

УДК 591.5 577.4.620.197

НАЛИЧИЕ И МИКРОСТРУКТУРА ПУХОВЫХ КОМПОНЕНТОВ ПЕРЬЕВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ДЕВЯТНАДЦАТИ ОТРЯДОВ ПТИЦ (AVES)¹

© 2024 г. О.Л. Силаева, С.А. Букреев, Р.М. Хацаева®

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский проспект, 33, Москва, 119071 Россия

®E-mail: r.khatsaeva@mail.ru

Поступила в редакцию 26.03.2024 г.

После доработки 25.04.2024 г.

Принята к публикации 25.04.2024 г.

С помощью световой и растровой электронной микроскопии нами впервые изучена микроструктура пуховой части опахала перьев, которая состоит из комбинированных бородок (“бородки I”), снабженных как типичными пуховыми лучами (“бородочки”, “бородки II”), так и модифицированными пуховыми лучами (МЛ). Их присутствие и распределение по разным птерилиям исследованы на 3330 перьях от 441 особи 129 видов птиц, относящихся к 45 семействам 19 отрядов. Уточнены сведения о наличии дополнительного пера и пупочного пуха на перьях. МЛ обнаружены на перьях у представителей всех исследованных видов, чаще на покровных перьях, реже — на маховых и рулевых. Наиболее детально исследованы пуховые компоненты в отрядах Charadriiformes и Passeriformes: у первых наличие или отсутствие МЛ специфично на уровне семейства и вида; у вторых дополнительное перо или пупочный пух и МЛ вместе на одном пере не встречаются. Обсуждается возможность использования различных комбинаций пуховых компонентов и особенностей их микроструктуры в качестве существенного дополнения к комплексной системе птицологической идентификации таксона птицы по перу (в том числе единичному), а также, в некоторых случаях, даже по птерилии, которой принадлежит тестируемое перо.

Ключевые слова: птицология, пуховые структуры пера, микроструктура пера, идентификация по структуре пера.

DOI: 10.31857/S1026347024050088, **EDN:** ulenle

Перьевой покров птиц отличается полиморфностью, и перья подразделяются на два основных типа — летательные (маховые и рулевые) и покровные (контурные, полупуховые и пуховые). Полупуховое перо имеет небольшую контурную часть, а пуховой участок занимает не менее двух третей площади опахала, т.е. в этих перьях доля пуховой части может составлять около 70% площади опахала (Nitzsch, 1840; Lucas, Stettenheim, 1972; Spearman, Hardy, 1985; Чернова и др., 2006). Пуховые бородки снабжены лучами (термин, применяемый нами; синоним терминов “бородочки”, “бородки II, англ. modified radii, barbules”), микроструктура которых различается в зависимости от расположения и строения, что позволило нам выделить комбинированные бородки, несущие *модифицированные пуховые лучи* (КБм). Ранее КБм были найдены нами у Corvidae и некоторых других групп птиц (Силаева, Гуменюк, 2008; Силаева и др., 2012, 2013, 2015, 2018). Наиболее подробно эти и другие пуховые компоненты описаны нами

у Passeriformes и Charadriiformes (Силаева и др., 2018). Примечательно, что в последнем отряде сходные для всех семейств этого отряда морфологические признаки перьев малочисленны.

Всего в перьях изученных нами видов выделяются пуховые структуры трех типов: типичные лучи комбинированных бородок с типичными пуховыми лучами (КБт) (Силаева, Гуменюк, 2008; Dey *et al.*, 2021); модифицированные лучи комбинированных бородок с модифицированными пуховыми лучами (КБм); пуховые лучи бородок дополнительного пера (ДП) и пупочного пуха (ПП). Дополнительное перо (лат. *hypopenna*; англ. afterfeather) и пупочный пух (лат. *hypopluma*; англ. umbilical barbs) довольно хорошо изучены (Chandler, 1916; Войткевич, 1962; Ziswiller, 1962; Lucas, Stettenheim, 1972), и мы уделяем внимание этим компонентам пуха по причине их общности для перьев. ДП является элементом перьевой пары, в которую входит и основное перо (Силаева, Горохова, 2017).

¹Дополнительные материалы размещены в электронном виде по DOI статьи: 10.31857/S1026347024050088

Обнаруженные и описанные нами новые компоненты пера (КБт и КБм) важны для таксономической идентификации птиц в разных аспектах теории (например, для решения проблемы эволюции перьевого покрова) и практики (в частности, идентификации видов птиц по перу). Работы по морфологии перьев имеют фундаментальное значение в рамках нового направления птилологии — в систематических и филогенетических исследованиях, основанных на диагностических признаках перьев, свидетельствующих не только о таксономическом статусе, но и о филогенетическом родстве разных таксонов, и, возможно, о популяционной и индивидуальной изменчивости (Силаева и др., 2012, 2013, 2015, 2018).

