума (Mayer, 1954).

На груди имеется одна пара «переднегрудных» дыхалец, или стигм (stigmata), которые относят в последнее время к среднегруди (Kéler, 1938d; Cope, 1940; Chong Ling-Ting, 1941). Заднегрудные дыхальца найдены у *Esthiopterum diomedeae* (Cope, 1940), что может указывать на вероятность присутствия их и у других, по крайней мере близких, видов птичьих Ischnocera.

Хетотаксия груди — различного типа, чаще развита слабо или умеренно. Тергальные, плейральные и стернальные щетинки, волоски и шипы, расположенные отдельно, группами или рядами, обозначают по месту их положения, различая шейные, дыхальцевые, передние и задние угловые, боковые, срединные и заднекрайние.

Ноги (pedes; рис. 39—47) прикреплены к бокам нижней поверхности сегментов груди. Они сравнительно короткие, увеличиваются в размерах от передних к задним и состоят, как обычно у насекомых, из пяти члеников: тазика или коксы (coxa), вертлуга (trochanter), бедра (femur), голени (tibia) и лапки (tarsus).

Прочно сочлененные с грудью тазики, как правило, короткие, усеченно конусовидные шаровидные или боченковидные, редко с придатками. Вертлуг небольшой, дистально косо усеченный. Бедра варьируют по величине и форме от коротких и толстых, почти яйцевидных, до длинных и почти цилиндрических, иногда снабжены придатками или поперечно бороздчатые. Голени обычно более короткие, чем бедра, и узкие. Они часто дистально расширены и несут на внутреннем крае шиповидные отростки (шпоры), иногда изогнуты (рис. 40), редко с дистальным пальцевидным внутренним выростом (рис. 46, 47) или поперечно бороздчатые. Лапки состоят из двух ясно разделенных или слитых члеников, снабжены одним-двумя коготками, иногда сильно редуцированными, одним-двумя

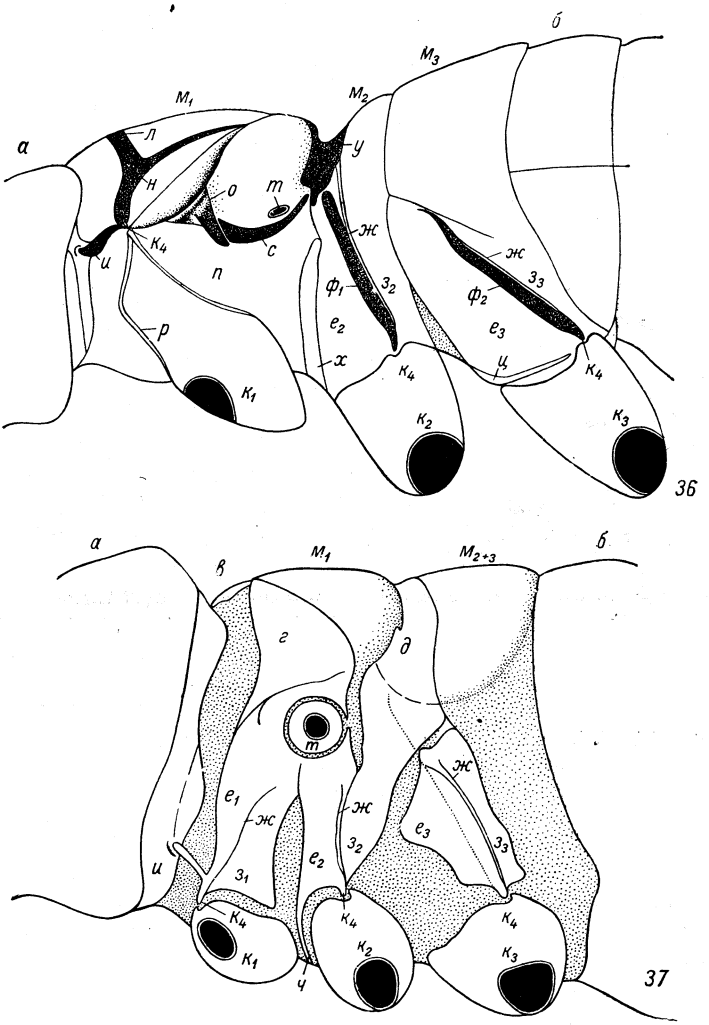


Рис. 36, 37. Строение груди. (По Chong Ling-Ting): **36** — *Eomenacanthus stramineus* (N.), левая боковая поверхность груди; **37** — *Trichodectes canis* (De Geer), левая боковая поверхность груди, перепончатые части пунктированы.

а — голова, *б* — брюшко, *в* — спинной шейный склерит, *г* — тергальный склерит переднегруди, *д* — тергальный склерит заднегрудного комплекса (синторакса). $е_1$, $е_2$, $е_3$ — передне-, средне- и заднегрудные эпистерны, *ж* — плейральный шов, $з_1$, $з_2$, $з_3$, — передне-, средне- и заднегрудные эпимеры, *и* — боковой шейный склерит, $к_1$, $к_2$, $к_3$ — передние, средние и задние тазики, *к* — тазиковый отросток, *л* — тергит и тергальная аподема, $м_1$, $м_2$, $м_3$ — передне-, средне- и заднегрудь, $м_{2+3}$ — заднегрудной комплекс, *н* — тергальный боковой склерит, *о* — плейральный передний склерит переднегруди, *п* — эпимеральная область, *р* — переднегрудной тазиковый склерит, *с* — плейральный задний склерит переднегруди, *т* — дыхальце, *у* — среднеспинка, $ф_1$, $ф_2$ — плейральные склериты средне- и заднегруди, *х* — передне-среднегрудной эндоплейрит, *ц* — эпистерно-стернальный склерит, *ч* — трохантин.

присасывательными кожными выростами (рис. 39) разной формы (лопастевидными, язычковидными, бородавковидными, щетинковидными), называемыми тарзальными подушечками, или пульвиллами (euplantulae), и, частью, эмподием (empodium). Коготки гладкие, пиловидно зубчатые или бороздчатые. Передние лапки самца иногда несут пальцевидный вырост, образующий вместе с соответствующим коготком род зажима.

Мускулатуру собственно ноги образуют аддукторы, абдукторы, ремоторы, промоторы вертлуга и бедра (мышцы тазика), ремоторы и промоторы бедра (мышцы вертлуга), флексоры, экстензоры голени, претарзальные флексоры (мышцы бедра), претарзальные флексоры, флексоры и экстензоры лапки (мышцы голени). У Amblycera каждый коготок имеет тянущую пластинку (unguitractor), с которой связано сухожилие; сухожилия коготков сливаются в претарзальное сухожилие (tendon pretarsi). Претарзальные мышцы более развиты у Ischnocera, что стоит в зависимости от функции их коготков (Mayer, 1954).

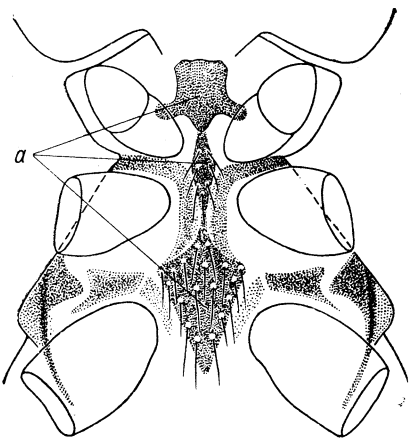


Рис. 38. *Actornithophilus multisetosus* Blag., нижняя поверхность груди самки.

a — передне-, средне- и заднегрудные стернальные пластинки.

Ноги Amblycera — бегательные или, иногда (*Gyropidae*), хватательные. У большинства Amblycera строение удлиненной двучлениковой лапки, несущей пару равных расставленных коготков и одну-две пульвиллы, дает возможность свободного сгибательно-разгибательного движения, большей устойчивости и большего сцепления с поверхностью пера и кожи. В семействе *Gyropidae*, паразитирующем на млекопитающих, передние лапки *Gyropinae* бывают с одним или, хотя и редко, с двумя коготками, тогда как средние и задние лапки только с одним коготком; лапки *Gliricolinae* с сильно редуцированным коготком и с сильно развитой присосковидной пульвиллой второго членика. У *Gyropidae* обычно одна или две пары ног приспособлены к захватыванию волос и ползанию по ним. Например, *Gyropus ovalis*, имеющий две пары видоизмененных изогнутых ног, зажимает волос, вкладывая коготковидное образование лапки (удлиненный, изогнутый и поперечно бороздчатый второй членик, несущий очень маленький собственно коготок) в поперечно бороздчатый развилок (рис. 40—42) при основании средних и задних бедер; *Gliricola porcelli* закрепляется на волосах, охватывая их изогнутыми, поперечно бороздчатыми и более сильно склеротизованными бедрами и голенями средней и задней пар ног или зажимая их между голенью и бедром одной и той же ноги.

Ноги Ischnocera — хватательного типа. Птичьи Ischnocera имеют короткую лапку, состоящую из двух слитых члеников с подушковидной или бугорковидной подошвой. Лапка снабжена двумя коготками; один из коготков выполняет активную функцию, другой малоподвижный, чаще менее развитый. При передвижении эти пухоеды цепляются за бородки пера активно функционирующим коготком, который прижимает бородки к подошве лапки, сгибаясь и попадая между вершинными ши-

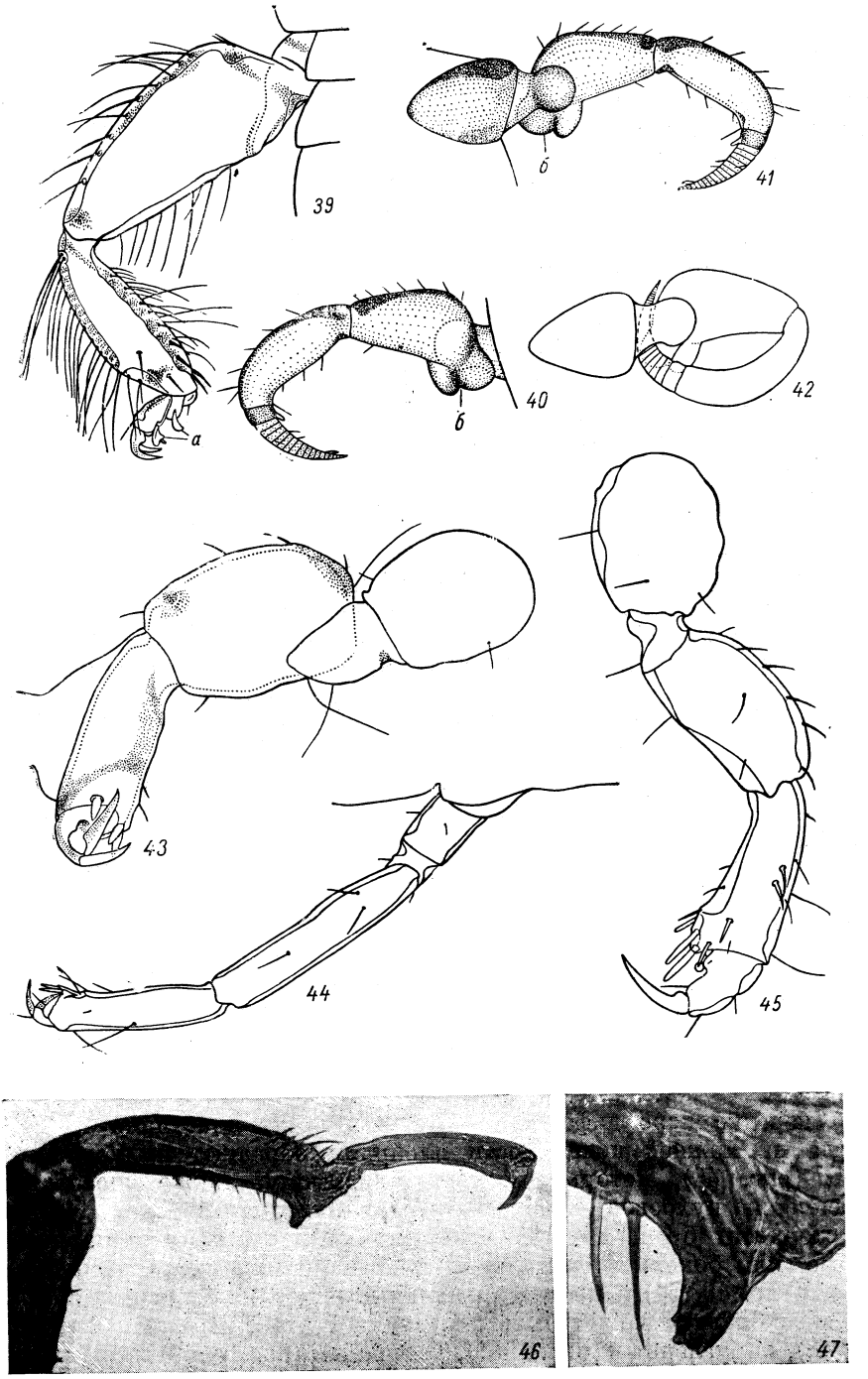


Рис. 39—47. Бегательные и хватательные ноги: 39 — *Trinoton querquedulae* (L.), левая задняя нога самки; 40 — *Gyropus ovalis* N., левая задняя нога самки; 41 — то же, вид снизу; 42 — то же, в сложенном положении; 43 — *Philopterus ocellatus* N., правая средняя нога молодой самки, вид снизу; 44 — *Ardeicola expallida* Blag., правая задняя нога самца; 45 — *Trichodectes canis* (De Geer), левая задняя нога самки, вид снизу; 46 — *Piagetiella titan* (Pg.), зубчатый вырост голени задней ноги самца; 47 — то же, при сильном увеличении.

а — тарзальные пульвиллы, *б* — развилок при основании бедра.

повидными отростками голени (рис. 43, 44); другой коготок попадает между бородками и служит как бы подпоркой. У *Trichodectidae* (Ischnocera млекопитающих) лапки образованы из двух более или менее слитых члеников с одним коготком (рис. 45). Защемление волоса достигается путем сгибания и вкладывания единственного коготка между отростками голени. Ноги редко или густо покрыты щетинками, волосками или шипами, посаженными разбросанно, рядами, либо, нередко на бедрах и голенях, в виде скоплений или гребней.

Брюшко разнообразной формы, варьирующей от узко продолговатой до широко яйцевидной, почти всегда характеризуется ясным половым диморфизмом, особенно выраженным в строении последнего сегмента. Оно состоит из восьми-десяти видимых сегментов, часто отделенных друг от друга явственными швами и более или менее заметными боковыми межсегментальными выемками; восьмой и девятый видимые сегменты нередко слиты. У большинства Amblycera два первых сегмента брюшка развиты нормально и первая пара брюшных дыхалец открывается на третьем сегменте. Среди Ischnocera у *Trichodectidae* первый сегмент сильно редуцирован и представляет собой небольшой тергит, охваченный с боков вторым сегментом, тогда как у *Philopteridae*, если судить по расположению их первой пары брюшных дыхалец сравнительно с расположением этих дыхалец у Amblycera, первый видимый сегмент брюшка, очевидно, соответствует морфологически второму сегменту. Вопрос о том, сливаются ли первый и второй брюшные сегменты или же первый сегмент сливается с заднегрудью, нуждается в дальнейшем исследовании эмбриологии и морфологии представителей разных групп пухоедов. Исходя из величины и хетотаксии первого видимого сегмента у личинок *Cuclotogaster heterographus* и *Lipeurus caponis*, Уилсон (Wilson, 1936, 1939) принимает, что первый видимый сегмент брюшка представляет собой слившиеся в позднем периоде эмбрионального развития истинные первый и второй сегменты. Келер (Kéler, 1939) считает на основании хетотаксии взрослых насекомых, что истинный первый сегмент брюшка слит с заднегрудью.

Тергиты и стерниты обычно несут пластинки или пятна, которые могут быть боковыми, серединными или сплошными, т. е. соответственно расположены на боках, посередине или простираются по всей спинной или брюшной части сегмента. Плейриты (называемые также паратергитами) нередко ясно дифференцированы и несут пластинки или пятна. Иногда на нижней поверхности плейриты образуют клиновидные выступы (рис. 49), которые могут, по-видимому, также способствовать закреплению пухоедов на пере путем заклинивания бородок. На последних стернитах брюшка часто присутствуют непарные или парные, срединные или боковые генитальные пластинки или пятна разнообразной формы (рис. 49, 54) и иногда аданальные пластинки или пятна.

Конец брюшка может быть в различной степени выемчатым (рис. 5, 8, 9, 48), округленным (рис. 1, 51), усеченным (рис. 7, 49) или угловатым. У самки брюшко чаще с выемкой, у самца — обычно округлено, редко с парой боковых лопастей (рис. 50) либо с терминальным или субтерминальным отростком. Иногда самки имеют по бокам половой створки (vulva), которая вообще бывает разной конфигурации (рис. 52, 53), непосредственно связанные с ней половые придатки — гонапофизы, называемые также гоноподами, или копулятивными клапанами. Эти придатки у *Trichodectidae* сильно развиты, в виде пластинок, и представляют собой, очевидно, модифицированные плейриты девятого сегмента. Функ-

ционально они имеют, по всей вероятности, прямое отношение к акту яйцекладки. На тотальных препаратах у самцов часто хорошо просве-

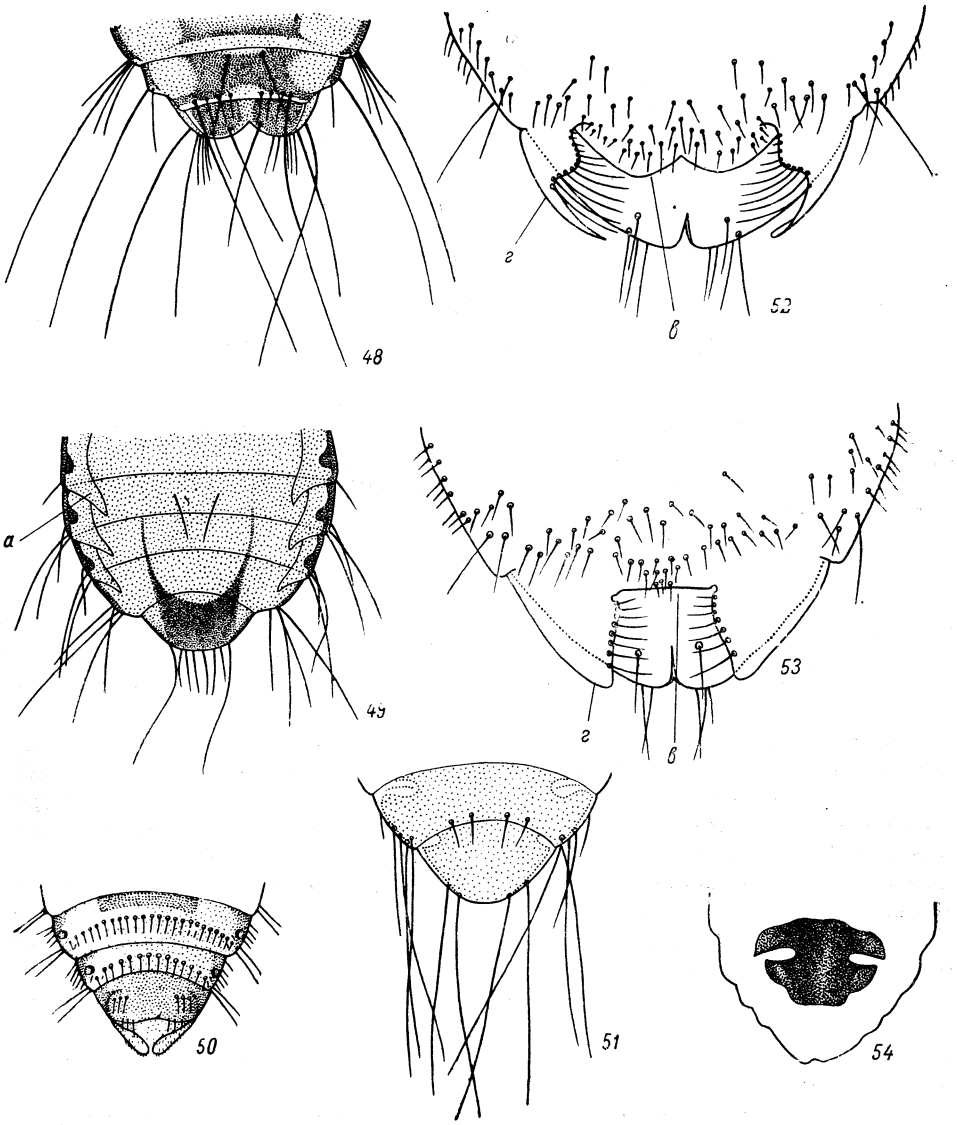


Рис. 48—54. Детали строения брюшка: 48 — *Cuclotogaster heterographus* (N.), конец брюшка самца; 49 — *Anatoecus dentatus* (Scop.), часть брюшка самца, нижняя поверхность; 50 — *Bovicola bovis* (L.), конец брюшка самца; 51 — *Menopon gallinae* (L.), конец брюшка самца; 52 — *B. bovis*, конец брюшка самки, нижняя поверхность; 53 — *B. equi* (L.), конец брюшка самки, нижняя поверхность; 54 — *Incidifrons curvitrabeculatus* Blag., генитальная пластинка самки.

а — клиновидный плейрит брюшка, *б* — генитальная пластинка, *в* — половая створка, *г* — гонапофизы.

чивает сквозь светлый или слабо пигментированный покров тела копулятивный аппарат, расположенный близ нижней поверхности на срединном поле брюшной полости, в задней ее половине; одна из частей

этого аппарата — базальная пластинка — иногда очень длинная и достигает первого сегмента брюшка.

Внутренний скелет варьирует по степени развития и бывает образован из боковых утолщений и аподем наружного скелета, направленных более или менее глубоко внутрь брюшной полости.

На брюшке имеется обычно шесть пар дыхалец (рис. 4), которые открываются на боках тергитов или на плейритах третьего-восьмого сегментов у большинства Amblycera и *Trichodectidae* и на втором-седьмом видимых сегментах у птичьих Ischnocera и части Amblycera (*Boopinae*, *Ricininae*) и бывают расположены, чаще у Ischnocera, в пустулах. Указание Гаррисона (Harrison, 1915b) на наличие у *Gyropus* дыхалец на втором-седьмом сегментах ошибочно, поскольку он принял второй сегмент брюшка за первый; на самом деле *G. ovalis* имеет дыхальца на третьем-восьмом сегментах. Иногда брюшных дыхалец меньше или они совсем отсутствуют. На втором сегменте изредка встречаются рудиментарные дыхальца.

Брюшко слабо или густо покрыто волосками, щетинками и шипами, расположенными прерванными или непрерванными рядами, разбросанно либо в виде скоплений или гребней. Эти кожные придатки называют по месту их положения тергальными, стернальными и плейральными, выделяя анальные и генитальные, т. е. окаймляющие, соответственно, створки заднепроходного отверстия, или анального (ануса), и полового, или генитального, отверстия. В упомянутых группировках различают передние и задние, срединные и боковые волоски, щетинки и шипы.

Вопрос об уродстве представляет собой большой теоретический и практический интерес с точки зрения оценки действительной систематической значимости разных морфологических признаков. Уклонения от нормы в индивидуальном строении пухоедов, встречающиеся в общем сравнительно редко, могут касаться различных частей их тела. К наиболее выраженным структурным аномалиям относятся изменения формы головы и ее придатков (рис. 55, 56), недоразвитие ног,[1] изменения формы брюшка (рис. 57), при которых возможна заметная асимметрия, связанная с неполным развитием отдельных сегментов, недоразвитие и отсутствие отдельных тергальных пластинок, что может сопровождаться нарушением конфигурации соответствующего бокового края брюшка (слабая асимметрия).

Среди известных к настоящему времени случаев уродства, отмеченных пока что у взрослых Ischnocera, еще нет случая, который делал бы затруднительным установление видовой принадлежности уродливого экземпляра.

Объясняются ли все описанные случаи уродства аномальным развитием, или же в случае недоразвития ног или усиков речь может идти также о регенерации этих потерянных в личиночной фазе придатков?

Ответ на такой вопрос требует экспериментальных наблюдений над способностью пухоедов к восстановлению утраченных ими в личиночной фазе частей тела.

---

[1] Пример: недоразвитие у взрослого самца *Lipeurus caponis* голени и лапки средней правой ноги, которые представляют собой как бы нацело слитый, дистально суженный членик с рудиментарными коготками и почти лишенный щетинок (коллекция ЗИН АН СССР).

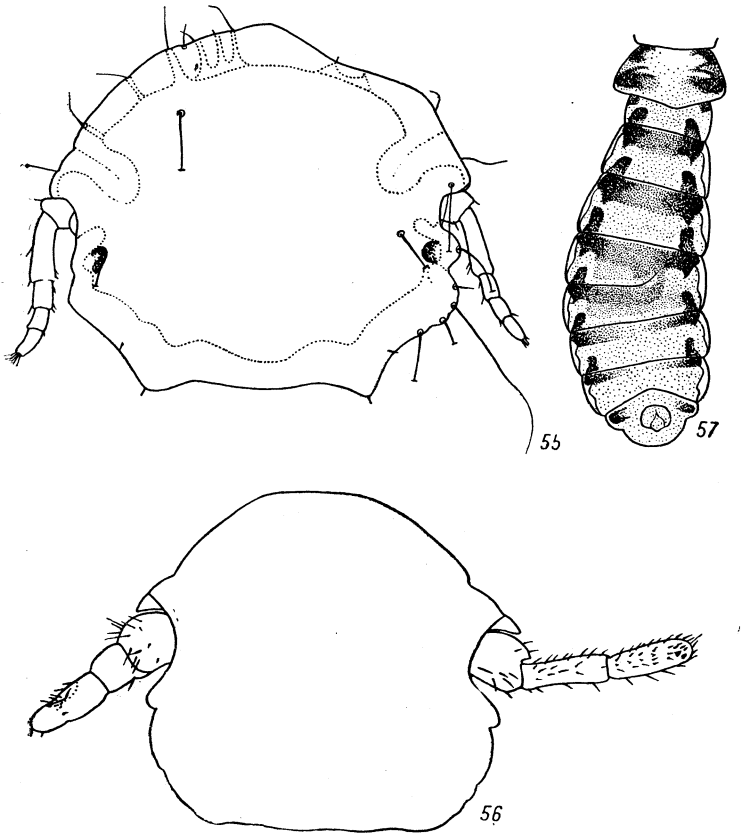


Рис. 55—57. Случаи уродства головы, усика и брюшка пухоедов (коллекция ЗИН АН СССР): 55 — *Goniodes gigas* (Tasch.), взрослая самка с *Gallus domesticus* L. (передняя часть правой половины головы недоразвита, с волнисто изогнутым краем и неполной хетотаксией; линза левого глаза и задняя часть левой половины головы развиты неполно, хетотаксия глазнично-височной области слабо выражена); 56 — *Bovicola caprae* (Gurlt), взрослый самец с *Capra hircus* L. (левый усик недоразвитый; второй членик его значительно короче нормального, утолщенный, с очень слабой хетотаксией; третий членик утолщенный, со смещенной к середине его чувствительной площадкой и с заметно неполной хетотаксией); 57 — *Quadraceps eugrammicus* (N.), взрослый самец с *Larus minutus* Pall. (четвертый видимый сегмент брюшка развит неполно и укорачивается слева направо, четвертый шов за серединой сегмента направляется довольно круто вверх и стушовывается третьей тергальной пластинкой; четвертая тергальная пластинка, у которой отсутствует правая боковая часть, слита около загиба четвертого шва узкой полоской с третьей тергальной пластинкой; в первом случае наблюдается заметная асимметрия правой передней и левой задней частей головы, во втором — довольно резкое уклонение от нормы в строении левого усика, в третьем — асимметрия брюшка за счет неправильного развития четвертого и пятого сегментов).

Внутреннее строение

Пищеварительная система

Пищеварительный канал состоит из трех основных отделов: передней кишки (stomodaeum), средней (mesenteron), или собственно желудка (ventriculus), и задней (proctodaeum). Как передняя кишка, так и задняя подразделяются на обособленные части.

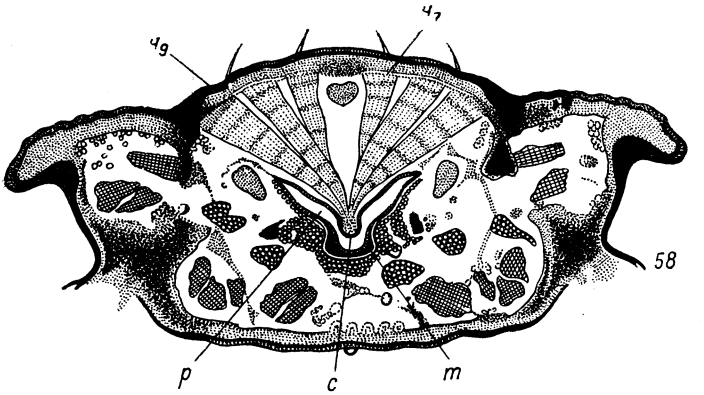
Передняя кишка, начинающаяся ротовым отверстием, образует ротовую полость (cavum oris), глотку (pharynx), обычно с глоточным склеритом, пищевод (oesophagus), как правило, явственный зоб (ingluvies) и шейку, которой открывается в желудок. Ротовая полость и глотка бывают снабжены мелкими зубчиками.

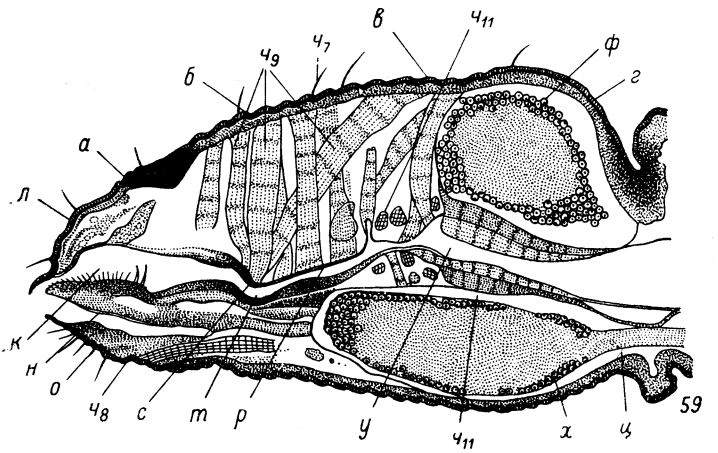
Глоточный, или фарингеальный, склерит (рис. 22, 34, 35), который был впервые отмечен Мельниковым (1869), назвавшим его лировидным образованием, имеется в обоих отрядах пухоедов. Он известен также под названиями: «верхняя губа» (Piaget, 1885), «пищеводный склерит» (Kellogg, 1896a), «гипофаринкс» (Mjöberg, 1910), «изопогометрический аппарат» (Armenante, 1911), «ситофорный» (Snodgrass, 1944) или цибариальный (Risler, 1951) склерит. Среди других групп насекомых глоточный склерит встречается еще только у сеноедов. Этот склерит представляет собой более или менее развитое утолщение кутикулярной выстилки нижней стенки глотки. Он бывает весьма разнообразной формы, нередко с передними и задними ветвями, часто интенсивно пигментирован, благодаря чему хорошо заметен на препаратах сквозь светлый или слабо пигментированный покров головы. Вентрально по отношению к глоточному склериту обыкновенно расположена пара более или менее развитых, овальных, плоских склеротизованных образований, называемых язычковыми или овальными пластинками, или склеритами, пищеводными или язычковыми железами, или слюнными резервуарами. К этим образованиям, соединенным с глоточным склеритом разветвленной нитью или каналом, прилежат аподемы (рис. 32), служащие для прикрепления мышц. У *Trimenopon hispidum* (Stöwe, 1943), *Bovicola caprae* (Risler, 1951) и некоторых других видов пухоедов (Symmons, 1952) язычковые железы представляют собой, как и у сеноедов (Badonell, 1934; Weber, 1938a), склериты, а каналы — хитиновые нити. Однако у того же *B. caprae* эти нити с просветом, а у сеноеда *Troctes divinatorius* язычковые железы на срезах ясно железистой структуры (Noland, 1924).

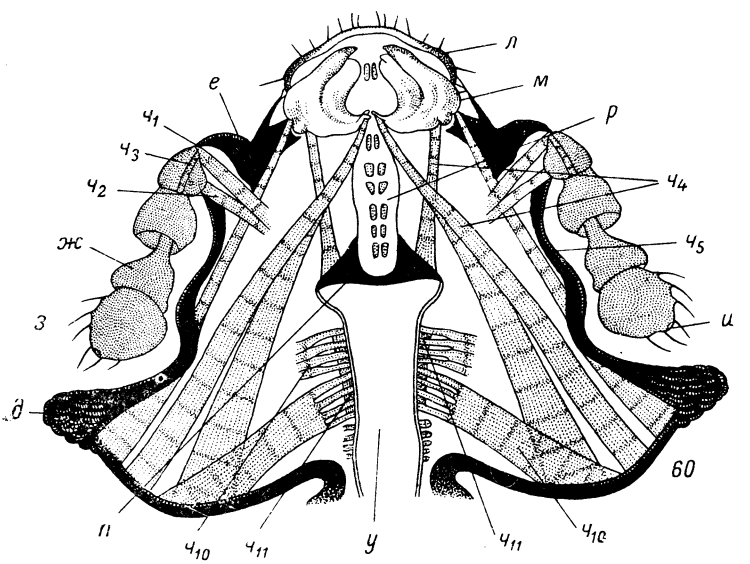
Функция всех упомянутых склеротизованных частей остается неопределенной. Полагают (Armenante, 1911), что у пероядных пухоедов

Рис. 58—60. *Gyropus ovalis* N. : 58 — поперечный срез головы на уровне замыкательного глоточного аппарата; 59 — продольный, почти серединный срез головы; 60 — горизонтальный срез головы ниже уровня верхних челюстей.

а — наличник, *б* — лоб, *в* — темя, *г* — затылок, *д* — висок, *е* — лобно-наличниковая аподема, *ж* — усик, *з* — усиковая бороздка, *и* — чувствительная ямка, *к* — ротовая полость, *л* — верхняя губа, *м* — верхняя челюсть, *н* — подглоточник, *о* — нижняя губа, *п* — глоточный склерит, *р* — глотка, *с* — «язычок» замыкательного глоточного аппарата (эпифаринкс), *т* — «лунка», *у* — пищевод, *ф* — надглоточный нервный узел, *х* — подглоточный нервный узел, *ц* — спайка, $ч_1$ — абдуктор усика, $ч_2$ — аддуктор, $ч_3$ — депрессор, $ч_4$ — аддукторы верхней челюсти, $ч_5$ — абдуктор, $ч_6$ — дилататор ротовой полости (компрессор верхней губы), $ч_7$ — дорсальные дилататоры глотки и пищевода, $ч_8$ — депрессор нижней губы, $ч_9$ — леваторы «язычка» замыкательного глоточного аппарата (дилататоры глотки), $ч_{10}$ — вентральные дилататоры глотки и пищевода, $ч_{11}$ — кольцевые мышцы (сфинктер) пищевода.


ч7
ч9
58
р
с
т


в
ч11
ф
г
ч7
ч9
б
а
л
к
н
о
ч8
с
т
р
у
ч11
х
ц
59


л
е
м
ч1
р
ч3
ч4
ч2
ж
ч5
з
и
д
60
п
ч10
ч11
у
ч11
ч10

Menopon gallinae глоточный склерит служит аппаратом, благодаря которому верхние челюсти могут отделять равные отрезки от бородки, продвигаемой к его внутренней стенке нижними челюстями. Но это мнение отпадает, так как частицы пера, попадающие в зоб, по длине значительно больше расстояния от основания склерита до вершины сомкнутых верхних челюстей, не говоря уже о том, что склерит имеется также у коллогеноядных и кровососущих форм. Глоточный склерит и прилежащие к нему язычковые части бывают, особенно у Amblycera, настолько мелкими и нежными, что обнаружение их путем вскрытия очень затруднительно. Поэтому было бы желательно установить на срезах, действительно ли эти образования, как предполагают (Cummings, 1913c; Qadri, 1936b), у некоторых родов пухоедов отсутствуют.

Устройство головной части пищеварительного канала, что особенно интересно в связи с различными типами питания пухоедов, исследовано сравнительно еще мало. Более подробно оно изучено у волосовиков *Gliricola porcelli* (Strindberg, 1916a), *Gyropus ovalis* (Благовещенский, 1931), *Trimenopon hispidum* (Stöwe, 1943) и *Bovicola caprae* (Risler, 1951). Так, строение и механизм действия головной части пищеварительного канала у *Gyropus ovalis*, питающегося эпидермисом и кожными выделениями своего хозяина — морской свинки, сводятся к следующей схеме. Захваченная пища проходит в головной части передней кишки насекомого через ротовую полость, глотку и часть пищевода (рис. 58—60), что обеспечивается работой комплекса различных по функции мышц. Ротовая полость обслуживается системой мышц ротовых частей, из которых дорсо-вентральные мышцы (компрессоры) верхней губы являются вместе с тем расширителями (дилататорами) этой полости. Глотка, расположенная примерно под углом 45° к продольной оси головы, снабжена на всем протяжении несколькими парами дорсальных дилататоров, следующих на некотором расстоянии друг от друга. Глоточный склерит *Gyropus ovalis* (рис. 34) по своей форме напоминает лиру. Его задние, изгибающиеся вверх ветви по величине больше передних ветвей, которые непосредственно связаны с гребневидными пластинками подглоточника. В передней части глотки есть функционально важный замыкательный, глотательно-нагнетательный аппарат (Благовещенский, 1931). В поперечном сечении здесь (рис. 58) глотка треугольная, с глубокой вентральной выемкой, или «лункой», выстланной толстой кутикулой, и сильно склеротизованным головчатым эпифаринксом, или «язычком». Язычок поднимается сокращением трех пар мышц (леваторов), при расслаблении их он плотно входит в лунку вследствие упругости хитиновых стенок глотки, и тем самым проход ее замыкается.[1] Форма глотки в поперечном сечении далее кзади изменяется постепенно от узко до широко чашевидной. Границей между глоткой и пищеводом служат вершины изогнутых вверх задних ветвей глоточного склерита. Конечная часть глотки снабжена комплексом протракторов, ретракторов, дорсальных и вентральных дилататоров. При работе всех этих мышц широкая чашевидная расщелина глотки принимает форму почти правильного округлого отверстия.

Пищевод имеет в поперечном сечении различную форму, вначале узко полулунную, затем Х-образную и в задней части головы, ближе

[1] Среди других насекомых замыкательный аппарат такого типа свойствен еще лишь сеноедам. Упомянутым частям этого аппарата у сеноедов, называемым также «ступкой» и «пестиком», приписывается функция измельчения или толчения пищевой массы (Weber, 1936). Однако такая функция в свете наглядного примера питания пероядных пухоедов (стр. 103) кажется едва ли вероятной.

к шее, округлую. Эта часть пищевода, расположенная между надглоточным и подглоточным нервными узлами, на всем своем протяжении обслуживается сплошными кольцевыми мышцами (сфинктерным кольцом) и несколькими парами дорсальных и вентральных дилататоров.

С помощью ротовых частей и замыкательного аппарата захваченный пищевой комок продвигается в глотку. Последующее прохождение пищевого комка обусловливается, с одной стороны, переменным сокращением и расслаблением дилататоров и, с другой, упругостью стенок глотки, благодаря которой они, при отсутствии специального глоточного сфинктера, принимают свое первоначальное положение. Дальнейшее проталкивание пищевого комка по пищеводу совершается также перистальтически, путем переменного действия кольцевых мышц, дорсальных и вентральных дилататоров. Механизм действия рото-глоточного аппарата допускает равным образом свободное поступление жидкости, проскальзывающей капельками в головном отделе передней кишки.

Пищевод проходит в грудь в виде узкой трубки и, как правило, переходит в зоб, простирающийся нередко до последних сегментов брюшка. У светло или слабо пигментированных пухоедов зоб, наполненный пищевой массой темного цвета, просвечивает сквозь покровы их тела темным пятном в области заднегрудного сегмента и брюшка. Зоб расположен по продольной оси тела, у Ischnocera часто в косом направлении, справа налево. Однако у особей одного и того же вида зоб может занимать различное положение. Причины этого явления неясны, но у самок оно происходит, по-видимому, также в силу чисто механического давления на орган развивающихся яиц.

В подотряде Amblycera зоб обычно представляет собой обособленное продольное расширение передней кишки (Благовещенский, 1949). На примере строения передней кишки пухоедов *Trinoton* (рис. 61—63) нетрудно видеть, что у них пищевод открывается в продольно вытянутый зоб несколько отступя от его переднего конца. Этот конец или слегка выдается вбок, и тогда явственно выделяет пищевод, или лежит под ним, вследствие чего создается впечатление о постепенном расширении и непрерванном переходе пищевода в зоб. Задний конец зоба находится под средней кишкой, и поэтому сверху не виден. Зоб наиболее широк в своей задней половине, где от него, на некотором расстоянии от заднего конца, отходит короткая и узкая часть, или шейка, передней кишки, открывающаяся в желудок. Есть виды, которые характеризуются стушеванной обособленностью зоба, связанной с его ослабленной ригидностью, т. е. у них зоб представляет собой как бы постепенно или внезапно вздутый мешок (рис. 66). У *Ricinus nitidissimus* передняя кишка имеет форму узкой трубки, не образующей явственно выраженного зоба (рис. 65). Обособленность зоба вообще несколько стушевывается при сильном наполнении его пищей. Вследствие наличия продольной складчатости или морщинистости зоб может сильно растягиваться и в наполненном состоянии принимает сигаровидную (*Trinoton*, *Laemobothrion*), бульбовидную, грушевидную (некоторые *Menacanthus* и *Ricinus*) или неправильно овальную (многие *Menoponidae*, *Gyropidae*) форму.

В подотряде Ischnocera зоб волосовиков *Trichodectidae* (рис. 68) по плану строения не отличается от зоба перовиков *Philopteridae* (рис. 67), а только своеобразно модифицирован (Благовещенский, 1949). Он является таким же обособленным поперечным образованием передней кишки, лишь сильно суженным на некотором протяжении срединной части. Пищевод открывается, как и у *Philopteridae*, дорсально. В своей базаль-

ной части, за местом впадения пищевода, зоб более или менее расширен и изогнут так, что не выступает столь явственно вбок, как у *Philopteridae*, и связан с желудком очень короткой и узкой шейкой. Вместе с тем базальная часть органа также несет хитиновое вооружение. Зоб *Philopteridae* — постоянной формы, более или менее конусовидный даже в спавшемся состоянии, тогда как зоб *Trichodectidae* нормально с почти булавовидной дистальной частью, но в зависимости от степени наполнения и разных фаз сокращения мускулатуры может принимать весьма причудливую форму.

Зоб часто снабжен, помимо шипиков и волосков, разбросанных по всей его кутикуле, особым хитиновым вооружением. В разных группах Amblycera такое вооружение развито неодинаково. Так называемые зобные хитиновые зубцы представляют собой плоские и изогнутые, в разной степени развитые и пигментированные пластинки, расположенные на участке утолщенной кутикулы передней части подзобной шейки. Эта слабо обособленная часть морфологически соответствует преджелудку (proventriculus; рис. 61—68). Пластинки нависают над самым выходным отверстием, вдаваясь в зоб косо назад, и образуют в совокупности частый, изогнутый in situ гребень (рис. 69, 70), который при сокращении мускулатуры загораживает просвет органа. Гребень пластинок развит особенно слабо у ряда видов *Menacanthus* (*M. cornicis*, *M. mutabilis* и др.; рис. 72) и отсутствует у *Ricininae*. Складки выходного отверстия зоба бывают окаймлены различной длины щетинками, волосками или шипиками. Для *Piagetiella titan* характерны два крупных и густых скопления волосков, расположенных против гребня пластинок, и два маленьких боковых пучка окаймляющих волосков (рис. 70). У рода *Trinoton* есть два больших боковых скопления окаймляющих щетинок. У представителей других родов *Menoponidae* — *Menopon*, *Eomenacanthus*, *Pseudomenopon*, *Myrsidea*, *Colpocephalum*, *Actornithophilus* — такие скопления щетинок или волосков маленькие (рис. 71). В родах *Laemobothrion* и *Eulaemobothrion* (*Laemobothriinae*) гребень пластинок отсутствует, но складки выходного отверстия дают многочисленные шиповидные отростки (рис. 73, 76). Форма и размеры хитиновых пластинок варьируют у представителей разных родов (рис. 74, 75), но эти пластинки едва ли могут иметь существенное видовое значение, так как у близких видов, например у *Trinoton querquedulae* и *T. anserinum*, они практически не отличимы. Использование структуры хитинового вооружения зоба в систематике Amblycera, по-видимому, возможно в качестве группового при знака. По типу зобного вооружения Ischnocera резко отличаются от Amblycera. Зобные базальные шипы имеются в обоих семействах Ischnocera — *Philopteridae* и *Trichodectidae*. Для *Philopteridae* характерно скопление поперечных рядов (из двух или нескольких) шипов на ограниченном участке в базальной части зоба (рис. 77). Эти шипы (рис. 78) вообще сравнительно короткие, с расширенными основаниями, направлены вершинами назад. Длина шипов, например у *Philopterus ocellatus*, приближенно равна 0.0015—0.003 мм. У видов *Trichodectidae* хитиновая выстилка зоба также образует продольные ряды мелких шипов, расположенные, как у *Philopteridae*, в базальной части этого органа, но на всей ее поверхности (рис. 79, 80). На тотальных препаратах зоба ряды (из двух или нескольких) шипиков просвечивают в виде легких морщинок.

Эпителий передней кишки тонкий, выстланный интимой. Кардиальный клапан представлен кольцевой эпителиальной складкой, которая более или менее заметно вдается в просвет средней кишки. Грудо-

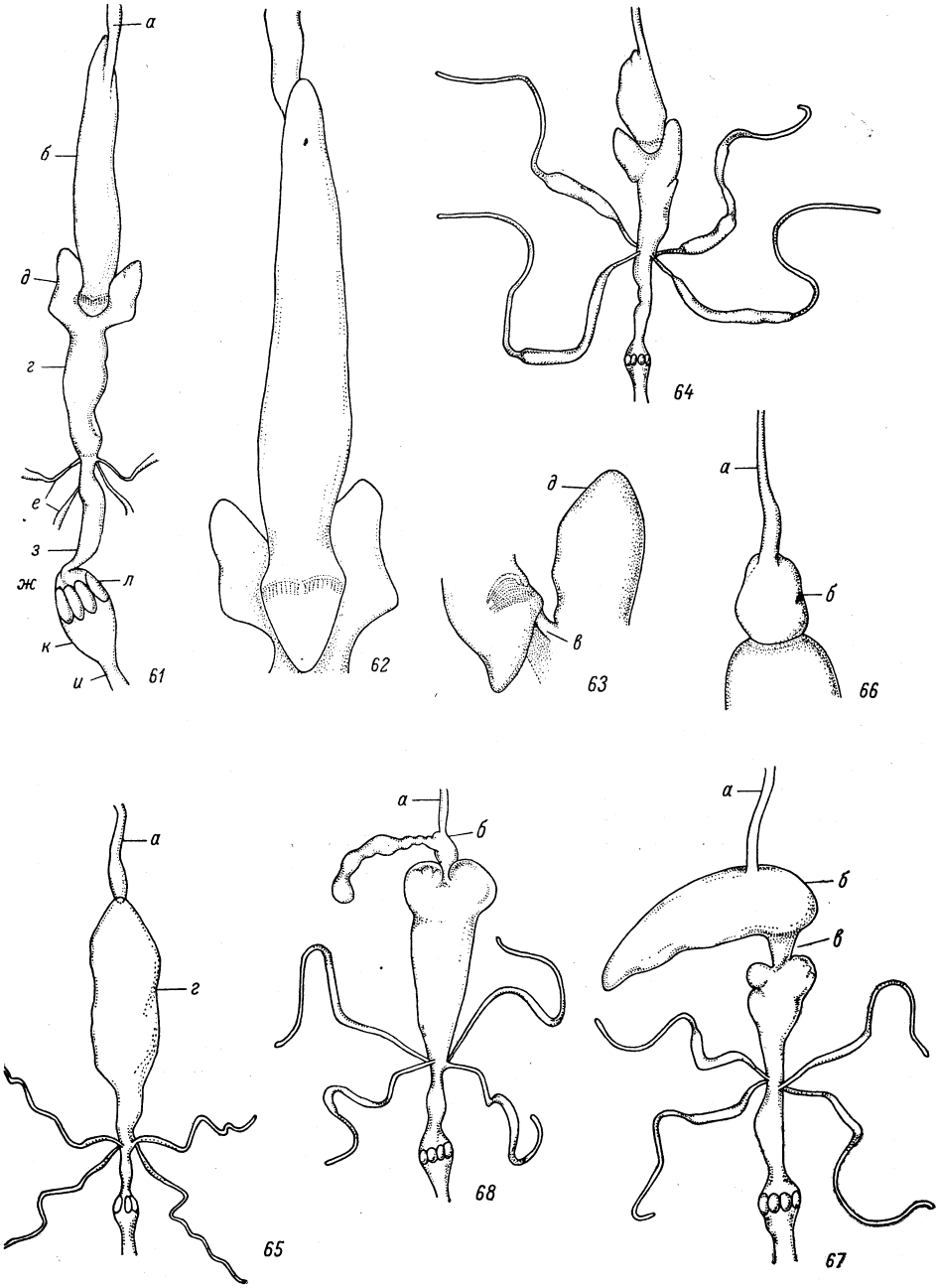


Рис. 61—68. Строение пищеварительного канала: 61 — *Trinoton querquedulae* (L.), пищеварительный канал самца (мальпигиевы сосуды целиком не показаны); 62 — *T. querquedulae*, зоб самца (в заднем отделе просвечивает гребень пластинок), вид снизу; 63 — *T. querquedulae*, задний конец зоба самца, вид почти сбоку; 64 — *Menacanthus cornutus* (Schöm.), пищеварительный канал самки; 65 — *Ricinus nitidissimus* (N.), пищеварительный канал самки; 66 — *R. frenatus* (N.), зоб самца в наполненном состоянии; 67 — *Philopterus semisignatus* N., пищеварительный канал самки; 68 — *Bovicola caprae* (Gurlt), пищеварительный канал самки.

а — пищевод, *б* — зоб, *в* — подзобная часть передней кишки, *г* — средняя кишка, *д* — слепой выступ, *е* — мальпигиевы сосуды, *ж* — задняя кишка, *з* — тонкая кишка, *и* — прямая кишка, *к* — ректальный пузырь, *л* — ректальные железы.

брюшная часть передней кишки обладает только наружными кольцевыми и внутренними продольными мышцами.

В слюнную полость, или саливариум (salivarium), образованную нижней губой и подглоточником, открываются слюнные железы (рис. 81—83), которые представляют собой парные комплексы двух различных по строению органов.

У пухоедов Amblycera слюнные железы лежат в брюшной полости по бокам задней половины зоба или пищевода и прикреплены нитями к слепым выростам или верхней части средней кишки. Форма желез внутренней пары (рис. 81) более разнообразна. Эти железы могут быть коротко или удлиненно овальными, бобовидными, почковидными или трубчатыми (*Menoponidae*, *Ricininae*, *Gliricola porcelli*), шаровидными (*Gyropus ovalis*) или гребневидными (*Laemobothriinae*; рис. 82). Железы другой пары также варьируют в размерах даже у одной особи, но, по-видимому, как правило, узко конусовидные или веретеновидные.

У пухоедов Ischnocera слюнные железы (рис. 83) расположены по бокам пищевода в месте впадения его в зоб. По форме они более однообразны, округло или удлиненно овальные или шаровидные. К железам внутренней пары прикреплены короткими тонкими нитями грозди или цепочки (из 7—24) овальных, округлых или угловатых клеток, называемых двуядерными (среди них встречаются, редко, и трехъядерные). Количество прилежащих к железам клеток у особей одного и того же вида непостоянно. Так, например, у трех взрослых *Cuclotogaster heterographus* насчитывали 8 и 10, 9 и 10, 7 и 11 клеток (у личинки последней стадии число таких клеток в группах доходило до 13—15). Подобные группы (из 2, 6, 8) клеток, связанные с жировым телом и с мальпигиевыми сосудами, встречаются также в других частях тела. Как известно, у вшей двуядерные клетки, прилежащие к слюнным железам и рассеянные в других частях тела, считаются нефроцитами. Опытами с инъекцией пухоедам *Goniodes dissimilis* аммиачного кармина (Благовещенский, 1949) установлено, что двуядерные клетки хорошо поглощают краску. Это указывает на то, что подобные клетки у пухоедов являются, как и у вшей, экскреторно-накопительными органами (почками накопления). Пухоеды Amblycera (*Menoponidae*, *Gyropidae*, *Ricininae*, *Laemobothriinae*) характеризуются наличием сплошных тяжей клеток, прилежащих к слюнным железам внутренней пары (рис. 81). У *Ricininae* и *Laemobothriinae* такие тяжи клеток с отростками. Тяжи клеток, очевидно, гомологичны группам двуядерных клеток Ischnocera.

По отношению к окраске квасцовым кармином наблюдается резкая дифференциация. Слюнные железы внутренней пары значительно интенсивнее поглощают краску, чем железы другой пары, а также группы и тяжи клеток (кроме ядер).

У самок слюнные железы обыкновенно крупнее, чем у самцов. Протоки желез каждой стороны сливаются в голове в общие протоки, которые в свою очередь соединяются в единый проток недалеко от места впадения его в слюнную полость. В связи с этим весьма вероятно, что указанная Стриндбергом (Strindberg, 1916a) для *Gliricola porcelli* двулопастная (на поперечном срезе) нижнегубная слюнная железа, лежащая в голове перед подглоточным узлом и открывающаяся довольно коротким непарным выводным протоком в слюнную полость, представляет собой не самостоятельное образование, а слившуюся часть общих протоков слюнных желез каждой стороны, из которых упомянутый автор видел только одну пару желез, впадающих якобы в пищевод, чего на самом деле нет.

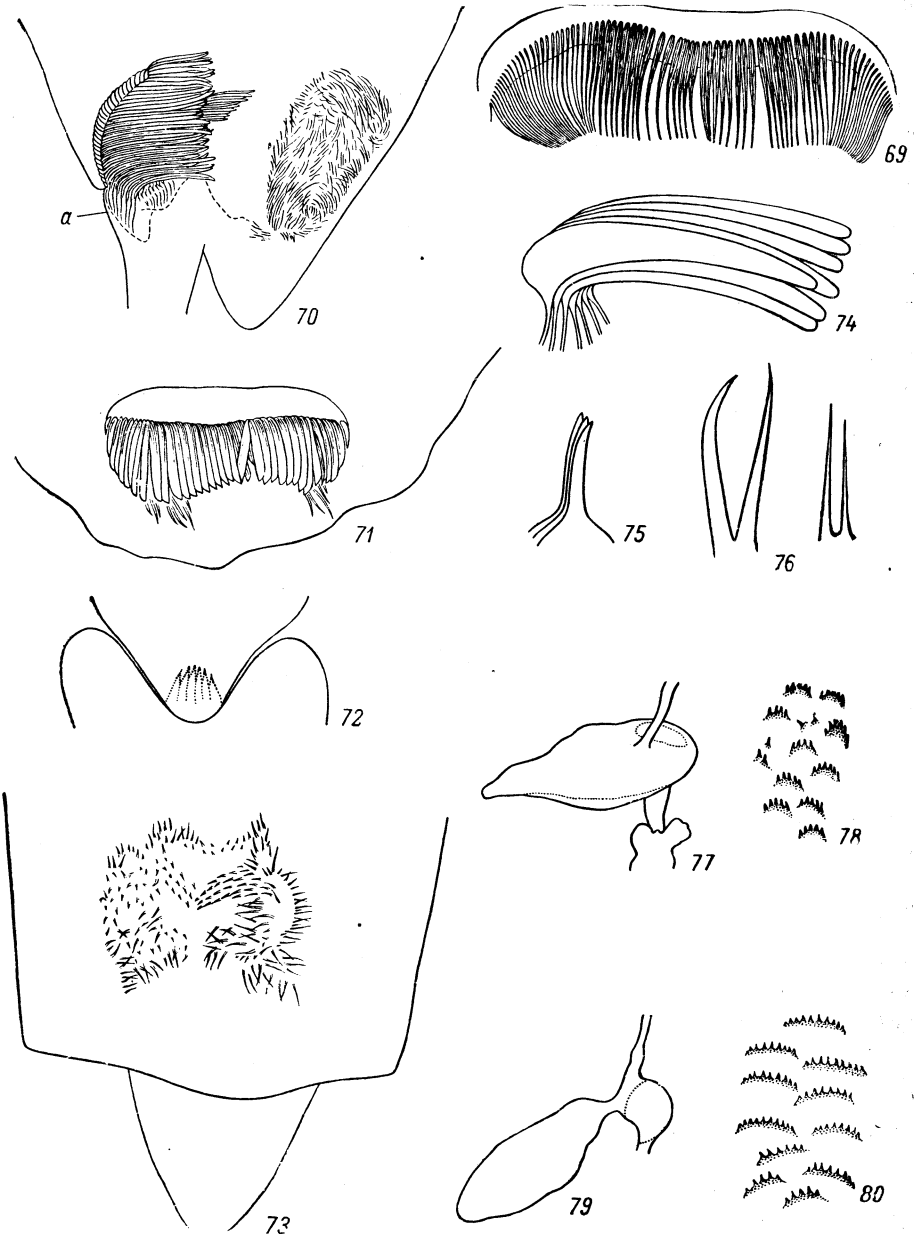


Рис. 69—80. Зобное вооружение: 69 — *Piagetiella titan* (Pg.), гребень хитиновых пластинок самца; 70 — *P. titan*, конец зоба самца, вид сбоку (просвечивают гребень пластинок и скопления волосков); 71 — *Actornithophilus patellatus* (Pg.), вскрытый задний конец зоба самки, гребень пластинок и скопления щетинок; 72 — *Menacanthus cornicis* Blag., задний конец зоба самца (просвечивает гребень пластинок); 73 — *Laemobothrion circi* (Geof.), вскрытый задний конец зоба самки, шиповидные отростки складок выходного отверстия; 74 — *P. titan*, пластинки гребня; 75 — *Menopon gallinae* (L.), пластинки гребня; 76 — *L. circi*, шиповидные отростки; 77 — *Philopterus ocellatus* N., зоб самки (пунктирной линией обозначен участок расположения базальных шипов); 78 — *Ph. ocellatus*, базальные шипы; 79 — *Trichodectes melis* (Fabr.), зоб самки (пунктирной линией ограничена часть, несущая базальные шипы); 80 — *T. melis*, базальные шипы.

a — преджелудок.

Средняя кишка (рис. 61, 64, 65) в большинстве случаев имеет форму удлиненной, часто более короткой, чем зоб, и постепенно суженной кзади трубки, обычно образующей впереди два слепых боковых выступа (соеса), которые в разных группах развиты неодинаково. Так, например, среди Amblycera выступы слабо развиты у *Gyropidae*, некоторых *Menoponidae*, *Ricininae* (у *R. nitidissimus* даже отсутствуют) и, напротив, сильно развиты у *Laemobothriinae* и некоторых *Menoponidae*. Задний отрезок средней кишки составляет с передним отрезком задней кишки коленчато или петлевидно изогнутую часть пищеварительного канала.

Эпителий средней кишки лишен палочкового слоя — рабдориума (rhabdorium). Мускулатура ее состоит из наружных продольных и внутренних кольцевых мышц. У *Eomenacanthus stramineus* и *Bovicola caprae* мышечная оболочка средней кишки, как и зоба, отграничивается от полости тела перитонеальной оболочкой (Haug, 1952).

Периодически клетки эпителия средней кишки претерпевают дегенерацию. Так, у волосовика *Bovicola caprae* эпителий ее образуют двоякого рода клетки — «желтые» и «синие», названные так по цвету при азановой окраске их. Первые, сконцентрированные в передней половине и последней четверти средней кишки, большей частью вытянуты в длину и уменьшаются по длине в направлении кишки спереди назад. Вторые, расположенные на протяжении всей кишки, короче первых. Обыкновенно две желтые клетки охватывают одну синюю. Функционально желтые клетки характеризуются апокринной и голокринной формами секреции. После нескольких фаз апокринной секреции, сопровождающейся выделением клеткой в кишечный просвет капелек пищеварительного сока, следует голокринная секреция, сопровождающаяся отшнуровыванием и отделением в полость кишки сильно вытянувшейся клетки — ядра вместе с содержащей пищеварительный сок плазмой. Разрушенная клетка заменяется новой. Регенерация клеток происходит за счет образования замещающих клеток посредством деления эмбриональных ядер, лежащих у основания эпителия. Желтые клетки работают синхронно внутри групп так, что это приводит к общему ритму, который проявляется в форме секреционной волны, пробегающей по кишке спереди назад. Синим клеткам присуща исключительно апокринная секреция. В связи с отсутствием у этих клеток голокринной секреции регенерация их не имеет места. Синие клетки работают асинхронно, что создает типичную хаотическую секрецию. Аналогичные формы секреции наблюдаются у перовика *Eomenacanthus stramineus*. По другим данным (Waterhouse, 1953), среднекишечный эпителий состоит из зрелых и незрелых (соответствующих упомянутым выше желтым и синим клеткам) и регенеративных клеток. У некоторых видов пухоедов установлено образование перитрофической мембраны. Предполагают, что всасывание происходит во второй половине средней кишки, где эпителий плоский и образования секрета нет.

Задняя кишка по своему строению может быть подразделена на три части: пилорус, тонкую кишку и прямую кишку.

В пилорус, снабженный пилорическим клапаном (valvula pylorica), впадают две пары сравнительно длинных мальпигиевых сосудов (органы выделения), из которых одна бывает длиннее другой. Мальпигиевы сосуды нитевидные или разнообразно вздутые в основной части, иногда с очень слабо расширенными концами. Они могут быть неодинакового устройства у самца и самки. Например, самец *Cyropus ovalis* имеет всегда нитевидные сосуды, тогда как у самки форма их варьирует. Сосуды молодой самки почти нитевидные, лишь с очень слабым вздутием близ основания;

с течением времени, по мере зрелости самки, они становятся, постепенно изменяясь, резко веретеновидными. Самая форма вздутия сосудов у полов может быть неодинаковой. Так, у самца *Goniocotes hologaster* сосуды в базальной части узко веретеновидные, а у самки пузыревидные. Как правило, мальпигиевы сосуды раздельны. У *Colpocephalum osborni* они слиты попарно в основной части на коротком протяжении (Snodgrass, 1899). Мне приходилось встречать у некоторых видов как бы попарно

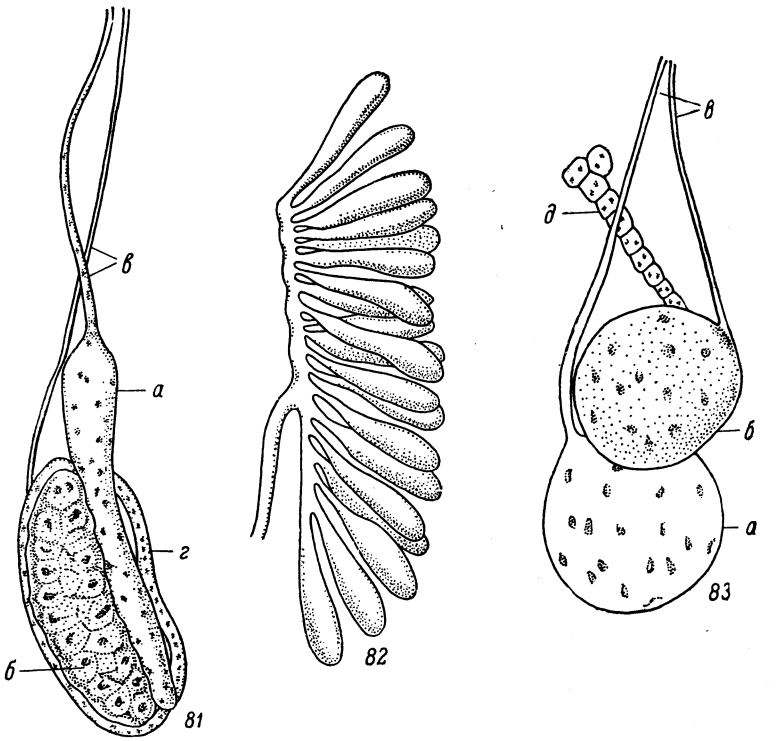


Рис. 81—83. Слюнные железы: 81 — *Menopon gallinae* (L.); 82 — *Laemobothrion grossei* Eich. (по Grosse); 83 — *Cuclotogaster heterographus* (N.).

а — наружная и *б* — внутренняя слюнные железы, *в* — протоки, г — прилежащий тяж клеток, *д* — прилежащая группа клеток.

слитые базально мальпигиевы сосуды, которые при детальном исследовании оказывались лишь тесно связанными один с другим соединительными нитями. Мальпигиевы сосуды, обычно более длинные у самок, чем у самцов, in situ петлевидно свернуты, коленчато изогнуты или прямые. Концы двух сосудов расположены сзади по бокам брюшной полости, в области сердца. Мальпигиевы сосуды образованы из однослойного эпителия, выстилающей его интимы и базальной мембраны. Тонкая кишка (ileum) удлиненная или короткая, по диаметру значительно меньше средней кишки в ее наибольшем сечении. Эпителий этой кишки тонкий, вдается в просвет ее шестью продольными складками. Прямая кишка (rectum) сравнительно небольшая, образует позади имеющегося в начале ее ректального клапана (valvula rectalis) округлый или овальный ректальный пузырь (рис. 61). В полость этого расширения выступают шесть кругообразно расположенных однослойных образований, так называемых рек-

тальных желез, функциональное значение которых еще не установлено. Эти округлые или овальные образования можно рассматривать как сильные локальные разращения очень тонкого эпителия прямой кишки. Суживаясь кзади, прямая кишка открывается наружу анальным отверстием, находящимся дорсально от полового отверстия. Задняя кишка, как и передняя, выстлана интимой; мускулатура кишки состоит из наружных продольных и внутренних кольцевых мышц. В задней части прямой кишки кольцевые мышцы бывают расположены между продольными мышцами. Как показывают продольные срезы *Gyropus ovalis* (рис. 113), почти перед анальным отверстием прямая кишка образует анальный клапан благодаря дорсальному выпячиванию и вентральному впячиванию стенки. Мощная мышечная оболочка, комплекс дорсальных дилататоров, извилистый ход задней части прямой кишки и наличие анального клапана — все это является системой, регулирующей расширение и замыкание анального отверстия, прохождение и выбрасывание каловых масс.

Морфологически пищеварительный канал пухоедов *Ricininae* и некоторых *Menacanthus* сходен с пищеварительным каналом вшей, у которых, в частности, пищевод равным образом или переходит в мешковидный зоб (*Haematopinus tuberculatus* и др.), или открывается непосредственно в среднюю кишку (*Linognathus stenopsis*). Вместе с тем интересно, что пищеварительный канал бескрылых сеноедов *Troctes divinatorius* и *Psocus pulsatorius* по своей структуре напоминает пищеварительный канал пухоеда *Ricinus nitidissimus* и вши *Linognathus stenopsis*. У этих сеноедов передняя кишка представляет собой также узкую трубку, без явственного зобного расширения, и слепые боковые выступы средней кишки не развиты.

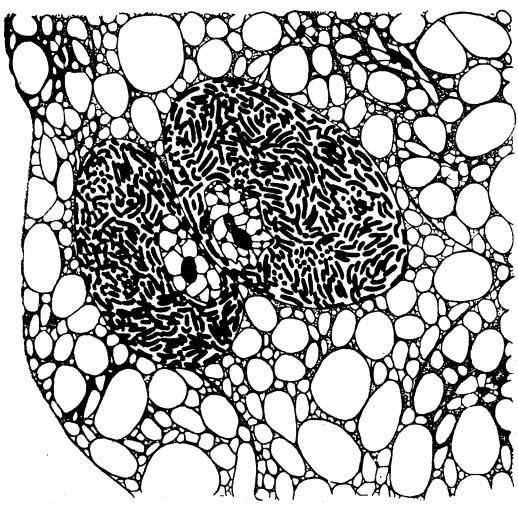


Рис. 84. *Goniodes damicornis* N., мицетоциты в лопастях жирового тела. (По Ries).

Жировое тело

Жировое тело (орган обмена веществ и запаса жира) расположено у пухоедов по всей полости тела, заполняя лакуны между органами. Оно имеет вид длинных неправильных ветвящихся рукавов, лежащих в боковых частях тела. Эти рукава состоят из неодинаковых по величине и форме долек, лопастей или трубок, которые на вскрытом насекомом кажутся в проходящем свете сероватыми образованиями с многочисленными включениями черного цвета, а в падающем свете — прозрачными, содержащими белые включения. На свежем жировом теле границы клеток неясны, но жировые капельки и крупинки или скопления их хорошо заметны.

У пухоедов Ischnocera, как и у вшей, известны связанные с жировым телом двуядерные клетки, принимаемые за экскреторно-накопительные

органы (стр. 50). В лопастях жирового тела у пухоеда *Goniodes damicornis* (рис. 84) встречаются, так же как, например, у тараканов, мицетоциты с бактериеподобными симбионтами (Ries, 1931a).

Кровеносная система

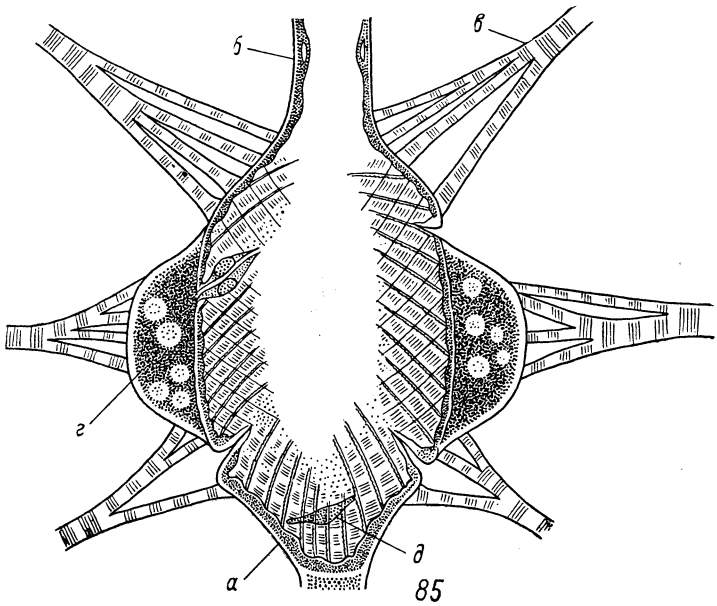
Спинной сосуд пухоедов (рис. 85, 86) представляет собой, как и у вшей, расширенную назади трубку, простирающуюся под спинным покровом тела. Заднее пузыревидное расширение сосуда, называемое сердцем, большей своей частью лежит на протяжении седьмого или восьмого сегмента брюшка и поддерживается несколькими веерообразно расходящимися пучками крыловидных мышц, прикрепленных к бокам спинной стенки тела. Сердце однокамерное, с двумя или тремя парами отверстий (ostia) — устьиц (Fulmek, 1909), служащих для проникновения в него крови. Как правило, по бокам сердца имеется по группе клеток, принимаемых за перикардиальные (нефроциты). Скопления этих клеток у Amblycera слиты с боковыми стенками сердца и могут быть в форме полушаровидных синтициев, что я наблюдал, например, у *Menopon gallinae* и *Ricinus nitidissimus*. Перикардиальные клетки Ischnocera соединены в виде свободно расположенных цепочек, связанных тонкими нитями с вершинами двух мальпигиевых сосудов, заходящих в область сердца. Такие цепочки состоят из нескольких, варьирующих в числе, клеток, очень сходных с двуядерными клетками, прилежащими к слюнным железам. Сердце переходит в длинную, более узкую часть сосуда, называемую аортой, которая идет через брюшко и грудь в голову.

Пульсация сердца — живая и энергичная, зависящая в большой степени от температуры среды. Так, у особей *Menopon gallinae*, только что собранных с живого хозяина, число сердечных биений достигает 112—120 в минуту и понижается до 56—52 у особей, взятых с недавно погибшего хозяина (Wedl, 1885). Самостоятельное сокращение аорты дополнительно способствует дальнейшему продвижению по ней проталкиваемой из сердца крови вперед к голове. Кровь — бесцветная, содержит довольно крупные, веретенообразные кровяные тельца.

Дыхательная система

Общая схема дыхательной системы пухоедов может быть ясно прослежена на бальзамных препаратах, предварительно обработанных щелочью и, еще лучше, подкрашенных кислым фуксином, а равно на светлых или слабо пигментированных живых насекомых, заключенных в разбавленный глицерин или просто помещенных под покровное стекло. В последних случаях наполненные воздухом трахеи кажутся в падающем свете серебристыми, а в проходящем — черными.

Устройство дыхательной системы (рис. 87) в обоих подотрядах пухоедов в основном одинаково. Каждое дыхальце соединяется коротким дыхальцевым, или начальным, стволом с главным продольным трахеальным стволом соответствующей стороны. Оба главных ствола, простирающиеся по бокам тела, заметно варьируют в диаметре, достигающем иногда большого размера, особенно у *Piagetiella* (Harrison, 1915b). Они соединены между собой четырьмя поперечными комиссурами, находящимися в связи с четырьмя нервными узлами, и иногда задней брюшной комиссурой. Мелкие ветви, отходящие от дыхальцевых и главных стволов, разветвляются на более тонкие дыхательные трубочки, которые оплетают все органы.



