

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АНАТОМИЯ РОТОВОГО АППАРАТА ВШИ  
НОРЛОПЛЕУРА АСАНТОПУС (АНОПЛУРА)

П. П. Хохлов

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Основными элементами ротового аппарата у *H. acanthopus* так же, как и у других видов вшей, являются способный вворачиваться хоботок и колющий комплекс, состоящий из двух стилетов — дорсального и вентрального, причем прокалывает покровы хозяина главным образом вентральный стилет, а всасывание крови происходит через пищевой канал внутри дорсального стилета. Из-за малой длины стилетов вошь способна сосать кровь только из наиболее поверхностного субэпидермального капиллярного сплетения. Небольшой наружный диаметр колющего комплекса позволяет ему проникать в просвет самых мелких капилляров с минимальными повреждениями. Поглощение крови происходит непосредственно из просвета кровеносного сосуда. Внутренний диаметр пищевого канала не превышает 1.7 мкм, так что по нему не могут проходить целые форменные элементы крови и разрушение их происходит в кровеносном сосуде.

Вши издавна привлекали внимание исследователей как переносчики сыпного и возвратного тифов. Кроме того, эти насекомые интересны из-за весьма своеобразного строения ротового аппарата. Колюще-сосущий ротовой аппарат *Anoplura* не похож ни на какие другие, и крайне трудно отыскать среди насекомых формы, которые бы позволили составить непрерывный морфологический ряд ротовых придатков, а следовательно, легко вывести ротовой аппарат вшей из более примитивных типов. Это отсутствие переходных форм долго затрудняло гомологизацию элементов ротового аппарата *Anoplura* с частями грызущего аппарата. Мелкие размеры, а также то, что в покое ротовые придатки вшей почти целиком лежат внутри головной капсулы, тоже сильно затрудняли и замедляли исследование морфофункциональных особенностей кровососания этих своеобразных эктопаразитов.

Долгое время априорно считалось, что строение ротового аппарата у всех вшей одинаково или почти одинаково (Snodgrass, 1944). Однако относительно недавно был обнаружен вид с примитивным ротовым аппаратом — *Hybophthirus notophallus* (Keler, 1962; Risler, 1965).

Различия в строении ротового аппарата, уже обнаруженные в пределах отряда, могут оказаться существенными для уточнения системы *Anoplura*. В настоящей статье сделана попытка сопоставить анатомические особенности ротового аппарата паразита полевок — *H. acanthopus* с новейшими работами по анатомии других *Anoplura* и выяснить механизм добывания крови этим насекомым.

## ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Анатомия ротового аппарата *Anoplura* изучалась главным образом у двух видов — человеческой вши *Pediculus humanis* и свиной вши *Haemathopinus suis*. Первая привлекала своей практической значимостью, вторая — крупными размерами, т. е. удобством для морфологических исследований.

Здесь не обсуждаются самые ранние работы по анатомии, так как они представляют лишь исторический интерес и к тому же подробно проанализированы Павловским (1906). В первой четверти нашего столетия появился ряд описа-

ний ротового аппарата человеческой вши, результаты которых, за исключением немногих частных, мало отличались друг от друга. Все авторы констатировали наличие терминально расположенного вворачивающегося хоботка и втяжных стилетов, в состоянии покоя лежащих в стилетном влагалище. Из насосывающих приспособлений упоминали под разными названиями две последовательно расположенные камеры: первая представляет собой полость цибариума, вторая — глотку. Передняя камера была впоследствии названа Снодграссом цибариальным насосом (Snodgrass, 1935, 1944).

Е. Н. Павловский различал три стилета — дорсальный, промежуточный и вентральный, считая их не зависимыми друг от друга, и вскользь упоминал желобок (который в настоящей работе называется языком), не останавливаясь на его функции. Зикора (Sikora, 1916) обнаружила 3 стилета — дорсальный, промежуточный и вентральный, называя их соответственно сосущей трубкой, дорсальным (слюнной трубкой) и вентральным стилетами. Этот же автор указывал на лежащую непосредственно под стилетами «щеточную пластинку» (язык), в проксимальной части соединяющуюся с вентральным стилетом. В момент выбрасывания стилетов пластинка дугообразно сгибается по длине. По данным Зикоры, колющие стилеты платяной вши могут выдвигаться приблизительно на 150 мкм. Пикок (Peacock, 1918) утверждал, что у имаго *P. humanis* промежуточный стилет соединен с дорсальным. По мнению Фогеля (Vogel, 1921), дорсальный и медиальный стилеты человеческой вши соединены в своих базальных частях, но в дистальных участках представляют собой отдельные «колющие щетинки». На строении ротового аппарата *Anoplura* останавливался также Снодграсс (Snodgrass, 1944), который описал те же структуры, что и предыдущие авторы, и ввел термин «цибариальный насос».

Анатомию и гистологию свиной вши, в том числе ротового аппарата, впервые изучила Флоренс (Florence, 1921). Она отмечала те же, что и у *P. humanis*, основные кутикулярные структуры — 3 непарных стилета, к вентральному в базальной части прикреплена лежащая под ним кутикулярная желобовидная пластинка. Автор также описал цибариальный насос (под названием глоточный насос — pharynx pump) и приспособленную для сосания глотку.