Целью настоящей работы является констатация присутствия пуховой структуры КБм и ее описание, а также инвентаризация наличия КБм и КБт на полупуховых и контурных перьях у птиц из различных отрядов и семейств.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования были контурные и полупуховые покровные перья основных птерилий:

плечевой (*pteryla humeralis*), дорзальной шейной (*pteryla cervicalis dorsalis*), вентральной шейной (*pteryla cervicalis ventralis*), межлопаточной (*pteryla interscapularis*), грудной (*pteryla pectoralis*), грудинной (*pteryla sternalis*), брюшной (*pteryla abdominalis*), бедренной (*pteryla femoris*) и тазовой (*pteryla pelvina*). Изучены также маховые (*remiges*; ед. число *remix*) и рулевые (*rectrices*; ед. число *rectix*) перья и их кроющие (*tectrices*) (терминология по: Lucas, Stettenheim, 1972).

Всего было исследовано 3330 перьев от 441 особи 129 видов птиц, относящихся к 45 семействам 19 отрядов (см. Приложение). Систематика, включая порядок следования отрядов, семейств и видов, приводится согласно последней версии списка птиц мировой фауны Международного союза орнитологов (бывший Международный орнитологический комитет) (Gill, Donsker, Rasmussen, 2024), учитывающей и последние достижения в области молекулярной систематики. Русские научные названия птиц приняты по Е.А. Коблику и В.Ю. Архипову (2014).

Изучен материал перьевых коллекций Лаборатории экологии и управления поведением птиц ИПЭЭ РАН, перьевых сборов В.М. Гудкова, К.С. Кузьминой, ООО “Эко-эксперт”, а также от непригодных для экспонирования тушек из фонда

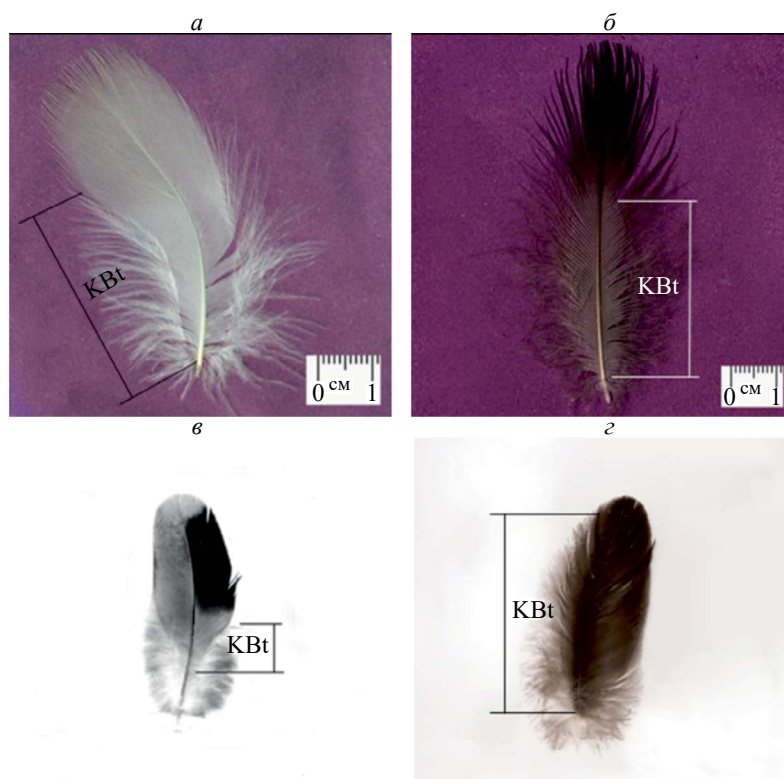


Рис. 1. Комбинированные бородачки с типичными пуховыми лучами на покровных перьях (КБт, КБт): а — чеглавы (*Hydroprogne caspia*); б — белобрюшки (*Aethia psittacula*); в — на кроющих маховых сизого голубя (*Columba livia*); г — ворона (*Corvus corax*). а — вентральная сторона; б, в, г — дорзальная.