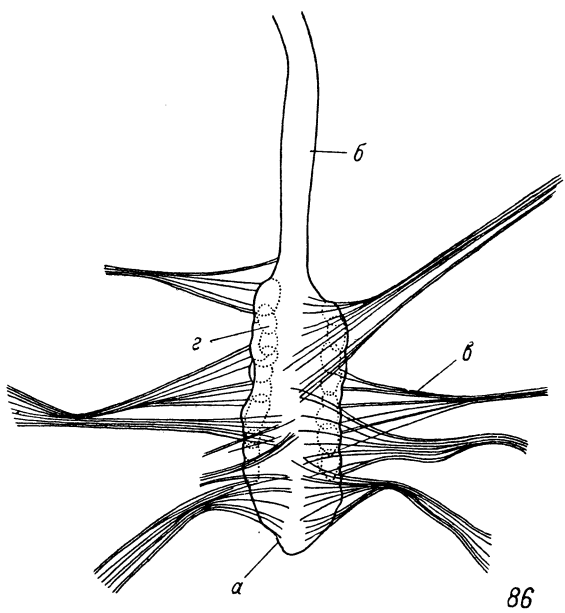


Рис. 85, 86. Спинной сосуд: 85 — *Menopon gallinae* (L.) (по Fulmek); 86 — *Laemobothrion circi* (Geof.).

а — сердце, *б* — аорта, *в* — крыловидные мышцы, *г* — перикардиальные клетки, *д* — кровяное тельце.

В обоих подотрядах типически бывает одна пара грудных и шесть пар брюшных дыхалец. Первые, расположенные на бочках, морфологически принадлежат к среднегруди, хотя внешне выглядят как бы

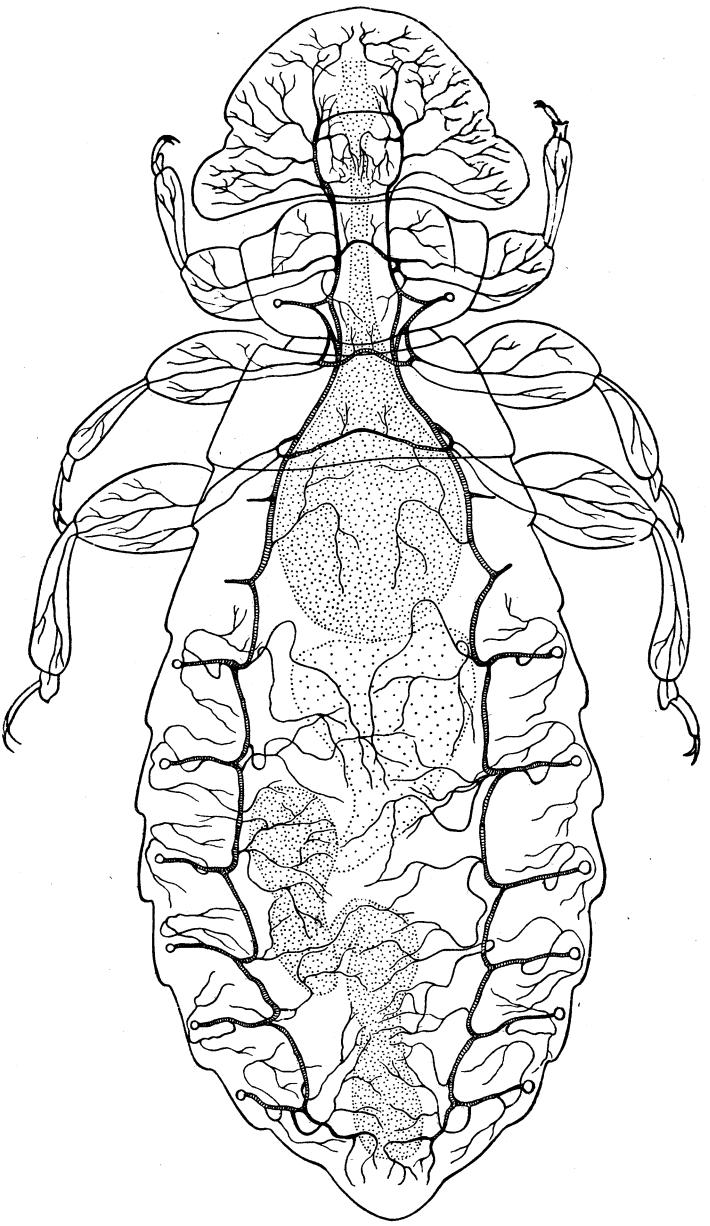


Рис. 87. *Myrsidea cucullaris* (N.), дыхательная система. (По Harrison).

переднегрудными. Вторые помещаются обыкновенно на верхней поверхности третьего-восьмого (большинство Amblycera и *Trichodectidae*) или второго-седьмого сегментов (большинство Ischnocera и часть Amblycera).

Только немногие Amblycera и *Trichodectidae* имеют пять, четыре или три пары брюшных дыхалец, у некоторых *Trichodectidae* последних совсем нет. Среднегрудные дыхальца более крупные, чем брюшные, часто заметно отличаются деталями строения.

Дыхальцевые камеры — разнообразной формы (сферической, конусовидной и др.), нередко подразделяются на переднюю и заднюю части и открываются наружу округлым, эллипсоидным или щелевидным отверстием. Внутренняя стенка их часто покрыта параллельными кутикулярными гребнями, сетчатым или ячеистым сплетением выступов или радиальными шиповидными выростами. Скульптура камеры и секрет дыхальцевой железы, имеющейся у пухоедов Ischnocera и вшей (Webb, 1946), возможно, препятствуют попаданию пыли в трахеи. Начальный трахеальный ствол близ дыхальца снабжен запирательным аппаратом с непарными или парными мышцами. Так, например, у *Gyropus ovalis* (рис. 88) есть хитиновый стерженек, отходящий от узкой шейки начального ствола, и небольшая мышца, идущая от боковой стенки тела и прикрепляющаяся к вершине этого стерженька. Мышца, сокращаясь, тянет стерженек, который принимает по отношению к шейке трахеального ствола почти перпендикулярное положение; при этом верхняя и нижняя стенки шейки настолько плотно соприкасаются, что полностью замыкают просвет ствола. Когда мышца расслабляется, хитиновый стерженек занимает по отношению к начальному трахеальному стволу почти горизонтальное положение (Благовещенский, 1931).

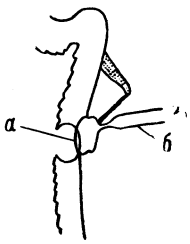


Рис. 88. *Gyropus ovalis* N., горизонтальный срез дыхальца на уровне запирательного аппарата.

а — дыхальце, *б* — начальный трахеальный ствол.

По типу строения дыхательной системы пухоеды очень близки ко вшам и, в более общей форме, к бескрылым сеноедам.

Женская половая система

Женская половая система пухоедов (рис. 89—94), сходная по общему плану строения у Amblycera и Ischnocera (Благовещенский, 1956), состоит из двух яичников (ovaria), двух яйцеводов (oviductus), матки (uterus), влагалища (vagina) и часто связанного с ним придаточного органа — семеприемника (receptaculum seminis) или придаточной железы (glandula accessoria). Половые органы расположены целиком в брюшной полости. Яичники лежат по бокам брюшка; в зрелом состоянии они более или менее прикрывают с боков пищеварительный канал, или же развивающиеся яйца смещают в сторону его прилежащие части. Матка и влагалище (обыкновенно с придаточным органом) находятся под задней кишкой. В процессе оогенеза объем брюшка самки в той или иной степени увеличивается, вследствие чего дорсо-вентральная уплощенность этого отдела тела соответственно стушевывается.

Каждый яичник состоит из пяти яйцевых трубок (ovariolae) политрофического типа, которые в процессе развития содержат неодинаковое количество яйцевых камер. Отмеченная ранее тенденция к редукции количества яйцевых трубок от пяти, постоянного числа для Ischnocera, до трех у Amblycera, не подтверждается. В зрелых яичниках яйцевые трубки большей частью одно-, двукамерные, реже трех- или четырехкамерные; у *Piagetiella titan* все трубки многокамерные, т. е. состоят из семи-восьми камер. В молодых яичниках, например у *Eomenacanthus stramineus* и

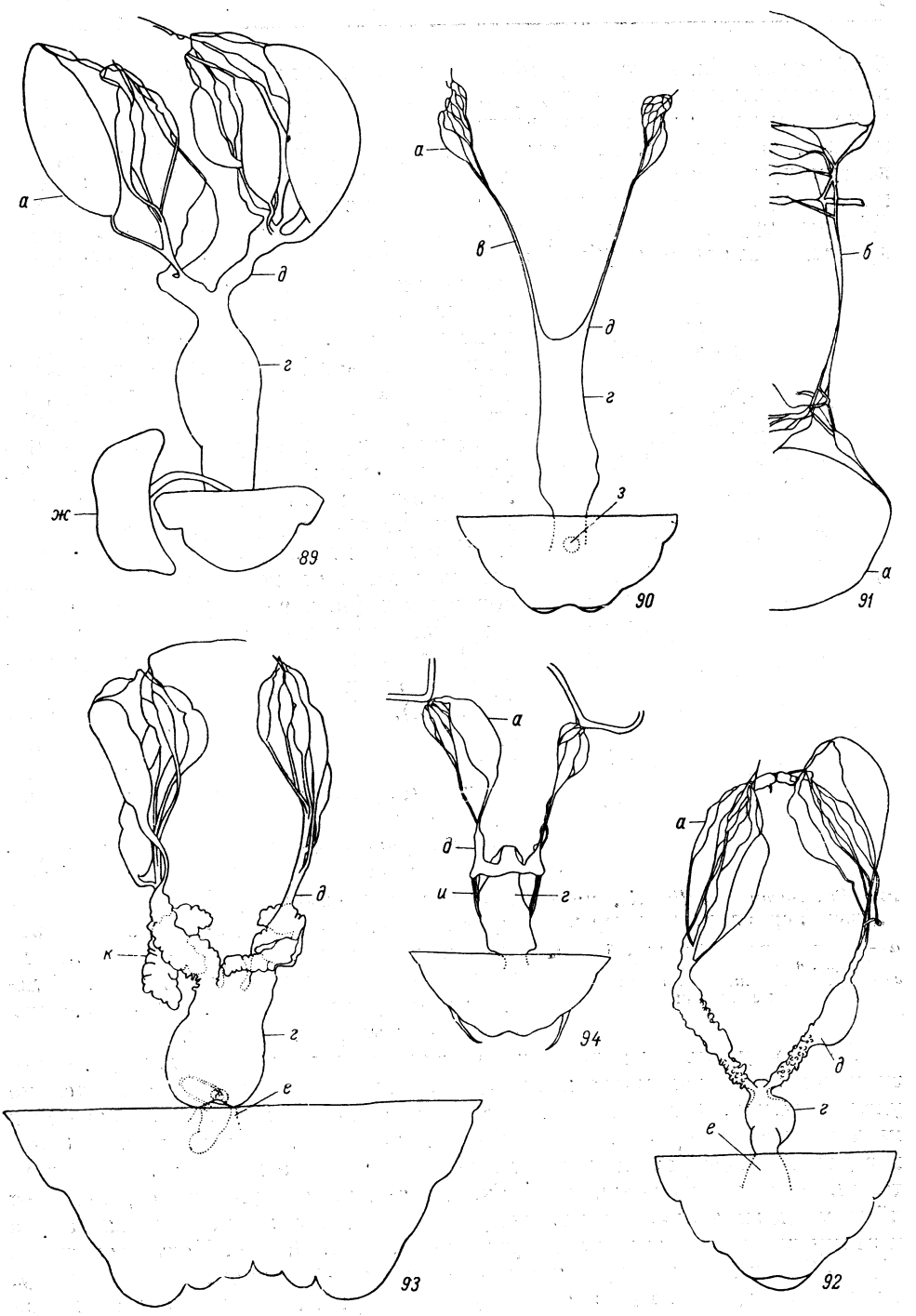


Рис. 89—94. Женская половая система: 89 — *Menacanthus cornutus* (Schöm.); 90 — *Gyropus ovalis* N.; 91 — *G. ovalis*, сплетение вершинных нитей яичников; 92 — *Cuclotogaster heterographus* (N.); 93 — *Goniodes dissimilis* N.; 94 — *Bovicola caprae* (Gurlt).

а — яйцевая трубка, *б* — сплетение вершинных нитей яйцевых трубок, *в* — собственно яйцевод, *г* — матка, *д* — общий яйцевод (рог матки), *е* — влагалище, *ж* — семеприемник, *з* — придаточная железа, *и* — тяж мышечных волокон, *к* — придаточные (клеевые) железы общего яйцевода.

Cuclotogaster heterographus, яйцевые трубки одно-, двукамерные, тогда как в зрелых яичниках они дву-трехкамерные. У *Menopon gallinae* в яичнике бывают три-четыре двукамерные трубки и одна-две однокамерные, зачаточные, или все трубки уже двукамерные. Вторая, или передняя, камера отшнуровывается по мере развития первой, или задней, камеры путем постепенного образования между ними короткой шейки. Яйцевые трубки (и камеры) постепенно уменьшаются в размерах в направлении от задней трубки (и задней камеры) к передней и, соответственно, несколько крупнее в одном яичнике, чем в другом, что связано с чередованием в развитии яиц. Если в задней трубке (и задней камере) левого яичника имеется уже вполне сформировавшееся яйцо, то из остальных развивающихся яиц наиболее зрелым будет яйцо в задней трубке (и задней камере) правого яичника, а более близким к нему по степени развития яйцо во второй трубке (в ее задней камере) в левом яичнике и т. д. В зачаточной камере, или гермарии (germarium), образуются (из оогониев) яйцевая клетка и три-пять питательных клеток.

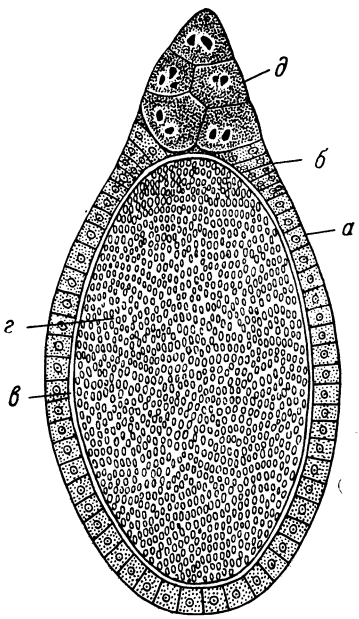


Рис. 95. *Gyropus ovalis* N., продольный срез яйцевой камеры.

а — бесструктурная оболочка, *б* — эпителий, *в* — желточная оболочка, *г* — питательный желток, *д* — питательные клетки.

Выстилающий яйцевую камеру эпителий покрыт бесструктурной оболочкой (рис. 95). Фолликулярный эпителий — однослойный, форма эпителиальных клеток изменяется (от цилиндрической до кубической) в зависимости от степени развития яйца. В передней части яйцевой камеры расположены сравнительно крупные, угловатые, питательные клетки, которые с течением оогенеза дегенерируют. В молодых яйцевых камерах эти клетки занимают до одной трети или до половины всей камеры, и эпителий облекает камеру не целиком, а прерывается около питательных клеток.

По мере усиления активности питательных клеток и фолликулярного эпителия зернистая масса желтка, облеченная в оболочку, значительно увеличивается. Затем происходит постепенное отделение питательных клеток от формирующегося яйца слоем эпителиальных клеток. В более позднем периоде развития начинается образование хориона за счет эпителия. Теперь питательные клетки не только совершенно отделены от яйца слоем эпителиальных клеток, но и совсем исчезают. Яйцевая камера к этому времени очень сильно увеличивается в объеме. Почти созревшее яйцо облечено в плотную толстую оболочку — хорион, или скорлупу. Провести разделение на экто- и эндохорион уже почти или совсем невозможно. На переднем конце яйца имеется крышечка, несущая микропилярный аппарат (рис. 96), а на заднем конце — пронизанный радиально расположенными канальчиками орган (рис. 97), известный под названием «яйцевая стигма» (Graber, 1872). Биологическое значение яйцевой стигмы остается неопределенным, ибо ни одно из предложенных объяснений не является вполне удовлетворительным. Взгляд на яйцевую стигму как на

прикрепительный орган (Leuckart, 1855; Мельников, 1869) не согласуется с наличием обычно пронизывающих ее канальчиков, а равно с тем, что яйца не всегда прикрепляются к субстрату задним концом. Толкование яйцевой стигмы в качестве микропиле (Kramer, 1869), органа аэрации (Graber, 1872) или аппарата для излияния химиотактически привлекающих семенные нити продуктов (Павловский, 1907) не согласуется с тем, что канальчики не всегда пронизывают нацело яйцевую стигму, которая к тому же обычно покрывается клеевым секретом. После выхода яйца камера представляет собой большой спавшийся и в дальнейшем дегенерирующий мешок, соединенный шейкой со второй камерой, в передней части которой уже дифференцируется участок питательных клеток.

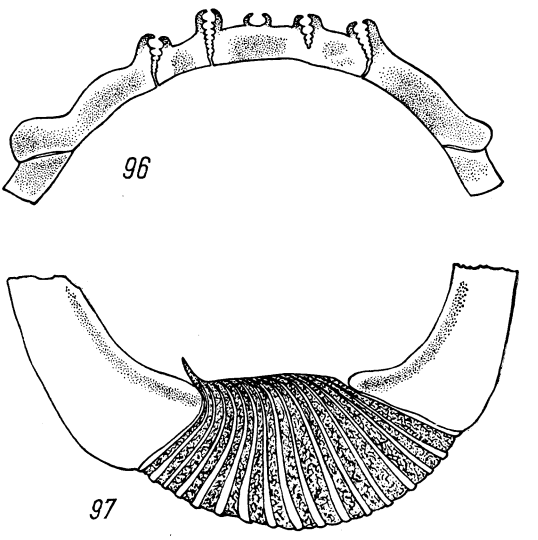


Рис. 96, 97. *Trichodectes canis* (De Geer), детали строения яйца (по Gross): 96 — продольный срез через микропилярный выступ; 97 — продольный срез через яйцевую стигму.

Яйцевые трубки впереди продолжены одной-двумя вершинными нитями, или филаментами, образующими сплетение (рис. 91) и соединяющимися в общие фиксирующие лигаменты, а сзади переходят в овариальный стебелек, или ножку (pedicellus). У пухоедов Ischnocera, так же как у вшей, яйцевые трубки лишены перитонеальной оболочки. У *Eomenacanthus stramineus* (Amblycera) она есть, но несовершенная, более ясная на концевой камере и в начальной части вершинной нити (Ries, 1932b).

В молодом еще яичнике яйцевые трубки расположены последовательно; их тонкие короткие стебельки сливаются друг с другом на коротком расстоянии в сравнительно длинный и расширенный назади яйцевод. Последовательность расположения яйцевых трубок по мере их развития стушевывается, так что в зрелых яичниках они оказываются расположенными пучкообразно и их стебельки открываются почти на одном уровне в расширенную часть яйцевода соответствующей стороны. У *Docophoroides pacificus* наблюдается вариация в расположении яйцевых трубок, именно — слияние между собой стебельков двух или более трубок (Snodgrass, 1899). Стенки яйцеводов состоят из эпителия и бесструктурной оболочки, снабженной мышечной обкладкой.

Яйцеводы переходят в удлиненную мешковидную матку, передняя часть которой in situ у пухоедов Amblycera и *Trichodectidae* (Ischnocera) загнута кверху и кзади. Матка образована из бесструктурной оболочки, эпителия и выстилающей его интимы. Она продолжена более коротким по сравнению с ней влагалищем.

Влагалище отличается большой складчатостью, которая имеет важное значение при прохождении яйца. Стенки влагалища бывают по-

крыты хитиновыми зубчиками, направленными вершинами кнаружи (рис. 113).

Половая система пухоедов *Philopteridae* (Ischnocera) характеризуется выступающей между яйцеводами маткой (рис. 92). Яйцеводы открываются в матку дорсо-латерально, отступя от ее незагнутого переднего конца, хотя дорсо-латеральное положение их может быть стушевано в зависимости от степени наполнения матки половыми продуктами или от нахождения в ней зрелого яйца.

У многих видов Ischnocera внешне ясно выражена железистая структура яйцеводов или яйцеводов и передней части матки, в форме пузырьковидной или бляшковидной гофрировки их стенок (рис. 92). Иногда такая структура получает еще более резко выраженную форму. Так, яйцеводы *Chelopistes meleagridis* с небольшими железистыми лопастями, или клеевыми железами, яйцеводы *Goniodes dissimilis* снабжены тремя большими лопастями (рис. 93), и такими же образованиями обладает *Goniodes gigas*. Яйцеводы *Anatoecus dentatus* дистально вздуты и довольно сильно пигментированы. На тотальных препаратах самок эти пигментированные вздутия просвечивают сквозь покровы тела в виде двух темных дисков, расположенных более или менее симметрично по бокам серединной части брюшка в задней его половине. Дистальные вздутия яйцеводов могут быть ясно не выражены или не представлять собой постоянной структурной особенности. У *Cuclotogaster heterographus* находили яйцеводы (оба или один) с дистальными вздутиями и без них (рис. 92). Вообще форма и размеры яйцеводов и матки, этих трубчатых органов с мягкими оболочками, способных к сильному сокращению и расширению, изменчивы у особей одного и того же вида в зависимости от величины тела, наличия и положения половых продуктов и разных фаз сокращения мускулатуры. Видовые особенности мезодермальных и упомянутых эктодермальных частей женской половой системы сводятся преимущественно к изменениям в соотношениях их размеров, с которыми тесно связаны видовые особенности величины и формы яиц.

У пухоедов часто присутствует непарный придаточный орган — семеприемник, называемый также сперматекой (spermatheca), или придаточная железа. Эти эктодермальные образования, судя по их структуре и положению, являются гомологичными органами, хотя, очевидно, с различной функцией. Семеприемник, как и придаточная железа, состоит из простого или разветвленного резервуара и протока, открывающегося дорсально во влагалище. Придаточный орган образован из бесструктурной оболочки, эпителия и выстилающей его интимы.

Каждому подотряду свойственны как простой, так и разветвленный семеприемники (рис. 98—112), причем оба встречаются в семействах *Menoponidae* и *Philopteridae*. Такая же различная форма придаточной железы наблюдается у представителей семейства *Gyropidae*. Простой семеприемник свойствен подсемейству *Ricininae*, а разветвленный — подсемейству *Laemobothriinae*. Привлекает внимание сравнительно редкая встречаемость среди Amblycera простого семеприемника, каким характеризуются виды *Eomenacanthus* и *Ricinus*, а среди Ischnocera — разветвленного семеприемника, который отмечен у видов *Anaticola*.

Придаточный орган расположен под пищеварительным каналом, в области задней части матки и влагалища. У Amblycera он бывает частично прикрыт сверху заворотом матки (рис. 98). Лопасти разветвленного семеприемника обычно направлены вершинами кзади и, будучи сильно развиты в некоторых родах, как например в роде *Trinoton*, проходят по бокам

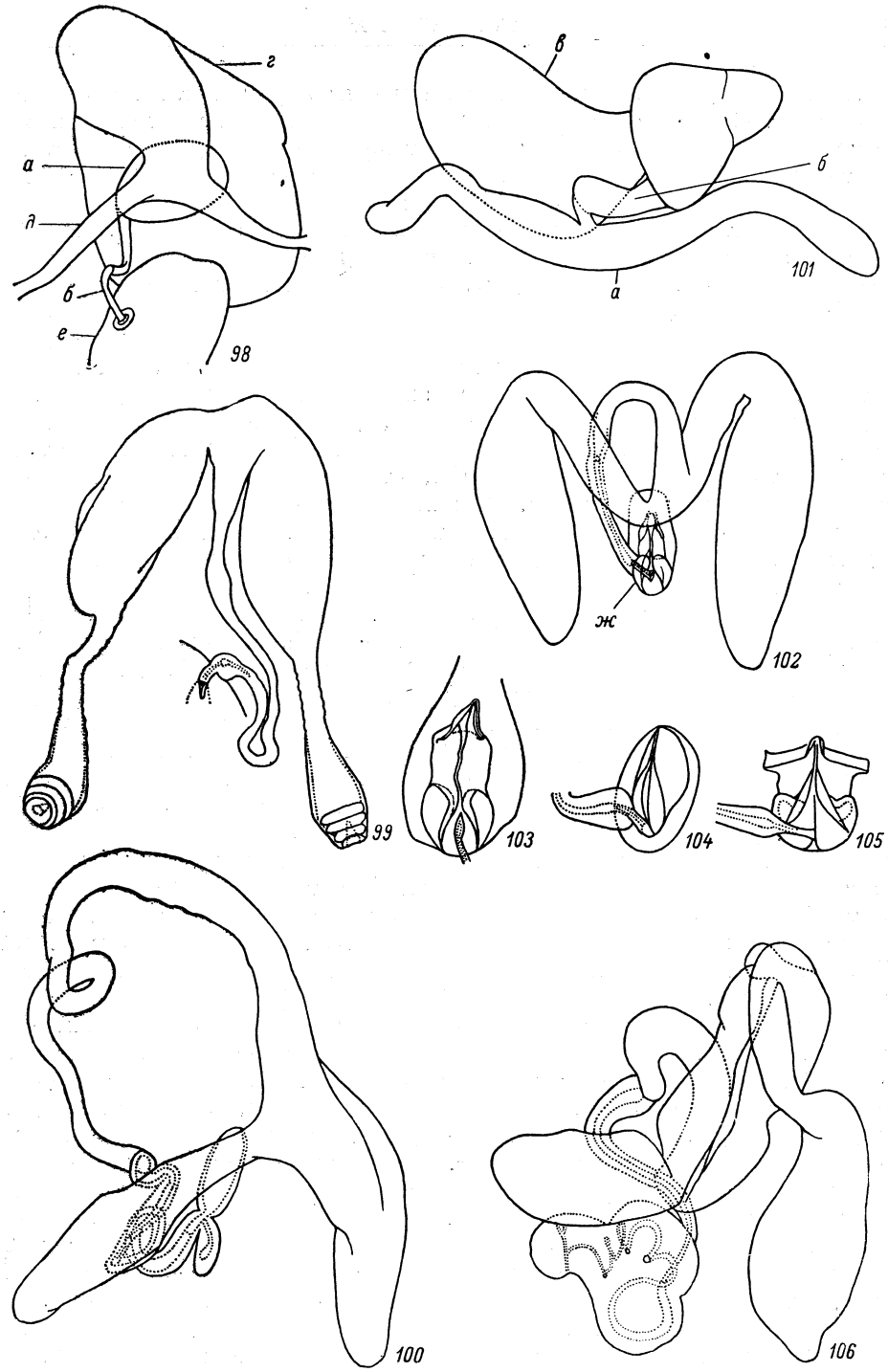


Рис. 98—106. Семеприемники Amblycera: 98 — *Eomenacanthus stramineus* (N.), орган частично прикрыт сверху заворотом матки; 99 — *Trinoton querquedulae* (L.); 100 — *Austromenopon crocatum* (N.); 101 — *Pseudomenopon tridens* (N.); 102 — *Myrsidea cornicis* (De Geer); 103 — *M. cornicis*, створки проксимального отверстия семеприемника; 104 — *M. cucullaris* (N.), то же; 105 — *M. isostoma* (N.), то же; 106 — *Colpocephalum decimfasciatum* Boisd. et Lac.

а — резервуар, *б* — проток семеприемника, *в* — придаток протока, *г* — матка, *д* — общий яйцевод (рог матки), *е* — влагалище, *ж* — створки проксимального отверстия семеприемника.

ректального пузыря. Проток часто коленчато или петлевидно изогнут или извит. Семеприемник связан с маткой мышечными волокнами в области перехода непарной части разветвленного резервуара в собственно проток и в области проксимальной части простого резервуара (рис. 110).

Оболочка резервуара семеприемника способна сильно сморщиваться и образовывать складки. Поэтому форма и величина резервуара резко изменчивы в зависимости от степени наполнения и разных фаз сокращения его мускулатуры, в связи с чем лопасти разветвленного семеприемника могут принимать довольно причудливый вид. Резервуар со сравнительно слабо развитыми лопастями в состоянии сильного наполнения почти теряет двулопастной вид и кажется уплощенно пузыревидным. Лопасти разветвленного семеприемника бывают узкотрубчатыми, грушевидно, булавовидно или мешковидно расширенными, дистально или проксимально, на большем или меньшем своем протяжении и в спавшемся состоянии могут быть настолько сморщенными, что из булавовидно расширенных становятся почти трубчатыми. Вершинная часть лопастей семеприемника иногда с поперечно гофрированными складками (*Trinoton querquedulae* и др.; рис. 99). Непарная часть резервуара значительно варьирует по форме и размерам у представителей различных родов. Резервуар простого семеприемника у представителей родов Amblycera (*Eomenacanthus*, *Ricinus*; рис. 98) однокамерный, округлый или овальный, несколько более ригидный; у представителей родов Ischnocera он однокамерный, разнообразной формы — пузыревидный, колбовидный, грушевидный, грибовидный, или двукамерный (рис. 109). Форма резервуара в отдельных родах или группах родов сходная или связана слабыми переходами. В своей проксимальной части резервуар Ischnocera, в отличие от Amblycera, снабжен темно или светло пигментированным склеротизованным образованием каркасом, который вместе с проходящим в него и неразрывно связанным с ним протоком представляет собой как бы поршневидную конструкцию. Такое темное образование просвечивает на тотальных препаратах сквозь светлый или слабо пигментированный покров тела в виде темного кольца на срединном поле задней половины брюшка. У *Chelopistes* (рис. 107), *Goniodes* (рис. 112) и *Goniocotes* это образование снабжено сильно развитой оболочкой.

Протоки семеприемников значительно варьируют в размерах, чаще узко трубчатые. Заметным уклонением в структуре протока отличается семеприемник *Pseudomenopon tridens* (рис. 101). Резервуар его представляет собой поперечно расположенную узкую трубку, волнисто либо дуговидно изогнутую, с обращенными кпереди или кзади или в разных направлениях концами, либо почти прямую. Маленькая непарная часть резервуара переходит в проток, передняя часть которого довольно короткая и узкая, а задняя пузыревидно расширенная, с изогнутым, более крупным пузыревидным придатком. Проток семеприемника *Austromenopon crocatum* (рис. 100) имеет проксимально небольшой придаток, проток *Colpocephalum decimfasciatum* (рис. 106) образует в своей проксимальной части извивы, варьирующие по своему расположению. Створки проксимального отверстия протока у представителей ряда родов Amblycera и Ischnocera кольцевидные. Они могут хорошо различаться по строению у видов одного и того же рода, пример чему дают *Myrsidea cornicis*, *M. cucullaris* и *M. isostoma* (рис. 103—105), у которых резервуары и протоки семеприемников очень сходного строения.

Чрезвычайно интересное явление образования «сперматофор» в мужских и женских половых органах у насекомых и других животных более детально

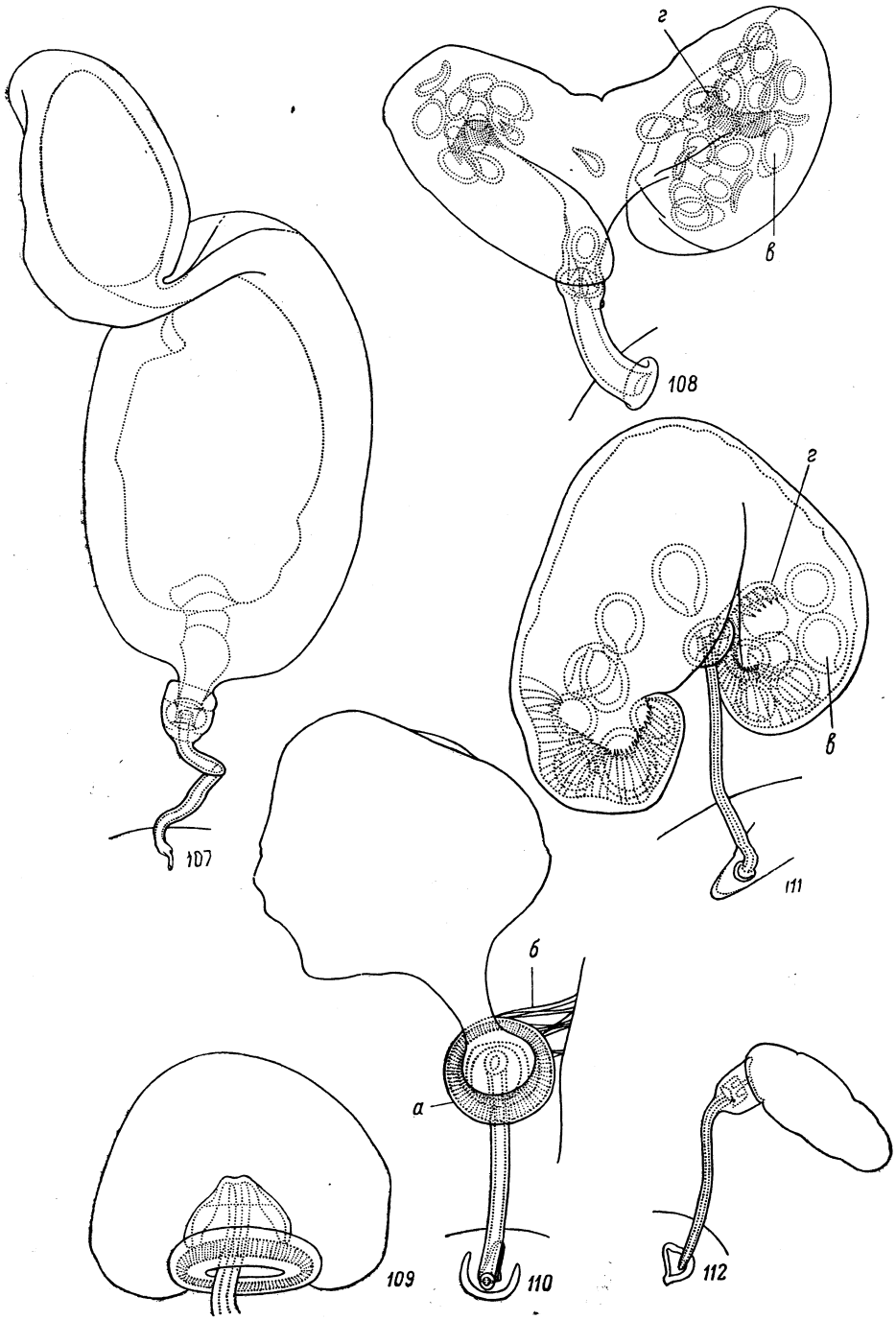


Рис. 107—112. Семеприемники Ischnocera: **107** — *Chelopistes meleagridis* (L.); **108** — *Craspedorrhynchus macrocephalus* (N.); **109** — *Anaticola crassicornis* (Scop.); **110** — *Philopterus guttatus* N.; **111** — *Ibidoecus bisignatus* (N.); **112** — *Goniodes dissimilis* N.

а — склеротизованное кольцо семеприемника, *б* — мышечные волокна, *в* — сперматодоза, *г* — гребень пластинок.

было рассмотрено с анатомо-физиологической точки зрения Холодковским (1910а, 1913а, 1913б). Он разделил описанные под этим общим названием «весьма различные по своей природе и назначению» структуры на четыре категории и, в частности, предложил называть сперматодозами возникающие в женских половых органах образования, которые служат для дозирования семени при оплодотворении яиц.

Среди пухоедов явление образования сперматодоз не имеет, по-видимому, широкого распространения. Несомненные сперматодозы найдены только у некоторых Ischnocera, в простых семеприемниках видов *Ibidoecus* (рис. 111) и *Oxylipeurus* и в разветвленном семеприемнике видов *Anaticola*

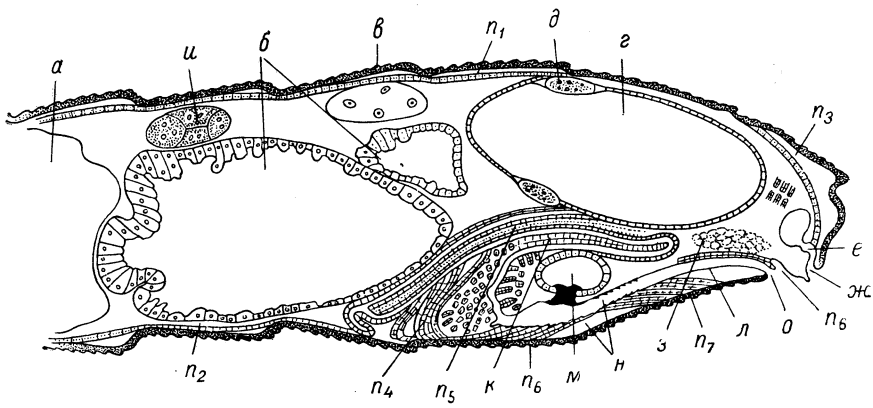


Рис. 113. *Gyropus ovalis* N., продольный, почти срединный срез брюшка самки.

а — зоб, *б* — средняя кишка, *в* — мальпигиев сосуд, *г* — ректальный пузырь, *д* — ректальные железы, *е* — анальный клапан, *ж* — анальное отверстие, *з* — жировое тело, *и* — питательные клетки яйцевой камеры, *к* — матка, *л* — влагалище, *м* — придаточная железа, *н* — хитиновые зубчики, *о* — половое отверстие, n_1 — продольные дорсальные мышцы, n_2 — продольные вентральные мышцы, n_3 — дорсальные дилататоры прямой кишки, n_4 — ретракторы матки, n_5 — констрикторы матки, n_6 — ретракторы влагалища, n_7 — вентральные дилататоры влагалища.

(рис. 109). Сперматодозы в общем крупнее у *Ibidoecus* и *Oxylipeurus*, благодаря своим резким контурам хорошо заметны даже сквозь покров тела на тотальных препаратах самок. Они встречаются в разном количестве и иногда заполняют почти весь резервуар; в ряде случаев наблюдали одиночные сперматодозы, тесно прилежащие и обращенные передним концом к дистальному отверстию протока семеприемника. В одном и том же семеприемнике попадаются как семесодержащие, так и в той или иной степени смятые или сдавленные сперматодозы и их фрагменты.

Такие факты, как отсутствие сперматофор в мужских половых органах упомянутых выше пухоедов и явное несоответствие между величиной сперматодоз и диаметром протока семеприемника, что особенно выражено у видов *Ibidoecus* и *Oxylipeurus*, едва ли могут оставлять сомнение касательно формирования сперматодоз в самом резервуаре семеприемника.

У *Ibidoecus bisignatus* (рис. 111) нетрудно заметить слабо пигментированные, довольно длинные и узко треугольные, пластинчатые утолщения кутикулярной выстилки, гребневидно и радиально расположенные в боковых отделах семеприемника. Гребень пластинок изогнут таким образом, что одна его часть дуговидно лежит дорсально, а другая — вентрально, так что обе части разделены участком свободной поверхности; сами же пластинки снабжены продольным срединным рядом мелких зубчиков.

В боковых отделах резервуара встречаются как бы охваченные пластинками сперматодозы, в отдельных случаях направленные передним концом в области сгиба гребня. Под действием мускулатуры боковые отделы резервуара становятся лопастевидными, и находящиеся в них сперматодозы оказываются таким образом изолированными в ограниченном пластинками пространстве. В этих отделах попадаются также сплющенные сперматодозы и их фрагменты. Возможность такой изоляции сперматодоз и характер расположения и строения пластинок наводят на мысль, что комплекс пластинок резервуара семеприемника, очевидно, является не чем иным, как своеобразным механическим устройством, способствующим, с одной стороны, формированию фляжко-, колбо- или яйцевидных сперматодоз и, с другой стороны, раздавливанию опорожненных сперматодоз. Гребни пластинок имеются также у *Ibidoecus plataleae*, *Oxylipeurus tetraonis*, *Anaticola crassicornis* (рис. 109) и *A. anseris*. Принимая во внимание наличие сперматодоз у видов одного и того же рода, можно допустить, что способность к образованию сперматодоз является родовым признаком.

Матка и влагалище обслуживаются системой мышц (рис. 113), обеспечивающих продвижение яйца наружу. Посредством ретракторов и констрикторов яйцо постепенно проталкивается через сложенную складками матку, которая при этом развертывается и расширяется. Работой ретракторов и дилататоров яйцо выводится из влагалища, способного благодаря складчатости сильно увеличиваться в объеме. Вероятно, что и процесс копуляции не обходится без помощи самой самки, которая для облегчения расширения полового отверстия и всего влагалища приводит в действие указанные группы мышц.

Функция зубчатых полей стенок влагалища еще определенно не выяснена. Павловский (1907) полагает, что зубчатая поверхность влагалища вшей *Pediculus humanus* (*P. capitis*, *P. vestimenti*) способствует удержанию покрытого бугорками препуциального мешка самца во время спаривания. Такой взгляд не может быть приложим к волосовику *Gyropus ovalis*, так как при спаривании зубчики препуциального мешка окажутся расположенными в том же направлении, как вагинальные зубчики (Благовещенский, 1931). По мнению Нуттала (Nuttall, 1917), у *Pediculus humanus* зубчики влагалища могут оказывать помощь при выталкивании яйца. Возможно, что они, упираясь в стенку яйца, препятствуют обратному скольжению его и тем самым содействуют более успешному и скорому прохождению яйца по влагалищу.

Сравнительное исследование показывает, что у представителей пухоедов, вшей и бескрылых сеноедов женская половая система устроена однотипно. Каждый яичник состоит из пяти политрофических яйцевых трубок. В зрелых яичниках яйцевые трубки сидят пучкообразно на разветвлениях матки. В постэмбриональном развитии яйцевые трубки у пухоедов и вшей расположены на яйцеводах последовательно (стр. 86), как это имеет место еще в молодых яичниках взрослых пухоедов. Численность яйцевых камер в трубках варьирует незначительно — от одной до нескольких. Придаточный орган влагалища — семеприемник или придаточная железа — имеется во всех трех упомянутых группах насекомых. По общей структуре этот орган очень сходен у пухоедов Ischnocera, вшей *Linognathus* и *Phthirus* и сеноеда *Troctes divinatorius*. Морфологическая связь между пухоедами и вшами еще более тесная, поскольку наблюдаются полнейшая аналогия в гистологическом строении их яичников (Gross, 1905) и сходство мышечной системы их женских половых органов (Благовещенский, 1931).

Мужская половая система

Мужская половая система пухоедов (рис. 114—135), сходно устроенная у Amblycera и Ischnocera (Благовещенский, 1956), состоит из двух семенников (testes), двух семепроводов (vasa deferentia), семенного пузырька (vesicula seminalis), семеизвергательного канала (ductus ejaculatorius) и копулятивного аппарата (apparatus copulationis). В обоих подотрядах взаимное положение половых органов одинаково. Семенники расположены в брюшной полости латерально, обыкновенно частично прикрывают пищеварительный канал; семепроводы свернуты по бокам семеизвергательного канала; семенной пузырек, семеизвергательный канал и копулятивный аппарат лежат вентрально посередине под пищеварительным каналом. Все эти органы, за исключением семепроводов, бывают заметны на необработанных щелочью тотальных препаратах светлых или слабо пигментированных самцов.

Каждый семенник состоит из двух или трех семенных фолликулов. У большинства Amblycera три пары фолликулов, у Ischnocera и части Amblycera (некоторые *Menacanthus*, *Myrsidea*) две пары. Казавшееся стойким разграничение Amblycera, как обладающих якобы только шестью фолликулами, и Ischnocera, имеющих четыре фолликула, в действительности не оправдывается. Семенные фолликулы яйцевидные или почти шаровидные, грушевидные или конусовидные, с тупой, заостренной или сосочковидной вершиной, достигают у ряда видов (*Laemobothrion* и др.) сравнительно крупных размеров. В обоих подотрядах они значительно варьируют по величине и очень близки по форме.

У Amblycera (рис. 114, 116, 121) фолликулы в каждом семеннике расположены один за другим на равном или неодинаковом, близком или довольно отдаленном расстоянии друг от друга и лежат более или менее симметрично на протяжении единичных, нескольких или большинства сегментов брюшка. Размещение фолликулов в правом и левом семенниках может быть неодинаковым даже у одного и того же самца. Первый, или передний, фолликул непосредственно связан с семепроводом соответствующей стороны, второй или второй и третий фолликулы открываются в семепровод очень короткими или сравнительно длинными выводными каналами (стебельками).

У Ischnocera фолликулы в каждом семеннике сращены своими основаниями, и в таком случае канал второго фолликула слит с идущим от первого семепроводом (*Trichodectes canis* и др.; рис. 128, 130), или они раздельны, и, как у Amblycera, второй фолликул связан с семепроводом коротким или сравнительно длинным выводным каналом (*Philopterus semisignatus* и др.; рис. 122). Первый фолликул обращен вершиной вперед, второй направлен вершиной прямо или косо назад. Оба семенника расположены на протяжении единичных или нескольких сегментов брюшка, на одном или на разном уровне.

Стенка семенного фолликула состоит из бесструктурной наружной оболочки и эпителиального слоя клеток. Сперматогонии, появляющиеся в апикальной части фолликула (гермарии), претерпевают деление, ведущее к формированию цист. Из цисты со вторичными сперматогониями возникают при последнем неравномерном делении сперматиды и пикнотические тела, которые постепенно дегенерируют в процессе образования живчиков (сперматозоидов). Пачки живчиков концентрируются в базальной части фолликула. Сперматогенез, отклоняющийся от нормальной схемы, — того же типа, как и у вшей (Perrot, 1934; White, 1945; Bayreuther

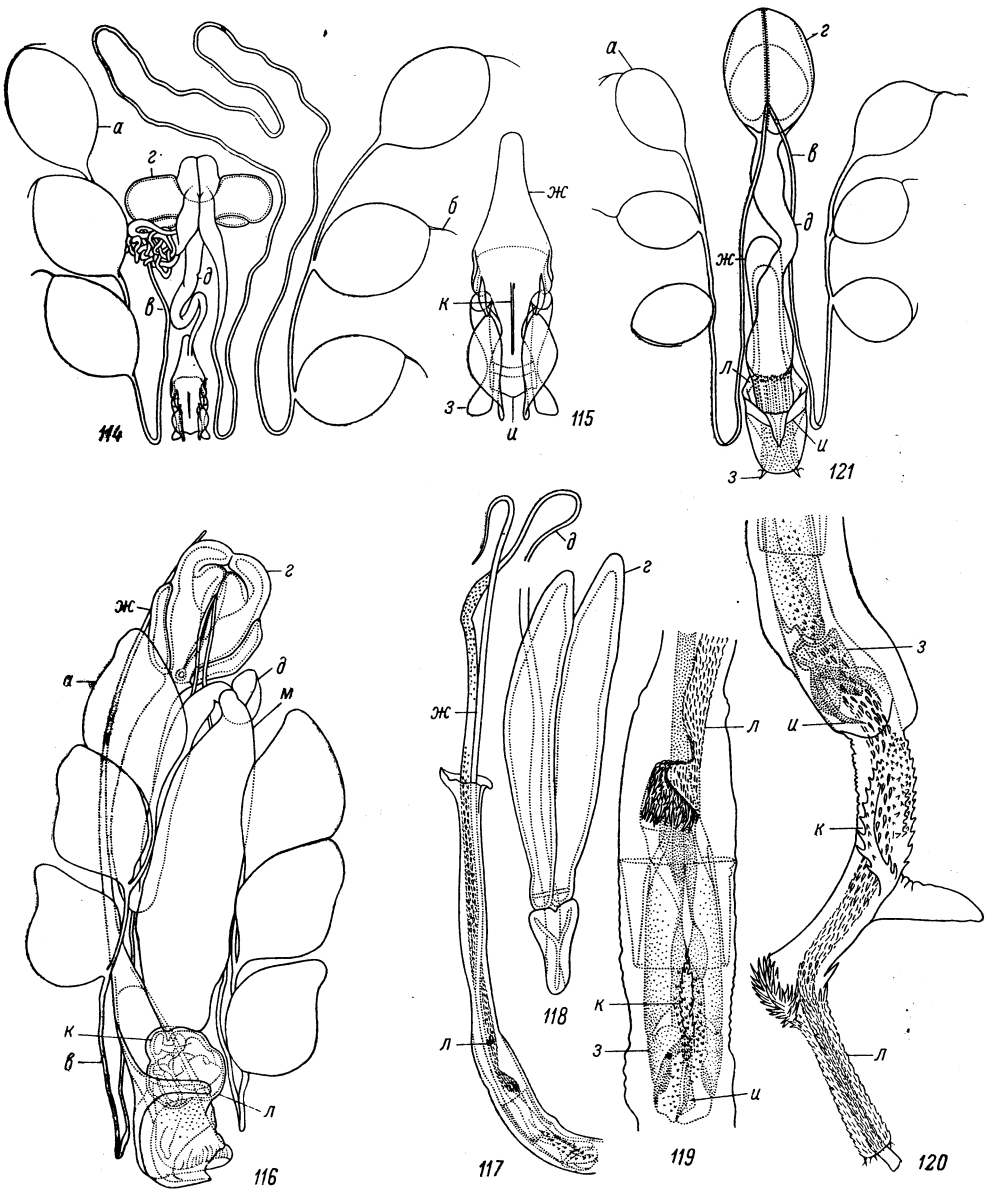


Рис. 114—121. Мужская половая система Amblycera: 114 — *Menopon gallinae* (L.); 115 — *M. gallinae*, копулятивный аппарат; 116 — *Trinoton querquedulae* (L.); 117, 118 — *Piagetiella titan* (Pg.); 119 — *P. titan*, копулятивный аппарат с ввернутым препуциальным мешком; 120 — *P. titan*, копулятивный аппарат с вывернутым препуциальным мешком; 121 — *Gyropus ovalis* N.

а — семенной фолликул, *б* — вершинная нить, *в* — семепровод, *г* — семенной пузырек, *д* — семеизвергательный канал, *е* — пенис, *ж* — базальная пластинка, *з* — парамеры, *и* — мезозома, *к* — склерит препуциального мешка, *л* — препуциальный мешок, *м* — мускулистый мешок семеизвергательного канала.

1955; Scholl, 1955). Семенные фолликулы продолжены одной-двумя вершинными нитями.

Семепроводы идут от задних фолликулов назад к копулятивному аппарату и затем, изгибаясь, проходят вперед вдоль семеизвергательного канала, образуя иногда клубок извивов — эпидидимис (*Menopon gallinae*; рис. 114). Они открываются в семенной пузырек в разных точках сверху посередине или, в случае раздельного двудольного строения пузырька, сбоку (снаружи или совнутри его долей). Семепроводы весьма различной длины, иногда в несколько раз длиннее семеизвергательного канала (*Menopon gallinae*; рис. 114) или заметно неодинаковой длины у правого и левого семенников. На всем или на большем своем протяжении семепроводы более или менее узкие и близ впадения в семенной пузырек могут расширяться сильно (*Amyrsidea latifasciata* и др.) или слабо и постепенно (*M. gallinae* и др.; рис. 114). Расширения семепроводов являются, очевидно, только дополнительными резервуарами для поступающей из фолликулов массы семени. Семепроводы образованы из наружной бесструктурной оболочки, снабженной мышечной обкладкой, эпителия и интимы.

Семенной пузырек состоит из двух, четырех, шести или восьми долей, широко варьирующих по форме и величине. Он слитый или, при двудольном строении, иногда с более или менее раздельными долями, в целом очень разнообразной формы, такой же структуры как семепроводы. В двудольном семенном пузырьке, например у *Gyropus ovalis*, каждая доля подразделяется на собственно семенную и секреторную части. У видов с четырех-, шести- или восьмидольным семенным пузырьком только те доли, в которые открываются семепроводы, служат частью в качестве семенных резервуаров, частью как секреторные органы. Остальные доли представляют собой лишь придаточные железы. Для обозначения комплекса мужских придаточных желез, являющихся производными семеизвергательного канала, т. е., по Эшериху (Escherich, 1894), эктадениями, я удерживаю обыкновенно используемое в литературе по анатомии пухоедов название «семенной пузырек», поскольку доли пузырька служат частично семенными резервуарами, частично же несут секреторную функцию. Иногда доли семенного пузырька продолжены выводными каналами (*Carduiceps zonarius* и др.; рис. 123), сливающимися в непарный семеизвергательный канал. Секрет долей семенного пузырька есть та среда, в которой пачки живчиков передаются самцом самке.

Семеизвергательный канал широко варьирует в размерах, чаще значительно сужен кзади, прямой или коленчато изогнутый, петлевидно извитой или скрученный на некотором протяжении. Он бывает с простым (*Austromenopon crocatum* и др.) или более сложным (*Carduiceps zonarius* и др.; рис. 123) постоянным расширением. Временные расширения канала образуются в связи с прохождением порции семени вместе с массой секрета, как это наблюдается, к примеру, у *Laemobothriidae*. Иногда семеизвергательный канал имеет придатковидное выпячивание (*Cuclotogaster heterographus* и др.; рис. 124), служащее резервуаром для половых продуктов, поступающих из семенного пузырька. Семеизвергательный канал образован из бесструктурной наружной оболочки, слоя эпителиальных клеток и кутикулярной выстилки. Мышечная оболочка канала иногда местами резко утолщена. У видов *Carduiceps* выстилка семеизвергательного канала от середины его расширения кзади сильно склеротизована. Хорошо развитая оболочка из кольцевых мышц

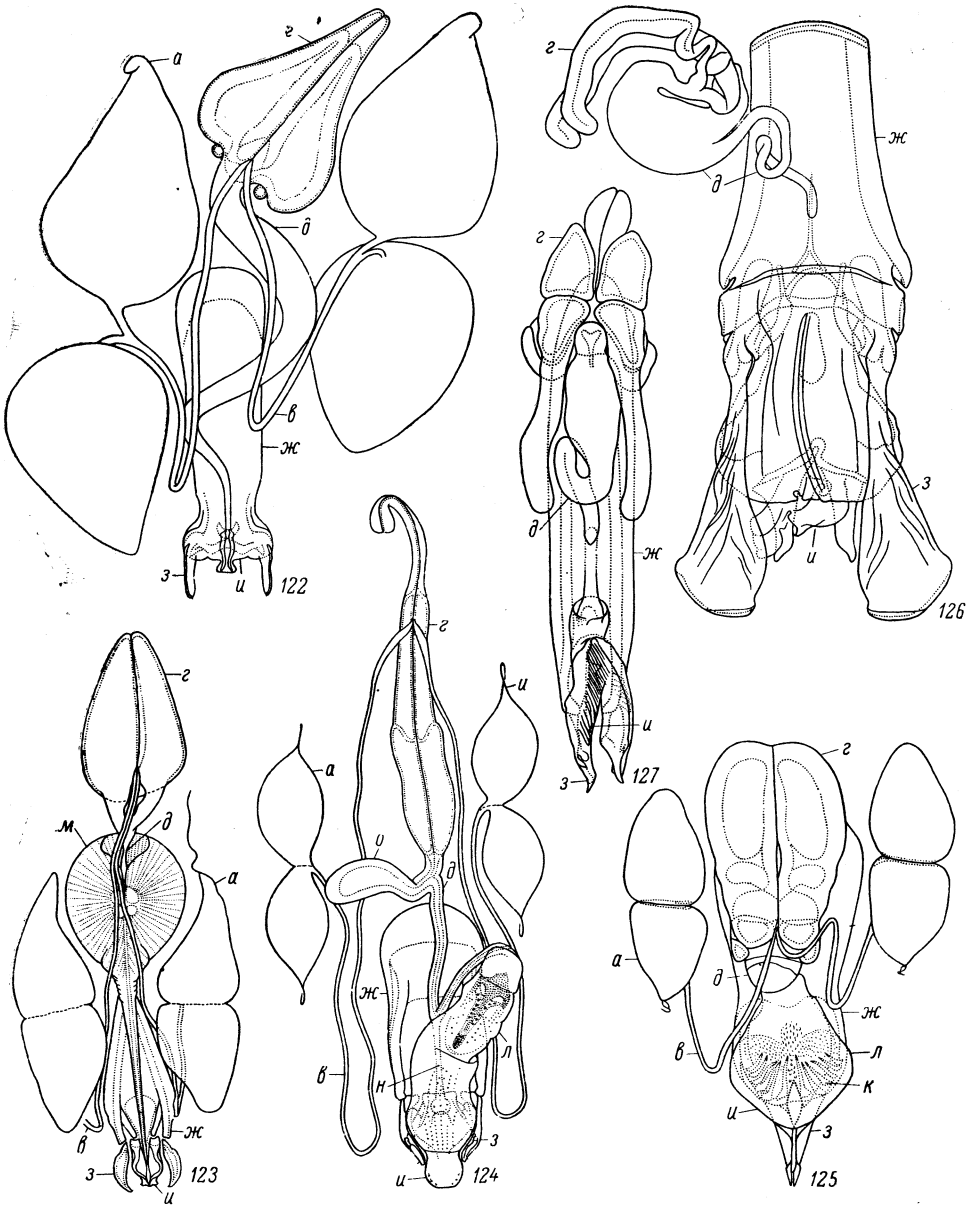


Рис. 122—127. Мужская половая система Ischnocera (*Philopteridae*): **122** — *Philopterus semisignatus* N.; **123** — *Carduiceps zonarius* (N.); **124** — *Cuclotogaster heterographus* (N.); **125** — *Anatoecus dentatus* (Scop.); **126** — *Goniodes pavonis* (L.); **127** — *Pectinopygus longicornis* (Pg.).

н — тяж, о — резервуар семеизвергательного канала. Остальные обозначения те же, что на рис. 114—121.

в заднем отделе канала постепенно или резко сходит на нет, бывает в разных местах и на разном протяжении муфтовидно утолщена; самый просвет канала может то суживаться, то расширяться. Так, к примеру, *Trinoton querquedulae* (рис. 116) имеет длинную мышечную муфту (мускулистый мешок) в задней части семеизвергательного канала, тогда как у *Craspedorrhynchus spathulatus* муфта расположена на коротком протяжении в передней трети канала, в месте его сужения. По моим исследованиям (1931), семеизвергательный канал *Gyropus ovalis* переходит назади в тонкостенную трубку, которая неразрывно связана с наружной поверхностью ввернутого препуциального мешка (одной из частей копулятивного аппарата) и проходит внутри мешка при вывернутом его состоянии.

Копулятивный аппарат в типичной форме состоит из базальной пластинки, парамер, мезозомы и препуциального мешка. Обыкновенно он более или менее темно пигментированный, редко совсем бесцветный. В обоих подотрядах встречаются простые и более сложные формы копулятивного аппарата.

Базальная пластинка расположена близ нижней стенки брюшка на протяжении единичных, нескольких или большинства его сегментов, очень варьирует по форме (от почти квадратной до стержневидной), размерам, степени склеротизации и пигментации, с бесцветным передним концом, часто с более сильно склеротизованными продольными (боковыми) и поперечными полосками, иногда со срединными склеритами и заднекрайними выростами.

Парамеры представляют собой парные придатки, более или менее склеротизованные, слитые или свободные, сочлененные с базальной пластинкой и мезозомой, весьма различной формы и величины; иногда они отсуствуют.

Расположенная между парамерами часть, так называемая мезозома, очень разнообразного устройства. Попытки изучения гомологии составляющих мезозому частей (Waterston, 1914; Cummings, 1916b; Qadri, 1936c) нельзя признать удовлетворительными. Использованная терминология (эндомеры, теломеры, гипомерон и др.) недостаточна, так как может быть применима лишь в отдельных случаях. Гомология составляющих мезозому частей могла бы быть более определенно изучена лишь последовательным путем, т. е. начиная с анализа характера изменений частей мезозомы сперва внутри близких видов. С этой целью важно исследовать копулятивный аппарат в вывернутом состоянии, так как это позволит точно установить части мезозомы, наличие или отсутствие препуциального мешка, его склеритов и собственно пениса.

Препуциальный мешок, ясно выраженный во многих группах Amblycera и Ischnocera, несет зубцы и нередко пластинки, форма и размеры которых варьируют; в вывернутом состоянии мешок — пузыревидный и может быть продолжен собственно пенисом, как например у *Menacanthus cornutus* (рис. 134). Опорой препуциального мешка служит хитиновое кольцо, образованное мезозомой, основанием базальной пластинки и парамерами.

Копулятивный аппарат выходит через довольно широкое половое отверстие, расположенное на восьмом или девятом стерните непосредственно ниже ануса. Стенки полового отверстия образуют начало хитиновой трубки, так называемой генитальной камеры, которая лежит в брюшной полости вентрально и неразрывно связана с копулятивным аппаратом. В выпяченном состоянии копулятивный аппарат загибается

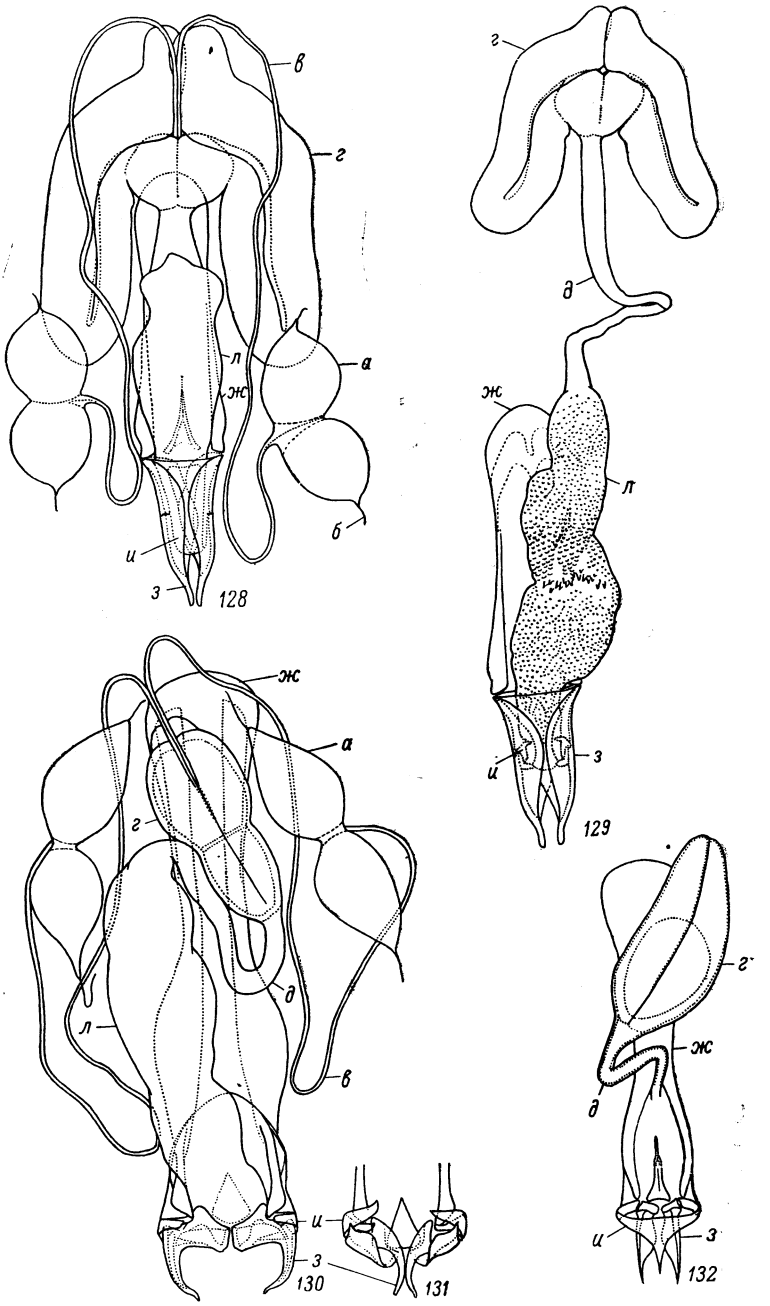


Рис. 128—132. Мужская половая система Ischnocera (*Trichodectidae*): 128, 129 — *Tirchodectes canis* (De Geer); 130, 131 — *Bovicola ovis* (L.); 132 — *Holakartikos crassipes* (Rud.).

Обозначения те же, что на рис. 114—121.

вверх и вперед над задними тергитами брюшка, что связано с положением пары во время спаривания, когда самец находится под самкой.

Выпячивание и втягивание копулятивного аппарата производятся и регулируются действием нескольких различных по функции комплексов мышц. Как показывают срезы *Gyropus ovalis* (рис. 136, 137), к переднему округлому полю базальной пластинки снизу подходит ряд длин-

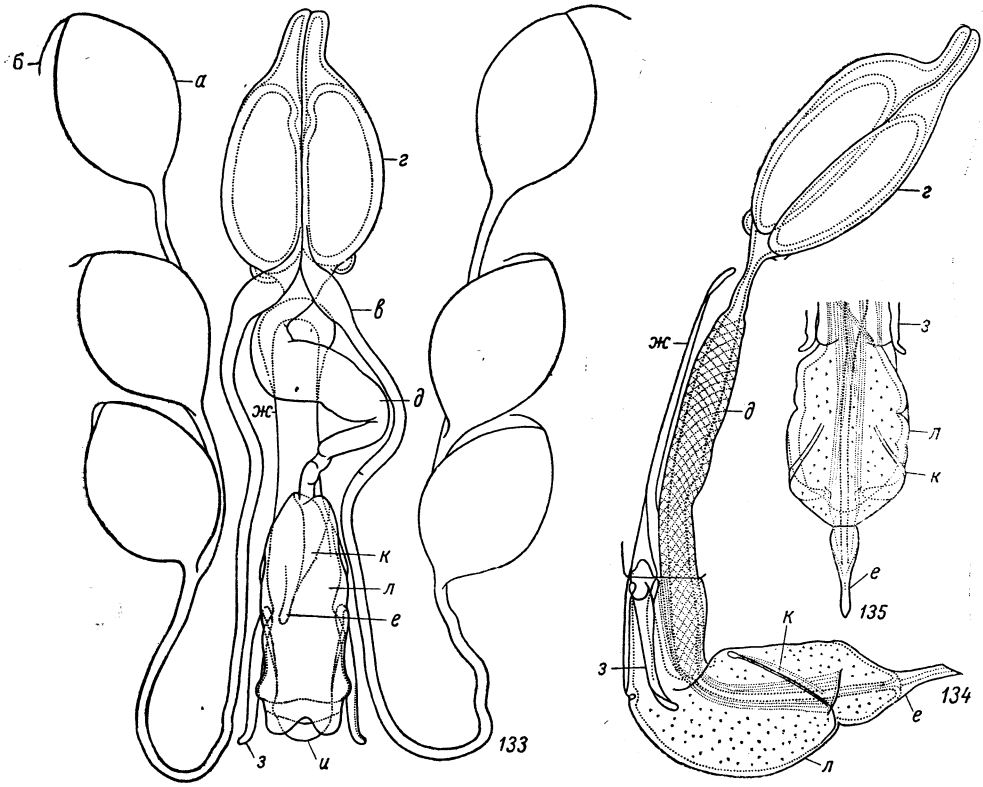


Рис. 133—135. *Menacanthus cornutus* (Schöm.), мужская половая система: 133 — общий вид; 134 — копулятивный аппарат с выпяченным препуциальным мешком, вид сбоку; 135 — выпяченный препуциальный мешок, вид сверху.

Обозначения те же, что на рис. 114—121.

ных протракторов, которые идут от последнего брюшного стернита близ вентральной поверхности тела. Благодаря действию этой группы мышц приходит в движение базальная пластинка с парамерами и хитиновым полукольцом мезозомы. Сперва из полового отверстия начинают высовываться парамеры, затем показываются хитиновое полукольцо и основная часть базальной пластинки. В скольжении наружу копулятивного аппарата несомненную помощь оказывают также дорсальные и вентральные продольные мышцы и дорсо-вентральные мышцы брюшка. Судя по продольным срезам, у самца с выпячивающимся копулятивным аппаратом брюшко сильно сжимается как в продольном, так и в поперечном направлении. Это обстоятельство, по-видимому, является решающим при выворачивании препуциального мешка, поскольку какие-либо другие комплексы мышц, выпячивающих мешок, отсутствуют. Благодаря со-

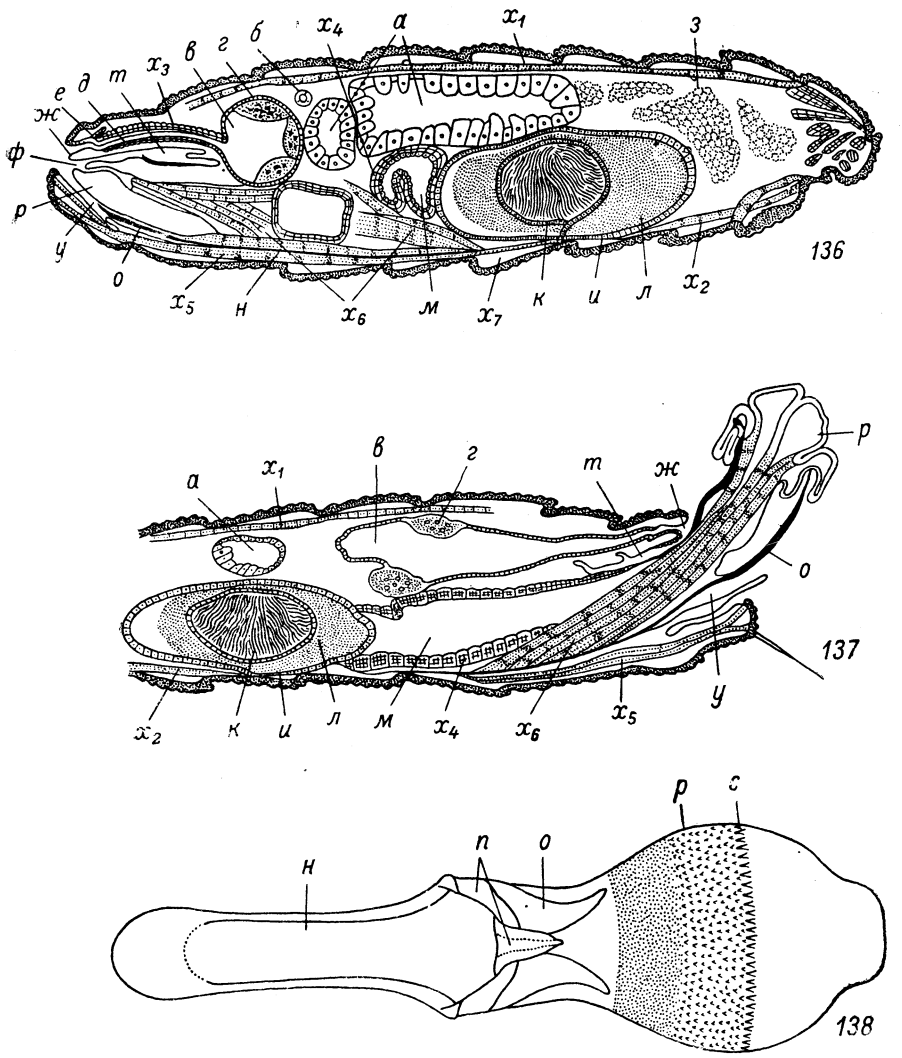


Рис. 136—138. *Gyropus ovalis* N.: 136 — продольный срез брюшка самца с втянутым копулятивным аппаратом; 137 — продольный срез брюшка самца с полувыпяченным копулятивным аппаратом; 138 — копулятивный аппарат самца с выпяченным препуциальным мешком.

а — средняя кишка, *б* — мальпигиев сосуд, *в* — ректальный пузырь, *г* — ректальная железа, *д* — прямая кишка, *е* — анальный клапан, *ж* — анальное отверстие, *з* — жировое тело, *и* — семенной пузырек, *к* — семенные нити, *л* — секрет семенного пузырька, *м* — семеизвергательный канал, *н* — базальная пластинка, *о* — парамеры, *п* — мезозома, *р* — препуциальный мешок, *с* — хитиновые зубчики, *т* — прегенитальная складка, *у* — постгенитальная складка, *ф* — половое отверстие, x_1 — продольные дорсальные мышцы, x_2 — продольные вентральные мышцы, x_3 — сфинктер прямой кишки, x_4 — сфинктер семеизвергательного канала, x_5 — протракторы базальной пластинки, x_6 — ретракторы препуциального мешка, x_7 — ретракторы базальной пластинки.

кращению дорсо-вентральных и продольных дорсальных и вентральных мышц полостная жидкость, устремляясь в конечную часть брюшка и не находя выхода, давит на стенки препуциального мешка, выворачивая его наружу; при этом мешок раздувается и становится упругим. Так как собственно пениса у *G. ovalis* нет, то семенная жидкость изливается непосредственно через семеизвергательный канал.

Втягивание копулятивного аппарата производится системой мышц базальной пластинки, хитинового кольца и препуциального мешка. Сравнительно короткие ретракторы базальной пластинки идут от переднего поля четвертого брюшного стернита к ее переднему округлому полю. Короткие и длинные мышцы, направляющиеся от пятого, шестого и седьмого брюшных стернитов к боковым стенкам генитальной камеры, прегенитальной и постгенитальной ее складкам, прилежащим к кольцу хитиновых склеритов, являются ретракторами хитинового кольца и своей работой совместно с ретракторами базальной пластинки обусловливают впячивание копулятивного аппарата. Длинные ретракторы препуциального мешка отходят от дорсальной поверхности передней части базальной пластинки к его переднему полю.

Когда напряжение самца с окончанием спаривания прекращается, происходит расслабление дорсо-вентральных и продольных дорсальных и вентральных мышц брюшка. Полостная жидкость отливает из препуциального мешка, и упругость его спадает. Действием ретракторов базальной пластинки и хитинового кольца самец втягивает копулятивный аппарат. Ретракторы препуциального мешка, сокращаясь, собирают стенки мешка в складки и втягивают его внутрь брюшка. Процесс впячивания копулятивного аппарата продолжается до тех пор, пока парамеры не скроются в генитальной камере. Тогда мешок снова ложится над парамерами и основанием базальной пластинки, а концы парамер располагаются немного отступя внутрь от половой щели.

