

УДК 595.732.2+595.751.2/3:591.463.2+591.465.31

© А. Ф. Емельянов, Н. В. Голуб и В. Г. Кузнецова

**ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ СТРУКТУРЫ
СЕМЕННИКОВ И ЯИЧНИКОВ У СЕНОЕДОВ,
ПУХОЕДОВ И ВШЕЙ (PSOCOPTERA, PHTHIRAPTERA:
MALLOPHAGA, ANOPLURA)**

[A. F. EMELJANOV, N. V. GOLUB a. V. G. KUZNETSOVA.
EVOLUTIONARY TRANSFORMATIONS OF TESTES AND OVARIES STRUCTURE IN BARKLICE
AND LICE (PSOCOPTERA, PHTHIRAPTERA: MALLOPHAGA, ANOPLURA)]

В работе в первую очередь рассматривается вопрос об изменчивости числа яйцевых трубочек и семенных фолликулов, для семенников рассматривается также взаимное расположение фолликулов на семяпроводе. Тонкие особенности строения и функционирования яичников, семенников и их частей не рассматриваются, так как такие данные не известны или почти не известны и недостаточны для эволюционных построений.

Данные о числе и характере расположения фолликулов у сеноедов взяты из литературы (Nitzsch, 1882; Badonnel, 1934; Jentsch, 1939; Finlayson, 1949; Klier, 1951; Wong, Thornton, 1968; Вишнякова, 1970) и получены вторым автором в результате собственных исследований.

Сведения о числе и расположении фолликулов у *Mallophaga* даны главным образом по Благовещенскому (1956), у *Haematomyzida* — по Мукерджи и Сен-Сарме (Mukerji, Sen-Sarma, 1955), у *Anoplura* — по Благовещенскому (1960), Павловскому (1907, 1922, 1923), Феррису (Ferris, 1951). Используются также препараты, изготовленные покойным Д. И. Благовещенским, хранящиеся в Зоологическом институте РАН в Санкт-Петербурге (см. табл. 1 и 2).

Основой рассуждений о направлениях морфологической эволюции сеноедов служит филогенетическая схема Смизерса (Smithers, 1972) (рис. 1), поддержанная также, по крайней мере в отношении порядка главных ветвлений, Вишняковой (1980) и Нью (New, 1987).

Яйцевые трубочки. Вариации половой системы самок сеноедов в отношении числа овариол невелики и носят характер простой олигомеризации или/и полимеризации. По-видимому, преобладает процесс олигомеризации, идущий параллельно во многих ветвях считающегося наиболее продвинутым подотряда *Psocomorpha*.

Во всех трех подотрядах сеноедов встречаются 5 овариол, это число является единственным для представителей подотрядов *Trogiomorpha* и *Troctomorpha*, а также для всех *Phthiraptera*. У *Psocomorpha* это предположительно исходное число сохраняется у 28 видов (из 76 изученных), 18 родов (из 32 изученных) и 12 семейств (из 22 изученных). В эволюции *Psocomorpha* оно последовательно сокращается до 4 и 3. Число 4 у них преобладает (41 вид, 21 род, 11 семейств). Число 3 встречается редко

Репродуктивная система пухоедов (*Mallophaga*)

Таблица 1

Вид	Число фолликулов; сидячие (s) или на стебельках (p)	Число долей семен- ного пузырька	Число овариол
Подотряд AMBLYCERA			
Сем. MENOPONIDAE			
Подсем. Menoponinae			
<i>Menopon gallinae</i> (L.)	3, s?	6	5
<i>Amyrsidea latifasciata</i> (Pg.)	3, p	4	5
<i>A. perdicis</i> (D.)	3, p?	4	?
<i>A. striata</i> (Kell.)	3, p?	4	?
<i>Holomenopon nyrocae</i> (Blag.)	3, ?	4	5
<i>Nosopon rotundifrons</i> (Blag.)	?	2	?
<i>Austromenopon crocatum</i> (N.)	3, s	4	5
<i>A. meyeri</i> (Gb.)	3, s?	4	5
<i>A. lutescens</i> (N.)	3, s?	4	5
<i>Fidmanniela brevipalpe</i> (Pg.)	3, s?	4	?
<i>Plegadiphilus plegadis</i> (Dub.)	3, s?	2	?
Подсем. Pseudomenoponinae			
<i>Pseudomenopon tridens</i> (N.)	3, p	4	5
Подсем. Menacanthinae			
<i>Menacanthus cornutus</i> (Schöm.)	3, p	4	5
<i>M. fertilis</i> (N.)	3, p?	4	5
<i>M. ? alaudae</i> (Schr.)	3, p?	4	?
<i>M. cornicis</i> Blag.	3, p?	4	?
<i>M. mutabilis</i> Blag.	3, p?	4	?
<i>M. annulatus</i> (Gb.)	3, p?	4	?
<i>M. orioli</i> Blag.	3, p?	4	?
<i>M. coarctatus</i> (Scop.)	3, p?	4	?
<i>M. pusillus</i> (N.)	2, ?	4	?
<i>M. gonophaeus gonophaeus</i> (N.)	3, p?	4	?
<i>M. g. monedulae</i> Blag.	3, p?	4	5
<i>Menacanthus</i> sp.	3, p?	4	5
<i>Uchida pallidulus</i> (Neum.)	3, p?	4	5
<i>Eomenacanthus stramineus</i> (N.)	3, p	6	5
Подсем. Colpocephalinae			
<i>Colpocephalum flaviscens</i> N.	3, p	4	5
<i>C. subaequale</i> N.	3, p?	4	?
<i>C. decimfasciatum</i> Boisd.	3, p?	4	5
<i>C. zebra</i> N.	3, p?	4	?
<i>C. inaequale</i> N.	3, p?	4	?
<i>Neocolpocephalum bicinctum</i> (N.)	3, p?	4	5
<i>N. tricinctum</i> (N.)	3, p?	4	5
<i>N. blagoweschenskii</i> (Dub.)	3, p?	4	?
<i>Anseriphilus pectiniventre parvum</i> (Blag.)	3, p?	4	?
<i>Kurodaia longipes</i> (Gb.)	3, p	4	?

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Число фолликулов; сидячие (s) или на стебельках (p)	Число долей семен- ного пузырька	Число овариол
Подсем. Colpocephalinae			
<i>Actornithophilus ? affinis</i> (N.)	3, ?	4	?
<i>A. ochraceus ochraceus</i> (N.)	3, ?	4	?
<i>A. o. himantopi</i> Blag.	3, ?	4	?
<i>A. uniseriatus</i> (Pg.)	3, ?	4	?
<i>A. patellatus</i> (Pg.)	3, ?	4	?
<i>A. spinulosus</i> (Pg.)	3, ?	4	5
<i>Heleonomus truncatus</i> (Pg.)	3, ?	4	?
<i>Cuculiphilus fasciatus</i> (Scop.)	3, ?	4	5
<i>Meromenopon meropis</i> C. et M.	?	4	5
Подсем. Dennyinae			
<i>Takamatsua major</i> Uch.	3, s	2	?
<i>Myrsidea subaequalis</i> (Lyonet)	2, ?	4	5
<i>M. isostoma</i> (N.)	?	?	5
<i>M. cucullaris</i> (N.)	?	4	5
<i>M. anathorax</i> (N.)	?	4	?
Подсем. Trinotoninae			
<i>Trinoton querquedulae</i> (L.)	3, s	4	5
<i>T. anserinum</i> (Fabr.)	3, s?	4	?
<i>Piagettiela titan</i> (Pg.)	3, s?	2	?
Сем. LAEMOBOTHRIDAE			
<i>Laemobothrion tinnunculi</i> L.	3, p?	4	?
<i>L. circi</i> (Geoff.)	3, p	4	5
<i>Eulaemobothrion nigrum</i> (Burm.)	3, p	4	5
Сем. RICINIDAE			
<i>Ricinus nitidissimus</i> (N.)	?	?	5
<i>R. tugarinovi</i> Blag.	?	?	5
<i>R. frenatus</i> (N.)	?	?	5
<i>R. serratus</i> (Dur.)	3, ?	4	5
Сем. GYROPIDAE			
Подсем. Gyropinae			
<i>Gyropus ovalis</i> N.	3, s	2	5
Подсем. Gliricolinae			
<i>Gliricola porcelli</i> (L.)	3, s	4	5
Подотряд ISCHNOCERA			
Сем. PHILOPTERIDAE			
Подсем. Philopterinae			
<i>Philopterus semisignatus</i> N.	2, p	4	5
<i>Ph. ocellatus</i> N.	2, p	4	5