Научно-исследовательского Зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

Для исследования перьев в проходящем свете методами светлого и темного полей использовали светооптический микроскоп LEICA DMR (Leica Microsystems, Germany), оснащенный фотокамерой JVC 3 CCD C-MOUNT; перьевой материал монтировали на предметные стекла. Для изучения материала в растровом электронном микроскопе изготавливали препараты продольных и поперечных сечений бородок перьев, прикрепленных на специальные столики. Затем для создания токопроводящей поверхности образцы напыляли золотом на оборудовании Q150R ES Plus (Quorum Technologies Ltd., Соединенное Королевство, ОКСМ-826). Электронные изображения получали с помощью растрового электронного микроскопа Tescan MIRA3 LMN ОКСМ-203 (Brno, s.r.o., Чешская Республика), оснащенного катодом Шоттки.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Комбинированные бородки с типичными пуховыми лучами (КБт) встречаются преимущественно в базально-медиальных частях опахала полупуховых и контурных покровных, кроющих маховых и рулевых перьев, хотя у последних их количество меньше и разнится у разных видов. Однако у некоторых видов на перьях из некоторых птерилий КБт могут проходить вдоль всего опахала по его наружному краю, например, у Corvidae на кроющих перьях маховых и рулевых перьев. Но чаще КБт располагаются на границе пухового и контурного участков опахал и несут на отдельных сегментах разные по типу лучи: пуховые и контурные (рис. 1).

Обычно участки контурных перьев с КБт выглядят как билатеральные структуры в виде узких или широких, симметричных или ассиметричных конусовидных полос, обрамленных пухом (рис. 1). В полупуховых покровных перьях груди, спины, брюха, плеча, таза, бедра, а также в мелких кроющих перьях маховых и рулевых перьев КБт могут занимать значительную часть опахал, оставляя для контурных бородок апикальную часть пера (рис. 1б, г). В проксимальном вертикальном направлении контурные полосы или конусы могут доходить непосредственно до верхнего пупочного отверстия, замещая пуховые бородки (рис. 1а, б). В перьях мелких Passeriformes структуры КБт слабо развиты. В контурных кроющих перьях маховых и рулевых перьев встречаются полосы, проходящие преимущественно по одной части опахала так, что одна часть опахала кроющих маховых может полностью состоять из КБт (рис. 1г). КБт имеются у птиц из всех изученных нами отрядов (табл. 1). Только у Strigiformes отмечены КБт и на маховых перьях с гребенчатыми структурами.

Комбинированные бородки с модифицированными пуховыми лучами (КБм) обычно расположены в дистально-медиальной части опахала (рис. 2). К КБм прикрепляются модифицированные пуховые лучи (МЛ). МЛ хорошо развиты

Таблица 1. Сравнительная характеристика присутствия пуховых компонентов перьев в изученных отрядах птиц

Отряд	Пуховые компоненты*		
	КБт	ДП/ПП	КБм
Anseriformes	+	ПП	—
Galliformes	+	+	—
Caprimulgiformes	+	В основном ДП	—
Apodiformes	+	+	+
Otidiformes	+	В основном ПП	—
Cuculiformes	+	ПП	—
Pterocliiformes	+	В основном ПП	+
Columbiformes	+	ПП	—
Gruiformes (Rallidae)	+	В основном ПП	—
Gruiformes (Gruidae)	+	В основном ДП	—
Podicipediformes	+	+	—
Charadriiformes	+	+	+
Pelecaniformes	+	ДП	—
Accipitriformes	+	В основном ПП	—
Strigiformes	+	В основном ПП	+
Bucerotiformes	+	—	—
Coraciiformes	+	—	+
Piciformes	+	+	+
Falconiformes	+	В основном ПП	—
Passeriformes	+	+	+

Примечание. * Пуховые компоненты перьев: КБт — комбинированные бородки с типичными пуховыми лучами, ДП — дополнительное перо, ПП — пупочный пух, КБм — комбинированные бородки с модифицированными пуховыми лучами; + обозначает присутствие структуры; — обозначает отсутствие структуры.