Сравнительное исследование анатомии нескольких видов вшей провел Стоянович (Stojanovich, 1945). По данным этого автора, все изученные виды снабжены ротовым аппаратом одной конструкции. Различия состоят в относительных размерах и несколько разной форме описанных им мандибулярных пластинок, палатума и т. п. Стоянович описал не известную до этого и не встречающуюся у других насекомых эластичную перегородку — своего рода диафрагму, которая отделяет полость головной капсулы от общей полости торакального и абдоминального отделов. Эту диафрагму автор назвал обтюракулюмом. Как было выяснено позже, обтюракулюм образован соединительной тканью, подобной той, что окружает у вшей грудные ганглии (Pira a. Cook, 1958). Обтюракулюм имеется у всех исследованных Стояновичем видов, причем у некоторых (*Neohaematopinus citellinus*, *Linognathus vituli*) он мешком свисает в полость груди. В этих случаях влагалище стилетов и сами стилеты тянутся назад до самого обтюракулюма и заходят в образованный им мешок. Рассуждая о способе питания, Стоянович утверждает, что стилеты могут служить только для прокалывания покровов, а насосывание крови происходит по каналу хоботка. По мнению этого автора, сильная специализация затронула у вшей лишь ротовые придатки, а головная капсула сохраняет типичное для насекомых строение.

Анатомический анализ головы свиной вши, представляющий собой наиболее подробное из морфологических исследований *Anoplura*, провел Рамке (Ramcke, 1965). Как он выяснил, у свиной вши существует только 2, а не 3 колющих стилета, поскольку так называемый промежуточный стилет по всей длине прикреплен к дорсальному. Вентральное стилетов лежит желобовидная пластинка — язык (lasche). В своей задней части язык сочленяется с базальной частью вентрального стилета. Согласно Рамке, язык действует в качестве пружины: он дугообразно изгибается за счет сокращения мускулатуры в момент выбрасывания стилетов наружу, распрямляется он за счет собственной упругости, при этом стилеты втягиваются обратно во влагалище.

Изучение иннервации головных мышц позволило Рамке гомологизировать

ротовые придатки свиной вши с элементами примитивного грызущего ротового аппарата. Сделанные им выводы совпадают с эмбриологическими данными (Schölzel, 1937; Young, 1953) и используются в настоящей работе.

Важным для систематики и функциональной морфологии вшей явилось исследование головы *Hybophthirus notophallus* — паразита трубоккуба (Keler, 1962; Risler, 1965). У этого вида имеются передние руки тенториума, тогда как у других вшей он полностью отсутствует. В состав ротового аппарата входят относительно крупные заостренные вытянутой формы мандибулы, которые, видимо, могут принимать участие в прободении покровов хозяина, в то время как у других *Anoplura* они сильно редуцированы и имеют вид маленьких ложковидных пластинок. В отличие от всех других вшей, у *H. notophallus* обнаружены также лацинии, которые имеют вид тонких стилетов и вряд ли несут какую-нибудь существенную роль при питании. Оба автора, описавшие этот ротовой аппарат, считают *Hybophthirus* наиболее примитивным представителем *Anoplura* и, с точки зрения морфологии, «связующим звеном» между пухоедами и вшами. На основании указанных признаков Келер (Keler, 1962) разделил отряд *Anoplura* на два подотряда: *Tentoriata* с единственным монотипическим родом *Hybophthirus* и *Atentoria*, куда отнес всех остальных до сих пор известных вшей.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили экземпляры *Hoplopleura acanthopus*, собранные с обыкновенной полевки *Microtus arvalis* в Себежском р-не Псковской обл. в июле 1980 г. Насекомых фиксировали горячей жидкостью Карнуа по принятой для анатомических исследований вшей методике (Ramcke, 1965) и заливали в парафин, готовили срезы толщиной 5—7 мкм и окрашивали их по азановому методу Гейденгайна и гемалауном с эозином. Помимо этого, целых насекомых рассматривали и фотографировали в растровом электронном микроскопе «Stereoscan-2A». Для этого фиксированных вшей обезвоживали в спиртах возрастающей крепости и ацетоне, высушивали на воздухе и напыляли золотом. Кровь полевки и содержимое кишечника вшей исследовали с фазовым контрастом.

#### УСТРОЙСТВО РОТОВОГО АППАРАТА

На переднем конце головы (терминально) расположен хоботок — видоизмененный лабрум (рис. 3, 1—5; см. вкл.). Это незамкнутое на вентральной стороне цилиндрическое образование, дистальный свободный край которого в нерабочем состоянии на большую часть длины свернут внутрь. На этой верхней части хоботка имеется 12 сильно склеротизованных кутикулярных зубцов, называемых престомальными, которые венцом окружают вход в предротовую полость (рис. 3, 3—5). Длина хоботка 18—20 мкм.

Все остальные части ротового аппарата *H. acanthopus* в нерабочем состоянии помещаются внутри головной капсулы. В ее передней части (ближе к дорсальной стенке) расположена довольно сложной формы кутикулярная структура — палатум (рис. 1; 2, 1—4), которая является производным эпифаринкса. В своей задней части палатум представляет собой плоскую, лежащую во фронтальной плоскости пластинку (рис. 2, 3); в ее передней части (у основания хоботка) боковые края палатума загибаются на вентральную сторону и образуют короткую вентрально незамкнутую трубку (рис. 2, 1). Внутри этой трубки может совершаться свои возвратно-поступательные движения колющий комплекс, а в состоянии покоя там находится его дистальный конец. Вентральнее палатума располагаются две маленькие парные пластинки — редуцированные мандибулы (рис. 1; 2, 2—4). Пластинки налегают медиальными краями друг на друга и образуют желобок, по которому кровь прокормителя из проходящего внутри дорсального стилета пищевого канала поступает в полость цибариального насоса.