Сравнительно-морфологическое исследование показывает большое сходство по типу строения мужской половой системы вшей с соответствующей системой пухоедов Ischnocera. Сеноеды обладают одно- или трехфолликулярными семенниками и эктодермальными частями свойственного пухоедам типа структуры.

Нервная система

Нервная система, разделяемая на центральную, периферическую и симпатическую, устроена в обоих подотрядах пухоедов одинаково. Центральная нервная система (рис. 139—141) характеризуется довольно высокой степенью концентрации, такой же, как и у вшей. Она состоит из надглоточного узла (ganglion supraoesophageum), или головного мозга (cerebrum), и четырех узлов брюшной нервной цепочки. В голове (рис. 59) расположены надглоточный узел и подглоточный (ganglion suboesophageum), первый над пищеводом и второй под ним, три узла брюшной цепочки лежат в груди посередине, близ ее нижней поверхности. Надглоточный и подглоточный узлы соединяются двумя коннективами, обходящими заднюю часть глотки. Образованное нервное глоточное кольцо имеет поперечную спайку (рис. 140), проходящую под глоткой между двумя окологлоточными коннективами.

Путем вскрытия мною исследовано внешнее строение брюшной цепочки *Menopon gallinae*, *Menacanthus mutabilis*, *Actornithophilus patellatus*, *Myrsidea cornicis*, *M. cucullaris*, *Piagetiella titan*, *Trinoton querque-*

dulae, *Laemobothrion circi*, *Ricinus tugarinovi*, *R. nitidissimus*, *R. dolichocephalus*, *Gyropus ovalis* (Amblycera), *Philopterus ocellatus*, *Sturnidoecus sturni*, *Aegypoecus neophron*, *Brüelia nebulosa*, *Upupicola upupae*, *Goniodes dispar*, *Goniocotes hologaster*, *Rallicola fulicae*, *Columbicola columbae*, *Anaticola crassicornis*, *Pectinopygus longicornis* и *Trichodectes canis* (Ischnocera).

У всех упомянутых видов подглоточный и первый грудной узлы связаны между собой сравнительно длинными коннективами. Первый и второй грудные узлы или соединены короткими коннективами, как у большинства упомянутых Amblycera, или плотно прилегают друг к другу, как у *Myrsidea cornicis*, *M. cucullaris* и всех видов Ischnocera. Второй и третий грудные узлы обыкновенно настолько тесно сближены, что связывающие их коннективы незаметны; только у *Ricinus nitidissimus* и *R. dolichocephalus* сверху между этими узлами можно различить очень короткие коннективы. На продольных срезах *Gyropus ovalis* (Благовещенский, 1931) видно, что второй и третий грудные узлы соединены очень короткими внутренними тяжами (рис. 141). Форма и величина узлов варьируют. Так, у *G. ovalis* (рис. 139) надглоточный узел неправильно четырехсторонний, с глубоко вогнутым передним краем, больше каждого из узлов брюшной цепочки. Подглоточный узел почти овальный, гораздо меньше надглоточного узла. Первый грудной узел овальный, больше подглоточного; второй узел почти треугольный, с обращенной кпереди вершиной, короче первого; третий узел шестиугольный, наиболее крупный из узлов брюшной цепочки. У *Trinoton querquedulae* задний край последнего грудного узла посередине заметно вогнутый.

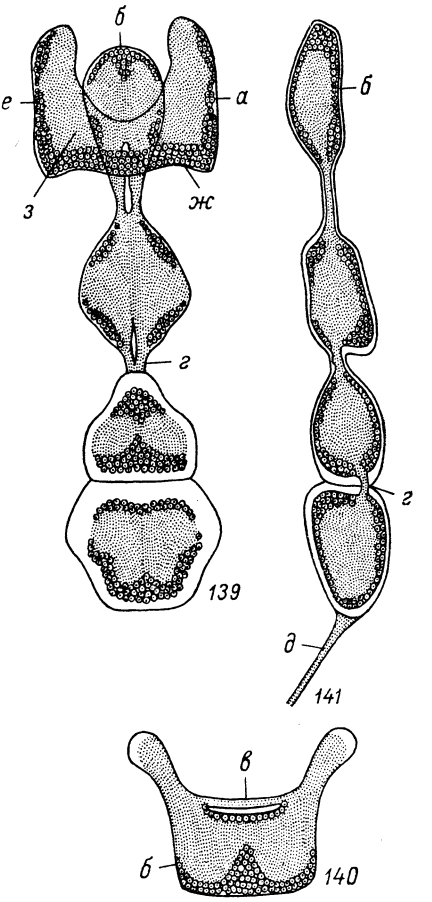


Рис. 139—141. *Gyropus ovalis* N., центральная нервная система: 139 — комбинированный срез, изображены лишь главные нервные узлы; 140 — поперечный срез подглоточного узла на уровне окологлоточных коннективов; 141 — продольный срез брюшной цепочки на уровне коннектива между вторым и третьим грудными узлами.

а — надглоточный узел, *б* — подглоточный узел, *в* — поперечная спайка, *г* — коннектив, *д* — брюшной нерв, *е* — нейрилемма, *ж* — нервные клетки, *з* — нервные волокна.

Все узлы сохраняют черты двудольного строения. Каждый узел состоит из очень густого сплетения нервных волокон — нейропиля (рис. 139) в центральной части и скопления мелких округлых нервных клеток в периферической части. Вся нервная масса заключена в особую нервную оболочку — нейрилемму. Спайки и периферические нервы состоят лишь из сплетений нервных волокон.

Отходящие от узлов нервы в совокупности образуют периферическую нервную систему. Надглоточный и подглоточный узлы иннервируют

ротовые органы и органы чувств. Передний отдел надглоточного узла (protocerebrum) дает нервы к глазам, средний отдел (deutocerebrum) — к усикам и задний отдел (tritocerebrum) — к верхней губе и лобному узелку. У *Trimenopon hispidum* хорошо дифференцированы стебельчатые тела — corpora pedunculata (Stöwe, 1943). Подглоточный узел иннервирует верхние и нижние челюсти и нижнюю губу. Грудные узлы дают боковые нервы к ногам. Последний грудной узел посылает в брюшко два длинных нерва, разветвления которых иннервируют внутренние органы.

Рото-желудочный отдел симпатической нервной системы представлен лобным узелком (ganglion frontale; рис. 59), расположенным впереди надглоточного узла, возвратным нервом (nervus recurrens) и коннективным (nervus connectivus). Эта часть нервной системы управляет главным образом передним отделом пищеварительного канала. У *Trimenopon hispidum* и *Bovicola caprae* (Risler, 1951) найдены образования, принимаемые за кардиальные тела (corpora cardiaca) и добавочные, или прилежащие, тела (corpora allata). Первые лежат книзу от надглоточного узла, вторые смежно с ними (*B. caprae*) или в области шеи (*T. hispidum*).

Головные нервные узлы Ischnocera (так же как Rhyncophthiraptera) окружены хорошо развитой фиброзной тканью, гомологичной фиброзной соединительной ткани, обычной вокруг головных узлов насекомых (Symmons, 1952).[1]

ЯЙЦО

Структурные особенности

Яйца пухоедов отличаются весьма разнообразными структурными особенностями, выраженными в форме, величине и своеобразных образованиях наружной оболочки, т. е. скорлупы, или хориона (Благовещенский, 1955). Они беловатые, по форме коротко или удлиненноовальные, конусовидные, сигаровидные (рис. 142—145) или боченковидные (как например у *Goniodes pavonis*). Размеры их довольно значительно варьируют: длина в пределах 0.5—2.5 мм, ширина — 0.1—1.5 мм. Между общей формой и размерами тела самок пухоедов и зрелых яиц наблюдается известное соответствие. Более длинные яйца встречаются у видов с более удлиненным телом, более широкие яйца — у видов с более широким телом.

Скорлупа яйца плотная и толстая, гладкая либо по всей или на части своей поверхности с точечной или ячеистой скульптурой, рисунок которой может быть составлен из разных по форме ячеек. Передний конец яйца образован, как и у вшей, более или менее низкой или высокой, равномерно выпуклой или различно усеченной крышечкой в виде колпачка или шляпки. Граница, по которой происходит открывание крышечки при вылуплении личинки, обозначена ободком или закраиной. Крышечка несет различное количество (от одной до многих) пор (micropyle), расположенных в периферической или центральной части ее кругообразно, скученно либо разбросанно или размещенных по всей ее поверхности. Часто поры открываются на высоких или низких, скульптурно разнообразных выступах, например цилиндрических, воронковидных или

[1] У вшей плотный слой фиброзной соединительной ткани, так называемый обтуракулум (obturaculum), занимает самую заднюю часть головы, отграничивая ее полость от полости груди, и окутывает грудные нервные узлы; он служит для опоры мышц стилетов колюще-сосущего ротового аппарата (Stojanovich, 1945).

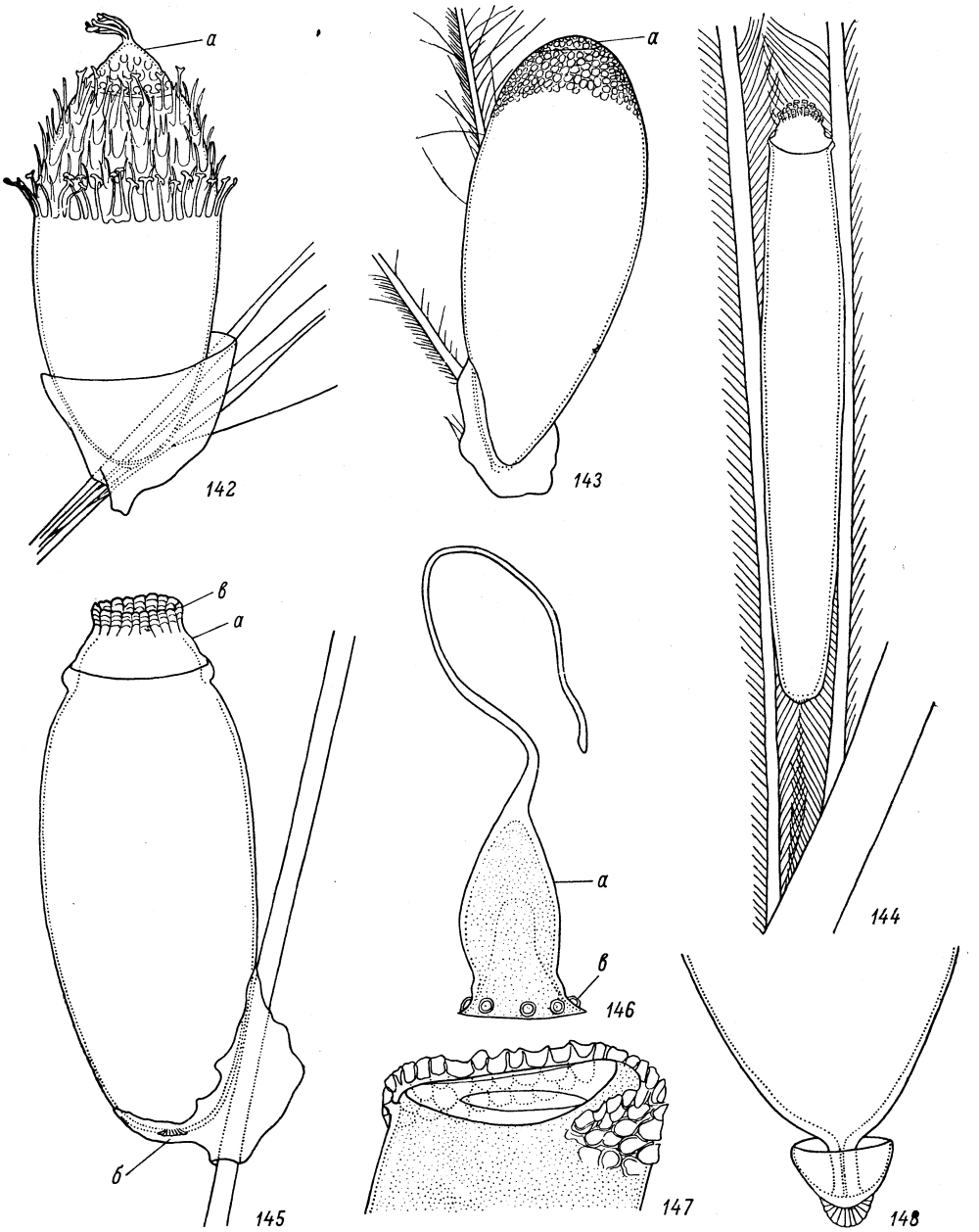


Рис. 142—148. Яйца: 142 — *Menacanthus cornutus* (Schöm.); 143 — *Ricinus serratus* (Dur.); 144 — *Anaticola crassicornis* (Scop.); 145 — *Bovicola bovis* (L.); 146 — *Actornithophilus patellatus* (Pg.), крышечка; 147 — *A. patellatus*, скульптура хориона у закраины; 148 — *Meromenopon meropis* C. et M., задний конец.

а — крышечка, *б* — яйцевая стигма, *в* — микропилярные выступы, *г* — грибовидный придаток.

усеченно-конусовидных, иногда как бы подразделенных на камеры. Нередко крышечка снабжена одним нитевидным, лентовидным, стержневидным или жгутиковидным придатком (рис. 146), иногда превышающим по длине яйцо, или несколькими придатками, собранными в виде кисточки (рис. 142) или слитыми в дистальной части. Яйцевая стигма (стр. 60), которая имеется еще только у вшей, расположена на заднем полюсе или экстраполярно. Иногда скорлупа яйца образует обручевидные выступы (например, у *Cuculiphilus fasciatus*) и, на заднем полюсе или экстраполярно, грибовидный вырост в форме плоской или глубокой шляпки (рис. 148), сидящей на более или менее короткой и широкой ножке. В последнем случае яйцевая стигма находится на шляпке (рис. 148) и связана с яйцом каналом ножки. Яйца бывают частично или целиком за закраиной крышечки покрыты различными по форме придатками — нитевидными, стержневидными, лентовидными, крючковидными, якоревидными, чешуевидными или лепестковидными, которые варьируют по величине и расположены рядами или разбросанно.

Придатки яйцевой скорлупы имеются у пухоедов нередко и встречаются иногда также у вшей. Приспособительное значение этих придатков неясно. Интерпретация их только в качестве средств, способствующих сцеплению или запутыванию в оперении или шерсти, наталкивается на трудности, ибо яйца как с придатками, так и без них прикрепляются клеевым секретом настолько прочно, что снять их с пера или волоса без повреждения невозможно; яйца же *Actornithophilus patellatus*, крышечки которых с довольно длинным придатком (рис. 147), откладываются в полости очина пера. Яйца бывают структурно весьма сходными или имеют резкие признаки отличия даже у видов одного и того же рода. Вместе с тем они могут быть одинакового типа строения у видов различных родов. Общая структура яйца — наличие крышечки, яйцевой стигмы, пластинчатых образований эмбриональной кутикулярной оболочки (стр. 82) — является одним из доводов в пользу более тесной родственной связи пухоедов со вшами.

Яйца приклеиваются к волосам или перьям задним концом или срединной частью. Благодаря своему беловатому цвету они хорошо заметны на фоне темной шерсти или оперения. Определение видовой принадлежности яиц, собираемых с покрова животных, легко достигается сличением их со зрелыми яйцами, выделенными путем вскрытия самок, паразитирующих на данном хозяине видов пухоедов. Способ экстракции яиц вообще может быть рекомендован (наряду со способом воспитания самок) для целей точного и широкого морфолого-систематического их изучения и установления видовых особенностей яйцекладки.

Эмбриональное развитие

Эмбриональное развитие пухоедов прослежено в основных чертах у видов *Lipeurus*, *Goniodes* и *Trichodectes* (Мельников, 1869), у *Gyropus ovalis* и *Bovicola caprae* (Strindberg, 1916a), у *Columbicola columbae* (Ries, 1932b), у *B. bovis*, *C. columbae* и *Eomenacanthus stramineus* (Schölzel, 1937), у *Menacanthus cornutus* (личные наблюдения). Сравнение показывает типическое сходство развития яйца пухоедов Amblycera и Ischnocera.

Процесс дробления яйца, сравнительно богатого желтком, происходит, как у большинства насекомых, по типу поверхностного дробления, завершаясь образованием бластодермы. Ядра дробления довольно большие (рис. 149), часть их остается внутри желтка и дает желточные клетки.

Возникающая из бластодермы путем ее дифференциации зародышевая полоса может простираться от заднего полюса до половины нижней поверхности яйца или несколько далее (*Gyropus ovalis*, *Menacanthus cornutus*).

Одновременно с последующим погружением зародышевой полосы в желток (кататрепсис) формируются зародышевые оболочки. По мере роста зародышевая полоса достигает передней трети яйца и с отделением от серозы лежит S-образно изогнуто по продольной оси, причем хвосто-

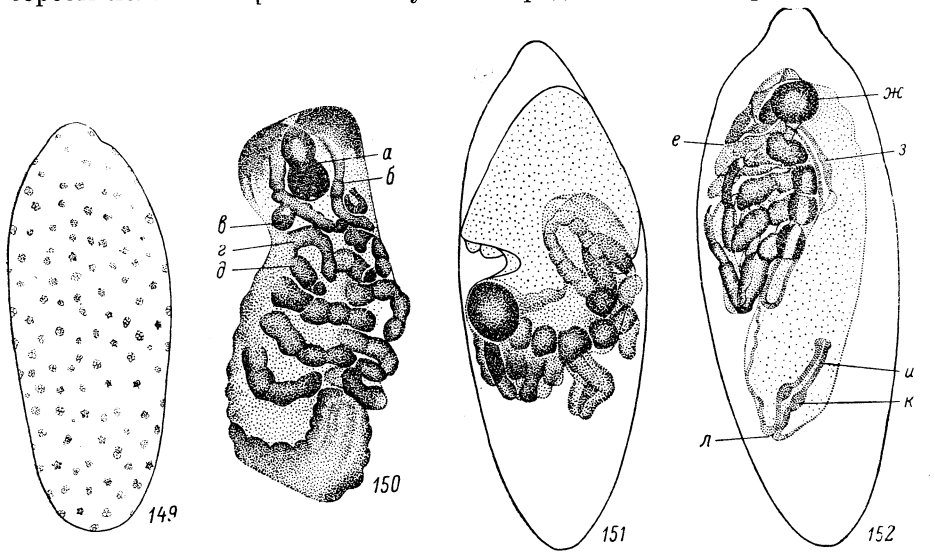


Рис. 149—152. *Menacanthus cornutus* (Schöm.), эмбриональное развитие: **149** — яйцо в стадии образования бластодермы; **150** — зародышевая полоса перед выворачиванием, почти с брюшной стороны; **151** — выворачивание зародышевой полосы, начальная стадия; **152** — одна из стадий развития зародыша после выворачивания зародышевой полосы.

а — верхняя губа, *б* — усик, *в* — верхняя челюсть, *г* — нижняя челюсть, *д* — половина нижней губы, *е* — ротовое отверстие, *ж* — надглоточный узел, *з* — передняя кишка, *и* — задняя кишка, *к* — ректальная железа, *л* — анальное отверстие.

вой конец полосы загнут вентрально. На хвостовом конце зародышевой полосы *Bovicola bovis* появляется, как и у вшей, полюсное сияние, которое исчезает, когда полоса достигает переднего полюса яйца. С началом впячивания зародышевой полосы наступает вторичное дробление желтка, заметное еще в последних эмбриональных стадиях. Из придатков, появляющихся в процессе последующей сегментации зародышевой полосы, зачатки усиков, нижних челюстей, нижней губы и ног перед выворачиванием этой полосы уже дифференцированы на членики (рис. 150). Зачаток верхней губы представляет собой сравнительно большой хоботковидный непарный вырост. Зачатки нижних челюстей крупнее зачатков нижней губы, а последние больше зачатков верхних челюстей.

Выворачивание зародышевой полосы (анатрепсис) происходит через прорыв зародышевых оболочек в месте их вторичного слияния. Зародышевая полоса сильно сжимается (рис. 151) и, выворачиваясь, ложится головным концом к переднему полюсу. При этом зародышевые оболочки оказываются на спинной стороне зародыша, временно представляя его спинную поверхность. По мере образования дефинитивной спины они —

сперва сероза (превращающаяся к этому времени в спинной орган), а затем и амнион — впячиваются в желток и рассасываются.

Системы органов образуются из трех зародышевых пластов: эктодермы, энтодермы и мезодермы. В процессе формирования пищеварительного канала зачатки передней и задней кишок появляются в виде коротких впячиваний эктодермы, которые развиваются в длину и становятся свободными на своих слепых концах от мезодермальной выстилки; средняя кишка возникает из энтодермы. После выворачивания зародыша (рис. 152) происходит дифференциация передней и задней кишок, а затем открывается связь между ними и средней кишкой, которая замыкается одновременно с окончательным замыканием спины. У Amblycera зоб образуется как продольное расширение задней части передней кишки, тогда как у Ischnocera (*Trichodectidae*) придатковидная дистальная часть зоба возникает как выпячивание его спинной стенки. Зобные зубцы образуются в последней эмбриональной стадии. Пузыревидное расширение задней кишки представляет собой зачаток ректального пузыря, в котором формируются вскоре шесть ректальных желез. В последних эмбриональных стадиях развиваются зачатки мальпигиевых сосудов, появляющиеся между задней и средней кишкой. Все узлы нервной системы по окончании выворачивания зародыша уже дифференцированы. Слияние узлов брюшной цепочки наступает рано и идет настолько концентрированно, что из первоначальных 17 свободных пар узлов (*Gyropus ovalis*) остаются только четыре, из которых задняя, бóльшая пара, является продуктом слияния последнего грудного и 11 брюшных узлов. Рото-желудочный отдел симпатической нервной системы представлен лобным узелком. В последнем периоде эмбрионального развития появляются зрительные органы в виде парных групп клеток с заложенным в них пигментом (*Bovicola bovis*, *Menacanthus cornutus*). У *Gyropus ovalis* насчитывается 19 пар целомических мешочков, из них тритоцеребральная пара рудиментарна, без полости, превращается в подпищеводное тело.

У пухоедов, так же как у вшей, эмбриональная эктодерма выделяет кутикулярную оболочку, несущую вооружение в области головы зародыша (Мельников, 1869). Это вооружение, описанное затем для некоторых видов вшей (Alessandrini, 1919; Sikes a. Wigglesworth, 1931; Благовещенский и Петров, 1935; Благовещенский и Сердюкова, 1935) и пухоедов (Wigglesworth, 1932; Благовещенский, 1945, 1955; Conci, 1952, 1956), принимается в качестве яйцевых зубцов, или вспомогательного аппарата (органа), способствующих вылуплению личинки из яйца. Эмбриональная кутикулярная оболочка временная; по выходе эмбриона она остается в яйцевой скорлупе.

Вспомогательный аппарат пухоедов (рис. 153—156) состоит из двух пластинчатых образований, называемых лобно-теменной пластинкой, расположенной дорсально в области головы зародыша, и глоточной пластинкой, лежащей в глотке вентрально. У *Menacanthus cornutus* (Amblycera; рис. 153, 155) лобно-теменная пластинка несет два срединных продольных ряда шиповидных выростов и группу их в подушкообразной задней части, тогда как у *Cuclotogaster heterographus* (Ischnocera; рис. 156) такими выростами покрыта лишь подушечка. Форма, величина и количество шиповидных выростов варьируют. Глоточная пластинка корытообразная, с вогнутым передним краем, парой шиповидных базальных отростков и, у *M. cornutus*, с задним срединным стерженьком; у обоих видов она различна по форме, размерам, рисунку склеротизованных полосок и форме базальных отростков. Конструктивно вспомогательный

аппарат пухоедов очень сходен с соответствующим аппаратом вшей, описанным у *Haematopinus suis* и *H. tuberculatus* (Благовещенский и Петров, 1935; Благовещенский и Сердюкова, 1935). В последнее время такому аппарату у *Pediculus vestimenti* приписывается (Patay, 1941) роль воздухоносного прибора, служащего для доступа воздуха, заглатываемого эмбрионом при выходе из яйца. Однако механизм действия вспомогательного аппарата остается неясным, и вопрос о действительном функциональном значении этого аппарата требует дальнейшего изучения эмбрионов на срезах и наблюдений над процессом вылупления.

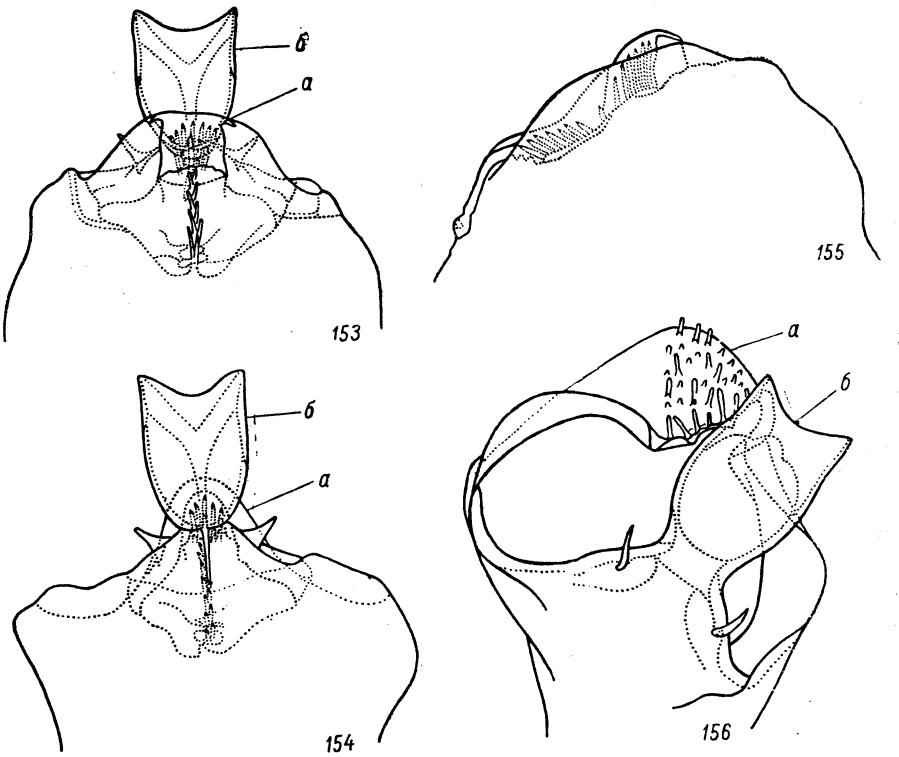


Рис. 153—156. Яйцевой вспомогательный аппарат: 153 — *Menacanthus cornutus* (Schöm.), со стороны лобно-теменной пластинки; 154 — *M. cornutus*, со стороны глоточной пластинки; 155 — *M. cornutus*, лобно-теменная пластинка, вид сбоку; 156 — *Cuclotogaster heterographus* (N.).
а — лобно-теменная пластинка, *б* — глоточная пластинка.

Готовая к отрождению личинка заглатывает пузырьки воздуха, которые проходят через ее пищеварительный канал в задний отдел яйца. При достаточном давлении, создающемся позади личинки, крышечка яйца открывается и личинка выталкивается (примерно на треть своей длины, т. е. на голову и бóльшую часть груди), одетая кутикулярной оболочкой, разрыв которой происходит позади теменной пластинки при выпрямлении головы. Освободившись от этой оболочки, личинка сразу же становится подвижной и спустя короткое время способна питаться.

Сравнительными исследованиями установлено далеко идущее сходство в эмбриональном развитии пухоедов и вшей. Различия в строении их ротовых органов проявляются только в последних эмбриональных стадиях.

ЛИЧИНКА

Наружное строение

В постэмбриональном развитии пухоеды претерпевают по мере роста, сопровождающегося последовательной троекратной линькой, некоторые наружные и внутренние структурные изменения. По своему внешнему виду личинки в общем более или менее похожи на взрослых насекомых (ср. рис. 5 и 6). Только что вылупившиеся из яиц или перелинявшие пухоеды всегда беловатые, полупрозрачные. Личинки первой стадии отличаются от половозрелых особей значительно меньшей величиной, сравнительно большой головой, коротким брюшком, неполной хетотаксией, более нежным покровом и нередко почти полным отсутствием пигментации тела, особенно брюшка. С дальнейшим развитием размеры личинок увеличиваются, исчезает несоразмерность отделов тела, изменяется хетотаксия за счет увеличения количества щетинок, усиливается склеротизация покрова и появляется пигментация различных тонов желтого, бурого и даже черного цвета. Личинки последней, третьей, стадии отличаются от половозрелых особей отсутствием копулятивного аппарата (у самца), гонапофизов или заменяющих их по функции щетинок (у самки) и генитальных пластинок или пятен, характером хетотаксии и рисунком брюшных пластинок или пятен.

В ряде родов Ischnocera передняя часть головы претерпевает заметные постэмбриональные изменения. Например, у *Columbicola columbae* уплощенные наличниковые шипы, служащие важным родовым признаком, появляются во второй личиночной стадии (Martin, 1934), а характерная для *Ardeicola* скульптура наличника отсутствует у молодых личинок. Половые изменения в строении усиков происходят в последней личиночной стадии. Брюшные пятна в постэмбриональном развитии у одних видов Ischnocera увеличиваются, у других редуцируются или совсем исчезают. Молодая личинка *Lipeurus numidae* имеет два ряда квадратных брюшных пятен, от которых в дальнейшем остаются только внутренние части; у взрослого насекомого эти части оказываются сближенными, большей частью слитыми, образующими срединный ряд Х-образных пятен (Mjöberg, 1910b). Взрослые *Ardeicola expallida* совершенно бесцветны (кроме верхних челюстей), тогда как у личинок голова и грудь пигментированы, а брюшко — с двумя рядами тергальных пятен и плейральными пятнами. Такого рода полная депигментация покрова тела взрослых является очевидной адаптацией этого вида к окраске оперения своих хозяев — белых цапель. Пигментация же личинок может говорить о происхождении *A. expallida* от пигментированных форм.

Постэмбриональные изменения во внешнем строении пухоедов в значительной мере затрудняют или делают невозможной родовую дифференциацию личинок на основании признаков, установленных по взрослой фазе. Систематика личинок требует прежде всего изучения их морфогенеза, который вместе с тем необходим для более полного понимания филогении пухоедов.

Проведенные за последнее время наблюдения над морфогенезом личинок касались с различной степенью полноты нескольких видов пухоедов (Martin, 1934; Wilson, 1936, 1939; Crystal, 1949; Conci, 1952, 1956; Ansari, 1954). Исследования показали, что у Ischnocera первый видимый сегмент брюшка, очевидно, образован слиянием в позднем эмбриональном развитии истинных первого и второго брюшных сегментов, а умень-

шение числа видимых сегментов от десяти у личинок до девяти у взрослых происходит за счет слияния восьмого и девятого видимых (девятого и десятого истинных) сегментов. В процессе роста у личиночных стадий пухоедов увеличение ширины головы происходит согласно принципу Дайара, а увеличение длины тела — по принципу Пржибрама—Мегусара (в модификации Боденхеймера); у Ischnocera имеет место латентное деление клеток между первой и второй стадиями личинки. Признаками морфологической дифференциации личиночных стадий могут служить некоторые структурные изменения (размеры, хетотаксия, модификация склеротизации покрова), особенно изменения хетотаксии, заключающиеся в увеличении количества щетинок. Так, например, хетотаксия брюшка пригодна для различения личинок *Cuclotogaster heterographus* и *Trichodectes canis*, а хетотаксия заднегрудного комплекса — для различения личинок *Lipeurus caponis*. Так как хетотаксия взрослых самцов и самок более или менее неодинакова, то при исследовании морфогенеза совершенно необходимо различать мужских и женских личинок.

Для этой цели могло бы служить сравнение исследуемых личинок с линочными шкурками заведомо известных стадий личинок самца или самки, при раздельном их воспитании, а также легкое подкрашивание (например, квасцовым кармином) внутренних органов исследуемых личинок, при котором на препаратах личинок второй и третьей стадий удается рассмотреть зачатки семенников или яичников.

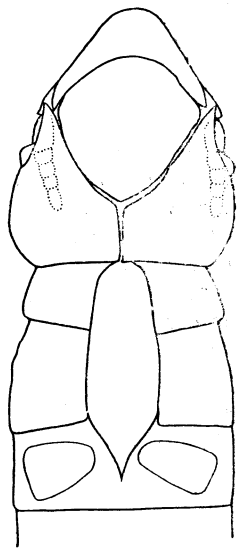


Рис. 157. *Pectinopygus longicornis* (Pg.), разрыв кутикулы при линьке личинки (изображение сброшенной шкурки).

Линька морфологически выражается в смене личинкой кутикулы тела и некоторых внутренних эктодермальных органов. Разрыв сбрасываемой кутикулы совершается на голове и груди и иногда на единичных или нескольких сегментах брюшка. У светлых или слабо пигментированных видов нетрудно установить готовую к линьке личинку благодаря просвечиванию на тотальных препаратах сквозь покров тела придатков новой кожи. Спинной разрыв проходит на голове по косым лобным швам и срединному теменному (эпикраниальному) шву, а на груди и брюшке посередине. Разрыв кутикулы на нижней поверхности происходит реже, даже не всегда у особей одного и того же вида, и выражен обыкновенно слабо. Во время линьки голова личинки направлена вниз.

У молодой личинки *Eulaemobothrion nigrum* лобные линии разрыва достигают края выпуклостей головы над основанием усиков, линия разрыва на спинной поверхности достигает заднего края четвертого тергита, линии разрыва на нижней поверхности идут от основания усиков по бокам горловой пластинки вплоть до тазиков задних ног. Лобные линии разрыва у личинок третьей стадии *Bovicola caprae*, *B. ovis*, *B. bovis*, *B. equi*, *Cuclotogaster heterographus* и *Degeeriella discocephala* достигают переднего края головы, ограничивая с боков среднюю часть ее передней половины, а у личинок *Pectinopygus longicornis* — бокового края передней части головы впереди основания усиков (рис. 157). Часть оболочки, ограниченная лобными линиями разрыва, узко или широко языковидная, в за-

висимости от формы и размеров головы и направления линий разрыва. У видов *Bovicola* разрыв кутикулы простирается на два, три или четыре брюшных тергита; иногда он происходит также в области горла (в форме небольшой поперечной щели или треугольника, заходящего несколько на переднегрудку). При соответствующем увеличении в шкурках ясно видна сброшенная кутикула ротовых частей, глоточного склерита, язычковых «желез» и трахей.

Весьма сходный по схеме разрыв кутикулы при линьке наблюдается у вшей *Haematopinus suis* и *H. tuberculatus* (Благовещенский и Петров, 1935; Благовещенский и Сердюкова, 1935).

Внутреннее строение

Как уже упомянуто, личиночная фаза по своему внешнему строению нерезко отличается от взрослой фазы. В частности, структура ротовых частей не претерпевает в процессе метаморфоза принципиальных изменений, и тип питания личинок и взрослых насекомых одинаков. Соответственно пищеварительная система личинок и взрослых пухоедов оказывается морфологически сходной (Благовещенский, 1949). Развитие пищеварительной системы личинок сопровождается преимущественно изменениями в росте, связанном с троекратной линькой.

Сравнительно со взрослыми насекомыми личинки не имеют принципиальных изменений в строении спинного сосуда, дыхательной системы и центральной нервной системы.

Заметное формообразование в постэмбриональном развитии претерпевает женская и мужская половая система (Благовещенский, 1956).

Недавно вылупившиеся из яиц женские личинки (*Menacanthus cornutus*, *Cuclotogaster heterographus*) характеризуются гонадами, находящимися на стадиях более или менее глубокого разделения на пять зачаточных яйцевых трубок в виде лопастей (рис. 158). Передняя часть тонкого и длинного зачаточного яйцевода дифференцируется с формированием примитивных стебельков этих трубок. Уже на этой стадии разделения отмечается неодинаковая величина лопастей, из которых передняя оказывается самой маленькой. Лопасти впереди продолжены примитивными вершинными нитями, образующими сплетения. Известно, что у насекомых, в частности у пухоедов, из задних тяжей гонад возникают только яйцеводы или семепроводы, тогда как другие части выводного аппарата (матка, влагалище, семеприемник, семеизвергательный канал, пенис и все придаточные железы) развиваются из кожного эпителия, причем все эти непарные части происходят из парных зачатков (Nusbaum, 1882; Palmén, 1884). Задние тяжи гонад соединяются с зачатком выводного аппарата, возникающим на нижней поверхности четвертого сегмента брюшка.

Личинки второй стадии (*Cuclotogaster heterographus*, *Philopterus ocellatus*, *Bovicola caprae*) отличаются дифференцированными яичниками, т. е. явственно разграниченными яйцевыми трубками, последовательно расположенными в начальной части каждого яйцевода (рис. 159). Ни в одной из них еще не заметен обособленный участок питательных клеток. Яйцевые трубки разной величины и, соответственно, несколько меньше в одном яичнике, чем в другом. Задний край непарного тела, образующегося из слияния парных утолщений кожного эпителия, более (*B. caprae*, *C. heterographus*) или менее (*Ph. ocellatus*) щелевидно вогнутый. В перед-

ней части этого зачатка ясно выражены две лопасти, непосредственно связанные с яйцеводами.

У личинок третьей стадии (*C. heterographus*, *B. caprae*) две-три яйцевые трубки в яичнике становятся двукамерными, если считать за вторую камеру зачаточную (или концевую), образующуюся путем постепен-

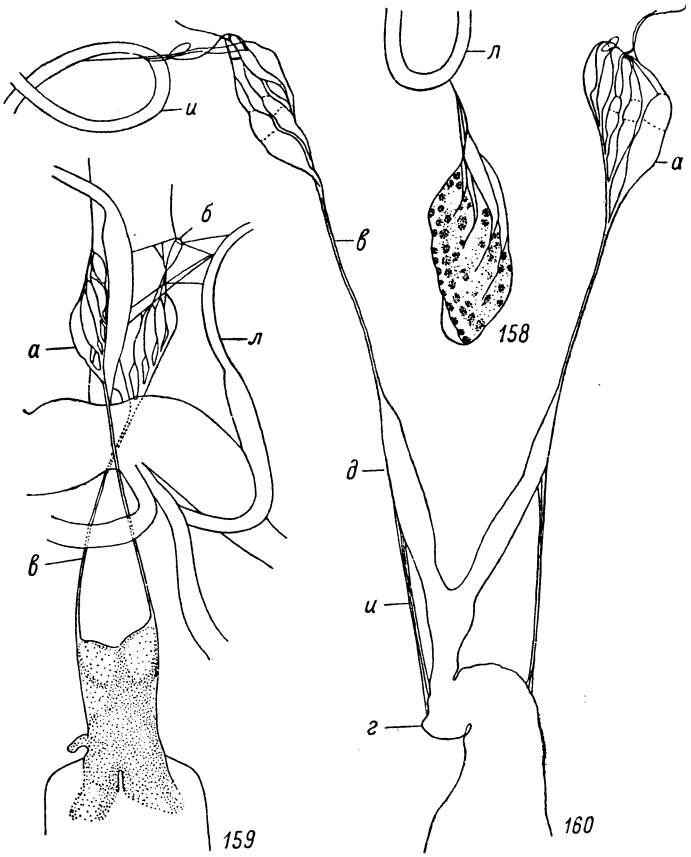


Рис. 158—160. *Cuclotogaster heterographus* (N.), женская половая система: 158 — зачаток яичника недавно отродившейся из яйца личинки; 159 — половая система личинки второй стадии; 160 — половая система личинки третьей стадии.

л — мальпигиев сосуд. Остальные обозначения те же, что на рис. 89—94.

ного отшнуровывания от первой камеры (рис. 160). В задних камерах этих трубок уже дифференцируются участки питательных клеток. Сохраняется последовательное расположение яйцевых трубок в начальной части яйцеводов, и еще яснее проступает различие в размерах трубок, т. е. уменьшение последних в направлении от задней трубки к передней и меньшая величина соответствующих трубок в одном яичнике по сравнению с другим. У близкой к линьке личинки матка с рогами и влагалище уже сформированы; рога матки связаны тяжами волокон с ее проксимальной частью.

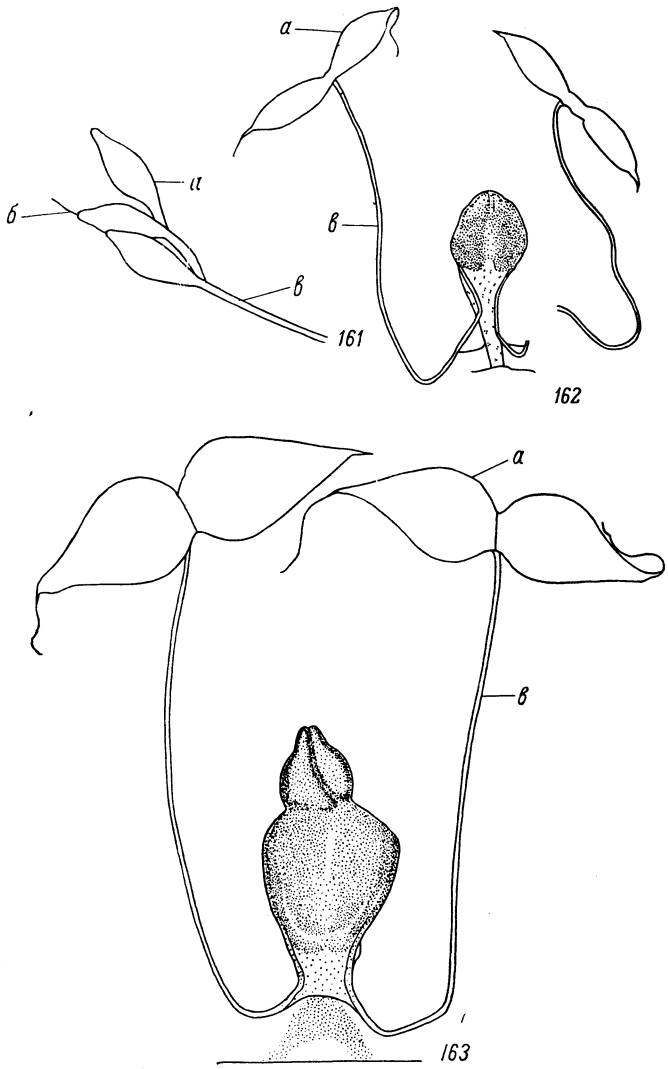


Рис. **161—163**. Мужская половая система: **161** — *Menacanthus cornutus* (Schöm.), зачаток семенника недавно отродившейся из яйца личинки; **162** — *Cuclotogaster heterographus* (N.), половая система только что слинявшей на вторую стадию личинки; **163** — *C. heterographus*, половая система более старшей личинки второй стадии.

Обозначения те же, что на рис. 114—121.

Сравнение структуры яйцеводов и матки у личинки и у молодой и взрослой самок показывает, что именуемые яйцеводами части в зрелых яичниках морфологически являются разветвлениями (рогами) матки.

Собственно яйцеводы, длинные в молодых яичниках, в дальнейшем развитии становятся яйцевыми трубками, которые в зрелых яичниках сидят, как было упомянуто, пучкообразно на рогах матки.[1]

Каждый зачаток половых желез только что отродившейся мужской личинки Amblycera (*Menacanthus cornutus*) состоит из трех долек, продолженных вершинными прикрепительными нитями, и длинной тонкой задней нити, представляющей собой будущий семепровод (рис. 161). Дольки зачатка затем дифференцируются в фолликулы семенника, из которых первый непосредственно переходит в семепровод, а второй и третий связаны с ним короткими стебельками. Зачатки половых желез у молодых мужских личинок Ischnocera (*Columbicola columbae*, *Goniocotes hologaster*) имеют по три дольки, из которых в дальнейшем две задние развиваются в фолликулы, а передняя атрофируется; задние концы еще не обладающих просветом семепроводов срастаются с зачатком выводного аппарата, который развивается, как и у женской личинки, из парных утолщений кожного эпителия, соединяющихся затем в подковобразное непарное тело (Nusbaum, 1882). Зачаток эктодермальных органов образуется путем впячивания гиподермы, причем положение щели впячивания варьирует. Для упомянутых двух видов Ischnocera эта щель должна быть на четвертом брюшном стерните, у *Gliricola porcelli* она находится между девятым и десятым стернитами и у *Menopon gallinae* — на восьмом стерните (Strindberg, 1916a, 1918). Только что слинявшая на вторую стадию мужская личинка (*Cuclotogaster heterographus*) имеет двуфолликулярные семенники, связанные семепроводами с непарным зачатком эктодермальных частей (рис. 162).[2]

Таким образом, в первой личиночной стадии у самцов пухоедов происходят дифференциация семенных фолликулов и образование непарного тела зачатка эктодермальных органов. Во второй личиночной стадии (*C. heterographus*) наступает дифференциация семенного пузырька (рис. 163). В третьей личиночной стадии (*Menacanthus cornutus*, *C. heterographus*, *Bovicola wernecki*) продолжается и заканчивается формирование эктодермальных частей.

Следовательно, в отношении женской и мужской половой системы процесс метаморфоза пухоедов (как и вшей) характеризуется наряду с ростом и дифференциацией собственно воспроизводительных органов, мезодермальных по своей природе, постепенным формообразованием эктодермальных частей.

---

[1] У личинки второй и третьей стадий вши *Linognathus stenopsis* яйцевые трубки расположены так же, как у пухоедов, последовательно в начальной части длинных яйцеводов.

[2] Аналогичная картина развития половой системы наблюдается у мужской личинки первой стадии вши *Linognathus stenopsis*, готовой к линьке на вторую стадию.

БИОЛОГИЯ

Для пухоедов теплокровные животные — птицы и млекопитающие — являются постоянной средой обитания и источником пищи. Наружный покров хозяев, где, как правило, живут эти паразиты, характеризуется неоднородностью структурных и физиологических особенностей, которыми определяются условия существования пухоедов. Непосредственная среда обитания и условия существования паразита формируются и изменяются в процессе индивидуального развития хозяина, находясь под влиянием внешней среды (в обычном ее понимании). Стало быть, и само развитие пухоедов проходит под воздействием опосредованных организмом хозяина условий окружающей его среды.

К биологическим адаптациям, обеспечивающим развитие и сохранение вида в условиях специфической среды обитания — организма хозяина, относятся прикрепление яиц к волосу или перу чрезвычайно прочным секретом, гарантирующим их сохранность, быстрота течения цикла развития (иногда с откладкой уже заметно развившихся яиц), беспрерывность размножения, партеногенез, образование сперматодоз и специфические приспособления к биологическим особенностям хозяина.

Как было упомянуто, экологически, соответственно с общим характером среды обитания, пухоедов можно подразделить на перовиков, обитающих на птицах, и волосовиков, живущих на млекопитающих. В каждую из этих экологических групп входят как Amblycera, так и Ischnocera.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ

Пухоеды относятся к насекомым с неполным превращением, т. е. метаморфоз у них внешне проявляется лишь в периодических линьках личинки и лишен фазы куколки. Наблюдениями над перовиками *Colpocephalum flavescens*, *Craspedorrhynchus macrocephalus* (Oudemans, 1912), *Columbicola columbae* (Martin, 1934), *Cuclotogaster heterographus* (Wilson, 1934; Conci, 1952), *Lipeurus caponis* (Wilson, 1934, 1939), *Goniodes gigas* (Conci, 1956) и над волосовиками *Bovicola bovis* (Matthysse, 1944), *B. ovis* (Scott, 1952) установлено, что в цикле развития пухоедов имеются, как и у вшей, три личиночные стадии. Личинки каждой стадии претерпевают некоторые наружные и внутренние изменения, приближаясь все более по строению к половозрелым особям. После троекратной линьки, сходной по типу с линькой у вшей, личинки превращаются во взрослых насекомых, т. е. личиночная фаза сменяется качественно отличной половой фазой, способной к воспроизведению потомства.

Все развитие, от яйца до половозрелой особи, совершается довольно быстро, примерно в течение 3—4 недель. Личинки *Cuclotogaster hetero-*

graphus выходят из яиц через 4—5 дней, а личинки *Eomenacanthus stramineus* — приблизительно спустя неделю и достигают взрослой фазы через 17—20 суток после откладки яиц. Жизненный цикл *Cuclotogaster heterographus*, от яйца до взрослого насекомого, может занимать 32—36 дней. Продолжительность личиночной фазы у *Lipeurus caponis* равна 18—27 суткам, у *Columbicola columbae* — 19—23. Периоды развития яиц и личиночных стадий *Cuclotogaster heterographus*, *Lipeurus caponis* и *Columbicola columbae* приведены в табл. 1. Эмбриональное развитие волосовика *Bovicola ovis* происходит в течение 5—10 дней, и личинки превращаются в половозрелых насекомых спустя 16—21 сутки по вылуплении из яиц. Жизненный цикл *B. bovis*, от яйца до взрослой особи, длится 26—28 дней.

Как показывают опыты воспитания некоторых видов Ischnocera в термостате, к главным факторам, определяющим сроки развития пухоедов, относятся, очевидно, температура и влажность среды. Фаза яйца *Columbicola columbae* при 37° нормально проходит за 3—5 суток, тогда как при 33° она растягивается на 9—14 дней.

Таблица 1

Сроки развития (в днях) яиц и личинок отдельных видов птичьих Ischnocera

Вид	Температура	Яйца	Личинка I	Личинка II	Личинка III	Автор
Columbicola columbae	37°	3—8	4—10	4—8	5—8	Martin, 1934.
Cuclotogaster heterographus . .	33—34	5—7	6—14	8—14	11—14	Wilson, 1934.
Lipeurus caponis	32—33	4—7	6—18	5—16	6—9	Wilson, 1939.

На развитие *Bovicola bovis* (табл. 2) требуется меньше времени при 35° и более низких значениях относительной влажности, чем в условиях той же температуры и 84%-й влажности, когда процент вылупления из яиц самый высокий. Самки быстрее достигают половой зрелости в случаях более низкой влажности. Нижняя и верхняя температурные границы для поддержания популяции лежат, соответственно, около 32.2 и 37.8°. При последней температуре яйцекладка через 2—3 дня понижается, а спустя еще 2—3 дня совершенно прекращается. Пухоеды во всех фазах погибают в условиях температуры 46.1° и различной относительной влажности (39, 56, 75, 85, 88%) на протяжении 4 час., при сочетании температуры 51.7° и тех же показателей относительной влажности — в течение часа.

Показатели продолжительности развития *Bovicola ovis* в оптимальных условиях in vitro (36.5° и 70—90% относительной влажности) и на овце очень близкие (табл. 3). Температурные пределы развития — 35—39.5°, независимо от влажности. При 39.5° яйцекладка не происходит. На жизнеспособность яиц большее влияние оказывает температура, чем влажность. Так, в условиях 30 и 42° и 70% относительной влажности процент вылупления значительно меньше, чем при 35° и той же влажности.

Как правило, пухоеды имеют типичное половое размножение (обоеполое, с внутренним совокуплением), причем у ряда видов *Anaticola*,

Таблица 2

Минимальные и максимальные сроки развития *Bovicola bovis* (в днях и часах, последние даны в скобках) при оптимальной температуре (35°) и различной относительной влажности. (По Matthysse, 1944)

	Относительная влажность (в %)			
	91 (KNO_3)	84 (KCl)	75 (NaCl)	60 ($CaCl_2$)
Яйцо	7—10 (10)	6 (2)—8 (22)	5 (16)—9 (7)	6 (15)—9 (7)
Личинка I	8 (22)—13 (13)	5 (4)—9 (17)	5(1) —10 (8)	4 (5)—7 (17)
Личинка II	6(3)—10 (15)	4 (20)—9 (9)	3 (19)—10 (11)	3 (8)—6 (5)
Личинка III	—	5 (23)—14 (7)	4 (2)—8 (20)	5 (5)—6 (21)
Период до яйцекладки	Яйца не отложены.	4 (19)—8 (11)	2 (18)—4	2 (22)—3 (20)
Цикл от яйца до взрослого насекомого	—	27 (4)—36 (23)	23 (3)—32 (2)	22—26 (14)
Максимальная продолжительность жизни взрослого насекомого	32	27	42	20
Средний период для откладки самкой 1 яйца	—	1.5	1.5	2
Процент вылупления	—	93	59	69

Примечание. Для поддержания постоянной влажности в опытах использованы насыщенные растворы солей.

Таблица 3

Сроки развития *Bovicola ovis* (в днях). (По Scott, 1952)

	In vitro	На овце
Яйцо	8—10	10
Личинка I	8—9	7
Личинка II	5—6	5
Личинка III	8	9
От вылупления до взрослого насекомого	22	21
Период до яйцекладки	4	3

Ibidoecus и *Oxylipeurus* оплодотворение яиц связано с образованием в семеприемнике сперматодоз. Сохранение таких видов, в популяциях которых самцы попадаются очень редко или практически совсем не встречаются, обеспечивается девственным размножением. Способностью размножаться партеногенетически обладает, вероятно, целый ряд видов. Изучение партеногенеза у пухоедов, можно сказать, еще только начинается. В популяциях *Bovicola bovis*, партеногенез которого прослежен экспериментально, встречали как максимум 10 % самцов, но роль их в биологии этого вида не была установлена. Виды *Meinertzhageniella* (*M. lata* и *M. schubarti*) отличаются ускоренным развитием яиц, т. е. развитием, начинающимся еще в половых путях самки, так что яйца откладываются уже значительно развившимися (Eichler, 1946a). Спаривание наблюдали лишь у некоторых видов пухоедов; известно, что перовики *Columbicola*

columbae и *Cuclotogaster heterographus* охотно копулируют в неволе, поэтому весь процесс спаривания легко может быть прослежен под бинокуляром.

При копуляции самец подползает под самку (оказываясь таким образом спиной под ее брюшком), придерживает ее с помощью усиков или ног и изгибает конец брюшка вверх и вперед по направлению к ее половому отверстию. Этот способ копуляции, присущий Ischnocera и *Gyropidae* (Amblycera млекопитающих), принципиально должен быть свойственным и остальным Amblycera, если принять во внимание одинаковый тип строения и механизм действия копулятивного аппарата (например, у *Menacanthus cornutus*; рис. 133—135). С этой точки зрения указания на иные положения, принимаемые парой во время спаривания — самка под самцом (Nitzsch, 1818) или друг к другу брюшком (Latreille, 1802; Sikora u. Eichler, 1941b) и др., кажутся сомнительными и во всяком случае нуждаются в проверке.[1] Случай пребывания самца и самки *Lipeurus caponis* после спаривания в сцепленном положении является пока единственным наблюдением (Sikora u. Eichler, 1941b), определенное толкование которого, разумеется, пока еще невозможно. При этом положении самец подводит голову под конец брюшка самки и обхватывает его на уровне последнего членика загнутыми усиками так, что дистальными выступами их третьего членика касается спинной поверхности самки. Сведения о продолжительности спаривания пухоедов чрезвычайно скудны. Известно, например, что вне хозяина копуляция *Columbicola columbae* занимала 10—75 мин. (Martin, 1934), у *Ibidoecus plataleae* пара оставалась in statu copulationis около 40 час. (Lucas, 1852). Копуляция пухоедов *Piagetiella titan* происходит в ротовой полости хозяина — пеликана (Дубинин, 1947). Пара все время остается прикрепленной к слизистой оболочке и продолжает сосать кровь, причем самец поддерживает самку ногами с помощью выростов, расположенных на дистальном конце голени (рис. 46, 47). Самый способ спаривания, вызывающий интерес в связи с указанным положением пары, и продолжительность копуляции еще не прослежены.

У видов с половым размножением самки, достигающие половой зрелости, вскоре же, через 1—3 дня после своего появления, приступают к откладке яиц независимо от спаривания, но неоплодотворенные яйца не развиваются. При яйцекладке самка *Columbicola columbae* крепко схватывает перо верхними челюстями и ногами. Конец ее брюшка поднимается под углом примерно в 45°, но опускается, как только яйцо начинает показываться. Когда яйцо оказывается вытолкнутым почти целиком, кроме верхушки, самка перестает держаться за перо и, проворно двигаясь, освобождается от яйца (Martin, 1934). В процессе откладки яйца самка выделяет известное количество клейкого секрета, который представляет собой продукт железистого эпителия матки. Этот секрет обволакивает задний конец или обращенную к перу или волосу часть поверхности яйца и, быстро затвердевая на воздухе, чрезвычайно прочно прикрепляет яйцо к субстрату. Некоторые виды, как например *Trinoton anserinum* (рис. 164), приклеивают яйцо так, что оба его конца остаются свободными.

Пухоеды, сообразно виду, кладут яйца на бородки пера или между ними, на ствол, в полость очина или на волос поодиночке, рядами или

[1] Если только действительно не имеет места вращение копулятивного аппарата при эрекции на 180°, что допускают в отношении *Trimenopon hispidum* (Schmutz, 1955).

кучками; своим задним концом яйца обыкновенно бывают направлены к стволу или основанию пера и к основанию волоса. Места яйцекладки этих паразитов, как правило, тесно связаны с типами расселения их на теле хозяина, зональным (в верхней или нижней зоне покрова) и региональным (приуроченным к определенным частям), причем способы ее варьируют. Одни перовики помещают яйца на нижнюю поверхность опахала, в его проксимальной части, поодиночке вразброс (*Cuclotogaster heterographus* и др.; рис. 174) либо группами на бородки пера (*Actornithophilus piceus*; рис. 165), либо между ними (например, *Anaticola* — рис. 167, *Ardeicola*, *Columbicola*); другие прикрепляют яйца к стволу или между главным и побочным стволами поодиночке или группами (*Goniodes tetraonis* — Shipley, 1909; *Menopon gallinae* — Armenante, 1911; Bishopp a. Wood, 1926, и др.). *Eomenacanthus stramineus* откладывает яйца кучками, приклеивая их вдоль ствола к нижним бородкам, чаще на перьях головы, шеи и ниже клоаки; по мере добавления яиц кучки иногда становятся очень большими (Bishopp a. Wood, 1926). Такие же кучки яиц кладет *Menacanthus cornutus* на перьях головы и шеи. В связи с особым образом жизни *Actornithophilus patellatus* располагает яйца в очине пера рядами, прикрепляя их у основания пленкой клейкого секрета (рис. 166). Отмечена находка на перьях *Crypturellus* sp. мелких яиц перовика, приклеенных в пустых оболочках более крупных яиц другого вида (Eichler, 1954a). Волосовики откладывают яйца поодиночке или по нескольку в основной половине волоса, преимущественно близ кожи хозяина (рис. 168).

Наблюдения над плодовитостью и продолжительностью жизни пухоедов еще очень отрывочны и неполны. В лабораторных условиях — при содержании в термостате (30—37°) и питании перьями хозяина — некоторые перовики оказались способными не только к длительному выживанию, но и к размножению. В опытах с *Columbicola columbae* 17 самок отложили за 5 суток всего 44 яйца, т. е. в среднем одна самка за 2 дня давала лишь дно яйцо (Martin, 1934). При воспитании *Lipeurus caponis* одна самка, прожившая 23 дня, отложила 30 яиц за 19 суток, тогда как другая, прожившая 34 дня, дала 35 яиц, из которых последнее оплодотворенное яйцо было отложено через 30 суток после гибели самца, что, таким образом, не указывает на необходимость частой копуляции; в сутки самка давала одно-три яйца (Wilson, 1939). В отдельных случаях самки *Columbicola columbae* выживали при 37° максимально 51 день (Martin, 1934), хотя в одном опыте особи этого вида оставались живыми даже спустя 3 месяца (Eichler, 1936). Наблюдавшийся темп яйцекладки для *Bovicola bovis* — два яйца за каждые 3 дня (табл. 2), для *B. ovis* — одно яйцо за каждые 2—3 дня (Scott, 1952). При максимальной продолжительности жизни в 42 дня самка *B. bovis* могла бы дать до 30 яиц, но, так как даже в самых благоприятных условиях примерно через 15 дней яйцевая продукция понижается, то среднее количество яиц на самку было не более 20 (Matthysse, 1946). Если принять во внимание короткий цикл развития и непрерывность размножения, то следует допустить, что в течение года пухоеды могут иметь несколько поколений.

В размножении пухоедов наблюдаются сезонные изменения, находящиеся в тесной связи с изменениями условий существования паразитов и биологическими особенностями хозяина. В отношении домашних животных известно, что заражение их пухоедами в средних широтах значительно более слабое в период выпаса, чем во время стойлового содержания, т. е. осенью, зимой и весной. Усиление размножения перовиков в летний се-

зон отмечено у некоторых перелетных птиц — стрижа (Догель и Каролинская, 1936), каравайки (Дубинин, 1938), скворца (Марков, 1941). По наблюдениям над перовиками галки (Зехнов, 1948, 1950), в условиях Вологды повышение размножения отдельных видов различно по времени.

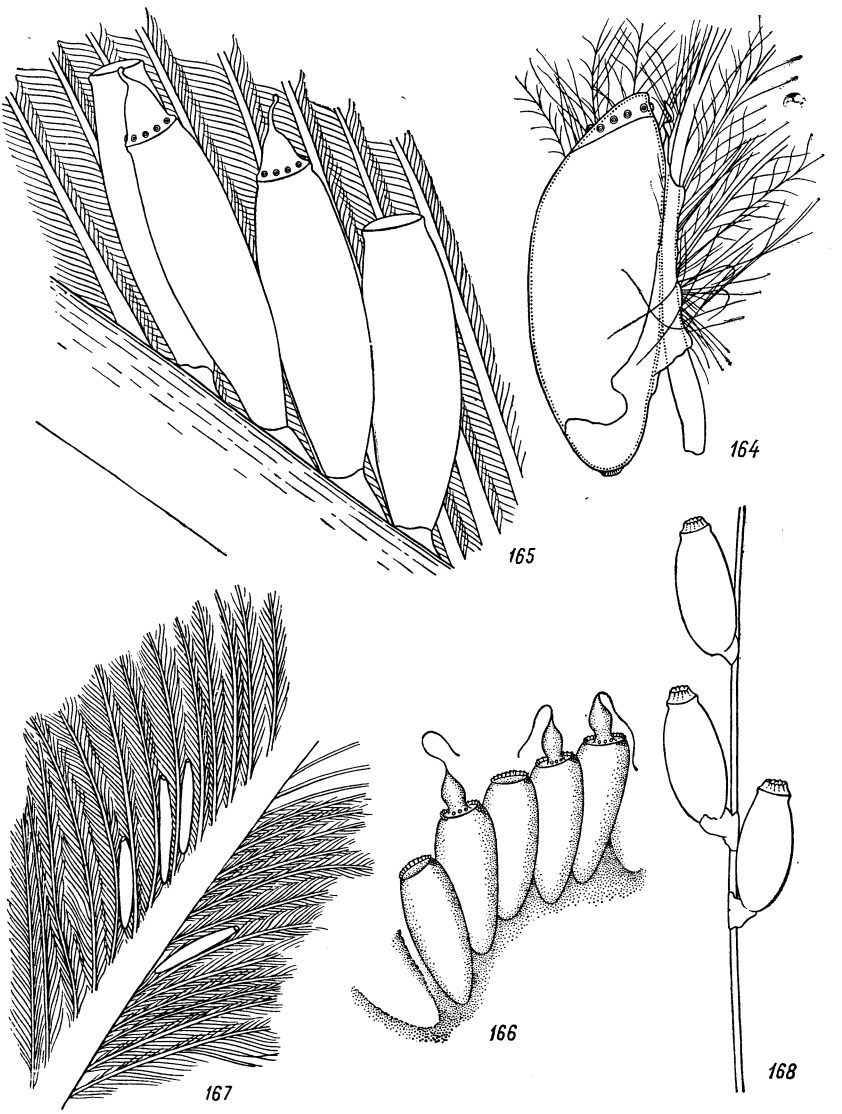


Рис. 164—168. Кладка яиц: 164 — *Trinoton anserinum* (Fabr.); 165 — *Actornithophilus piceus* (D.); 166 — *A. patellatus* (Pg.); 167 — *Anaticola anseris* (L.); 168 — *Bovicola bovis* (L.).

Размножение *Brüelia varia* и *Myrsidea anathorax* характеризуется двумя подъемами: первый — летний, совпадающий по сроку с гнездовым периодом и линькой хозяина, второй — зимний, во время стайного образа жизни птиц. Подъемы в размножении *Philopterus guttatus* приходятся на весну и осень.

ЛОКАЛИЗАЦИЯ

Локализация пухоедов на теле хозяев особенно интересна с точки зрения изучения адаптивных особенностей строения этих паразитов в зависимости от структуры покрова типичных мест их обитания. Однако в настоящее время она может быть освещена лишь в общих чертах, так как специальных, методически правильных наблюдений над поведением взрослых и личинок пухоедов на живых хозяевах проведено еще далеко не достаточно. Исследование убитых животных даже спустя короткое время после добычи не может дать в целом точной картины локализации пухоедов ввиду изменения их поведения вследствие быстрого остывания трупов хозяев.

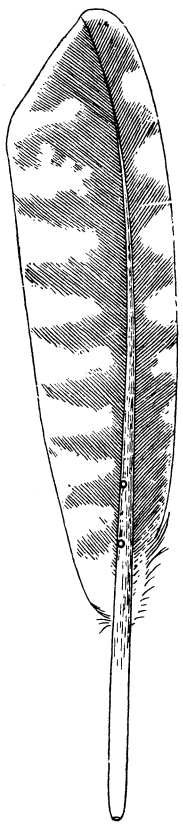


Рис. 169. Маховое перо *Numenius arquata* (L.). В основной части ствола видны два отверстия, проделанные *Actornithophilus patellatus* (Pg.).

Вообще пухоедов можно найти на всех частях тела хозяев, но как среди перовиков, так и среди волосовиков одни виды предпочтительно или исключительно обитают на коже, а другие на перьях или волосах.

Из птичьих Amblycera одни виды (*Menopon*, *Menacanthus*, *Pseudomenopon*, *Myrsidea*, *Colpocephalum*, *Actornithophilus*, *Trinoton*, *Laemobothrion* и др.) заселяют нижнюю зону покрова, близ кожи, тогда как другие (например, *Ricinus*, некоторые *Menacanthus*, *Eomenacanthus stramineus*) держатся преимущественно на коже.

Помимо того, отмечены явления более сложной биологической адаптации птичьих Amblycera. Известно, что некоторые виды их способны обитать также внутри ствола пера и в ротовой полости хозяина. В микробиотопах первого типа находили *Colpocephalum flavescens* на *Harpyia destructor* (Yarrell, 1837; Denny, 1842) и *Colpocephalum* sp. на *Rosthramus sociabilis* (Waterston, 1922a); *Actornithophilus patellatus*, которому, очевидно, идентичен «*Colpocephalum triseriatum*», на *Numenius arquata* (Trouessart, 1886, 1899; Waterston, 1922b), *Eomenacanthus stramineus* (в больных перьях) на *Gallus domesticus* (Backlund, 1933—1934), *Colpocephalum buteonis* на *Buteo buteo buteo* (Bach u. Eichler, 1954), *C. scopinum* на *Scopus umbretta* (Paterson, 1954). Перовики *A. patellatus* даже предпочитают жить внутри перьев, чем и объясняются редкие находки их в оперении. Эти перовики заселяют очин и нижнюю треть стержня, где встречаются пухоеды во всех фазах развития, яйцевые оболочки и личиночные шкурки. Они проникают в первостепенные и второстепенные маховые перья, прогрызая округлые отверстия, как правило, в нижней трети ствола (рис. 169), и здесь развиваются, питаясь внутренним содержимым пера, и размножаются. Остается, однако, неясным вопрос о времени и условиях выхода насекомого на свободу. Неизвестно, закладывается ли колония взрослыми самками или личинками и не вызывается ли этим замедление линьки заселенных перьев. Соответствующие исследования помогли бы определить значение такой локализации для развития и сохранения вида.

Сильно уклоняющейся формой топической связи отличаются виды *Piagetiella*, из которых, например, *P. bursaepelecani* и *P. peralis* встречаются, помимо оперения, в ротовой полости (глоточном мешке) пеликанов (Perry, 1876; Piaget, 1885; Kellogg, 1896a) и *P. incomposita* — в ротовой полости баклана *Phalacrocorax auritus* (Lewis, 1929), где преимущественно и находили этих паразитов в большом количестве. Предполагали, что при такой топической связи имеет место регулярная временная миграция пухоедов из оперения в ротовую полость (Благовещенский, 1940б),

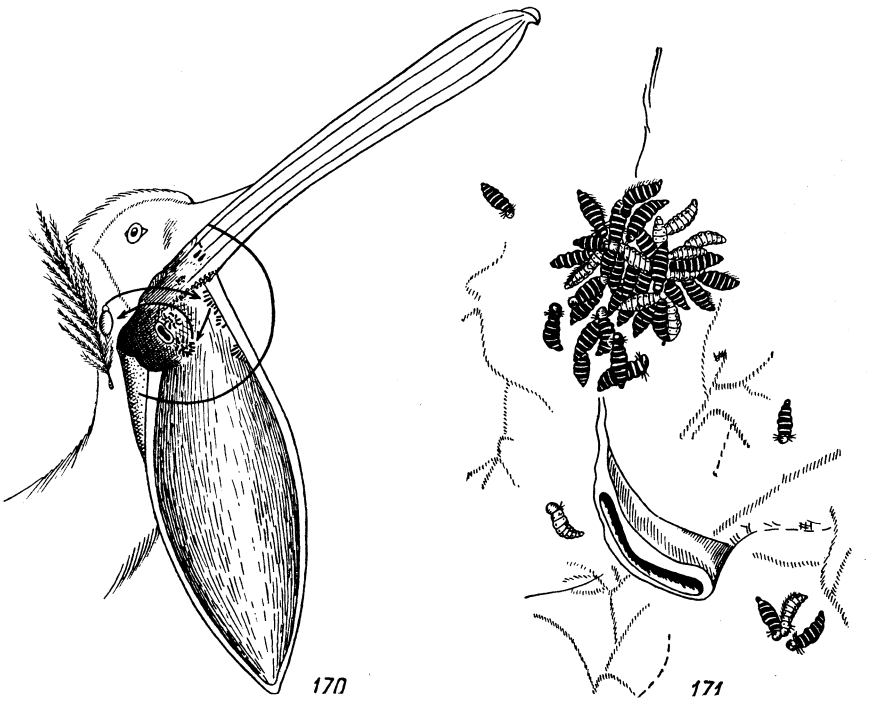


Рис. 170, 171. *Piagetiella titan* (Pg.), биологические особенности (по Дубинину): 170 — жизненный цикл; 171 — локализация пухоедов в ротовой полости пеликана.

на оболочке которой они крепко держатся с помощью острозубчатых верхних челюстей. Это мнение нашло подтверждение в специальных наблюдениях (Дубинин, 1947) над образом жизни *Piagetiella titan* у *Pelecanus onocrotalus* (рис. 170, 171) и *P. crispus*. Взрослые паразиты локализуются в области хоан, дыхательного горла и прилежащих тканей, а также нередко проникают в переднюю часть пищевода хозяина; личинки обыкновенно встречаются в углах рта или вдоль внутренней стороны нижней челюсти. Иногда в ротовой полости пеликана скапливается до 1500 особей *Piagetiella titan*. Паразиты располагаются чаще группами (по 5—28 экз.) и таким образом, что головой направлены к центру. Их групповое и радиальное расположение обусловливается положительным хемотаксисом. Самки выходят из ротовой полости для яйцекладки на перьях головы. Вылупившиеся из яиц личинки мигрируют в эту полость и развиваются там же в половозрелых особей. Личинки довольно часто встречаются и в оперении, в то время как взрослые насекомые (за исключением готовых к яйцекладке самок), по-видимому, редко покидают ротовую полость.

Одной из отличительных особенностей пухоедов *Piagetiella* является, как упомянуто выше, сильное развитие трахей, что рассматривается (Harrison, 1915b) как вероятное приспособление для частого и длительного пребывания этих паразитов в воде при питании хозяина.

Птичьи Ischnocera постоянно обитают на опахалах перьев, предпочтительно в основной их части, на нижней поверхности, и нормально держатся параллельно бородкам, головой по направлению к стволу. Такие повадки этих перовиков, очевидно, наиболее эффективны в отношении закрепления и питания в связи с особенностями структуры опахала пера — составляющих его частей (бородки, лучи, крючочки). Различные группы птичьих Ischnocera бывают приурочены к определенным частям тела хозяев. Для видов *Philopterinae* (*Anatoecus*, *Philopterus*, *Penenirmus*, *Cummingsiella*, *Incidifrons*, *Saemundssonia* и др.) типичными местами обитания служат голова и шея. К этой же группе относятся и некоторые *Degeeriellinae* (например, *Cuclotogaster heterographus*). Другую группу составляют виды *Lipeurinae* (*Lipeurus*, *Anaticola*, *Columbicola*, *Ardeicola* и др.), которые придерживаются обычно области крыльев и спины. В третью группу можно включить многие виды *Degeeriellinae*, встречающиеся главным образом на шее, спине и груди. К четвертой группе относятся виды *Goniodinae* (*Goniodes*, *Goniocotes*), которые живут в оперении разных частей туловища.

Зональное и региональное расселение обычных видов перовиков у домашних кур представляется в следующем виде: весьма подвижный *Eomenacanthus stramineus* чаще встречается на коже, а *Menopon gallinae* — на перьях, в нижней их части вдоль стержня; довольно подвижный *Cuclotogaster heterographus* живет главным образом на перьях головы и шеи, а малоподвижный *Lipeurus caponis* — преимущественно на нижней поверхности первостепенных перьев крыла, часто между бородками близ стержня; проворные *Goniodes gigas* и *G. dissimilis* обитают на перьях туловища, так же как и менее подвижный *Goniocotes hologaster*, который держится на пуховой части пера, нередко между главным и побочным стволами (Herrick, 1925; Bishopp a. Wood, 1926; Zunker, 1928; мои личные наблюдения в 1929, 1930, 1934, 1938 и 1944 гг.).