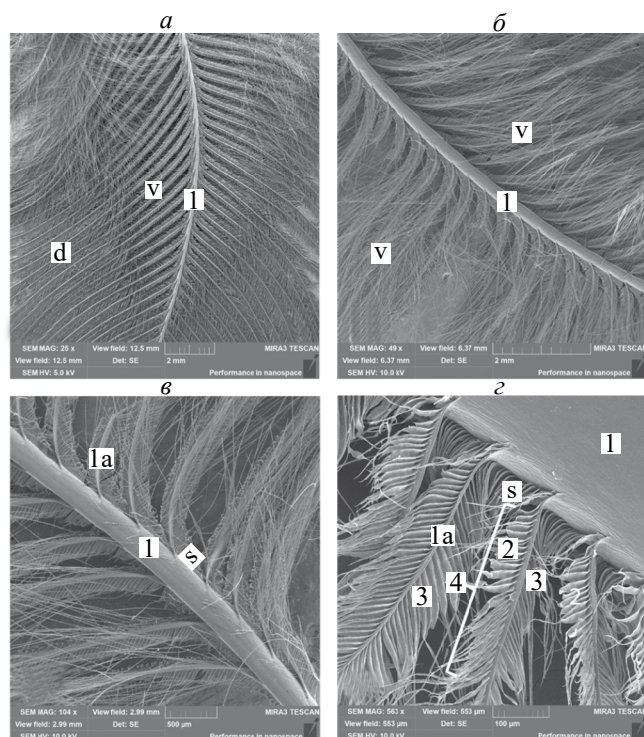


Рис. 2. Область модифицированных лучей (МЛ) на межлопаточных перьях: — а, б, в — серой вороны (*Corvus cornix [corone]*) и г — черныша (*Tringa ochropus*); а — дорзальная сторона; б, в, г — вентральная. l — стержень пера; la — стержень бородачки; d — выход бородачных опахалец МЛ на дорзальную сторону; v — выход бородачных опахалец МЛ на вентральную сторону; s — стержневые МЛ; 2 — дистальные контурные лучи с крючочками; 3 — проксимальные контурные лучи с зазубринами; 4 — подопухальцевая зона.

на межлопаточной, грудной и грудинной, дорзальной и вентральной шейных, спинной, плечевой, тазовой, брюшной, реже на бедренной птерилиях. КБм встречаются не на каждом перье из указанных птерилий, обычно на одном-трех из пяти в зависимости от вида птицы и расположения птерилии. При этом нужно подчеркнуть неравномерность распределения КБм по перьям из одной птерилии и их отсутствие или присутствие на перьях из разных покровных птерилий. Например, у саджи (*Syrhaptes paradoxus*) КБм присутствуют только на перьях из брюшной птерилии. На кроющих перьях КБм почти не встречаются, за исключением Corvidae. На летательных перьях МЛ отсутствуют.

Если КБт, как указано выше, имеют два участка — контурный и пуховой, то КБм состоят из чередующихся участков: контурных у основания бородачки (не у всех видов), пуховых с МЛ и контурных на дистальных участках бородачек. Контурные лучи скреплены между собой или разрознены.

В большинстве случаев при визуальном просмотре или при микроскопировании с небольшим увеличением граница области МЛ просматривается как темная или светлая полоса серебристого цвета, образованная более длинными по сравнению с таковыми контурными лучей, опахальцами МЛ. Область МЛ четко просматривается, если бородачки и лучи находятся в естественном положении (рис. 2).

Более подробно рассмотрим МЛ крупных и разнообразных отрядов Charadriiformes и Passeriformes. Отметим, что в отряде Charadriiformes имеется незначительное число общих для всех семейств морфологических признаков.

Charadriiformes

Большинство изученных межлопаточных перьев куликов снабжены КБм. При этом у вальдшнепа (*Scolopax rusticola*), большого кроншнепа (*Numenius arquata*) и большого веретенника (*Limosa limosa*) КБм не обнаружены.

В зависимости от пигментации элементов МЛ эти лучи визуально выглядят темными или светлыми серебристыми. Так, у турухтана (*Philomachus pugnax*) (рис. 3), травника (*Tringa totanus*), мордунки (*Xenus cinereus*), черныша (*Tringa ochropus*) и чибиса (*Vanellus vanellus*) узлы МЛ сильно пигментированы. У золотистой ржанки (*Pluvialis apricaria*) они слабо пигментированы, у кулика-сороки (*Haematopus ostralegus*) окрашены и узлы, и, частично, междоузлия МЛ. У тулеса (*Pluvialis squatarola*) опахальца МЛ серебристого цвета за счет непигментированных узлов и междоузлий. При этом мы не обнаружили при разных увеличениях микроскопии пера какой-либо четкой зависимости между пигментацией микроструктурных элементов и пигментацией самого пера у этих видов. У Charadriiformes область МЛ распространяется до базальной части опахала, приобретая овальную форму. Билатерально и дистально по отношению к области МЛ расположены контурные лучи, часто сохраняющие сцепление. В покровных перьях некоторых ржанок сосредоточены все описанные выше пуховые компоненты (рис. 3).