Колющим и одновременно сосущим инструментом у *H. acanthopus* является колющий комплекс (или, по терминологии Павловского, жало). Комплекс состоит из двух непарных стилетов — дорсального и вентрального (рис. 1; 2, 1—8). Как видно на сериях поперечных срезов, дорсальный стилет на дистальном конце имеет вид полого цилиндра, его полость представляет собой пищевой

канал. Далее назад стилет принимает форму двойного желобка (рис. 2, 4). Приблизительно на середине своей длины (на расстоянии 90—95 мкм от дистального конца) стилет разделяется на две парные латеральные и одну непарную медиальную ветви, причем внутри медиальной можно разглядеть слюнный канал (рис. 2, 5). Именно эту ветвь раньше и принимали за отдельный промежуточный стилет. Однако по сериям поперечных срезов можно отчетливо реконструировать слияние к дистальному концу всех трех ветвей в одно анатомическое образование. В проксимальной части стилета латеральные ветви переходят в аподемы, к которым прикрепляются мышцы-ретракторы. К проксимальному концу медиальной ветви подходит лишенный кутикулярной выстилки непарный проток слюнных желез.

Вентральный стилет устроен несколько сложнее. Его дистальный конец имеет форму желобка, а ближе к проксимальной части стилет разделяется на две

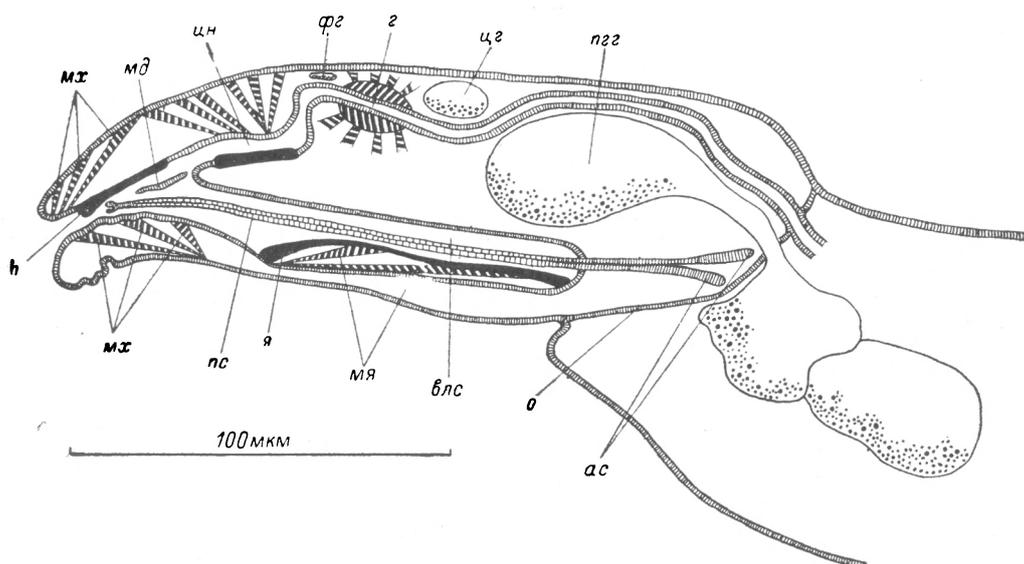


Рис. 1. Сагиттальный срез головной капсулы *H. acanthopus*. (схематично).

х — хоботок, мх — мышцы хоботка, мд — мандибулы, п — палатум, кол — колющий комплекс, влс — влагалище стилетов, ас — аподемы стилетов, я — язык, мя — мышцы языка, цн — цибарийный насос, г — глотка, фг — фронтальный ганглий, цг — церебральный ганглий, пгг — подглоточный ганглий, о — обтуратор.

парные латеральные и две непарные дорсальную и вентральную ветви с довольно причудливым поперечным сечением (рис. 2, 6—7). В базальной части стилет переходит в 6 аподем: из них 4 лежат в одной фронтальной плоскости, 2 другие — вентральнее. В том месте, где ветви вентрального стилета переходят в аподемы, они соединены поперечной кутикулярной перемычкой (рис. 2, 8). На апикальном конце стилета имеются зубцевидные образования.

С вентральным стилетом связана еще одна кутикулярная структура — язык, как ее назвал Рамке (Ramcke, 1965) в описании ротового аппарата свиной вши. Как и у *Haemathopinus suis*, это желобообразно изогнутая пластинка, которая лежит вентральнее колющего комплекса и тянется спереди назад от конца передней трети вентрального стилета до его поперечной перемычки. Задним концом язык причленяется к вентральному стилету.

Оба стилета одинаковой длины, вместе с аподемами они составляют 170—180 мкм, без аподем 140—150 мкм. Поскольку стилеты расширяются по направлению к проксимальному концу, то можно оценить, на какое расстояние они могут выдвигаться сквозь трубку палатума. Отсюда рабочая длина стилетов у *H. acanthopus* приблизительно равна 90—100 мкм. Диаметр пищевого канала на дистальном конце дорсального стилета, т. е. в наиболее узком месте, 1.4—1.7 мкм. Длина языка 50—60 мкм, ширина 15—20 мкм.