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Число фолликулов; сидячие (s) или на стебельках (p)	Число долей семен- ного пузырька	Число овариол
Подотряд ISCHNOCERA			
Сем. PHILOPTERIDAE			
Подсем. Philopterinae			
<i>Philopterus corvi</i> (L.)	2, p	4	5
<i>Ph. picae</i> D.	2, p	4	?
<i>Ph. guttatus</i> N.	2, p?	4	5
<i>Ph. thryptocephalus</i> Kell. et P.	2, p?	4	?
<i>Ph. ornatus</i> N.	2, p	4	?
<i>Ph. cincli</i> D.	2, p	4	?
<i>Cepseleocus excisus</i> (N.)	2, p	4	?
<i>Docophorulus subflavescens</i> (Geoff.)	2, p	4	5
<i>D. fuliginosus</i> ¹	2*	?	5
<i>Sturnidoecus sturni</i> (Schr.)	2, s	2	5
<i>S. ruficeps</i> (N.)	2, s	2	5
<i>Anatoecus dentatus</i> (Scrop.)	2, s	4	5
<i>Penenirmus pavlovskiy pavlovskiy</i> Blag.	2, s	2	?
<i>P. albiventris</i> (Scop.)	2, s	2	?
<i>P. gulosa</i> (N.)	2, s	2	?
<i>P. heteroscelis</i> (N.)	2, s	2	?
<i>P. auritus</i> (Scop.)	2, s	2	?
<i>P. nirmoides</i> (N.)	2, s	2	?
<i>P. gentilis</i> Blag.	2, s	2	?
<i>Meropoecus meropis</i> (D.)	2, s	4	?
<i>Cuculoecus latifrons</i> (N.)	2, s	4	?
<i>Ibidoecus bisignatus</i> (N.)	2, s	4	5
<i>I. plataleae</i> (D.)	2, s	4	5
<i>Saemundssonina lobaticeps</i> (Gb.)	2, s	4	?
<i>S. melanocephalus</i> Burm.	2, s	4	?
<i>S. gonothorax</i> (Gb.)	2, s	4	?
<i>S. fraterculae</i> Ov.	2, s	4	?
<i>S. celidoxa</i> (N.)	2, s	4	?
<i>S. cordiceps</i> (Gb.)	2, s	4	?
<i>S. limosae</i> (D.)	2, s	4	5
<i>S. temporalis</i> (Gb.)	2, s	4	?
<i>S. naumanni</i> (Gb.)	2, s	4	?
<i>S. elliptica</i> (N.)	2, s	4	?
<i>Incidifrons pertusus pertusus</i> (N.)	2, s	4	5
<i>Cummingsiella testudinaria</i> (D.)	2, s	4	?
<i>C. breviclypeata</i> Blag.	2, s	4	?
<i>C. spathulatus</i> (Gb.)	2, s	4	?
<i>C. macrocephalus</i> (N.)	2, s	4	5
<i>C. platystomus</i> (N.)	2, s	4	?
<i>C. naevius</i> (Gb.)	2, s	4	?
<i>Aegypoeus neophron</i> C. et M.	2, s	4	5
<i>Strigiphilus cursor</i> (N.)	2, s	4	?
<i>Eurimetopus taurus</i>	2**	?	5

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Число фолликулов; сидячие (s) или на стебельках (p)	Число долей семен- ного пузырька	Число овариол
Подсем. <i>Degeeriellinae</i>			
<i>Degeeriella discocephala discocephala</i> (N.)	2, s	4	5
<i>Kelerinirmus fuscus</i> (N.)	2, s	4	5
<i>K. rufius</i> (N.)	2, s	4	?
<i>Capraiella subcuspidata</i> (N.)	2, s	4	5
<i>Upupicola upupae</i> (D.)	2, s	4	5
<i>Bruelia argula</i> (N.)	2, s	2	?
<i>B. uncinosa</i> (N.)	2, s	2	5
<i>B. varia</i> (N.)	2, s	2	?
<i>B. biocellata</i> (Pg.)	2, s	2	?
<i>B. biguttata</i> (Kell. et P.)	2, s	2	?
<i>B. juno</i> (Gb.)	?	?	5
<i>B. nebulosa</i> (Burm.)	2, s	2	?
<i>B. parviguttata</i> (Blag.)	2, s	2	?
<i>B. marginalis</i> (N.)	2, s	2	?
<i>Meropsiella apiastri</i> (D.)	2, s	2	?
<i>Carduceps zonarius</i> (N.)	2, s	2	?
<i>C. scalaris</i> (Pg.)	2, s	2	5
<i>C. terekiae</i> (Blag.)	2, s	2	?
<i>C. cingulatus</i> (N.)	2, s	2	5
<i>Lunaceps holophaeus</i> (N.)	2, s	4	?
<i>L. numenii</i> (D.)	2, s	4	?
<i>L. proximus</i> (Blag.)	2, s	4	?
<i>Aquanirmus podiceps</i> (D.)	2, s	4	?
<i>Quadriceps ochropi</i> (D.)	2, s	4	5
<i>Q. furvus</i> (N.)	2, s	4	?
<i>Q. conformis</i> (Blag.)	2, s	4	?
<i>Q. dissimilis</i> (Blag.)	2, s	4	?
<i>Q. obscurus</i> (N.)	2, s	4	5
<i>Q. junceus</i> (D.)	2, s	4	?
<i>Q. perinsignis</i> (Blag.)	2, s	4	5
<i>Q. infectus connexus</i> (Cell. et M.)	2, s	4	?
<i>Q. fissus</i> (N.)	2, s	4	?
<i>Q. hemichrous</i> (N.)	2, s	4	?
<i>Q. punctatus</i> (N.)	2, s	4	5
<i>Q. ornatus</i> (Gr.)	2, s	4	?
<i>Q. sellatus</i> (Brum.)	2, s	4	?
<i>Q. caspius</i> (Gb.)	2, s	4	?
<i>Q. phaeonotus</i> (N.)	2, s	4	?
<i>Q. normifer</i> (Gr.)	2, s	4	?
<i>Mjoberginirmus obliquus</i> (Mjüb.)	2, s	4	?
<i>Lagopoecus pallidovittatus</i> (Gr.)	2, s	4	?
<i>L. lyrurus</i> Cl.	2, s	4	?
<i>L. affinis</i> (Child.)	2, s	4	?
<i>Syrrhaptoecus alchatae</i> (Rud.)	2, s	2	?
<i>Rallicola fulicae</i> (D.)	2, s	2	5
<i>R. cuspidata</i> (Scop.)	?	2	?

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Число фолликулов; сидячие (s) или на стельках (p)	Число долей семен- ного пузырька	Число овариол
Подсем. Lipeurinae			
<i>Lipeurus caponis</i> (L.)	2, s	2	?
<i>L. lawrensis tropicalis</i> Peters**	2, s	2	5
<i>Falcolipeurus frater</i> (Gb.)	2, s	2	?
<i>F. perspicillatus</i> (N.)	2, s	2	?
<i>F. quadrioculatus</i> (N.)	2, s	2	?
<i>Culotogaster heterographus</i> (N.)	2, s	2	5
<i>C. tetraogallus</i> (Cl.)	2, s	2	?
<i>Rhynonirmus helvolus</i> (N.)	2, s	2	?
<i>Oxylipeurus tetraonis</i> (Gr.)	2, s	4	5
<i>Pectinopygus longicornis</i> (Pg.)	?	8	?
<i>P. brevicornis</i> (D.)	?	8	?
<i>P. excornis</i> (Blag.)	?	8	?
<i>P. pullatus</i> (N.)	?	8	?
<i>Ornithobius cygni</i> (L.)	2?	4	?
<i>O. ? klinkowstroemi</i> Mjöb.	2?	4	5
<i>Acidoproctus stenopyx</i> (Burm.)	2?	4	5
<i>Ardeicola expallida</i> (Blag.)	2, s	4	?
<i>A. ardeae ardeae</i> (L.)	2, s	4	5
<i>A. a. nyctardeae</i> W. et M. Dub.	2, s	4	5
<i>A. leucoprocta</i> (N.)	2, s	4	?
<i>A. raphidia</i> (N.)	2, s	4	5
<i>A. plataleae</i> (L.)	2, s	4	?
<i>Fulicoffula lurida</i> (N.)	2, s	4	5
<i>Columbicola columbae</i> (L.)	2?	4	5
<i>C. montschadskyi</i> Blag.	2?	4	?
<i>Anaticola grassicornis</i> (Scop.)	2, s	4	5
<i>A. anseris</i> (L.)	2, s	4	5
Подсем. Gonioidinae			
<i>Goniodes bituberculatus</i> Rud.	2?	2	?
<i>G. dissimilis</i> N.	?	2	5
<i>G. colchici</i> D.	?	2	5
<i>G. lativentris</i> Uch.	?	2	?
<i>G. tetraogallae</i> Cl.	?	2	?
<i>G. lagopi</i> (L.)	?	2	?
<i>G. gigas</i> Tasch.	?	2	5
<i>G. dispar</i> N.	?	?	5
<i>G. pavonis</i> L.	?	2	?
<i>G. damicornis</i> N.	?	2	5
<i>G. piageti</i> J. et H.	?	2	?
<i>G. chelicornis</i>	?	?	5
<i>G. falcicornis</i>	?	?	5
<i>G. cervicornis</i> *	2*	?	5
<i>G. bidentatus</i> (Scop.)	?	?	5
<i>G. hologaster</i> N.	?	2	5
<i>Chelopistes meleagridis</i> (L.)	?	2	5

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Число фолликулов; сидячие (s) или на стебельках (p)	Число долей семен- ного пузырька	Число овариев
Сем. TRICHODECTIDAE			
Подсем. Trichodectinae			
<i>Trichodectes canis</i> De Geer	2, s	2	5
<i>T. melis</i> (Fabr.)	?	2	?
<i>Ursodectes pinguis</i> (N.)	?	2	?
<i>Stachiella mustelae</i> (Schr.)	?	2	?
Подсем. Bovicolinae			
<i>Bovicola caprae</i> (Gurlt.)	2?	4	5
<i>B. wernecki</i> Kél.	2***	4	?
<i>B. bovis</i> (L.)	2?	4	5
<i>B. ovis</i> (L.)	2, s	4	5
<i>B. equi</i> (D.)	?	?	5
<i>Holokarticos crassipes</i> (Rud.)	2?	2	?