Passeriformes

МЛ хорошо развиты у птиц из всех исследованных семейств этого отряда. Область МЛ может иметь форму клина или распространяться в вертикальном проксимальном направлении, захватывая медиально-базальную часть опахала пера, приобретая продолговатую форму, подобную таковой у Charadriiformes. Дистальные части опахала большинства контурных и полупуховых покровных перьев представителей изученных семейств Passeriformes носят видоспецифическую окраску, в то время как медиально-базальные пуховые части этих перьев, которые не служат видовым партнерам для визуального распознавания друг друга, окрашены в оттенки серого цвета, и на границе этих зон располагается область МЛ.

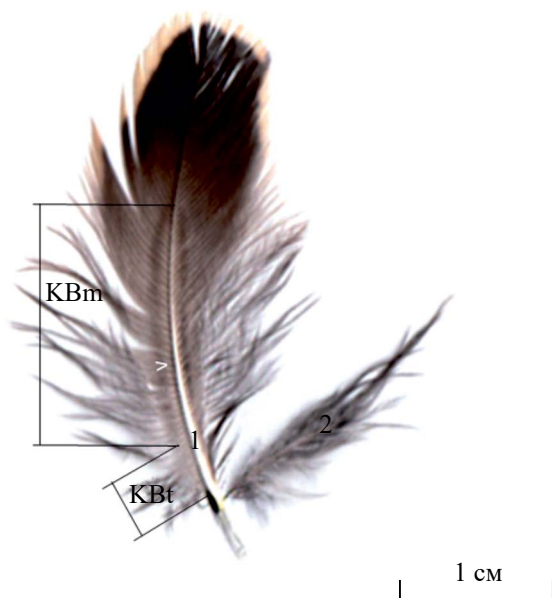


Рис. 3. Пуховые структуры пера турухтана (*Philomachus pugnax*); (вентральная сторона). 1 — стержень пера; KBm — комбинированные модифицированные бородки; KBt — типичные комбинированные бородки; v — выход бородочных опахалец модифицированных лучей на вентральную сторону; 2 — дополнительное перо.

У Corvidae область МЛ, как правило, четко очерчена и присутствует на многих покровных перьях. Она представлена одноименными лучами, при этом с дистальной стороны, на билатеральном клиновидном участке опахальца МЛ выходят на вентральную сторону (рис. 2а), приобретая таким образом форму клина. Опахальца пограничных МЛ выходят на дорзальную сторону. При этом область МЛ в виде клина у Corvidae — гораздо более частое явление, чем у других видов отряда. У грача (*Corvus frugilegus*) область МЛ с выходом опахалец на вентральную сторону опахала пера чаще образует широкие полосы; для серой вороны (*Corvus cornix*) кроме клиновидной области характерны и узкие билатеральные полосы.

Дополнительное перо и пупочный пух. ДП выходит из верхнего пупочного отверстия очина пера. Пупочный пух лишен стержня и состоит только из пуховых бородок, которые крепятся к краям верхнего пупочного отверстия.

Пуховые компоненты в разных систематических группах птиц мозаично распределяются в перьях из разных птерилий и групп птиц внутри таксонов. У представителей всех исследованных таксонов обнаружены КБт. В перьях представителей отрядов Podicipediformes, Galliformes, Anseriformes, Falconiformes, Accipitriformes, Columbiformes, Upupiformes и семейств Laridae, Alcidae и Stercorariidae отряда Charadriiformes КБм они не найдены (табл. 1).

У некоторых куликов — вальдшнепа, большого кроншнепа и большого веретенника — КБм также не обнаружены.

Отряд Charadriiformes — единственный из исследованных нами, где семейства и даже виды, входящие в эти семейства, различаются по наличию или отсутствию КБм.

У Anseriformes хорошо развиты КБт даже на второстепенных маховых. Опахала кроющих третьестепенных маховых почти полностью обрамлены пуховыми частями КБт.

В оперении Laridae, Alcidae и Stercorariidae хорошо развиты ДП практически на всех покровных перьях. Причем ДП занимают в длину до двух третей длины основного пера. В полупуховых покровных перьях чистиков почти на каждом пере есть КБт, равномерно распространенные по обеим частям опахала. На большинстве всех исследованных полупуховых покровных перьях у Scolopacidae, Charadriidae, Haematorodidae и Glareolidae присутствует ДП, длина которого составляет обычно одну треть от длины основного пера. В этих группах есть все три пуховые структуры: КБт, КБм, ДП и ПП (табл. 1); они могут встречаться одновременно в перьях одного вида.