В состоянии покоя стилеты лежат в особом влагалище — своеобразно мо-

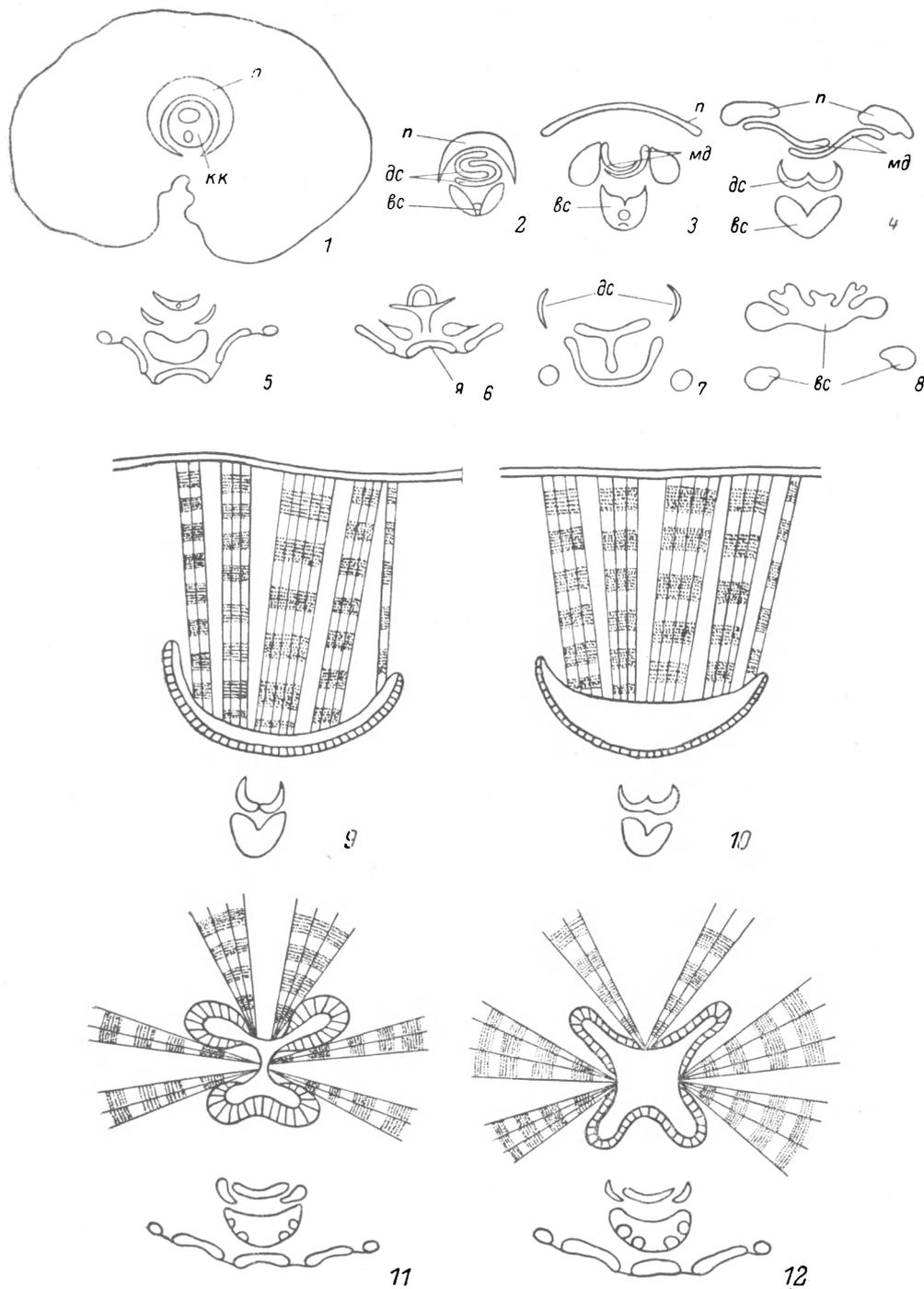


Рис. 2. Поперечные срезы ротовых частей, цибариума и глотки *H. acanthopus*. Ротовые придатки последовательно от рострального (1) к проксимальному концу (8), цибариальный насос в сокращенном (9) и расслабленном состоянии (10), глотка в расслабленном (11) и сокращенном состоянии (12).

Стилеты: *дс* — дорсальный, *вс* — вентральный.  
Обозначения те же, что и на рис. 1.

дифицированном сливариуме. Влагалище представляет собой расположенный медиально вдоль главной оси головы тонкий и эластичный кутикулярный мешок, который открывается спереди у основания хоботка под палатумом и слепо замкнут сзади. Аподемы стилетов проходят насквозь заднюю стенку влагалища,

так что их проксимальные концы находятся в полости головной капсулы (а не влагалища).

Функции всасывающего насоса выполняют цибариум и глотка.

На поперечных срезах полость цибариального насоса имеет форму выгнутого на вентральную сторону полумесяца (рис. 2, 9—10), его вентральная стенка более толстая и, видимо, ригидная, дорсальная — тонкая и эластичная. От дорсальной стенки идут мощные мышцы-дилататоры к клипеусу; мышц, которые бы сжимали полость цибариума, нет.

Сразу позади фронтального ганглия размещается глотка. Ее кутикулярная выстилка склеротизована слабее, чем у цибариума. На поперечном срезе глотка имеет крестообразную форму, окружена слоем кольцевых мышц, от ее стенок дорсо- и вентролатерально отходят 6 пучков мышц-дилататоров к стенкам головной капсулы (рис. 2, 11—12).