Примечание. Во всех случаях, где не оговорено особо, данные приводятся по работе Благовещенского (1956). * — Snodgrass, 1899; ** — Saxena, Agarwal, 1981. *** — фолликулы связаны короткой комиссурой, от которой отходит общий vas deferens.

Таблица 2

Репродуктивная система вшей (*Anoplura*)

Вид	Число фолликулов; сидячие (s) или на стебель- ках (p)	Ссылка	Число овариев	Ссылка
-----	----------------------------------------------------------------	--------	---------------	--------

Отряд RHINCHOPHTHIRINA

Сем. Haematomyzidae

<i>Haematomyzus elephantis</i> Plaget	2, p	Mukerji, Sen-Sarma, 1955	5	Mukerji, Sen-Sarma, 1955
---------------------------------------	------	--------------------------	---	--------------------------

Отряд ANOPLURA

Сем. Pediculidae

<i>Pediculus humanis</i> L.	2, p	Ferris, 1951; Благовещенский, неопубл.	5	Благовещенский, неопубл.
<i>P. vestimenti</i> (L.)	2, p	Павловский, 1907, 1922, 1923	5	Павловский, 1907, 1922

Сем. Pecarocidae

Данных нет

Сем. Haematopinidae

<i>Haematopinus suis</i> L.	?		5	Павловский, 1922; Благовещенский, 1960
<i>H. asini</i> L. (как <i>H. macrocephalus</i>)	?		5	Павловский, 1922
<i>H. tuberculatus</i> (Burm.)	2, p		5	Благовещенский, неопубл.

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Число фолликулов; сидячие (s) или на стебель- ках (p)	Ссылка	Число овариол	Ссылка
		Сем. Microthoracidae		
		Данных нет		
		Сем. Echinophthiriidae		
<i>Lepidophthirus piriformis</i> Blag., nom. nud.	2, s?	Благовещенский, неопubl.	?	
		Сем. Hybophthiridae		
		Данных нет		
		Сем. Hamophthiriidae		
		Данных нет		
		Сем. Phthiridae		
<i>Phthirus iniquinalis</i> ?	2, s	Данных нет Павловский, 1907, 1922. 1923	5	Павловский, 1907, 1922
		Сем. Pedicinidae		
		Данных нет		
		Сем. Polyplacidae		
<i>Polyplax spinulosa</i> (Burm.)	2, s	Благовещенский, неопubl.	5	Благовещенский, неопubl.
<i>P. serrata</i> (Burm.)	2, s	То же	5	То же
<i>P. reclinata</i> (N.)	2, s	» »	5	» »
		Сем. Neolinognathidae		
		Данных нет		
		Сем. Linognathidae		
<i>Linognathus ste- nopsis</i> (Burm.)	2, p	Благовещенский, 1960	5	Благовещенский, 1960
		Сем. Ratemiidae		
		Данных нет		
		Сем. Hoplopleuridae		
		Данных нет		
		Сем. Enderleinellidae		
		Данных нет		

Примечание. Система отряда дана по: Kim & Ludwig, 1978.

(7 видов, 5 родов, 4 семейств) и в тех родах, где изучено больше одного вида, сочетается с другими числами.

В неродственных семействах *Caeciliidae*, *Peripsocidae* и *Psocidae*, для которых имеется наибольшее количество данных, зафиксирован весь ряд 5—4—3, однако во втором семействе число 4, а в третьем число 5 возникают только в виде внутривидового полиморфизма. В сем. *Caeciliidae* в роде *Caecilius* преобладает число 4 (6 видов), у двух видов встречается число 3, у одного вида — 5, а у *C. singaporensis* число овариол варьирует (3/4) (Wong, Thornton, 1968).

В сем. *Peripsocidae* преобладает число 5 (19 видов), у одного вида яичники включают 3 овариолы, а у *Peripsocus phaeopterus* число овариол варьирует у разных особей (5/4), при этом самки с 5 овариолами (в каждом яичнике) преобладают (данные Н. В. Голуб). В этом же семействе в роде *Ectopsocus* встречаются числа 5 (7 видов) и 3 (один вид). В сем. *Psocidae* преобладает число 4 (16 видов), у одного вида яичники включают 3 овариолы, а у *Metylophorus nebulosus* число овариол варьирует у разных особей (4/5), при этом преобладают самки с 4 овариолами в яичниках (данные Н. В. Голуб). Изменчивость числа овариол наблюдается также в роде *Pseudocaecilius* (*Pseudocaeciliidae*), в котором у 2 видов встречается число 4 и у одного вида — 5. В роде *Lachesilla* (*Lachesillidae*) встречаются числа 4 (1 вид) и 5 (2 вида).

Семенники у сеноедов. Гораздо примечательнее и сложнее происходят эволюционные преобразования семенников у сеноедов. У них имеется несколько принципиально разных типов семенников: 1) унифолликулярный; 2) трифолликулярный, с последовательным (серийным, гребенчатым) расположением фолликулов; 3) трифолликулярный, с веерным расположением фолликулов (стебельки всех фолликулов сходятся в одной точке). Кроме этих основных типов, известен единственный случай наличия семенников с 4 фолликулами у *Caecilioides* sp. (*Caeciliidae*, *Psocomorpha*), расположение фолликулов здесь последовательное, как в варианте 2 (Wong, Thornton, 1968). Несомненно, это вторичное явление.

Семенники с 2 фолликулами у сеноедов неизвестны. У *Trogiomorpha* известны только унифолликулярные семенники. У *Troctomorpha* и *Psocomorpha* в нескольких семействах (*Liposcelidae*, *Caeciliidae*, *Peripsocidae*) встречаются виды как с унифолликулярными, так и с мультифолликулярными семенниками. При наличии мультифолликулярных семенников у *Troctomorpha* известно только веерное расположение, у *Psocomorpha* — последовательное и веерное. Таким образом, в подотряде *Psocomorpha* встречаются все варианты, включая вариант с 4 последовательными фолликулами, распределение этих вариантов на филогенетическом древе носит мозаичный характер. В роде *Stenopsocus* обнаружено и веерное, и последовательное расположение фолликулов у разных видов (данные имеются для 5). В сем. *Philotarsidae* у представителей отдельных родов — разное расположение фолликулов (2 рода, 2 вида). В сем. *Caeciliidae* у *Caecilius piceus* выявлен полиморфизм по характеру расположения фолликулов: у большинства самцов расположение последовательное, однако у единичных самцов — веерное. Возможно, что в последнем случае фолликулы просто очень близко расположены друг к другу. У всех прочих изученных видов этого семейства встречается только последовательное расположение, при этом фолликулы находятся всегда на большом (самом большом среди сеноедов) расстоянии друг от друга.

Вишнякова (1970) наблюдала на личиночном этапе онтогенеза *Psococetrastis gibbosus* у самцов (и у самок) стягивание оснований фолликулов (овариол) в одну точку и переход от гребенчатого их расположения к веерному (рис. в цит. работе 15а, б, в; 46а, б, в). Тот же процесс стягивания

оснований овариол в одну точку в онтогенезе у личинок пухоедов и вшей наблюдал Благовещенский (1956). Вишнякова утверждает, что продолжением процесса стягивания является слияние трех фолликулов в один, но это утверждение носит умозрительный характер и не подкреплено реальными наблюдениями. Следует отметить, что переходное состояние (один фолликул с тремя вершинами или какие-либо другие состояния) пока ни у одного вида сеноедов не обнаружено.

В подотрядах *Troctomorpha* и *Psocomorpha* имеются семейства, характеризующиеся только унифолликулярными или только трифолликулярными семенниками (рис. 1). У *Elipsocidae*, *Mesopsocidae* и *Psocidae* расположение фолликулов является характеристикой семейства: последовательное — для первых двух семейств и веерное — для последнего, хотя данных по этому вопросу еще очень мало.

В сем. *Caeciliidae* (*Psocomorpha*) один род с 1 фолликулом, 3 рода — с 3 и 1 род — с 4 последовательными фолликулами, однако за одним исключением (все 8 изученных видов *Caecilius* с 3 фолликулами) в каждом роде изучено только по одному виду. У вида *Caecilius piceus*, характеризующегося 3 последовательными фолликулами, единичные особи имели их веерное расположение. В сем. *Peripsocidae* в роде *Ectopsocus* есть виды с 1 фолликулом и с 3 веерными фолликулами. Других семейств, родов и тем более видов, у которых обнаружены одновременно унифолликулярные и мультифолликулярные семенники, а последние одновременно с серийным и с веерным расположением фолликулов, неизвестно. Весьма примечательно также, что неизвестны группы уровня рода или выше, у которых бы встречались вместе только унифолликулярные и гребенчатые семенники. Это говорит о том, что эти две формы семенников находятся на противоположных концах морфогенетического ряда.

У сеноедов совершенно отчетливо проявляется запрет на бифолликулярное строение семенников. Это тем более интересно, что у всех вшей и у пухоедов подотряда *Ischnocera* семенники всегда бифолликулярные; бифолликулярные семенники единично встречаются и в более примитивном подотряде пухоедов *Amblycera*, для которых характерны трифолликулярные семенники.

Семенники и яичники у насекомых исходно располагались посегментно и с каждой стороны впадали в общий семяпровод или яйцевод. Таким образом, исходное число фолликулов и овариол равно 7 (по числу прегенитальных сегментов), а первичным вариантом их расположения является последовательное (серийное, гребенчатое). Эволюционно-морфологический ряд преобразований семенников применительно к сеноедам и их ближайшим предкам а priori выглядит так: 3 фолликула последовательно — 3 фолликула веерно — 1 фолликул; предшествующая стадия заключалась в олигомеризации до 3 фолликулов и стабилизации этого числа.