У Strigiformes, Accipitriformes и Falconiformes пуховая часть занимает до двух третей опахала в покровных перьях. У Gruiformes КБм обнаружены только у султанки (*Porphyrio porphyrio*) и коростеля (*Crex crex*). У Coraciiformes — у обыкновенного зимородка (*Alcedo atthis*). Для Columbiformes и Galliformes характерны вытянутые продолговатые перья туловища, где пуховые части опахал занимают до 70%. У Psittaciformes только на межлопаточных и на перьях шейной птерилии есть четкие МЛ. У представителей отряда Passeriformes ДП и МЛ вместе на одном пере не встречаются. У видов, не имеющих КБм, разреженный участок в подопахальцевой области прикрывается обычно с вентральной стороны хорошо развитым ДП.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

История изучения перьевых структур насчитывает столетия. Контурные (перообразные) и пуховые бородки, формирующие опахало, хорошо известны (Nitzsch, 1840; Chandler, 1916; Ильичев, 1963; Lucas, Stettenheim, 1972; Stettenheim, 2000), поэтому мы особое внимание уделили третьему малоизученному типу бородок — комбинированным бородкам с типичными пуховыми лучами или с модифицированными пуховыми лучами.

Цветовой рисунок опахала, важнейшей части пера, служит показательным признаком для определения вида птицы. При этом структура опахала мало изучена, однако ее компоненты могут нести диагностические признаки, например, такие как

комбинированные бородки и опахальца лучей, которые различаются на разных участках опахала, как контурного, так и пухового. В наших предыдущих работах (Силаева, Гуменюк, 2008; Силаева и др., 2012) отмечены модифицированные лучи, но бородки с такими лучами еще не были определены как комбинированные, несущие и пуховые (типичные и модифицированные), а также контурные лучи. И до сих пор лишь в одной известной нам работе (Dey *et al.*, 2021) упомянуты комбинированные бородки с типичными пуховыми лучами. Сведения об адаптивном и диагностическом значении таких бородок и образующих их элементов не были систематизированы, поскольку отсутствовала инвентаризация и детальное описание этих перьевых структур.

Одной из основных функций покровных перьев является термоизоляционная, которая обеспечивается пуховыми частями бородок, несущими пуховые лучи. Другая важная функция покровных перьев состоит в противостоянии механической нагрузке, что вменяется, прежде всего, контурным лучам, снабженным скрепляющими элементами для сохранения плотности оперения. Другими словами, контурные структуры КБт и КБм способствуют плотности оперения, а пуховые осуществляют преимущественно функцию термоизоляции. Компромиссную задачу выполнения двойственных адаптивных требований (термоизоляция и плотность/жесткость оперения) решают все пуховые компоненты перьев и также ДП и ПП. Так, у некоторых Phasianidae (*Tetrao urogallus*, *Lyrurus tetrix*, *Tetrastes bonasia* и *Lagopus* spp.), обитающих в субарктических областях, а также у тундряной куропатки (*Lagopus mutus*) отмечены сезонные вариации в размере ДП (Lonnberg, 1927; Salomonsen, 1939), что указывает на термоизоляцию, как основную функцию ДП и ПП. На первичность термоизолирующей функции пуховых образований указывает и то, что у распространенных в южных регионах видов отсутствуют МЛ, и комбинированные бородки развиты слабо. У Charadriiformes в группах Scolopacidae, Charadriidae, Haematopodidae и Glareolidae хорошо развиты все пуховые образования, в частности, ДП и ПП (<https://www.featherbase.info/uk/home>; <https://www.federn.org>).

Пуховую вставку с МЛ в контурную часть опахала можно определить, как облегченное ДП или ПП. МЛ отходят билатерально как от стержня бородки, так и от стержня пера. Соответственно, мы определяем их как бородочные и как стержневые (rachidial modified barbules) (Perremans, 1990) (рис. 2а, б). Смысл выхода опахальцев МЛ на вентральную сторону опахала, в частности, у Corvidae, видимо, также обусловлен необходимостью усиления термоизоляционных свойств опахала. Сохранению тепла способствует не только пуховая структура МЛ, но и многослойность перекрещивающихся пуховых МЛ, обеспечивающая увеличение толщины оперения.

Несмотря на пуховую природу, стержень МЛ достаточно жесткий. Жесткие лучи удерживают оперение птицы от слипания и позволяют циркулировать воздушной прослойке. В изученных покровных перьях птиц разных таксонов, пуховая часть занимает от двух третей площади опахала и более, а МЛ могут быть слабо развиты или их нет вообще. МЛ присутствуют преимущественно на опахалах с достаточно хорошо выраженной контурной частью. Располагаясь билатерально в центре контурной части пера, область МЛ не прикрывается соседними перьями и соответственно не подвергается интенсивному обнашиванию.

