

**К ВОПРОСУ ОБ ЭВОЛЮЦИИ ПУХОЕДОВ
(MALLOPHAGA)¹***Д. И. БЛАГОВЕЩЕНСКИЙ**Зоологический институт АН СССР (Ленинград)*

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

Общая картина хозяйного распространения пухоедов 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 в 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 низкоразвитой 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 (M. Fürbringer, 1888) предполагал, что дифференциация пера у предков птиц наступила уже в перми (гипотетические *Protoherpognithes* с «примитивным пухом»).

¹ Основные положения статьи были опубликованы в автореферате диссертации (1953).

Тинаму (*Crypturi*)² — одна из наиболее древних групп птиц, известная с миоцена, — дают приют многим родам перовиков *Ischnocera* и лишь некоторым *Amblycera*. На страусах (*Struthionos*), нанду (*Rhea*), эму (*Casuarii*, *Dromiceidae*) 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 бородак. Вероятно, условия среды, создаваемые таким своеобразным перьевым покровом, оказываются неблагоприятными для более примитивных *Amblycera*. Это предположение находит подтверждение в том, что на пингуинах (*Sphenisci*), имеющих сходное оперение, перовики *Amblycera* также отсутствуют. Если считать, что строение перьевого покрова бескилевых и пингуинов 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 утконосы (*Ornithorhynchus*) и ехидна (*Echidna*), касаются лишь плейстоценовой ехидны, хотя, наверно, эта своеобразная группа животных прошла исторически долгий путь развития. Появившиеся в триасе многобугорчатые (*Multituberculata*) вымерли в эоцене, как полагают, в связи с развитием травоядных плацентарных и с изменением характера растительности. Среди же юрских трикондонтов (*Triconodonta*), симметродонтов (*Symmetrodonta*) и пантотериев (*Pantotheria*) последних считают возможными предками сумчатых и плацентарных. Распространение сумчатых, вероятно всесветное в верхнем мелу, с миоцена почти ограничивалось 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.

² Классификация птиц дана по Г. П. Дементьеву (1940).

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, 1910, 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 лишай, грибки, плесени и сухие вещества растительного или животного 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 непрерывном взаимодействии с внешней средой. В своем становлении организм паразита опосредует весь комплекс физических и биохимических условий своей среды обитания, перестраиваясь соответственно в 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, 10-сегментное брюшко, более слабо развитый наружный скелет, обособленный зуб, 10 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

тепнокровных 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 *Ischnosega*, живущих на перьях и волосах, влекло за собой расположение ротового аппарата дальше от переднего края головы, чем у *Amblysega*, чаще в ее средней части, изменение постановки верхних челюстей, принявших наклонное положение, утрату нижнечелюстных щупиков и образование ротового желобка для ориентирования боронок пера или волос к ротовому отверстию. Смещение ротовых частей шло за счет удлинения передней части головы, сопровождавшегося нередко развитием наличникового шва и пазлличной 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.

Общим отличительным признаком пищеварительной системы пухоедов является структура зоба в виде обособленного мешка (Благовещенский, 1949). 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 доказывает, насколько важно предотвращение попадания 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 *Amblysega*, по комплексу признаков более примитивной группы, и как образование поперечного ее расширения у более специализированной группы *Ischnosega*. В ходе эволюции пищевая специализация внутри каждой группы повела к известной модификации органа, сохранившего, однако, как правило, общий план строения. По признаку вооружения структура зоба более примитивна среди пероядных *Amblysega* у *Laemobothriinae*. Вторичное упрощение строения зоба в связи с изменением рода пищи, наблюдающееся среди кровососущих птичьих *Amblysega*, наиболее выражено у *Ricininae*.

Сохранение и обеспечение потомства осуществлялись 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 непрерывное размножение, что компенсирует в известной мере низкую продукцию яиц, а также благодаря партеногенезу, образованию сперматозоидов и специфич-

ческим 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, — обуславливает возможность быстрого передвижения, поскольку с укрытием усиков при движении устраняется 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 *Platypyllus castoris*.