Что касается волосовиков, то из них одни (Amblycera: *Gyropidae*; Ischnocera: *Trichodectidae*, *Philopteridae* — *Trichophilopterus*) живут на волосах, близ кожи, а другие (Amblycera: *Menoponidae* — *Trimenoponinae*, *Boopinae*) — на коже хозяев. У млекопитающих пухоеды чаще обитают на верхней поверхности тела. Так, волосовики крупного рогатого скота и лошади, *Bovicola bovis* и *B. equi*, обычно локализуются на голове (затылке), загривке, гребне шеи, лопатках, спине и у корня хвоста; волосовик овцы, *B. ovis*, встречается больше на спине и боках.

Отмечая особенности локализации пухоедов, следует указать на то, что Ischnocera не столь резко ограничены в своем региональном расселении. Эти пухоеды, хотя и предпочитают определенные места, попадаются иногда на более или менее отдаленных от них участках. По моим наблюдениям над расселением перовиков, например у голубя-вяхиря (*Columba palumbus*), оказалось, что *Columbicola columbae* придерживается преимущественно области крыльев, но встречается также на шее, голове, спине и боках. Подобные отступления происходят особенно при массовом размножении паразитов. На сильно зараженных млекопитающих волосовики также широко расселяются, захватывая почти все части тела хозяина, что в практике обследования я наблюдал в ряде случаев у коров, телят, лошадей и собак. Наблюдения показывают, что в своем зональном рас-

пределении Ischnocera строго приурочены к опахалам перьев или к волосам, тогда как Amblycera живут на коже, в пуху, на основании перьев и на волосах.

Несомненно, что, обитая в различных зонах покрова хозяина, пухоеды находятся в разных гигротермических условиях. Нужно полагать, что нижняя зона, близ кожи, отличается более постоянной и высокой температурой. Поэтому пухоедов Amblycera, а также Ischnocera млекопитающих, живущих в этой зоне, можно рассматривать как сравнительно более теплолюбивые формы, чем птичьи Ischnocera.

Как наружное, так и внутреннее строение пухоедов отражает ряд их адаптивных особенностей к паразитической жизни в такой своеобразной среде, как шерсть или оперение, неодинаковой по условиям на разных участках тела животных-хозяев. Характером покрова последних и спецификой обитания в нем обусловливается прочность наружного покрова пухоедов как средства защиты и пассивного аппарата движения. Этот покров всегда местами или на большей части склеротизован и усилен внутренними выростами; он часто толстый и очень эластичный, у живущих на коже видов обычно более тонкий и хрупкий. Слияние средне- и заднегруди, наблюдающееся у птичьих Ischnocera и некоторых Amblycera, очевидно, конструктивно еще более совершенствует пассивный аппарат движения. Благодаря дорсо-вентральной уплощенности тела и прочности наружного покрова пухоеды могут легко и свободно передвигаться в покрове хозяев и более плотно прилегать к волосам или перьям. Сама форма тела этих насекомых, варьирующая от узко продолговатой до широко яйцевидной, рассчитана на наименьшее сопротивление и иногда весьма совершенно приспособлена к особенностям среды обитания. Так, группы видов, отличающиеся удлиненным узким телом и относительно длинными, стройными ногами (*Columbicola* — на Columbae, *Ardeicola* — на Herodiones, *Anaticola* — на Lamellirostres, *Falcolipeurus* — на Falconiformes, и др.), держатся на более длинных и широких перьях крыла и спины, где такие «палочкообразные» формы способны укрываться (рис. 172), особенно при неблагоприятных условиях, например сильной воздушной струе во время полета хозяина, и откладывать яйца между бородками; на более коротких и узких перьях головы и шеи встречаются группы видов, характеризующиеся более коротким, широким (овальным) телом и сравнительно короткими, массивными ногами (*Anatoecus* — на Lamellirostres, *Ibidoecus* — на Herodiones, *Saemundssonia* — на Limicolae и Lari, *Philopterus* — на Passeres, и др.).

Подвижные Amblycera живут в глубине покрова или на коже хозяина и, таким образом, более или менее хорошо защищены от стряхивания. Все же они постоянно подвергаются опасности быть раздавленными клювом, когтями или зубами хозяина, так как ползание паразитов естественно причиняет ему беспокойство. При таком положении, очевидно, нет необходимости в особом усилении средств закрепления, а, наоборот, важно сохранение и, быть может, даже развитие подвижности. И действительно, эти пухоеды обладают способностью к быстрому передвижению, ярким примером чему могут быть перовики *Trinoton* и волосовики *Trimenopon*, быстрота движений и мгновенное исчезание которых в перьевом или волосяном покрове особенно заметны при осмотре их хозяев. Необходимая же степень устойчивости и сцепления паразитов с поверхностью пера и кожи обеспечивается прежде всего строением ног, в частности лапок, снабженных пульвиллами. Передвижение подвижных Amblycera совершается, также как у других бегающих насекомых, путем одновремен-

ной, но попеременной перестановки трех ног: средней с одной стороны тела, одной передней и одной задней с другой стороны.

Пухоеды Ischnocera, обитающие на опахалах перьев и, как и *Gyropidae* (Amblycera), на волосах, для своего существования должны быть прочнее связаны с хозяином. В этом отношении их общим приспособлением для эффективной фиксации на перьях или волосах является устройство ног (по типу хватательных), которые отличаются редукцией лапок, редукцией коготков и, соответственно этому, своеобразным способом закрепления (стр. 38). В зависимости от строения ног стоит и характер передвижения упомянутых паразитов. Эти пухоеды в большинстве своем сравнительно малоподвижны, перемещаются более медленно, как бы скользящими и неуверенными движениями (по типу лазательных), с почти одинаковой легкостью вперед или назад и нередко в сторону, практически беспомощны на гладкой поверхности. Согласно более подробному описанию, перовик *Strigiphilus cursor* переставляет средние и задние ноги соответственно вместе, но обе пары передвигаются в противоположном направлении. Передние ноги не работают одновременно одна с другой или с любой из других пар и служат главным образом для направления тела (Snodgrass, 1899). Синхронизация движения между ногами одной пары или между парами у перовика *Columbicola columbae* отсутствует (Stenram, 1956). Передние ноги у птичьих пухоедов, по наблюдениям над *Menopon gallinae* (Grosse, 1885), *Brüelia vulgata* (Barber, 1923), *Cuclotogaster heterographus* (Wilson, 1934), *Columbicola columbae* (Stenram, 1956), действуют так же, как вспомогательный аппарат во время питания этих перовиков для подтягивания ко рту частиц пера. В отношении волосовиков *Gyropidae* известно, что у *Gyropus ovalis*, который назад не передвигается, последние две ноги на одной стороне работают вместе, но независимо от противоположных ног тех же самых пар. Узкотелый *Gliricola porcelli* (со срединным вентральным желобком на брюшке — «волосковой бороздкой») может быстро ползать вверх и вниз даже по отдельному волосу, но не в сторону (Ewing, 1924).

Еще более прочным средством закрепления Ischnocera на перьях или волосах служат верхние челюсти, направленные вниз, иногда почти вертикально. Для этих пухоедов характерен также срединный ротовой желобок на нижней поверхности передней части головы, в который ложатся бородки пера или волосы. Захватывая их верхними челюстями, паразиты очень крепко держатся на пере, располагаясь на нем вдоль бородок, иногда группами (рис. 173), обыкновенно головой по направлению к стволу, или на волосах, головой к их основанию.

Асимметрия головы (рис. 15), известная у некоторых перовиков Ischnocera, относимых в настоящее время к родам *Struthiolipeurus* со страуса и нанду, *Meinertzhageniella* с нанду, *Dahlemhornia* с эму и *Bizarrifrons* с трупиалов *Icteridae*, представляет собой своеобразное приспособление (очевидно, конвергентного порядка) для захватывания бородок пера, имеющих, вероятно, как это видно у *Struthio camelus*, особую структуру. Она связана со строением ротового желобка и более резко выражена у последних двух родов перовиков, проявляясь в наличии косоугольной передне-крайней выемки. Асимметрия головы, практически незаметная в первой личиночной стадии, развивается постепенно в процессе онтогенеза.

Придатки кожи в виде волосков, щетинок и шипов, часто многочисленных, составляют механо-чувствительный аппарат для ориентировки и лучшей фиксации пухоедов в покрове хозяев. Той же цели закрепле-

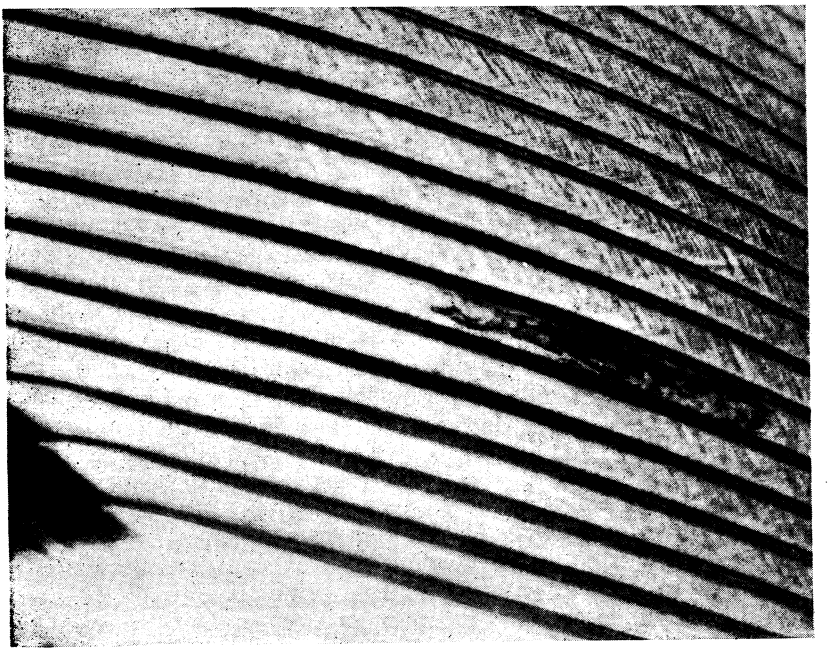


Рис. 172. *Columbicola columbae* L., самка, укрывшаяся между бородками на пере *Columba palumbus* L.

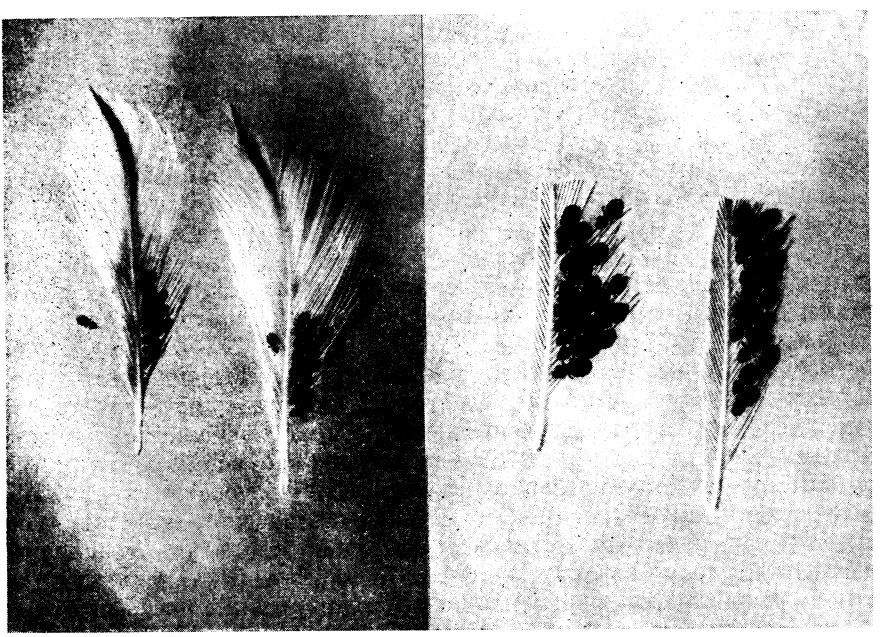


Рис. 173. *Cummingsiella ovalis* (Scop.), групповая локализация пухоедов на перьях *Numenius arquata* (L.).

ния служат и разнообразные по форме и величине выросты, нередко имеющиеся на теле этих насекомых.

Пухоеды животных, адаптировавшихся к водному образу жизни, лишены каких-либо специальных приспособлений. Вследствие несмачиваемости покрова животных паразиты не входят в соприкосновение с водой и вместе с тем имеют достаточно воздуха даже при самом частом и длительном погружении хозяина.

Окраска пухоедов значительно варьирует не только вообще, но и в частности у видов, паразитирующих на одном и том же хозяине. Иногда же окраска их тела чрезвычайно соответствует общему тону покрова хозяина (Mjöberg, 1910b, и др.). Это положение достаточно иллюстрировать несколькими примерами. Почти бесцветный, с мелкими черными боковыми пятнышками *Ornithobius cygni* живет на белом лебеде-кликуне (*Cygnus cygnus*). На белых цаплях (*Egretta garzetta*, *E. alba*), имеющих во всех нарядах белое оперение, паразитирует совершенно бесцветный *Ardeicola expallida*, тогда как на крыловых перьях черного аиста (*Ciconia nigra*) обитает темный *A. maculata*. Почти бесцветный *Anaticola tadornae*, с узкими черноватыми плейральными пятнами, встречается на пеганке (*Tadorna tadorna*), у которой верхние и нижние кроющие крыла с подмышечными белые, а первостепенные маховые — черные, темный же *Anaticola crassicornis*, с крупными брюшными тергальными пятнами и пигментированной головой и грудью, живет на очень темной синьге (*Oidemia nigra*). С аспидно-черным оперением лысухи (*Fulica atra*) гармонирует черноватая окраска *Eulaemobothrion nigrum* и *Fulicoffula lurida*, а к общему тону окраски оперения хохлатого жаворонка (*Galerida cristata iwanowi*) приближается окраска *Brüelia parviguttata* и *Penenirmus pavlovskyi pavlovskyi*. Несомненно, окраска тела всех этих перовиков весьма адаптирована к общему тону окраски оперения мест их локализации. Поэтому возможно, что наблюдающаяся (Благовещенский, 1940a) большая вариация в величине тергальных брюшных пятен в направлении их редукции у формы *Anaticola anseris* с домашнего гуся (*Anser domesticus*), по сравнению с типичной формой с серого гуся (*Anser anser*), относится за счет посветления оперения. Высказывается предположение (Eichler, 1936) что серно-желтая окраска *Ricinus dolichocephalus* с иволги (*Oriolus oriolus*) связана с питанием паразита кровью, с которой поступает зоофульвиновая основа желтого цвета хозяина. Однако на самом деле наружный покров *R. dolichocephalus* в основном оказывается почти бесцветным, если не считать черноватых боковых полосок, и, таким образом, серно-желтая окраска этого вида является субгиподермальной.

Пухоеды Amblycera и многие Ischnocera характеризуются ясно выраженным отрицательным фототаксисом, что нетрудно подметить уже при наблюдении их на живых хозяевах. Скорость реакции на световое раздражение у разных групп пухоедов неодинакова. Перовики Amblycera, обитающие в глубине оперения, стремясь избежать света, быстро скрываются в покрове хозяина, тогда как Ischnocera, живущие на опахалах, проделывают это медленнее или даже совсем не реагируют на свет, что несомненно зависит не только от различной степени их подвижности, но и от адаптации к условиям освещения типичных мест их обитания, как например на перьях головы (*Anatoecus* и др.). В одних опытах по реакции на свет (Barber, 1923) птичьи Ischnocera, помещенные на дневной свет при температуре 37°, не выказывали особой тенденции искать затемненного конца камеры. В других же опытах (Wundrig, 1936), по-

ставленных с учетом устранения влияния тепловых лучей, перовики показали явный отрицательный фототаксис и различную скорость реакции на световое раздражение. В случае с перовиками *Brüelia merulensis* (Ischnocera) через 20 мин. в темноте оказалось 133 экз., а на свету — 63, спустя 30 мин., — соответственно, 150 и 46 и после нескольких часов — 193 и 4; в случае с перовиками *Eomenacanthus stramineus* (Amblycera) уже через 3 мин. в темноте было 34 экз., а на свету только 3. Объяснение миграции отродившихся личинок *Piagetiella titan* в ротовую полость хозяина отрицательным фототаксисом, выработавшимся у этого вида в связи со своеобразными условиями существования (Дубинин, 1947), едва ли приемлемо, ибо личинки по вылуплении из яиц могли бы укрываться и в перьевом покрове хозяина. Вероятнее, что отрицательный фототаксис был уже свойствен *P. titan* как перовику до вторичного перехода его к паразитированию в ротовую полость. Регулярная же миграция личинок после отрождения в ротовую полость, как и выход из нее самок для яйцекладки и возвращение их туда же обратно, является необходимым, физиологически более сложным актом поведения, возникшим исторически в цикле развития упомянутого кровососущего вида.

По смерти хозяев или даже незадолго до ее наступления в связи с понижением температуры среды обитания пухоеды Amblycera (за исключением *Gyropidae*) выползают из покрова и быстро оставляют погибших животных, тогда как малоподвижные Ischnocera и *Gyropidae*, поднимаясь в большинстве случаев из глубины на поверхность оперения или шерсти, частью отпадают с хозяина, частью же остаются на нем и вскоре погибают, закрепившись на перьях или волосах.

Попытки объяснить явление скапливания (аккумуляции) птичьих Ischnocera на голове и шее мертвого хозяина, т. е. их миграции туда, физиологическими или механическими причинами, например стремлением к удовлетворению потребности в жидкости (глазной) или передвижением вперед, вызываемым направлением стволов перьев к голове, нельзя считать вполне удовлетворительными. Для понимания этого явления нужны экспериментальные наблюдения над различными по типу строения птицами, с учетом видового состава, численности и локализации перовиков на живых и мертвых хозяевах.

ПИТАНИЕ

Пухоеды питаются в основном кожными дериватами — частицами пера или эпидермиса, выделениями кожи и кровью. Для птичьих Ischnocera и многих Amblycera (большинство *Menoponidae*, *Laemobothriinae*) нормальной пищей служит перо. Эти перовики поедают большей частью пуховидные лучи, а иногда, даже преимущественно, бородки (рис. 174). У напитавшихся особей зоб туго наполнен частицами пера, расположенными в нем продольно в виде компактного пакета. Длина частиц пера, находимых в зобу, значительно варьирует, они могут быть только немного короче этого органа. Так, например, у самки *Trinoton querquedulae* длина частиц и зоба, соответственно, равна 0.02—1.83 мм и 1.86—2.02 мм. Перовики *Actornithophilus patellatus*, находясь внутри ствола пера, поедают душку очина и сердцевину стержня (Waterston, 1922b). Пища некоторых птичьих Amblycera, возможно, смешанная, как у *Eomenacanthus stramineus*, питающегося, согласно ряду наблюдений, пером, кровью и кожными частицами. Волосовики *Gyropidae* и *Trichodectidae* нормально питаются эпидермисом и выделениями кожи. Иногда в зобу у *Trichodectidae* (*Bo-*

vicola caprae и др.) находили фрагменты волос, но они ни разу не представляли собой пакета, подобно пакету лучей или бородок в зобу пероядных видов. Кровь встречается почти исключительно у Amblycera. Питание ею может быть чисто пассивным, при наличии у хозяина ран или других повреждений кожи, или активным, связанным с воздействием самих паразитов на кожу хозяина. Кровь и кожные частицы относятся к регулярной пище перовиков *Ricininae* (*Ricinus serratus*, *R. tugarinovi* и др.), некоторых *Menacanthus* (*M. cornicis*, *M. pusillus* и др.), *Piagetiella*

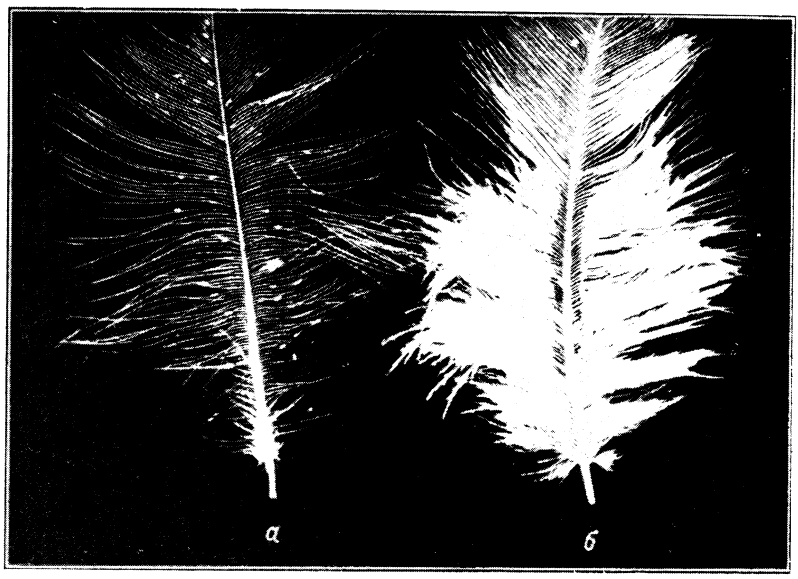


Рис. 174. Нормальное перо с шеи курицы (*б*) и перо (*а*), на котором пухоеды *Cuclotogaster heterographus* (N.) инстенсивно питались и отложили яйца. (По Wilson).

(*P. titan* и др., в период пребывания в глоточном мешке хозяина), *Trimenopon hispidum*. Устройство ротовых частей (острозубчатых мандибул) и рото-глоточного аппарата свободно допускает поступление жидкости, продвижение которой происходит, вероятно, так же перистальтически, как и у *Gyropus ovalis*.

Тип питания разных групп пухоедов находится в тесной зависимости от их образа жизни. Большое постоянство диеты наблюдается как у птичьих Ischnocera, обитающих постоянно на перьях, и Amblycera, живущих предпочтительно на коже, так и у *Gyropidae* и *Trichodectidae*, локализующихся в нижней зоне шерсти. Смешанное питание может быть свойственно птичьим Amblycera, которые держатся преимущественно в нижней, суперкутанной, зоне оперения. Питание эпидермисом и кровью среди Amblycera, вероятно, распространено более широко, чем это известно к настоящему времени. Выяснение вопроса о смешанном питании нуждается в постановке соответствующих опытов и в исследованиях рода пищи у Amblycera с живых, неповрежденных хозяев — птиц и млекопитающих. На основании экспериментальных данных намечается физиологический барьер в роде пищи, необходимой для развития разных видов перовиков. Так, попытки воспитания *Cuclotogaster heterographus* и *Columbicola*

columbae, нормально развивающихся на пере, путем кормления только одной кровью оказались безуспешными.

Различные состояния пищевой массы в зобу пероядных и коллагеноядных пухоедов указывают на то, что здесь она претерпевает механо-химические изменения. В желудок поступает уже предварительно обработанная пища, пригодная для дальнейшего переваривания в нем. Мнение о возможности переднекишечного пищеварения у пухоедов не только под действием секрета слюнных желез, но и за счет проводимых в зоб пищеварительных соков желудка (Благовещенский, 1949) находит подтверждение в специальных наблюдениях (Waterhouse, 1953). У пероядных пухоедов пища подвергается в зобу воздействию регулярно поступающих туда из средней кишки пищеварительных соков, вследствие чего pH (около 8.0) и окси-редукционный потенциал (около —200 mV) в этих органах одинаковые. Свободные сульфгидрильные группы обнаруживаются в зобу и желудке. Цистин кератина пера превращается, как и у личинок кожеедов, в цистеин, но дальнейший распад, характерный для личинок моли *Tineola*, не имеет места. У волосовиков, не питающихся нормально шерстью, поступление жидкости из средней кишки в зоб совершается в значительно меньшей степени. Они не обладают способностью утилизировать кератин. Так, у волосовика овцы *Bovicola ovis* продвижение в зоб из желудка слабо кислых (pH 6.5), оксидирующих (более чем +77 mV) пищеварительных соков регулярно не происходит и свободные сульфгидрильные группы не обнаруживаются; поэтому сомнительно, чтобы шерсть переваривалась в течение прохождения через пищеварительный канал. В процессе переднекишечного пищеварения базальные зобные зубцы или шипы у Amblycera или шипы у Ischnocera могут играть в размельчении пищи только побочную роль. Функция гребневидного аппарата Amblycera сводится в основном к фильтрации, предотвращающей попадание необработанных пищевых частиц в желудок, чему способствуют комплексы щетинок, волосков или шипиков, окаймляющих складки выходного отверстия зоба. Примером заградительного вооружения упрощенного типа является комплекс шиповидных отростков складок зобного отверстия у *Laemobothriinae*. Базальные шипы Ischnocera представляют собой, по-видимому, такое же вооружение, препятствующее (наряду с общей конструкцией зоба) прохождению в желудок крупных частиц пищи. В зобу, таким образом, совершается механо-химическая обработка пищи под действием пищеварительных ферментов (слюнных желез, желудка) и перистальтических и антиперистальтических движений органа, при которых распадающаяся пищевая масса переминается и перемешивается.

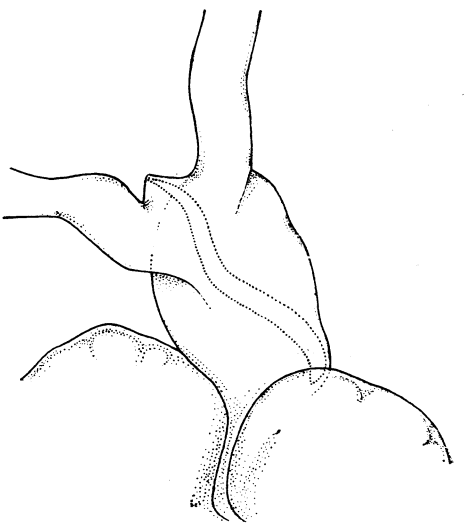


Рис. 175. *Bovicola caprae* (Gurlt.), базальная часть зоба самки; просвечивает заглоченная личинка нематоды.

По исследованиям разных авторов, пухоеды способны захватывать и все то, что попутно встречается им на перьях или на коже хозяина. Эти паразиты могут поедать яйцевые оболочки, личиночные шкурки, погибших (и живых?) особей того же самого вида или других видов, перьевых клещей, их яйца, линочные шкурки и яйцевые оболочки. Они поглощают, очевидно, жидкие выделения, на что указывают случаи нахождения пухоедов у хозяев на краях глаз, в ноздрях, в желваках кожных оводов. Пухоеды заглатывают и неорганические и органические частицы, попадающие на хозяина извне. Так, в зобу у двух *Falcolipeurus monilis* были обнаружены, кроме перьевых частиц, крупинки четырех минералов (кварц и др.), чешуйка бабочки, часть оболочки семени, конидиальная форма грибка Cladosporium, спора, шарик органического детрита, часть личинки насекомого и в зобу волосовика *Bovicola caprae* найдена личинка нематоды (рис. 175). Предполагают, что минеральные частицы могут играть некоторую роль в механическом размельчении пищи.

Фекальные массы пухоедов имеют вид мелких комочков, часто остроконечные, светлые или, вследствие непереваривaемости пигмента, более или менее темно окрашенные.

СИМБИОНТЫ

Изучение внутриклеточных симбионтов насекомых и клещей внесло много интересных фактов в наше представление о симбиозе, хотя соображения о значении взаимоотношений этих микроорганизмов и их хозяев в общем пока еще спекулятивны. Что касается пухоедов, то внутриклеточные бактериеподобные симбионты обнаружены у ряда видов птичьих Ischnocera и не найдены у *Trichodectidae* (Ischnocera млекопитающих) и Amblycera (Ries, 1931a). По сравнению со вшами пухоеды характеризуются большим однообразием симбиотических организмов. Почти все исследованные виды имеют отдельные мицетоциты, расположенные по бокам тела, между жировым телом и гиподермой (*Columbicola columbae* — рис. 176, 177, *Anaticola tadornae*, *Brüelia merulensis* и др.), между лопастями жирового тела (*Sturnidoecus sturni*, *Goniocotes compar* и др.) или, как упоминалось, даже в самих его лопастях (*Goniodes damicornis*). Однако у перовика *Goniodes* sp. между лопастями жирового тела встречаются наряду с мицетоцитами отдельные свободные симбионты.

Передача симбионтов потомству происходит трансовариальным путем, как это прослежено у *Columbicola columbae*. Когда яйцо достигает определенной стадии развития, симбионты освобождаются из мицетоцитов, локализующихся у самки в дистальных вздутиях рогов матки (в так называемых овариальных ампулах; рис. 178), и поодиночке мигрируют глубоко в яйцо через яйцевой стебелек (рис. 179). С погружением зародышевой полосы они уносятся немного глубже в желток, но не находятся с ней в такой тесной связи, как у вшей *Pediculus*. После впячивания зародышевой полосы в массу симбионтов проникают желточные ядра, и ко времени формирования зачатка средней кишки в симбиотической массе возникают клеточные границы. С окончательным разделением этого эмбрионального мицетома на клетки образовавшиеся мицетоциты расходятся, мигрируют через зачаток средней кишки в жировое тело и из него к обоим бокам эмбриона, где тесно прилегают к гиподерме. У молодых самок мицетоциты находятся уже в дистальных вздутиях рогов матки, перемещаясь сюда перед последней линькой женской личинки. В этих вздутиях они у *Columbicola columbae* двуядерные, в противоположность

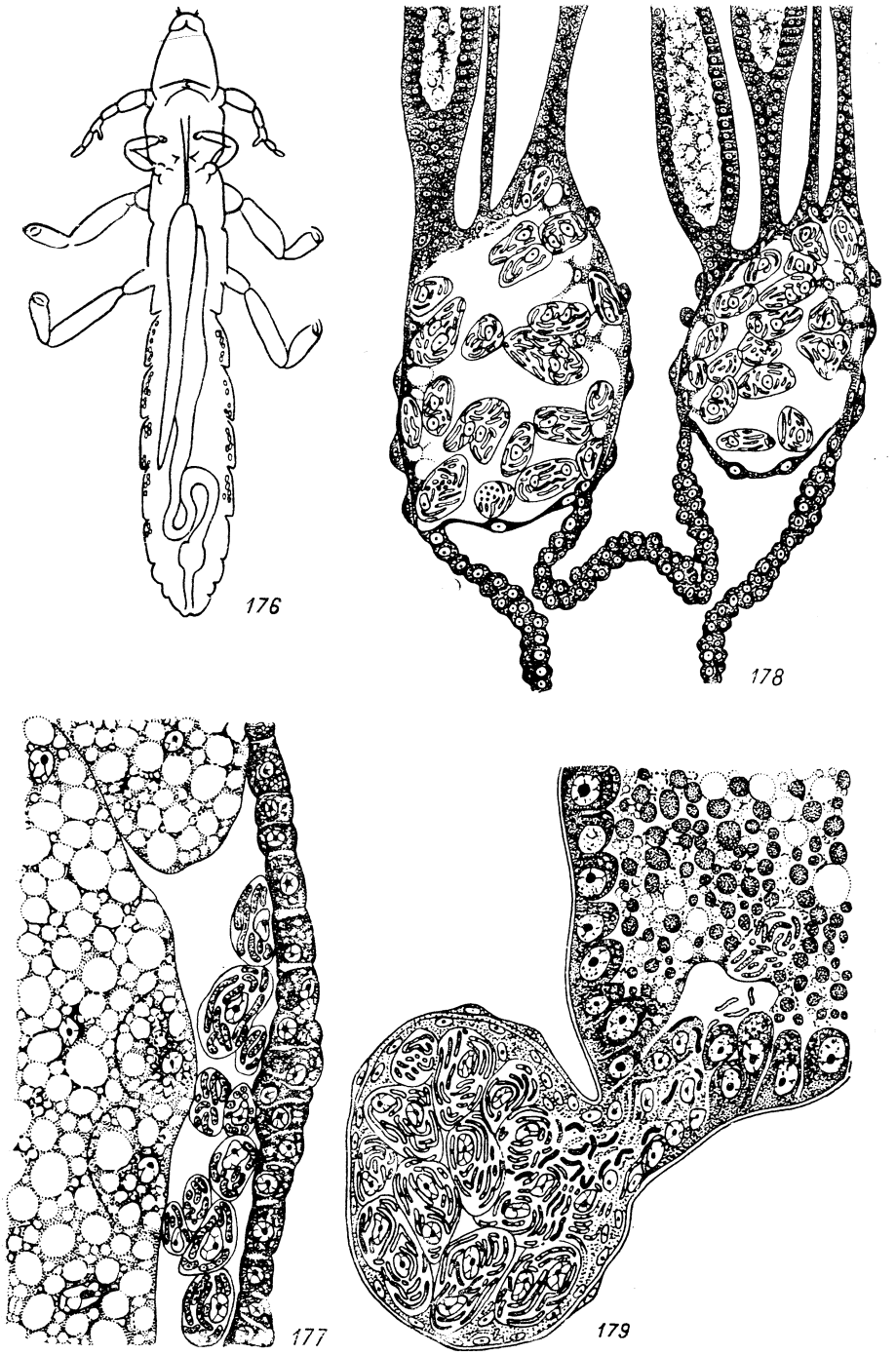


Рис. **176—179**. *Columbiola columbae* (L.), симбионты (по Ries): **176** — свободные мицетоциты по бокам тела самца; **177** — мицетоциты между жировым телом и гиподермой у мужской личинки; **178** — фронтальный срез через половой аппарат молодой самки непосредственно после третьей линьки; **179** — срез рога матки (овариальной ампулы) со смежным яйцевым фолликулом, заражение яйца.

одноядерным мицетоцитам в эмбрионе и личинке. Такая двуядерность мицетоцитов, возникающая, по-видимому, в результате парного их слияния, у других видов отсутствует.

Симбиотические отношения внутри видов варьируют. У *Anaticola tadornae* группы отдельных мицетоцитов между жировым телом и гиподермой наблюдаются не только у самца и личинки, но и у взрослой самки. Клеточные границы мицетоцитов во вздутиях рогов матки *Sturnidoecus sturni* едва заметны, а у *Goniocotes hologaster* они отсутствуют, и симбионты лежат частью свободными, частью плотно прилежат к ядрам. Мицетоциты у перовика *Goniodes* sp. не переходят во вздутия рогов матки, а собираются между стебельками яйцевых трубок и при заражении яйца проникают в фолликул и мигрируют через яйцевой стебелек, причем ядра их сморщиваются, становятся неясными и, наконец, совсем исчезают. Симбионты изменчивы по форме — от колбасовидных до шарообразных. Они показывают некоторые типичные приспособления к сожительству, как например изменение формы в очевидной зависимости от стадии хозяина.

Тесные взаимоотношения внутриклеточных симбионтов и их хозяев часто склонны рассматривать как мутуалистические, хотя доказательства взаимной выгоды для партнеров такого типа сожительства почти целиком умозрительны. Мнение о том, что интрацеллюлярные организмы — симбионты, а не комменсалисты или паразиты, основывается (Glaser, 1920) на следующих положениях: носителем симбионтов является каждая особь вида, и вызываемые ими в клетках хозяина изменения безвредны; пути заражения и типы локализации, различные у разных хозяев и симбионтов, очень определенны внутри вида; численность микроорганизмов регулируется хозяином, никогда не увеличиваясь до пагубного для него предела; микроорганизмы получают в насекомых питание и защиту от неблагоприятной температуры и высыхания. Прямого отношения к расщеплению кератина симбионты пухоедов не имеют, так как виды без симбионтов и виды-симбионтоносители переваривают одну и ту же пищу одинаково свободно. Предполагают, что симбионты доставляют какие-либо дополнительные вещества или витамины и влияют, поскольку они связаны с половыми органами, на процесс размножения. Судя по опытам над вошью *Pediculus humanus* (Aschner, 1932, 1934; Aschner u. Ries, 1933), экстракция мицетома или центрифугирование яйца с целью удаления симбионтов резко ухудшает потенции насекомого к питанию и размножению. В то же время исчезновение симбионтов под воздействием повышенной температуры среды не влекло за собой у жука *Oryzaephilus surinamensis* (Koch, 1936) понижения этих потенций. Хотя в этом случае свободный от симбионтов мицетом у жука оставался, однако на основании опытов над вошью *Pediculus* предполагается (Aschner, 1932), что мицетом представляет прежде всего жилище для симбионтов и функционально не связан непосредственно с обменом веществ.

У некоторых видов пухоедов Ischnocera и Amblycera открыты также внеклеточные риккетсиеподобные организмы, о роли которых еще ничего не известно. Такие организмы найдены в пищеварительном канале *Bovicola pilosa* (*Rickettsia trichodectae*; Hindle, 1921), в кишечнике *Columbicola columbae*, *Trinoton* sp. (Sikora, 1922b) и *Bovicola caprae* (Arkwrigth, 1923), в зобу *Eomenacanthus stramineus* (Ries, 1931b), а также около яичников, в средней и задней кишках и в мальпигиевых сосудах некоторых других пухоедов (Hertig a. Wolbach, 1924). В кишечнике *Menopon gallinae* обнаружены грам-положительные и грам-отрицательные диплококки (Cowdry, 1923).

ЗАРАЖЕНИЕ ХОЗЯЕВ

Сравнительно с млекопитающими, на которых встречаются один или, редко, два-три вида волосовиков, птицы чаще бывают заражены несколькими видами перовиков, принадлежащих, как правило, к различным родам. На домашних курах, например, известно 17 видов, относящихся к 11 родам *Menoponidae* и *Philopteridae*. В каждой популяции того или другого вида хозяина могут быть как свободные от пухоедов особи, так и слабо, умеренно или сильно зараженные. Индивидуальное заражение среди особей каждого вида хозяина подвержено значительным колебаниям.

Исследования птиц Западной Сибири (на Барабинских озерах) показали большую вариацию экстенсивности и интенсивности заражения их перовиками (Благовещенский, 1950). Так, например, экстенсивность заражения *Motacilla flava* и *Vanellus vanellus*, соответственно, была равна 1 и 96%, а интенсивность — 0.01 и 16. В обстановке летовки колебания интенсивности заражения птиц (табл. 4) были значительны как у видов более или менее одинаковой величины, так и среди особей одного вида, но разного возраста. Индивидуальная интенсивность также сильно варьировала у птиц различных размеров, например у *Anser anser* от единичных экземпляров до 80, у *Limosa limosa* — до 381, у *Motacilla alba* — до 114. Наибольшая индивидуальная интенсивность наблюдалась у молодых особей многих видов. В коллекции перовиков с птиц Таджикистана (Благовещенский, 1951b) высокая индивидуальная интенсивность заражения была отмечена у *Phalacrocorax pygmaeus* — 104 перовика, *Platalea leucorodia* — 107, *Plegadis falcinellus* — 347, *Circus aeruginosus aeruginosus* — 130, *Haliaëtus albicilla* — 227, *Neophron percnopterus percnopterus* — 146, *Columba eversmanni* — 112, *Corvus corax* — 104, *C. cornix sharpii* — 476, *C. frugilegus frugilegus* — 120, *Coloeus monedula monedula* — 124, *Pica pica* — 191, *Sturnus vulgaris* — 142, *Galerida cristata iwanowi* — 141, *Lanius minor minor* — 209.

Таким образом, в отношении максимальной индивидуальной интенсивности заражения более мелкие виды воробьиных не уступали даже крупным птицам других отрядов. По-видимому, нормально интенсивность заражения не находится в прямой зависимости от возраста или величины птицы, с которыми связаны площадь и масса оперения тела.

Характеристика заражения перовиками различных группировок птиц может быть дана здесь на основании анализа коллекций из Западной Сибири и Таджикистана. Фауна перовиков обследованных видов птиц отличается значительным преобладанием форм Ischnocera. В сборах из Западной Сибири, содержащих свыше 19 000 экз., количественное соотношение особей Amblycera и Ischnocera выражается приближенно как 1 : 3.6, а в коллекции из Таджикистана, насчитывающей 13 716 экз., как 1 : 4.6.

Для Западной Сибири численное соотношение между личинками и взрослыми 1 : 2.2, а между самцами и самками почти одинаковое — 1 : 1.1; по Таджикистану эти соотношения выражаются, соответственно, как 1 : 1.6 и 1 : 1.3.

Встречаемость перовиков различных родов в пределах систематических отрядов птиц неодинакова. Так, например, на пластинчатоклювых обычны виды *Anaticola*, *Trinoton* и *Anatoecus*, тогда как виды *Holomenopon* и *Acidoproctus* редки и малочисленны; на воробьиных более или менее часто попадаются виды *Philopterus*, *Sturnidoecus*, *Penenirmus*,

Таблица 4

Интенсивность заражения некоторых видов птиц

Вид	Общая (на осмотр. особь)	Частная (на заражен. особь)	Взрослые		Молодые	
			общая	частная	общая	частная
Spatula clypeata	4.1	6.5	2.0	5.0	5.6	7.1
Anas platyrhyncha	8.2	11.8	7.4	11.5	7.9	11.0
A. strepera . . .	4.3	6.4	5.5	6.7	1.6	4.6
Circus aeruginosus	4.3	10.8	0.4	2.0	7.2	13.5
Vanellus vanellus	15.7	16.4	11.6	12.1	19.1	19.8
Limosa limosa . .	60.7	108.3	0.8	4.5	107.7	125.7
Tringa glareola .	8.1	13.0	2.7	7.2	10.6	14.4
T. stagnatilis . .	32.3	35.5	8.9	11.5	42.3	43.6
Phalaropus lobatus	0.6	2.2	0.6	2.2	—	—
Larus ridibundus	6.7	9.0	3.4	6.5	9.1	10.0
Hydrochelidon leucoptera	13.0	13.8	13.1	14.6	13.0	13.5
Corvus corone sharpii	28.7	30.3	—	—	28.7	30.3
Sturnus vulgaris	1.9	4.9	2.0	8.8	1.8	3.1
Passer domesticus	0.4	5.5	0.7	5.5	—	—
Motacilla flava .	0.01	1.0	0.01	1.0	—	—

Brüelia, *Menacanthus* и *Myrsidea*, редко — виды *Colpocephalum* и малочисленны виды *Ricinus* и *Eureum*.

В условиях летовки (Западная Сибирь) общее заражение птиц характеризуется довольно высокой экстенсивностью и слабой интенсивностью (табл. 5). Вариация заражения между отдельными систематическими группами значительная. У большинства отрядов экстенсивность довольно высокая, у дневных хищников она умеренная, а у воробьиных низкая. Максимальная общая интенсивность относится к куликам, минимальная — к воробьиным; частная интенсивность для последних больше, чем для чайковых и пластинчатоклювых. Экстенсивность заражения у молодых птиц обычно выше, чем у взрослых, особенно среди дневных хищников и воробьиных; лишь у пластинчатоклювых молодые заражены несколько менее взрослых.

Из табл. 6, составленной на основании данных стационарных экспедиций, работавших в Таджикистане в разные сезоны года, видно, что степень заражения различных отрядов птиц здесь также заметно варьирует.

Максимальной экстенсивностью отличаются пастушковые и пластинчатоклювые, минимальной — воробьиные. Максимальная общая интенсивность отмечена для дневных хищников, минимальная — для куриных. У воробьиных Таджикистана, так же как и у воробьиных Западной Сибири, наряду с самой низкой экстенсивностью наблюдается более высокая частная интенсивность, нежели у некоторых других отрядов.

По материалам из Таджикистана (табл. 7) мы видим, что степень заражения различных семейств воробьиных может колебаться в весьма значительных пределах. Заражение большинства семейств воробьиных характеризуется слабой или умеренной экстенсивностью и слабой интенсивностью. Очень высокой экстенсивностью и умеренной интенсивностью отличается семейство *Corvidae*; наименьшие показа-

Таблица 5

Степень заражения птиц Западной Сибири

Отряд	Количество видов	Количество особей			Экстенсивность в %			Интенсивность	
		взрослых	молодых	общее	взрослых	молодых	общая	общая (на осмотренную особь)	частная (на зараженную особь)
Pygopodes	2/2	6/5	4/1	10/6	—	—	60.0	11.2	20.5
Herodiones	2/1	—	4/2	4/2	—	—	—	—	—
Lamellirostres . . .	14/14	184/126	221/136	405/262	68.5	61.5	64.7	5.3	8.2
Gallinae	2/2	3/2	4/1	7/3	—	—	—	—	—
Paludicolae	2/2	27/16	49/38	76/54	59.3	77.6	71.1	10.8	15.2
Falconiformes . . .	5/4	40/8	47/24	87/32	20.0	51.1	36.8	4.7	13.4
Picariae . .	5/3	13/8	17/12	30/20	61.5	70.6	66.7	15.3	22.9
Limicolae .	23/23	270/162	328/281	598/443	60.0	85.7	74.1	19.8	26.8
Lari	10/10	288/211	102/80	390/291	73.3	78.4	74.6	5.5	7.4
Columbae .	1/1	1/0	1/1	2/1	—	—	—	—	—
Passeres .	21/13	209/31	274/84	483/115	14.8	30.7	23.8	2.3	10.7
Итого	87/75	1041/569	1051/660	2092/1229	54.7	62.8	58.7	9.2	15.8

Примечание. Числитель означает количество обследованных видов и особей птиц, знаменатель — количество зараженных перовиками. Для групп с количеством менее 10 обследованных особей индексы заражения не приводятся.

Таблица 6

Степень заражения птиц Таджикистана

Отряд	Количество		Экстенсивность (в %)	Интенсивность	
	видов	особей		общая	частная
Pygopodes	1	2	—	—	—
Steganopodes	2	35	77.1	17.8	23.1
Herodiones	6	21	33.3	26.4	79.1
Lamellirostres	12	92	83.7	7.9	9.4
Limicolae	14	36	61.1	8.6	14.1
Lari	1	1	—	—	54.0
Paludicolae	5	33	84.8	18.7	22.0
Falconiformes	15	43	62.8	33.3	53.0
Picariae	13	81	45.7	6.4	13.9
Gallinae	4	31	38.7	1.7	4.5
Columbae	5	41	70.7	11.4	16.1
Passeres	98	1316	30.5	5.7	18.6

Таблица 7

Степень заражения различных семейств воробьиных

Семейство	Количество		Экстенсивность в %	Интенсивность	
	видов	особей		общая	частная
Corvidae	5	53	88.7	52.2	58.9
Sturnidae	3	92	48.9	7.8	16.0
Fringillidae	9	74	35.1	2.6	7.5
Ploceidae	3	131	25.2	1.7	6.8
Emberizidae	7	149	16.8	0.8	4.8
Alaudidae	6	205	37.1	10.2	27.4
Motacillidae	7	72	8.3	0.2	2.2
Paridae	4	32	37.5	2.5	6.7
Regulidae	1	23	56.5	2.2	3.8
Laniidae	4	46	39.1	10.8	27.6
Muscicapidae	3	16	25.0	2.1	8.2
Sylviidae	15	103	12.6	0.8	6.6
Turdidae	18	219	26.5	2.2	8.5
Prunellidae	1	27	18.5	1.3	6.8
Hirundinidae	3	13	38.5	2.8	7.4

тели заражения относятся к семейству *Motacillidae*. Степень заражения воробьиных птиц подвергается сезонным и годичным изменениям (табл. 8). Она последовательно снижается от весны к осени, причем экстенсивность более резко падает осенью, а интенсивность — летом. Заражение воробьиных зимой 1939/40 г. значительно разнилось от заражения их в тот же сезон 1940/41 г. Повторные (особенно круглогодичные) наблюдения могли бы подтвердить, являются ли сезонные изменения регулярными.

Таблица 8

Сезонные изменения степени заражения воробьиных в Таджикистане

Сезон	Количество		Экстенсивность в %	Интенсивность	
	видов	особей		общая	частная
III—V 1934	50	243	39.9	6.4	16.0
VI—VIII 1934	47	340	24.7	1.7	7.1
IX—XI 1934	44	127	9.4	0.6	6.0
XI (конец) 1939—I 1940	32	332	27.7	3.2	11.4
XII 1940—II 1941	28	166	58.4	23.7	40.6

По общим показателям заражение наземных птиц Западной Сибири (табл. 9) гораздо ниже, чем водяных. При этом экстенсивность у молодых птиц выше, чем у взрослых, особенно среди наземных. Аналогичное соотношение общего заражения дают те же категории птиц Таджикистана (Благовещенский, 1951б).

Для Западной Сибири в указанные выше категории птиц входят следующие дробные экологические группы: 1) водоплавающие; 2) требующие близости воды; 3) хищные, связанные в питании с различными стациями; 4) приуроченные в питании к пребыванию на земле или в траве

Таблица 9

Степень заражения птиц Западной Сибири

Категория птиц	Количество видов	Количество особей			Экстенсивность в %			Интенсивность	
		взрослых	молодых	общее	взрослых	молодых	общая	общая	частная
Наземные	35	269	343	612	18.6	35.6	28.1	3.3	12.8
Водяные	52	772	708	1480	67.2	76.0	71.4	11.6	16.2

Таблица 10

Степень заражения дробных экологических групп птиц

Группа птиц	Количество видов	Количество особей			Экстенсивность в %			Интенсивность	
		взрослых	молодых	общее	взрослых	молодых	общая	общая	частная
1-я	28	530	374	904	69.1	67.9	68.6	5.8	8.5
2-я	26	242	334	576	63.2	85.0	75.9	20.6	27.3
3-я	5	49	59	108	30.6	61.0	47.2	7.9	17.1
4-я	22	198	234	432	13.1	35.0	25.0	2.6	11.4
5-я	6	22	50	72	40.9	8.0	18.1	0.6	4.2

и на кустарниках; 5) приспособленные к питанию на деревьях или в воздухе.

При таком распределении первые две группы выделяются гораздо более высокой экстенсивностью, чем последние две, а хищные стоят на среднем месте (табл. 10). Наибольшие показатели общего заражения относятся ко второй группе и наименьшие — к последней. Экстенсивность заражения молодых и взрослых у водоплавающих разнится мало; в следующих трех группах молодые заражены значительно сильнее, чем взрослые, а в последней — наоборот. В условиях зимовки птиц на Талыше (Закавказье) самая высокая экстенсивность заражения отмечается у типично водяных и болотных, причем она не отличается от экстенсивности у птиц этих же групп, питающихся, как правило, также в других стациях (Поспелова-Штром и Штром, 1940).

Результаты обследования птиц штата Огайо в США показали (Geist, 1935), что крупные наземные птицы (Falconiformes и Galliformes) были заражены больше, чем водяные (Ciconiiformes, Anseriformes, Gruiformes и Charadriiformes) или мелкие наземные (Cuculiformes, Piciformes и Passeriformes). Напротив, экстенсивность инвазии Falconiformes и Gallinae в Западной Сибири была гораздо ниже, чем у водяных птиц. Это противоречие исключает объяснение более высокого заражения водяных птиц только влиянием более влажной среды. По нашим данным, в разные годы экстенсивность заражения птиц одних и тех же систематических групп претерпевает известные колебания. Все это указывает на изменчивость экстенсивности в условиях более или менее одинаковой

среды, иными словами, на влияние комплекса факторов, определяющих в своем взаимодействии заражение птиц перовиками.

Среди птиц Западной Сибири пролетные (кулики) оказались наименее зараженными по сравнению с оседлыми и перелетными, гнездящимися здесь. Что касается заражения географических групп птиц, то экстенсивность была высокой у транспалеарктических, южнопалеарктических и западнопалеарктических видов, низкой у восточнопалеарктических видов и умеренной у группы арктических видов, которая отличалась наименьшей интесивностью.

Заражение всякой группы птиц есть производное от заражения составляющих ее видов. Поэтому очевидно, что для выяснения причин вариации заражения нужны исследования закономерностей развития паразитофауны и ее динамики у отдельных видов птиц.

ПУТИ РАССЕЛЕНИЯ

Расселение пухоедов с одной особи хозяина на другую зависит главным образом от контакта животных между собой. Чем дольше длится он, тем больше возможностей для миграции паразитов. Наиболее продолжительный контакт происходит в течение гнездового, норового или стойлового периода, когда молодые обычно и заражаются пухоедами от своих родителей. Существенное значение при этом имеют особенности во взаимоотношениях молодых и взрослых животных, в заботе последних о своем потомстве.

Нормальное расселение пухоедов на молодых животных определяется степенью развития покрова, т. е. созданием условий, удовлетворяющих жизненным требованиям паразитов, сложившимся в их отношениях с хозяевами. Что касается птиц, то, принимая во внимание зональную и региональную локализацию перовиков, можно допустить, что миграция их на птенцов должна быть более или менее последовательной, обусловленной степенью развития оперения в типичных местах обитания паразитов. Зависимость расселения перовиков от определенного возраста птенца, т. е. от определенной стадии развития перьевого покрова, подмечена на ряде перелетных и оседлых птиц: стриже (Догель и Каролинская, 1936), ласточке (Догель и Навцевич, 1936), квакве (Дубинина, 1937), каравайке (Дубинин, 1938), кайре и скворце (Марков, 1937, 1939), серой куропатке (Барышева, 1939), воробье (Победоносцев, 1950), галке (Зехнов, 1948) и др. Так, у стрижа заражение птенцов перовиками происходит примерно на 14—15-й день при длине крыла 120—125 мм; у новоземельской кайры (*Uria l. lomvia*) перовики *Austromenopon lutescens* встречаются на одно-пятидневных птенцах, покрытых уже с момента отрождения пухом, тогда как *Quadraceps obliquus* — лишь на птенцах в возрасте 15—20 дней. Расселению пухоедов благоприятствуют сезонные повышения темпа их размножения. Например, у галки (*Coloeus monedula*), как упоминалось, летний подъем в размножении перовиков *Bruëlia varia* и *Myrsidea anathorax* совпадает по времени с гнездовым периодом (Зехнов, 1950). Такое совпадение можно рассматривать как одну из биологических адаптаций паразитов к биологии хозяина.

Зависимость срока заражения птенцов от величины и подвижности перовиков, указываемая для некоторых видов птиц (Дубинин, 1938, 1947, и др.), не подтверждается в отношении галки (Зехнов, 1948). Время миграции перовиков на птенцов галки определяется степенью развития

перьевого покрова в типичных местах обитания паразитов. Первыми на птенцов переходят малоподвижные *Philopterus guttatus* и *Brüelia varia*, вторыми переселяются остальные подвижные виды — *Myrsidea anathorax*, наиболее мелкий *Colpocephalum subaequale* и *Menacanthus cornicis*.

В отношении расселения пухоедов спаривание животных-хозяев также может играть известную роль, даже почти исключительную у некоторых птиц, не образующих гнездовых пар. Наша кукушка (*Cuculus canorus*) известна своим многохозяйным гнездовым паразитизмом и наряду с этим специфичными видами перовиков; при такой биологической особенности этой одиночной птицы миграция перовиков может происходить почти только во время копуляции птиц, когда более молодая особь и заражается от более старшей, инвазированной ранее тем же путем (Догель, 1936б; Eichler, 1936).

Возможность частого контакта, а следовательно и заражения пухоедами, возникает у животных со стадными повадками на отдыхе, ночевках или во время питания, а у птиц и в условиях колониального гнездования. Из перечисленных в табл. 5 отрядов к общественным птицам можно отнести Pygopodes, Herodiones, Lamelliorostres, Gallinae, Limicolae, Lari, Columbae. Общая экстенсивность заражения их — 71.2%, а остальных отрядов — 32.7%. Она также значительно выше у общественных *Corvidae*, *Sturnidae*, *Ploceidae*, *Hirundinidae* (41.4%), чем у прочих инвазированных видов воробьиных (9%). Указанные различия заражения подтверждают мнение, что, по-видимому, стадные привычки имеют существенное значение для расселения пухоедов.

Возможные косвенные пути миграции пухоедов иллюстрируются частично наблюдениями Гойле (Hoyle, 1938) над переносом куриных перовиков воробьями. Переход *Menopon gallinae* осуществлялся благодаря контакту воробьев с цыплятами или через пылевую ванну, в которой «купались» как те, так и другие птицы и где были найдены перовики, или путем переползания с погибших инвазированных воробьев на незараженных, содержавшихся на расстоянии около 2 футов. Опыты с пылевыми ваннами говорят о некоторой роли их, с одной стороны, в заражении птиц перовиками [а равно и клещами (Дубинин, 1947)] и, с другой, в освобождении хозяев от этих паразитов. Поэтому попытка объяснить исчезание на рябчиках (*Tetrastes bonasia volgensis*) со второй половины лета перовиков *Goniocotes megalocephalus* и *Lagopoecus cameratus* массовым купанием птиц в пылевых ваннах (Олигер, 1940) в известной мере может иметь основание.

Один из возможных способов расселения пухоедов представляет собой форезия, т. е. использование этими паразитами других насекомых в качестве транспортного средства.[1] После первых двух наблюдений (Aubé, 1857; Sharp, 1890) сообщения о находках перовиков на кровососках стали появляться в литературе с начала XX в. более или менее регулярно. Насколько мне известно, к настоящему времени описано свыше 100 случаев форезии (табл. 11), отмеченной во всех частях света. Помимо широко распространенной и многохозяйной *Ornithomyia avicularia*, в круг транспортеров вошли другие виды кровососок того же и

[1] На перовике *Colpocephalum*, добытом из гнезда степного орла в Даурской степи, найдено 3 экз. паразитирующего на этой птице *Pseudalloptes aquilinus*, в связи с чем принимается, что пухоеды могут быть транспортерами перьевых клещей (Дубинин, 1950б).

Таблица 11

Случаи форезии

Mallophaga	Hippoboscidae	Локализация пухоедов	Хозяева или где найдены мухи	Страна	Автор
Ardeicola botauri (Osb.).	*Lynchia americana* (Leach).	Грудь, брюшко.	? *Casmerodius albus egretta* (Gm.).	США, Пенсильвания.	Peters, 1934—1935.
	L. albpennis (Say).	Брюшко.	—	Мексика.	Thompson, 1936a, 1947.
Brüelia deficiens (Pg.).	*Ornithomyia avicularia* (L.).	»	*Cyanocitta stelleri* (Gm.).	О. Ванкувер.	Spencer, 1928.
Brüelia glandarii (D.).	*O. avicularia* (L.), 2 экз.	»	*Garrulus glandarius rufitergum* Hartert.	Англия.	Clay a. Meinertzhagen, 1943; Thompson, 1947.
Brüelia hectica (N.).	*Ornithomyia* sp.	»	*Sericulus chrysocephalus* (Lewin).	Новый Южный Уэльс.	Harrison, 1913; Thompson, 1936a.
Brüelia interposita (Kell.).	*O. fringillina* Cur., 2 экз.	»	? *Dumetella carolinensis*, *Melospiza melodia melodia* (Wilson).	США, Огайо.	Ewing, 1927a; Thompson, 1937.
		—	*Hylocichla ustulata ustulata* (Nutt.).	Британская Колумбия.	Thompson, 1937.
Brüelia marginata (Burm.).	*O. avicularia* (L.), 6 экз.	Брюшко.	На окне.	Англия.	Warburton, 1928.
			Певчий дрозд.		Thompson, 1933, 1934a.
			На окне.		
			» »		
			Dryobates major (L.), *Turdus merula* L.		Ash, 1952.
	O. chloropus Bergr.	»	*Turdus pilaris* L.	СССР, Западная Сибирь.	Благовещенский, 1950.
	O. fringillina Cur., 2 экз.	»	*T. merula merula* L. *T. pilaris* L.	Шотландия. Швеция.	Thompson, 1935b, 1936a, 1937.
Brüelia merulensis (D.).	*O. avicularia* (L.), 4 экз.	»	*Cuculus canorus canorus* L.	Англия.	Clay a. Meinertzhagen, 1943.
			Turdus merula L.		Ash, 1952.

Таблица 11

Случаи форезии

Mallophaga	Hippoboscidae	Локализация пухоедов	Хозяева или где найдены мухи	Страна	Автор
Ardeicola botauri (Osb.).	*Lynchia americana* (Leach).	Грудь, брюшко.	? *Casmerodius albus egretta* (Gm.).	США, Пенсильвания.	Peters, 1934—1935.
	L. albpennis (Say).	Брюшко.	—	Мексика.	Thompson, 1936a, 1947.
Brüelia deficiens (Pg.).	*Ornithomyia avicularia* (L.).	»	*Cyanocitta stelleri* (Gm.).	О. Ванкувер.	Spencer, 1928.
Brüelia glandarii (D.).	*O. avicularia* (L.), 2 экз.	»	*Garrulus glandarius rufitergum* Hartert.	Англия.	Clay a. Meinertzhagen, 1943; Thompson, 1947.
Brüelia hectica (N.).	*Ornithomyia* sp.	»	*Sericulus chrysocephalus* (Lewin).	Новый Южный Уэльс.	Harrison, 1913; Thompson, 1936a.
Brüelia interposita (Kell.).	*O. fringillina* Cur., 2 экз.	»	? *Dumetella carolinensis*, *Melospiza melodia melodia* (Wilson).	США, Огайо.	Ewing, 1927a; Thompson, 1937.
		—	*Hylocichla ustulata ustulata* (Nutt.).	Британская Колумбия.	Thompson, 1937.
Brüelia marginata (Burm.).	*O. avicularia* (L.), 6 экз.	Брюшко.	На окне.	Англия.	Warburton, 1928.
			Певчий дрозд.		Thompson, 1933, 1934a.
			На окне.		
			» »		
			Dryobates major (L.), *Turdus merula* L.		Ash, 1952.
	O. chloropus Bergr.	»	*Turdus pilaris* L.	СССР, Западная Сибирь.	Благовещенский, 1950.
	O. fringillina Cur., 2 экз.	»	*T. merula merula* L. *T. pilaris* L.	Шотландия. Швеция.	Thompson, 1935b, 1936a, 1937.
Brüelia merulensis (D.).	*O. avicularia* (L.), 4 экз.	»	*Cuculus canorus canorus* L. *Turdus merula* L.	Англия.	Clay a. Meinertzhagen, 1943. Ash, 1952.

Таблица 11 *(продолжение*

Mallophaga	Hippoboscidae	Локализация пухоедов	Хозяева или где найдены мухи	Страна	Автор
Degeeriella sp.	*Ornitheza metallica* (Schin.).	Брюшко.	Мухоловка.	Австралия, Квинслэнд.	Thompson, 1936a.
	Ornithomyia avicularia (L.), 9 экз.	Основание правого крыла, брюшко.	*Sturnus vulgaris vulgaris* L. *Turdus ericetorum ericetorum* Turt. *T. ericetorum philomelos* Brehm.	Англия.	Thompson, 1947.
		Брюшко.	*T. merula merula* L.		
			Hylocichla ualabatus swainsoni (Tsch.).	Ньюфаундлэнд.	Thompson, 1936a, 1937.
			Melospiza melodia melodia (Wils.).	США, Массачусетс.	
	O. fringillina Cur., 4 экз.	»	*Perisoreus canadensis* (L.).	О. Антикости.	Banks, 1920; Johnson, 1922; Thompson, 1937.
			Sylvia communis communis Lath.	Англия.	Thompson, 1947.
	O. roubaudi Séguy.	—	Край гнезда ласточки.	Французское Конго.	Séguy, 1938.
	Ornithomyia sp.	Брюшко.	*Strepera versicolor* (Lath.).	Новый Южный Уэльс.	Harrison, 1913; Thompson, 1936a.
? *Degeeriella* sp.	*Ornitheza metallica* (Schin.).	»	*Halcyon juliae* (Heine).	Новые Гебриды.	Thompson, 1936a.
? *Lagopoecus quadrulatus* (N.).	*Ornithomyia avicularia* (L.).	Основание крыла.	*Tetrao tetrix* L.	Финляндия.	Forsius, 1912a.
Menacanthus sp.	Вид неизвестен.	Нога.	Голубь.	Трансвааль.	Hopkins, 1947.
Philopterus coarctatus (Scop.).	*O. avicularia* (L.).	Задние ноги.	*Lanius collurio* L.	—	Pfleger, in: Eichler, 1946b.
Philopterus sp.	*Lynchia* sp.	Брюшко.	*Pyromelana orix nigrifrons* Böhm.	Бельгийское Конго.	Thompson, 1935b.
	Ornithoica sp.	—	*Acridotheres ginginianus* (Lath.).	Индия.	Ansari, 1947.

Philopterus sp.	*Ornithoica metallica.*	Брюшко.	*Pastor roseus* L.	Индия.	Clay a. Meinertzhagen, 1943.
	Ornithomyia anchineuria Speis.	»	*Molothrus ater ater* L.	США.	Herman, 1937b; Thompson, 1947.
	O. avicularia (L.).	»	Черный дрозд.	Германия.	Wanach, 1910.
	O. fringillina Cur.	»	*Turdus migratorius migratorius* L.	США, Массачусетс.	Clay a. Meinertzhagen, 1943; Thompson, 1947.
? *Philopterus* sp.	*O. avicularia* (L.).	Заднее бедро.	*T. viscivorus* L.	Англия.	Ash, 1952.
Strigiphilus crenulatus (Gb.).	*O. chloropus* Bergr.	Жилка крыла.	*Surnia ulula* (L.).	СССР, Кольский п-ов.	Благовещенский, 1950.
Sturnidoecus simplex (Kell.).	*O. fringillina* Cur.	Брюшко.	*Turdus migratorius* L.	США, Нью-Йорк.	Thompson, 1936a.
Sturnidoecus sturni (Schr.).	*Crataerina pallida* (Latr.).	—	Скворец.	Германия.	Eichler, 1938.
	Ornithomyia avicularia (L.).	Брюшко.	*Sturnus vulgaris vulgaris* L.	Англия.	Thompson, 1947.
	O. chloropus Bergr., 14 экз.	»	Скворец.	СССР, Ленинградская обл.	Марков, 1938.
	O. fringillina Cur., 2 экз.	»	*Sturnus vulgaris vulgaris* L.	Шетландские о-ва.	Thompson, 1934b, 1937.
	O. lagopodis Shar., 5 экз.	»	*S. vulgaris zetlandicus.*	Оркнейские о-ва, Шетландские о-ва.	Clay a. Meinertzhagen, 1943.
	Ornithomyia sp., 2 экз.	»	*S. vulgaris* L.	Швеция.	Mjöberg, 1910b.
Виды не указаны.	*Lynchia* sp.	Место причленения ног к груди.	—	Британская Индия.	Adie, 1915; Thompson, 1937.
	Ornithoeca pusilla Schin.	Между ногами.	*Eucichla cyanura* Bodd.	О. Ява.	Jacobson, 1911.
	Ornithoica vicina (Walk.), 6 экз.	Брюшко.	*Pyroderus scutatus* (Shaw.), *Urcleuca cristatellus* (Temm.).	Бразилия.	Bequaert, 1943
		—	Дрозд (? *Turdus*).	Эквадор.	
	Ornithomyia avicularia (L.).	—	На лету.	Англия.	Sharp, 1890 1895.
	Ornithomyia sp.	Брюшко.	Сорока.	Франция.	Aubé, 1857

других родов (*Ornithoica*, *Pseudolynchia*, *Lynchia*, *Ornitheza* и др.). Круг транспортеров пухоедов расширяется в связи с находками в Германии на комарах *Aëdes intrudens* и *Aë. rusticus* прикрепившихся к их хоботку самок *Bovicola tibialis* — паразита лани и косули (Peus, 1933), а также с находками волосовиков *Trichodectes melis*, закрепившихся на ногах у блох *Paraceras melis*, собранных с барсука в Крыму (Thompson, 1934b, 1937) и Московской области (Благовещенский, 1950), и *Chaetopsylla trichosa* с того же хозяина из Дании (Smit, 1953). Вместе с тем известны случаи, указывающие на способность пухоедов прикрепляться и к насекомым, не связанным нормально в своем образе жизни с хозяевами паразитов. К таким случаям относятся находки перовика *Docophorus* на шмеле *Bombus hyperboreus* (Hayes Sound, 79° с. ш.; Cummings, 1913a) и волосовиков *Gyropus* (*G. ovalis*) и *Trichodectes* на стрекозе *Ischnogomphus jessei* в Колумбии (Mann, 1920; Ewing, 1924).

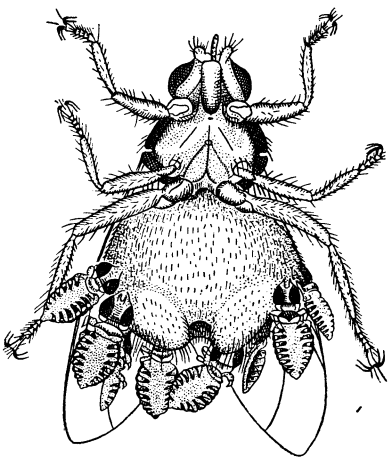


Рис. 180. Кровососка *Ornithomyia chloropus* Bergr. с прикрепившимися к ее брюшку перовиками *Sturnidoecus sturni* (Schr.). (По Маркову).

Перовики обнаружены на кровососках, взятых со взрослых и молодых (убитых и живых) птиц, и в некоторых случаях на кровососках, пойманных на окнах зданий. Собранные на кровососках виды перовиков относятся к нескольким родам Ischnocera и одному роду Amblycera. Эти виды в большинстве оказались свойственными добытым видам птиц. Насекомых находили на разных частях тела транспортера (чаще на брюшке; рис. 180), прикрепившимися с помощью мандибул к волоскам, стенкам тела или жилке крыла. Количество перовиков (взрослых или личинок) на мухах ограничивалось большей частью единичными или несколькими экземплярами, как максимум достигало 31 особи (на *Lynchia americana*, которая благодаря белым личинкам *Ardeicola botauri* имела как бы напудренный вид). Срок продолжительности жизни пухоедов вне хозяина достаточен для попадания их живыми с транспортером на нового хозяина, так как упомянутые паразитические насекомые-транспортеры в своем образе жизни тесно связаны с птицами или млекопитающими. Поэтому форезию у пухоедов, как и у вшей,[1] допустимо рассматривать в качестве одного из возможных способов их расселения.

Уже первая находка перовиков на *Ornithomyia* sp. с сороки дала повод Обэ (Aubé) высказать мысль о роли этой кровососки в переносе их с одного хозяина на другого. Последующие наблюдения привели к попыткам обобщения и объяснения явления форезии. Некоторые авторы придают большое значение кровососкам в расселении пухоедов. По мнению Эвинга (Ewing, 1927b), переход последних на кровососок, быть может, вызывается

[1] На комнатных мухах находили вшей рода *Pediculus* (Calandruccio, 1890; Bohne, 1915), на *Lyperosia* sp. — вшей буйвола, *Haematopinus tuberculatus*, прикрепившихся к ногам мух (Mitzmain, 1912), на *Musca lasiophthalma* — вошь *Linognathus vituli* (Bedford, 1932c).

какими-либо привлекающими раздражителями мух: кровью или теплом, запахом или секретом тела. Такое предположение трудно допустить, поскольку пухоедов находили на других паразитических насекомых (комары, блохи), а также и на свободно живущих (шмель, стрекоза). Эйхлер (Eichler, 1936) рассматривает форезию («Raumparasitismus») как случайное явление. Противоположный взгляд высказывает Марков (1938), основываясь на своих наблюдениях над форезией перовиков с птенцов скворца. Считая, что паразиты «используют» мух для своего расселения, он приходит к выводу, «что природная малая подвижность некоторых Ischnocera возмещается явлением форезии». Результаты исследования коллекций кровососок указывают в общем на весьма незначительный масштаб явления форезии. Однако при оценке роли форезии следует также принимать во внимание специфичность пухоедов и кровососок. Пухоеды специфичны для отдельных видов или групп близких видов животных. Поэтому попадание этих паразитов на чуждых им хозяев вряд ли может иметь большое значение в их расселении. Вместе с тем вполне допустимо, что у многохозяйных видов кровососок, как например *O. avicularia* и *O. chloropus*, меньше шансов на перенос перовиков на их нормальных хозяев, чем у более специфичных видов (*Pseudolynchia canariensis* и др.), так как едва ли вероятно, чтобы своих транспортеров перовики покидали только при попадании на нормальных хозяев. При той же оценке необходимо иметь в виду и темп воспроизведения, и слабую плодовитость у кровососок, не допускающие быстрого и значительного потомства. Таким образом, было бы преждевременно делать заключение об общем значении форезии у пухоедов, так как имеющиеся данные все же еще недостаточны. Нужны дальнейшие сезонные исследования отдельных видов животных, в частности с узко специфичными кровососками, изучение взаимоотношений этих мух с хозяевами и пухоедами и прямые опыты над переносом пухоедов кровососками.