Важно, что структура МЛ видна невооруженным глазом и может быть использована в качестве таксономического признака при отсутствии специального оборудования, что особенно удобно для изучения видов с крупными перьями. Однако необходимо отметить, что разные типы этих структур могут встречаться в оперении одной и той же особи, а также в близкородственных и в неродственных группах, и пока мы не знаем, какие это группы. Тем не менее, одновременное наличие у некоторых групп птиц ДП или ПП и МЛ, а также разные их сочетания в перьях птиц из разных семейств, вполне могут быть показателями таксономического статуса при использовании в комплексе с другими птилологическими признаками в общей системе идентификационного ключа. Примером могут служить представители ряда семейств Charadriiformes (Силаева, 2019).

КБт не несут ярко выраженных диагностических признаков, их структуры сходны в разных таксонах. Тем не менее, отличаются размеры пуховых и контурных частей КБт, форма и структура бородок. По ним можно установить птерилии, на которых располагались изучаемые перья, а также различия внутри групп перьев, например, маховых и рулевых.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наличие, строение и сочетание теперь уже известных нам трех типов бородок (пуховой, контурной и комбинированной) позволяют идентифицировать таксон, к которому принадлежит птица. Следует подчеркнуть, что пуховые компоненты пера у представителей подавляющего большинства таксонов птиц не изучены. Более детальные исследования необходимы для выяснения распределения и встречаемости разных сочетаний пуховых компонентов. Необходимы дальнейшие исследования на большем материале для обеспечения статистической достоверности выводов по перьям разных птерилий одного вида и птерилий разных групп видов. Остается неизвестной связь между наличием или отсутствием дополнительного пера/пупочного пуха и присутствием в перьях типичных комбинированных бородок и модифицированных

комбинированных бородок; непонятен также принцип структурирования комбинированных бородок и областей модифицированных лучей.

Исследован большой перьевой материал, однако он недостаточен для выявления закономерностей наличия или отсутствия пуховых компонентов. Проанализированы только основные птерилии; изучено разное и недостаточное количество особей по каждому виду, и неполно представлено и разное количество видов одного семейства. Необходимо исследование большего статистического материала для сравнения между собой разных таксонов по принципу наличия пуховых компонентов. Проведение такого крупномасштабного исследования и анализа выходит за рамки одной статьи и изначально не входило в наши планы. Основной целью на первом этапе была констатация наличия и описание пуховой структуры модифицированных комбинированных бородок, и эта цель была достигнута: на настоящий момент удалось выявить этот пуховой компонент в большом количестве отрядов, а точнее — в 7 (37%) из 19 изученных нами отрядов.

Для идентификации птерилий требуется подробное изучение и сопоставление структур типичных комбинированных бородок. Для выявления закономерности сочетания контурных и пуховых структур типичных комбинированных бородок (билатеральные полосы и/или конусы, их симметричность) необходима статистика по соотношению размеров контурных и пуховых участков типичных комбинированных бородок. Это направление птилологических исследований представляется нам перспективным, так как его результатом могут стать находки дополнительных важных диагностических признаков в структуре оперения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Микроструктурные исследования перьев проведены с использованием оборудования Центра коллективного пользования “Инструментальные методы в экологии” при ИПЭЭ РАН. Авторы благодарят за помощь в проведении исследования и подготовке статьи сотрудника Зоологического музея МГУ Я.А. Редькина, а также сотрудников ИПЭЭ РАН Ю.А. Богданову, Д.О. Заикина, К.С. Кузьмину и А.В. Подзолкову.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН “51. Экология организмов и сообществ”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо материалов исследований с участием людей и животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Войткевич А.А. Перо птицы (Морфология, развитие, линька и нейрогормональная регуляция). М.: АН СССР. 1962. 288 с.
- Ильичев В.Д. Исследование тонкой структуры пера с помощью прибора ФМН-2 // Зоол. журн. 1963. Т. 42. Вып. 10. С. 1584–1585.
- Коблик Е.А., Архипов В.Ю. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов // Зоологические исследования. 2014. № 14. 171 с.
- Силаева О.Л., Горохова Ю.А. Дополнительные пуховые образования пера у птиц отряда Ржанкообразных (Charadriiformes) // Международный научно-исследовательский журн. 2017. Т. 57. Вып. 3. С. 20–26.
- Силаева О.Л., Гуменюк Г.В. Особенности структуры пера некоторых Врановых видов птиц // Вестник МОАЭБП. 2008. Т. 12. Вып. 5. С. 133–140.
- Силаева О.Л. Система диагностических признаков покровных перьев птиц отряда Ржанкообразных // Известия РАН. Серия биологическая. 2019. № 4. С. 1–11.
DOI: 10.1134/S1062359019040125
- Силаева О.Л., Ильичев В.Д., Чернова О.Ф. Определитель птиц по перу и его фрагментам. Отряд Воробьинообразные (Passeriformes), Семейство Врановые (Corvidae). Саарбрюкен: LAP LAMBERT Academic Publishing. 2012. 316 с.
- Силаева О.Л., Ильичев В.Д., Чернова О.Ф., Вараксин А.Н. Определитель птиц по перу и его фрагментам. Отряды: Курообразные (Galliformes), Голубеобразные (Columbiformes), Рябкообразные (Pterocletiformes). М.: КМК Sci. Publ. 2013. 120 с. Компакт-диск. 91 с.
- Силаева О.Л., Чернова О.Ф., Вараксин А.Н. Определитель птиц по перу и его фрагментам. Отряд Гусеобразные (Anseriformes). М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. 2015. Компакт-диск. 270 с.
- Силаева О.Л., Чернова О.Ф., Букреев С.А., Вараксин А.Н. Определитель птиц по перу и его фрагментам. Отряд Ржанкообразные (Charadriiformes). М.: КМК Sci. Publ. 2018. 385 с.
- Чернова О.Ф., Ильищенко В.Ю., Перфилова Т.В. Архитектоника пера и ее диагностическое значение. Теоретические основы современных методов экспериментального исследования. М.: Наука. 2006. 100 с.