Переход пухоедов *Ischnocera* и, частично, *Amblycera* от свободно подвижного образа жизни в покрове хозяина к постоянному обитанию на опухалах перьев или на волосах сопровождался модификацией ног, выразившейся в развитии зажимательного аппарата различной конструкции, и изменении положения ротового аппарата. Ноги бегательного типа превращались в хватательные в результате: 1) редукции и слияния члеников лапки, т. е. утраты ею функции свободно сгибаемого и разгибаемого 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 опухала (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, обычно, 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 и развития 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 *Trichodecti-*

dae, и некоторые перьевые клещи, обладающие зажимательным аппаратом различной конструкции.

Эффективность закрепления пухоедов *Ischnosega* 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 сенсорных 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 редуцию (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. 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 зависимой 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 условиям стадий обитания. Пухоеды *Amblysega*, 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 *Amblysega*, произошла независимо в отдельных группах в связи с переходом их к жизни преимущественно на поверхности кожи. И, по всей вероятности, переход кровососущих пухоедов *Plagetiella* 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 *Ischnosega* 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 *Philopterae*, 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 современ-

ная 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 не одинаковых 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 паразитов могло происходить исключительно путем переползания, главным образом в условиях тесного контакта хозяев. Столь прочно установившиеся хозяйно-паразитные отношения естественно исключили собственное 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, гостепаразитизм у пухоедов оказывается в общем довольно редким явлением, как это показали исследования фауны пухоедов с птиц Талыша, Барабинских озер и Таджикистана (Благовещенский, 1940, 1948, 1951), а также анализ сборов птиц, содержащихся 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, конечно, 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 существования, вскоре же погибает. Экспериментальные исследования факторов, определяющих специфичность пухоедов, к сожалению, пока еще очень скудны и недостаточны. В подобных опытах куриный перовик *Cyclotogaster heterographus* поедал перья цапли *Butorides v. virescens* (Wilson, 1934), а голубиный перовик *Columbicola columbae* — перья фазана (Eichler, 1936), но, несмотря на это, они все же погибали, что как будто указывает 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 c. columbae*) домашнего сыча (*Athene noctua*) оказались безуспешными. Но на лисце (*Vulpes vulpes*) собачий волосовик (*T. canis*) прижился и интенсивно размножился, так что популяция паразита увеличилась за 80 дней в 70 раз (Eichler, 1940). По другим наблюдениям, тот же волосовик держался некоторое время (2—3 недели) на морской свинке, хотя не давал потомства, а *Trimenopon jenningsi*, *Gliricola porcellis* 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 П. А. Альбовой, 1940 г.). Куриный перовик *Lireus saronis* приживается на выведенных курами фазанах, куропатках и цесарках (Clay, 1949). 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 здесь с противоположными данными. Так, известная многохозяиным гнездовым паразитизмом за счет воробьиных наша обыкновенная кукушка (*Cuculus canopus*) обладает тремя видами пухоедов, относящимися только к свойственным кукушкам родам, и, напротив, североамериканский трупиал (*Molothrus a. ater*) — столь же многохозяиный гнездовой паразит воробьиных — имеет пухоедов, регулярно встречающихся на приемных родителях и представляющих собой многохозяиные 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 не свойственными им видами пухоедов. Так, австралийский волосовик *Heterodoxus spiniger*, нормальными хозяевами которого являются австралийские сумчатые, встречается также на койоте, шакале, оцелоте (*Oncifelis salinaum*) и, вероятно, лишь совсем недавно поселился на домашней собаке, с которой уже широко распространился за пределы Австралии. Среди перовиков *Perineus*, строго ограниченных буревестниками (*Tubinages*), один вид обосновался на одном из поморников, близких по фауне пухоедов к чайкам. Волосовики *Gygopidae*, 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 *Gygopidae*. Это может говорить о том, 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, приводящей 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 хозяйного распространения пухоедов равным образом показывает относительный характер сопряженной эволюции этих паразитов и их хозяев. Оба подотряда пухоедов встречаются как на птицах, так и на млекопитающих, причем *Amblysega* паразитируют на сумчатых, грызунах, парнокопытных, приматах и большинстве отрядов птиц, тогда как *Ischnosega* 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*, *Opisthocornis*), 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, *Dahlehornia* паразитирует только на эму (*Casuarii*, *Dromiceidae*), *Meromenopon* — на шурках (*Coraciae*, *Meropidae*), *Pectinopygus* — на веслоногих (*Steganopodes*), *Anatoecus*, *Anaticola* и *Trinoton* встречаются на гусиных (*Anseres*, *Lamellirotres*) и фламинго (*Gressores*, *Phoenicopteridae*), *Saemundsonia* — на куликах (*Limicolae*), чайках (*Lari*), чистиках (*Alcae*), буревестниках (*Tubinares*), фаззонах (*Steganopodes*, *Phaëtontidae*) и журавлиных (*Grues*, *Gruidae*), *Colpoccephalum* — 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 хозяйно-паразитных отношений. Обе эти категории животных неэквивалентны, 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, несоизмеримые, не адекватные. Поэтому едва ли можно говорить о замедленном темпе эволюции постоянных эктопаразитов сравнительно с эволюцией их хозяев. Эволюция паразита, основным направлением которой является приспособление к существованию в меняющейся по условиям специфической среды оби-