Полость головной капсулы отделена от полости груди обтюракулумом — тонкой перегородкой, которая при окраске по азановому методу окрашивается в интенсивно синий цвет. Обтюракулум выпячивается в сторону груди, и в это мешковидное выпячивание со стороны головы заходят аподемы колющих стилетов, так что их задние концы во втянутом состоянии оказываются на уровне середины переднегрудного ганглия.

#### РАБОТА РОТОВОГО АППАРАТА

На основании изучения конструкции ротового аппарата, а также непосредственных наблюдений над питающимися насекомыми можно достаточно ясно представить способ проникновения ротовых органов *H. acanthopus* вглубь покровов хозяина (рис. 4). Акт кровососания протекает у этого вида аналогично таковому у свиной вши, где изучали Лавуапьер (Lavoipierre, 1965b) и Рамке (Ramcke, 1965).

В начале «присасывания» до этого свернутая часть хоботка выворачивается наружу, при этом престомальные зубцы выдвигаются вперед. Зубцы прорезают кожу хозяина, а затем заворачиваются в стороны, прочно закорявая хоботок. Тем самым и все насекомое фиксируется на теле прокормителя. Стилеты в «нерабочем» состоянии целиком лежат внутри стилетного влагалища. После того как вошь закрепилась в коже хозяина престомальными зубцами, сокращаются мышцы, которые идут от переднего конца языка к заднему. Язык сгибается, его задний конец передвигается в переднее положение. При этом стилеты, скользя внутри трубки палатума, подаются вперед, проходят сквозь вывернутый хоботок и погружаются в кожу хозяина. Оба стилета все время механически связаны между собой и двигаются как единое целое, однако функции их различны. Прокалывание покровов хозяина осуществляет главным образом снабженный зубцевидными структурами вентральный стилет, тогда как всасывание крови из сосуда в полость цибариума происходит с помощью дорсального стилета. Сосательная трубка целиком пролегает внутри него, однако собственно трубка существует только в апикальной части стилета, далее назад пищевой канал становится не замкнутым, т. е. представляет собой не трубку, а сосательный желобок.

По данным Соколова (1973), отдельные слои кожи *Microtus arvalis* имеют следующую толщину: эпидермис 22 мкм, в том числе роговой слой 7—11 мкм; вся дерма 140—400 мкм, сосочковый слой 110—360 мкм, сетчатый 30—33 мкм; толщина всей кожи 150—420 мкм. Отсюда можно допустить, что *H. acanthopus* погружает свои стилеты приблизительно до середины толщины дермы, а именно в толщу сосочкового слоя. Ротовой аппарат данного вида способен достигать своими стилетами лишь наиболее поверхностного подэпидермального капиллярного сплетения, а значит, только из него и может сосать кровь. Хоботок в погруженном состоянии целиком лежит в эпидермисе и не достигает кориума и его поверхностных капилляров.

Аналогичное заключение можно сделать при сравнении размеров стилетов других изученных видов вшей и толщины кожи их хозяев. Флоренс (Florence, 1921) указывает следующие размеры элементов ротового аппарата свиной вши: длина хоботка 50 мкм, длина стилетов с аподемами 1200 мкм, длина аподем