У вида *Caecilioides* sp. (*Caeciliidae*) стабилизационный блок, очевидно, был частично преодолен и число фолликулов полимеризовалось до 4 последовательно.

Если пока не рассматривать *Phthiraptera* и прямолинейно строить филогению сеноедов только по данным о фолликулах, мы получим схему, прямо противоположную схеме Смизерса и противоречащую общепринятым представлениям о примитивных и продвинутых подотрядах сеноедов, так как плезиоморфное состояние семенников (последовательное расположение фолликулов) встречается только у *Psocomorpha*. *Troctomorpha* и *Trogiomorpha* будут объединены по признаку отсутствия последовательного типа расположения, ибо у них фолликулы веерные или, в данном контексте вырожденно веерные, олигомеризованные до 1. Можно выводить *Trogiomorpha* как дочернюю из тех групп *Troctomorpha*, у которых всегда

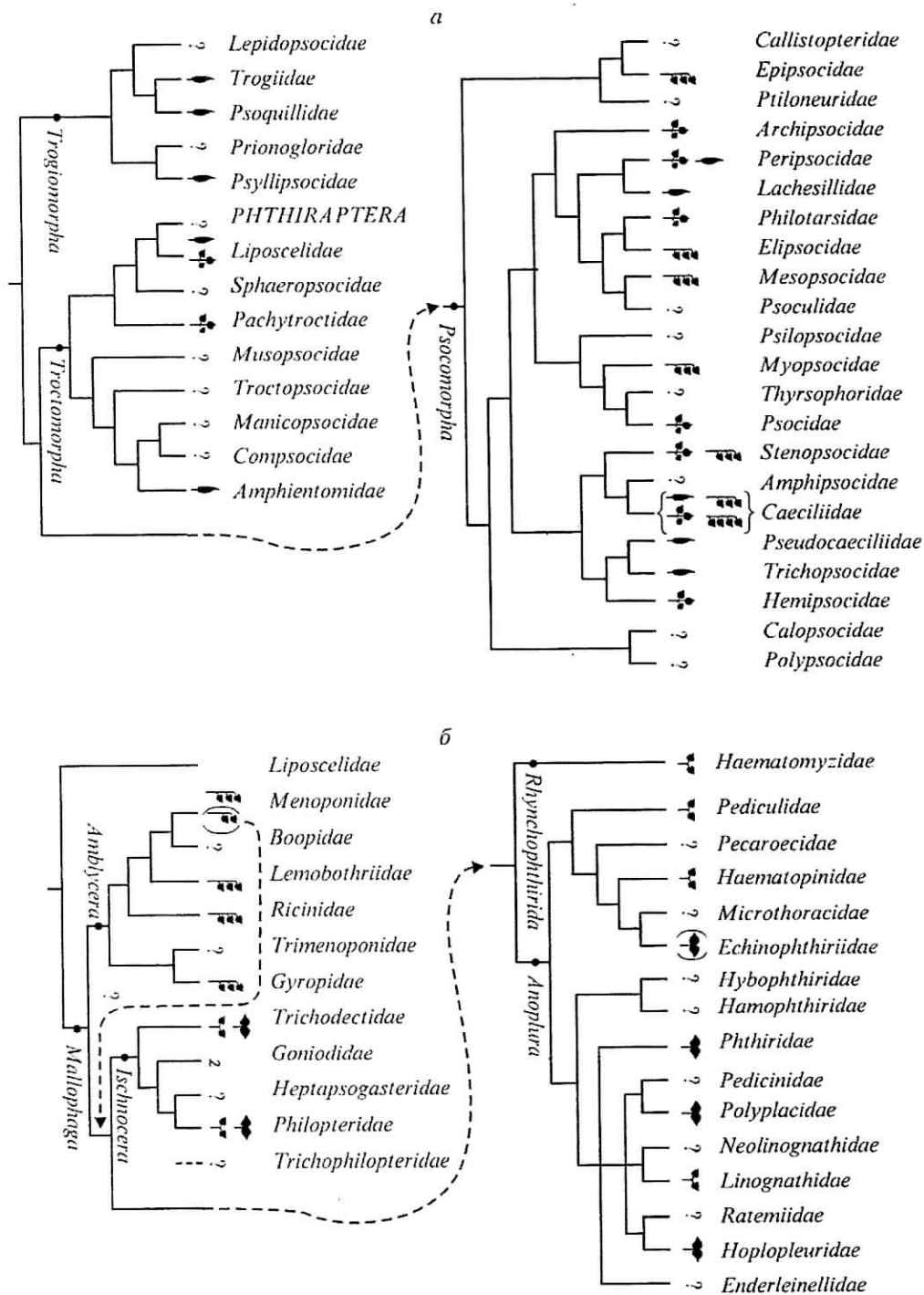
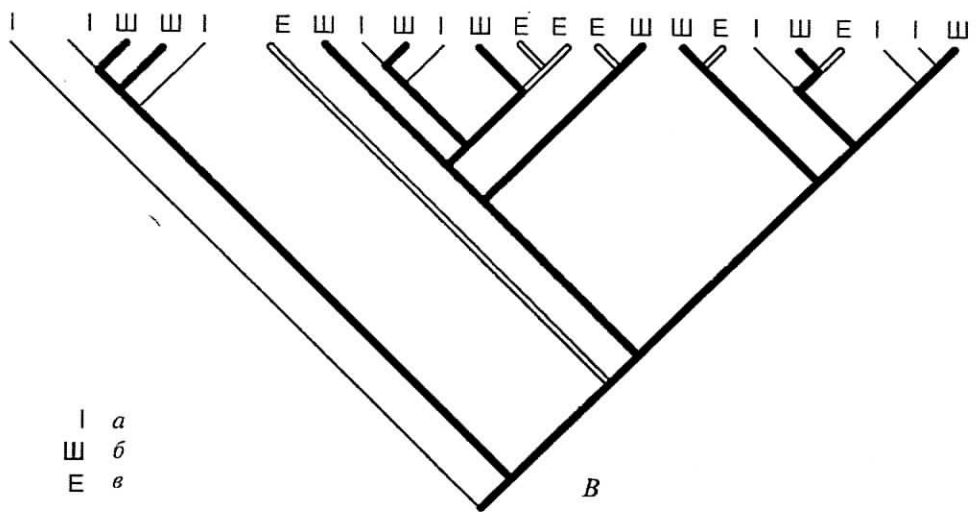
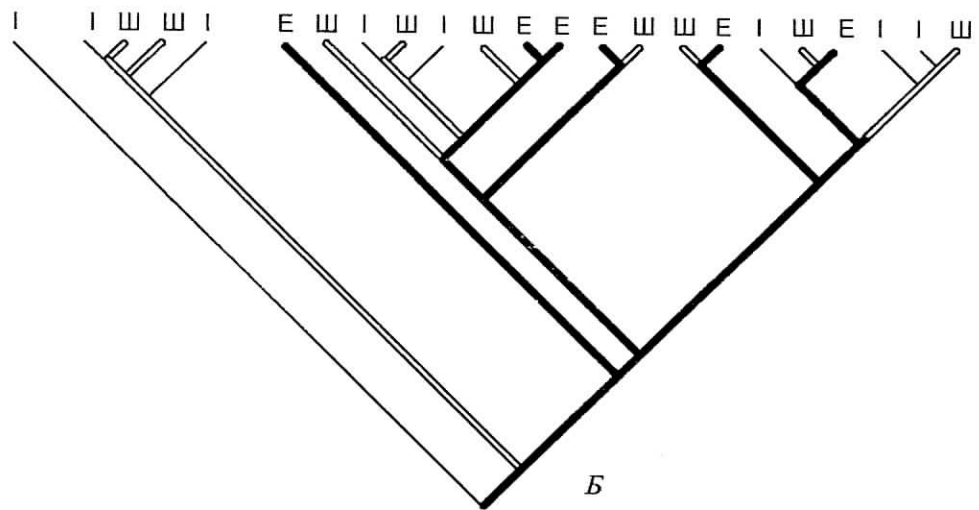
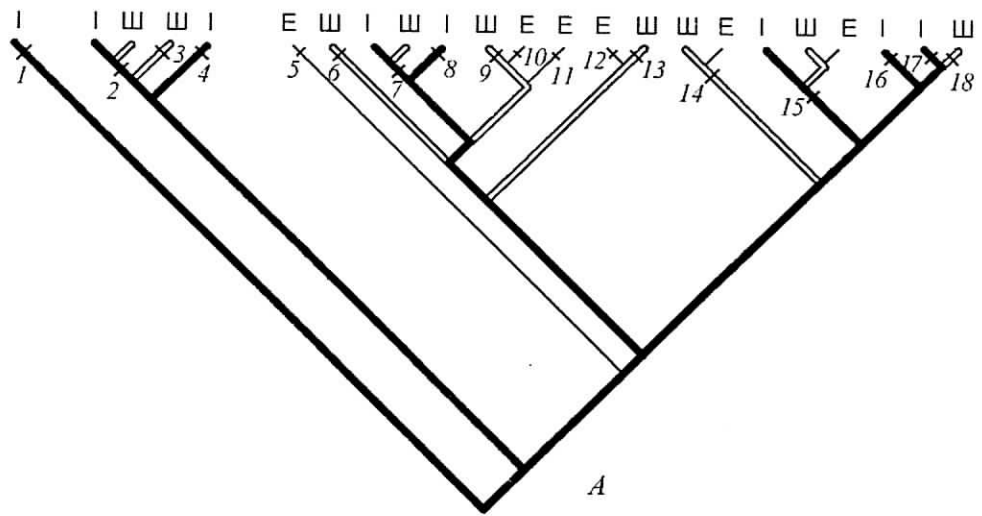


Рис. 1. Филогения надотряда Psocidea в сопоставлении с распределением типов семенников по семействам. У концов ветвей схематически изображены типы семенников.

a — филогения отряда Psocoptera. *б* — филогения отряда Phthiraptera. Кладограмма Psocoptera по: Smithers, 1972; корень Phthiraptera и филогения подотрядов Phthiraptera по: Lyal, 1985; филогения Amblycera по данным: Clay, 1970 (см. рис. 3); филогения Ischnocera по данным: Lyal, 1985 (см. рис. 4); филогения Anoplura по: Kim a. Ludwig, 1978, упрощено.