тания, 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 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.

Характер хозяйного распространения и явление «сопряженных видов» (Догель, 1949) 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, не идти с ней параллельно. Она только сопутствует эволюции хозяев, будучи обусловленной характером изменения внешней для паразитов среды, влияющей на изменения их жизненных требований.

ЛИТЕРАТУРА

- Благовещенский Д. И., 1940. Mallophaga с птиц Талыша, Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 8.— 1948. Mallophaga с птиц Барабинских озер (1), там же, 10.— 1949. Строение пищеварительной системы пухоедов в связи с их питанием, там же, II.— 1951. Mallophaga Таджикистана, там же, 13.— 1953. Пухоеды (Mallophaga) фауны СССР. Введение, Автореф. дисс., Зоол. ин-т АН СССР.
- Дементьев Г. П., 1940. Руководство по зоологии, т. 6, Изд-во АН СССР.
- Догель В. А., 1949. Явление «сопряженных видов» у паразитов и эволюционное значение этого явления, Изв. АН КазахССР, сер. паразитол., вып. 7.
- Дубинин В. Б., 1948. Нахождение плейстоценовых вшей (Anoplura) и нематод при исследовании трупов индигирских ископаемых сусликов, Докл. АН СССР, т. LXII, № 3.
- Ромер А. Ш., 1939. Палеонтология позвоночных, Пер. с англ., ГОНТИ.
- Cla y T., 1949. Some problems in the evolution of a group of ectoparasites, Evolution, vol. 3.
- Cla y T. and Rothschild M., 1938—1939. Ectoparasites from captive birds. I, 2. Novit. zool., vol. 41.
- Eichler W., 1936. Die Biologie der Federlinge, J. Ornithol., 84.— 1940. Wirtsspezifität und stammesgeschichtliche Gleich'ufigkeit (Fahrenholzsche Regel) bei Parasiten im allgemeinen und bei Mallophagen im besonderen, Zool. Anz., Bd. 132.
- Ewing H. E., 1924. On the Taxonomy, Biology, and Distribution of the Biting Lice of the Family Gyropidae, Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 63, art. 20.
- Fürbringer M., 1888. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, Amsterdam.
- Geist R. N., 1935. Notes on the infestation of wild birds by Mallophaga, Ohio J. Sci., vol. 35.
- Mjöberg E., 1910. Studien über Mallophagen und Anopluren, Ark. f. Zool., Bd. 6, № 13.
- Voigt E., 1952. Ein Haareinschluss mit Phthirapteren-Eiern im Bernstein, Mitt. Geol. Staatsinst., Hamburg, Hf. 21.
- Wilson F. H., 1934. The life-cycle and bionomics of Lipeurus heterographus Nitzsch, J. Parasitol., vol. 20.

ON THE PROBLEM OF MALLOPHAGA EVOLUTION

D. I. BLAGOVESHCHENSKY

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

Changes to which the ancestors of more or less large recent Mallophaga groups were exposed during their formation and development show the evolution of the integument of animal hosts to be the leading factor in the evolution of these parasites. Phylogenetic parallelism is of rather a relative importance in the evolution of parasites and their hosts. Evolution of Mallophaga, as well as of other groups of constant external parasites can neither lag behind the evolution of hosts, nor leave it behind, nor run parallel with it. It can only attend the evolution of hosts, being due to the character of change of external environment with respect to parasites affecting the change of their requirements.