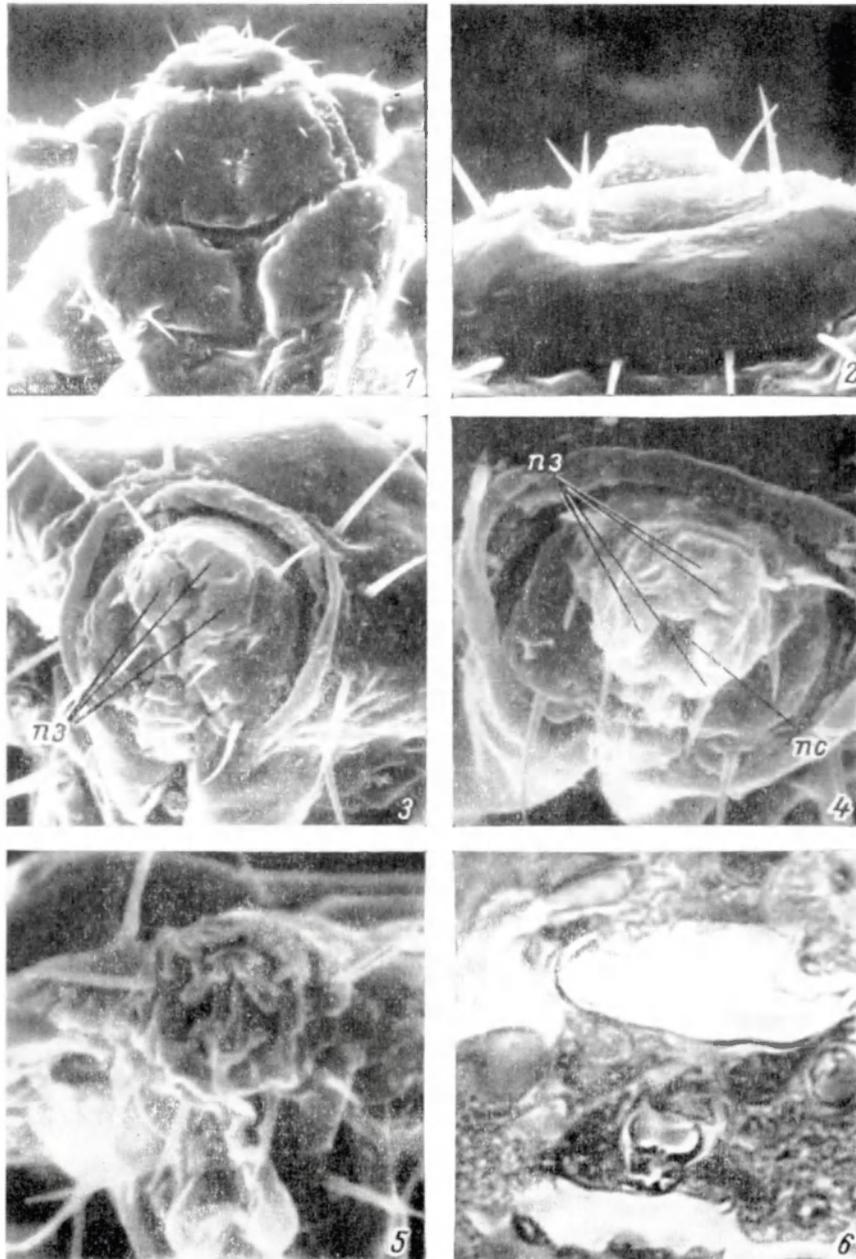


Рис. 3. Голова и хоботок *H. acanthopus* в растровом электронном микроскопе и микрофотография поперечного среза ротовых частей.

1 — голова с дорсальной стороны  $\times 500$ ; 2 — хоботок с дорсальной стороны  $\times 1800$ ; 3 — хоботок с ввернутыми зубцами, терминально  $\times 2000$ ; 4 — хоботок терминально с частично вывернутыми зубцами  $\times 2000$ ; 5 — хоботок с искусственно вытянутыми вперед стилетами  $\times 1800$ , ротовые части на уровне передней части цибарiums; 6 — микрофотография поперечного среза ротовых частей.

250 мкм. Можно допустить, что стилеты высовываются наружу приблизительно на 900 мкм. Это позволяет им достигнуть сосочкового слоя кориума кабана. Подобные же результаты получаются для *P. humanis*. У платяной вши стилеты могут высовываться наружу на 100 мкм (Sikora, 1916). Согласно данным Калан-

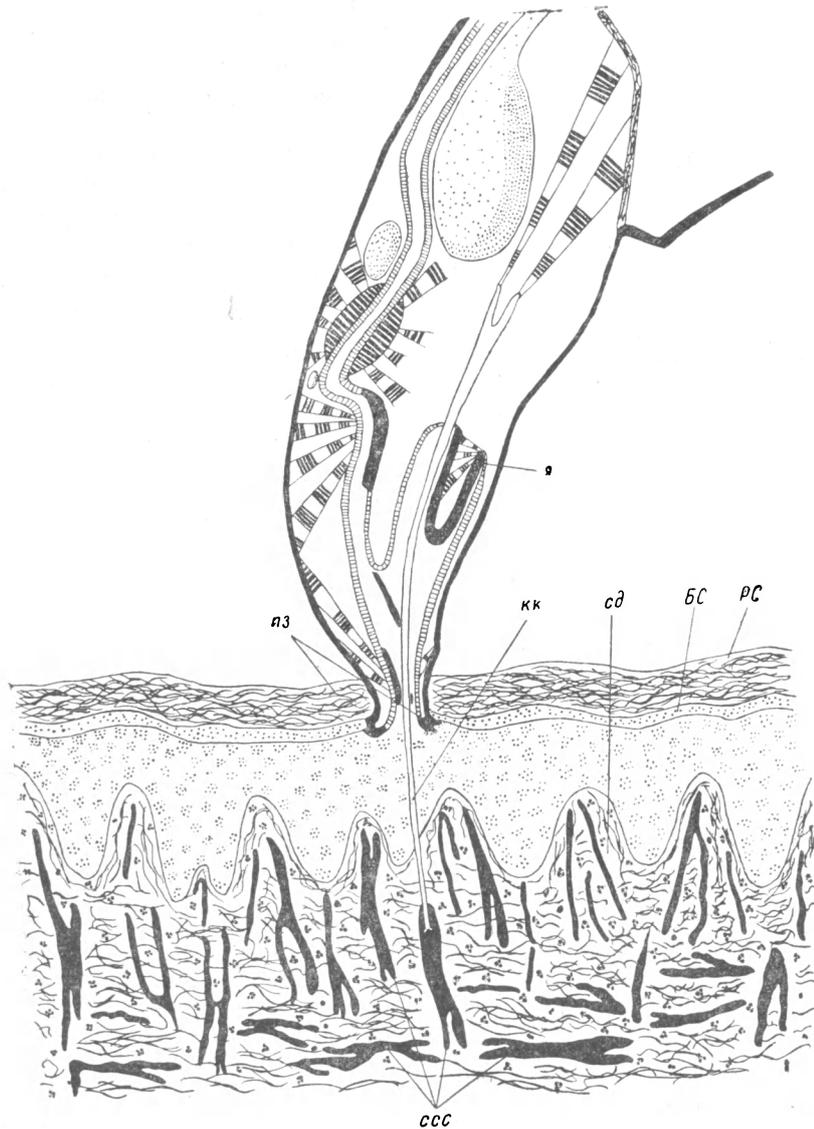


Рис. 4. Схема расположения ротовых частей *H. acanthopus* в коже хозяина в момент кровососания.

рс — роговой слой эпидермиса, бс — блестящий слой, сд — сосочки дермы, ссс — сосуды субэпидермального сплетения, пз — престомальные зубы. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

таевской (1972), эта толщина соответствует верхней части сосочкового слоя дермы, за исключением участков кожи с наиболее толстым эпидермисом.