I a
 Ш б
 E в

имеется только 1 фолликул. Стройность картины будут нарушать унифолликулярные представители *Troctomorpha* — их многократное появление придется трактовать как параллелизм (=конвергенцию) — параллельный вариант крайней олигомеризации (рис. 3).

Дополнительные затруднения встанут на пути построения достоверной филогении, если случаев параллельного возникновения унифолликулярности окажется больше одного — чем больше будет таких случаев, тем менее обоснованной она будет. По данным, использованным в настоящей публикации, таких случаев не менее 8 (рис. 2).

С позиций кладистской таксономии ситуация выглядит особенно плохо, так как каждый последующий подотряд становится дочерним (а не сестринским!) по отношению к предыдущему (рис. 3).

При таком подходе мы построим древо, не разрешающее всех противоречий да к тому же ставящее с ног на голову общепринятые и, что гораздо важнее, достаточно обоснованные представления о филогении сеноедов. Древа же, развязывающего все противоречия без допущения многочисленных гомоплазий, в любом случае построить невозможно (рис. 2, 3).

Как уже говорилось, варианты строения семенников на филогенетическом древе распределяются чересполосно (рис. 1, 2). Простое истолкование такого распределения предполагает признание множественных параллелизмов, по количеству далеко выходящих за стохастически допустимую норму. Нам представляется, что наилучшее объяснение имеющейся картины можно дать исходя из представлений о филогенетических проявлениях закона гомологических рядов Вавилова, которые первый автор (Емельянов, 2000) предложил назвать морфоциклами. Применительно к данному конкретному случаю мы имеем морфоцикл из трех последовательных состояний: 3 последовательных фолликула—3 веерных фолликула—1 фолликул. Указанные состояния по простой логике развития эволюционных процессов первоначально поэтапно проистекали один из другого в раннем филогенезе *Psocoptera* или их более отдаленных предков. Эти последовательные состояния могли возникнуть путем двухэтапной надстройки (анаболии) онтогенеза. Так, веерное расположение фолликулов можно получить путем торможения развития и обратного развития (стягивания) интерфолликулярных участков семяпроводов, т. е. участков, лежащих выше (дистальнее) основания самого заднего фолликула, как показала Вишнякова (1970). Это происходит в личиночном онтогенезе, а появление унифолликулярных семенников определяется командой на слияние самих фолликулов на ранней стадии формирования зачатков гонад. Далее можно предположить, что фактор, определяющий стягивание фолликулов в веер, и фактор, определяющий появление всего одного фолликула, это — один и тот же фактор (фактор слияния), который у разных представителей сеноедов начинает действовать в разные моменты онтогенеза семенников: действует рано — возникает 1 фолликул, действует позднее — веер фолликулов, действует очень поздно или не действует

Рис. 2. Распределение гомоплазий по признакам семенников на филогенетическом древе *Psocoptera* в зависимости от того, какой вариант структуры семенников принят за плезиоморфный.

А — унифолликулярный тип семенников как плезиоморфный, В — гребенчатый тип как плезиоморфный, В — веерный тип как плезиоморфный. а — унифолликулярный семенник, б — веерный трифолликулярный семенник, в — гребенчатый трифолликулярный семенник. Цифрами у засечек на древе А указаны анцестральные узлы семейств (для тех семейств, по которым имеются данные по фолликулам). Цифрами обозначены семейства: 1 — *Troglomorpha* (все сем.), 2 — *Liposcelidae*, 3 — *Pachytroctidae*, 4 — *Amphientomidae*, 5 — *Eripsocidae*, 6 — *Archipsocidae*, 7 — *Peripsocidae*, 8 — *Lachesillidae*, 9 — *Philotarsidae*, 10 — *Elipsocidae*, 11 — *Mesopsocidae*, 12 — *Myopsocidae*, 13 — *Psocidae*, 14 — *Stenopsocidae*, 15 — *Caeciliidae*, 16 — *Pseudocaeciliidae*, 17 — *Trichopsocidae*, 18 — *Hemipsocidae*. Жирной линией на каждом древе обозначен соответствующий плезиоморфный вариант строения семенников.

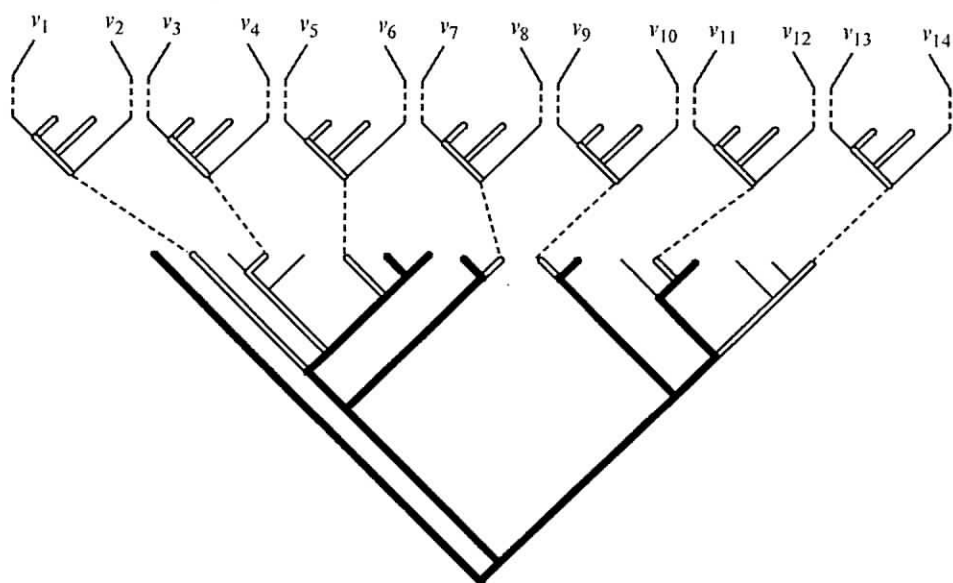


Рис. 3. Возможные варианты филогении *Psocoptera*, если за плезиоморфное состояние семенников принять гребенчатое. Верхний ряд показывает 14 вариантов отхождения *Trogiomorpha* от *Troctomorpha*, которые, в свою очередь, могут иметь 7 вариантов отхождения от *Psocomorpha*.

Жирная линия — гребенчатые семенники, двойная линия — веерные, тонкая линия — унифолликулярные. (Ср. рис. 2, вариант Б).

вовсе — последовательное расположение фолликулов. У современных сеноедов появление веерных или одиночных фолликулов происходят путем отмены одной или двух команд на надстройку. Приняв эту гипотезу, мы получим удовлетворительное объяснение, почему у сеноедов в процессе эволюции от 1 фолликула происходили 3 фолликула в виде веера и только потом 3 — в виде гребенки. Это можно объяснить прогрессивным запаздыванием действия упомянутого гипотетического фактора и расширением диапазона его проявления по времени в онтогенезе.

Семенники у *Phthiraptera*. У *Phthiraptera* известны два варианта строения семенников — последовательное (гребенчатое, серийное) трифолликулярное и оппозитное бифолликулярное, т. е. как бы веерное бифолликулярное.

Нусбаум (Nusbaum, 1882) изучил постэмбриональное развитие двух видов пухоедов — *Colembicola columbae* (= *Lipeurus bacilus*) и *Gonicotes hologaster*, которые имеют бифолликулярные семенники. Он показал, что такие семенники возникают из последовательных трифолликулярных путем редукции вершинного фолликула (в форме поздней остановки развития и дегенерации). Таким образом, для *Phthiraptera* можно предположить, что псокоптерный фактор слияния фолликулов у них выключен, однако появляется новый морфогенетический фактор (синапоморфия *Ischnocera* и *Anoplura*), блокирующий развитие вершинного фолликула.

Для построения филогенетического древа надотряда *Psocidea* в целом, кроме данных Смизерса по *Psocida* (Smithers, 1972), по разным группам *Phthiraptera* в настоящей работе используются также данные Лайела (Lyal, 1985), Клей (Clay, 1970) и Кима и Людвиг (Kim, Ludwig, 1978) (рис. 1, 4—6).

По данным Вишняковой (1980) и Лайела (Lyal, 1985), отряд *Phthiraptera* произошел от представителей, близких к сеноедам сем. *Liposcelidae*.