Находки перовиков в птичьих гнездах, на птичьих яйцах, насестах, сброшенных перьях и растительности указывают на другие возможные пути попадания паразитов на хозяина. В условиях колониального гнездования наблюдали случаи переползания некоторых перовиков Amblycera из гнезда в гнездо по веткам и стволу дерева (Дубинин, 1947). Разумеется, не исключается расселение пухоедов посредством переноса их на предметах ухода за животными, а также через сброшенные перья или волосы с яйцами паразитов, ибо в благоприятных условиях среды такие яйца развиваются и вылупившиеся личинки способны выживать вне тела хозяина некоторое время (до 3—4 дней). Как упомянуто выше, по смерти хозяев поведение пухоедов резко меняется. Подвижные Amblycera быстро покидают погибших животных, а малоподвижные Ischnocera и некоторые Amblycera, также выползая наружу из покрова, часто скапливаясь в области головы и шеи, дольше или совсем остаются на хозяевах. Как оставшиеся на животном, так и покинувшие его пухоеды, не нашедшие вскоре нового хозяина, обречены на гибель, потому что в ненормальных условиях они могут выживать лишь короткое время (примерно до 2 недель) и обычно погибают в течение нескольких часов или 1—3 дней. В этот период трупы погибших животных-хозяев представляют, в случае контакта с ними, возможный источник заражения пухоедами. Таким образом, выход пухоедов Ischnocera и *Gyropidae* на поверхность тела мертвого животного может быть эффективным путем их расселения лишь в случае соприкосновения живых хозяев с недавно погибшими.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ

Изменения условий среды обитания (в широком смысле) могут вести, с одной стороны, к массовому размножению пухоедов, а с другой — к снижению их численности. Так, благоприятные условия для массового размножения и расселения пухоедов домашних животных создаются в том случае, когда последние во время стойлового (осенне-зимне-весеннего) содержания находятся в тесном, загрязненном, плохо вентилируемом и освещаемом помещении, без должного ухода и на недостаточном рационе. Наоборот, с наступлением выпаса и нагулом животных заражение их пухоедами заметно уменьшается. В сезонных изменениях заражения животных пухоедами, очевидно, имеет значение взаимодействие между собой внутренних и внешних факторов — сезонных изменений физиологического состояния хозяина (например, смена покрова, рацион) и паразита (например, темп размножения, расселение) и изменений окружающей их среды (температура, влажность, свет и др.). Исследования влияния всех этих разнообразных факторов для понимания их взаимоотношений в сезонной динамике паразитов представляют одну из интереснейших задач экологической паразитологии. В отношении пухоедов такого рода исследования до сих пор весьма ограничены.

Вопрос о влиянии линьки животных на их заражение еще мало изучен, но, несомненно, она может играть важную роль в ограничении заражения, поскольку вместе с выпадающими перьями или волосами сбрасываются как сами паразиты, так и их яйца. Например, на сброшенных курами перьях не раз находили взрослых и личинок *Cuclotogaster heterographus* (Благовещенский, 1950). Известно, что молодые большинства видов куликов улетают на зимовку в ювенальном пере, тогда как взрослые начинают линять на местах гнездования. По сравнению с молодыми птицами у взрослых экстенсивность заражения заметно ниже (табл. 5), а интенсивность меньше примерно в 4 раза. В данном случае, принимая во внимание факт частичного сбрасывания паразитов и их яиц во время смены хозяином своего покрова, пониженное заражение взрослых куликов можно частично объяснять за счет их линьки. Уменьшение интенсивности инвазии в период линьки отмечается для скворца (Марков, 1939) и галки, в частности значительное в отношении *Myrsidea anathorax* (Зехнов, 1948, 1950). Бурно протекающая линька утиных, с почти одновременной утратой маховых перьев, влечет за собой резкое снижение их заражения (Гинецинская, 1949) и является, таким образом, хорошим примером эффективной роли ее в сезонном освобождении этих птиц от паразитов. Можно думать, что поскольку типы линьки, проходящей в определенной последовательности, различны, то и характер влияния ее в ограничении инвазии отдельных видов или групп видов хозяев должен быть различным.

Предполагают, что «линька птиц оказывает задерживающее влияние на процесс оплодотворения яиц (копуляцию) и их откладку» у пухоедов (Дубинин, 1947). Однако приводимые сопоставления процентов копулянтов среди перовиков каравайки, колпицы и серой вороны до и после линьки птиц не объясняют, каким образом линька может тормозить процесс оплодотворения (неоднозначный копуляции) и откладку яиц. Эти данные, без необходимых указаний на методику учета процента копулянтов, могут говорить лишь об известном сезонном усилении темпа размножения перовиков. В связи с тем, что в период линьки хозяев перовики *Anaticola* расползаются у серого гуся по всему телу (Дубинина, 1948), а *Ardeicola*

цапель и *Pectinopygus* баклана встречаются на перьях крыла и даже шеи вместо кроющих перьев спины, сложилось мнение (Дубинины, 1940), что «у пухоедов. . . выработался инстинкт расползания по всему телу, предохраняющий паразитов и уменьшающий вероятность выпадения с пером». С этим мнением находится в противоречии упомянутый выше факт сильного падения заражения утиных во время линьки.

Обитая в покрове хозяина, несущем, в частности, функцию сохранения тепла, пухоеды находятся, казалось бы, в более или менее постоянных гигротермических условиях этой среды. Однако из комплекса факторов, влияющих на поведение паразитов и динамику заражения, нельзя исключать метеорологических условий. Летом перовики *Cuclotogaster heterographus* часто встречаются на опахалах, осенью в холодную и дождливую погоду у слегка промокших кур этих паразитов чаще находили ближе к основанию перьев зарывшимися между основным и побочным стволами (Благовещенский, 1950). Перемещение насекомых ближе к телу хозяина было вызвано, очевидно, изменением внешних условий. Полагают (Geist, 1935), что в очень холодную погоду, хотя температура птицы остается практически одинаковой, сами перовики не выживают, но яйца их сохраняют жизнеспособность. Исходя из того, что у вороны и сороки в дельте Волги зимой количество перовиков заметно снижается сравнительно с летом, а количество яиц повышается, считают (Дубинин, 1947), что зимовка птицы сильно влияет на откладку яиц и процесс их созревания. Наоборот, по данным Зехнова (1948), высокая интенсивность заражения галки перовиками в условиях Вологды наблюдается с ноября по март, тогда как низкая интенсивность приходится на период с июня по октябрь. Уменьшение интенсивности заражения галки перовиками с весны к осени объясняется падением темпа размножения у большинства видов, расселением части паразитов, линькой птиц, весенним купаньем их и метеорологическими факторами, влияние которых больше выступает на фоне годичных изменений заражения. Очевидно, прежде всего изменением нормальных условий среды обитания, создаваемых теплом животного, объясняется как рассеивание пухоедов с погибших хозяев, так и гибель оставшихся на них Ischnocera.

С повышением температуры среды обитания, в результате лихорадочного состояния хозяина или нагрева покрова солнечными лучами, возможны вертикальные миграции пухоедов (переход на концы волос или пера) и горизонтальные (переползание с одного места на другое) в поисках более благоприятной по температуре области.

Сезонную динамику *Bovicola bovis* пытаются объяснить (Matthysse, 1946) главным образом его ограниченной температурной выносливостью. Температура кожи хозяина, достигающая на солнце в теплые дни на открытых участках тела свыше 50°, слишком высока, как показали лабораторные опыты (стр. 91), для сохранения популяции *B. bovis*. Наряду с этим известно, что при нагревании спины хозяина теплыми лучами солнца волосовики *B. bovis* переходят из более густых участков шерсти на более редко волосистые части кожи (Eichler, 1939a). Судя по наблюдениям, ограничение заражения крупного рогатого скота волосовиками едва ли существенно зависит от изменения диеты (с выпасом), от воздействия больших доз витаминов A и D или [в противоположность мнению Крауфурд-Бенсона (Craufurd-Benson, 1941)] от влияния изменений интенсивности света, поскольку максимальная численность популяции приходится на те зимне-весенние месяцы, когда с увеличением дня интенсивность света возрастает (Matthysse, 1946). Летнее уменьшение «вшивости» у овец и

коз происходит не столь резко и быстро, как у крупного рогатого скота, по-видимому, вследствие длинной и густой шерсти, которая лучше поддерживает условия, подходящие для развития паразитов. Вопрос о влиянии на заражение пухоедами резистентности породы и привычек животных-хозяев освещается в другом месте (стр. 151). Известно, что отдельные овцы значительно отличаются по своей восприимчивости к искусственному и естественному заражению (Scott, 1952), однако причины этого явления не вскрыты. Ослабленное состояние животных, вызываемое болезнями или плохими условиями существования и сопровождающееся снижением и даже прекращением их защитной реакции, может предрасполагать к сильному размножению пухоедов независимо от сезона года.

Как полагают (Дубинин, 1938, 1947), некоторые виды перовиков приспосабливаются к регулярной миграции птиц путем усиленной перед ней яйцекладки, т. е. переносятся птицами в фазе яйца. Однако сведения, приводимые по этому вопросу, противоречивы.

Есть указание (Waterston, 1914), что сильно зараженные клещами птицы оказываются часто свободными от пухоедов. В практике моих обследований птиц на эктопаразитов такой зависимости я не отметил.

ПАРАЗИТЫ И ВРАГИ

Пухоеды являются объектами паразитирования некоторых грибков Laboulbeniales и клещей *Epidermoptidae*. Они служат также добычей для ложноскорпионов (Pseudoscorpiones) и хищных клещей (*Cheyletidae*).

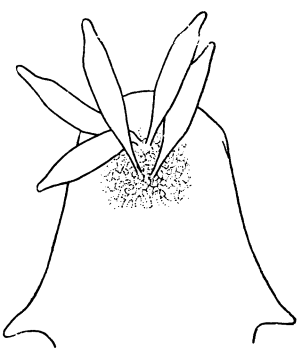


Рис. 181. Паразитические грибки Trenomyces на передней части головы самца *Quadraceps ochropi* (D.), нижняя поверхность. Схематическое изображение.

Грибки Laboulbeniales. Из этой группы грибков, паразитов насекомых, пухоедам свойствен род Trenomyces (сем. Peyritschiellaceae), типичным представителем которого является T. histophtorus, найденный на куриных перовиках *Menopon gallinae* и *Goniodes gigas* (Chatton et Picard, 1908). Кроме этого многохозяйного грибка, открытого почти одновременно во Франции, Италии и Германии, а затем и в разных частях Америки, к настоящему времени описано еще несколько видов Trenomyces (Thaxter, 1912; Eichler, 1951).

Грибки (рис. 181) локализуются на мягкокожистых участках всех основных отделов тела пухоедов; в частности они нередко встречаются на усиках, ногах и дыхальцах. Своим ризоидом, который у Trenomyces развит почти столь же сильно, как и вегетативное тело, грибки проникают сквозь покров внутрь тела хозяев и питаются за счет их жирового тела. Они вызывают дегенерацию тканей; других же важных изменений, как например паразитарной кастрации, не наблюдалось. Случаи заражения грибками уже отмечены для ряда видов перовиков, принадлежащих ко многим родам Amblycera (*Menopon*, *Myrsidea*, *Menacanthus*, *Pseudomenopon*, *Eulaemobothrion* и др.) и Ischnocera (*Philopterus*, *Sturnidoecus*, *Degeeriella*, *Quadraceps*, *Lunaceps*, *Rallicola*, *Anaticola*, *Columbicola*, *Pectinopygus*, *Goniocotes* и др.). Что касается волосовиков, то известны случаи грибкового заражения *Bovicola bovis* с *Bos taurus* (Благовещенский, 1949) и *Gliricola mesomydis* с неизвестного хозяина (Kéler, 1944).

В коллекциях пухоедов Западной Сибири и Таджикистана среди примерно 32 000 перовиков оказалось всего только несколько десятков зараженных грибками особей, относящихся к 13 видам Amblycera и Ischnocera (Благовещенский, 1950, 1951б). Подобное соотношение указывает на слабое распространение Trenomyces. В общем эти грибки являются редкими паразитами пухоедов птиц и млекопитающих. Однако мнение, что пухоеды представляют неподходящий субстрат для заражения грибками (Thaxter, 1912), поддержано быть не может, ибо оно противоречит наличию ряда форм в специфичном для пухоедов роде Trenomyces и не отражает значения совокупности условий, определяющих размножение и распространение этих грибков.

Клещи *Epidermoptidae*. В настоящее время к этому семейству относят (Дубинин, 1950а) оба вида клещей, паразитирующих на пухоедах. Первый вид, *Myialges caulotoon*, встречается на птичьих кровососках — *Lynchia ardeae* в восточной Африке, *Ornithoica confluenta* и *O. philippensis* на Филиппинах (Ferris, 1928a) — и на перовиках *Trinoton aculeatum* с *Dendrocygna fulva* и *Sakidiornis melanotus* из Уганды и на *T. anserinum* с *Plectropterusg gambiensis* из той же местности (Thompson, 1936b). Клещи *Myialges*, не определенные до вида, найдены также на *Trinoton querquedulae* с *Mergus serrator* в Северной Америке и с *Querquedula querquedulae* на Цейлоне (Thompson, 1939) и на *Trinoton* sp. с *Neophron percnopterus*, случайного хозяина, в Греческой Македонии (Eichler, 1954a). Второй вид, *Myialgopsis trinotoni*, отмечен на перовиках *Trinoton querquedulae* (= *luridum*) с *Mergus m. merganser* в Бельгии (Cooreman, 1944) и с *Anas crecca* в дельте Волги (Гинецинская, 1949) и на *T. aculeatum* с *Sarkidiornis melanotus* из Уганды (Radford, 1949).

К этим данным можно добавить находки (11 особей) *Myialgopsis trinotoni* на одном самце и четырех самках *Trinoton querquedulae*, собранных с *Anas platyrhyncha* (3 VIII 1896) из Деркульской степи, с *A. platyrhyncha* (8 VI 1946), *Querquedula querquedula* (2 IX 1947) и *Q. crecca* (23 IX 1947) в дельте Дуная (коллекция ЗИН АН СССР). Клещи держались поодиночке на боках груди и брюшка перовиков, под известным углом по отношению к продольной оси их тела, закрепляясь на мягкой коже ротовыми частями и передними ногами, место внедрения которых выделяется темной окраской. Под каждой самкой (в 10 случаях) находилась группа яиц. В двух случаях перовики, самец с *Anas platyrhyncha* и самка с *Q. querquedula*, имели по четыре клеща. У этой самки клещи локализовались симметрично с каждой стороны ее тела: одна пара прикреплялась к бокам заднегруди близ среднегруди, а другая — к бокам первого брюшного сегмента близ заднегруди. Благодаря характерному расположению клещей и наличию у них как бы кустистых кладок яиц зараженные перовики сразу же привлекают внимание своим необычным видом.

Как правило, клещи *Myialges* локализуются по бокам тела перовиков на мягкокожистых участках груди и брюшка. Случай фиксации неяйцекладущей самки на задней ноге хозяина (Thompson, 1939) предположительно объясняется тем, что клещ не занял еще своего окончательного места.

Судя по распространению на хозяевах, оба вида клещей встречаются, хотя и редко, на пухоедах *Trinoton*, паразитах утиных птиц, и даже на одном и том же виде хозяина (*T. aculeatum* с *Sarkidiornis melanotus*), причем *Myialges caulotoon*, в отличие от *Myialgopsis trinotoni*, попадается равным образом (как и остальные виды *Myialges*) на птичьих кровососках.

Паразитирующих на пухоедах клещей Дубинин (1950) относит к двум упомянутым видам; Радфорд (Radford, 1949) считает клещей, определенных как *Myialges caulotoon* (Thompson, 1936b), идентичными *Myialgopsis trinotoni*.

Ложноскорпионы (Pseudoscorpiones). Врагами пухоедов, а равно вшей и клещей, считают (Редикорцев, 1923—24, 1924, 1949) ложноскорпионов, которые охотятся за этими паразитами, попадая на птиц и млекопитающих. Контакт ложноскорпионов с хозяевами пухоедов, вшей и клещей может осуществляться тем более, что ложноскорпионы нередко обитают также в норах и гнездах.

Хищные клещи (*Cheyletidae*). Некоторые хищные клещи, попадающиеся обычно на птицах и млекопитающих, уничтожают, кроме паразитических клещей, яйца (и, возможно, личинок) пухоедов и вшей (Дубинин, i. l.).[1]

РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Круг хозяев пухоедов ограничен исключительно теплокровными животными, многие группы которых обследованы на этих паразитов еще далеко не полно или не достаточно. Подавляющее большинство (около 2200) видов пухоедов обнаружено на птицах и сравнительно небольшое число (около 300) — на млекопитающих, причем как на тех, так и на других хозяевах по количеству видов преобладают Ischnocera.

Перовики встречаются на птицах всех отрядов, но Amblycera у некоторых групп (Struthiones и др.) пока не известны. Волосовики паразитируют на сумчатых (Marsupialia), неполнозубых (Xenarthra), грызунах (Rodentia), хищных (Carnivora), даманах (Hyracoidea), парнокопытных (Artiodactyla), непарнокопытных (Perissodactyla), приматах (Primates). Находки пухоедов на рукокрылых (Chiroptera) — перовика *Physconelloides*? *galapagensis* на *Hemiderma perspicillatum aztectum* в Панаме, волосовика гофферов *Geomydoecus geomydis* на *Leptonycteris nivalis* в Мексике (Gerberg et Goble, 1941), — и на насекомоядных (Insectivora), по всей вероятности, волосовика барсука *Trichodectes melis* на *Erinaceus europaeus* в Италии (Bezzi, 1890), — еще не дают достаточных оснований считать упомянутых млекопитающих нормальными хозяевами этих паразитов. Отсутствие пухоедов на северо- и среднеевропейских летучих мышах и на еже в северной Европе связывают (Mjöberg, 1910b) с влиянием зимней спячки этих животных, сопровождающейся значительным понижением температуры их тела, что не могли бы перенести теплолюбивые паразиты. Такое объяснение едва ли правомерно, поскольку рукокрылых и ежей нельзя рассматривать, как упомянуто выше, в качестве нормальных хозяев пухоедов. Заметим, что равным образом рукокрылые и ежи, очевидно, естественно свободны и от вшей; но эти паразиты встречаются, в частности, на других животных, также впадающих в глубокую и долгую зимнюю спячку, при которой температура тела хозяев весьма резко падает.

В своем географическом распространении пухоеды как постоянные эктопаразиты тесно связаны с распространением своих хозяев.[2]

---

[1] Вопрос о том, с чем связана встречаемость клещей (? перьевых) в пустых оболочках яиц птичьих пухоедов (Eichler, 1954a), остается открытым.

[2] Накапливающиеся материалы обследования указывают на возможность прерывистого географического распространения вида паразита в пределах ареала вида хозяина.

Всесветное распространение имеют семейства *Menoponidae*, *Laemobothriidae* (Amblycera), *Philopteridae* и *Trichodectidae* (Ischnocera). Небольшое семейство *Gyropidae* (Amblycera), паразитирующее на грызунах (*Caviidae*, *Octodontidae* и др.), некоторых парнокопытных и обезьянах, ограничено Южной и Центральной Америкой (Неотропической областью). Палеонтологические данные показывают (Ромер, 1939), что предки современных гистрикоморф Южной Америки, типичным представителем которых является морская свинка (*Cavia*), переселились сюда из Африки. В соответствии с этим возникает вопрос, не является ли и современная фауна пухоедов ныне живущих южноамериканских гистрикоморф в основном африканского происхождения. В противоположность грызунам американской фауны грызуны Палеарктической области пухоедами не заражены.

Такие факторы хозяйственной деятельности человека, как транспортировка и акклиматизация животных, имеют большое значение в распространении постоянных эктопаразитов, в частности пухоедов. Волосовики *Gyropus ovalis*, *Gliricola porcelli* и *Trimenopon jenningsi* — паразиты морской свинки (*Cavia cobaya*), первоначально одомашненной в Америке, получили широкое распространение благодаря доместикации этой свинки, служащей для лабораторных опытов, в других странах. Акклиматизация в СССР и Англии аргентинской нутрии (*Myocastor coypus*) расширяет ареал ее волосовика *Pitrufquenia coypus*. Волосовик *Heterodoxus spiniger*, нормальными хозяевами которого являются, очевидно, австралийские сумчатые, обнаружен на домашней собаке во многих областях тропического и умеренного поясов Африки, Америки, Австралии, Азии, а также на ряде островов, и в некоторых местностях (например, южной Африки) считается обычным ее паразитом.

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОБОСНОВАНИЯ СИСТЕМАТИКИ, ФИЛОГЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ

Как показывает история развития систематики, сравнительно-анатомическое изучение разных систем органов имеет важное филогенетическое значение, ибо такое изучение часто приводит ясные доказательства родства как между видами и родами, так и между группами более высокого таксономического порядка. С этой точки зрения вполне понятна проявившаяся в свое время в энтомологии тенденция к использованию для систематики анатомических особенностей насекомых, прежде всего строения их половой системы. Эта тенденция после кратковременной дискуссии, сопровождавшейся, нужно признать, слабо обоснованной аргументацией со стороны ее противников, практически в той или иной мере осуществилась при систематической разработке ряда групп насекомых и других членистоногих, и исследование наружных половых придатков представляет теперь иногда единственный путь для видовой дифференциации. Такое значение половой системы определяется ее специфической физиологической ролью, функциональным единством и разнообразием структуры отдельных органов.

Систематическое значение отдельных систем внутренних органов пухоедов, как видно из моих исследований и литературных данных, неодинаково.

Особенности строения центральной нервной системы, характеризующейся слиянием и концентрацией брюшной цепочки до четырех узлов, и спинного сосуда, отличающегося однокамерным сердцем, являются общими для всего отряда и представляют один из доводов в пользу сближения пухоедов со вшами и бескрылыми сеноедами. Вместе с тем нужно отметить, что имеющиеся в настоящее время сведения о перикардиальных клетках, правда еще недостаточные в отношении Amblycera, в известной мере все же выявляют дифференциацию подотрядов пухоедов. Ischnocera (*Philopteridae* и *Trichodectidae*) обладают цепочкообразными или гроздевидными группами перикардиальных клеток, свободно лежащими по бокам сердца, тогда как Amblycera (*Menoponidae* и др.) могут иметь плотно прилежащие к его стенкам синтициальные скопления таких клеток, которые, по Фульмеку (Fulmek, 1905), отсутствуют у *Gliricola porcelli* (*Gyropidae*).

Дыхательная система представляет некоторые таксономически значимые вариации. Гаррисон (Harrison, 1915b) сделал попытку привлечь для классификации Amblycera такие признаки, как число брюшных дыхалец, их расположение, наличие или отсутствие задней комиссуры; в отношении Ischnocera он отметил только единственное отклонение — наличие задней комиссуры у *Nesiotinus* и некоторых видов *Trichodectidae*. В последнем семействе количество брюшных дыхалец варьирует

у видов одного и того же рода, что говорит об ограниченном, видовом, значении этого признака. На основании исследования трех видов Amblycera и четырех видов Ischnocera Уэбб (Webb, 1946) считает отсутствие дыхальцевой железы у первых и наличие ее у вторых (как и у вшей) признаками подотрядов. Следует, однако, пожелать изучения большего круга форм, принимая во внимание, что дыхальцевая железа не обнаружена у представителей ряда родов вшей, которые по структуре дыхательной системы, как было указано, очень близки к пухоедам.

К особенностям строения пищеварительной системы относятся структура зоба с его хитиновым вооружением, форма слюнных желез, строение прилежащих к ним клеток, степень развития слепых выростов желудка (Благовещенский, 1949). Принимавшиеся ранее (Nitzsch, 1818; Snodgrass, 1899) признаки различия по структуре зоба между Amblycera и Ischnocera, а в последнем подотряде между *Philopteridae* (паразитами птиц) и *Trichodectidae* (паразитами млекопитающих) не соответствуют действительности. План строения пищеварительной системы Amblycera и Ischnocera в принципе сходен, так как зоб в виде обособленной части передней кишки является общим признаком для обоих подотрядов, а как обособленное поперечное расширение передней кишки — общим признаком для обоих упомянутых семейств Ischnocera.

Сравнительное изучение женской половой системы показывает, что план строения ее в обоих подотрядах сходен (Благовещенский, 1956). Мезодермальные части устроены однотипно. Число яйцевых трубок (5) является общим признаком для Amblycera и Inschnocera. В зрелых яичниках трубки сидят пучкообразно на рогах матки, тогда как в молодых яичниках половозрелых самок они расположены на яйцеводах последовательно. К особенностям структуры женских половых органов относятся различия в строении матки и придаточного органа влагалища. У птичьих Ischnocera, в противоположность Amblycera и *Trichodectidae*, матка выступает между рогами, которые открываются дорсо-латерально, отступая от ее переднего незагнутого края, и часто выделяется, как и рога, ясно выраженной железистой структурой, а рога иногда даже снабжены железистыми лопастями (клеевыми железами). Придаточный орган влагалища — семеприемник или придаточная железа — свойствен не всем пухоедам и различен по строению у представителей ряда родов в обоих подотрядах.

С точки зрения систематики более глубоким является качественный критерий, в данном случае наличие или отсутствие придаточного органа у видов, родов и более крупных таксономических категорий. В группу видов, лишенных этого органа, входят представители некоторых родов, относящихся к *Menoponidae*, *Philopteridae* и *Trichodectidae*, т. е. к семействам обоих подотрядов. Обладающие этим органом виды принадлежат ко многим родам семейств *Menoponidae*, *Laemobothriidae*, *Gyropidae* и *Philopteridae*, т. е. также к семействам обоих подотрядов. Таким образом, наличие или отсутствие придаточного органа не может быть общим признаком ни для обоих подотрядов, ни для семейств *Menoponidae* и *Philopteridae*, а есть, вероятно, групповой, именно — родовой признак.

Каждый подотряд пухоедов характеризуется простым и разветвленным семеприемником. Оба типа этого органа наблюдаются в семействах *Menoponidae* и *Philopteridae*. Такие же типы придаточной железы встречаются в семействе *Gyropidae*. Простой придаточный орган — семеприемник или придаточная железа — имеется у некоторых родов Amblycera (*Eomenacanthus* и др.) и Ischnocera (*Philopteridae*). Резервуар семеприемника Ischnocera снабжен хитиновым каркасом (поршневидной конструк-

цией); у *Chelopistes meleagridis* резервуар с ясно выраженным перехватом. Форма резервуара простого придаточного органа значительно варьирует, у некоторых родов Amblycera (*Eomenacanthus* и др.) и Ischnocera (*Ibidoecus*) он более ригидный. Разветвленный придаточный орган — семеприемник или придаточная железа — есть у представителей многих родов Amblycera (*Menoponidae*, *Laemobothriinae*, *Gyropidae*) и редко у Ischnocera (*Philopteridae*: *Anaticola*). Семеприемник *Pseudomenopon tridens* выделяется усложненной структурой протока, а резервуар семеприемника *Anaticola* имеет поршневидную конструкцию.

Таким образом, различия в строении матки и придаточного органа влагалища имеют значение ограниченных признаков, так как не представляют собой качественного критерия для подотрядов и отдельных семейств. Во многих случаях родовые отличия придаточных органов (форма, размеры резервуара и протока) довольно слабо выражены или практически отсутствуют.

Сравнение женской и мужской половой системы выявляет более глубокие и широкие изменения в строении мужских половых органов (Благовещенский, 1956). Как уже отмечено, план строения мужской половой системы в обоих подотрядах принципиально сходен. В мезодермальных частях ее наблюдаются изменения в количестве семенных фолликулов, именно среди Amblycera имеется тенденция к уменьшению числа фолликулов от шести до четырех, т. е. до постоянного числа их у Ischnocera. Эктодермальные части мужской половой системы — семенной пузырек, семеизвергательный канал и копулятивный аппарат — устроены более разнообразно, чем эктодермальные части женской половой системы. Хотя отдельные части половой системы в той или иной степени варьируют, отражая в своей форме и величине видовые изменения, тем не менее они сохраняют в пределах рода или групп близких родов определенную типичную структуру.

Структурные особенности мужских половых органов в отдельности или в сочетании дают больше прочных опорных точек как для расшифровки сборных видов и родов и правильной их диагностики, так и для установления естественных родовых группировок как комплексов общих по происхождению форм. Целые группы видов характеризуются определенным типом строения семенного пузырька, семеизвергательного канала и, нередко, копулятивного аппарата. Эти естественные группировки, виды которых связаны между собой тесным родством, во многих случаях соответствуют установленным родам; следовательно, предположение, что члены одной родственной группы должны обладать сходными типичными чертами строения половой системы, подтверждается фактически. Отсюда вытекает, что состоятельность установления рода, формы которого не характеризуются однотипными структурными особенностями половой системы, или выделение в разные роды видов с однотипными структурными особенностями этой системы и без четких внешних морфологических признаков должно вызывать обоснованные сомнения.

Таким образом, пищеварительная система пухоедов дает характерные признаки в основном для подотрядов и семейств, тогда как особенности структуры мужской и, в меньшей степени, женской половой системы, отражающие генетические отношения между видами и их естественными группировками, являются вполне пригодными критериями для родовой классификации.

Концепция рода, принимаемая в систематике пухоедов, еще неустойчива, ибо одни авторы рассматривают его как резко очерченную группу

видов, другие же склонны выделять крайние виды, связанные переходными формами, в отдельные родовые группировки. Высказывается мнение, что концепция рода вообще представляет собой лишь вопрос удобства, поскольку якобы нет возможности составить удовлетворительное определение рода. Однако род — не произвольная, субъективная категория, создаваемая для удобства рассортировки сходных видов. В определении рода ведущим должен быть, за недостатком биологических данных, морфологический критерий, основанный на анализе и синтезе особенностей общего, т. е. наружного и внутреннего строения форм. Этот путь изучения наиболее рационален для понимания генетических отношений видов. Род есть морфологически ясно отграниченная группа видов, связанных между собой тесным родством, основанным на общности происхождения (не на конвергентном развитии), отличающаяся от смежных родов качественными структурными особенностями. В основу разработки родовой систематики пухоедов на современном уровне их изучения должен быть положен более плодотворный метод — сочетание исследования внешней и внутренней морфологии самца и самки. Последовательно проводимый принцип изучения «от паразита к хозяину» (не наоборот!) устранит возможность установления родов, морфологически нераспознаваемых, на основании паразитирования их на отличной группе хозяев. Этот принцип единственный для выяснения действительного распространения паразитов по хозяевам, т. е. для правильного понимания взаимоотношений между ними и хозяевами на данном этапе их эволюции и суждения с паразитологической точки зрения о родственных отношениях хозяев.

Сравнительно-морфологическое изучение пухоедов позволяет наметить важную для систематики схему развития у них систем органов.

Несомненно, более примитивной является голова полукруглой формы, лишенная еще отделенного швом наличника. У многих пухоедов передняя область головы образована лбом, тогда как у части Ischnocera эту область представляет отграниченный от лба явственным швом наличник. Такому изменению в строении головы сопутствуют различные изменения в строении так называемой переднекрайней полоски. В одних, более примитивных, родах (*Goniodes* и др.) эта полоска цельная, т. е. окаймляет всю переднюю часть головы. В других родах она только прерывается на наличниковом шве (*Columbicola* и др.) или, кроме того, исчезает по переднему (*Saemundssonia* и др.) или по всему (*Anatoecus* и др.) краю наличника. Если принять во внимание, что у ряда таких, более специализированных, родов личинки еще сохраняют цельную переднекрайнюю полоску, то модификацию головы за счет развития отделенного швом наличника (что сопровождается иногда значительным удлинением головы) и изменения переднекрайней полоски следует считать явлениями вторичного, приспособительного порядка. К образованиям того же порядка относятся встречающиеся во многих группах пухоедов изменения формы переднего края головы, разнообразные выросты, наличниковые пластинки и скульптура, горловая пластинка, дорсальные продольные полоски и изменения характерного для Ischnocera ротового желобка. Для пухоедов, так же как для вшей (и их общих предков), исходным был, очевидно, прогнатический тип головы. Прогнатическое положение головы, сравнительно с ортопрогнатическим, более примитивно, так как при общей для пухоедов уплощенности головной капсулы смещение ротовых органов на вентральную поверхность было вызвано, очевидно, приспособлением к питанию и закреплению на перьях или волосах. Изменения ротовых частей зависят

от изменения типа питания и структуры пера или волоса. Сильное развитие верхних челюстей, с образованием насечек или зубчиков (Ischnocera: многие *Philopteridae* и *Trichodectidae*), и в то же время заметная их редукция у некоторых кровососущих форм (*Ricininae*) имеют вторичное приспособительное происхождение. Утрата нижнечелюстных щупиков, характерная для Ischnocera, вторична. Булавовидные и головчатые усики (Amblycera) являются производными от нитевидных (Ischnocera); на это указывает и наличие среди Amblycera форм (*Numidicola*) с почти нитевидными усиками. Первоначально усики были не менее чем пятичлениковые. Как уменьшение числа члеников усика до четырех (многие Amblycera) и трех (Ischnocera: *Trichodectidae*), так и возникновение на усиках самца придатков, которые нередко встречаются у Ischnocera и дифференцируются лишь в третьей личиночной стадии, можно принять за более поздний результат развития. Боковое расположение усиков, наблюдающееся у Ischnocera и большинства Amblycera, более примитивно, чем вентральное положение усиков у *Laemobothriidae* (Amblycera: *Laemobothriinae* и *Ricininae*). Специализация усиковых ямок более выражена у Amblycera и обусловлена более подвижным их образом жизни. Однолинзовые глаза (Ischnocera) и утрата глазного пигмента и глаз (Amblycera: некоторые *Gyropidae*) вторичны.

Грудь претерпевала изменения в направлении редукции среднеспинки (многие Amblycera и некоторые Ischnocera), сохраняющейся еще хорошо развитой лишь в некоторых группах Amblycera (*Trinoton* и др.), и полного слияния средне- и заднегруди (Amblycera: *Laemobothriinae*, *Ricininae*; Ischnocera: *Philopteridae*). Несомненно, исходными были ноги бегательного типа, характерные для современных Amblycera. Различная модификация ног Ischnocera и части Amblycera (*Gyropidae*), от коротких и толстых до длинных и цилиндрических, коррелятивно связанная с изменением общей формы тела, частичная утрата (*Gyropidae*, *Trichodectidae*) и редукция (*Gyropidae*) коготков, равным образом ряд других образований, как например бороздчатость члеников, развилок бедра и шпоры, усиливающих функцию закрепления, — все это явления вторичные и узкоадаптивные.

Брюшко из десяти видимых сегментов более примитивно; частичное (Ischnocera: *Trichodectidae*) или полное (*Philopteridae*) слияние первых двух сегментов, что показывает остаток шва или только характер хетотаксии, представляет собой ступени относительно более позднего развития.

Сопоставление строения пищеварительной системы и рода пищи разных групп пухоедов наглядно демонстрирует связь структурных особенностей этой системы с типом питания паразитов. Такие особенности касаются главным образом зоба, который различно модифицируется в соответствии с родом пищи. В каждом подотряде имеются группы пухоедов, приспособившихся к питанию кератином или коллагеном. При сравнении с пероядными у питающихся эпидермисом наблюдаются более или менее выраженные изменения в форме зоба и в распределении базальных шипов. Зоб *Gyropidae* менее ригиден, в связи с чем обособленность этого органа стушевана. У *Trichodectidae* зоб видоизменен таким образом, что конструктивно хорошо приспособлен для обработки пищевой массы, состоящей из эпидермальных фрагментов, и регуляции поступления ее в желудок, а шипы расположены рядами по всей базальной части органа. Более глубокие изменения отмечаются в отношении кровососущих Amblycera. Обособленность зоба у большинства этих пухоедов более или менее

стушевана, у *Ricinus nitidissimus* зоб как явственное расширение передней кишки и слепые выросты (coeca) желудка даже отсутствуют. Вместе с тем, если *Menacanthus gonophaeus*, как и *Piagetiella titan*, сохраняет развитое хитиновое вооружение, то у других кровососущих видов *Menacanthus* оно развито слабо, а у видов *Ricininae* отсутствует. Таким образом, вторичный переход некоторых пухоедов к питанию кровью сопровождается на данном этапе их эволюции изменением формы зоба (вплоть до исчезновения зоба как явственного расширения, сопутствуемого исчезновением слепых выростов желудка) и редукцией или отсутствием хитинового вооружения. Упомянутые случаи дают примеры как бы последовательных ступеней морфологического изменения пищеварительной системы в связи с изменением типа питания. Можно сказать, что строение этой системы у пухоедов *Ricininae* морфологически наиболее приближается к строению ее у вшей. В отношении слюнных желез Ischnocera специализированы как группа в целом, Amblycera — в пределах семейства или подсемейства.

Небольшое число нервных узлов — два головных и три грудных, из которых последний представляет собой продукт слияния брюшных (11 эмбриональных) узлов с заднегрудным, — является общим для отряда и указывает на сравнительно высокую степень специализации нервной системы.

Исходным количеством брюшных дыхалец следует считать шесть пар, открывающихся на третьем-восьмом сегментах. Уменьшение числа этих дыхалец до пяти (Amblycera: *Trimenoponidae*, *Gliricolinae*) или четырех-трех пар и полное отсутствие их (*Trichodectidae: Felicola*) вторичны.

Женская половая система характеризуется наличием десяти яйцевых трубок, т. е. в каждом яичнике до пяти, для всего отряда. Семеприемник, первоначально разветвленный, претерпевал изменения в направлении редукции (большинство Ischnocera, немногие Amblycera), образования поршневидной опорной конструкции резервуара (Ischnocera: *Philopteridae*) и выработки сперматодоз (некоторые Ischnocera). Утрата семеприемника (некоторые Amblycera и Ischnocera) — явление вторичного порядка. По мнению Ландуа (Landois, 1865), наличие семеприемника у вши *Phthirus pubis* объясняется ее малоподвижным образом жизни и вследствие этого редкой возможностью спаривания, по сравнению с ведущей подвижный образ жизни *Pediculus humanus*, у которой такой орган отсутствует. Кажется вполне допустимым сомнение в правильности подобного объяснения (Павловский, 1907), ибо близкие ко вшам пухоеды — как малоподвижные Ischnocera, так и проворные Amblycera — обладают, как правило, семеприемником. С исчезновением семеприемника функцию его принимает на себя матка, как это наблюдается и у *Gyropidae*, имеющих придаточное железы. Положение полового отверстия на восьмом стерните можно рассматривать первичным, а на седьмом стерните — вторичным.

В своих мезодермальных частях мужская половая система показывает изменения в количестве семенных фолликулов. Как уже упомянуто, число фолликулов у Amblycera варьирует от шести до четырех, т. е. до постоянного количества их у Ischnocera. Согласно Нусбауму (Nusbaum, 1882), у отродившейся личинки-самца Ischnocera (*Golumbicola columbae*, *Goniocotes hologaster*) каждый зачаток половых желез образует три лопасти, из которых две задние развиваются в семенные фолликулы, тогда как передняя атрофируется. Если эта передняя лопасть действительно представляет собой зачаток третьего фолликула, то первоначально в пределах отряда было шесть семенных фолликулов. Более примитивным строением семен-

ников характеризуется большинство Amblycera. У них каждый семенник состоит из трех раздельных фолликулов, выводные каналы которых открываются в семепровод соответствующей стороны тела. Последующие изменения в развитии представляет сперва семенник, имеющий два фолликула с более сближенными выводными каналами (некоторые Amblycera и Ischnocera), и затем семенник с двумя фолликулами, слитыми своими основаниями, т. е. практически без выводных каналов, и обращенными вершинами в противоположные стороны (большинство Ischnocera). Первичным по строению можно считать двудольный семенной пузырек с раздельными долями, открывающимися в непарный семеизвергательный канал. Вторичные изменения в строении пузырька происходили за счет слияния и образования новых парных долей. В порядке постепенного усложнения идет сперва двудольный семенной пузырек с полураздельными, дистально или проксимально (некоторые *Carduiceps* с раздельными выводными частями долей), и вполне слитыми долями, затем четырех-, шести- и восьмидольный. В пределах каждого подотряда роды, относящиеся к разным семействам и подсемействам, обнаруживают параллельные типы изменчивости семенного пузырька. Среди *Menoponidae*, *Gyropidae*, *Philopteridae* и *Trichodectidae* известны роды с двудольным семенным пузырьком, среди всех семейств встречаются роды с четырехдольным семенным пузырьком. Поэтому очень вероятно, что шестидольный семенной пузырек, найденный в двух родах (и подсемействах) *Menoponidae*, окажется и среди Ischnocera, а восьмидольный пузырек, известный лишь для одного рода *Philopteridae*, будет обнаружен также у Amblycera. Короткий и прямой семеизвергательный канал более примитивен, придатки и расширения его являются результатом последующей специализации. В копулятивном аппарате Amblycera и Ischnocera типично наличие базальной пластинки, препуциального мешка, мезозомы и парамер. Положение полового отверстия на девятом стерните следует считать первичным, а на восьмом стерните — вторичным. Таким образом, если на данном этапе эволюции пухоедов изменения в женской половой системе выражаются в строении эктодермальных частей, то изменения в мужской половой системе затрагивают мезодермальные и эктодермальные органы.

По мысли В. А. Догеля (1936а), эволюция и специализация различных групп Metazoa сопровождаются олигомеризацией — постепенным уменьшением числа гомологичных органов. Правильность этого положения подтверждается также на примере с пухоедами. У них в направлении олигомеризации претерпевали изменения: глаза — двулинзовые (большинство Amblycera) —→однолинзовые (Ischnocera)—→сильно редуцированы или отсутствуют (некоторые Amblycera); усики — пятичлениковые (Ischnocera: *Philopteridae*, некоторые Amblycera)—→четырехчлениковые (многие Amblycera)—→трехчлениковые (Ischnocera: *Trichodectidae*); грудь — все три отдела хорошо развиты (некоторые Amblycera)—→редукция среднеспинки (многие Amblycera, Ischnocera: *Trichodectidae*)—→слияние средне- и заднегруди (Amblycera: *Laemobothriinae* и *Ricininae*, Ischnocera: *Philopteridae*); ноги — бегательные, с двучлениковой лапкой, снабженной двумя функционирующими коготками (большинство Amblycera)—→хватательные, с лапкой, состоящей из двух слитых члеников и несущей два коготка, из которых один малоподвижный, чаще менее развитый (Ischnocera: *Philopteridae*)—→хватательные, с лапкой из двух раздельных или слитых члеников, снабженной обыкновенно одним редуцированным коготком (Amblycera: *Gyropidae*, у которых редко передняя лапка с двумя коготками) или одним нормально развитым коготком (Ischnocera: *Trichodectidae*); брюшко — два первых сег-

мента нормально развиты (большинство Amblycera)—→первый сегмент редуцирован (Ischnocera: *Trichodectidae*)—→первый видимый сегмент морфологически соответствует второму сегменту, истинные девятый и десятый сегменты слиты (Ischnocera: *Philopteridae*); брюшные дыхальца — в числе шести пар (большинство Amblycera, Ischnocera: *Philopteridae*, часть *Trichodectidae*)—→в числе пяти пар (Amblycera: *Trimenoponinae*, *Gliricolinae*)—→ в числе четырех-трех пар или отсутствуют (Ischnocera: некоторые *Trichodectidae*); семеприемник — разветвленный (большинство Amblycera, некоторые Ischnocera)—→неразветвленный (большинство Ischnocera, некоторые Amblycera)—→отсутствует (некоторые Amblycera и Ischnocera); семенники — каждый состоит из трех раздельных фолликулов (большинство Amblycera)—→каждый образован из двух раздельных (некоторые Amblycera и Ischnocera) или сращенных основаниями (большинство Ischnocera) фолликулов; нервная система — раннее слияние в эмбриональном развитии узлов брюшной цепочки и довольно высокая степень их концентрации (до четырех узлов), во взрослой фазе первый и второй грудные узлы соединены короткими коннективами (большинство Amblycera) или плотно прилегают друг к другу (некоторые Amblycera, Ischnocera). Семенной пузырек, напротив, испытывает изменения в направлении полимеризации, т. е. увеличения количества составляющих его долей, выраженной уже в значительном числе родов Amblycera и Ischnocera.

Итак, можно сказать, что эволюция и специализация пухоедов сопровождаются преимущественно олигомеризацией, осуществляющейся за счет исключения некоторых гомологичных органов, их редукции и частичного или полного слияния.

Систематическая обработка большой коллекции пухоедов на основе сочетания изучения внешней и внутренней морфологии дает следующие предпосылки к их классификации. Пухоеды принимаются мной в качестве самостоятельного отряда, морфологически ясно распадающегося на два подотряда — Amblycera и Ischnocera.

Строение пищеварительной, дыхательной, кровеносной, половой и нервной систем, ряд внешних признаков, эмбриональное и постэмбриональное развитие говорят о большой близости пухоедов со вшами, паразитами млекопитающих. В более же общей форме пухоеды сходны с сеноедами, свободно живущими насекомыми. Сравнительно-морфологическое изучение дает основание предполагать, что ротовые части вшей могут представлять собой модификацию ротовых органов пухоедов. Хотя механизм принятия пищи у вшей, имеющих колюще-сосущий ротовой аппарат, иной, чем у пухоедов, тем не менее общая картина строения рото-глоточного аппарата этих паразитов довольно сходная. Морфологические связи этих групп паразитических насекомых еще более близки, поскольку наблюдаются полнейшая аналогия в гистологическом строении их яичников (Gross, 1905), сходство мышечной системы женских и мужских половых органов (Благовещенский, 1931) и, как уже упомянуто, одинаковый аберрантный тип сперматогенеза.

Для филогенетических выводов должны быть приняты во внимание не только признаки сходства, говорящие о степени близости и общности происхождения данных групп, но и признаки различия, указывающие на степень их обособленности. Сторонники объединения пухоедов и вшей в один отряд основываются на одной, первой, половине этого положения, т. е. на признаках сходства. Однако другая, вторая, его половина, т. е. признаки различия этих групп паразитов, весьма существенна. Если у пухоедов ротовой аппарат грызущего типа, то у вшей этот аппарат колюще-

сосущего типа и состоит из комплекса стилетов (хоботка), в покое скрытых внутри головы в длинном трубчатом впячивании нижней стенки ротовой полости. Колюще-сосущий аппарат вшей настолько уклоняется даже от ротовых аппаратов того же типа у других групп насекомых, что гомологизацию ротовых частей вшей до сих пор нельзя считать твердо установленной. Ротовые части кровососущих пухоедов, как упомянуто выше, в различной степени модифицированы, но того же типа, как у пероядных и коллагеноядных форм. Поэтому они не могут быть прямым или косвенным подтверждением родственных связей между пухоедами и вшами. К тому же форма ротовых частей у пухоедов может быть более или менее константной для групп неродственных родов или может значительно варьировать у родственных видов. Кровососание является более узко адаптивным способом питания, если считать, что морфологически и функционально грызущий ротовой аппарат исходный, а колюще-сосущий представляет собой его глубокую, особенно у вшей, модификацию в результате перехода паразитов к активному питанию жидкой кровью. Далее, все сегменты груди у вшей слиты в одно целое, что также указывает на высокую степень специализации этих насекомых. Равным образом намечаются различия в функции эпителия средней кишки. Если у вшей он образует только один секрет и не выделяет, как у большинства других насекомых, питающихся жидкой пищей, перитрофическую мембрану, то у пухоедов при их разнообразной и большей частью твердой пище он образует, насколько известно, секрет двоякого рода и выделяет перитрофическую мембрану.

Я думаю, что несмотря на столь близкие родственные отношения пухоедов со вшами, глубокие различия в структуре ротовых частей и груди, типе питания и функции среднекишечного эпителия являются правомерными посылками рассматривать эти уже хорошо обособившиеся группы паразитов как самостоятельные отряды. По этим соображениям проявившаяся за последнее время тенденция к объединению пухоедов и вшей в качестве подотрядов в отряд Anoplura (Harrison, 1916b, и др.) или в отряд Phthiraptera (Weber, 1939a) не может быть поддержана. Тесные филогенетические связи пухоедов с сеноедами и вшами нашли, мне кажется, удачное отражение в объединении Мартыновым (1928) этих естественных групп вместе с Zoraptera в надотряд Corrodentia, помещенный наряду с Rhynchota в подотдел Paraneoptera отдела Neoptera. В систематическом подразделении Pterygota (Шванвич, 1949), основанном на скелетно-мышечном аппарате крыла, гемиптероидный комплекс почти соответствует Paraneoptera, хотя, в частности, пухоеды и вши принимаются в качестве одного отряда Anoplura.

Обзор развития систем органов приводит к тому выводу, что у пухоедов в процессе эволюции выработался ряд специфических морфологических адаптаций, причем Amblycera, сравнительно с Ischnocera, сохранили больше примитивных черт организации. Попытку рассматривать Amblycera более специализированными на том основании, что они обладают ямками для защиты усиков (как и блохи, принимаемые за специализированных паразитов) и нередко скоплениями щетинок или гребнями мелких шипов на некоторых брюшных стернитах и задних бедрах (Bedford, 1932b), нельзя считать доказательной, ибо отмеченные образования представляют собой вторичные черты развития. Каждая из упомянутых групп пухоедов одинаково характеризуется рядом специфических, узко- или широкоадаптивных структурных особенностей. Но если учитывать более примитивные признаки (наличие нижнечелюстных щупиков, бегательные ноги и др.), то оказывается, что более специализированы Ischnocera.

Подотряд Amblycera охватывает три естественные группировки — семейства *Menoponidae*, *Laemobothriidae* и *Gyropidae*, а подотряд Ischnocera объединяет две такие группировки — семейства *Philopteridae* и *Trichodectidae*. Эти принимаемые мной семейства можно считать довольно хорошо морфологически обоснованными. Семейство *Ricinidae* я рассматриваю, ввиду тесной родственной связи его с *Laemobothriidae*, в качестве подсемейственной группировки последнего семейства. Среди Amblycera более примитивным является семейство *Menoponidae*, сохранившее бегательные ноги и, в некоторых родах, расчленение груди на все три хорошо развитых отдела и пятичлениковые усики, а среди Ischnocera — семейство *Philopteridae*, сохранившее пятичлениковые усики, пару коготков и, у некоторых форм, тип семенника с двумя фолликулами, имеющими выводные каналы. Единственный вид из последнего семейства — *Trichophilopterus babakotophilus*, паразитирующий на лемурах, чрезвычайно интересен с эволюционной точки зрения тем, что сочетает в своем строении, с одной стороны, признаки, свойственные семейству *Philopteridae* — пятичлениковые усики у обоих полов, двучлениковые лапки, форму и расположение тергальных брюшных пластинок, отсутствие гонапофизов, и, с другой стороны черты, свойственные семейству *Trichodectidae* — форму и вооружение головы и верхних челюстей, адаптированные для зажимания волос.

Кроме упомянутых семейственных группировок, в последнем каталоге пухоедов (Hopkins a. Clay, 1952) принимаются еще три семейства — *Boopidae*, *Trimenoponidae*, *Heptapsogasteridae* — и подотряд Rhynchophthirina с единственным представителем *Haematomyzus elephantis* — паразитом слонов. Главным признаком для отделения *Boopidae* от остальных пухоедов (Harrison a. Johnston, 1916) служит наличие связанного с мужскими гениталиями большого придаточного мешка неизвестной функции, который, однако, у *Boopia peregrina* отсутствует. Эвинг (Ewing, 1929) свел это семейство, вследствие близости его родов к *Menopon*, на положение подсемейства в семействе *Menoponidae*, а Вернек с Томпсоном (Werneck et Thompson, 1940) не дали диагноза *Boopidae*, удерживая это название лишь для удобства обозначения пухоедов австралийских сумчатых. Выделяя в семейство *Trimenoponidae*, близкое к *Menoponidae*, группу пухоедов южноамериканских грызунов и сумчатых, Феррис (Ferris, 1922) и Гаррисон (Harrison, 1922) сомневались в возможности сохранения за ней в дальнейшем ранга семейства. Основной признак семейства — наличие пяти пар брюшных дыхалец — едва ли достаточен ввиду возможной вариации числа их, как это показывает, например, *Gyropidae*, в котором *Gyropinae* имеют шесть пар брюшных дыхалец, тогда как *Gliricolinae* — пять. Как *Boopidae* и *Trimenoponidae*, так и *Heptapsogasteridae*, которое является не более чем группой *Philopteridae*, близкой к *Goniodinae*, нельзя рассматривать по данным им диагнозам в качестве семейственных группировок. Состояние вопроса о систематическом положении *Haematomyzus elephantis* (Rhynchophthirina), выделяемого в особый отряд, изложено выше (стр. 14). Установленные семейственные ряды, как и другие семейства (Eichler, 1941c), за отсутствием обоснований также поддержаны быть не могут. Выделение, например, семейственных рядов Goniodiformia и Philopteriformia сопровождается одновременно указанием на невозможность точного их разграничения.

Установленное родство пухоедов со вшами и сеноедами служит веским обоснованием взгляда на общность происхождения этих групп насекомых. Наиболее древними из них считаются сеноеды, появление которых относят к пермскому периоду. Достоверные находки вшей ограничиваются описан-

ным по самцам *Neohaematopinus relictus* с индигирского плейстоценового суслика *Citellus glacialis* (Дубинин, 1948б). В янтаре обнаружены яйца, как предполагают, вшей на волосах, принадлежащих, вероятно, грызуну из группы Sciuromorpha (Voigt, 1952). Ископаемые же пухоеды до сих пор еще неизвестны. По своим структурным особенностям пухоеды более примитивны, чем вши, у которых алиментарные связи с хозяином сильно специализированы. Опираясь на упомянутые выше сравнительно-морфологические критерии, мы можем с большой вероятностью принять, что пухоеды и вши произошли от общего с сеноедами корня.

Общая картина распространения пухоедов по хозяевам указывает на то, что они паразитируют исключительно на птицах и, как и вши, на млекопитающих, в противоположность некоторым другим группам эктопаразитов, как например иксодовым клещам, встречающимся, кроме того, на рептилиях и даже на амфибиях. Такой характер распространения пухоедов дает повод предполагать, что и в своем филогенезе они, так же как и вши, были тесно связаны только с теплокровными животными.

Палеонтологическая история птиц характеризуется: «1) появлением в юре примитивных лесных оперенных форм с низко развитой способностью летания и со скелетом, построенным в основном по типу скелета пресмыкающихся; 2) развитием меловых птиц, сохранявших еще зубы, но имевших скелет, построенный в основном по типу скелета новейших птиц, и обладавших хорошо развитой способностью летания; 3) первоначальным распространением птиц, утративших уже зубы, но имевших еще сравнительно слабую способность летания; эти птицы в настоящее время представлены лишь немногими страусообразными нелетающими формами и тинамами; 4) появлением и адаптивной радиацией, с начала третичного времени, более новых отрядов, ныне составляющих огромное большинство птичьего населения земного шара» (Ромер, 1939). Фюрбрингер (Fürbringer, 1888) предполагал, что дифференциация пера у предков птиц наступила уже в перми (гипотетические Protoherpornithes с «примитивным пухом»).

Тинаму (Crypturi)[1] — одна из наиболее древних групп птиц, известная с миоцена — дают приют многим родам перовиков Ischnocera и лишь некоторым Amblycera. На страусах (Struthiones), нанду (Rhea), эму (Casuarii: *Dromiceiidae*) и киви (Apteryges), объединяемых в группу бескилевых, возникших, как полагают, от тинаму, живут только перовики Ischnocera. Бескилевые, как известно, отличаются отсутствием дифференциации перьев, птерилий и аптерий и сцепления бородок. Вероятно, что условия среды, создаваемые таким своеобразным перьевым покровом, оказываются неблагоприятными для более примитивных Amblycera. Это предположение находит подтверждение в том, что на пингвинах (Sphenisci), имеющих сходное оперение, перовики Amblycera также отсутствуют. Если считать, что строение перьевого покрова бескилевых и пингвинов является вторичным, в результате утраты птицами способности летать, то возможно, что изменение характера оперения сопровождалось вымиранием перовиков Amblycera и, быть может, некоторых Ischnocera.

В палеонтологической истории млекопитающих сведения об ископаемых однопроходных (Monotremata), современными представителями которых являются австралийские утконос (*Ornithorhynchus*) и ехидна (*Echidna*), касаются лишь плейстоценовой ехидны, хотя, наверное, эта своеобразная группа животных прошла исторически долгий путь развития. Появившиеся

[1] Классификация птиц дана по Г. П. Дементьеву (1940).

в триасе многобугорчатые (Multituberculata) вымерли в эоцене, как полагают, в связи с развитием травоядных плацентарных и с изменением характера растительности. Среди же юрских триконодонтов (Triconodonta), симметродонтов (Symmetrodonta) и пантотериев (Pantotheria) последних считают возможными предками сумчатых и плацентарных. Распространение сумчатых, вероятно всесветное в верхнем мелу, почти ограничивалось с миоцена Австралией и Южной Америкой. Плацентарные, занявшие с третичного периода доминирующее положение, к началу эоцена уже разделились на предков почти всех отрядов последующих времен. Ни пухоеды, ни вши на однопроходных пока что не обнаружены. Как австралийские, так и южноамериканские сумчатые — нормальные хозяева волосовиков Amblycera, тогда как на насекомоядных, предполагаемых наиболее прямых потомках примитивных плацентарных, пухоеды отсутствуют. Напротив, вши на сумчатых до сих пор еще неизвестны, но встречаются на насекомоядных.

Рассмотрение палеонтологической истории теплокровных, современного распространения и всей организации пухоедов и вшей приводит к следующим выводам.

1. Если принципиально паразитизм пухоедов и вшей мог возникнуть только после появления первых теплокровных и длительного периода адаптации будущих паразитов к будущим животным-хозяевам, то паразитирование пухоедов на сумчатых и вшей на насекомоядных могло бы говорить за то, что становление этих насекомых паразитами произошло не позже мела. Таким образом, если считать, что хозяйно-паразитные отношения сложились в конце мезозойской эры то, естественно, ответвление пухоедов и вшей от общего с сеноедами ствола должно быть отнесено к еще более раннему времени.

2. Если в своем филогенетическом развитии пухоеды и вши были тесно связаны с теплокровными, то исторические изменения в фауне млекопитающих и птиц, вызванные угасанием одних групп, возникновением и расцветом других, должны были привести к изменениям и в фауне этих насекомых. Широкое разделение теплокровных с эоцена, вероятно, повлекло за собой расцвет пухоедов и вшей.

3. Морфологическая дифференциация и характер распространения пухоедов указывают на вероятность неоднократного и независимого возникновения паразитизма у предков этих насекомых. Обычно принимаемые первичность паразитизма пухоедов на птицах и вторичность миграции этих паразитов с птиц на млекопитающих (Mjöberg, 1910b, и др.) нельзя считать доказанными, исходя из современных палеонтологических данных.

Переход свободно живших предков пухоедов к паразитическому образу жизни должен был совершаться постепенно вследствие медленности процесса адаптации к условиям новой среды обитания, организма животных-хозяев. Этот переход мог осуществляться прежде всего при условии перемены предками пухоедов воздушного образа жизни на наземный. Прекрасную иллюстрацию возможности подобного изменения образа жизни дают современные сеноеды. Эти мелкие насекомые характеризуются наличием как крылатых видов, среди которых имеются виды с недоразвитыми крыльями или виды с бескрылыми самками, так и совершенно бескрылых, живо напоминающих по общему габитусу родственных им пухоедов. Обитают сеноеды почти повсюду в сухих и влажных местностях (на деревьях, кустах, в сене, хворосте, в домах и т. д.), встречаясь в гнездах птиц, норах млекопитающих и даже на самих птицах. Основной пищей этим насекомым служат лишаи, грибки, плесени и сухие вещества растительного или жи-

вотного происхождения, в частности сухие насекомые и шкурки теплокровных животных.

Случайные попадания предков пухоедов в поисках пищи в гнезда, норы или логова теплокровных постепенно сменялись все более постоянными связями будущих паразитов с убежищем будущих хозяев, где насекомые находили, вероятно, более благоприятные для своего существования пищевые и температурные условия. Выработавшаяся термофильность и специализация пищевого режима повели к тому, что предки пухоедов приспособились к обитанию в убежищах теплокровных, где питались органическими остатками, а затем перешли, утратив крылья, и на самих животных постепенно превращаясь, в соответствии с образованием специальных морфо-биологических адаптаций, из случайных паразитов в постоянных. Переход от свободно подвижного образа жизни к паразитическому был моментом, определившим становление и развитие пухоедов как группы.

Организм хозяина представляет собой для паразита динамическую среду обитания, находящуюся в беспрерывном взаимодействии с внешней средой. В своем становлении организм паразита опосредует весь комплекс физических и биохимических условий своей среды обитания, перестраиваясь соответственно в своих морфо-биологических свойствах, определяющих возможность его существования. Процесс приспособления паразита к хозяину исторически непрерывен, как непрерывен процесс приспособления самого хозяина к меняющимся условиям окружающей среды. Поэтому то, что известно о современных пухоедах, дает возможность составить лишь приближенное представление об их типичных предках. Первичные пухоеды, по всей вероятности, имели голову прогнатического типа, лишенную сильно развитого наличника, более генерализованный грызущий ротовой аппарат (с нижнечелюстными щупиками), открыто выступающие по бокам головы нитевидные, не менее чем пятичлениковые усики, нормально сегментированную грудь, бегательные ноги, десятисегментное брюшко, более слабо развитый наружный скелет, обособленный зоб, десять яйцевых трубок и семеприемник (у самки), шесть семенных фолликулов, семенной пузырек и, быть может, менее сложный копулятивный аппарат (у самца).

Переход от свободно подвижного образа жизни к паразитизму на теплокровных сопровождался изменениями в строении тела предков пухоедов, обусловившими развитие и сохранение вида в специфических условиях новой для него среды обитания — организма хозяина. К первичным изменениям следует отнести изменения, связанные с функцией питания, размножения, передвижения и закрепления.

Возможность захватывания пищи с поверхности кожи или пера осуществлялась, как правило, в результате смещения ротовых частей на вентральную поверхность головы. Приспособление к питанию, так же как к фиксации, пухоедов Ischnocera, живущих на перьях и волосах, влекло за собой расположение ротового аппарата дальше от переднего края головы, чем у Amblycera, чаще в ее средней части, изменение постановки верхних челюстей, принявших наклонное положение, утрату нижнечелюстных щупиков и образование ротового желобка для ориентирования бородок пера или волос к ротовому отверстию. Смещение ротовых частей шло за счет удлинения передней части головы, сопровождавшегося нередко развитием наличникового шва и различной модификацией ее полосок и пластинок, что в разных группах возникало, очевидно, параллельно. Такие изменения в процессе приспособления пухоедов к особенностям

структуры покрова хозяина вели к необходимой гибкости переднего отдела головы и совершенствованию ротового желобка.

Как указано выше, общим отличительным признаком пищеварительной системы пухоедов является структура зоба в виде обособленного мешка. Возникновение такого приспособления было обусловлено, по всей вероятности, изменением рода пищи при переходе предков пухоедов к питанию кожными дериватами. Известно, что кератин и коллаген представляют собой протеины, очень стойкие в отношении большинства пищеварительных ферментов. В этой связи может быть понятно физиологическое значение образования обособленного зоба как необходимого органа для предварительной механо-химической обработки трудно расщепляемой пищи. Вместе с тем, такое строение зоба исключает возможность, с одной стороны, выхода заглоченной пищи обратно в пищевод и, с другой, прохождения необработанных пищевых частиц в среднюю кишку, т. е. таким образом устраняется возможность механического ее повреждения. Наличие заградительного хитинового вооружения предотвращает попадание в желудок необработанной пищи. Можно думать, что развитие обособленного зоба в качестве специального приспособления, связанного с питанием пухоедов кожными дериватами, исторически шло, очевидно, по двум направлениям: как образование продольного расширения передней кишки, наблюдаемое у современных Amblycera, по комплексу признаков более примитивной группы, и как образование поперечного ее расширения у более специализированной группы Ischnocera. В ходе эволюции пищевая специализация внутри каждой группы повела к известной модификации органа (стр. 47, 132), сохранившего, однако, как правило, общий план строения. По признаку вооружения структура зоба более примитивна среди пероядных Amblycera у *Laemobothriinae*. Вторичное упрощение строения зоба в связи с изменением рода пищи, наблюдающееся среди кровососущих птичьих Amblycera, наиболее выражено у *Ricininae*.

Сохранение и обеспечение потомства осуществлялось как благодаря выработке чрезвычайно клейкого и быстро затвердевающего на воздухе секрета для прочного прикрепления яйца к перу или волосу, так и благодаря короткому циклу развития (у некоторых видов с откладкой заметно развившихся яиц) в условиях более или менее постоянной температуры и неограниченной пищи, допускающих беспрерывное размножение, что компенсирует в известной мере низкую продукцию яиц, а также благодаря партеногенезу, образованию сперматодоз и специфическим приспособлениям к сезонным изменениям в жизни животных-хозяев.

Возможность свободного преодоления пухоедами сопротивления среды — покрова хозяина — при передвижении и закреплении на перьях или волосах достигалась в результате возникновения ряда адаптивных особенностей в соответствии со специфическими условиями оперения или шерсти. Изменения строения тела этих паразитов, обеспечивающие легкость продвижения и плотное прилегание к субстрату, шли в направлении дорсо-вентрального уплощения, усовершенствования пассивного аппарата движения путем усиления склеротизации или утолщения и эластичности покрова (как это имело место равным образом у вшей) и, часто, в направлении редукции среднегруди или слияния ее с заднегрудью и образования боковых или вентральных ямок для укрытия усиков. Смещение усиков на бока и нижнюю поверхность головы в углубления и направление усиков концами назад имеет двоякое значение. Такое положение, с одной стороны, предохраняет усики от повреждения при быстром передвижении паразита в оперении или в шерсти и,

с другой, обусловливает возможность быстрого передвижения, поскольку с укрытием усиков устраняется при движении торможение. Заметим, что слияние средне- и заднегруди характерно также для бескрылых сеноедов, у вшей же оно захватило все три грудных сегмента. Аналогичные приспособления к защите усиков (боковые ямки) наблюдаются, как известно, и у некоторых других паразитических насекомых, к примеру у блох и жука *Platypsyllus castoris*.

Переход пухоедов Ischnocera и, частично, Amblycera от свободно подвижного образа жизни в покрове хозяина к постоянному обитанию на опахалах перьев или на волосах сопровождался модификацией ног, выразившейся в развитии зажимательного аппарата различной конструкции, и изменением положения ротового аппарата. Ноги бегательного типа превращались в хватательные в результате: 1) редукции и слияния члеников лапки, т. е. утраты ею функции свободно сгибательного и разгибательного движения, потери нормальной подвижности и обычно редукции одного из коготков и образования особых дистальных шипов голени, благодаря чему перовики *Philopteridae* (Ischnocera) получили способность удерживаться на поверхности опахала (и передвигаться), цепляясь за бородки путем защемления их между активно функционирующим коготком и шипами голени и путем пассивной поддержки другого коготка; 2) утраты одного коготка и развития дистальных шипов голени, расположенных иногда на ее пальцевидном отростке, вследствие чего волосовики *Trichodectidae* (Ischnocera) получили способность удерживаться на волосах (и ползать), захватывая их коготком, сгибаемым между шипами голени или прижимаемым к шипу дистального ее отростка; 3) потери одного коготка, как правило, на всех ногах и, как правило, развития бороздчатого развилка при основании бедра средних и, обычно, задних изогнутых ног, заметного удлинения и поперечной бороздчатости второго членика лапки и редукции коготка, благодаря чему волосовики *Gyropinae* (Amblycera) получили способность удерживаться на волосах (и передвигаться), зажимая их лапкой в развилке бедра; 4) утраты одного коготка, значительной редукции другого коготка и лапки (с сильно развитой присосковидной пульвиллой второго членика), изогнутости и поперечной бороздчатости бедра и голени средних и задних ног, вследствие чего волосовики *Gliricolinae* (Amblycera) получили способность удерживаться на волосах (и ползать), обхватывая их ногами или защемляя между голенью и бедром одной и той же ноги. Изменения в устройстве ног, направленные к закреплению в покрове, встречаются также в некоторых других группах паразитических членистоногих. Примером могут служить те же вши, удерживающиеся на волосах подобно тому, как это делают *Trichodectidae*, и некоторые перьевые клещи, обладающие зажимательным аппаратом различной конструкции.

Эффективность закрепления пухоедов Ischnocera на волосах и перьях чрезвычайно усиливалась (в связи с упомянутым выше смещением ротового аппарата на нижнюю поверхность головы и образованием ротового желобка) благодаря использованию паразитами для этой цели в качестве зажимающего аппарата наклонно поставленных верхних челюстей. Удерживанию и передвижению пухоедов в оперении и шерсти несомненно способствует также часто хорошо развитая хетотаксия, ибо щетинки, помимо выполнения сензорных функций, в известной степени могут, вследствие «сцепления» с пером или волосом, предохранять паразитов от стряхивания хозяином и благодаря тому, что большей частью направлены назад, содействовать их движению вперед.

В условиях обитания в убежищах теплокровных и паразитической жизни в покрове хозяина у пухоедов, как и у вшей, значительную редукцию (иногда даже до полного исчезновения) претерпевали также глаза, что сопровождалось, как правило, развитием отрицательного фототаксиса, и, вероятно, усики, количество члеников которых уменьшалось до пяти, т. е. до более примитивного числа их у современных пухоедов и вшей.

Все те изменения, которые испытывали в своем становлении и развитии предки более или менее крупных, ныне живущих группировок пухоедов, наглядно показывают, что ведущим фактором в эволюции этих паразитов является эволюция покрова животных-хозяев, отличающегося вообще чрезвычайным структурным разнообразием. Перейдя к постоянному паразитизму исключительно на теплокровных, пухоеды превратились, таким образом, в специфичных для них паразитов, дальнейшая эволюция которых оказалась тесно зависящей от эволюции хозяев. Дифференциация покрова теплокровных и сопутствующие изменения его физических и биохимических свойств влекли за собой адекватные приспособительные изменения пухоедов при освоении ими разных по своим условиям стаций обитания. Пухоеды Amblycera, сохранившие способность к быстрому передвижению, развивались в условиях меньшей приуроченности к отдельным участкам тела хозяина, что нашло свое отражение в менее резкой дифференциации внутри отдельных их группировок. Смена первичного пищевого режима на питание кровью, характерное для некоторых Amblycera, произошла независимо в отдельных группах в связи с переходом их к жизни преимущественно на поверхности кожи. И, по всей вероятности, переход кровососущих пухоедов *Piagetiella* к паразитированию в глоточном мешке хозяев, т. е. от наружного паразитизма к внутреннему, возник уже вторично, на почве нового пищевого режима. Узкая региональная локализация многих птичьих Ischnocera наложила на них черты большей групповой дифференциации, выразившейся, в частности, в соответствии формы и величины тела величине и структуре перьев, яркими примерами чему служат такие крайние морфологические типы, как короткие, коренастые *Philopterinae*, живущие на более коротких и узких перьях головы и шеи, и удлиненные, «палочковидные» *Lipeurinae*, обитающие на более длинных и широких крыловых и спинных перьях, где они могут укрываться и откладывать яйца между бородками, как это делают и перьевые клещи.

Если с начала эоцена происходили, как полагают, расцвет прогрессивных групп млекопитающих и резкая смена фауны птиц за счет появления летающих форм, чему должна была предшествовать полная дифференциация оперения, то эти изменения в эволюции теплокровных оказались сильным толчком и в эволюции пухоедов. Морфо-биологические изменения теплокровных в процессе их эволюции обусловили большое разнообразие форм пухоедов, как это демонстрирует их современная фауна. Можно сказать, что число видов пухоедов на данном виде хозяина в основном находится в тесной зависимости от степени дифференциации его покрова, т. е. образования неодинаковых для паразитов по своим условиям стаций обитания. Показательный пример в этом отношении представляют бескилевые птицы и пингвины с их однообразным оперением, обладающие, в противоположность птицам других групп, единичными видами перовиков.

Морфо-биологические изменения, обусловившие постоянный паразитизм пухоедов, привели к тому, что расселение этих бескрылых па-

разитов могло происходить исключительно путем переползания, главным образом в условиях тесного контакта хозяев. Столь прочно установившиеся хозяйно-паразитные отношения естественно исключили собственно географическое распространение пухоедов, ограничив его распространением хозяев, определяемым внешними, ландшафтными и биоценотическими факторами. Широкому расселению теплокровных, от Арктики до Антарктики, должно было сопутствовать и расселение их постоянных эктопаразитов, в том числе пухоедов, если они могли приспособиться к новым климатическим условиям.

Миграция пухоедов с одного вида хозяина на другой может осуществляться двояким путем: прямым, т. е. в любых случаях контакта животных-хозяев, и косвенным, в результате, к примеру, форезии паразитов или купанья разных видов птиц в одних и тех же пылевых ваннах. Однако, несмотря на возможные разнообразные пути миграции, явление гостепаразитизма у пухоедов оказывается в общем довольно редким, как это показали исследования фауны пухоедов с птиц Талыша, Барабинских озер и Таджикистана (Благовещенский, 1940б, 1948б, 1951б), а также анализ сборов птиц, содержавшихся в неволе, т. е. в обстановке, более благоприятной для обмена чуждыми паразитами (Clay et Rothschild, 1938—1939). Объяснение редкости этого явления следует искать, мне кажется, в биологии животных-хозяев и специализации их пухоедов. Биологические видовые особенности хозяев (изолированное гнездование, поведение и т. д.) ставят в известной степени естественную преграду встречаемости и, следовательно, возможности взаимного обмена паразитами. Исключением, безусловно, являются хищники, специфическое питание которых влечет за собой большую возможность попадания на них пухоедов их жертв.