Поскольку собственно хоботок не может достигать даже наиболее поверхностных капилляров, то отпадает предположение Стояновича (Stojanovich, 1945) о том, что всасывание крови происходит по всему каналу хоботка, а стилеты служат только для прокалывания покровов. На самом деле, как уже говорилось, пищевой канал образован замкнутым в трубку дорсальным стилетом.

Как правило, вши — кратковременные кровососы; время питания не превышает у них нескольких, в крайнем случае 8—10 мин (Tawfik, 1968). Трудно допустить, чтобы ротовой аппарат описанной конструкции был способен за

короткое время образовывать в коже гематому и уже из нее засасывать кровь в кишку. Следует присоединиться к мнению Лавуапьера (Lavoipierre, 1965a, 1965b), что вши сосут кровь непосредственно из кровеносных сосудов. Небольшой наружный диаметр колющего комплекса позволяет ему проникать в просвет самых мелких капилляров с минимальными повреждениями.

По нашим наблюдениям, клетки крови *M. arvalis* имеют размеры от 2 до 20 мкм, в частности эритроциты 8—12 мкм, а внутренний диаметр пищевого канала вши гораздо меньше 1.4—1.7 мкм, так что вошь не способна всасывать неповрежденные форменные элементы. Содержимое средней кишки насекомого, полученное непосредственно после сосания под фазовым контрастом, имеет вид однородной массы, целые клетки в ней отсутствуют, в то же время красный цвет содержимого свидетельствует о наличии в нем гемоглобина. Все это вынуждает допустить, что клетки крови прокормителя разрушаются под действием слюны непосредственно в капилляре и насекомое засасывает гомогенный гемолизат.

Всасывание пищи и перекачивание ее в среднюю кишку осуществляется попеременными сокращениями цибариального и глоточного насосов. При сокращении клипео-цибариальных мышц дорсальная стенка цибариальной камеры поднимается, увеличивая ее объем; при расслаблении тех же мышц стенка за счет собственной эластичности опускается и объем цибариальной камеры уменьшается (рис. 2, 9—10). Глотка пульсирует благодаря попеременным сокращениям кольцевых мышц и мышц-дилататоров (рис. 2, 11—12).

В свое время Тофик (Tawfik, 1968) рассчитал для *P. humanis* отрицательное давление в цибариальном насосе, которое необходимо создать для всасывания крови из сосуда по пищевому каналу, и нужное для этого усилие клипео-цибариальных мышц. Необходимое отрицательное давление в цибариальном насосе равно  $8.3 \cdot 10^3$ — $1.6 \cdot 10^4$  н/м<sup>2</sup>, а удельная мощность мышц  $6.3 \cdot 10^{-3}$ — $1.3 \cdot 10^{-4}$  вт/г.<sup>1</sup> Проведенные аналогичные расчеты для *H. acanthopus* дают следующие величины соответственно  $5.6 \cdot 10^3$ — $9.8 \cdot 10^3$  н/м<sup>2</sup>, и  $5.5 \cdot 10^{-3}$ — $9.2 \cdot 10^{-3}$  Вт/г.

Однако, как говорит сам Тофик в обсуждении, при использовании капилляров диаметром менее 1 мм начинает сказываться эффект Фареуса-Лунквиста, а именно относительная вязкость крови может уменьшаться почти наполовину. Следовательно, реальные величины могут оказаться заметно ниже вычисленных по формуле Пуазейля, как это делает Тофик, тем более что в нашем случае кровососание происходит из наиболее тонких капилляров порядка 10—15 мкм.

Следует еще добавить, что при способе кровососания, описанном в настоящей работе, могут сказываться еще по крайней мере 3 фактора. 1. В наиболее тонких капиллярах кожи прокормителя может наблюдаться падение кровяного давления. 2. При столь малом диаметре сосательной трубки должен усиливаться капиллярный эффект, который зависит от степени смачиваемости кровью внутренних стенок трубки. 3. Ближе к проксимальной части колющего комплекса сосание идет по желобку, и эффективный диаметр пищевого канала увеличивается по направлению от дистального к проксимальному концу комплекса.

Вполне возможно также, что при кровососании определенное физиологическое воздействие на сосуд и кровь оказывает слюна паразита и физические параметры крови меняются. Таким образом, расчеты по формуле Пуазейля могут дать только приблизительные количественные результаты, выявляя лишь порядок величин.

Наверное, большинство вшей сосут кровь одним и тем же способом из подэпидермального капиллярного сплетения кожи. Возможное исключение составляет *Hybophthirus notophallus*. Если его мандибулы участвуют в проникновении в толщу кожи, то они, скорее всего, не прокалывают, а прорезают эпидермис и верхнюю часть кориума, в результате чего неизбежно возникает дермальная гематома. Если это предположение о механизме кровососания *Hybophthirus* верно, то становится возможным составить следующий морфофункциональный ряд: пухоеды—гематофаги с грызущим ротовым аппаратом, вши с режущесосущим ротовым аппаратом, которые потребляют кровь из гематомы—*Hybophthirus*, и, наконец, вши с колюще-сосущим аппаратом, сосущие кровь из просвета капилляра.