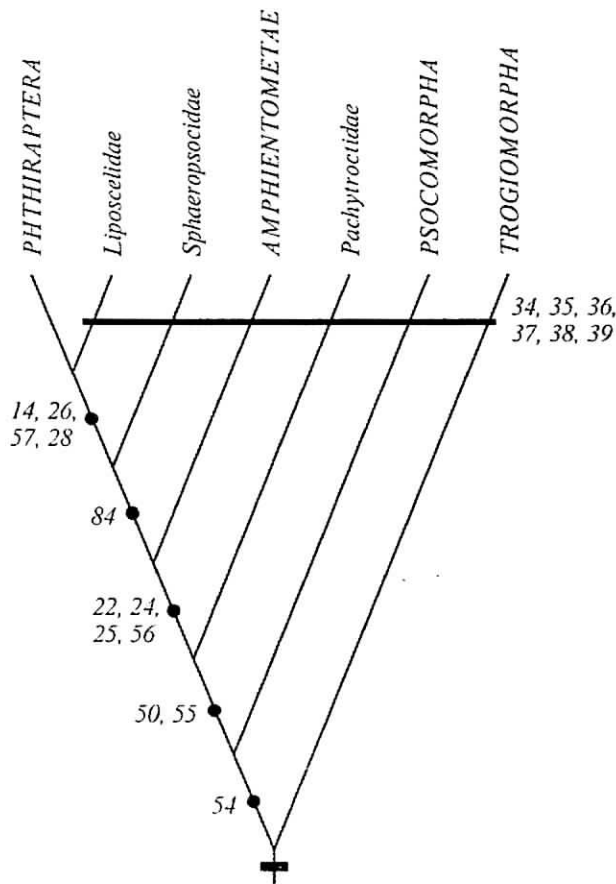


Рис. 4. Филогенетические отношения *Psocoptera* и *Phthiraptera*. Кладограмма по данным: Lyal, 1985, нумерация апоморфий, как у цитированного автора.

Лайел приводит целый ряд синапоморфий, подтверждающих эту точку зрения (рис. 4). В его схеме, по сравнению со схемой Смизерса (Smithers, 1972), изменено положение сем. *Pachytroctidae* (рис. 4). Гипотеза Вишняковой и Лайела поддерживается и кариологическими данными, которые показывают, что кариотип *Phthiraptera* выводится из кариотипа, такого как у *Liposcelidae*, но мало распространенного среди *Psocida*, путем одного X-аутосомного слияния. Филогения 4 подотрядов *Phthiraptera* дана по Кёнигсману (Königsmann, 1960) и Лайелу (Lyal, 1985). Филогения подотряда *Amblycera* построена на основе матрицы признаков, приведенной в работе Клея (Clay, 1970) (рис. 5); филогения семейств *Ischnocera* построена аналогично на основе матрицы признаков, приведенной Лайелом (Lyal, 1985) (рис. 6). В обоих этих случаях построение кладограмм не представляет существенных затруднений. Филогения вшей дана по Киму и Людвигу (Kim, Ludwig, 1978) путем интерпретации их натуралистического древа как кладограммы. Эта схема оставляет желать лучшего, но для наших целей она достаточна, так как сведений о фолликулах мало и половина семейств вшей в отношении внутренних репродуктивных органов не изучена (рис. 1). Матрица признаков вшей, приведенная Кимом и Людвигом, не позволяет дать непротиворечивую кладограмму.

Среди пухоедов подотряд *Amblycera* характеризуется последовательным (серийным, гребенчатым) типом расположения фолликулов с сохранением

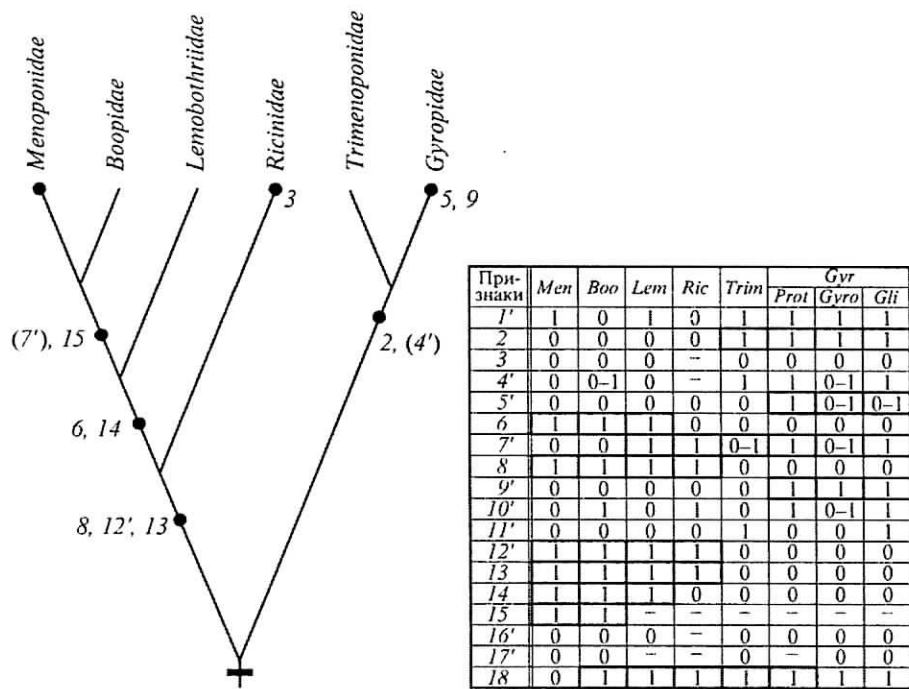


Рис. 5. Филогения *Amblycera*. Матрица и кладограмма по данным: Clay, 1970.

0 — плезиоморфное состояние, 1 — апоморфное состояние, (1-) — апоморфия — отсутствие структуры. Полярность признаков 7 и 18 инвертирована (18 — по-видимому, у *Menoponiidae* мост тентория склеротизован вторично), апострофом помечены признаки, которые могли возникнуть (по Клей) в результате конвергенции. Men — *Menoponiidae*, Boo — *Boopidae*, Lem — *Lemobothriidae*, Ric — *Ricinidae*, Trim — *Trimenoponidae*, Gyr — *Gyropidae* (Prot — *Protogyropinae*, Gyr — *Gyropinae*, Gli — *Gliricollinae*).

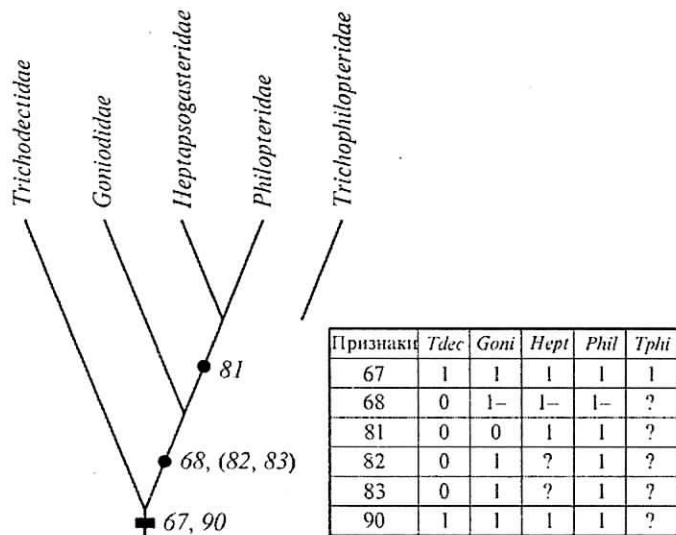


Рис. 6. Филогения *Ischnocera*. Матрица и кладограмма по данным: Lyal, 1985. 0 — плезиоморфное состояние, 1 — апоморфное состояние, (1-) — апоморфия — отсутствие структуры. Tdec — *Trichodectidae*, Goni — *Goniidae*, Hept — *Heptapsogasteridae*, Phil — *Philopteridae*, Tphi — *Trichophilopteridae*. В матрицу включены только признаки, значимые для построения кладограммы; нумерация признаков, как в работе Лайела.

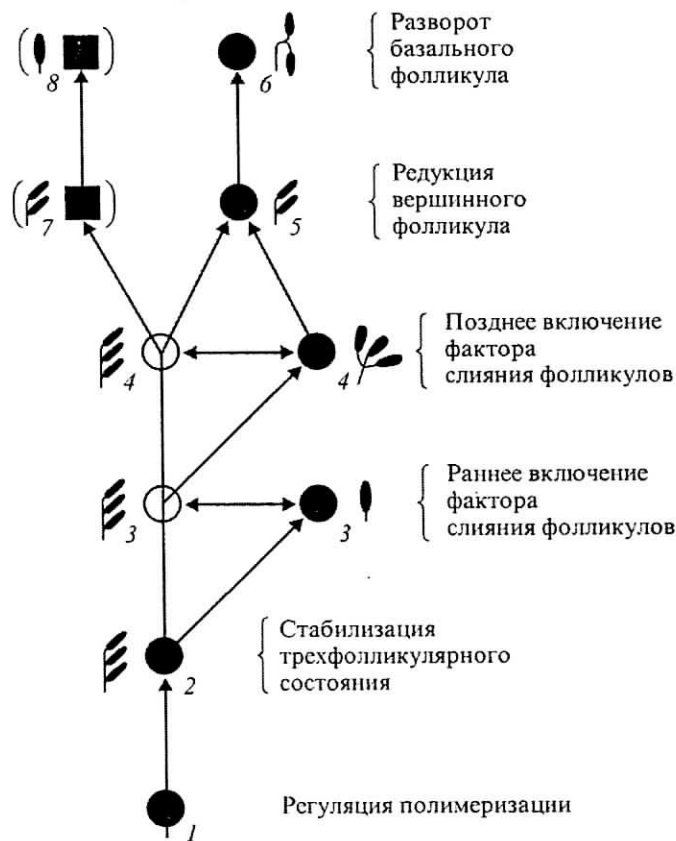


Рис. 7. Предполагаемая цепь событий (команд) в онтогенезе представителей надотряда *Psocidea*, определяющая ту или иную конечную конфигурацию семенников.