Жизненные требования паразита, сложившиеся в процессе адаптации к хозяину, могут быть очень специализированными, так что попавший на чуждого хозяина паразит, не найдя на нем соответствующих условий для своего существования, вскоре же погибает, оказавшись неспособным прижиться. Экспериментальные исследования факторов, определяющих специфичность пухоедов (стр. 145), к сожалению, пока еще очень скудны и недостаточны. В подобных опытах куриный перовик (*Cuclotogaster heterographus*) поедал перья цапли *Butorides virescens virescens* (Wilson, 1934), а голубиный перовик (*Columbicola columbae*) — перья фазана (Eichler, 1936), но, несмотря на это, они все же погибали, что указывает как будто на наличие физиологического барьера в питании этих видов паразитов. Попытки заражения собачьим волосовиком (*Trichodectes canis*) кошки, морской свинки, теленка и домашнего голубя (*Columba livia domestica*), а голубиным перовиком (*Columbicola columbae columbae*) домового сыча (*Athene noctua*) оказались безуспешными. Но на лисице (*Vulpes vulpes*) собачий волосовик (*T. canis*) прижился и интенсивно размножался, так что популяция паразита увеличилась за 80 дней в 70 раз (Eichler, 1940d). По другим наблюдениям, тот же волосовик держался некоторое время (2—3 недели) на морской свинке, хотя не давал потомства, а *Trimenopon jenningsi*, *Gliricola porcelli* и *Gyropus ovalis*, волосовики морской свинки, поселялись также на крысах. *Eomenacanthus stramineus* и *Goniodes meleagridis*, перовики домашнего индюка (*Meleagris gallopavo domesticus*), переходят на молодых фазанов (*Phasianus colchicus*), воспитанных индейками (по сборам Альбовой 1940 г.). Куриный перовик (*Lipeurus caponis*) приживается на выведенных курами фазанах, куропатках и цесарках (Clay, 1949b). В связи с этими фактами можно было бы

ожидать, что птицы-гнездовые паразиты, воспитанные приемными родителями, должны были бы иметь и их пухоедов, но в действительности мы сталкиваемся с противоположными данными. Так, известная многохозяйным гнездовым паразитизмом за счет воробьиных наша обыкновенная кукушка (*Cuculus canorus*) обладает тремя видами пухоедов, относящимися только к свойственным кукушкам родам, и, напротив, североамериканский трупиал *Molothrus ater ater*, столь же многохозяйный гнездовой паразит воробьиных, имеет пухоедов, регулярно встречающихся на приемных родителях и представляющих собой многохозяйные виды (Geist, 1935).

Случаи успешного экспериментального заражения пухоедами и перехода их на чуждых хозяев, воспитанных приемными родителями, обычно объясняют близким родством хозяев. В противоречии с этим находятся другие случаи, свидетельствующие о том, что тесные филогенетические связи хозяев не могут играть роли в заражении их несвойственными им пухоедами. Так, упомянутый выше волосовик *Heterodoxus spiniger*, нормальными хозяевами которого являются австралийские сумчатые, встречается также на койоте, шакале, оцелоте (*Oncifelis salinarum*) и, вероятно, лишь совсем недавно поселился на домашней собаке, с которой уже широко распространился за пределы Австралии. Среди перовиков *Perineus*, строго ограниченных буревестниками (Tubinares), один вид обосновался на одном из поморников, близких по фауне пухоедов к чайкам. Волосовики *Gyropidae*, распространенные в Неотропической области, паразитируют преимущественно на грызунах, но встречаются также на копытных и приматах (Ewing, 1924). На представителях двух последних отдаленно родственных отрядов млекопитающих обитают, насколько известно, очень немногие виды волосовиков *Gyropidae*. Это может говорить за то, что эволюция их сопровождалась миграцией с грызунов на копытных и приматов. Такое предположение находит подкрепление в том, что эти паразиты не известны ни с приматов и копытных Старого Света, ни с неарктических копытных. Они отсутствуют на неотропических экзотических приматах и копытных, что едва ли могло иметь место при сопряженной эволюции паразита и хозяина. Приведенные случаи указывают также на то, что миграция пухоедов на новых хозяев совершалась и в далеком прошлом, и на современном этапе их эволюции.

Сопоставление упомянутых примеров приводит к тому мнению, что необходимой предпосылкой к успешному поселению паразита на новом хозяине служит сходство условий среды обитания. Именно пухоеды могут приживаться и развиваться на чуждом хозяине, если они находят на нем условия, отвечающие или близкие их жизненным требованиям, связанным прежде всего с функциями питания, размножения, передвижения и закрепления в покрове. Этим, очевидно, и объясняются все известные случаи вторичного заражения пухоедами как близко родственных, так и филогенетически далеких друг от друга хозяев. Несомненно, что общность биотопов и сходство физических и биохимических свойств покрова хозяев неоднократно приводили к вторичному заражению их пухоедами в пределах одного и того же или разных отрядов.

Возможности расселения пухоедов на новых хозяев должны быть все же ограничены как вследствие видовой биологической изоляции птиц и млекопитающих, так и благодаря далеко зашедшей адаптации паразитов, ведущей к развитию у них строгой (узкой) видовой специфичности. Под специфичностью я понимаю амплитуду жизненных требований вида паразита, слагающихся и изменяющихся в процессе его эволюции, сопутствующей

эволюции хозяина. Относительная (широкая) специфичность отражает экологическую пластичность паразитов, т. е. способность обитать более чем на одном хозяине. Развитие узкой видовой специфичности естественно должно было вести, хотя быть может и не всегда, в случаях эволюционного угасания хозяев к вымиранию их паразитов, в частности пухоедов.

Общая картина распространения пухоедов по хозяевам равным образом показывает относительный характер сопряженной эволюции этих паразитов и их хозяев. Оба подотряда пухоедов встречаются как на птицах, так и на млекопитающих, причем Amblycera паразитируют на сумчатых, грызунах, парнокопытных, приматах и большинстве отрядов птиц, тогда как Ischnocera имеют более широкий круг хозяев — неполнозубых, грызунов, хищных, даманов, парнокопытных, непарнокопытных, приматов и все отряды птиц. Что касается распространения семейств, то пухоеды *Menoponidae* живут на сумчатых, грызунах и многих отрядах птиц; *Laemobothriidae* — на хищных птицах (Accipitres), пастушках (Ralli), трубачах (Grues: *Psophiidae*), пастушковых журавлях (Grues: *Aramidae*), ибисах (Gressores: *Plegadidae*) и гоацине (Rasores: *Opisthocomus*), на воробьиных (Passeres) и колибри (Macrochires: Trochili); *Gyropidae* — на грызунах, парнокопытных и приматах; *Philopteridae* — на всех отрядах птиц и на лемурах; *Trichodectidae* — на неполнозубых, грызунах, хищных, даманах, парнокопытных и непарнокопытных. Роды пухоедов ограничены одним отрядом (иногда семейством или родом) или несколькими отрядами животных-хозяев. Например, *Dahlemhornia* паразитирует только на эму (Casuarii: *Dromiceiidae*); *Meromenopon* — на щурках (Coraciae: *Meropidae*); *Pectinopygus* — на веслоногих (Steganopodes); *Anatoecus*, *Anaticola* и *Trinoton* встречаются на гусиных (Anseres: Lamellirostres) и фламинго (Gressores: *Phoenicopteridae*); *Saemundssonia* — на куликах (Limicolae), чайках (Lari), чистиках (Alcae), буревестниках (Tubinares), фаэтонах (Steganopodes: *Phaëtontidae*) и журавлиных (Grues: *Gruidae*); *Colpocephalum* — на куриных (Rasores), голубях (Columbae), кариамах (Cariamae), гусиных, веслоногих, голенастых (Gressores), хищных птицах, совах (Striges), дятлах (Picariae: Pici) и воробьиных; *Menacanthus* — на тинаму (Crypturi), куриных, турако (Cuculi: *Musophagae*), удодах (Upupae: *Upupidae*), дятловых (Picariae: *Picidae*), бородатках (Picariae: *Capitonidae*), туканах (Picariae: *Rhamphastidae*) и воробьиных. Среди пухоедов имеются как строго специфичные виды, свойственные одному виду или даже подвиду хозяина, так, хотя и реже, относительно специфичные виды, паразитирующие на двух и более видах хозяев одного и того же рода или разных родов, относящихся к одному семейству или даже к ряду семейств одного и того же отряда.

Обыкновенно принимают, что пухоеды характеризуются замедленной эволюцией, т. е. что они развивались не столь быстро, как их хозяева. Сравнительная оценка темпов эволюции постоянных эктопаразитов и их хозяев мне кажется принципиально неправомерной как несоответствующая сущности отношений между хозяином и паразитом. Обе эти категории животных не эквивалентны, каждая из них исторически развивалась в разных и собственных направлениях. Морфологические эволюционные изменения организма, как внешнее выражение изменений его физиологических свойств, типа обмена веществ, являются закономерным результатом опосредования организмом изменившихся условий среды обитания в форме, необходимой для его существования. Но как у паразита, так и у хозяина эти изменения особые, не соизмеримые, не адекватные. Поэтому едва ли можно говорить о замедленном темпе эволюции постоянных экто-

паразитов сравнительно с эволюцией их хозяев. Эволюция паразита, основным направлением которой является приспособление к существованию в меняющейся по своим условиям специфической среде обитания, всегда лишь сопутствует эволюции хозяина. Богатый видовой состав фауны пухоедов сам по себе свидетельствует против возможности явления «заторможенного» видообразования, которого объективно быть не может.

Разработка систематики постоянных эктопаразитов и их хозяев еще не вполне объективна по своим критериям за недостаточностью методов изучения. Такое положение своеобразно преломляется в вопросе о темпах эволюции постоянных эктопаразитов и их хозяев. Если один систематик теплокровных принимает данное животное за вид, а другой за подвид, то, при наличии свойственного этому животному вида паразита, последнего следовало бы считать в первом случае эволюционировавшим параллельно со своим хозяином, а во втором — опередившим его в своем развитии. Если же тот же вид паразита признается другим систематиком за подвид, то последнего следовало бы считать в том же первом случае эволюционно отставшим от хозяина. Само собой разумеется, что такого рода сопоставления вряд ли могут быть рациональными.

Эволюционная дифференциация пухоедов преимущественно такова, что не затемняет принадлежности этих паразитов к определенным морфологическим группам, специфичным для определенных систематических групп хозяев. Отсюда следует, что наличие родственных связей между пухоедами принципиально может быть показателем родства между их хозяевами, особенно ценным в тех случаях, когда филогенетические отношения хозяев, вследствие резкой эволюционной модификации, стали неясными. Принятие во внимание паразитологического критерия (характер фауны пухоедов) может быть полезным в качестве вспомогательного аргумента при комплексном рассмотрении филогении животных-хозяев и зоогеографических вопросов. Совершенно ясно, однако, что такой филогенетический аргумент имеет большее значение, если он вытекает из факта паразитирования на данных хозяевах не одного, а большего числа одних и тех же родов пухоедов, не говоря уже о том, если он еще к тому же подкрепляется паразитированием на тех же хозяевах одних и тех же родов других групп наружных и внутренних паразитов. Этот аргумент приобретает убедительность при том условии, если будет исключена вероятность вторичного заражения хозяев, прерывистого распространения пухоедов (вследствие ли еще недостаточности фактических данных или вымирания на отдельных группах хозяев первоначально широко распространенных родов) и параллельной их эволюции. Рамки использования в систематике и зоогеографии особенностей взаимоотношений паразита и хозяина естественно будут все более четко определяться по мере расширения познания фауны пухоедов на основе более глубокого систематического исследования их, особенно в отношении родовой классификации.

Мысль о возможности привлечения распространения пухоедов (и вшей) по хозяевам в качестве паразитологического критерия филогенетических связей последних была выражена Келлогом (Kellogg, 1896a—1914), причем более определенно в его последней работе: «Тезис, который я поддерживал на основании положений, представляемых птичьими пухоедами, я теперь желаю проверить положениями, представляемыми пухоедами и вшами млекопитающих. Этот тезис в кратких словах заключается в том, что распределение этих бескрылых постоянных эктопаразитов по хозяевам управляется более генетическими отношениями хозяев, чем их географи-

ческим ареалом или какими-нибудь другими экологическими условиями. Факт, доказанный обильными случаями, что два вида хозяев совершенно отличного географического ареала и лишенные возможности контакта, который допускал бы миграцию бескрылых паразитов с одного на другой, могут иметь, тем не менее, один или более паразитических видов, общих для них обоих, связан почти всегда с другим фактом, что эти общие хозяева генетически тесно связаны. Они очень часто того же рода или близко родственных родов; они почти несомненно всегда того же подсемейства или семейства. Объяснение возможности и действительности этого интересного распределения по хозяевам я нахожу в гипотезе, что общий паразитический вид продолжал оставаться неизмененным от общего предка теперь расходящихся, но родственных форм хозяев». И далее, в связи с этим тезисом он пишет, что «распределение паразитов может поэтому часто иметь ценное значение касательно генетических отношений животных, чьи генеалогические связи находятся в процессе установления». Этой же идеей проникся Гаррисон (Harrison, 1911—1928), пытавшийся, как и Келлог, применить ее на ряде примеров, в отношении которых современная систематика внесла существенные коррективы.

Исследования (ряда авторов и личные) распространения пухоедов по хозяевам дают следующие основные указания на вероятные филогенетические связи последних.

Взгляд на родство африканских страусов (Struthiones) и американских нанду (Rhea) поддерживается фактом паразитирования на них специфического рода *Struthiolipeurus*. Этот взгляд подкрепляется также наличием общих этим группам птиц перьевых клещей (*Pterolichus bicaudatus*, *Paralges pachycnemis*) и цестоды (*Houttuygnia struthiocameli*).

Нахождение перовиков *Rallicola* на киви (Apteryges) и пастушках (Ralli) служит доводом в пользу предположения о родственной связи между этими группами птиц.

Встречаемость перовиков *Anatoecus*, *Anaticola* и *Trinoton* только на гусиных (Anseres) и фламинго (Gressores: *Phoenicopteridae*) говорит о близости фламинго к гусиным.

Распространение перовиков *Saemundssonia*, *Quadraceps* и *Austromenopon* на куликах (Limicolae), чайках (Lari) и чистиках (Alcae), а перовиков *Saemundssonia* и *Austromenopon* также и на фаэтонах (Steganopodes: *Phaëtontidae*) подтверждает мнение о родственных отношениях упомянутых групп хозяев.

Паразитирование перовиков *Quadraceps* и *Austromenopon* на теневых цаплях (Gressores: *Scopidae*) может говорить о более тесном родстве этих птиц с куликами (Limicolae).

Своеобразие фауны перовиков гоацина (*Opisthocomus*), обычно относимого в качестве подотряда к куриным (Rasores), предполагает обособленное положение его среди птиц. Из свойственных гоацину пяти родов перовиков ни один не встречается на собственно куриных (Alectores) и четыре — ни на каком другом отряде.

С куриными (Rasores) генетически связаны турако (Musophagae), рассматриваемые как подотряд кукушек (Cuculi), голуби (Columbae) и, возможно, тинаму (Crypturi) и пингвины (Sphenisci).

Совы (Striges) ближе к хищным птицам (Accipitres), чем к козодоям (Caprimulgi).

Пастушки (Ralli), пастушковые журавли (Grues: *Aramidae*), трубачи (Grues: *Psophiidae*), лапчатоноги (Heliornithes) и кагу (Rhynocheti) более близко родственны друг к другу, чем к журавлиным (*Gruidae*).

С воробьиными (Passeres) более тесно связаны дятлы (Picariae: Pici), трогоны (Trogones) и момоты (Coraciae : *Momotidae*), менее тесно — колибри (Macrochires: Trochili), щурки (Coraciae: *Meropidae*) и туканы (Picariae: *Rhamphastidae*).

Паразитирование волосовика *Holakartikos* на центральноазиатском нахуре (*Pseudois nahoor*), относимом чаще к баранам, является доводом в пользу существования генетической связи между нахуром и козлами.

Метафизическая концепция Келлога — Гаррисона, в основе которой лежит идея «филогенетического детерминизма», поддерживается в настоящее время среди зарубежных исследователей пухоедов, особенно Эйхлером (Eichler, 1940d, 1942, 1949a). Этот автор считает, что «родственные отношения хозяев могут быть обычно непосредственно выведены из систематики их постоянных паразитов» (правило Фаренгольца), что «относительный филогенетический возраст хозяина может быть обычно выведен непосредственно из степени организации их постоянных паразитов» (правило Шидата) и что «чем больше данный хозяин заражен различными родами паразитов, тем шире должна быть группа, к которой этот хозяин относится». Методологическая неправильность упомянутой концепции, критически рассмотренной Марковым (1948, 1953) и Дубининым (1950в), заключается в признании неизменности специфичности паразитов и отрыве филогенеза от условий внешней среды. Характер распространения по хозяевам и явление «сопряженных видов» (Догель, 1949а) указывают на то, что в эволюции паразитов и их хозяев «филогенетический параллелизм» имеет весьма относительное значение, т. е. филогения хозяев не является ведущим фактором в эволюции паразитов, как это показано на многих примерах отечественными исследованиями. Эволюция пухоедов, а равно и других групп постоянных эктопаразитов, как было упомянуто, не может ни отставать от эволюции хозяев, ни опережать ее, ни идти с ней параллельно. Она только сопутствует эволюции хозяев, будучи обусловленной характером изменения внешней для паразитов среды, влияющей на изменения их жизненных требований.

ВЛИЯНИЕ НА ХОЗЯЕВ И ИХ РЕАКЦИЯ

Пухоеды, как было упомянуто, не могут существовать вне организма своих хозяев, но для последних они не являются полезными или безразличными сожителями, какими их считали раньше. Хозяева служат пухоедам постоянной средой обитания и необходимым источником пищи. На этой почве отношения между первыми и вторыми носят противоречивый характер. Влияние пухоедов и реакция их хозяев выражаются прямым и косвенным путем. Однако изучение их еще недостаточно, поэтому весьма желательны специальные наблюдения над более интимными сторонами отношений между этими паразитами и их хозяевами.

Питаясь кожными дериватами или кровью, пухоеды всегда повреждают покровы животных. Перовики могут нацело поедать пуховую часть пера, а иногда даже все опахало, отгрызая лучи и бородки, и развивающееся перо; они могут проделывать в опахалах просветы или дырочки, выедая смежно расположенные лучи, и прогрызать отверстия в стволе (например, *Actornithophilus patellatus*), где поедают душку очина и сердцевину стержня пера. Волосовики, нормально питающиеся ороговевшим эпидермисом и кожными выделениями, способны случайно в процессе своей жизнедеятельности подгрызать и даже перегрызать волос. Повреждения кожи волосовиками и перовиками обычно на глаз незаметны, но, насколько известно, пухоеды *Piagetiella* и *Heterodoxus* в случаях скоплений могут производить глубокие повреждения тканей. Перовики *Piagetiella*, локализующиеся в ротовой полости хозяина обыкновенно группами, своими ротовыми органами нарушают целость слизистой оболочки, подлежащих тканей и кровеносных сосудов, вследствие чего образуются кровоточащие ранки, величиной до 2—3 см, естественно нагнаивающиеся при попадании в них гноеродных бактерий (Kellogg, 1896a; Дубинин, 1947). На Яве у собак на спине наблюдали большие плешины и производимые волосовиками *Heterodoxus* крупные кровоточащие, гноящиеся раны, в которых эти паразиты жили в большом количестве (Thompson, 1939).

Своим передвижением в оперении или в шерсти, повреждением их и поранением тканей пухоеды, как постоянные эктопаразиты, могут вызывать у животных более или менее непрерывное раздражение и зуд кожи, степень интенсивности которых зависит от вида паразита и численности его популяции.

Слабое заражение внешне совсем или почти не проявляется, тогда как симптомом сильного заражения часто бывает беспокойное поведение животных. Сильная инвазия отрицательно влияет на общее состояние животных, особенно молодых, и в таком случае пухоеды домашних животных приобретают хозяйственное значение, хотя ущерб, наносимый этими паразитами, экономически оценить трудно. Если ослабленное состояние животных, вследствие заболевания или недостаточного питания

и негигиеничного содержания, может способствовать массовому размножению пухоедов, то и, обратно, обилие этих паразитов может способствовать ослаблению животных и, соответственно, предрасположению их к заболеваниям. Высокая интенсивность заражения вредно отражается на откорме животных, так как у них из-за испытываемого от пухоедов раздражения позыв на корм понижается и они могут даже терять в весе. С этим же связываются понижение яйценоскости у кур и нарушение нормального роста цыплят. Исследование крови у двух групп цыплят одного выводка, одна из которых содержалась свободной от эктопаразитов в течение 30 дней, в то время как другая оставалась зараженной различными видами перовиков, показало, что сильное заражение этими паразитами не связано со сколько-нибудь заметной анемией (Olson, 1935). Причиняемое перовиками беспокойство иногда побуждает наседок даже оставлять гнезда, что при чрезмерно длительном их отсутствии не может не оказывать отрицательного влияния на вывод цыплят. В результате защитной реакции животных (стр. 153) на раздражение пухоедами возможны разного рода ранения кожи (расчесы, надкусы и пр.) и ее вторичные заболевания. Кожные повреждения сами по себе представляют хорошие пути проникновения в организм животного патогенных микроорганизмов и, кроме того, могут вызывать выпадение или сваливание шерсти, что, в частности, у пушных зверей ведет к снижению товарного качества меха.

Однако не всегда даже сильное заражение пухоедами сопровождается внешними симптомами беспокойства хозяев. Больные животные слабо или вовсе не реагируют на заражение, у них часто наблюдается увеличение популяции пухоедов, отчасти вследствие резкого или полного упадка защитной реакции. Предполагают, что в результате понижения резистентности у колумбийского чернохвостого оленя (*Odocoileus hemionus columbianus*), тяжело зараженного червями *Oesophagostomum*, сильно повышается размножение пухоедов *Tricholipeurus*, возможно из-за витаминной недостаточности (Cowan, 1946). Дача телке больших доз витаминов A и D не оказывала влияния на заражение ее волосовиком *Bovicola bovis* и вшами *Linognathus vituli* и *Haematopinus eurysternus* (Matthysse, 1946). В эпилепсии Броун-Секара морской свинки (Pagniez и др., 1934) главную роль играют волосовики *Gyropus ovalis* (Galliard, 1934), хотя механизм действия их в конституции эпилепсии остается еще неясным. Возможно, что заражение иногда зависит от резистентности породы или привычек животных. Ввезенные нежные расы голубей гораздо больше страдают от *Columbicola columbae*, чем сильные, давно акклиматизировавшиеся расы (Girard, 1859). Белые голуби менее резистентны к заражению перовиками, вероятно благодаря более слабой конституции (Stenram, 1956). Джерсейская порода крупного рогатого скота, обладающая жирной кожей, значительно менее инвазируется волосовиками *Bovicola bovis*, чем голштинская, с сухой кожей (Shull, 1932). Наряду с этим мнением есть указания на отсутствие у крупного рогатого скота заметных породных различий в упомянутой резистентности (Babcock a. Cushing, 1942). Куры легхорн более устойчивы к сильному заражению перовиками (*Eomenacanthus stramineus*, *Menopon gallinae*) по сравнению с курами род-айленд (Ritcher a. Insko, 1948). Обычно слабое заражение волосовиками кошек (*Felidae*) связывают также с их привычкой к опрятности (Eichler, 1936).

Все эти наблюдения дают основание предполагать, что воздействие пухоедов на животных зависит как от типа питания, локализации, актив-

ности передвижения и численности паразитов, т. е. их видовых особенностей, так и от индивидуальной чувствительности, резистентности и общего состояния хозяев, т. е. их физиологических особенностей.

Значение пухоедов как переносчиков болезней животных освещено еще очень слабо, но исследование этого вопроса должно представлять несомненный интерес в свете особенностей питания этих паразитов. Если для временных многохозяйных эктопаразитов возможен путь непосредственной передачи возбудителей от человека человеку, от животного человеку и от животного животному, то постоянные эктопаразиты потенциально способны лишь к поддержанию заражения среди своих хозяев. Только такую эпизоотологическую роль в основном могут играть пухоеды как постоянные эктопаразиты.

Известно, что волосовики собачий и кошачий (*Trichodectes canis* и *Felicola subrostrata*) служат одними из промежуточных хозяев цепня тыквовидного (*Dipylidium caninum*), обычного паразита собаки и кошки. Волосовики проглатывают попавшие на хозяина яйца цепня; отродившиеся из яиц онкосферы (шестикрючные зародыши) проходят из желудка, пробуравливаясь через его стенки, в полость тела этих насекомых и здесь развиваются в цистицеркоиды. Собаки и кошки чешут и лижут зудящие места тела и могут при этом проглотить зараженных цистицеркоидами волосовиков; в кишечнике собаки и кошки цистицеркоиды развиваются в половозрелых червей. Иногда цепень тыквовидный встречается у человека, преимущественно у детей. Заражение людей связывается со случайным проглатыванием ими, например с пищей, промежуточных хозяев цепня — зараженных цистицеркоидами блох *Ctenocephalides canis*, *Pulex irritans* или волосовиков (Павловский, 1946в). Также считают, что перовик *Dennyus minor* является промежуточным хозяином филярии малого стрижа *Cypselus affinis* (Dutton, 1905). В Туркмении Дубинин (1948а) наблюдал у лисы *Vulpes vulpes caragana* передвижение отдельных проглоттид *Dipylidium* по шерсти от ануса к корню хвоста и нападение на них здесь волосовиков *Trichodectes vulpis*. Благовещенский (1949) сообщает о находке личинки нематоды в основной части зоба у козьего волосовика *Bovicola caprae*. Такого рода указания позволяют предполагать участие и других пухоедов в качестве промежуточных хозяев плоских и круглых червей. Возможность переноса волосовиками *Bovicola equi* вируса инфекционной анемии лошадей (Семенов и Козлова, 1936) ставится под вопрос за неясностью гарантии в том, что в экспериментах отсутствовали вши (Павловский, 1948а). Известны находки пневмококков у волосовиков (*Gyropus*?) морской свинки, зараженной этими бактериями (Эпштейн, Сильверс и Экземплярская, цит. по Павловскому, 1948а), и риккетсий у некоторых пухоедов, например в пищеварительном канале у волосовика *Trimenopon hispidum*, паразита морской свинки, регулярного гемофага (Colas-Belcour et Nicolle, 1938). Из куриных перовиков *Eomenacanthus stramineus* выделен вирус восточного лошадиного энцефаломиелита (Howitt, Dodge, Bishop a. Gorrie, 1948). Предполагается, что перовики заражаются вирусом в результате активного питания кровью или пассивного, в случае наличия травматических ран, ссадин или проколов при питании, причиняемых другими членистоногими; благодаря этому упомянутый и другие виды перовиков могут быть важными переносчиками вируса среди птиц, особенно при отсутствии других переносчиков. В свете таких фактов весьма вероятно, что пухоеды могут заражаться не только поедая все, что им попадается попутно на пищевом субстрате, но и питаясь кожными дериватами и кровью. Поэтому вопрос

о возможности передачи и распространения пухоедами инфекционных и инвазионных заболеваний внутри популяций своих хозяев заслуживает дальнейшего исследования.

В общем паразитизм пухоедов, ослабляя организм хозяев, вредно влияет на их продуктивность, понижает их резистентность к заболеваниям и, таким образом, помимо нанесения прямого вреда, может косвенным путем способствовать потерям в хозяйстве.

Защитная реакция хозяина в отношении пухоедов внешне проявляется в форме активных действий. Вызываемые паразитами раздражение и зуд кожи заставляют млекопитающих чесать, тереть, кусать или лизать пораженные места, а птиц — рыться клювом в оперении, иногда даже вырывать перья и расклевывать кожу до крови, или, взъерошивая перья и взмахивая крыльями, «шумно» отряхиваться. Механически повреждая или удаляя пухоедов (и их яйца), животные тем самым частично освобождаются от них. При этом хозяин естественно может заглатывать паразитов, что и подтверждается находками их в пищеварительном канале животных, например *Bovicola ovis* в содержимом желудка овцы и *Saemundssonia gonothorax* в зобу чайки *Rissa tridactyla* (коллекция ЗИН АН СССР). С беспокойством и болью, причиняемыми пеликанам пухоедами *Piagetiella*, находимыми нередко в большом количестве в глоточном мешке хозяев, связывается периодически совершаемое птицами характерное движение (Дубинин, 1948). Пеликан выпячивает и сильно натягивает на выгнутую вперед шею глоточный мешок и, достигая таким образом открепления части паразитов, получает временное облегчение от зуда. Куриные и некоторые другие группы птиц, как известно, охотно купаются в пыли. Эта повадка птиц способствует ограничению заражения их наружными паразитами, на что указывают случаи обнаружения последних в пылевых ваннах. Проникая в оперенье, пыль может губительно действовать на пухоедов, оседая и закупоривая их дыхальца, или механически помогает удалению их при отряхивании птицы. Многим видам птиц свойственна также привычка «купаться» в муравейниках или схватывать муравьев клювом и водить ими по нижней поверхности маховых перьев. Вопрос о значении этого интересного явления до сих пор остается открытым. В частности, предполагают, что такое «муравейничанье» птиц представляет собой своеобразный способ защиты их против наружных паразитов, служащий для дезинсекции перьев муравьиной кислотой. Сама по себе эта кислота часто ядовита для насекомых. В опыте in vitro на опрыснутых 50%-й муравьиной кислотой перьях все перовики, главным образом *Eomenacanthus stramineus*, погибли в течение нескольких минут, тогда как опрыснутые чистой водой контрольные перовики оставались живыми (Eichler, 1936). Однако такие факты, как масса и густота перьевого покрова, различная зональная и региональная локализация пухоедов, едва ли могут говорить в пользу упомянутого предполагаемого значения «муравейничанья» птиц в отношении этих паразитов.

БОРЬБА

Пухоеды относятся к разряду таких вредных насекомых, в борьбе с которыми легко достигается полный эффект благодаря тому, что весь цикл развития их проходит на теле хозяев. Правильный выбор способа и тщательность обработки, последующий контроль и соблюдение зоогигиенических требований определяют успех лечебных и профилактических мероприятий.

Инсектициды употребляются в форме дустов, водных растворов, суспензий, эмульсий и мазей. Они не повреждают яйца пухоедов. Поэтому в случае, если тот или иной препарат не обладает свойством персистентности, необходима повторная обработка животных примерно через 2 недели. Выбор способа обработки зависит от состояния животных, погодных и хозяйственных условий. Сухой способ показан для любого времени года и всегда в отношении больных и молодых животных, тогда как влажный способ возможен только летом и в начале осени при благоприятной погоде. Опыливание животных производится с помощью опыливателей разного типа или путем нанесения инсектицида руками; опрыскивание — посредством опрыскивателей различных систем; обмывание или обтирание и нанесение мазей — мягкой щеткой или суконкой; купанье — в ваннах. Место для обработки должно быть изолированным и лишенным растительности. В целях предосторожности операторам следует быть в защитной одежде и, во избежание раздражения слизистой оболочки дыхательных путей и глаз, надевать респиратор и защитные очки.

Для борьбы с перовиками наиболее эффективны и удобны дихлордифенилтрихлорметилметан, известный под названием ДДТ, гексахлорциклогексан, или гексахлоран, фтористый и кремнефтористый натрий, серный цвет, пиретрум и препарат «СК-9».

ДДТ и гексахлоран рекомендуется применять в форме 5—12%-го дуста путем опыливания, из расчета 1—5 г на птицу в зависимости от ее величины, и в виде масляных или водных растворов. Перовики погибают в результате однократной обработки, так как эти препараты, длительно сохраняя свои токсические свойства после аппликации, убивают также вылупляющихся из яиц личинок.

Фтористый натрий обладает стойким инсектицидным действием, благодаря чему перовики могут быть уничтожены путем однократного опыливания или купанья птиц. Препарат не повреждает у птиц кожи или перьев. Химически чистый фтористый натрий имеет вид мелких кристаллов; технический препарат представляет собой тонкий белый порошок, содержащий 90—98% фтористого натрия, и более удобен для обработки.

Опыливание производится с таким расчетом, чтобы препарат был более или менее равномерно распределен по телу птицы. Для сохранения

избытка порошка при обработке птицу держат в широкой мелкой ванне на столике. Инсектицид должен быть рядом в открытой широкой посуде. Птицу придерживают одной рукой за основание крыльев, а другой рукой наносят между перьями близ кожи по одной щепотке препарата (количество вещества, захватываемое концами большого и указательного пальцев) на голову, шею, грудь, ниже анального отверстия, на хвост, каждое бедро и нижнюю поверхность каждого распростертого крыла и две щепотки на спину. Действие фтористого натрия сравнительно медленное, но обычно через 4—5 дней все перовики исчезают. Опыливание может быть проведено также с помощью опыливателя, и в таком случае перья у птицы следует взъерошивать. Эта операция требует присутствия второго лица для держания и поворачивания птицы. При данном способе обработки происходит большое распыливание инсектицида. Для уменьшения расхода препарат может быть смешан с механическим растворителем (дорожная пыль, тальк и др.) в отношении 1 : 2—4. На молодых цыплят (до полуторамесячного возраста) фтористый натрий может оказать губительное действие, поэтому обработку наседок следует производить до наступления вывода цыплят. Опыливание голубей эффективно, но для полного уничтожения перовиков рекомендуется купанье. Для птенцов голубей достаточно лишь очень легкого опыливания кожи (пальцами).

Опыливание необходимо проводить утром или днем и на чистом воздухе.

На обработку сотни птиц способом «щепоток» расходуется примерно 450 г технического фтористого натрия. При работе с помощником на опыливание одной птицы требуется 1—2 мин. Если используется опыливатель, то расход инсектицида значительно повышается и время, потребное для обработки птицы, в среднем несколько увеличивается. После опыливания птицы иногда страдают временным раздражением дыхательных путей, что выражается в затруднении дыхания и чихании, но эти последствия проходят через несколько минут. Обработанных птиц нужно выпустить на свободу для предотвращения возможного вреда от вдыхания инсектицида и содержать их вдали от птенцов, пока избыток порошка не будет стряхнут с перьев.

Купанье следует производить в теплый солнечный и безветреный день с таким расчетом, чтобы все птицы могли высохнуть до захода солнца. Для ванны используют деревянную посуду (оцинкованную раствор может повредить), наполняемую тепловатой водой на глубину, достаточную для свободного погружения птицы, и чтобы уровень жидкости не доходил до края на 15—20 см. На каждые 4.5 л воды берут около 21—28 г технического фтористого натрия, быстро растворяющегося при помешивании. По мере расхода жидкости, связанного с купаньем, ванну необходимо время от времени дополнять водой с соответствующим количеством инсектицида. Птицу погружают в раствор, удерживая ее левой рукой за оба крыла и оставляя голову вне жидкости, на время не более 20—30 сек. и правой рукой взъерошивают перья для лучшего проникновения жидкости; затем, окунув лишь на один момент голову, птицу вынимают из ванны и, дав раствору стечь с нее (в течение нескольких секунд), отпускают. На сотню птиц расходуется в среднем 147 г фтористого натрия. Так как у голубей оперение плотное, то для лучшего проникновения жидкости в раствор следует прибавить хозяйственного мыла из расчета примерно 21—28 г на 4.5 л воды; на купанье птицы достаточно 10—15 сек.

Кремнефтористый натрий употребляется так же, как и фтористый. Серный цвет наносится с помощью опыливателя. Для полного уничто-

жения перовиков, требуется около 2.7 г на 100 птиц. В опытных условиях у птиц после такой операции наблюдали лишь легкое шелушение кожи.

Пиретрум представляет собой измельченные в порошок цветы кавказской или персидской ромашки. Он довольно быстро теряет свои инсектицидные свойства. Применяется путем опыливания, в среднем по 4 г на птицу.

Препарат «СК-9» — густая черно-коричневая жидкость. Рекомендуется в виде 5%-го дуста (с тальком) для опыливания при расходе 10—15 г на птицу, в виде 1%-й водной эмульсии посредством опрыскивания, из расчета 20—30 мл на птицу и 0.2%-й водной эмульсии путем купанья.

Для борьбы с волосовиками более пригодны ДДТ, гексахлоран, пиретрум, нафталин, креолин и «СК-9». Два первых препарата рекомендуются в форме 5—12%-го дуста, при расходе 50—300 г на голову, в зависимости от величины и вида животных, в форме суспензий, эмульсий и мазей (для обработки ограниченных участков тела). Обработка пораненных участков кожного покрова противопоказана. Порошковидная смесь нафталина с тальком (1 : 1) применяется как пиретрум, путем опыливания. Креолин используется в форме 1—2%-й водной стойкой эмульсии для купанья, опрыскивания или обмывания. Препарат «СК-9» употребляется в виде 0.5%-й теплой (не выше 40°) водной эмульсии для купанья и 2%-й эмульсии для обмывания или обтирания. Купанье, обеспечивающее полное смачивание, производится в ваннах противоклещевого типа. Животное из входного загона ванны проходит по узкому деревянному коридору к краю бассейна и по короткому крутому спуску соскальзывает и погружается в ванну. Голову животного следует обязательно окунуть, если погружение было неполным. По трапу с другой стороны ванны животное поднимается наверх и, после того как с него стечет избыток жидкости, прогоняется в лишенный растительности выходной загон, где в течение некоторого времени обсыхает. Так как животные выносят на себе известное количество состава, то ванну нужно периодически дополнять водой с соответствующим количеством инсектицида или же опорожнять и вновь заряжать ее, если состав сильно загрязнен.

Одновременно с общей обработкой животных необходимы очистка и дезинсекция (например, 2—5%-й креолиновой эмульсией, аэрозолями ДДТ или гексахлорана) их помещений, гнезд, предметов ухода и упряжи. В подстилку гнезда рекомендуется также вносить дуст гексахлорана в количестве 5—10 г. Для птиц полезно устраивать пылевые ванны. Для ванны используется широкий ящик, наполняемый дорожной пылью и дустом ДДТ или гексахлорана в отношении 100 : 1, пылью и кремнефтористым натрием в отношении 3 : 1 или пылью с примесью золы и серного цвета. Ванну предпочтительно помещать вне птичника и лучше около строения на южной стороне под навесом.

Так как заражение домашних животных пухоедами обычно начинает усиливаться с осени, то обработка животных должна быть выполнена своевременно с таким расчетом, чтобы ко времени перевода на стойловое содержание они были свободны от паразитов. Для предупреждения нового заражения обязательны контроль и обработка (карантин) всех вновь поступающих в хозяйство животных.

Одним из звеньев профилактических мероприятий служит неуклонное соблюдение санитарно-гигиенических условий содержания животных. В тех случаях, когда животные в период стойлового содержания

находятся в тесных, загрязненных, плохо вентилируемых и плохо освещаемых помещениях, на недостаточном рационе и без должного ухода, создаются особо благоприятные условия для быстрого размножения и распространения постоянных наружных паразитов, в частности пухоедов. Поэтому важно обратить внимание на общую конструкцию помещений для животных и на систематическое выполнение зоогигиенических правил. Птичники, клетки, стойла, конюшни должны быть достаточно просторными, сухими, светлыми и вентилируемыми; их нужно регулярно и тщательно очищать от скапливающихся остатков. Насесты и гнезда лучше устраивать так, чтобы их можно было легко разобрать и убрать при очистке и дезинсекции птичника. Это важно, как известно, и при борьбе с персидским клещом (*Argas persicus*) и с обыкновенным птичьим клещом (*Dermanyssus gallinae*), обитающими обычно в щелях и трещинах насестов, гнезд и стен птичников. В стойлах и конюшнях необходимо устраивать перегородки или отдельные загоны. Повседневное внимание должно быть направлено на тщательный уход за чистотой самих животных и на их нормальный рацион. Напомним, к примеру, что обычно более внимательный уход за лошадьми обусловливает и значительно более редкие случаи заражения их пухоедами. Создание здоровых условий содержания животных уже само по себе способствует успешности борьбы с паразитами и предупреждает их размножение и распространение.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

СБОР И ХРАНЕНИЕ

Основным правилом паразитологического обследования является соблюдение условий, гарантирующих достоверность фактов, т. е. их полную научную ценность. К этим условиям при обследовании на эктопаразитов мелких наземных позвоночных животных прежде всего относится своевременная их изоляция. Такая изоляция совершенно обязательна для предотвращения рассеивания и возможного перехода наружных паразитов с одного хозяина на другого. С этой целью каждое животное сразу же после добычи следует помещать отдельно в плотный белый матерчатый мешочек с завязками или в бумажный конусовидный пакет головой вниз.

Для осмотра животное лучше класть в мелкую белую кювету, на белую клеенку или на лист плотной белой бумаги, что значительно уменьшает возможность незаметного для коллектора расползания паразитов. Перед этим с целью прекращения их активности (особенно активности блох и птичьих кровососок) в мешочек нужно положить на несколько минут ватный тампончик, смоченный хлороформом или серным эфиром. Так как часть паразитов обычно оставляет хозяина вскоре же после его смерти, то необходимо тщательно осматривать внутреннюю поверхность мешочка или пакета вслед за изъятием животного. Мелких животных, отловленных живыми, перед обследованием усыпляют одним из упомянутых выше веществ. Крупных диких животных лучше всего исследовать сразу на месте добычи или осматривать их шкуры непосредственно после снятия.

Домашние животные во время осмотра нередко проявляют беспокойство или даже сильное раздражение и пытаются избежать манипуляций человека, чем весьма затрудняют обследование, а иногда делают его вовсе невозможным. Поэтому нужно знать правила подхода к животным и проводить осмотр вместе с помощником.

При обследовании животных нужно собирать всех встретившихся на них эктопаразитов как во избежание смешения пухоедов, например со вшами или мелкими клещами, так и для изучения в целом фауны и динамики наружных паразитов отдельных видов хозяев.

Техника сбора пухоедов несложна. Следует только помнить о разнообразии мест расселения их на теле хозяев, сноровка же собирать паразитов приобретается на практике довольно быстро. Животных тщательно осматривают, перебирая волосы или перья в направлении от головы к хвосту, последовательно раздвигая и отводя их с помощью пинцета вперед. Маховые и рулевые перья дополнительно просматривают на свет; у веслоногих исследуют также ротовую полость (глоточный мешок). На животных часто встречается одновременно несколько видов пухоедов,

поэтому при осмотре необходимо стремиться к возможно более полному сбору паразитов, взрослых и личинок, и не ограничиваться снятием только наиболее крупных или лишь нескольких экземпляров, тем более, что некоторые виды сравнительно мелки, редки и малочисленны. В тех случаях, когда полный сбор по каким-либо причинам невозможен, количество пухоедов и их яиц обозначают условно (мало — до 10, умеренно — до 100, много — до 1000 и масса — свыше 1000). Снимают пухоедов с помощью тонкого пинцета. Перья и волосы с яйцами паразитов состригают тонкими кривыми ножницами, чтобы не повредить кожи животного, или выдергивают коротким рывком, захватив пинцетом основание волоса или пера.

На сухих шкурах животных можно находить оставшихся погибших пухоедов, обыкновенно Ischnocera. Сухие шкурки мелких животных исследуют путем легкого взъерошивания перьевого или волосяного покрова. Крылья слегка растягивают и производят ряд легких ударов в области кисти и предплечья. Эти манипуляции проделывают держа шкурку над кюветой, клеенкой или листом бумаги. Выпавших пухоедов собирают тонкой кисточкой. Так как при взъерошивании и постукивании нельзя удалить сильно закрепившихся паразитов, а также их яйца, то необходим дополнительный осмотр шкурки путем осторожного перебирания пинцетом волос или перьев. Сухие шкуры крупных животных исследуют таким же образом, как и свежедобытый материал. Что касается систематико-фаунистического значения единичных пухоедов, собранных со шкур, то необходимо учитывать возможность ошибки в отношении принадлежности паразитов к данному виду хозяина, поскольку при доставке животных обычным способом или обработке и хранении их шкур возможно переползание или механический перенос пухоедов с одного вида хозяина на другой.

Отделения пухоедов от перьев и, как и вшей, от волос можно достичь путем растворения кератина в щелочных растворах сульфидов (Buxton, 1934). Рекомендуется раствор 2% сульфида натрия и 2% гидроксида калия в воде. На 1 г волос или перьев достаточно 200 мл такого раствора. Материал кипятят или помещают в ванну с кипящей водой и держат до тех пор, пока он не будет легко фильтроваться. Ватманская бумага №3 допускает очень быструю фильтрацию и не портится от раствора. Хитиновые покровы паразитов раствором не повреждаются, но становятся прозрачными и трудно заметными. Поэтому объекты лучше смывать с фильтровальной бумаги струей дистиллированной воды и окрашивать в эозине (другие краски, как например фуксин и кармин, разрушаются следами остающегося в объектах реактива). При обработке материала, содержащего черный пигмент, который не проходит даже через грубую фильтровальную бумагу, объекты лучше удалять из раствора путем флотации. После растворения материала жидкость наливают в закупоренную отделительную воронку с жидким парафином и встряхивают. Объекты, смоченные парафином, всплывают с ним на поверхность, остающуюся внизу черную жидкость спускают через кран в дне воронки. Упомянутый химический метод отделения, по мнению Букстона, облегчает сбор паразитов при наличии большого материала и вместе с тем исследование их сезонной динамики.

Собранных с каждого хозяина паразитов помещают отдельно в небольшую плоскодонную пробирку или в пузырек с 70° спиртом, мало изменяющим паразитов, или — что хуже — с 4—5%-м формалином. Пробирки затыкают ватными тампонами и кладут в общую банку с той же консервирующей жидкостью. При отдельном хранении пробирки, как и пузырьки,

плотно закупоривают резиновыми или корковыми пробками. Такие пробирки и пузырьки со сборами лучше хранить в ящиках с вертикальными гнездами соответствующего диаметра.

Сборы с сухих шкур содержат в сухом виде или в спирту. Каждый сбор обязательно и тщательно этикетируют. На одной стороне этикетки (из плотной бумаги) четко пишут тушью или мягким простым карандашом место, время сбора и фамилию коллектора, а на обратной ее стороне — видовое название, пол и возраст хозяина и порядковый номер рабочего дневника. Этикетку вкладывают в пробирку или пузырек со сбором непосредственно после осмотра каждого животного.

Если определение животных-хозяев на месте не производится, то для последующего определения либо они должны быть сохранены в консервированном или мумифицированном виде, либо их шкурки (в крайнем случае у птиц — голова, нога и крыло, у мелких млекопитающих — голова, нога и хвост), снабженные точной этикеткой. В качестве консервирующих жидкостей употребляют 70° спирт или 4—5%-й формалин. Мумифицируют формалином той же крепости, для этой цели удобен шприц «Рекорд».

В рабочий дневник за соответствующим порядковым номером заносят все данные обследования животных на заражение наружными паразитами: время, стация и способ добычи (отстрел, отлов ловушками или живыми), вид, пол и возраст, состояние кожи, оперения или шерсти, степень упитанности и условия содержания животных, численность, локализация и поведение пухоедов, количество и места откладки их яиц, наличие или отсутствие других наружных паразитов и т. д.

Для изучения региональной фауны пухоедов и взаимоотношений их с окружающей средой необходимы серийные сезонные и возможно полные сборы этих паразитов, проводимые путем регулярных обследований животных (разного возраста) и их гнезд. Такие сезонные обследования в сочетании с параллельными наблюдениями над сезонными биологическими особенностями хозяина и его паразитов и над изменениями условий среды обитания хозяина дают ответ на ряд вопросов теоретического и практического значения, таких, как например состав и динамика фауны пухоедов, их локализация и распространение по хозяевам, гостепаразитизм и форезия, динамика заражения животных, влияние паразитизма пухоедов на хозяина, влияние на пухоедов хозяина и условий среды его обитания.

ВОСПИТАНИЕ

Исследования пухоедов, связанные с необходимостью воспитания их вне хозяина, могут быть успешными, если при содержании этих насекомых будут приняты во внимание их специфические особенности и гигротермические условия их естественной среды обитания.

Тот факт, что пухоеды являются постоянными эктопаразитами теплокровных животных, говорит о сравнительно высокой температуре среды обитания, потребной для развития этих насекомых. Как известно, у птиц температура тела в среднем равна 42°, у млекопитающих — 39°. На разных частях тела животных она варьирует, так же как и в разных зонах покрова, где гигро-термические условия находятся в зависимости от факторов внешней среды. Различия в зональном и региональном распределении пухоедов указывают на неодинаковые гигро-термические границы и оптимумы, определяющие возможность существования и развития

видов. Поэтому в процессе воспитания пухоедов в термостате необходимо экспериментально установить наиболее благоприятную температуру и влажность, исходя из определения гигро-термических условий их естественной среды обитания.

Судя по опытам некоторых авторов, оптимальные температуры для развития птичьих Ischnocera в термостате различны. Температура между 33 и 34° наиболее удовлетворительна для *Cuclotogaster heterographus*, обитающего у кур на перьях головы и шеи (Wilson, 1934). Для *Columbicola columbae*, живущего у голубя предпочтительно в области крыльев, более благоприятна температура 37°. При 33° метаморфоз сильно замедляется, причем личинки почти всегда погибали в течение 1—6 дней, хотя взрослые насекомые жили до 29 дней (Martin, 1934). По другим данным, воспитание *C. columbae* протекало нормально при 34.5° и 90%-й относительной влажности (Stenram, 1956). В условиях 35° (по-видимому, оптимальная температура) перовики *Brüelia vulgata*, собранные с воробья (*Passer domesticus*), жили неделями, а при 48° погибали за несколько часов (Barber, 1923). *Lipeurus caponis*, который держится у кур преимущественно на крыловых перьях, развивался при 32—33° (Wilson, 1939).

Указанные оптимальные температуры заметно не соответствуют предпочитаемым температурам, установленным для отдельных упомянутых видов с помощью специальных аппаратов той или иной конструкции. Так, в условиях нерегулированной влажности и отсутствия света предпочитаемая температура для *Cuclotogaster heterographus* оказалась равной 42.49°, тогда как средняя температура кожи на голове и шее хозяина — 41.5° (Bair, 1950); предпочитаемая температура для *Columbicola columbae* — 42.36° — почти соответствует температуре тела хозяина (Herter, 1942). Согласно наблюдениям Кончи (Conci, 1952), предпочитаемая температура для *Cuclotogaster heterographus* равна 35.5—36.5°, для *Columbicola columbae* — 36—37°, для *Goniodes gigas* — 37.5°, для *Menopon gallinae* — 39°, для *Menacanthus cornutus* — 42°. Положение о предпочитаемой температуре для *Columbicola columbae* находится в противоречии с положением об отсутствии у этого вида температурной чувствительности (Stenram, 1956), основанном на том, что в опытах с помощью альтернативной камеры температуры 17 и 35° не оказывали влияния на перовиков *C. columbae* при ориентировке их на пере.

Другим важным условием воспитания пухоедов вне хозяина является обеспечение их свойственной им пищей, основной род которой нетрудно установить путем исследования содержимого их зоба. Это условие легко разрешается в отношении Ischnocera, питающихся главным образом пером или ороговевшим эпидермисом (и выделениями кожи).

Для воспитания перовиков Ischnocera удобен стандартный термостат с электрорегулятором и с вентиляционными отдушинами (близ дна и у потолка). С целью поддержания влажности воздуха на дно термостата ставят стеклянные чашечки с водой. Живой материал собирают с живых, содержащихся в неволе, или со свежеубитых птиц. Пухоедов помещают, сообразно задаче исследования, попарно, самку и самца, или группами на перья, целые или нарезанные, в часовое стекло либо чашечку Петри или Коха. Можно, отрезав верхнюю часть пера, более мягкую основную часть прикреплять в центре часового стекла посредством пасты и подрезать бородки пера так, чтобы они не соприкасались с краями стекла (Wilson, 1934). Садки нумеруют и ставят в термостат. Для защиты от пыли и плесени их полезно покрывать стеклянными крышками. Перья лучше брать из области локализации данного вида на теле хозяина. После откладки

яйца самку и самца пересаживают на свежее перо в другой садок, а старое перо с яйцом этикетируют в соответствии с нумерацией данной пары (например, садок с первой парой — № 1, садок с первым яйцом— № 1—1). Наблюдения проводят не реже 4 раз в сутки с 6-часовым промежутком. В рабочем дневнике отмечают условия опыта, время откладки яиц, отрождения личинок и их линьки, а также результаты наблюдений над линькой, спариванием и поведением. Оболочки яиц и линочные шкурки сохраняют отдельно в сухом виде или в спирту, под соответствующим номером дневника.

Как было указано, опыт воспитания в термостате птичьих пухоедов Amblycera, таких, как *Menopon gallinae* и *Eomenacanthus stramineus*, оказался безуспешным (Wilson, 1934), возможно из-за неподходящих гигро-термических условий среды или пищи. Равным образом была неудачной попытка воспитания *Columbicola columbae* в коробочках с пером, прикрепленных к спине хозяина, так как птице всегда удавалось ослабить крепление коробочки, благодаря чему перовики ускользали (Martin, 1934). Безуспешность этих опытов, разумеется, не может исключать дальнейшую разработку методики воспитания пухоедов Amblycera вне хозяина и техники изолированного содержания пухоедов на теле животных. Дубинин (1947) содержал в течение 15—20 дней кровососущих *Piagetiella titan* в баночках, которые прикреплялись внутри и снаружи глоточного мешка и на спине пеликанов.

В лабораторных условиях (термостат) волосовиков *Trichodectidae* можно воспитывать в маленьких стеклянных чашечках, целлулоидных коробочках или часовых стеклах со свежим волосом, посыпанным высушенными пивными дрожжами (*Bovicola bovis*; Matthysse, 1946) или кожными соскобами и пекарскими дрожжами (*B. ovis*; Scott, 1952). В садок помещают определенное количество только что собранных волосовиков (самок и самцов), которых через 12—24 часа из садка выбирают. Личинок, отродившихся из отложенных яиц и слинявших в процессе метаморфоза, отсаживают в отдельные садки.

Определение продолжительности эмбрионального развития или всего цикла развития волосовиков возможно также путем экспериментального заражения ими животных-хозяев. Для этой цели могут быть использованы колпачки (Благовещенский и Павловский, 1935), примененные с некоторой модификацией при воспитании буйволиной вши (Благовещенский и Сердюкова, 1935). Колпачок состоит из опорного кольца и матерчатой части. Кольцо, шириной 5.5—6 см, делают из легко гнущегося металлического кружка диаметром 9—10 см; внутренний край кольца загибают на 0.5 см кверху бортиком, в котором пробивают мелкие отверстия с промежутками в 1 см; через эти отверстия к бортику пришивают матерчатую часть в виде короткого рукава с краевыми кантами, затягиваемого наверху тесемкой. Колпачок хорошо приклеивают, например, менделеевской замазкой к коже животного на гладких местах, со слабой «игрой» мышц; шерсть в месте наложения кольца тщательно выбривают, оставляя в центре лишь небольшой пучок. Через отверстие рукава на изолированный участок шерсти пускают известное число свежесобранных волосовиков (самцов и самок).

Спустя полдня—день всех их из колпачка удаляют. В случае определения периода эмбрионального развития отложенные яйца можно оставить для наблюдения открытыми. Способ свободного заражения опытных животных только что отродившимися личинками очень трудоемок и ограничивает наблюдения над продолжительностью личиночных стадий их минимальными сроками.

Получить личинок первой стадии Amblycera и Ischnocera нетрудно, если содержать яйца пухоедов в термостате, приблизительно при температуре тела животных-хозяев, либо в пробирках, которые носят в грудном кармане или в матерчатом патронташе. Патронташ представляет собой пояс, сшитый из тонкой бельевой ткани, с гнездами для небольших плоскодонных пробирок; сверху гнезда прикрываются тканевой покрышкой, закрепляемой свободным краем к поясу кнопками; с обоих концов патронташа отходят по две завязки для прикрепления пояса к телу (Благовещенский и Петров, 1935). Перья или волосы с яйцами пухоедов помещают в пробирки, которые завязывают мельничным газом или затыкают рыхлым ватным тампоном. Такие садки закладывают в гнезда патронташа и носят его в течение опыта на теле в области живота. Садки периодически просматривают, не реже чем через 6 час., и выбирают вылупившихся из яиц личинок.

ПРИГОТОВЛЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРЕПАРАТОВ

В отличие от многих других групп насекомых у пухоедов, как и у вшей, при высыхании происходит более или менее значительная деформация тела вследствие сморщивания кожных покровов. Это обстоятельство, как и небольшая величина паразитов, делает исследование их в сухом состоянии непригодным или очень ограниченным. Для подробного изучения наружного строения и определения необходимы препараты пухоедов in toto, ориентированных спинкой вверх и вниз, а часто и их деталей. Методика приготовления таких препаратов несложная.

Сохранявшийся в 70° спирту объект с целью дальнейшего постепенного обезвоживания проводят последовательно через спирты возрастающей крепости — 85, 95 и 100° (абсолютный алкоголь); для более быстрого проникновения спирта внутрь брюшко насекомого предварительно надкалывают острой иглой, лучше сбоку, не задевая щетинок и внутренних органов. В каждом из спиртов и в смеси абсолютного алкоголя и ксилола (1 : 1) объект выдерживают, в зависимости от его величины, в течение получаса—нескольких часов, после чего помещают для просветления в ксилол на такой же срок. При просветлении в гвоздичном масле объект переносят в него прямо из 95° спирта. Просветление мелких пухоедов в масле удобнее производить непосредственно на предметных стеклах. Устанавливают степень просветления, рассматривая объект на темном фоне; готовый препарат не должен иметь беловатых пятен, в противном случае его помещают вновь в 95 или 100° спирт. Прозрачный объект переносят в капле ксилола или гвоздичного масла на чистое предметное стекло и придают объекту желательное положение. Гвоздичное масло, в случае его применения, удаляют несколькими каплями ксилола. Затем на объект наносят стеклянной палочкой канадский бальзам и, поправив положение объекта, накладывают чистое покровное стекло. Чтобы придать покровному стеклу горизонтальное положение и не изменить давлением форму объекта, особенно более или менее крупного, следует подкладывать под углы этого стекла восковые «ножки» или под боковые его края полоски тонкой стеклянной трубочки. Уникальные экземпляры лучше заключать между двумя покровными стеклами, благодаря чему объект можно рассматривать под большим увеличением с обеих сторон. Для удобства манипуляций препарат вставляют в картонный или деревянный футляр с серединным вырезом.

Можно избежать процедуры проведения объекта через абсолютный алкоголь или масло, для чего объект помещают из 95° спирта в карболксилол[1] до полного просветления, затем в ксилол для удаления карболовой кислоты, после чего заключают в бальзам. Если насекомые сохранялись в формалине, то их промывают в трех-четырех порциях чистой воды в течение нескольких часов и потом обрабатывают описанным выше способом, начиная с 70° спирта.

Препарат обязательно и аккуратно этикетируют: на одном конце предметного стекла наклеивают этикетку с названием вида, пола и возраста животного-хозяина и указанием места, времени сбора и фамилии коллектора, а на другом конце — этикетку с названием вида, фазы развития и пола пухоеда и фамилии лица, определявшего паразита. Необходимо следить, чтобы при сушке препарат находился в горизонтальном положении, и добавлять бальзам по мере его усыхания. Для ускорения сушки препарат помещают в термостат или сушильный шкаф.

На тотальных препаратах пухоедов часто заметны сквозь покровы тела отдельные части внутренних органов. С целью приготовления препарата, не затемненного внутренними органами, объект обрабатывают горячим или, что предпочтительнее, холодным раствором едкого кали или натра. При горячей обработке объект помещают в пробирку, частично наполненную 5—10%-м раствором щелочи, и нагревают в течение нескольких минут (не до кипячения) для удаления плазматических частей, затем промывают в воде с прибавлением нескольких капель уксусной кислоты для нейтрализации щелочи и в одной-двух порциях чистой воды, после чего обрабатывают по указанной выше методике. В холодном растворе щелочи объект выдерживают, смотря по его величине, до нескольких часов или 1—2 суток. Этим же способом удобно обрабатывать собранный с сухих шкур или высохший консервированный материал. Сохранявшийся в спирту или в формалине объект перед обработкой щелочью следует хорошо промыть в чистой воде. На обработанных щелочью объектах более или менее хорошо просвечивают хитиновые части внутренних органов. Сухих пухоедов и личиночные шкурки можно размягчать, кратковременно выдерживая их сперва в смеси молочной кислоты и 96° спирта (1:1) и затем в чистой молочной кислоте; после расправления (на предметном стекле) объект промывают абсолютным спиртом.

Так как темное содержимое зоба, например темные частицы пера, раствором щелочи не обесцвечивается, то такое содержимое можно при необходимости удалить с помощью препаровальных игл, вытянув зоб через поперечный надрез в области заднегруди или первых сегментов брюшка.

В том случае, когда плазматические части в едком кали не разрушаются, внутренние органы можно извлечь посредством препаровальных игл, сделав для этой цели продольный односторонний боковой надрез брюшка на протяжении единичных сегментов, смотря по надобности и возможности, дорсально или вентрально. Как эту манипуляцию, так и препаровку нужных отдельных хитиновых частей — головы, ног, ротовых органов, гениталий и др. — легче и лучше производить на просветленном объекте в гвоздичном масле. Препарируют пухоедов ввиду сравнительно малой их величины под бинокуляром. Дальнейшую обработку деталей, вплоть до заключения в канадский бальзам, следует проводить на том же пред-

---

[1] Карбол-ксилол: раствор 22 г безводной кристаллической карболовой кислоты в 100 г чистого ксилола.

метном стекле во избежание потери их при переносе. Желательное для целей исследования расположение мелких частей на стекле сохранить нетрудно. Сначала объектам придают нужное положение в тонком слое бальзама, и только после того, как последний достаточно подсохнет, их заделывают в него окончательно. При подсушивании бальзама предметное стекло прикрывают от пыли, например часовым стеклом, время от времени проверяют и, если нужно, подправляют положение препарата.

Для получения более отчетливой картины строения нежных хитиновых частей объекты следует слегка подкрашивать спиртовым или водным кислым фуксином или эозином либо заключать в менее светопреломляющие, чем канадский бальзам, гуммиарабиковые смеси[1] или глицерин-желатину.[2] В гуммиарабиковую смесь хранившийся в спирту или в формалине объект можно переносить непосредственно из дистиллированной воды, но лучше промыть его еще в смеси глицерина с водой (1 : 1). Перед заключением в глицерин-желатину такой, выдержанный в воде, объект помещают последовательно в смесь глицерина с водой и в чистый глицерин до полного пропитывания, после чего переносят на предметное стекло. Далее небольшой кусочек глицерин-желатины расплавляют на покровном стекле, придерживая его высоко над пламенем спиртовой горелки и не допуская появления в смеси пузырьков воздуха. Затем покровное стекло быстро переворачивают и накладывают каплей смеси на объект, который также полезно слегка подогреть на предметном стекле. Для предохранения смесей от высыхания покровное стекло обводят по краям смесью из канифоли (7—9 частей) и воска (2 части) или асфальтовым лаком.

Препараты яиц приготовляют по указанной выше методике, без обработки щелочью. Перед обработкой яйца хорион следует слегка надколоть или надрезать острой иглой. Препараты крышечек яиц приготовляют на самом предметном стекле во избежание потери их при переносе. Крышечки отсекают копьевидной иглой, но часто они отделяются уже при легком прикосновении к ним иглы. Скульптура хориона хорошо видна на яйцах в сухом состоянии; для исследования ее удобно пользоваться предметным стеклом с углублением. Яйца, сохранявшиеся в консервирующей жидкости, помещают под покровное стекло только после испарения покрывающего их слоя жидкости.

Препараты взрослых, личинок и яиц пухоедов рассматривают при соответствующих задаче изучения увеличениях микроскопа или бинокуляра.

ВСКРЫТИЕ И ПРИГОТОВЛЕНИЕ АНАТОМО-ГИСТОЛОГИЧЕСКИХ ПРЕПАРАТОВ

В целях исследования анатомо-гистологического строения пухоедов пользуются способом вскрытия и способом срезов.

Для препаровки ручным способом необходимы следующие инструменты: две стальные иглы, которые вставляются в специальные игло-

[1] Приголна, например, смесь Фора—Берлезе: дистиллированной воды — 50 вес. частей, гуммиарабика сухого — 30 вес. частей, хлоралгидрата — 200 вес. частей, глицерина — 20 вес. частей. Добавление 5 вес. частей хлорида кокаина не обязательно. Растворяют в воде гуммиарабик, прибавляют хлоралгидрат (и кокаин) и, по растворении, глицерин. Смесь в плотно закупоренной посуде выдерживают в течение 2 дней в термостате (при температуре около 60°) и затем для употребления фильтруют через стеклянную вату.

[2] Способ приготовления глицерин-желатины: 10 г желатины в листах распускают в 100 мл горячей воды, после чего прибавляют 25 мл глицерина и, для предохранения от плесени, 0.1 г растворенного в воде тимола или несколько капель фенола. Смесь перемешивают и хранят в широкогорлой банке с притертой пробкой.

держатели, а за отсутствием последних закрепляются в обычные деревянные держатели, копьевидная игла, лопатовидная игла, приготовляемая обтачиванием копьевидной, узкий шпатель, тонкий пинцет, тонко оттянутая, с резиновым баллоном, и глазная пипетки, точильные камни (грубый и тонкий арканзасский) или же наждачная бумага разных сортов, от грубой до самой нежной. Перед работой иглы должны быть остро отточены и все инструменты обезжирены в 96° спирту и насухо вытерты чистым полотенцем или ватой. В процессе вскрытия иглы нужно подтачивать, ввиду быстрого снашивания их, и периодически протирать спиртом. Препарируют пухоедов, если они крупные, в чашечке Петри (7.5 см в диаметре), часовом стекле или, при малой величине насекомых, на предметном стекле. Для вскрытия удобен бинокуляр, причем лучше не менее чем с тройным набором окуляров и объективов, комбинации которых дают необходимые увеличения и достаточное поле зрения. Препаровка пухоедов с помощью штативной лупы, ввиду слабого ее увеличения, значительно затрудняется или может быть даже вовсе безуспешной.

По умерщвлении пухоеда в парах хлороформа или серного эфира его опускают на 1—2 сек. в 95° спирт, для обезжиривания и лучшего смачивания кожного покрова, и переносят в физиологический раствор. Насекомое придерживают с помощью иглы левой рукой и лопатовидной иглой сперва отрезают ему ноги, а затем отсекают боковые края брюшка. При этой манипуляции внутренние органы осторожно и слегка отжимают иглой то влево, то вправо, благодаря чему боковые края брюшка удаляются легко, без повреждения органов. После этого копьевидной или препаровальной иглой отделяют дорсальную стенку по линии первого тергита брюшка. В процессе последующего подрывания иглой пучков мышц и сети трахеальных трубочек дорсальную стенку брюшка постепенно отводят в сторону и удаляют, отрезав ее по линии предпоследнего брюшного тергита. Затем насекомое переворачивают и аналогичным способом удаляют вентральную стенку, отсекая ее по линии первого и предпоследнего стернитов брюшка. Далее у насекомого, придерживаемого иглой за бочок груди, отделяют голову, после чего вкалывают одну препаровальную иглу в бочок груди, а другую в последний брюшной сегмент и осторожным подергиванием отводят иглы в противоположные стороны. Этим приемом достигается извлечение из груди части передней кишки с лежащими по бокам ее протоками слюнных желез. Можно отпрепарировать органы и целиком с головой, для чего необходимо осторожно отсечь боковые края груди, чтобы не перерезать протоков слюнных желез, и удалить по частям остальной ее покров.

Выделенный таким образом комплекс внутренних органов, обильно оплетенных трахеальными трубочками, переносят на шпателе в капле физиологического раствора на предметное стекло. Если же препаровка велась на предметном стекле, то, удалив ненужные части, органы перемещают в свежую каплю физиологического раствора. Следует иметь в виду, что иногда, при длительном вскрытии свежих насекомых в физиологическом растворе, органы набухая растягиваются даже с заметным изменением формы и величины. Поэтому для легкого уплотнения тканей в физиологический раствор полезно добавлять в таких случаях немного спирта. Комок внутренних органов расправляют, перерезывая трахеи и дольки жирового тела. Трахеи в проходящем свете черные, при падающем свете — серебристо-белые. Дольки жирового тела кажутся в проходящем свете сероватыми образованиями с многочисленными включениями черного цвета. Весь комплекс или отдельные системы органов при-

водят в желательное положение и, по удалении физиологического раствора путем отсасывания его (не досуха!) узкой полоской фильтровальной бумаги, фиксируют 0.5—5 мин., в зависимости от величины органов, жидкостью Карнуа (Carnoy),[1] осторожно наносимой на объект из пипетки по каплям. Затем объект таким же образом промывают 96° спиртом для удаления уксусной кислоты и смесью абсолютного спирта с серным эфиром (1 : 1), после чего тотчас же покрывают 1—2 каплями 0.25—0.5%-го раствора коллодия (фотоксилина или целлоидина) в смеси абсолютного спирта и серного эфира. С появлением поверхностной коллодийной пленки препарат погружают последовательно на 15—30 мин. в 85 и 70° спирт и воду, окрашивают (3—5 мин.) квасцовым кармином[2] и промывают в двух-трех порциях чистой воды. Если объект идет в окраску не сразу, то его можно хранить продолжительное время в 70° спирту. Окрашенный препарат последовательно помещают из воды в спирты возрастающей крепости (70, 96, 100°), смесь абсолютного алкоголя и ксилола и чистый ксилол или же из 96° спирта переносят в карбол-ксилол до полного просветления и заключают в канадский бальзам.

Описанный способ дает возможность получать для исследования препараты органов in toto, доводя до бальзама без всяких повреждений или потери как мельчайшие по размерам органы, так и целые системы их, даже в случае строения их из тонких и нежных трубчатых отделов. В то же время изучение тотальных препаратов вообще значительно облегчает работу при рассматривании серии срезов. Предварительное вскрытие и сравнительное исследование окрашенных органов, выделенных из свежих и хорошо консервированных пухоедов, показали полную пригодность для изучения внутреннего строения консервированного в спирту и даже в формалине материала. Консервированных насекомых перед препаровкой нужно слегка надколоть и промыть в двух-трех порциях дистиллированной воды. Вскрывают консервированных пухоедов методически так же, как свежих насекомых, но препаровка их производится в дистиллированной воде и фиксация органов жидкостью Карнуа исключается. Внутренние органы консервированных пухоедов слабо растяжимы, уплотнены, т. е. в известной степени уменьшены в размерах, но в основном сохраняют свою форму. Выделение и расправление без повреждения отдельных систем органов вообще облегчается, если их подкрашивать квасцовым кармином непосредственно по удалении у насекомого наружных покровов.

Для изучения топографической анатомии и гистологии пухоедов необходимы серии срезов, которые приготовляют с помощью микротома. С этой целью живых насекомых целиком (лучше со слабо проколотыми или надрезанными бочками груди или брюшка) либо отдельными частями фиксируют в одной из консервирующих жидкостей, а затем заливают для резания в парафин или целлоидин-парафин.

В качестве фиксаторов вполне пригодны жидкости Карнуа, Джильсона (Gilson)[3] и Ценкера (Zenker), в которых объекты выдерживают,

---

[1] Жидкость Карнуа — смесь абсолютного спирта (60 частей), ледяной уксусной кислоты (10 частей) и хлороформа (30 частей).

[2] Способ приготовления квасцового кармина: 1 г кармина и 2 г калийных или аммиачных квасцов растворяют в 100 мл дистиллированной воды, после кипячения в течение 15 мин. раствор охлаждают и отфильтровывают. Для предохранения от плесени в раствор добавляют несколько кусочков тимола или камфоры.

[3] Жидкость Джильсона: сулемы кристаллической — 20 г, 60° спирта — 100 мл, воды дистиллированной — 880 мл, азотной кислоты (уд. вес 1.456) — 15 мл, ледяной уксусной кислоты — 4 мл.

в зависимости от их величины, 5—30 мин.; или жидкости Левена (Leeuwen),[1] Дюбоска (Duboscq)[2] и Буэна (Bouin),[3] в которых объекты оставляют на 0.5—4 часа. Важно, чтобы по сравнению с объемом объектов фиксирующей жидкости было в несколько раз больше. После жидкости Карнуа объекты промывают в нескольких порциях 96° спирта для удаления уксусной кислоты, после пикриновых смесей — в 85° спирту, вплоть до прекращения окрашивания его в желтый цвет. Объекты, фиксированные жидкостью Джильсона, помещают на короткое время в 70° спирт, выдерживают 1—6 час. в слабом растворе йода в 70° спирту (цвета мадеры), который сменяют не менее раза, после чего промывают в спирту той же крепости (йодирование). Вслед за фиксацией жидкостью Ценкера требуются продолжительная промывка (не менее суток) в дистиллированной воде, неоднократно сменяемой, и затем йодирование (необязательное для мелких объектов).

Если заливку в парафин производят не сразу после фиксации, то материал переносят для хранения (после жидкости Карнуа через 90 и 85° спирт) в 75—70° спирт. Объекты же, идущие непосредственно в заливку, обезвоживают путем проведения через спирт возрастающей крепости применительно к роду фиксатора (80, 90 и 95° — 2—6 час., 100°— 2—12 час.), помещают в смесь абсолютного алкоголя с ксилолом (2—4 часа) и затем в ксилол до полного просветления (2—4 часа). Далее их перекладывают в смесь парафина с ксилолом и оставляют сперва в закрытой чашечке (или в часовом стекле) на 1—3 часа на термостате с внутренней температурой, равной 55—56°, а затем в открытой чашечке на полчаса—час в термостате. После этого объекты последовательно выдерживают в двух-трех порциях расплавленного парафина в течение получаса—часа в термостате, переносят в последнюю порцию парафина (в часовом стекле) и охлаждают его. Для заливки пригоден парафин с точкой плавления, равной 55—56°. Перенос объектов производится с помощью шпателя или иглы, предварительно подогреваемых на спиртовой лампочке во избежание охлаждения и приставания парафина к инструменту. При охлаждении часовое стекло прижимают к ладони левой руки для образования донного слоя парафина и затем размещают объекты друг от друга на расстояние не менее 4—5 мм, в нужном положении. После этого часовое стекло кладут в сосуд на воду (комнатной температуры) и, когда поверхностный слой парафина застынет, осторожно погружают в воду до полного затвердения парафина. При передержке в воде в парафине появляются трещины, что вызывает необходимость перезаливки объекта. Если растрескивание связано с качеством парафина, то рекомендуется заливать в смесь парафина с пчелиным воском (9 : 1). Снятие парафина производится путем легкого подогревания часового стекла на лампочке; с расплавлением донного слоя парафин сме-

---

[1] Жидкость Ценкера: сулемы кристаллической — 50 г, двухромокислого калия — 25 г, сернокислого натрия — 10 г, воды дистиллированной — 1 л. Перед использованием добавляют ледяной уксусной кислоты из расчета 5 мл на 100 мл основного состава.