<sup>1</sup> Данные Тофика переведены в систему СИ.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ротовой аппарат и вся головная капсула *H. acanthopus* представляют с морфологической точки зрения результат узкой и далеко зашедшей специализации адаптации к определенному типу питания и способу «доставать» пищу только одним строго определенным способом. *H. acanthopus*, и видимо, другие виды этого рода полностью утратили лацинии. Мандибулы сильно редуцированы и не служат для проникновения в толщу покровов прокормителя. Тенториум полностью отсутствует. Таким образом, ротовой аппарат у *Hoplopleura* так же высоко специализирован, как и у изученных ранее человеческой и свиной вшей. Род *Hoplopleura* (и все сем. *Hoplopleuridae*, если оно монофилетично) должно быть с полным основанием отнесено к подотряду *Atentoria*.

*H. acanthopus* питается, по всей видимости, за счет наиболее поверхностных капилляров, т. е. получает кровь из подэпидермального сплетения, проникая в просвет сосуда колющим Комплексом. Форменные элементы крови прокормителя разрушаются, видимо, в капилляре под действием слюны.

## Л и т е р а т у р а

- К а л а н т а е в с к а я К. А. Морфология и физиология кожи человека. Киев, Здоров'я, 1972. 267 с.
- П а в л о в с к и й Е. Н. (Pawlowsky E.) Uber den Stech- und Saugapparat der Pediculiden. — Z. wissensch. Insektbiol., 1906, Bd 2, H. 5—6, S. 156—162, H. 7, S. 198—204.
- С о к о л о в В. Е. Кожный покров млекопитающих. М., Наука, 1973. 487 с.
- F l o r e n c e L. The hog louse (*Haematopinus suis* L.), its biology, anatomy and histology. — Cornell Univ. Agric. Experim. Station, 1921, mem. 51, p. 642—743.
- K e l e r St. von. Mandibelrudimente der Anopluren und ihre syngenische Bedeutung. II. Volverte Mandibeln bei *Hybophthirus notophallus* (Neumann). — Z. f. Parasitenk. 1962, Bd 22, H. 2, S. 151—175.
- L a v o i p i e r r e M. M. J. Feeding mechanism of blood-sucking arthropods. — Nature, 1965a, vol. 208, N 5007, p. 302—303.
- L a v o i p i e r r e M. M. J. Feeding mechanism of *Haematopinus suis* on the transilluminated mouse ear. — Exp. Parasitol., 1965b, vol. 20, N 3, p. 303—311.
- Р е а с о с к А. D. The structure of the mouthparts and mechanism of feeding in *Pediculus humanis*. — Parasitology, 1918, vol. 11, part 1, p. 98—117.
- P i p a R., С о о k E. F. The structure and histochemistry of the connective tissue of the sucking lice. — J. Morphol., 1958, vol. 103, p. 353—385.
- R a m c k e J. Kopf der Schweinelaus (*Haematopinus suis* L., Anoplura). — Zool. Jb. (Anat.), 1965, Bd 82, H. 4, S. 547—663.
- R i s l e r H. Der Kopf von *Hybophthirus notophallus* (Neumann). — Z. f. Naturforsch., 1965, Bd 20b, H. 4, S. 359—365.
- S c h o l z e l G. Die Embriologie der Anopluren und Mallophagen. — Z. f. Parasitenk., 1937, Bd 9, H. 6, S. 730—770.
- S i k o r a H. Beiträge zur Anatomie, Physiologie und Biologie der Kleiderlaus. — Archiv f. Schiffs- und Tropenhygiene, 1916, Bd 20, H. 1, S. 1—285.
- S n o d g r a s s R. E. The feeding apparatus of biting and sucking insects affecting man and animals. — Smithsonian Misc. Coll., 1944, vol. 104, N 7, p. 1—113.
- S n o d g r a s s R. E. Principles of insect morphology. New York a. London, McGraw Hill, 1935.
- S t o j a n o v i c h C. J. The head and mouthparts of the sucking lice. — Microentomology, 1945, vol. 10, part 1, N 47, p. 1—20.
- T a w f i k M. S. Feeding mechanisms and the forces involved in some bloodsucking insects. — Quaest. Entomol., 1968, vol. 4, p. 92—111.
- V o g e l R. Zur Kenntnis der Baues und der Funktion des Stachels und des Vorderdarms der Kleiderlaus. — Zool. Jb. (Anat.), 1921, Bd 42, H. 2, S. 229—258.
- Y o u n g J. H. Embriology of the mouthparts of Anoplura. Microentomol., 1953, vol. 18, N 4, p. 85—133.

## FUNCTIONAL ANATOMY OF MOUTH PARTS IN THE LOUSE *HOPLOPLEURA ACANTHOPUS* (ANOPLURA)

P. P. Khokhlov

## S U M M A R Y

The mouth parts and the whole head capsule of *H. acanthopus* are highly specialized and adapted to getting food in a strictly definite way. The mouth parts are represented by proboscis and piercing complex which consists of dorsal and ventral stylets. During feeding the proboscis

penetrates the epidermis and piercing complex reaches the corium papillary layer and penetrates the blood vessel's lumen. Because of a small length of its stylets the louse can suck blood only from the most superficial subepidermal capillary plexus. A small external diameter of the piercing complex enables it to penetrate the vessel's lumen with minimum damages. The ventral stylet provided with dentate structures performs the piercing of integument while the absorption of blood carries out along the duct inside the dorsal stylet. The internal diameter of the food duct does not exceed  $1.7 \mu$ . The gut contents of an engorged louse is homogenous, without intact blood cells. Apparently, formed elements become destroyed under the effect of insect's saliva just in the vessel's lumen and a louse sucks haemolysate.

---