числа 3, в двух случаях у неродственных представителей сем. *Philopteridae* [*Menacanthus pusillus* N. (*Menacanthinae*) и *Myrsidea subequalis* Lyonet (*Dennyinae*)] число фолликулов уменьшается до двух, но фолликулы сохраняют прежнюю одинаковую ориентацию, характерную для последовательного типа. Каким путем формируются бифолликулярные семенники в этих случаях неизвестно. Если путем простой олигомеризации [изменением числа элементов при закладке (позиция 7 на рис. 7)], то это случаи простой конвергенции с *Ischnocera*, но если путем редукции вершинного фолликула, как у *Ischnocera*, то это может указывать на конкретных предков *Ischnocera* среди *Amblycera*. Пухоеды подотряда *Ischnocera* и производные от них *Haematomyzina* (*Rhynchophthirina*) и *Pediculina* (*Anoplura*) характеризуются бифолликулярными семенниками с оппозитной ориентацией фолликулов: передний — направлен вершиной орально, задний — аборально. Таким образом, у *Phthiraptera* главный сдвиг в устройстве семенников происходил при формировании подотряда *Ischnocera*.

Оппозитные семенники бывают двух типов — стебельчатые и сросшиеся основаниями. Эти два варианта образуют двухтактный морфоцикл, ибо встречаются как среди *Ischnocera*, так и среди *Anoplura*; у *Haematomyzida* (1 род, 2 вида) фолликулы стебельчатые. Здесь мы опять-таки можем предположить возобновление действия псоцидного фактора слияния фолликулов, включение фактора на поздней стадии развития фолликулов приводит их к срастанию основаниями.

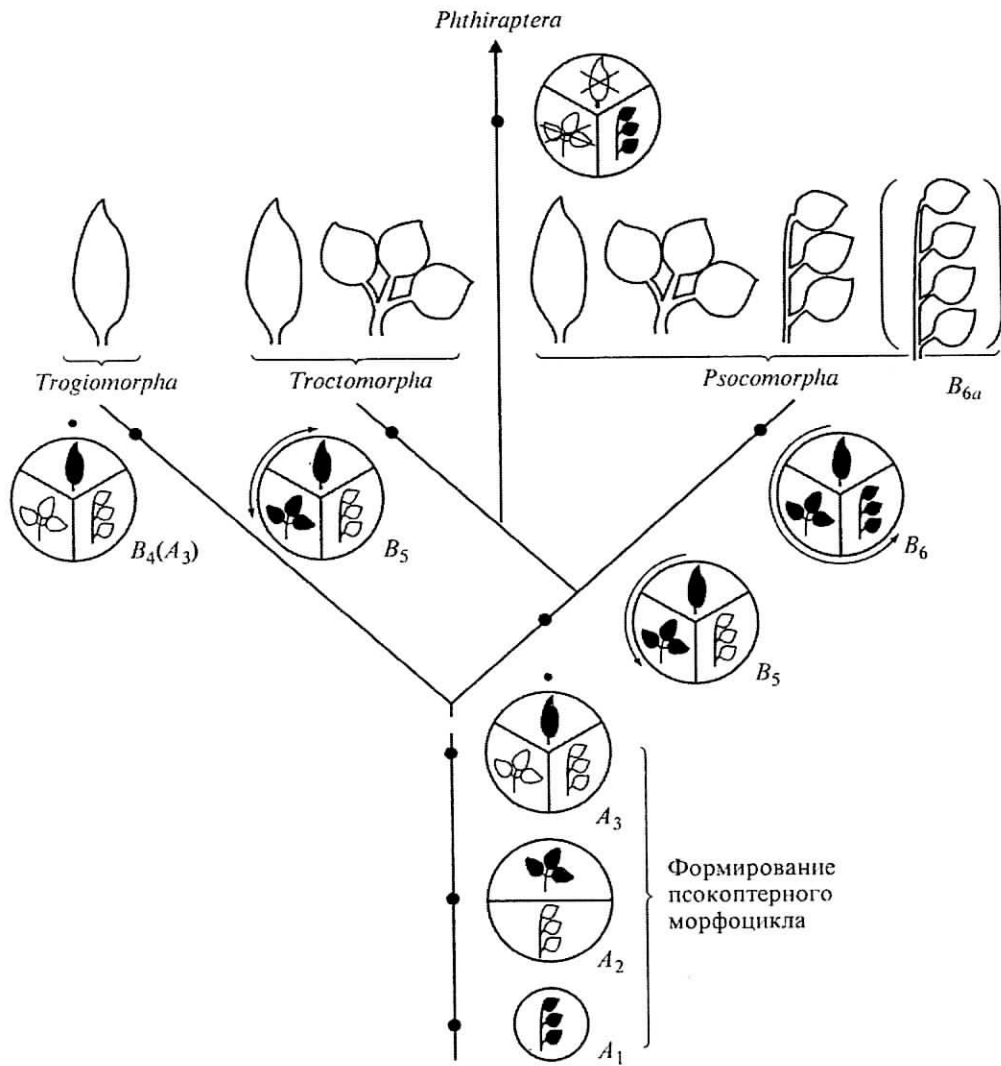


Рис. 8. Изменения и проявления морфоциклов строения семенников в филогенезе надотряда *Psocidea*. Преобразования семенников в отряде *Psocoptera*.

Этапы эволюции семенников в надотряде *Psocidea*. В качестве резюме всего вышесказанного можно предложить следующий сценарий эволюции семенников в надотряде *Psocidea* (рис. 8).

Фаза А. Формирование псоцидного трехтактного фолликулярного морфоцикла.

1. Стабилизация трехфолликулярного состояния с последовательным расположением фолликулов.

2. Остановка и реверсия развития межфолликулярных участков семяпровода — стягивание оснований фолликулов в одну точку — формирование веерного расположения фолликулов. Появление фактора слияния фолликулов. Позднее действие фактора слияния фолликулов.

3. Неразделение фолликулов — формирование единственного фолликула (в каждом семеннике). Раннее действие фактора слияния фолликулов.

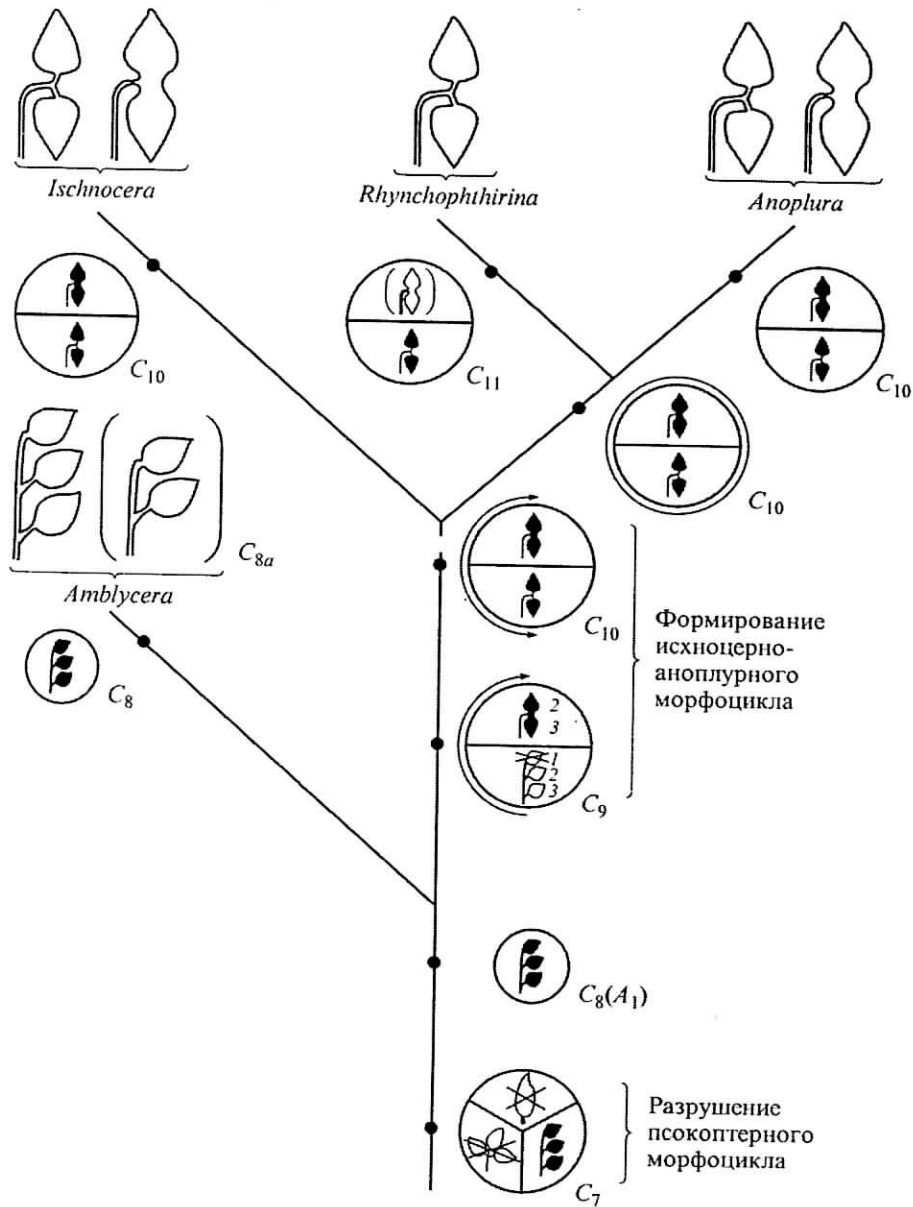


Рис. 8 (продолжение). Преобразования семенников в отряде *Phthiraptera*.