Жидкость Левена: 1%-го раствора пикриновой кислоты в абсолютном или 96° спирту — 12 частей, хлороформа — 2 части, формалина — 2 части и ледяной уксусной кислоты — 1 часть.

[2] Жидкость Дюбоска: 1%-го раствора пикриновой кислоты в 90° спирту — 30 частей, 40%-го формалина — 12 частей и ледяной уксусной кислоты — 3 части, с добавлением 10%-го хлороформа.

[3] Жидкость Буэна: насыщенного водного раствора пикриновой кислоты — 150 мл, формалина (40%) — 50 мл, ледяной уксусной кислоты — 10 мл.

щают со стекла пинцетом в сосуд с водой. После затвердения парафин вынимают из воды, затем вырезывают блоки, оставляя вокруг объекта слой парафина в 1—2 мм.

Заливка в целлоидин-парафин (по Петерфи) производится следующим образом. Обезвоженные объекты помещают в 1%-й (или лучше в 3—4%-й) раствор целлоидина в гвоздичном масле на срок не менее суток, переносят на 1—2 часа в хлороформ, выдерживают в смеси парафина с хлороформом и заливают, как указано выше, в чистый парафин. Вместо гвоздичного масла можно взять метилбензоат, но в таком случае хлороформ заменяют бензолом. Предварительное пропитывание целлоидином объектов, особенно с твердым хитиновым покровом, способствует лучшему резанью их на микротоме.

Изготовление, наклейка, обработка и окраска срезов проводятся по общепринятой методике. Для окрашивания срезов хорошими красками служат железный гематоксилин Гейденгайна, гематоксилин Бемера или Делафильда, с дополнительной окраской эозином, и крезилэхтвиолет. Весьма пригодны также окраска срезов по Маллори и азановая окраска. Трихромовая окраска наиболее подходяща для изучения строения кожи.

С целью полной реконструкции отношений и строения органов исследование следует производить не менее чем в трех плоскостях — на сериях поперечных, продольных и горизонтальных срезов, наклеиваемых в строгом порядке, при толщине срезов в зависимости от поставленной задачи.

Для фиксации яиц используются жидкости Буэна, Петрункевича [1] и Карнуа. Фиксатор лучше проникает в яйцо, если иглой надколоть или надрезать скорлупу или удалить крышечку. Снятие целиком скорлупы после фиксации облегчает приготовление срезов и тотальных препаратов. Дальнейшую обработку фиксированных для срезов яиц — обезвоживание и заливку в парафин — проводят по обычной методике. Толщина срезов определяется целями исследования. Из красок особенно хороши железный гематоксилин Гейденгайна и гемалаун. Для дополнительной окраски употребительны генцианвиолет и эозин-оранж G. Получение зародышей более поздних стадий развития in toto не представляет затруднения. Яйцо соответствующей зрелости помещают на предметное стекло в каплю дистиллированной воды, удаляют крышечку (отскакивающую нередко уже при легком прикосновении), нажимают на скорлупу иглой, которую ведут на некоторое расстояние от заднего полюса яйца так, что зародыш из нее выскальзывает. Зародыш немедленно фиксируют, окрашивают и заключают в канадский бальзам (стр. 167).

---

[1] Жидкость Петрункевича: воды дистиллированной — 300 мл, 96° (или абсолютного) спирта — 200 мл, ледяной уксусной кислоты — 90 мл, азотной кислоты (уд. вес 1.456) — 10 мл, сулемы — до насыщения.

ЛИТЕРАТУРА

Алфераки С. Н. 1910. Несколько соображений по поводу понятий «род» и «подрод» в зоологической систематике. Русск. энтомолог. обозр., 10 : 301—308.

Артоболевский В. 1926. К орнитофауне Земли чукчей. Зап. Киевск. общ. естествоиспыт., 37 (1) : 35.

Афанасьев В. П. 1941. Паразитофауна промысловых млекопитающих Командорских островов. Уч. зап. Ленингр. унив., 74, сер. биолог., 18 : 93—117.

Барышева А. Ф. 1939. Паразитофауна серой куропатки (Perdix perdix). Уч. зап. Ленингр. унив., 43, сер. биолог., 11 : 67—76.

Бауер О. Н. 1939. Паразитофауна некоторых птиц Закавказья, совершающих вертикальные миграции. Уч. зап. Ленингр. унив., сер. биолог., 11 : 77—91.

Бауер О. Н. 1941. Паразитофауна птиц высокогорной части Боржомского района. Уч. зап. Ленингр. унив., 74, сер. биолог., 18 : 63—92.

Беклемишев В. Н. 1951а. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных; пути его возникновения. Мед. паразитолог. и паразитарн. болезни, 2 : 151—160; 3 : 233—241.

Беклемишев В. Н. 1951б. О классификации биоценологических (симеризиологических) связей. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, Отд. биол., 56(5) : 3—30.

Белопольская М. М. 1952. Паразитофауна морских водоплавающих птиц. Уч. зап. Ленингр. унив., 141, сер. биолог., 28 : 127—180.

Благовещенский Д. И. 1930. К фауне паразитов (Arthropoda) домашних животных в Ленинградской области. Защ. раст. от вредителей, 6 : 663—667.

Благовещенский Д. И. 1931. К анатомии власоеда морской свинки — Gyropus ovalis N. Паразитолог. сб. Зоолог. муз. АН СССР, 2 : 181—228.

Благовещенский Д. И. 1937. Материалы по фауне наружных паразитов (Arthropoda) животных Казалинского и некоторых других районов Южного Казахстана. Сб. «О вредителях животноводства в Казахстане» (Тр. Казахст. фил. АН СССР, 2) : 11—84.

Благовещенский Д. И. 1940а. Определитель пухоедов (Mallophaga) домашних животных. Фауна СССР, нов. сер., 27, Изд. АН СССР.

Благовещенский Д. И. 1940б. Mallophaga с птиц Талыша. Паразитолог. сб. Зоолог. инст. АН СССР, 8 : 25—90.

Благовещенский Д. И. 1941а. Mallophaga с птиц Барабинских озер. Реф. раб. учрежд. Отд. биолог. наук АН СССР за 1940 г. : 192.

Благовещенский Д. И. 1941б. Mallophaga и Anoplura с животных о. Врангеля. Реф. раб. учрежд. Отд. биолог. наук АН СССР за 1940 г. : 192.

Благовещенский Д. И. 1945. Развитие и сравнительная анатомия Mallophaga. Реф. н.-исслед. раб. за 1944 год. Отд. биолог. наук, Изд. АН СССР : 117—118.

Благовещенский Д. И. 1948а. Пухоеды (Mallophaga). Определитель насекомых Европейской части СССР. Огиз—Сельхозгиз : 154—160.

Благовещенский Д. И. 1948б. Mallophaga с птиц Барабинских озер (I). Паразитолог. сб. Зоолог. инст. АН СССР, 10 : 259—294.

Благовещенский Д. И. 1949. Строение пищеварительной системы пухоедов в связи с их питанием. Паразитолог. сб. Зоолог. инст. АН СССР, 11 : 229—245.

Благовещенский Д. И. 1950. Mallophaga с птиц Барабинских озер (II). Паразитолог. сб. Зоолог. инст. АН СССР, 12 : 87—122.

Благовещенский Д. И. 1951а. Пухоеды птиц. В кн.: Ущелье Кондара. Изд. АН СССР : 225—227.

Благовещенский Д. И. 1951б. Mallophaga Таджикистана. Паразитолог. сб. Зоолог. инст. АН СССР, 13 : 272—327.

Благовещенский Д. И. 1953. Пухоеды (Mallophaga) фауны СССР. Введение. Автореферат диссертации. Зоолог. инст. АН СССР.
Благовещенский Д. И. 1955. К морфологии яйца пухоедов (Mallophaga). Тр. Зоолог. инст. АН СССР, 21 : 262—270.
Благовещенский Д. И. 1956. Строение и систематическое значение половой системы пухоедов (Mallophaga). Паразитолог. сб. Зоолог. инст. АН СССР, 16 : 5—88.
Благовещенский Д. И. 1958. Mallophaga и Anoplura с животных о. Врангеля. Энтомолог. обозр., 37 (2) : 374—379.
Благовещенский Д. И. 1956. Основные направления паразитологических исследований по арахноэнтомологии в СССР. Энтом. обозр., XXXVIII (1) : 8—17.
Благовещенский Д. И. 1959. К вопросу об эволюции пухоедов (Mallophaga). Зоолог. журн., XXXVIII (3) : 432—442.
Благовещенский Д. И. и Павловский В. Н. 1935. К методике получения личинок, выведения и содержания оводов Hypoderma и Gastrophilus. Сб. «Вредители животноводства», Изд. АН СССР : 317—324.
Благовещенский Д. И. и Петров П. П. 1935. К биологии свиной вши (Haematopinus suis L.) и мерам борьбы с ней. Сб. «Вредители сельскохозяйственных животных и борьба с ними, Изд. АН СССР : 141—160.
Благовещенский Д. И. и Сердюкова Г. В. 1935. К биологии вши буйвола — Haematopinus tuberculatus N. — и борьба с ней. Паразитолог. сб. Зоолог. инст. АН СССР, 5 : 5—25.
Брандт Э. К. 1890. Животные паразиты домашних млекопитающих и птиц. СПб.
Быховский Б. Е. 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. Изд. АН СССР, М.—Л.
В. Н. 1933. Пероеды голубя и борьба с ними. Сов. ветеринария, 10 : 57.
Вязкова С. Ф. и Зотова А. А. 1951. Препарат «СК-9» в борьбе с эктопаразитами птиц. Ветеринария, 6 : 43—46.
Вязкова С. Ф. и Зотова А. А. 1953. Влияние препаратов ДДТ, гексахлорана и СК-9 на организм птиц. Ветеринария, 5 : 53—54.
Вязкова С. Ф., Лапидус С. С. 1954. Методы борьбы с эктопаразитами — обитателями птичников. Птицеводство, 5 : 42—43.
Гинецинская Т. А. 1949. Паразитофауна утиных птиц дельты Волги. Уч. зап. Ленингр. унив., сер. биолог., 19 : 81—109.
Гинецинская Т. А. 1952. Паразиты пастушковых птиц и поганок Астраханского заповедника. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 71 (4) : 53—72.
(Грубе Е.) Grube E. 1851. Parasiten. Middendorff's sibirische Reise, 2, St.-Péters-burg : 467—503.
Гурский М. А. 1949. Лечение триходектоза у животных. Ветеринария, 9 : 29—31.
Гусев А. В. 1951. К паразитофауне уссурийского енота (Nyctereutes procyonoides Gray, 1834). Паразитолог. сб. Зоолог. инст. АН СССР, 13 : 96—104.
Дементьев Г. П. 1940. Руководство по зоологии, 6. Изд. АН СССР.
Догель В. А. 1935. Очередные задачи экологической паразитологии. Тр. Петергофск. биолог. инст., 15 : 31—48.
Догель В. А. 1936а. Олигомеризация гомологичных органов как один из процессов эволюции животных организмов. Арх. анат., гистол. и эмбриол., 15 (3) : 101—114.
Догель В. А. 1936б. Особенности заражения кукушки пухоедами. Природа, 8 : 113—114.
Догель В. А. 1938а. Сравнительно-анатомические очерки. Зоолог. журн., 17 : 582—591.
Догель В. А. 1938б, 1940. Сравнительная анатомия беспозвоночных, I, II. Учпедгиз.
Догель В. А. 1947. Курс общей паразитологии. Учпедгиз.
Догель В. А. 1949а. Явление «сопряженных видов» у паразитов и эволюционное значение этого явления. Изв. АН Казахск. ССР, сер. паразитолог., 7 : 3—15.
Догель В. А. 1949б. Биологические особенности паразитофауны перелетных птиц. Изв. Акад. наук СССР, сер. биолог., 1 : 99—107.
Догель В. А. 1952. Процесс олигомеризации и полимеризации числа органов во время эволюции животных. Уч. зап. Ленингр. унив., 141, сер. биолог., 28: 3—37.
Догель В. А. 1954. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Изд. Ленингр. унив.

Догель В. А. и Каролинская Х. 1936. Паразитофауна стрижа (Apus apus). Уч. зап. Ленингр. унив., 7, сер. биолог., 3 : 49—79.
Догель В. и Навцевич Н. 1936. Паразитофауна городской ласточки. Уч. зап. Ленингр. унив., 7, сер. биолог., 3 : 80—113.
Дубинин В. Б. 1938. Изменения паразитофауны каравайки (Plegadis falcinellus L.), вызываемые возрастом и миграцией хозяина. Тр. Астраханск. гос. запов., 2 : 114—209.
Дубинин В. Б. 1947. Исследование адаптаций эктопаразитов. II. Экологические адаптации перьевых клещей и пухоедов. Паразитолог. сб. Зоолог. инст. АН СССР, 9 : 191—222.
Дубинин В. Б. 1948а. Строение покровов млекопитающих и птиц как фактор, определяющий видовой состав и локализацию наружных паразитов. Природа, 4 : 25—29.
Дубинин В. Б. 1948б. Нахождение плейстоценовых вшей (Anoplura) и нематод при исследовании трупов индигирских ископаемых сусликов. Докл. Акад. наук СССР, 62 (3) : 417—420.
Дубинин В. Б. 1950а. Клещи подсемейства Myialgesinae, паразитирующие на мухах-кровососках и пухоедах. Энтомолог. обозр., 31 : 123—131.
Дубинин В. Б. 1950б. О путях расселения перьевых клещей птиц. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы. Отд. биол., 55 (2) : 29—42.
Дубинин В. Б. 1950в. О специфичности перьевых клещей в связи с эволюцией их хозяев. Усп. совр. биол., 29 : 442—457.
Дубинина (Горбунова) М. 1937. Паразитофауна кваквы Nycticorax nycticorax L. и ее изменения в связи с миграцией хозяина. Зоолог. журн., 16 : 547—573.
Дубинина М. Н. 1948. Паразитофауна дикого серого гуся (Anser anser L.). Паразитолог. сб. Зоолог. инст. АН СССР, 10 : 165—187.
Дубинина М. Н. 1955. Паразитологическое исследование птиц. Изд. АН СССР.
Дубинины В. Б. и М. Н. 1940. Паразитофауна колониальных птиц Астраханского заповедника. Тр. Астраханск. гос. запов., 3 : 190—298.
Евстигнеев Г. А. 1950. Разработка методов использования гексахлорана в борьбе с эктопаразитами с/х птиц и практическое применение их в птицеводческих хозяйствах. Н.-исслед. инст. птицеводства Мин. сельск. хоз. РСФСР, Загорск.
Евстигнеев Г. А. 1951. Новые методы борьбы с эктопаразитами сельскохозяйственных птиц. Птицеводство, 6 : 30.
Егоров И. А., Леонтьев Ф. М. и Маширова Т. П. 1948. О токсических свойствах препарата ДДТ для лошадей. Ветеринария, 9 : 33—34.
Ершов В. С. (ред.). 1953. Основы ветеринарии. Сельхозгиз : 432—433.
Жуков Е. В. 1956. Материалы по паразитофауне хищных птиц. Паразитолог. сб. Зоолог. инст. АН СССР, 16 : 264—279.
Зехнов М. И. 1948. Динамика паразитофауны галки. Уч. зап. Вологодск. педагогич. инст., 5 : 29—116.
Зехнов М. И. 1950. Адаптивные явления в размножении пухоедов галки (Coloeus monedula L.). Зоолог. журн., 29 : 478—480.
Зехнов М. И. 1956. Возрастная и сезонная динамика пухоедов грача (Corvus frugilegus L.). Зоолог. журн., 35 (12) : 1831—1843.
Иванов А. В. 1937. Морфологические адаптации к паразитическому образу жизни. Уч. зап. Ленингр. унив., 13, сер. биолог., 3 : 53—94.
Инструкции и наставления по применению биопрепаратов, по предупреждению и ликвидации гельминтозов животных и птиц, по применению пенициллина, препаратов ДДТ, гексахлорана, СК-9 и правила ветеринарной обработки при заготовке и продаже животных. 1950. Изд. Бюро агро-зооветпропаганды Мин. совх. СССР.
Ион О. 1911. О «новом течении» в лепидоптерологии. Русск. энтомолог. обозр., 11 : 71—79.
Калмыков Е. С. 1936. Клещи и насекомые, паразитирующие на сельскохозяйственных животных («Вредители животноводства») и борьба с ними. Сельхозгиз : 117—129.
Киршенблат Я. Д. 1939. Материалы к изучению фауны наружных паразитов животных Абхазии. Матер. к фауне Абхазии : 165—178.
Киршенблат Я. Д. 1941. Специфичность паразитов к хозяевам. Усп. совр. биол., 14 : 271—294.
Киселева Е. Ф. 1948. К фауне пухоедов (Mallophaga) птиц Томского района. Уч. зап. Томск. гос. унив., 11 : 41—46.
(Кистяковский А.) Kistiakowsky A. 1926a. Zwei neue Nitzschia-Arten (Liotheidae, Ordo Mallophaga). Zool. Anz., 68 : 10—14.

(Кистяковский А.) Кістяківський О. 1926б. Матеріяли до фавни Mallophaga України. Зап. Фіз.-мат. відділу Укр. АН, 2 : 133—139.
(Коленати Ф. А.) Kolenati F. A. 1846. Meletemata entomologica, 5. Petropoli : 128—140.
Коротких Г. И. 1951. Новая техника в борьбе с паразитами сельскохозяйственных животных. Ветеринария, 6 : 46—49.
Крапивнер Л. М. 1936. Болезни птиц. Сельхозгиз : 151—156.
Кузнецов Н. Я. 1911. По поводу некоторых методов в энтомологии. Русск. энтомолог. обозр., 11 : 124—137.
Кузнецов Н. Я. 1917. О «таксономических понятиях» и попытках их обоснования морфологическими данными. Русск. энтомолог. обозр., 17 : 53—80.
Кузнецов Н. Я. 1948, 1953. Основы физиологии насекомых, I, II. Изд. АН СССР.
Кулачкова В. Г. 1950. Паразитофауна чаек и крачек дельты Дуная. Уч. зап. Ленингр. унив., 133, сер. биолог., 23 : 123—128.
Курчатов В. И., Петунин Ф. А., Нечиненный Д. К., Романов В. М. 1951. Новый механизированный способ борьбы с клещами и насекомыми, вредящими сельскохозяйственным животным. Сов. зоотехния, 6 : 68—76.
Курчатов В. И., Петунин Ф. А., Романов В. М. и Нечиненный Д. К. 1951. Аэрозольный метод уничтожения эктопаразитов. Ветеринария, 5 : 45—47.
Макухин С. А. 1949. Лечение домашних животных и птиц препаратом «СК-9». Ветеринария, 10 : 46—47.
Марков Г. 1937. Возрастные изменения паразитофауны новоземельской кайры (Uria lomvia lomvia). Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 66 : 456—466.
Марков Г. 1938. Явление форезии у пухоедов. Зоолог. журн., 17 : 634—636.
Марков Г. 1939. Динамика паразитофауны скворца. Уч. зап. Ленингр. унив., 43, сер. биолог., 11 : 172—212.
Марков Г. 1940. Сезонные и годичные изменения паразитофауны скворца в связи с изменениями метеорологических факторов. Зоолог. журн., 19 : 741—750.
Марков Г. 1941. Распространение возрастных категорий пухоедов на скворцах (Sturnus vulgaris L.). Уч. зап. Ленингр. унив., 74, сер. биолог., 18 : 52—62.
Марков Г. 1948. Против антидарвинистических теорий в паразитологии. Усп. совр. биол., 25 : 269—288.
Марков Г. 1953. Общие вопросы современной паразитологии в свете учения И. В. Мичурина и И. П. Павлова. Автореферат диссертации. Ленингр. унив.
Марков Г. С. 1954. Зависимость паразитофауны животных от их экологии и филогении. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 72 (4) : 103—120.
Мартынов А. В. 1924. О двух типах крыльев насекомых и их эволюции. Русск. зоолог. журн., 4 : 155—185.
(Мартынов А. В.) Martynov A. V. 1925. Ueber zwei Grundtypen der Flügel bei den Insekten und ihre Evolution. Ztschr. Morph. Ökol. Tiere, 4 : 465—501.
Мартынов А. В. 1928. Общая классификация насекомых. Определитель насекомых. Под ред. И. Н. Филипьева. Изд. «Новая Деревня».
Мартынов А. В. 1938. Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых (Pterygota). I. Palaeoptera и Neoptera-Polyneoptera. Тр. Палеонтолог. инст. АН СССР, 7 (4) : 1—150.
Мачульский С. Н. 1944. Препараты каменноугольного масла при эктопаразитарных заболеваниях сельскохозяйственных животных. Ветеринария, 1 : 21—22.
Мачульский С. Н. 1946. Применение препарата ДДТ при вшивости и чесотке. Ветеринария, 7 : 42.
Мачульский С. Н., Худяков М. А. и Елесеев К. М. 1952. Применение каменноугольного шлака в качестве наполнителя гексахлоранового дуста. Ветеринария, 10 : 38—39.
(Мельников Н.) Melnikow N. 1869. Über die Jugendzustände der Taenia cucumerina. Arch. Naturgesch., 35 (1) : 62—70.
(Мельников Н.) Melnikow N. 1869б. Beiträge zur Embryonalentwickelung der Insekten. Arch. Naturgesch., 35 (1) : 136—189.
Мельников Н. Н. 1950. ДДТ, химические свойства и применение. Госхимиздат.
Муратбеков Я. М. 1948. Эктопаразиты грызунов в южных Кзыл-Кумах как источник паразитарной фауны пастбищных животных. Тр. Инст. бот. и зоол., Сб. по зоотехн. и паразитол., Изд. АН УзССР : 123—143.
Мутовин В. И. 1949. О некоторых рациональных формах применения ДДТ и гексахлорана в животноводстве. Ветеринария, 6 : 7—10.
Насонов Н. 1901. Курс энтомологии, I. Варшава.
Ненюков Д. 1933. К вопросу о борьбе со вшивостью с.-х. животных. Сов. ветеринария, 10 : 56—57.

Никольская Н. П. 1939. Паразитофауна баклана (Phalacrocorax carbo) Астраханского заповедника. Уч. зап. Ленингр. унив., 43, сер.биолог., 11 : 58—66.
Носик А., Гребенюк Р. 1940. Дезинсекталин как средство против пухопероедов. Сов. птицеводство, 8—9 : 38—39.
Оленев Н. О. 1931. Паразиты домашних животных Казахстана. Сельколхозгиз.
Олигер И. М. 1940. Паразитофауна рябчика (Tetrastes bonasia volgensis But.) на севере Горьковской области. Уч. зап. Ленингр. унив., 59, сер. биолог., 13 : 102—124.
Осташевский А. Г. 1948. Испытание паразитоцидных и токсических свойств ДДТ-5 при эктопаразитарных болезнях животных. Ветеринария, 3 : 32—34.
Павловский В. Н. 1935. К фауне эктопаразитов домашних животных Зеравшанского округа Узбекской ССР. Сб. «Вредители животноводства», Изд. АН СССР : 343—355.
(Павловский Е. Н.) Pawlowsky E. 1906. Ueber den Stech- und Saugapparat der Pediculiden Ztschr. wiss. Insektenbiol., 2 : 156—162, 198—204.
Павловский Е. Н. 1907. К анатомии половых органов у Pediculus capitis и P. vestimenti. Тр. Русск. энтомолог. общ., 38 : 82—108.
Павловский Е. Н. 1920. Вши, строение, жизнь и болезненное действие их на человека. Петроград.
Павловский Е. Н. 1922. К сравнительной анатомии органов размножения у вшей. Тр. Княжедворск. обл. с.-х. оп. станции, 1 : 180—183.
(Павловский Е. Н.) Pawlowsky E. N. 1923. Structure de l'appareil genital mâle du Phthirius inguinalis. Bull. Soc. pathol. exot., 16 : 416.
Павловский Е. Н. 1924а. Сравнительная анатомия мужских половых органов скорпионов. Тр. Петрогр. общ. естествоиспыт., 53 : 17—75.
Павловский Е. Н. 1924б. К методике исследования паразитических насекомых и подходящих к ним по величине членистоногих. Вестн. микробиол. и эпидемиол., 3 : 65—68.
Павловский Е. Н. 1927. Власоед собачий — Trichodectes canis. Мал. энцикл. практ. мед., 1 : 740.
Павловский Е. Н. 1928. Наставление к собиранию и исследованию клещей Ixodoidea. Наставл. для собир. зоолог. коллекций, издав. Зоолог. муз. АН СССР, 16.
Павловский Е. Н. 1931. Борьба с наружными паразитами скота. Гос. с.-х. изд.
Павловский Е. Н. 1934а. Организм как среда обитания. Природа, 1 : 80—91.
Павловский Е. Н. 1934б. Пухоеды или мехоеды, Anoplura или Mallophaga. БМЭ, 28 : 97.
Павловский Е. Н. 1935а. К фауне эктопаразитов в Ленинградской области. Сб. «Вредители животноводства», Изд. АН СССР : 339—342.
Павловский Е. Н. 1935б. Вши и власоеды. Практикум мед. паразитолог. Гос. изд. биолог. и мед. литературы : 236—237.
Павловский Е. Н. 1935в. Методы изучения кровососущих комаров (Culicidae). Наставл. для собир. зоолог. коллекций, издав. Зоолог. инст. АН СССР, 14.
Павловский Е. Н. 1936. Пухоеды — Mallophaga. Животный мир СССР, I. Историческое и географическое введение и общий систематический обзор фауны по группам. Изд. АН СССР : 478—479.
Павловский Е. Н. 1937. Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам. Изв. Акад. наук СССР, сер. биолог. наук, 4 : 1385—1422.
Павловский Е. Н. 1940. Организм переносчиков как среда обитания передаваемых ими возбудителей. Зоолог. журн., 19 : 711—726.
Павловский Е. Н. 1945. Экологическое направление в паразитологии. Журн. общ. биол., 6 : 65—92.
Павловский Е. Н. 1946а. Основы учения о природной очаговости трансмиссивных болезней человека. Журн. общ. биол., 7 : 3—33.
Павловский Е. Н. 1946б. Условия и факторы становления организма хозяином паразита в процессе эволюции. Зоолог. журн., 25 : 289—304.
Павловский Е. Н. 1946в, 1948а. Руководство по паразитологии человека, 1, 2. Изд. АН СССР.
Павловский Е. Н. 1948б. Биоценология и паразитология. Зоолог. журн., 27 : 97—112.
Павловский Е. Н. 1949. О влиянии мичуринской биологии на паразитологию. Паразитолог. сб. Зоолог. инст. АН СССР, 11 : 3—8.
Павловский Е. Н., Благовещенский Д. И., Алфеев Н. И. 1935. К фауне наружных паразитов животных в Кустанайском районе (Сев. Казахстан). Сб. «Вре-

дители сельскохозяйственных животных и борьба с ними», Изд. АН СССР : 229—241.

Перебилло С. 1940. Оценка дезинсекталина в борьбе с пухопероедами. Сов. птицеводство, 10 : 32.

Победоносцев А. П. 1940. Сезонные и возрастные изменения паразитофауны домового воробья Passer domesticus L. Уч. зап. Ленингр. гос. педагог. инст. им. А. И. Герцена, 30 : 267—299.

Победоносцев А. П. 1949а. О паразитофауне вальдшнепа. Уч. зап. Саратовск. педагог. инст., 13 : 21—37.

Победоносцев А. П. 1949б. Паразитарные инвазии кур в районе г. Саратова. Уч. зап. Саратовск. педагог. инст., 13 : 39—42.

Попов В. В. 1945. Паразитизм пчелиных, его особенности и эволюция. Журн. общ. биол., 6 : 183—203.

Поспелова-Штром М. В. и Штром Ж. К. 1940. О паразитофауне животных, преимущественно перелетных и оседлых птиц Талыша (Закавказье). Паразитолог. сб. Зоолог. инст. АН СССР, 8 : 7—24.

Приселков А. М. 1950. ДДТ, гексахлоран и их применение в ветеринарии. Ветеринария, 6 : 40—49.

Приселков А. М., Хатин М. Г. и Лурье М. З. 1950. Лекарственные формы ДДТ и гексахлорана. Ветеринария, 8 : 40—43.

Рачинина Н. А. 1953. К вопросу о значении воробьев в распространении инвазий среди домашних птиц. Тр. Инст. зоол., изд. АН КазССР, 1 : 190—199.

Редикорцев В. В. 1922. К паразитологии домашних животных Детского Села. Энтомолог. ст. Петрогр. агрон. инст., сер. А, 2.

Редикорцев В. В. 1923—1924. Ложноскорпионы Уральской фауны. Зап. Уральск. общ. любит. естествозн., 39 : 1—17.

Редикорцев В. В. 1924 Восьминогие авиаторы. Человек и природа, 5—6 : 409—416.

Редикорцев В. В. 1928. Mallophaga — Пухоеды. Определитель насекомых. Под ред. И. Н. Филипьева. Изд. «Новая деревня».

Редикорцев В. В. 1949. Ложноскорпионы Средней Азии. Тр. Зоолог. инст. АН СССР. 8 : 638—668.

Родионова Н. Ф. 1943. Применение дезинсекталина в борьбе с эктопаразитами животных. Изв. Казахск. фил. АН СССР, сер. зоолог., 2 : 79—84.

Ромер А. Ш. 1939. Палеонтология позвоночных. Перев. с англ. ГОНТИ. (A. S. Romer. 1933. Vertebrate Paleontology. Chicago).

Рубцов И. А. 1940. Филогенетический параллелизм паразитов и хозяев и его значение в систематике и биогеографии. Усп. совр. биол., 13 : 430—456.

Семенов М. А. и Козлова Е. С. 1936. Роль власоедов как переносчиков инфекционной анемии лошадей. Тр. Всесоюзн. инст. экспер. ветерин., 12 : 38—45.

Скорняков Я 1936. Применение креолина при пероедах (пухоедах) у кур Сов. птицеводство, 11 : 39—41.

Скрябин К. И. 1923. Симбиоз и паразитизм в природе. Петроград.

Скрябин К. И. (ред.). 1939. Ветеринарная паразитология и инвазионные болезни домашних животных. Часть III. Сельхозгиз : 368—373.

Смирнов Е. С. 1938. Конструкция вида с таксономической точки зрения. Зоолог. журн., 17 : 387—418.

Соколов И. И. 1950. Опыт естественной классификации полорогих (Bovidae). Тр. Зоолог. инст. АН СССР, 14 : 1—297.

Султанов М. А. 1954. Паразитофауна диких животных южных Кзыл-Кумов. Тр. Инст. зоол. и паразитол., 3 : 59—75.

Федоров В. Г. 1935. К фауне эктопаразитов собак г. Сталинабада. Сб. «Материалы по паразитологии и фауне южного Таджикистана». Изд. АН СССР : 149—153.

Фортушный В. А. и Гладенко И. Н. 1951. Испытание токсичности гексахлорана на теплокровных животных. Ветеринария, 2 : 33—38.

Холодковский Н. А. 1886. Мужской половой аппарат чешуекрылых, сравнительно-анатомическое исследование. Приложение к 52-му тому «Записок Академии наук», 4.

Холодковский Н. А. 1903а. О ротовых органах некоторых насекомых, паразитирующих на человеке. Изв. Военно-мед. акад., 7 : 299—309.

(Холодковский Н.) Cholodkovsky N. 1903б. Zur Morphologie der Pediculiden. Zool. Anz., 27 : 120—125.

(Холодковский Н.) Cholodkovsky N. 1904. Zur Kenntnis der Mundwerkzeuge und Systematik der Pediculiden. Zool. Anz., 28 : 368—370.

(Холодковский Н.) Cholodkovsky N. 1905a. Noch ein Wort über die Mundteile der Pediculiden. Zool. Anz., 29 : 149.
Холодковский Н. А. 1905б. Учебник зоологии и сравнительной анатомии. СПб. : 546—549.
Холодковский Н. А. 1910а. О сперматофорах, в особенности у насекомых. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 41 : 72—129.
Холодковский Н. А. 1910б. О биологических видах. Изв. Акад. наук, 4 : 751—770.
Холодковский Н. А. 1912. Курс энтомологии, теоретический и прикладной, I. СПб. : 407—415.
(Холодковский Н.) Cholodkovsky N. 1913a. Ueber die Spermatodosen der Locustiden. Zool. Anz., 41 : 615—619.
(Холодковский Н.) Cholodkovsky N. 1913б. Spermatophorenartige Gebilde bei den Trichopteren. Zool. Anz., 42 : 531—533.
Холодковский Н. А. 1927, 1929. Курс энтомологии теоретической и прикладной. I, II. 4-е изд. Госуд. изд.
Черкасский Е. С. 1951. Дезинфекция, дезинсекция и дератизация в птицеводческих хозяйствах и птицепромышленных предприятиях. Болезни птиц, I, Сельхозгиз : 415—436.
Шванвич Б. Н. 1949. Курс общей энтомологии. Изд. «Советская Наука».
Шпрингольц-Шмидт А. Н. 1935. К систематике и биологии власоедов (Mallophaga, сем. Trichodectidae) пушных зверей и методам борьбы с ними. Вестн. Дальневост. фил. АН СССР, 12 : 69—74.
Щенников С. Т. и Кузнецова К. Н. 1949. ДДТ в борьбе с эктопаразитами птиц. Ветеринария, 4 : 24—26.
Якобсон Г. 1898. Зоологические исследования на Новой Земле в 1896 г. Насекомые Новой Земли. Зап. Акад. наук по Физ.-мат. отд., 7 : 1—74. (Отд. оттиск).
Adie H. 1915. On the sporogony of Haemoproteus columbae. Ind. Journ. Med. Res., 2 : 671—680.
Alessandrini G. 1919 I pidocchi nella profilassi del tifo esantematico. Ann. d'Igiene, 29 : 557.
Allen N. N. and Dicke R. J. 1952. Cattle lice control by clipping. Journ. Econ. Ent., 45 (6) : 970—973.
Ansari M. A. R. 1947. Association between the Mallophaga and the Hippoboscidae infesting birds. Journ. Bobmbay Nat. Hist. Soc., 46 : 509—516.
Ansari M. A. R. 1954. Pre-imaginal instars of Mallophaga and application of some growth principles. Pakistan Journ. Sci., 6 (3) : 155—161.
Ansari M. A. R. 1956. A revision of the Brüelia (Mallophaga) species infesting the Corvidae, pt. I. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Ent., 4 (8) : 371—406.
Arkwright J. A. 1923. Rickettsia (laboratory demonstration). Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg., 17 : 3—4.
Armenante E. 1911. Contributo allo atudio dei Mallophagi. Osservazioni sul Menopon pallidum. Boll. Soc. Nat. Napoli, 24 : 76—95.
Aschner M. 1932. Experimentelle Untersuchungen über die Symbiose der Kleiderlaus. Naturwissenschaft, 20 : 501—505.
Aschner M. 1934. Studies on the symbiosis of the body louse. I. Elimination of the symbionts by centrifugalisation of the eggs. Parasitology, 26 : 309—314.
Aschner M. und Ries E. 1933. Das Verhalten der Kleiderlaus bei Ausschaltung ihrer Symbionten. Eine experimentalle Symbiosestudie. Ztschr. Morph. Ökol. Tiere, 26 : 529—590.
Ash J. 1952. Records of Hippoboscidae (Dipt.) from Berkshire and Co. Durham in 1950, with notes on their bionomics. Ent. Mon. Mag., 88 : 25—30.
Ash J. S. 1955. Some records of bird and mammal ectoparasites. Ent. Mon. Mag., 91 : 64—65.
Aubé 1857. Note sur deux Anoploures qui se font transporter par des insectes là où ils doivent trouver une nourriture qui leur est commune avec eux. Ann. Soc. ent. Fr. (3), 5 : CLVIII—CLX.
Babcock O. G. and Cushing E. C. 1942. Cattle lice. In 1942 year book of agriculture. U. S. Dept. Agric. : 631—635.
Bach G. und Eichler W. 1954. Federlinge in Federspulen. Monatsb. Veterinärmed., 9 (1) : 12—14.
Backlund H. C. 1933—34. Zur Nahrungsfrage der Mallophagen anlässlich einer eigentümlichen Lebensweise von Menopon biseriatum Piag. Mem. Soc. F. Fl. Fenn., 9 : 191—193.
Badonnel A. 1934. Recherches sur l'anatomie de Psoques. Bull. biol. Fr., Belg., Suppl. 18 : 1—341.

Badonnel A. 1943. Psocoptères. Faune de France, 42, Paris.
Bagnall R. S. 1931. Some problems connected with the cuckoo and its ectoparasites. Scott. Nat., 191 : 145—147.
Bair Th. D. 1950. Experimental determination of the autoselected temperature in the chicken louse, Cuclotogaster heterographus (Nitzsch.) Ecology, 31 : 474—477.
Balát F. 1952. K poznaniu druhov rodu Ricinus De Geer 1778 (Mallophaga). Biol. sborník Slov. akad. vied a umeni, 7 (3—4) : 155—170.
Balát F. 1953. Vsěnky rodu Actornithophilus Ferris 1916 z bahňákù. Zool. Ent. Listy, 2 (2) : 3—16.
Balát F. 1955. Příspěvek k poznání všenek rodu Brüelia I. Práce Brn. zák. Českoslov. akad. věd, 27 (10) : 499—524.
Balát F. 1956. Přehled všenek (Mallophaga), zjištěných na ptácieh a ssavcích Slovenska. I. Acta Mus. Tyrnaviensis, 11 : 56—77.
Banks N. 1920. Entomological notes from the museum of comparative zoology. Psyche, 27 : 20.
Barber B. A. 1923. Notes on the life-history and habits of Mallophaga. Pap. Mich. Acad. Sci. Arts a. Letters, 1 : 391—395.
Bayreuther K. 1955. Holokinetische Chromosomen bei Haematopinus suis (Anoplura, Haematopinidae). Chromosoma, 7 : 260—270.
Bedford G. A. H. 1919. Anoplura from South African hosts. Rep. Vet. Res. S. Afr., 5—6 : 709—731.
Bedford G. A. H. 1931a. New genera and species of Mallophaga. Rep. Vet. Res. S. Afr., 17 : 283—297.
Bedford G. A. H. 1931b. Descriptions of three new species of Tetrophthalmus (Mallophaga) found on pelicans. Parasitology, 23 : 236—242.
Bedford G. A. H. 1932a. Trichodectidae (Mallophaga) parasitic on Procaviidae. Proc. Zool. Soc. Lond., 3 : 709—730.
Bedford G. A. H. 1932b. A synoptic check-list and host-list of the ectoparasites found on South African Mammalia, Aves and Reptilia. Rep. Vet. Res. S. Afr., 18 : 223—523.
Bedford G. A. H. 1932c. Trichodectidae (Mallophaga) found on African Carnivora. Parasitology, 24 : 350—364.
Bedford G. A. H. 1936. Notes on species of Trichodectidae with descriptions of new genera and species. Onderst. Journ. Vet. Sci., 7 : 33—58.
Bedford G. A. H. 1939. Notes on Menoponidae (Mallophaga) with descriptions of new genera and species. Onderst. Journ. Vet. Sci., 12 : 121—152.
Beier M. 1936. Mallophaga. Federlinge oder Pelzfresser. Biol. Tiere Dtschl., 39 : 1—32.
Benoit R. 1954. Lésions constatées sur des cuirs de veaux. Schweiz. Arch. Tierheilk., 96 : 232—244.
Bequaert J. 1943. Notes on Hippoboscidae. 16. Hippoboscidae from Southern Brasil. With the description of a new species of Lynchia. Journ. Parasitol., 29 : 131—135.
Bequaert J. 1945. Notes on Hippoboscidae. 19. Additions to the larger species of Lynchia, with descriptions of two new species. Psyche, 52 : 88—104.
Bezzi N. 1890. Note sopra alcuni insetti epizoi. Bull. Soc. ent. Ital., 22 : 30—37.
Bishopp F. C. and Wood H. P. 1926. Mites and lice on poultry. U. S. Dept. Agric., Farm. Bull. 801.
Boetticher H. und Eichler W. 1952. Parasitophyletische Studien zur Ornithosystematik. I. Die Acidoproctidae der Anseres. Zool. Garten (N. F.), 19 (2/4) : 121—126.
Boetticher H. and Eichler W. 1954. Parasitophyletische Studien zur Ornithosystematik. II. Die Verteilung der Degeeriellidae und Falcolipeuridae bei den Accipitres. Biol. Zbl., 73 (3/4) : 212—221.
Bohne 1915. Stubenfliegen als Träger von Läusen. Münch. med. Wschr., 62 : 358.
Bouvier J. 1945. De l'hemophagie de quelques Mallophages des animaux domestiques. Schweiz. Arch. Tierheilk., 87 : 429—434.
Brauer F. 1885. Systematisch-zoologische Studien. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, 91 : 237—413.
Buchner P. 1930. Tier und Pflanze in Symbiose. Berlin.
Buchner P. 1953. Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Microorganismen. Stuttgart.
Burgress E. 1878. The anatomy of the head, and structure of the maxilla in the Psocidae. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., 19 : 291—296.
Burmeister H. 1838. Handbuch der Entomologie, 2 : 418—443.
Buxton P. A. 1934. Separation of lice from hair, wool or feathers. Proc. R. Ent. Soc. Lond., 9 : 5—6.

Calandruccio S. 1890. Animali parassiti dell'uomo in Sicilia. Atti Acad. Gioenia sci. nat., (4), 2 : 95—135.
Carriker M. A. 1936. Studies in Neotropical Mallophaga. Part I. Lice of the Tinamous. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., 88 : 45—218.
Carriker M. A. 1940. Studies in Neotropical Mallophaga. II. New genera and species. Lloydia, 3 : 281—300.
Carriker M. A. 1944a. Studies in Neotropical Mallophaga. III (Tinamidae, 2). Proc. U. S. Nat. Mus., 95 : 81—233.
Carriker M. A. 1944b. Studies on Neotropical Mallophaga. IV. New genera and species. Bol. ent. Venez., 3 : 65—104.
Carriker M. A. 1944c. Studies in Neotropical Mallophaga. V. The Lipeuroid forms of the New World Galliformes, 1. Rev. Brasil. Biol., 4 : 557—585.
Carriker M. A. 1945a. Studies in Neotropical Mallophaga. V. The Lipeuroid forms on the New World Galliformes, 2. Rev. Brasil. Biol., 5 : 91—112.
Carriker M. A. 1945b. Studies in Neotropical Mallophaga. VII. Goniodes and allied genera from gallinaceous hosts. Rev. Acad. Colomb., 6 : 355—399.
Carriker M. A. 1947. Neotropical Mallophaga miscellany, No 2. The genus Ibidoecus Cummings. Bol. ent. Venez., 6 : 111—136.
Carriker M. A. 1955a. Studies in Neotropical Mallophaga. XII (part 3). Lice of the Tinamous. Bol. ent. Venez., 11 (1—2) : 1—28.
Carriker M. A. 1955b. Studies in Neotropical Mallophaga. XII (part 4). Lice of the Tinamous. Bol. ent. Venez., 11 (3—4) : 1—35.
Chatton E. et Picard F. 1908. Sur une Laboulbéniacée: Trenomyces histophtorus n. g., n. sp., endoparasite des Poux (Menopon pallidum Nitzsch et Goniocotes abdominalis P.) de la Poule domestique. C. R. Acad. sci. Paris, 146 : 201—203.
Chatton E. et Picard F. 1909. Contribution a l'étude systematique et biologique des Laboulbeniacées: Trenomyces histophtorus, endoparasite des Poux de la Poule domestique. Bull. Soc. Mycol. Fr., 22 : 147—150.
Chong Ling-Ting. 1941. Recherches anatomiques sur les Mallophages. Langres.
Clay T. 1935. Two new genera of Mallophaga. Proc. Zool. Soc. Lond. : 615—618.
Clay T. 1938. A revision of the genera and species of Mallophaga occurring on Gallinaceous hosts. Part I. Lipeurus and related genera. Proc. Zool. Soc. Lond. (B), 108 : 109—204.
Clay T. 1940. Genera and species of Mallophaga occuring on Gallinaceous Hosts. Part II. Goniodes. Proc. Zool. Soc. Lond. (B), 110 : 1—120.
Clay T. 1946a. Mallophaga miscellany, № 3. Ann. Mag. Nat. Hist. (11), 13 : 355—359.
Clay T. 1946b. The Mallophagan parasites of the Passeriformes. Ibis, 88 : 403—405.
Clay T. 1947a. A preliminary key to the genera of the Menoponidae (Mallophaga). Proc. Zool. Soc. Lond., 117 : 457—477.
Clay T. 1947b. The systematic position of the Musophagi as indicated by their Mallophagan parasites. Ibis, 89 : 654—656.
Clay T. 1948a. A new type of external organ found in the Mallophaga. Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A), 23 : 33—35.
Clay T. 1948b. Relationships within the Sterninae as indicated by their Mallophagan parasites. Ibis, 90 : 141—142.
Clay T. 1949a. Piercing mouth-parts in the biting lice (Mallophaga). Nature, 164 : 617.
Clay T. 1949b. Some problems in the evolution of a group of ectoparasites. Evolution, 3 : 279—299.
Clay T. 1949c, 1951a, 1953. Systematic notes on the Piaget collections of Mallophaga, pts. I, II, III, IV. Ann. Mag. Nat. Hist., (12), 2 : 811—838, 895—921; 4 : 173—182, 1159—1168; 6 : 641—657.
Clay T. 1950. A preliminary survey of the distribution of the Mallophaga («feather lice») on the class Aves (Birds). Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., 49 : 430—443.
Clay T. 1951b. An introduction to a classification of the avian Ischnocera (Mallophaga), pt. I. Trans. R. Ent. Soc. Lond., 102 : 171—194.
Clay T. 1954. The post-spiracular seta and sensillus in the Mallophaga (Insecta). Ann. Mag. Nat. Hist., (12) 7 : 716—718.
Clay T. and Hopkins C. H. E. 1950, 1951, 1954. The early literature on Mallophaga, pts. I, II, III. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Ent., 1 (3) : 223—272; 2 (1) : 3—37; 3 (6) : 223—266.
Clay T. and Hopkins G. H. E. 1955. Notes on the Rudow collection of Mallophaga at Hamburg. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst., 53 : 49—73.
Clay T. and Meinertzhagen R. 1937. Two remarcable new Mallophagan genera from the Columbidae. Entomologist, 70 : 271—278.
Clay T. and Meinertzhagen R. 1938a. Two new genera of Mallophaga. Entomologist, 71 : 73—76.

Clay T. and Meinertzhagen R. 1938b. New genera and species of Mallophaga. Entomologist, 71 : 275—279.
Clay T. and Meinertzhagen R. 1939a. New genera and species of Mallophaga. Entomologist, 72 : 161—168.
Clay T. and Meinertzhagen R. 1939b. Three new genera of Mallophaga from Charadriiformes. Ann. Nag. Nat. Hist., (11), 4 : 450—454.
Clay T. and Meinertzhagen R. 1941. Mallophaga miscellany. No 2. Ann. Mag. Nat. Hist., (11), 7 : 329—346.
Clay T. and Meinertzhagen R. 1943. The relationship between Mallophaga and Hippoboscid flies. Parasitology, 35 : 11—16.
Clay T. and Rothschild M. 1938—1939. Ectoparasites from captive birds, 1, 2. Novitates zool., 41 : 61—73, 305—315.
Colas-Belcour J. et Nicolle P. 1938. Sur le parasitisme du Cobaye par un Mallophaga sud-américain, Trimenopon jenningsi K. et P., présence de sang et de Rickettsies dans le tube digèstif de l'insecte. Bull. Soc. pathol. exot., 31 : 635—640.
Conci C. 1941. Nuovi generi di Mallofagi (nota preliminare). Boll. Soc. ent. Ital., 73 : 126—127.
Conci C. 1952. L'allevamento in condizioni sperimentali dei Mallogafi. 1. Cuclotogaster heterographus Nitzsch. Boll. Mus. 1-st. Biol. Univ. Genova, 1951—52, 24 (150) : 17—40.
Conci C. 1956. L'allevamento in condizioni sperimentali dei Mallofagi. II. Stenocrotaphus gigas (Taschenberg). Mem. Soc. ent. Ital. 35 : 133—150.
Cooreman J. 1944. Un nouveau cas d'Hyperparasitisme parmi les Acaridia : Myialgopsis trinotoni n. gen., n. sp. Parasite d'un Mallophaga. Bull. Mus. r. hist. nat. Belg., 20 : 1—12.
Cope O. B. 1940. The morphology of Esthiopterum diomedeae (Fabricius) (Mallophaga). Microentomology, 5 : 117—142.
Cope O. B. 1941. The morphology of a species of the genus Tetrophthalmus (Mallophaga : Menoponidae). Microentomology, 6 : 71—92.
Cowan I. McT. 1946. Parasites, diseases, injuries and anomalies of the Columbian black-tailed deer, Odocoileus hemionus columbianus (Richardson), in British Columbia. Canad. Journ. Res., 24 (D) : 71—103.
Cowdry E. V. 1923. The distribution of Rickettsia in the tissues of insects and arachnids. Journ. Exptl. Med., 37 : 431—456.
Craufurd-Benson H. J. 1941. The cattle lice of Great Britain. Parasitology, 33 : 331—358.
Crutchfield C. M. and Hixson H. 1943. Food habits of several species of poultry lice with special reference to blood consumption. Florida Ent., 26 : 63—66.
Crystal M. M. 1949. A descriptive study of the life history stages of the dog biting louse, Trichodectes canis (Degeer) (Mallophaga : Trichodectidae). Bull. Brooklyn Ent. Soc., 44 : 89—97.
Cummings B. F. 1913a. On some nondescript Anoplura and Mallophaga. Bull. Ent. Res., 4 : 35—45.
Cummings B. F. 1913b. Note on the crop in the Mallophaga and on the arrangement and systematic value of the crop-teeth. Ann. Mag. Nat. Hist., 12 : 266—270.
Cummings B. F. 1913c. On some points in the anatomy of the mouth-parts of the Mallophaga. Proc. Zool. Soc. Lond., 1 : 128—141.
Cummings B. F. 1915. Note on the mouth-parts in a species of Polyplax (Anoplura) and on the relationship between Anoplura and Mallophaga Ann. Mag. Nat. Hist., 15 : 256—259.
Cummings B. F. 1916a. Note on the thorax in Anoplura and in the genus Nesiotinus of the Mallophaga. Ann. Mag. Nat. Hist., 17 : 171—174.
Cummings B. F. 1916b. Studies on the Anoplura and Mallophaga being a report upon a collection from Mammals and Birds in the Society's Cardens. Proc. Zool. Soc. Lond., 1 : 253—295; 2 : 643—693.
De Geer C. 1778. Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. 7. Stockholm : 69—82.
Denny H. 1842. Monographia Anoplurorum Britanniae. London.
Dutton J. E. 1905. The intermediate host of Filaria cypseli. Thomp. Yates Lab. Rep. (n. s.). 6 : 139—147.
Eckstein B. 1912. Trichodectes longicornis N., ein Parasit des Rehes. Jahrb. Inst. Jagdk. Neudamm. 1 : 181—182.
Eichler W. 1936. Die Biologie der Federlinge. Journ. Orn., 84 : 471—505.
Eichler W. 1937. Einige Bemerkungen zur Ernährung und Eiablage der Mallophagen. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Fr. Berlin : 80—111.
Eichler W. 1938. Bizarrifrons nov. gen., eine bemerkenswerte asymmetrische Fe-

derlingsgattung von Icteriden. (Betrachtungen über morphologische Besonderheiten bei Mallophagen, I). Zool. Anz., 124 : 225—236.
Eichler W. 1939a. Topographische Spezialisation bei Ektoparasiten. Ztschr. Parasitenkunde, 11 : 205—214.
Eichler W. 1939b. Trimenopon jenningsi Kellogg et Paine, ein Haarling des Meerschweinchens, auch für Deutschland nachgewiesen. Ztschr. hyg. Zool. Schädlingsb., 5 : 149—153.
Eichler W. 1940a. Notulae Mallophagologicae. I. Neue Gattungen und Subfamilien von Haarlingen. Zool. Anz., 129 : 158—162.
Eichler W. 1940b. Notulae Mallophagologicae. III. Die Unterfamilie Menacanthinae, nov. Subfam. Zbl. Bakt., 145 : 361—365.
Eichler W. 1940c. Notulae Mallophagologicae. IV. Neue Gattungen und höhere Einheiten von Kletterfederlingen. Zool. Anz., 130 : 97—103.
Eichler W. 1940d. Wirtsspezifität und stammesgeschichtliche Gleichhäufigkeit (Fahrenholzsche Regel) bei Parasiten im allgemeinen und bei Mallophagen im besonderen. Zool. Anz., 132 : 254—262.
Eichler W. 1940e. Korrelationen in der Stammesentwicklung von Wirten und Parasiten. Ztschr. Parasitenkunde, 12 : 94.
Eichler W. 1941a. Zur Lebensweise der Neocolpocephalum-Arten. Mitt. Dtsch. Ent. Ges., 10 : 92—96.
Eichler W. 1941b. Notulae Mallophagologicae. II. Neue Gattungen bei Haftfussfederlingen. Stett. ent. Ztg., 102 : 125—128.
Eichler W. 1941c. Zur Klassifikation der Lauskerfe (Phthiraptera Haeckel : Rhynchophthirina, Mallophaga und Anoplura). Arch. Naturgesch. (N. F.), 10 : 345—398.
Eichler W. 1942. Die Entfaltungsregel und andere Gesetzmässigkeiten in den parasito-genetischen Beziehungen der Mallophagen und anderer ständiger Parasiten zu ihren Wirten. Zool. Anz., 137 : 77—83.
Eichler W. 1943. Notulae Mallophagologicae. X. Anseriphilus nov. gen. und andere Neuerungen bei amblyceren Federlingen. Dtsch. Ent. Ztg., Jg. 1943 : 56—64.
Eichler W. 1944. Notulae Mallophagologicae. XI. Acht neue Gattungen der Nirmi und Docophori. Stett. ent. Ztg., 105 : 80—82.
Eichler W. 1946a. Parthenogenese und Ovoviviparie als Entwicklungseigentümlichkeiten bei Läusen und Federlingen. Tierärztl. Umschau, 1 : 10.
Eichler W. 1946b. Probleme der Mallophagenforschung. Vögel der Heimat (Aarau), 16 : 205—217.
Eichler W. 1949a. Some rules in ectoparasitism. Ann. Mag. Nat. Hist., (12), 1 : 588—598.
Eichler W. 1949b. Mallophagen von Aramus scolopaceus. Orn. als biol. Wiss. : 249—252.
Eichler W. 1950. Erste Ergänzung zu Keler's «Übersicht über die gesamte Literatur der Mallophagen». Ztschr. angew. Ent., 31 (4) : 617—635.
Eichler W. 1951. Laboulbeniales bei Mallophagen und Läusen. Feddes Repert., 54 : 185—206.
Eichler W. 1951—52. Die Bedeutung der Mallophagenforschung für die Ornithologie unter dem Gesichtspunkte einer Kriterienkritik der aviparasitologischen Phyletodiagnostik. Wiss. Ztschr. Univ. Leipzig, 2 : 77—80.
Eichler W. 1953. Mallophagen in Vogelnestern. Vogelwarte, 16 (4) : 170—173.
Eichler W. 1954a. Milben an Mallophagen. Riv. Parassitologia, 15 : 391—394.
Eichler W. 1954b. Die Entwicklung der Vorderen Saumborste bei Anaticola-Arten als Peitschenborste und zum fühleranalogen Tastsinnesorgan. Zool. Anz., 152 (1—2) : 32—35.
Eichler W. 1955. Wirtssperifitöt der Parasiten und Evolution der Wirte. Acta XI Congr. Int. Orn. 1954 : 303—308.
Eichler W., Morosek B. und Traue H. 1953. Nachweis des Haarlingsbefalls und Erfolgsprüfung in der Schafhaarlingsbekämpfung. Arch. exp. Veterinärmed., 7 : 504—507.
Eichler W. und Piechocki R. 1952. Untersuchungen zur Epidemiologie der Aussenparasiten. VI. Massenauftreten von Bussard-Federlingen. Arch. exp. Veterinärmed., 6 : 249—261.
Emerson K. C. 1954. Review of the genus Menopon Nitzsch, 1818 (Mallophaga). Ann. Mag. Nat. Hist., (12), 7 : 225—232.
Emerson K. C. 1955. A review of the genus Rallicola (Philopteridae, Mallophaga) found on Aramidae, Psophiidae and Rallidae. Ann. Ent. Soc. Amer., 48 : 284—299.
Enderlein G. 1904. Läuse-Studien. Über die Morphologie, Klassifikation und systematische Stellung der Anopluren nebst Bemerkungen zur Systematik der Insektenordnungen. Zool. Anz., 28 : 121—147.

Enderlein G. 1905. Läusestudien. III. Zur Morphologie des Läusenkopfes. Zool. Anz., 28 : 626—638.
Escherich K. 1894. Anatomische Studien über das männliche Genitalsystem der Coleopteren. Ztschr. wiss. Zool., 57 : 620—641.
Ewing H. E. 1924. On the taxonomy, biology and distribution of the biting lice of the family Gyropidae. Proc. U. S. Nat. Mus., 63 (20) : 1—42.
Ewing H. E. 1926. Some recent generic derivations of the Mallophagan genus Philopterus Nitzsch (Philopteridae). Proc. Ent. Soc. Wash., 28 : 145—150.
Ewing H. E. 1927a. Descriptions of new genera and species of Mallophaga, together with keys to some related genera of Menoponidae and Philopteridae. Journ. Wash. Acad. Sci., 17 : 86—96.
Ewing H. E. 1927b. The hippoboscid fly, Ornithomyia avicularia Linnaeus, as a carrier of Mallophaga. Ann. Ent. Soc. Amer., 20 : 245—250.
Ewing H. E. 1929. A manual of external parasites. London.
Ewing H. E. 1930. The taxonomy and host relationships of the biting lice of the genera Dennyus and Eureum, including the descriptions of a new genus, subgenus and four new species. Proc. U. S. Nat. Mus., 77 (20) : 1—16.
Ewing H. E. 1931. Some factors affecting the distribution of and variation in North-American ectoparasites. Amer. Nat., 65 : 360—369.
Ewing H. E. 1933. Some peculiar relationships between ectoparasites and their hosts. Amer. Nat., 67 : 365—373.
Ewing H. E. 1936. The taxonomy of the Mallophagan family Trichodectidae with special reference to the New World fauna. Journ. Parasitol., 22 : 233—246.
Fabricius J. C. 1775. Systema entomologiae. Flensburgi et Lipsiae : 804—810.
Fabricius J. C. 1805. Systema Antliatorum. Brunsvigae : 340—350.
Fabricius O. 1780. Fauna groenlandica. Hafniae et Lipsiae: 215—220.
Fahrenholz H. 1936. Zur Systematik der Anopluren. Ztschr. Parasitenkunde, 9 : 50—56.
Fernando W. 1933. The development and homologies of the mouth parts of the head louse. Quart. Journ. Micr. Sci., 76 : 231—241.
Ferris G. F. 1916. Some genera groups in the Mallophaga family Menoponidae. Canad. Ent., 48 : 301—311.
Ferris G F. 1919—1935. Contributions toward a monograph of the sucking lice. I—VIII. Stanford Univ. Press, California.
Ferris G. F. 1922. The Mallophagan family Trimenoponidae. Parasitology, 14: 75—86.
Ferris G. F. 1924. The Mallophagan family Menoponidae, pt. I. Parasitology, 16 : 55—66.
Ferris G. F. 1928a. The genus Myialges. Ent. News, 39 : 137—140.
Ferris G. F. 1928b. The Mallophagan family Menoponidae, pt. III. Parasitology, 20 : 221—227.
Ferris G. F. 1931. The louse of elephants. Haematomyzus elephantis Piaget (Mallophaga : Haematomyzidae). Parasitology, 23 : 112—127.
Ferris G. F. 1933. The Mallophagan genus Trichophilopterus. Parasitology, 25 : 468—471.
Finlayson L. H. 1949. The life history and anatomy of Lepinotus patruelis Pearman (Psocoptera—Atropidae). Proc. Zool. Soc. Lond., 119 : 301—323.
Florence L. 1921. The hog louse, Haematopinus suis Linné: its biology, anatomy and histology. Cornell Univ. Agric. Expt. Sta., 51 : 641—725.
Forsius R. 1912a. Ornithomyia avicularia med mallophag. Meddel. Soc. F. Fl. Fenn., 38 : 34.
Forsius R. 1912b. Ueber den Transport von Mallophagen durch Hippobosciden. Meddel. Soc. F. Fl. Fenn., 38 : 58—60.
Frisch J. L. 1724, 1730, 1734, 1736. Beschreibung von allerlei Insekten in Teutsch-Land. Berlin, 5 : 15—16; 8 : 8—10; 11 : 24; 12 : 16.
Fulmek L. 1905. Beiträge zur Kenntnis des Herzens der Mallophagen. Zool. Anz., 29 : 619—621.
Fulmek L. 1909. Das Rückengefäss der Mallophagen. Arb. Zool. Inst. Wien, 17 :45—64.
Fürbringer M. 1888. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Amsterdam.
Galliard H. 1934. A propos des ectoparasites du cobaye. C. R. Soc. Biol., Paris, 116 : 1316—1318.
Geist R. N. 1935. Notes on the infestation of wild birds by Mallophaga. Ohio. Journ. Sci., 35 : 93—100.
Geoffroy E. L. 1762. Histoire abrégée des Insectes qui se trouvent aux environs de Paris, 2 : 595—605.

Georgescu-Iordan M. 1941. Contributiuni la studiul Mallophagilor din Romînia. Anal. Acad. Rom. Mem. Sect. st., ser. III, XVI : 841—968.
Gerberg E. J. and Goble F. C. 1941. Two unusual records of Mallophaga from bats. Journ. Mammal., 22 : 454.
Gerstaecker A. 1863. Handbuch der Zoologie, 2. Leipzig.
Giebel C. 1866. Die im Zoologischen Museum der Universität Halle aufgestellten Epizoen nebst Beobachtungen über dieselben. Ztschr. ges. Naturwiss., 28 : 353—400.
Giebel C. 1874. Insecta Epizoa. Leipzig.
Giglioli H. 1864. On some parasitical insects from China. Quart. Journ. Micr. Sci., 4 : 18—26.
Girard. 1859. Note sur des Lipeurus baculus vivant sur des Pigeons-Paons. Bull. Soc. ent. Fr., 7 : CXL—CXLI.
Glaser R. W. 1920. Biological studies on intracellular bacteria. Biol. Bull. Marine Biol. Lab., 39 : 133—145.
Goas R. J. 1952. The early embryology of the book louse, Liposcelis divergens Badonnel (Psocoptera: Liposcelidae). Journ. Morphol., 90 : 135—168.
Goas R. J. 1953. The advanced embryology of the book louse, Liposcelis divergens Badonnel (Psocoptera: Liposcelidae). Journ. Morphol., 92 : 157—191.
Graber V. 1872. Anatomisch-physiologische Studien über Phthirius inguinalis Leach. Ztschr. wiss. Zool., 22 : 137—167.
Gross J. 1905. Untersuchungen über die Ovarien von Mallophagen und Pediculiden. Zool. Jahrb., Anat., 22 : 347—386.
Grosse F. 1885. Beiträge zur Kenntnis der Mallophagen. Ztschr. wiss. Zool., 42 : 530—558.
Guimarães L. R. 1942, 1943, 1950. Sôbre alguns gêneros e espécies de Heptapsogastridae (Mallophaga), I, II, III. V. Papéis Avulsos Dept. Zool., S. Paulo, 2 (2) : 15—37, 2 (12) : 151—170; 3 (2) : 19—37; 9 (16) : 249—258.
Guimarães L. R. 1944. Mais um caso de associacão entre Mallophaga e Hippoboscidae. Papéis Avulsos Dept. Zool., S. Paulo, 4 : 79—84.
Guimarães L. R. 1953. Sôbre alguns gêneros e espécies de Heptapsogastridae (Mallophaga), IV. Arq. Mus. Nac., Rio de Janeiro, 42 : 233—253.
Handlirsch A. 1908. Die fossilen Insecten. Leipzig.
Handlirsch A. 1930. Mallophaga. In : Kückenthal u. Krumbach, Handb. Zool., 4 : 877—882.
Harrison L. 1911. The taxonomic value of certain parasites. Abstr. in Ann. Rep. Syd. Uni. Sci. Soc.
Harrison L. 1913. Notes and exhibits. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 38 : 108—109.
Harrison L. 1914. The Mallophaga as a possible clue to bird phylogeny. Austr. Zool., 1 : 7—11.
Harrison L. 1915a. Mallophaga from Apteryx, and their significance; with a note on the genus Rallicola. Parasitology, 8 : 88—100.
Harrison L. 1915b. The respiratory system of Mallophaga. Parasitology, 8 : 101—127.
Harrison L. 1915c. On a new family and five new genera of Mallophaga. Parasitology, 8 : 383—407.
Harrison L. 1916a. The relation of the phylogeny of the parasite to that of the Host. Rep. Brit. Ass. Adv. Sci. for 1915 : 476—477.
Harrison L. 1916b. The genera and species of Mallophaga. Parasitology, 9 : 1—156.
Harrison L. 1916c. Bird-parasites and bird-phylogeny. Ibis, 4 (Abstract and discussion in Bull. CCXII. Brit. Orn. Club) : 254—263.
Harrison L. 1916d. A preliminary account of the structure of the mouth-parts in the body-louse. Proc. Camb. Phil. Soc., 18 : 207—226.
Harrison L. 1919. Note on the mouth-parts of lice. Austr. Zool., 1 : 214—216.
Harrison L. 1922. On the Mallophagan family Trimenoponidae; with a description of a new genus and species from an American Marsupial. Austr. Zool., 2 : 154—158.
Harrison L. 1924. The migration route of the Australian Marsupial fauna. Austr. Zool., 3 : 247—263.
Harrison L. 1926. Crucial evidence for Antarctic radiation. Amer. Nat., 60 : 374—383.
Harrison L. 1928. Host and parasite. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 53 : IX—XXXI.
Harrison L. 1937. Mallophaga and Siphunculata. Australas. Antarctic Exped. Sci-Rep. (C), 2 : 5—47.

Harrison L. and Johnston T. H. 1916. Mallophaga from Marsupials, I. Parasitology, 8 : 338—359.
Hase A. 1931. Siphunculata; Anoplura; Aptera. Läuse. Biol. Tiere Dtschl. : 1—30.
Hathaway Ch. R. 1943. Associacao entre Mallophaga .e Hippoboscidae. Mem. Ins. Osw. Cruz, 38 : 413—417.
Haug G. 1952. Morphologische und histophysiologische Untersuchungen in den Verdauungsorganen der Mallophagen und Anopluren. Zool. Journ., Anat., 72 : 302—344.
Herman C. M. 1937a. A case of superparasitism. Bird-Banding, 8 : 127.
Herman C. M. 1937b. Notes on Hippoboscid flies. Bird-Banding, 8 : 165.
Hermann J. F. 1804. Mémoire aptérologique. Strasbourg.
Herrick G. W. 1925. Chicken lice and mites and their control. Corn. Ext. Bull. N. Y. St. Coll. Agric., Bull. 115.
Herter K. 1942 Untersuchungen über den Temperatursinn von Warmblüter-Parasiten. Ztschr. Parasitenkunde, 12 : 552—591.
Hertig M. and Wolbach S. B. 1924. Studies on rickettsia-like microorganisms in Insects. Journ. Med. Res., 44 : 329—374.
Hindle E. 1921. Notes on Rickettsia. Parasitology, 13 : 152—159.
Hiregaudar L. S. and Khambata F. S. 1954. A record of mallophagan phoresy by Pseudolynchia maura (Diptera, Hippoboscidae). Current Sci., 23 (10):335.
Hopkins G. H. E. 1938. Stray notes on Mallophaga. Ann. Mag. Nat. Hist., (11), 2 : 191—198.
Hopkins G. H. E. 1939. Straggling in the Mallophaga. Entomologist, 72 : 75—77.
Hopkins G. H. E. 1942a. The Mallophaga as an aid to the classification of birds. Ibis, 84 : 94—106.
Hopkins G. H. E. 1942b. Notes on Trichodectidae (Mallophaga). Rev. Brasil. Biol., 2 : 439—453.
Hopkins G. H. E. 1943. Notes on Trichodectidae (Mallophaga). Rev. Brasil. Biol., 3 : 11—28.
Hopkins G. H. 1947. Stray notes on Mallophaga. — VII. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. II, XIII : 170—183.
Hopkins G. H. E. 1949. Some factors which have modified the phylogenetic relationship between parasite and host in the Mallophaga. Proc. Linn. Soc. Lond., 161 : 37—39.
Hopkins G. H. E. 1950. Stray notes on Mallophaga. X. Ann. Mag. Nat. Hist., (12), 3 : 230—242.
Hopkins G. H. E. and Clay T. 1952. A check list of the genera and species of Mallophaga. London.
Hopkins G. H. E. and Clay T. 1953, 1955. Additions and corrections to the check list of Mallophaga. Ann. Mag. Nat. Hist., (12), 6 : 434—448; 8 : 177—190.
Howitt B. F., Dodge H. R., Bishop L. K. and Gorrie R. H. 1948. Virus of eastern equine encephalomyelitis isolated from chicken mites (Dermanyssus gallinae) and chicken lice (Eomenacanthus stramineus). Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med., 68 : 622—625.
Hoyle W. L. 1938. Transmission of poultry parasites by birds with special reference to the «English» or house sparrow and chickens. Trans. Kans. Acad. Sci., 41 : 379—384.
Imes M. 1918. Cattle lice and how to eradicate them. U. S. Dept. Agric., Farm. Bull. 909 (Rev. 1925, 1947).
Imes M. 1926. Lice, mange and ticks of horses and methods of control and eradication. U. S. Dept. Agric., Farm. Bull. 1493.
Imes M. 1928. Sheep and goat lice and methods of control and eradication. U. S. Dept. Agric., Leafl. 13.
Imms A. D. 1934. A general textbook of entomology. London.
Jacobson E. 1911. Mallophaga transported by Hippoboscidae. Tijdschr. Ent., 54 : 168—169.
Johannsen O. A. and Butt F. H. 1941. Embryology of Insects and Myriapods. New York.
Johnson C. W. 1922. Notes on distribution and habits of some of the bird-flies, Hippoboscidae. Psyche, 22 : 79—85.
Johnston T. H. and Harrison L. 1911 Notes on some Mallophagan generic names. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 36 : 321—328.
Kartman L. 1949. Preliminary observations on the relation of nutrition to pediculosis of rats and chickens. Journ. Parasitol., 35 : 367—374.
Keilin D. and Nuttall G. H. F. 1919. Hermaphroditism and other abnormalities in Pediculus humanus. Parasitology, 11 : 279—328.

Kéler S. 1935. Mallophaga von Polen. Die Familie Trichodectidae. Bull. Acad. polon. sci., 2 : 259—267.
Kéler S. 1936a. Ueber die Mallophagengattung Dahlemhornia nov. gen. Bull. Acad. polon. sci. 2 : 163—166.
Kéler S. 1936b. Ueber einige Mallophagen aus Rossiten. Arb. morph. taxon. Ent., 3 : 256—264.
Kéler S. 1937a. Ein Beitrag zur Kenntnis der Mallophagen des Rebhuhnes (Perdix perdix Linn.). Arb. morph. taxon. Ent., 4 : 126—135.
Kéler S. 1937b. Ueber einige neue und interessantere Mallophagen des Deutschen entomologischen Instituts in Berlin—Dahlem. Arb. morph. taxon. Ent., 4 : 312—324.
Kéler S. 1938a. O nowym rodzaju wszolów (Mallophaga), Eidmanniella n. gen. Ann. Mus. zool. Polon., 13 : 81—87.
Kéler S. 1938b. Zur Geschichte der Mallophagenforschung. Professor Dr. Christian Ludwig Nitzsch zum 100-jährigen Sterbetage gewidmet. Ztschr. Parasitenkunde, 10 : 31—66.
Kéler S. 1938c. Ueber einige Mallophagen aus Paraguay und Kamerun. Arb. morph. taxon. Ent., 5 : 228—241.
Kéler S. 1938d. Baustoffe zu einer Monographie der Mallophagen. I. Teil. Ueberfamilie der Trichodectoidea. Nova acta Leopoldina (N. F.), 5 : 395—467.
Kéler S. 1938e. Übersicht über die gesamte Literatur der Mallophagen. Ztschr. angew. Ent., 25 : 487—524.
Kéler S. 1939. Baustoffe zu einer Monographie der Mallophagen. II Teil. Ueberfamilie der Nirmoidea (I). Nova acta Leopoldina (N. F.), 8 : 1—254.
Kéler S. 1942. Eine Beitrag zur Kenntnis der Mallophagen. Arb. morph. tax. Ent., Jg. 1941, 9 : 69—84.
Kéler S. 1944. Ueber brasilianische Mallophagen. 3. Beitrag. Arb. morph. taxon. Ent., 10 : 177—204.
Kéler S. 1952. Über den feineren Bau der Tarsen bei Pseudomenopon rowanae Kéler (Mallophaga). Beitr. Ent., 2 : 573—582.
Kéler S. 1955. Einige Bemerkungen über den Bau der Tarsen von Gyropus und Gliricola (Mallophaga). Beitr. Ent., 5 (3/4) : 293—308.
Kellogg V. L. 1896a. New Mallophaga, I, with special reference to a collection made from maritime birds of the Bay of Monterey, California, Proc. Calif. Acad. Sci., (2), 6 : 31—168.
Kellogg V. L. 1896b. New Mallophaga, II, from land birds, together with an account of the Mallophagous mouth parts. Proc. Calif. Acad. Sci., (2), 6 : 431—548.
Kellogg V. L. 1898. A problem in distribution. Mallophaga. Psyche, 8 : 243—247.
Kellogg V. L. 1899. Mallophaga from birds of Panama Baja California and Alaska. New Mallophaga, III. Occas. Pap. Calif. Acad. Sci., 6 : 3—52.
Kellogg V. L. 1902. Are the Mallophaga degenerate Psocids? Psyche, 9 : 339—343.
Kellogg V. L. 1905. Insects. New York.
Kellogg V. L. 1908. Mallophaga. Wytsman's Cenera Insectorum, 66.
Kellogg V. L. 1913. Distribution and species-forming of ectoparasites. Amer. Nat., 47 : 129—158.
Kellogg V. L. 1914. Ectoparasites of Mammals. Amer. Nat. 48 : 257—279.
Kellogg V. L. and Chapman B. L. 1899. Mallophaga from birds of California. New Mallophaga, III. Occas. Pap. Calif. Acad. Sci., 6 : 53—143.
Kellogg V. L. and Kuwana S. I. 1902. Mallopgaha from birds. Proc. Wash. Acad. Sci., 4 : 457—491.
Klier E. 1956. Zur Konstruktions morphologie des männlichen Geschlechtsapparates der Psocopteren. Zool. Jahrb. (Anat.), 75 : 207—286.
Koch A. 1936. Symbiosestudien. II. Experimentelle Untersuchungen an Oryzaephilus surinamensis L. (Cucujidae, Coleopt.) Ztschr. Morph. Ökol. Tiere, 32 : 137—180.
Kotlan A. 1923. Ueber die Blutaufnahme als Nahrung bei den Mallophagen. Zool. Anz., 56 : 231—233.
Kramer P. 1869. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Cattung Philopterus (Nitzsch.). Ztschr. wiss. Zool., 19 : 452—468.
Lamson J. G. H. 1918. Cattle lice and their control. Agric. Exp. Sta., Storrs, Connect., Bull. 97.
Landois L. 1864, 1865. Untersuchungen über die auf dem Menschen schmarotzenden Pediculiden. Ztschr. wiss. Zool., 14 : 1—26, 27—41; 15 : 32—55, 494—503.

Latreille P. A. 1802. Histoire naturelle des fourmis et recueil de mémoires et d'observations sur les abeilles, les araignées, les faucheures et autres insectes : 389.
Latreille P. A. 1803. Histoire naturelle, générale et particulière des Crustacés et des Insectes, 8 : 100—112.
Latreille P. A. 1806. Genera Crustaceorum et Insectorum, I : 167.
Leach W. E. 1817. The zoological miscellany; beings descriptions of new or interesting animals, 3. London.
Leeuwenhoek van A. 1697. Pediculos non esse hermaphroditos. Verfolg. der brieven IV. Delphis.
Lepesme P. 1941. Catalogue des Laboulbéniales de la collection François Picard. Bull. Mus. nat. hist. nat.Paris, 2 ser., 13 : 481—488.
Leuckart R. 1855. Ueber die Micropyle und den feinern Bau der Schalenhaut bei den Insekteneiern. Arch. Anat. Phys. wiss. Med. : 90—264.
Lewis H. F. 1929. The natural history of the double-crested Cormorant (Phalacrocorax auritus Lesson). Ottawa. (Thesis, Cornell University).
Linnaeus C. 1746. Fauna suecica. Ed. 1. Stockholmiae.
Linnaeus C. 1758. Systema naturae. Ed. 10. Holmia.
Linnaeus C. 1761. Fauna suecica. Ed. 2. Stockholmiae.
Lucas H. 1852. Mode d'accouplement observée chez le Philopterus plataleae. Bull. Soc. ent. Fr. (2), 10 : 38—39.
Mann W. M. 1920. The occurence of Mallophaga on a dragonfly (Odon.). Ent. News, 31 : 252.
Martin M. 1934. Life history and habits of the pigeon louse [Columbicola columbae (Linnaeus)]. Canad. Ent., 66 : 6—16.
Matthysse J. G. 1944. Biology of the cattle biting louse and notes on cattle sucking lice. Journ. Econ. Ent., 37 : 436—442.
Matthysse J. G. 1946. Cattle lice. Their biology and control. Cornell Univ. Agric. Exp. Sta., Bull. 832.
Mayer Ch. 1954. Vergleichende Untersuchungen am Skelett—Muskelsystem der Thorax der Mallophagen unter Berücksichtigung des Nervensystems. Zool. Jahrb. (Anat.), 74 : 77—131.
McAtee W. L. 1922. Bird lice (Mallophaga) attaching themselves to bird flies (Dip., Hippoboscidae). Ent. News, 33 : 90.
Merisuo A. K. 1944. Notulae mallophagologicae. I. Suomen Hyönt. Aikak., 10 : 198—226.
Mitzmain M. B. 1912. Collected notes on the insect transmission of surra in Carabaos. Philip. Agr. Rev., 5 : 670—681.
Mjöberg E. 1910a. Studien über Pediculiden und Mallophagen. Zool. Anz., 35 : 287—293.
Mjöberg E. 1910b. Studien über Mallophagen und Anopluren. Ark. Zool., 6 (13), Uppsala : 1—297.
Mjöberg E. 1919. Preliminary description of a new family and three new genera of Mallophaga. Ent. Tidskr., 40 : 93—96.
Mukerji D. and Sen-Sarma P. 1955. Anatomy and affinity of the elephant louse Heamatomyzus elephantis Piaget (Insecta: Rhyncophthiraptera). Parasitology, 45 (1—2) : 5—30.
Müller J. 1915. Zur Naturgeschichte der Kleiderlaus. Österr. Sanitätsw., 27 : 1—63.
Müller T. 1927. Beobachtungen über die Mallophagen der Frischen Nehrung. Ber. Westpreuss. bot.-zool. Ver., 49 : 1—42.
Neuffer G. 1954. Die Mallophagenhaut und ihre Differenzierungen. Zool. Jahrb. (Anat.), 73 (4) : 450—519.
Neumann L. G. 1906. Notes sur les Mallophages. Bull. Soc. zool. Fr., 20 : 54—60.
Neumann L. G. 1912. Notes sur les Mallophages. II. Arch. parasitol., 15 : 353—384.
Nitzsch Ch. L. 1818. Die Familien und Gattungen der Tierinsekten (Insecta epizoica); als Prodromus einer Naturgeschichte derselben. Mag. Ent., Halle, 3 : 261—316.
Nitzsch Ch. L. 1821. Ueber die Eingeweide der Bücherlaus (Psocus pulsatorius) und über das Verfahren bei der Zergliederung sehr kleiner Insekten. Mag. Ent., Halle, 4 : 276—290.
Noland R. Ch. 1924. The anatomy of Troctes divinatorius Muell. Wisc. Acad. Sci., Arts a. Letters, 21 : 195—211.
Nordberg S. 1936. Biologisch-ökologische Untersuchungen über die Vogelnidicolen. Acta zool. fenn., 21 : 1—168.
Nusbaum J. 1882. Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insecten. Zool. Anz., 5 : 637—643.

Nuttall G. H. E. 1917. Studies on Pediculus. I. The copulatory apparatus and the process of copulation in Pediculus humanus. Parasitology, 9 : 293—394.
Nuttall G. H. F. 1918. The biology of Phthirus pubis. Parasitology, 10 (3) : 383—405.
Nuttall G. H. F. and Keilin D. 1921. On the nephrocytes of Pediculus humanus. Parasitology, 13 : 184—192.
Olfers J. F. M. 1816. De vegetativis et animatis corporibus in corporibus animatis reperiundis, I. Berolini : 80—97.
Olson C. 1935. The effect of certain ectoparasites on the cellular elements and hemaglobin of the blood of the domestic chicken. Journ. Amer. Vet. Med. Ass., 87 : 559—561.
Osborn H. 1890a. Note on the period of development in Mallophaga. Ins. Life, 3 : 115—116.
Osborn H. 1890b. Origin and development of the parasitic habit in Mallophaga and Pediculidae. Ins. Life, 4 : 187—191.
Osborn H. 1891. The Pediculi and Mallophaga affecting man and the lower animals. U. S. Dept. Agric., Bull. 7 : 1—56.
Osborn H. 1896. Insects affecting domestic animals. U. S. Dept. Agric., Bull. 5: 1—302.
Oudemans A. C. 1909, 1912, 1923. Mededeelingen over Mallophaga en Pediculi: I, II, III, IV, V. Ent. Ber. 2 : 334—335; 3 : 6, 218—224, 278—279; 6 : 163—168.
Packard A. S. 1870. Certain parasitic insects. Amer. Nat., 4 : 83—99.
Packard A. S. 1873. Descriptions of new species of Mallophaga collected by C. H. Merriam, etc. Sixth Ann. Rep. U. S. Geol. Survey : 731—734.
Packard A. S. 1887. On the systematic position of the Mallophaga. Proc. Amer. Phill. Soc., 24 : 264—272.
Pagniez Ph., Plichet A. et Laplane R. 1934. Du rôle de la lésion nerveuse dans la production de l'épilepsie de Brown-Séquard chez le Cobaye. C. R. Soc. biol., 116 : 1319.
Pagniez Ph., Plichet A., Salles P. et Laplane R. 1934. Du rôle des Poux dans l'épilepsie de Brown-Séquard du Cobaye. C. R. Soc. biol., 116 : 314—315.
Paine J. H. 1917. An asymmetrical birdlouse found on three different species of Troupials. Proc. U. S. Nat. Mus., 53 : 231—232.
Palmén J. A. 1884. Ueber paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Helsingfors.
Panzer D. G. W. F. 1793. Faunae insectorum germanicae initia. Nürnberg.
Patay R. 1941. Sur un dispositif aérifère de l'embryon de Pediculus vestimenti Nitzsch. Bull. Soc. zool. Fr., 66 : 182—189.
Paterson H. E. 1954. A new record of the quill-boring habit in Mallophaga. Ent. Mon. Mag., 90 (1082) : 158.
Patton W. S. and Cragg F. W. 1913. A textbook of medical entomology. London.
Peacock A. D. 1916. The louse problem at the western front. R. Army Med. Corps Journ., 27 : 31—60.
Peacock A. D. 1918. The structure of the mouth parts and mechanism of feeding in Pediculus humanus. Parasitology, 11 : 98—117.
Perrot J. L. 1934. La spermatogenese et l'ovogenese du mallophage Coniodes stylifer. Quart. Journ. Micr. Sci., 76 : 353—377.
Perry J. A. 1876. Note on the Trinoton and other Parasites which infest the Pelican. Proc. Liter. Phil. Soc. Liverpool, 30 : LXXX—LXXXI.
Peters H. S. 1934—1935. Mallophaga carried by Hippoboscids. Ann. Carnegie Mus., 24 : 57—58.
Peus F. 1933. Transport von Mallophagen durch Stechmücken. Ztschr. Parasitenkunde, 5 : 740—741.
Piaget E. 1869. Description d'un parasite de l'éléphant. Tijdschr. Ent., 12 : 249—254.
Piaget E. 1878. Acidoproctus. Tijdschr. Ent., 21 : 178—184.
Piaget E. 1880. Les Pédiculines. 1885. Supplément. Leide.
Plomley N. J. B. 1940. Notes on the systematics of two species of Heterodoxus (Mallophaga, Boopidae). Pap. Proc. R. Soc. Tasm., for 1939 : 19—26.
Plomley N. J. B. and Thompson G. B. 1937. Distribution of the biting louse. Nature, 140 : 199.
Qadri M. A. H. 1936a. Some new Mallophaga from North Indian birds. Ztschr. Parasitenkunde, 8 : 638—644.
Qadri M. A. H. 1936b. Studies on the mouth-parts of Mallophaga infesting North Indian birds. Proc. Ind. Acad. Sci., 3 : 411—423.

Q a d r i M. A. H. 1936c. Male genitalia of Mallophaga infesting North Indian birds. Proc. Ind. Acad. Sci., 4 : 454—470.
Q a d r i M. A. H. 1939. A suggested modification of the Mallophagous genus Colpocephalum Nitzsch. Ind. Journ. Ent., 1 : 65—67.
R a d f o r d Ch. D. 1949. New parasitic mites (Acarina: Myialgesidae and Listrophoridae). Proc. Zool. Soc. Lond., 118 : 933—937
R a i l l i e t A. 1895. Traité de zoologie médicale et agricole. Paris : 833—848.
R e d i F. 1668. Esperienze intorno alla generazione degli insetti fatti. Firenze. (1671. Experimenta circa generationem insectorum. Amstelodami).
R i e s E. 1931a. Die Symbiose der Läuse und Federlinge. Ztschr. Morph. Ökol. Tiere, 20 : 233—367.
R i e s E. 1931b. Ueber ein regelmässiges Rickettsienvorkommen bei der Hühnerlaus. Zbl. Bakt. Parasitk. Infektionskr., I Abt., 121 : 40—49.
R i e s E. 1932a. Die Symbiose der Pediculiden und Mallophagen. Arch. Zool. Ital., 16 : 1408—1421.
R i e s E. 1932b. Die Prozesse der Eibildung und des Eiwachstums bei Pediculiden und Mallophagen. Ztschr. Zellfrosch. mikr. Anat., 16 : 314—388.
R i s l e r H. 1951. Der Kopf von Bovicola caprae (Gurlt) (Mallophaga). Zool. Jahrb., 71 : 325—374.
R i t c h e r P. O. and I n s k o W. M. 1948. External parasites of chickens and their control. Kent. Agric. Exp. Sta. Univ. Kent., Bull. 517.
R u d o w F. 1870. Beobachtungen über die Lebensweise und den Bau der Mallophagen oder Pelzfresser, sowie Beschreibung neuer Arten. Ztschr. ges. Naturwiss. (N. F.), 1 : 272—302.
S c h i ö d t e 1866. On phthiriasis and on the structure of the mouth in Pediculus. Ann. Mag. Nat. Hist., 17 : 213—230.
S c h m u t z W. 1955. Zur Konstruktions-Morphologie des männlichen Geschlechsapparates der Mallophagen. Zool. Jahrb. (Anat.), 74 (2) : 211—316.
S c h o l l H. 1955. Ein Beitrag zur Kenntnis der Spermatogenese der Mallophagen. Chromosoma, 7 : 271—274.
S c h ö l z e l G. 1937. Die Embriologie der Anopluren und Mallophagen. Ztschr. Parasitenkunde, 9 : 730—770.
S c h r a n k F. v. P. 1776. Beiträge zur Naturgeschichte. Leipzig : 111—120.
S c h r a n k F. v. P. 1781. Enumeratio Insectorum Austriae Indigenorum. Augustae Vindelicorum : 499—507.
S c h r a n k F. v. P. 1803. Fauna boica, 3 (1). Landshut : 186—194.
S c o p o l i J. A. 1763. Entomologia carniolica. Vindobonae : 381—385.
S c o t t M. T. 1952. Observations on the bionomics of the sheep body louse (Damalinia ovis). Austr. Journ. Agric. Res., 3 : 60—67.
S é g u y E. 1938. Synopsis des pupipares du groupe de l'Ornithomyia biloba (Dufour) Bequaert. Encycl. Ent., Diptera, 9 : 75—78.
S é g u y E. 1944. Insectes ectoparasites (Mallophages, Anoploures, Siphonaptères). Faune de France, 43. Paris.
S h a r p D. 1890. Exhibitions, etc. Proc. Ent. Soc. Lond. : XXX.
S h a r p D. 1895. Insects. Cambr. Nat. Hist., 5 : 350—351.
S h i p l e y A. E. 1909. The ectoparasites of the Red Grouse (Lagopus scoticus). Proc. Zool. Soc. Lond. : 309—334.
S h u l l W. E. 1932. Control of the cattle louse, Bovicola bovis Linn. (Mallophaga, Trichodectidae). Journ. Econ. Ent., 25 : 1208—1211.
S i k e s E. K. and W i g g l e s w o r t h V. B. 1931. The hatching of insects from the egg, and the appearance of air in the tracheal system. Quart. Journ. Micr. Sci., 74 : 165—192.
S i k o r a H. 1916. Beiträge zur Anatomie, Physiologie und Biologie der Kleiderlaus (Pediculus vestimenti Nitzsch). I. Anatomie des Verdauungstractus. Arch. Schiffs- u. Tropen-Hyg., 20 (1) : 1—76.
S i k o r a H. 1919. Vorläufige Mitteilungen über Mycetome bei Pediculiden. Biol. Zbl., 39 : 287—288.
S i k o r a H. 1922a. Ueber die Mycetome der Läuse. Arch. Schiffs- u. Tropen-Hyg., 26 : 58.
S i k o r a H. 1922b. Neue Rickettsien bei Vogelläusen. Arch. Schiffs- u. Tropen-Hyg., 26 : 271—272.
S i k o r a H. und E i c h l e r W. 1941a. Ein «Zwitter» beim Taubenfederling Columbicola c. columbae Linn. Mitt. Dtsch. ent. Ges.. 10 : 71—73.
S i k o r a H. und E i c h l e r W. 1941b. Ueber Kopulationseigentümlichkeiten der Mallophagen. (Beobachtungen über biologische Eigentümlichkeiten bei Mallophagen, III). Ztschr. Morph. Ökol. Tiere, 38 : 80—84.

Smit F. G. A. M. 1953. Transport of Mallophaga by fleas. Parasitology, 43 (3—4) : 205—206.
Snodgrass R. E. 1899. The anatomy of the Mallophaga. New Mallophaga, III. Occas. Pap. Calif. Acad. Sci., 6 : 145—224.
Snodgrass R. E. 1905. A revision of the mouth-parts of the Corrodentia and the Mallophaga. Trans. Amer. Ent. Soc., 31 : 297—307.
Snodgrass R. E. 1928. Morphology and evolution of the insect head and its appendages. Smithsonian Misc. Coll., 81 (3) : 1—158.
Snodgrass R. E. 1935. The principles of insect morphology. New York.
Snodgrass R. E. 1936. Morphology of the insect abdomen. Part III. The male genitalia (including arthropods other than insects). Smithsonian Misc. Coll., 95 (14): 1—96.
Snodgrass R. E. 1944. The feeding apparatus of biting and sucking insects affecting man and animals. Smithsonian Misc. Coll., 104 (7) : 1—113.
Snodgrass R. E. 1947. The insect cranium and the «epicranial suture». Smithsonian Misc. Coll., 107 (1).
Snodgrass R. E. 1951. Comparative studies on the head of mandibulate arthropods. Comstock Publ. Company, Ithaca.
Spencer G. J. 1928. External parasites on certain birds of British Columbia. Canad. Ent., 60 : 257—260.
Stenram H. 1956. The ecology of Columbicola columbae L. (Mallophaga). Opusc. ent., 71 : 170—190.
Stobbe R. 1913. Mallophagen. I. Beitrag. Neue Formen von Säugetieren (Trichophilopterus und Eurytrichodectes nn. gg.). Ent. Rundschau, 30 : 105—106, 111—112.
Stojanovich C. J. 1945. The head and mouth-parts of the sucking lice (Insecta: Anoplura). Microentomology, 10 : 1—46.
Stöwe E. 1943. Der Kopf von Trimenopon jenningsi Kellogg und Paine (Mallophaga). Zool. Jahrb., 68 : 177—226.
Strindberg H. 1916a. Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Mallophagen. Ztschr. wiss. Zool., 115 : 382—459.
Strindberg H. 1916b. Studien über die ectodermalen Teile der Geschlechtsorgane einiger Mallophagengattungen. Zool. Anz., 48 : 84—87.
Strindberg H. 1917. Können die Mallophagen sich auch vom Blut ihrer Wirtstiere ernähren? Zool. Anz., 48 : 228—231.
Strindberg H. 1918. Typstüdien über die Geschlechtsorgane einiger Mallophagengattungen. Ztschr. wiss. Zool., 117 : 591—653.
Strindberg H. 1919. Die Geschlechtsorgane von Ornithobius bucephalus Gieb. und Goniodes falcicornis N. Zool. Anz., 50 : 219—235.
Ströbelt O. 1883. Anatomy and pgysiology of Haematopinus tenuirostris Burm. Ann. Mag. Nat. Hist., (5), 11 : 73—108.
Swammerdam J. 1669. Historia insectorum generalis. Utrecht.
Swammerdam J. 1752. Bibel der Natur. Leipzig.
Symmons S. 1952. Comparative anatomy of the Mallophagan head. Trans. Zool. Soc. London, 27 (4) : 349—436.
Taschenberg O. 1882. Die Mallophagen mit besonderer Berücksichtigung der von Dr. Meyer gesammelten Arten. Nova acta, Halle, 44 : 1—244.
Thaxter R. 1912. Preliminary descriptions of new species of Rickia and Trenomyces. Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., 48 : 363—386.
Thompson G. B. 1933. Associations of Hippoboscids with lice. Nature, 132 : 605—606.
Thompson G. B. 1934a. The parasites of British birds and mammals. I. Notes and Records. Ent. Mon. Mag., 70 : 133—136.
Thompson G. B. 1934b. Association of Siphonaptera with Mallophaga. Ent. Mon. Mag., 70 : 136
Thompson G. B. 1935a. Notes on Mallophaga. I. Ann. Mag. Nat. Hist., (10), 15 : 153—156.
Thompson G. B. 1935b. (I) Two further records of the association of Hippoboscidae and Mallophaga. (II) An anthocorid bug feeding on Dermanyssus gallinae (Redi). Ent. Mon. Mag., 71 : 162—163.
Thompson G. B. 1935c. New genera of Mallophaga, I. Parasitology, 27 : 281—287.
Thompson G. B. 1935d. Preliminary descriptions of three new genera of Mallophaga (subfamily Esthiopterinae). Ann. Mag. Nat. Hist., (10), 16 : 148—151.
Thompson G. B. 1936a. Some additional records of an association between Hippoboscidae and Mallophaga, together with a bibliography of the previous records. Ann. Mag. Nat. Hist., (10), 18 : 309—312.
Thompson G. B. 1936b. 1. Some new records of the occurence of Myialges spp. (Acarina). 2. A new record of Microlichus uncus Vitzthum (Acarina). Ann. Mag. Nat. Hist., (10), 18 : 315—320.

Thompson G. B. 1936c. Mallophaga on a bird's egg. Ent. Mon. Mag., 72 : 95.
Thompson G. B. 1937. I. Further notes on the association of Hippoboscidae and Mallophaga. II. Mallophaga associated with insects other than Hippoboscidae. Ann. Mag. Nat. Hist., (10), 20 : 441—444.
Thompson G. B. 1938a. The Mallophaga parasitic on Musophagidae (Plantaineaters). Ann. Mag. Nat. Hist., (11), 2 : 349—353.
Thompson G. B. 1938b—1950. A list of the type-hosts of the Mallophaga and the lice described from them. Ann. Mag. Nat. Hist., (11), 2 : 580—593; 3 : 241—252; 5 : 48—55, 297—308; 6 : 409—418; 14 : 373—388, 737—767; (12), 1 : 335—368; 3 : 269—287, 365—382, 716—720.
Thompson G. B. 1939. Further records of the occurrence of Myialges and Microlichus (Acarina) on Mallophaga and Hippoboscidae. Ann. Mag. Nat. Hist., (11), 3 : 285—287.
Thompson G. B. 1940. The distribution of Heterodoxus spiniger (Enderlein). Pap. a. Proc. R. Soc. Tasm., for 1939 : 27—31.
Thompson G. B. 1947. Association of Hippoboscidae and Mallophaga : further notes and records. Ent. Mon. Mag., 83 : 212—214.
Tilesius W. G. 1815. De cancris Camtschaticis, oniscis, entomostracis et cancellis marinis microscopicis noctilucentibus, cum appentice de acaris et ricinis Camtschaticis. Mém. Acad. sci. St.-Pétersbourg, 5 : 331—405.
Timmermann G. 1936. Saemundssonia nov. gen., ein neues Mallophagengenus, aufgestellt für Philopterus gonothorax (Giebel) und verwandte Arten. Zool. Anz., 114 : 97—100.
Timmermann G. 1952. The species of the genus Quadraceps (Mallophaga) from the Larinae, with some remarks on the systematics and the phylogeny of the galls. Ann. Mag. Nat. Hist., 5 : 209—222, 595—600.
Timmermann G. 1953. Die Mallophagen als Hilfsmittel der ornithologischen Verwandtschaftsforschung und die Frage ihrer sekundären Ansiedlung auf Fremdwirten. Journ. Orn., 94 : 252—262.
Timmermann G. 1955. Die verwandtschaftlichen Beziehungen einiger Watvogelgruppen im Lichte der vergleichenden Parasitologie. Acta XI Congr. int. orn. 1954 : 356—361.
Trinchieri G. 1910. Intorno a una Laboulbeniacea nuova per l'Italia (Trenomyces histophtorus Chatton et Picard). Boll. Soc. Nat. Napoli, (2a), 4 : XXIV.
Trouessart. 1886. Sur la présence de Ricins dans le tuyau des plumes des Oiseaux. C. R. Acad. sci. Paris, 103 : 165—167.
Trouessart. 1899. Les Acariens et les insectes du tuyau des plumes; la parthénogénèse syringobiale. Cinquantenaire Soc. biol., jubil., Paris : 624—633.
Тулешков К. Н. 1953. Пухояди (Mallophaga) ектопаразити по домашните животни в България. Изв. Зоолог. инст., 11 : 75—161.
Uchida S. 1915, 1916, 1917. Bird-infesting Mallophaga of Japan. Annot. Zool. Japon., 9 : 67—72 (Genus Physostomum), 81—88 (Genera Goniodes and Goniocotes), 201—215 (Genus Lipeurus).
Uchida S. 1926. Studies of Amblycerous Mallophaga of Japan. Journ. Coll. Agric., 9 : 1—56.
Uchida S. 1949. Studies on the bitig-lice (Mallophaga) of Japan and adjacent territories. (Suborder Ischnocera, pt. I). Jap. Med. Journ., 1 : 303—326.
Vanzolini P. E. and Guimarães L. R. 1955. South American land mammals and their lice. Evolution, 9 (3) : 345—347.
Vogel R. 1921. Zur Kenntnis des Baues und der Function des Stachels und des Vorderdarmes der Kleiderlaus (Pediculus vestimenti Nitzsch.). Zool. Jahrb. (Anat.), 42 : 229—258.
Voigt E. 1952. Ein Haareinschluss mit Phthirapteren-Eiern im Bernstein. Mitt. Geol. Staatsinst., 21, Hamburg : 59—74.
Voss F. 1921. Embryonalmechanismen. Verhandl. Dtsch. zool. Ges. : 38.
Walker E. M. 1932. Prognatism and hypognatism in insects. Canad. Ent., 64 : 223—229.
Wanach B. 1910. Transport eines Philopterus durch Ornithomyia avicularia L. Ent. Rundschau, 27 : 121.
Wandolleck B. 1923. Über die Eier der Lipeurus-Arten. Ztschr. Schädlingsbekämp., 1 : 20—23.
Warburtón C. 1928. Ornithomyia avicularia (Diptera, Hippoboscidae) as a carrier of Mallophaga, with some remarks on phoresy in insects. Parasitology, 20 : 175—178.
Ward R. A. 1953. Additional record of phoresy of Mallophaga on Hippoboscidae. Bull. Brooklyn Ent. Soc., 48 (5) : 128.

Waterhouse D. F. 1953. Studies on the digestion of wool by insects. IX. Some features of digestion in chewing lice (Mallophaga) from bird and mammalian hosts. Austr. Journ. Biol. Sci., 6 (2) : 257—275.
Waterston J. 1914. On some ectoparasites in the South African Museum. Cape Town. Ann. S. Afr. Mus., 10 : 271—321.
Waterston J. 1915. On two new species of Mallophaga (Menoponidae) : Menacanthus balfouri n. sp. and Myrsidea victrix n. sp. Ent. Mon. Mag., 1 : 12—16.
Waterston J. 1922a A new genus of Ischnocera (Mallophaga). Ent. Mon Mag., 58 : 159.
Waterston J. 1922b. Observations on the life-history of a Liotheid (Mallophaga) parasite of the curlew (Numenius arquata Linn.). Ent. Mon. Mag., 58 : 243—247.
Waterston J. 1926a. The Mallophaga and Anoplura and their host-relations. Verh. III. Intern. ent. Kongr. Zurich, 1925, 2 : 576.
Waterston J. 1926b. On the crop contents of certain Mallophaga. Proc. Zool. Soc. Lond. : 1017—1020.
Waterston J. 1928. The Mallophaga of sand-grouse. Proc. Zool. Soc. Lond., 23 : 333—356.
Webb J. E. 1946. Spiracle structure as a guide to the phylogenetic relationships of the Anoplura (biting and sucking lice), with notes on the affinities of the mammalian hosts. Proc. Zool. Soc. Lond., 116 : 49—119.
Webb J. E. 1947. The structure of the cuticle in Eomenacanthus stramineus (Nitzsch), (Mallophaga). Parasitology, 38 : 70—71.
Weber H. 1936. Copeognatha. Flechtlinge. Biol. Tiere Dtschl., 39.
Weber H. 1938a. Beiträge zur Kenntnis der Ueberordnung Psocoidea. 1. Die Labialdrüsen der Copeagnathen. Zool. Jahrb. (Anat.), 64 : 243—286.
Weber H. 1938b. Beiträge zur Kenntnis der Ueberordnung Psocoidea. 4. Ein neues Organ im Kopf der Elefantenlaus, Haematomyzus elephantis Piaget. Zool. Anz., 124 : 97—103.
Weber H. 1939a. Beiträge zur Kenntnis der Ueberordnung Psocoidea 5. Zur Eiablage und Entwicklung der Elefantenlaus Haematomyzus elephantis Piaget. Biol. Zbl., 59 : 98—109.
Weber H. 1939b. Ueber ein neues Organ im Kopf der Elefantenlaus Haematomyzus elephantis. Verh. VII. Intern. Kongr. Ent. Berlin, 1938, 2 : 975—979.
Weber H. 1939c. Beiträge zur Kenntnis der Ueberordnung Psocoidea. 6. Lebensbeobachtungen an der Elefantenlaus Haematomyzus nebst vergleichenden Betrachtungen über die Lage des Embryos im Ei und das Auskriechen. Biol. Zbl., 59 : 397—409.
Wedl C. 1885. Ueber das Herz von Menopon pallidum. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, 17 : 173—180.
Werneck F. L. 1936. Contribuição ao conhecimento dos Mallophagos encontrados nos mammiferos sul-americanos. Mem. Inst. Osw. Cruz, 31 : 391—589.
Werneck F. L. 1941a. De um estrancho parasito do cão (Insecta, Mallophaga). Rev. Brasil. Biol., 1 : 47—55.
Werneck F. L. 1941b. Os Malófagos dos Procaviideos. Mem. Inst. Osw. Cruz, 36 : 445—576.
Werneck F. L. 1945. Os Tricodectideos dos Roedores (Mallophaga). Mem. Inst. Osw. Cruz, 42 : 85—150.
Werneck F. L. et Thompson G. B. 1940. Sur les mallophages des marsupiaux d'Australie (Mallophaga : Boopidae). Mem. Inst. Osw. Cruz, 35 : 411—455.
White M. J. D. 1945. Animal cytology and evolution. Cambridge, Univ. Press.
Wigglesworth V. B. 1932. The hatching organ of Lipeurus columbae Linn. (Mallophaga) with a note on its phylogenetic significance. Parasitology, 24 : 365—367.
Wigglesworth V. B. 1941. The sensory physiology of the human louse Pediculus humanus corporis (de Geer) (Anoplura). Parasitology, 33 : 67—109.
Wigglesworth V. B. 1950. The principles of insect physilogy. London.
Wilson F. H. 1933. A louse feeding on the blood of its host. Science (n. s.), 77 : 490.
Wilson F. H. 1934. The life-cycle and bionomics of Lipeurus heterographus Nitzsch. Journ. Parasitol., 20 : 304—311.
Wilson E. H. 1936. The segmentation of the abdomen of Lipeurus heterographus Nitzsch (Mallophaga). Journ. Morphol., 60 : 211—219.
Wilson F. H. 1939. The life-cycle and bionomics of Lipeurus caponis (Linn.). Ann. Ent. Soc. Amer., 32 : 318—320.
Woodman W. J. and Dicke R. J. 1954. Population fluctuations of the mallophagan parasite Brüelia vulgata (Kellogg) upon the sparrow. Trans. Wisconsin Acad. Sci., Arts a. Letters, 43 : 133—135.

Wundrig G. 1936. Die Sehorgane der Mallophagen, nebst vergleichenden Untersuchungen an Liposceliden und Anopluren. Zool. Jahrb. (Anat.), 62 : 45—110.
Yarrell W. 1837. Exhibition of a quill, filled with a species of Pediculus, from the wing of a harpy eagle. Proc. Zool. Soc. Lond., 5 : 127.
Young J. H. 1953. Embryology of the mouthparts of Anoplura. Microentomology, 18 (4) : 85—133.
Zimmermann H. E. 1937. Life-history studies on cestodes of the genus Dipylidium from the dog. Ztschr. Parasitenkunde, 9 : 717—729.
Złotorzycka J. 1955. Wszoły (Mallophaga) ptaków krukowatych (Corvidae) Dolnego Śląska. Acta parasit. polonica, III (18) : 435—445.
Zunker M. 1928. Die Mallophagen der Haustiere, I. Mitteilung. Arch. Tierheilkunde, 58 : 644—660.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ[1]

Acanthiidae 14
Accipitres 146, 148
Acidoproctidae 18
Acidoproctus 109
Actornithophilus 48, 96
aculeatum, Trinoton 125
aeruginosus aeruginosus, Circus 109
aeruginosus, Circus 110
affinis, Cypselus 152
Akidoproctidae 17
alaudae, Pediculus 7
Alaudidae 112
alba, Egretta 102
alba, Motacilla 109
albicilla, Haliaëtus 109
albipennis, Lynchia 116
Alcae 146, 148
Alectores 148
Amblycera 16—18, 21, 22*, 23*, 24, 24*, 25*, 27—29, 32, 34, 35, 38, 40, 42, 46—48, 50, 52, 55, 57, 58, 61—63*, 64, 68, 69*, 72, 77, 80, 82, 89, 90, 93, 96, 98—100, 102—106, 108, 109, 120, 121, 124—130, 132—143, 146, 162, 163
americana, Lynchia 116, 120
Ametabolia 14
anathorax, Myrsidea 95, 114, 115, 122
Anaticola 62, 66, 91, 94, 98, 99, 109, 122, 124, 130, 146, 148
Anatoecus 98, 99, 102, 109, 131, 146, 148
anchineuria, Ornithomyia 119
Ancistronidae 18
Ancistroninae 17
Anoplura 14, 15, 17, 136
anser, Anser 102, 109
Anseres 146, 148
Anseriformes 113
anserinum, Trinoton 24*, 48, 93, 95*, 125
anseris, Anaticola 67, 95*, 102
Antliata 13
Aptera 13
Apteryges 138, 148
aquilinus, Pseudalloptes 115
Aramidae 146, 148
ardeae, Lynchia 125
ardeae, Ornithoponus 117
ardealis, Pediculus 7
Ardeicola 84, 94, 98, 99, 122
arquata, Numenius 96, 96*, 101*
Artiodactyla 126
asymmetricus, Nirmus 7
ater ater, Molothrus 119, 145
atra, Fulica 102
auritus, Phalacrocorax 97
Austrogoniodes 17
Austromenopon 148
avicularia, Ornithomyia 115—119, 121
aztectum perspicillatum, Hemiderma 126

babakotophilus, Trichophilopterus 137
bicaudatus, Pterolichus 148
bisignatus, Ibidoecus 65*, 66
bituberculatus, Goniodes 32*
Bizarrifrons 100
Blattaeformia 14
Blattoidea 14
Boopia 16
Boopidae 17—19, 137
Boopinae 42, 98
botauri, Ardeicola 116, 120
Bovicola 86
Bovicolidae 17, 18
bovis, Bovicola 41*, 79*, 80—82, 85, 90—92, 94, 95*, 98, 123, 124, 151, 162
Brüelia 110, 117
bursaepelecani, Piagetiella 97
buteo buteo, Buteo 96
buteonis, Colpocephalum 96
bychovskyi, Goniodes 27*

californica californica, Aphelocoma 117
camelus, Struthio 110
cameratus, Lagopoecus 115
canadensis, Perisoreus 118
canariensis, Pseudolynchia 117, 121
caninum, Dipylidium 152
canis, Ctenocephalides 152
canis, Trichodectes 30*, 32*, 35, 37*, 39*, 61*, 68, 73*, 77, 85, 144, 152
canorus canorus, Cuculus 116
canorus, Cuculus 115, 145
capitis, Pediculus 67
Capitonidae 146
caponis, Lipeurus 40, 42, 85, 90, 91, 93, 94, 98, 144, 161
caponis, Pediculus 7
caprae, Bovicola 35, 43*, 44, 46, 49*, 52, 59*, 78, 80, 85—87, 103, 105*, 106, 108, 152

[1] Звездочка при цифре указывает на страницу, где помещен рисунок названной формы.

Caprimulgi 148
caragana vulpes, Vulpes 152
Carduiceps 70, 134
Cariamae 146
carolinensis, Dumetella 116
Carnivora 126
castoris, Platypsyllus 142
Casuarii 138, 146
caulotoon, Myialges 125, 126
Cavia 127
Caviidae 127
Charadriiformes 113
Chelopistes 64
Cheyletidae 124, 126
Chiroptera 126
chloropus, Ornithomyia 116, 117, 119, 120*, 121
chrysocephalus, Sericulus 116
Ciconiiformes 113
circi, Laemobothrion 29*, 51*, 56*, 77
citrinella citrinella, Emberiza 117
citrinellae, Pediculus 7
Cladosporium 106
clypeata, Spatula 110
coarctatus, Philopterus 118
cobaya, Cavia 127
colchicus, Phasianus 144
Coleoptera 15
collurio, Lanius 118
Colpocephalum 16, 35, 48, 96, 110, 115, 146
Columbae 99, 111, 115, 146, 148
columbae columbae, Columbicola 144
columbae, Columbicola 30*, 77, 80, 84, 89, 90—94, 98, 100, 101*, 104, 106, 107*, 108, 117, 133, 144, 151, 161, 162
columbianus hemionus, Odocoileus 151
Columbicola 94, 98, 99, 124, 131
communis communis, Sylvia 118
compar, Goniocotes 106
confluenta, Ornithoica 125
Copeognatha 14
Coraciae 146, 149
corax, Corvus 109
cornicis, Menacanthus 48, 51*, 104, 115
cornicis, Myrsidea 63*, 64, 76, 77
cornix, Corvus 117
cornutus, Menacanthus 49*, 59*, 72, 74*, 79,*, 80—81*, 83*, 86, 88*, 89, 93, 94, 161
Corrodentia 14, 136
Corvidae 110, 112, 115
coypus, Myocastor 127
coypus, Pitrufquenia 127
crassicornis, Anaticola 65*, 67, 77, 79*, 102
crassipes, Holakartikos 73*
crecca, Anas 125
crecca, Querquedula 125
crenulatus, Strigiphilus 119
crispus, Pelecanus 97
cristatellus, Uroleuca 119
crocatum, Austromenopon 63*, 64, 70
Crypturellus 94
Crypturi 138, 146, 148
Cuculi 146, 148
Cuculiformes 113
cucullaris, Myrsidea 57*, 63*, 64, 76, 77
Cummingsiella 98
Curculionidae 15
cursor, Strigiphilus 100
curuccae, Pediculus 7
curvirostrae, Pediculus 7
curvitrabeculatus, Incidifrons 41*
cyanura, Eucichla 119
cygni, Ornithobius 30*, 102
cygni, Pulex 7
cygnus, Cygnus 102

Dahlemhornia 100, 146
Dahlemhorniidae 18
damicornis, Goniodes 54*, 55, 106
Dasyonygidae 17, 18
decimfasciatum, Colpocephalum 63*, 64
deficiens, Brüelia 116
Degeeriella 118, 124
Degeeriellidae 18
Degeeriellinae 98
dentatus, Anatoecus 41*, 62, 71*
destructor, Harpyia 96
diomedeae, Esthiopterum 36
Dipylidium 152
discocephala, Degeeriella 85
dispar, Goniodes 77
dissimmilis, Goniodes 31*, 50, 59*, 62, 65*, 98
divinatorius, Troctes 44, 54, 67
Docophoridae 17
Docophorus 16, 120
Docophoroididae 17, 18
dolichocephalus, Ricinus 33*, 77, 102
domestica livia, Columba 144
domesticus, Anser 102
domesticus gallopavo, Meleagris 144
domesticus, Gallus 43*, 96
domesticus, Passer 110, 161
Dromiceiidae 138, 146

Echidna 138
egretta albus, Casmerodius 116
elephantis, Haematomyzus 14, 15, 137
Emberizidae 112
Embiidae 14
Eomenacanthus 48, 62, 64, 129, 130
Epidermoptidae 124, 125
epizoica, Hemiptera 14
epizoica, Orthoptera 14
equi, Bovicola 28*, 41*, 85, 98, 152
ericetorum ericetorum, Turdus 118
Esthiopteridae 18
eugrammicus, Quadraceps 43*
Eulaemobothrion 48, 124
Eureum 16, 110
europaeus, Erinaceus 126
Eurymetopidae 17
eurysternus, Haematopinus 151
eversmanni, Columba 109
expallida, Ardeicola 27*, 39*, 84, 102

falcinellus, Plegadis 109
Falcolipeurus 99
Falconiformes 99, 111, 113
fasciatus, Cuculiphilus 80
Felicola 133

Felidae 151
flava, Motacilla 109, 110
flavescens, Colpocephalum 90, 96
frenatus, Ricinus 49*
fringillae, Ricinus 7
Fringillidae 112
fringillina, Ornithomyia 116—119
frugilegus frugilegus Corvus 109
fulicae, Rallicola 77
fulva, Dendrocygna 125

galapagensis, Physconelloides 126
Galliformes 113
Gallinae 111, 113, 115
gallinae, Dermanyssus 157
gallinae, Menopon 22*, 41*, 46, 51*, 53*, 55, 56*, 60, 69*, 70, 76, 89, 94, 98, 100, 108, 115, 124, 151, 161, 162
gallinulae pertusus, Incidifrons 30*
gambiensis gambiensis, Plectropterus 125
garzetta, Egretta 102
geomydis, Geomydoecus 126
Giebeliidae 17, 18
gigas, Ancistrona 33*
gigas, Goniodes 43*, 62, 90, 98, 124, 161
ginginianus, Acridotheres 118
glacialis, Citellus 138
glandarii, Brüelia 116
glareola, Tringa 110
Gliricolidae 18
Gliricolinae 38, 133, 135, 137, 142
Goniocotes 64, 98, 124
Goniodes 16, 19, 64, 80, 98, 106, 108, 131
Goniodidae 17, 18
Gonidiformia 18, 137
Goniodinae 29, 98, 137
gonophaeus, Menacanthus 133
gonothorax, Saemundssonia 153
Gressores 146, 148
grossei, Laemobothrion 53*
Grues 146, 148
Gruidae 146, 148
Gruiformes 113
guttatus, Philopterus 65*, 95, 115
Gymnognata 14
Gyropidae 16—19, 21, 29, 35, 38, 47, 50, 52, 62, 93, 98, 100, 103, 104, 121, 127, 128—130, 132—134, 137, 145, 146
Gyropiformia 18, 19
Gyropinae 38, 137, 142
Gyropoidea 17
Gyropus 10, 16, 42, 120, 152

Haematomyzidae 14, 18
Haematopinidae 15
Haematopinus 14, 15, 86
hectica, Brüelia 116
Heliornithes 148
Hemiptera 14
Heptapsogasteridae 17, 18, 137
Herodiones 99, 111, 115
hesperis brachyrhynchos, Corvus 117
Heterodoxus 16, 150
heterographus, Cuclotogaster 40, 41*, 50, 53*, 59*, 60, 62, 70, 71*, 82, 83*, 85—87, 87*, 88*, 89—91, 93, 94, 98, 100, 104*, 104, 122, 123, 144, 161
Heteroptera 14
Hippoboscidae 116, 118
hircus, Capra 43*
Hirundinidae 112, 115
hispidum, Trimenopon 35, 44, 46, 78, 93, 104, 152
histophtorus, Trenomyces 124
Holakartikos 149
hologaster, Goniocotes 53, 77, 89, 98, 108, 133
Holomenopon 109
Homoptera 14
humanus, Pediculus 67, 108, 133
Hymenoptera 15
hyperboreus, Bombus 120
Hyracoidea 126

Ibidoecus 66, 92, 99, 130
Icteridae 100
Idolocoris 14
Incidifrons 98
incomposita, Piagetiella 97
Inrostrata 15
Insectivora 126
intermedia livia, Columba 117
interposita, Brüelia 116
intrudens, Aëdes 120
irritans, Pulex 152
Ischnocera 8, 16—18, 21, 24, 26, 26*, 27*, 28, 28*, 29, 32, 34—36, 38, 40, 42, 47, 48, 50, 54, 55, 57, 58, 61, 62, 64, 65*—68, 71*—73*, 76, 77, 78, 80, 82, 84, 85, 89—91, 93, 98—100, 102—106, 108, 109, 120, 121, 123—143, 146, 159, 161, 163
Isoptera 9, 14
isostoma, Myrsidea 63*, 64
ivanovi, Ricinus 23*, 31*
iwanowi cristata, Galerida 102, 109

jenningsi, Trimenopon 127, 144
jessei, Ischnogomphus 120
juliae, Halcyon 118

Laboulbeniales 11, 124
Laemobothriformia 18
Laemobothriidae 17, 18, 70, 127, 129, 132, 137, 146
Laemobothriinae 48, 50, 52, 62, 103, 105, 130, 132, 134, 141
Laemobothrion 16, 47, 48, 68, 96
lagopodis, Ornithomyia 117, 119
Lamellirostres 99, 111, 115, 146
Laniidae 112
Lari 99, 111, 115, 146, 148
lasiophthalma, Musca 120
lata, Meinertzhageniella 92
latifasciata, Amyrsidea 70
Latumcephalidae 18
Latumcephalum 16
leucoptera, Hydrochelidon 110
leucorodia, Platalea 109
Limicolae 99, 111, 115, 146, 148
limosa, Limosa 109, 110

Linognathus 67
Liotheida 17
Liotheidae 16—18
Liotheum 7, 10, 16
Lipeuridae 17, 18
Lipeurinae 98, 143
Lipeurus 16, 80, 98
livia, Columba 117
lobatus, Phalaropus 110
lomvia lomvia, Uria 114
longicornis, Pectinopygus 71*, 77, 85, 85*
Lunaceps 124
lurida, Fulicoffula 102
luridum, Trinoton 125
lutescens, Austromenopon 114
Lynchia 118—120
Lyperosia 120

macrocephalus, Craspedorrhynchus 65*, 90
Macrochires 146, 149
maculata, Ardeicola 102
magus, Bizarrifrons 30*
major, Dryobates 116
Mallophaga 3, 14, 15, 116, 118
Mantoidea 14
marginata, Brüelia 116
Marsupialia 126
megalocephalus, Goniocotes 115
megalonyx maculatus, Pipilo 117
Meinertzhageniella 92, 100
Meinertzhageniellidae 18
melanotus, Sarkidiornis 125
meleagridis, Chelopistes 62, 65*, 130
meleagridis, Goniodes 144
melis, Paraceras 120
melis, Trichodectes 51*, 120, 126
melodia melodia, Melospiza 116, 118
Menacanthus 47, 48, 54, 68, 96, 104, 110, 118, 124, 133, 146
Menopon 16, 17, 35, 48, 96, 124, 137
Menoponidae 17—19, 21, 35, 47, 48, 50, 52, 62, 98, 103, 109, 127—130, 134, 137, 146
Menoponiformia 18
Menoponinae 8
Menoponoidea 18
merganser merganser, Mergus 125
Meromenopon 146
Meropidae 146, 149
meropis, Meromenopon 79*
merula merula, Turdus 116, 118
merula, Turdus 116, 117
merulensis, Brüelia 103, 106, 116
mesomydis, Gliricola 124
metallica, Ornitheza 118
metallica, Ornithoica 119
migratorius migratorius, Turdus 119
migratorius, Turdus 119
minor, Dennyus 152
minor minor, Lanius 109
minutus, Larus 43*
Momotidae 149
monedula, Coloeus 114
monedula monedula, Coloeus 109
monilis, Falcolipeurus 106
Monotremata 138
Motacillidae 121
multisetosus, Actornithophilus 38*
Multituberculata 139
Muscicapidae 112
Musophagae 146, 148
mustelae, Pediculus 7
mutabilis, Menacanthus 48, 76
Myialges 125
Myrsidea 48, 68, 96, 110, 124

nahoor, Pseudois 149
nebulosa, Brüelia 77
neophron, Aegypoecus 77
Neoptera 136
Nesiotinidae 17, 18
Nesiotinus 17, 128
nigra, Ciconia 102
nigra, Oidemia 102
nigrae cornicis, Pediculus 10
nigrifrons orix, Pyromelana 118
nigrum, Eulaemobothrion 85, 102
Nirmidea 14, 17
Nirmoidea 17, 18
Nirmus 13, 16
nisus nisus, Accipiter 117
nitidissimus, Ricinus 47, 49*, 52, 54, 55, 77, 133
nivalis, Leptonycteris 126
noctua, Athene 144
notophallus, Hybophtirus 15
numidae, Lipeurus 84
Numidicola 132

obliquus, Quadraceps 114
ocellatus, Docophorus 7
ocellatus, Philopterus 26*, 29*, 31*, 39*, 48, 51*, 77, 86
ochropi, Quadraceps 124*
Octodontidae 127
Oesophagostomum 151
onocrotalus, Pelecanus 97
Opisthocomus 146, 148
oriolus, Oriolus 102
Ornitheza 120
Ornithoica 118, 120
Ornithomyia 116, 118—120
Ornithorhynchus 138
Orthoptera 14
ortigometrae, Pediculus 7
osborni, Colpocephalum 53
ovalis, Cummingsiella 101*
ovalis, Gyropus 25*, 28, 33*, 34, 38, 39*, 42, 44*, 46, 50, 52, 54, 58*, 58, 59*, 60*, 66*, 67, 69*, 70, 72, 74, 75*, 76, 77, 77*, 80—82, 100, 104, 120, 127, 144, 151
ovis, Bovicola 73*, 85, 90—92, 94, 98, 105, 153, 162
ovis, Pediculus 7
Oxylipeurus 66, 92

pachycnemis, Paralges 148
pacificus, Docophoroides 33*, 61
pallida, Crataerina 119
Paludicolae 111
palumbus, Columba 98, 101*

Pantotheria 139
Paragoniocotidae 18
Paraneoptera 136
Parasita 14
Paridae 112
parviguttata, Brüelia 102
Passeres 99, 111, 146, 149
Passeriformes 113
patellatus, Actornithophilus 10, 51*, 76, 79*, 80, 94, 95*, 96, 96*, 103, 150
pavlovskyi pavlovskyi, Penenirmus 102
pavonis, Goniodes 71*, 78
pavonis, Pediculus 7
Pectinopygus 123, 124, 146
Pedestria 13
Pediculi 11
Pediculidae 28
Pediculidea 14
Pediculina 14
Pediculus 6, 11, 13, 14, 106, 108, 120
Penenirmus 98, 109
peralis, Piagetiella 97
percnopterus, Neophron 125
percnopterus percnopterus, Neophron 109
peregrina, Boopia 137
Perineus 145
Perissodactyla 126
Perlidae 14
persicus, Argas 157
perspicillatus, Falcolipeurus 29*
Peyritschiellaceae 124
Phaëtontidae 146, 148
philippensis, Ornithoica 125
philomelos ericetorum, Turdus 117, 118
Philopterida 17
Philopteridae 16—18, 21, 23, 40, 47, 48, 62, 71*, 98, 109, 127—130, 132, 133—135, 137, 142, 146
Philopteriformia 18, 137
Philopterinae 98, 143
Philopterus 7, 10, 16, 26, 98, 99, 109, 118, 119, 124
Phoenicopteridae 146, 148
Phthiraptera 14, 15, 18, 136
Phthirus 14, 67
phylloscopi, Menacanthus 31*
Physostomidae 17, 18
Physostomum 7, 10, 16
Piagetiella 10, 32, 55, 97, 98, 104, 143, 150, 153
pica, Pica 109
Picariae 111, 146, 149
piceus, Actornithophilus 94, 95*
Pici 146, 149
Picidae 146
Piciformes 113
Pidocchi 11
pilaris, Turdus 116
pilosa, Bovicola 108
plataleae, Ibidoecus 67, 93
Platyptera 14
platyrhyncha, Anas 110, 125
Plegadidae 146
Ploceidae 112, 115
Pollini 11
porcelli, Gliricola 28, 38, 46, 50, 89, 100, 127, 128, 144
porcelli, Pediculus 7
Protoherpornithes 138
Primates 126
Prunellidae 112
Pseudomenopon 48, 96, 124
Pseudoneuroptera 14
Pseudorhynchota 14
Pseudoscorpiones 124, 126
Pseudolynchia 120
Psocidae 14
Psocoptera 14
Psophiidae 146, 148
Pterygogenea 14
Pterygota 136
pubis, Phthirus 133
Pulices 7, 11
pulsatorius, Psocus 54
pusilla, Ornithoica 119
pusillus, Menacanthus 104
pygmaeus, Phalacrocorax 109
Pygopodes 111, 115
pyrrhulae, Pediculus 7

Quadraceps 124, 148
quadrulatus, Lagopoecus 118
querquedula, Querquedulae 125
querquedulae, Trinoton 31*, 39*, 48, 49*, 63*, 64, 69*, 72, 76, 77, 103, 125

Ralli 146, 148
Rallicola 124, 148
Rasores 146, 148
Regulidae 112
relictus, Neohaematopinus 138
Rhamphastidae 146, 149
Rhea 138, 148
Rhyncophthiraptera 15, 78
Rhynchophthirina 15, 18, 137
Rhynchota 9, 14, 136
Rhynocheti 148
Ricinidae 17, 18, 137
Ricininae 32, 42, 48, 50, 52, 54, 62, 104, 132—134, 141
Ricinus 13, 14, 47, 62, 64, 96, 110
ridibundus, Larus 110
Rodentia 126
roseus, Pastor 119
rotundata, Brüelia 117
roubaudi, Ornithomyia 118
rubeculae, Pediculus 7, 10
rufitergum glandarius, Garrulus 116
rusticus, Aëdes 120

Saemundssonia 98, 99, 131, 146, 148
salinarum, Oncifelis 145
schubarti, Meinertzhageniella 92
Sciuromorpha 138
Scopidae 148
scopinum, Colpocephalum 96
scutatus, Pyroderus 119
semisignatus, Philopterus 49*, 68, 71*
senegallus senegallus, Tschagra 117
serrator, Mergus 125
serratus, Ricinus 79*, 104

sharpii cornix, Corvus 109
sharpii corone, Corvus 110, 117
simplex, Sturnidoecus 119
Siphunculata 14
sociabilis, Rosthramus 96
Somaphantidae 18
spathulatus, Craspedorrhynchus 72
Sphenisci 138, 148
spiniger, Heterodoxus 127, 145
stagnatilis, Tringa 110
Steganopodes 111, 146, 148
stelleri, Cyanocitta 116
stenopsis, Linognathus 54, 89
stenopyx, Acidoproctus 30*
stramineus, Eomenacanthus 21, 37*, 52, 58, 61, 63*, 80, 91, 94, 96, 98, 103, 108, 144, 151—153, 162
strepera, Anas 110
Striges 146, 148
struthiocameli, Houttuygnia 148
Struthiolipeurus 100, 148
Struthiones 126, 138, 148
sturni, Pediculus 7
sturni, Sturnidoecus 77, 106, 108, 119, 120*
Sturnidae 112, 115
Sturnidoecus 109, 124
subaequale, Colpocephalum 115
subflavescens, Pediculus 7
subrostrata, Felicola 152
suis, Haematopinus 28, 83, 86
surinamensis, Oryzaephilus 108
swainsoni ualabatus, Hylocichla 118
Sylviidae 112
Symmetrodonta 139

tadorna, Tadorna 102
tadornae, Anaticola 102, 106, 108
taurus, Bos 124
Termitidae 14
tetraonis, Goniodes 94
tetraonis, Oxylipeurus 67
tetrix, Tetrao 118
Tetrophthalmidae 18
Thysanura 14
tibialis, Bovicola 120
Tineola 105
tinnunculi, Pediculus 7
titan, Piagetiella 39*, 48, 51*, 58, 69*, 76, 93, 97*, 97, 103, 104, 133, 162
Trenomyces 124, 124*, 125
trichodectae, Rickettsia 108
Trichodectes 7, 10, 16, 19, 80, 120
Trichodectidae 16—19, 21, 27, 29, 35, 40, 42, 47, 48, 57, 58, 61, 73*, 82, 98, 103, 104, 106, 127—129, 132—135, 137, 142, 146, 162
Trichodectiformia 18, 19
Trichodectoidea 17, 18
Tricholipeurus 151
Trichophilopteridae 17, 18
Trichophilopterus 98
trichosa, Chaetopsylla 120
Triconodonta 139
tridactyla, Rissa 153
tridens, Pseudomenopon 63*, 64, 130
Trimenopon 99
Trimenoponidae 17, 18, 133, 137
Trimenoponinae 98, 135
Trinoton 16, 47, 48, 62, 96, 99, 108, 109, 125, 132, 146, 148
trinotoni, Myialgopsis 125, 126
Trinotonidae 18
triseriatum, Colpocephalum 96
Trochili 146, 149
Trochiloecetes 8
Trogones 149
tuberculatus, Haematopinus 54, 83, 86, 120
Tubinares 145, 146
tugarinovi, Ricinus 77, 104
Turdidae 112
Turdus 119

ulula, Surnia 119
umbretta, Scopus 96
uncinosa, Brüelia 117
Upupae 146
upupae, Upupicola 77
Upupidae 146
ustulata ustulata, Hylocichla 116

vanellus, Vanellus 109, 110
varia, Brüelia 95, 114, 115
versicolor, Strepera 118
vestimenti, Pediculus 67, 83
vicina, Ornithoica 117, 119
vidalii noctua, Athene 117
virescens virescens, Butorides 144
viscivorus, Turdus 119
vituli, Linognathus 120, 151
volgensis bonasia, Tetrastes 115
vulgaris, Sturnus 109, 110, 119
vulgaris vulgaris, Sturnus 117—119
vulgata, Brüelia 100, 161
vulpes, Vulpes 144
vulpis, Trichodectes 152

wernecki, Bovicola 89

Xenarthra 126

zetlandicus vulgaris, Sturnus 119
zonarius, Carduiceps 70, 71*
Zoraptera 14, 136

УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ

Алфеев 13, 174
Алфераки 170
Ансари 13
Артоболевский 170
Афанасьев 170

Балат 13
Барышева 11, 13, 114, 170
Бауер 11, 13, 170
Бедфорд 13
Беклемишев 170
Белопольская 170
Благовещенский 8—11, 13, 46, 47, 50, 58, 67, 68, 77, 78, 82, 83, 86, 97, 102, 105, 109, 112, 116, 117, 119, 120, 122—125, 129, 135, 144, 152, 162, 163, 170, 171, 174
Брандт 171
Букстон 159
Бурмейстер 14, 16
Быховский 171

В. Н. 171
Вебер 14
Вернек 13, 19, 137
Вязкова 171

Гандлирш 14
Гаррисон 12, 13, 17, 18, 42, 137, 148, 149
Герман 13
Герштекер14
Гибель 12
Гимарес 13
Гинецинская 11, 13, 122, 125, 171
Гладенко 175
Гопкинс 12, 13, 18
Горбунова 172
Гойле 115
Гребенюк 174
Грубе 12, 171
Гурский 171
Гусев 171

Дегеер 7, 13
Дементьев 138, 171
Денни 12
Джеорджеску-Иордан 13
Догель 11, 13, 95, 114, 115, 134, 149, 171, 172
Дубинин 10, 11, 13, 93, 95, 97, 103, 114, 115, 117, 121—126, 138, 149, 150, 152, 153, 162, 172
Дубинина 11, 13, 114, 122, 172
Дубинины 13, 123, 172

Евстигнеев 172
Егоров 172
Елесеев 173
Ершов 172

Жоффруа 7, 10, 12
Жуков 13, 172

Зехнов 11, 13, 95, 114, 122, 123, 172
Зотова 171

Иванов 172
Ион 172

Калмыков 172
Каролинская 11, 13, 95, 114, 172
Каррикер 13
Келер 13, 17, 19, 40
Келлог 12, 16—18, 147—149
Киршенблат 13, 172
Киселева 13, 172
Кистяковский 13, 172, 173
Кістяківський 173
Клей 13, 18, 19
Козлова 152, 175
Коленати 12, 173
Кончи 13, 161
Крапивнер 173
Крауфурд-Бенсон 123
Кузнецов 173
Кузнецова 176
Кулачкова 173
Курчатов 173

Ландуа 133
Лапидус 171
Латрейль 7, 10, 12, 14
Леонтьев 172
Линней 7, 12, 13
Лич 12, 14
Лурье 175

Макухин 173
Марков 11, 13, 95, 114, 119, 121, 122, 149, 173
Мартынов 14, 136, 173
Мачульский 173
Маширова 172
Мельников 8, 9, 14, 44, 61, 80, 82, 173

Мельников Н. Н. 173
Муратбеков 13, 173
Мутовин 173
Мьёберг 12, 17

Навцевич 11, 13, 114, 172
Насонов 24, 173
Ненюков 173
Нечиненный 173
Никольская 11, 13, 174
Ницш 7, 10, 12, 14—16
Носик 174
Нусбаум 133
Нутталл 67

Обэ 120
Оленев 13, 174
Олигер 11, 13, 115, 174
Олферс 12, 13
Осборн 12
Осташевский 174

Павловский В. 13, 162, 171, 174
Павловский Е. 3, 13, 61, 67, 133, 152, 174
Панцер 12
Перебилло 175
Петров 82, 83, 86, 163, 171
Петунин 173
Пиаже 12, 14
Победоносцев 11, 13, 114, 175
Попов 175
Поспелова-Штром 11, 113, 175
Приселков 175

Радфорд 126
Рачинина 175
Реди 6, 8, 10, 11
Редикорцева 13, 126, 175
Рис 9
Родионова 175
Романов 173
Ромер 127, 138, 175
Рубцов 175

Сваммердам 10, 11
Сеги 13, 18
Семенов 152, 175
Сердюкова 82, 83, 86, 162, 171
Скополи 7, 12, 13
Скорняков 175
Скрябин 175
Смирнов 175
Снодграсс 16
Соколов 175
Стеллер 10
Стриндберг 9
Султанов 175

Ташенберг 12
Тиммерман 13
Томпсон 12, 13, 19, 137
Тулешков 13, 189

Уилсон 40
Уолкер 14
Учида 13

Фабриций И. 12, 13
Фабриций О. 10
Фаренгольц 15
Федоров 13, 175
Феррис 13—15, 137
Фортушный 175
Фриш 10, 12
Фюрбрингер 138

Хатин 175
Холодковский 9, 14, 66, 175, 176
Худяков 173

Черкасский 176

Шванвич 136, 176
Шёльцель 9
Шонг Линг-Тинг 35
Шпрингольц-Шмидт 10, 13, 176
Шранк 7, 10
Штром 11, 113, 175

Щенников 176

Эвинг 13, 17, 19
Эйхлер 13, 18, 19, 149
Эмерсон 13
Эндерлейн 9, 14
Эшерих 70

Якобсон 12, 176

Adie 119, 176
Alessandrini 82, 176
Allen 176
Ansari 8, 13, 84, 117, 118, 176
Arkwrigth 11, 108, 176
Armenante 8, 44, 94, 176
Aschner 108, 176
Ash 116, 117, 119, 176
Aubé 115, 119, 120, 176

Babcock 151, 176
Bach 96, 176
Backlund 96, 176
Badonnel 44, 176, 177
Bagnall 177
Bair 161, 177
Balát 13, 177
Banks 118, 177
Barber 10, 100, 102, 161, 177
Bayreuther 68, 177
Bedford 13, 120, 136, 177
Beier 177
Benoit 177
Bequaert 119, 177
Bezzi 126, 177
Bishop 152, 183
Bishopp 10, 94, 98, 177
Boetticher 177
Bohne 120, 177
Bouvier 177

Brauer 14, 177
Buchner 11, 177
Burgress 177
Burmeister 14, 177
Butt 183
Buxton 159, 177

Calandruccio 120, 178
Carriker 13, 178
Chapman 184
Chatton 11, 124, 178
Cholodkovsky 175, 176
Chong Ling-Ting 8, 9, 35—37, 178
Clay 8, 12, 18, 116, 117, 119, 137, 144, 178, 179, 183
Colas-Belcour 11, 152, 179
Conci 8, 10, 13, 82, 84, 90, 161, 179
Cooreman 125, 179
Cope 8, 25, 36, 179
Cowan 151, 179
Cowdry 11, 108, 179
Craufurd-Benson 123, 179
Cragg 186
Crutchfield 179
Crystal 8, 84, 179
Cummings 8, 9, 34, 46, 72, 120, 179
Cushing 151, 176

De Geer 7, 179
Denny 12, 96, 179
Dicke 176, 190
Dodge 152, 183
Dutton 152, 179

Eckstein 11, 179
Eichler 11, 13, 18, 92—94, 96, 102, 115, 118, 119, 121, 123—126, 137, 144, 149, 151, 153, 176, 177, 179, 180, 187
Emerson 13, 180
Enderlein 9, 180, 181
Escherich 70, 181
Ewing 8, 11, 13, 100, 116, 120, 137, 145, 181

Fabricius J. 181
Fabricius O. 10, 181
Fahrenholz 15, 181
Fernando 181
Ferris 13, 14, 125, 137, 181
Finlayson 181
Florence 181
Forsius 117, 118, 181
Frich 10, 181
Fulmek 8, 55, 56, 128, 181
Fürbringer 138, 181

Galliard 151, 181
Geist 11, 113, 123, 145, 181
Geoffroy 7, 181
Georgescu-Iordan 13, 182
Gerberg 126, 182
Gerstaecker 14, 182
Giebel 7, 12, 16, 182
Giglioli 16, 182
Girard 151, 182
Glaser 108, 182
Goas 182
Goble 126, 182
Gorrie 152, 183
Graber 60, 61, 182
Gross 9, 61, 67, 135, 182
Grosse 8, 9, 11, 53, 110, 182
Grube 171
Guimarães 13, 182, 189

Handlirsch 14, 182
Harrison 9, 12, 14, 42, 55, 57, 98, 116, 118, 128, 136, 137, 148, 182, 183
Hase 183
Hathaway 117, 183
Haug 9, 11, 52, 183
Herman 119, 183
Hermann 13, 183
Herrick 10, 98, 183
Herter 161, 183
Hertig 11, 108, 183
Hindle 11, 108, 183
Hiregaudar 117, 183
Hixson 179
Hopkins 12, 18, 118, 137, 178, 183
Howitt 152, 183
Hoyle 115, 183

Imes 10, 183
Imms 183
Insko 151, 187

Jacobson 119, 183
Johannsen 183
Johnson 118, 183
Johnston 137, 183

Kartman 183
Keilin 183, 186
Kéler 7, 8, 11, 13, 25, 36, 40, 124, 184
Kellogg 8—12, 33, 44, 97, 147, 150, 184
Khambata 117, 183
Kistiakowsky 172
Klier 184
Koch 108, 184
Kolenati 173
Kotlán 184
Kramer 8, 9, 61, 184
Kuwana 184

Lamson 10, 184
Landois 133, 184
Laplane 186
Latreille 7, 93, 185
Leach 12, 185
Leeuwenhoek 6, 185
Lepesme 185
Leuckart 61, 185
Lewis 97, 185
Lucas 93, 185
Linnaeus 7, 12, 185

Mann 120, 185
Martin 8, 10, 11, 84, 90, 91, 93, 94, 117, 161, 162, 185
Martynov 173
Matthysse 10, 90, 92, 94, 123, 151, 162, 185

Mayer 8, 9, 36, 38, 185
McAtee 117, 185
Meinertzhagen 116, 117, 119, 178, 179
Melnikow 173
Merisuo 8, 185
Mitzmain 120, 185
Mjöberg 8, 9, 12, 44, 84, 102, 119, 126, 139, 185
Morosek 180
Müller J. 185
Müller T. 8, 185
Mukerji 15, 185

Neuffer 8, 23, 185
Neumann 185
Nicolle 11, 152, 179
Nitzsch 7, 8, 93, 129, 185
Noland 44, 185
Nordberg 185
Nusbaum 9, 86, 89, 133, 185
Nuttall 67, 183, 186

Olfers 12, 186
Olson 186
Osborn 10, 12, 186
Oudemans 8, 10, 90, 186

Packard 9, 186
Pagniez 151, 186
Paine 186
Palmén 86, 186
Panzer 12, 186
Patay 83, 186
Paterson 96, 186
Patton 186
Pawlowsky 174
Peacock 186
Perrot 68, 186
Perry 10, 97, 186
Peters 116, 186
Peus 120, 186
Pfleger 118
Piaget 10, 12, 14, 16, 44, 97, 186
Picard 11, 124, 178
Piechocki 180
Plichet 186
Plomley 186

Qadri 8, 9, 34, 46, 72, 186, 187

Radford 125, 126, 187
Railliet 187
Redi 6, 187
Ries 9, 11, 54, 55, 61, 80, 106—108, 176, 187
Risler 8, 9, 25, 35, 44, 46, 78, 187
Ritcher 151, 187
Rothschild 144, 179
Rudow 9, 187

Salles 186
Schiödte 187
Schmutz 9, 93, 187
Scholl 70, 187
Schölzel 9, 80, 187
Schrank 7, 187
Scopoli 7, 187
Scott 10, 90, 92, 94, 124, 162, 187
Séguy 8, 13, 118, 187
Sen-Serma 15, 185
Sharp 115, 119, 187
Shipley 8, 94, 187
Shull 10, 151, 187
Sikes 82, 187
Sikora 11, 93, 108, 187
Smit 120, 188
Snodgrass 8, 9, 44, 53, 61, 100, 129, 188
Spencer 116, 188
Stellerus 10
Stenram 8, 11, 100, 151, 161, 188
Stobbe 188
Stojanovich 78, 188
Stöwe 8, 9, 35, 44, 46, 78, 188
Strindberg 8, 9, 46, 50, 80, 89, 188
Ströbelt 188
Swammerdam 6, 188
Symmons 8, 9, 25, 34, 35, 44, 78, 188

Taschenberg 12, 188
Thaxter 124, 125, 188
Thompson 12, 13, 116—120, 125, 126, 137, 150, 186, 188—190
Tilesius 10, 189
Timmermann 13, 18, 189
Traue 179
Trinchieri 189
Trouessart 10, 96, 189

Uchida 13, 189

Vanzolini 189
Vogel 189
Voigt 138, 189
Voss 189

Walker 14
Walker E. 189
Wanach 119, 189
Wandolleck 189
Warburton 116, 189
Ward 117, 189
Waterhouse 9, 11, 52, 105, 190
Waterston 9—11, 72, 96, 103, 124, 190
Webb 8, 9, 15, 23, 58, 129, 190
Weber 14, 15, 44, 46, 136, 190
Wedl 8, 55, 190
Werneck 13, 137, 190
White 68, 190
Wigglesworth 8, 82, 187, 190
Wilson 8, 10, 11, 40, 84, 90, 91, 94, 100, 104, 144, 161, 162, 190
Wolbach 11, 108, 183
Wood 10, 94, 98, 177
Woodman 190
Wundrig 8, 9, 28, 102, 191

Yarrell 96, 191
Young 191

Zimmermann 191
Złotorzycka 11, 191
Zunker 98, 191

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Предисловие 3
Краткая характеристика отряда пухоедов 5
Исторический обзор 6
Морфологическое направление 6
Биологическое направление 10
Систематико-фаунистическое направление 11
Морфология 21
Взрослое насекомое 21
Наружное строение 21
Внутреннее строение 44
Пищеварительная система 44
Жировое тело 54
Кровеносная система 55
Дыхательная система 55
Женская половая система 58
Мужская половая система 68
Нервная система 76
Яйцо. 78
Структурные особенности 78
Эмбриональное развитие 80
Личинка 84
Наружное строение 84
Внутреннее строение 86
Биология 90
Жизненный цикл 90
Локализация 96
Питание 103
Симбионты 106
Заражение хозяев 109
Пути расселения 114
Влияние условий среды 122
Паразиты и враги 124
Распространение 126
Сравнительно-анатомические обоснования систематики, филогения и эволюция 128
Влияние на хозяев и их реакция 150
Борьба 154
Методы исследования 158
Сбор и хранение 158
Воспитание 160
Приготовление морфологических препаратов 163
Вскрытие и приготовление анатомо-гистологических препаратов 165
Литература 170
Алфавитный указатель латинских названий 192
Указатель авторов 198

ФАУНА СССР
ДМИТРИЙ ИВАНОВИЧ БЛАГОВЕЩЕНСКИЙ. ПУХОЕДЫ

Утверждено к печати
Зоологическим институтом
Академии наук СССР

Редактор издательства *Г. И. Сергеева*
Технический редактор *А. В. Смирнова*
Корректор *Н. И. Журавлева*

Сдано в набор 14/II 1959 г. Подписано к печати 23/VI 1959 г. РИСО АН СССР № 69—45В. Формат бумаги 70 × 108¹/₁₆. Бум. л. 6³/₈. Печ. л. 12³/₄ = 17,46 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 17,84 Изд. № 791. Тип. зак. № 93. М-41014.
Тираж 1800.
Цена 14 р.

Ленинградское отделение Издательства Академии наук СССР
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. Издательства Академии наук СССР
Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12