Над вершинами ветвей более крупно схематически изображены типы семенников, известные у представителей данной ветви. Сбоку от ветвей около черных узелков на ветвях изображены предполагаемые для такого участка морфоциклы; блокированные типы семенников изображены контуром, реализуемые — залиты сплошь. Позиции 7 и 8 показывают теоретически возможный путь олигомеризации числа фолликулов при их закладке, а не путем редукции части их или слияний в процессе дальнейшего онтогенеза.

Фаза В. Устойчивое существование трехтактного морфоцикла.

4. *Trogiomorpha*. Стабилизация унифолликулярного состояния. Раннее действие фактора слияния фолликулов.

5. *Troctomorpha*. Альтернизация момента включения фактора слияния фолликулов. Фактор включается либо на ранней стадии формирования семенников, либо на более поздней, уже после обособления фолликулов.

Соответственно встречаются унифолликулярное и веерное трифолликулярное состояния.

6. *Psocomorpha*. Наиболее переменное действие фактора слияния фолликулов — чередование всех трех состояний: унифолликулярного, трифолликулярного веерного и трифолликулярного последовательного. В третьем случае фактор слияния не действует (запаздывает).

6а. *Caecilioides* sp. (*Caeciliidae*). Преодоления блока на стабилизацию трифолликулярного состояния (4 фолликула) — выход за пределы стандартного псоцидного морфоцикла.

Фаза С. Появление нового двухтактного фтираптерного (исхноцерно-аноплурного) морфоцикла взамен псоцидного трехтактного.

7. Общий предок *Phthiraptera*. Выключение псоцидного фактора слияния фолликулов.

8. *Amblycera*. Стабилизация последовательного (серийного, гребенчатого) трифолликулярного семенника.

8а. Олигомеризация гребенчатого семенника до двух фолликулов при закладке или путем редукции вершинного фолликула (*Menacanthus pusillus*, *Myrsidea subaequalis*). Более вероятен второй путь.

9. Общий предок *Ischnocera* + *Anoplura*. Редукция вершинного фолликула — поздняя (?конец эмбриогенеза—начало постэмбриогенеза) блокировка развития вершинного фолликула. Формирование оппозиционного расположения фолликулов.

10. *Ischnocera*, *Rhynchophthirina*, *Anoplura*. Слияние двух фолликулов основаниями (оппозитно) и формирование исхноцерно-аноплурного двухтактного морфоцикла: (оппозитные) фолликулы на стебельках — (оппозитные) фолликулы, сросшиеся основаниями. Возможно, срастание фолликулов основаниями определяется возобновлением действия псоцидного фактора слияния фолликулов, включающегося на поздней стадии их развития.

11. *Rhynchophthirina*. Неполное выражение морфоцикла у *Rhynchophthirina*, возникшее, возможно, только в связи с ограниченным разнообразием подотряда (1 род, 2 вида).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 99-04-49770).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Благовещенский Д. И. Строение и систематическое значение половой системы пухоедов (*Mallophaga*) // Паразитологический сборник. М.; Л., 1956. Вып. 16. С. 5—88.
- Благовещенский Д. И. Вши (*Siphunculata*) домашних животных // Определ. фауны СССР, М.; Л., 1960. Т. 73. 88 с.
- Вишнякова В. Н. Отряд Psocoptera (*Copeognatha*) — сеноеды // Определитель насекомых европейской части СССР. М.; Л., Изд-во АН СССР, 1964. Т. 1. С. 291—323.
- Вишнякова В. Н. Особенности строения половой системы сеноедов (*Insecta*, *Copeognatha*) и ее систематическое значение // Энтомол. обозр. 1970. Т. 69, вып. 2. С. 317—346.
- Вишнякова В. Н. Надотряд Psocidea. Сеноедообразные // Историческое развитие класса насекомых. М., 1980. С. 52—58.
- Вишнякова В. Н. Отряд Psocoptera (*Copeognatha*) — сеноеды // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР, Л.: Наука, 1987. Т. 1. С. 323—357.
- Емельянов А. Ф. Некоторые макроэволюционные модусы, связанные с повторным и новым использованием однажды приобретенных структур // Теоретические проблемы экологии и эволюции. (Третьи Люблинские чтения). Тольятти: ИЭВВ РАН. 2000. С. 60—64.
- Павловский Е. Н. К анатомии половых органов у *Pediculus capitis* и *P. vestimentis* // Тр. Русск. энтомол. общ-ва. 1907. Т. 38. С. 82—108.
- Павловский Е. Н. К сравнительной анатомии органов размножения у вшей // Тр. Княжедвор. обл. с.-х. опыт. ст. 1922. Вып. 1. С. 180—183.
- Павловский Е. Н. (*Pawlowsky E. N.*). Structure de l'appareil genital male du *Phthirus inquilinis* // Bull. Soc. Patol. Exot. 1923. Т. 16, N 6. P. 416—417.
- Badonnel A. Recherches sur l'anatomie des Psoques // Bull. biol. Paris. Suppl. 1934. Vol. 18. 241 p.

- Clay T. The Amblycera (Phthiraptera: Insecta) // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Entomology. 1970. Vol. 25, N 3. P. 75—98.
- Ferris G. F. The sucking lice // Mem. Pac. C. Ent. Soc. 1951. Vol. 1. 320 p.
- Finlaison L. H. The life-history and anatomy of *Lepinotus patruelis* Pearman (Psocoptera — Atropidae) // Proc. Zool. Soc. Lond. 1949. Vol. 119, pt 2. P. 301—323.
- Kim K. C., Ludwig H. W. Phylogenetic relationships of parasitic Psocodea and taxonomic position of the Anoplura // Ann. Ent. Soc. Amer. 1978. Vol. 71. P. 910—922.
- Klier E. Zur Konstruktionsmorphologie des männlichen Geschlechtsapparates der Psocoptern // Zool. Jb. Abt. Anat. 1959. Bd 75. S. 207—286.
- Königsmann E. Zur Phylogenie der Parametabola unter besonderer Berücksichtigung der Phthiraptera // Beitr. Ent. 1960. Bd 10, N 7/8. S. 705—744.
- Lyal C. H. C. A cladistic analysis and classification of trichodectid mammal lice (Phthiraptera: Ischnocera) // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Entomology. 1985. Vol. 51, N 3. 346 p.
- Mukerji D., Sen-Sarma P. Anatomy and affinity of the elephant louse *Haematomyzus elephantis* Piaget (Insecta: Rhynchophthiraptera) // Parasitology. 1955. Vol. 45, N 1—2. P. 5—30.
- New T. R. Psocoptera biology // Oriental insects. 1987. Vol. 21. P. 1—109.
- Nitzsch Ch. L. Über die Eingeweide der Bücherlaus (*Psocus pulsatorius*) und über das Verfahren bei der Zergliederung sehr kleiner Insecten // Mag. Ent. 1821. Bd 4. S. 276—290.
- Nusbaum J. Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insecten // Zool. Anz. 1882. Bd 5. S. 637—643.
- Saxena A. K., Agarwal G. P. Reproductive system of *Lipeurus lawrensis tropicalis* Peters, an Ischnoceran Mallophaga // Zool. Mag. 1981. Vol. 90. P. 174—181.
- Smithers C. N. The classification and phylogeny of the Psocoptera // Mem. Aust. Mus. 1972. 351 p.
- Snodgrass R. E. The anatomy of Mallophaga // Occ. Pap. Calif. Acad. Sci. 1899. Vol. 6. P. 145—224.
- Wong S. K., Thornton I. W. B. The internal morphology of the reproductive system of some psocid species // Proc. R. Ent. Soc. London (A). 1968. Vol. 43, N 1—3. P. 1—12.
- Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург.
- Поступила 12 XII 2000.

SUMMARY

Evolutionary changes of the testes and ovaries in *Psocoptera* and *Phthiraptera* have been analyzed with respect to the number and relative position of the follicles and ovarioles. The oligomerization process plays the leading role in the evolution of ovarioles in the superorder *Psocidea*, their number subsequently being reduced from 5 to 3. A hypothesis of the three variants of the testes arrangement in *Psocoptera*, namely, the trifollicular subsequent, trifollicular fan-shaped, and unifollicular ones, morphogenetically associated in a three-step morphocycle, is put forward and substantiated. The choice between the three states is made by one of the three variants of action of the hypothetical morphogenetic factor. Switching of the factor action from one of the variants to another is evolutionarily labile and reversible which is evident from the mosaic distribution of the variants within the phylogenetic tree. In the *Phthiraptera*, the psocid factor responsible for the formation of the fan-shaped and unifollicular testes is switched off. The testes are subsequently trifollicular in the most primitive group of the *Mallophaga*, the *Amblycera*, while they are bifollicular with follicles opposite-pointed due to the reduction of the apical follicle in the more advanced group, the *Ischnocera*, and their derivatives, the *Anoplura*. The opposite-pointed bifollicular testes of the *Ischnocera*—*Anoplura* may have separate bases or be connate at base. The factor governing the fusion of the follicle bases is supposed to be identical with the psocid factor of the follicle fusion. Alternation of the pedunculate and fused basally follicles is also phylogenetically mosaic. A scenario of the evolution of the testes is elaborated and a synopsis of the data on the follicle and ovariole number in the *Phthiraptera* is provided.