- Chandler A. C.* A study of the structure of feathers, with reference to their taxonomic significance // Univ. Calif. Pub. Zool. 1916. №13. P. 243–446.
- Dey P., Ray S. D., Sharma S. K., Pramod P., Singh R. P.* Identification of a unique barb from the dorsal body contour feathers of the Indian *Pitta brachyura* (Aves: Passeriformes: Pittidae) // The Journal of Threatened Taxa. 2021. V. 13. № 8. P. 19029–19039. <https://orcid.org/0000-0001-6486-958X>.
- Gill F., D. Donsker & P. Rasmussen (Eds).* IOC World Bird List (2024. V. 14.1). DOI: 10.14344/IOC.ML.14.1. <http://www.worldbirdnames.org/> (дата обращения – 18.02.2024). <https://www.featherbase.info/uk/home> (дата обращения – 20.08.2023). <https://www.federn.org> (дата обращения – 20.08.2023).
- Lonnberg E.* Einige Beiträge zur Kenntnis unserer Waldhühner, Tetraonidae [Some contributions to the knowledge of our forest fowls, Tetraonidae] // Jour.f. Ornith. 1927. № 75. P. 579–596.
- Lucas A. M., Stettenheim P. R.* Avian Anatomy: Integument. Washington: US Dept. Agricult. Parts I. 1972. 340 p.
- Nitzsch Chr. L.* System der Pterilographie [System of Pterilography] /Chr. L. Nitzsch. Halle. 1840. 264 p.
- Perremans K.* External surface structures of rachis, rami and rachidial barbules of feathers and their potential for determination purposes//20th Meeting Bird Strike Committee Europe. Helsinki. 1990. P. 21–30.
- Salomonsen F.* Moults and sequences of plumages in the rock ptarmigan (*Lagopus mutus* (Montin)) / Salomonsen F. // Danske Naturhist. For., Copenhagen Vidensk. Meddel. 1939. №103. 491 p.
- Spearman R. I., Hardy J. A.* Integument, in King AS, Mc Lelland J (eds): Form and Function of Birds. London, UK, Academic Press. 1985. V. 3. P.1–56.
- Stettenheim P. R.* The Integumentary Morphology of Modern Birds // An Overview AMER. ZOOL. 2000. 40. P. 461–477.
- Ziswiler V.* Die Afterfeder der Vögel. Untersuchungen zur Morphogenese und Phylogenese des sogenannten Afterschaftes [The afterfeather of the birds. Investigations on the Morphogenesis and Phylogenesis of the so-called Afterschaft] / V. Ziswiler // Zool. Jahrb. Abt. F. Anat. Bd. 1962. №80. P. 245–308.

The presence and microstructure of down compartments of feathers in representatives of nineteen orders of birds (Aves)

O. L. Silaeva, S. A. Bukreev, R. M. Khatsaeva[#]

*A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

[#]E-mail: r.khatsaeva@mail.ru

An inventory and description of the occurrence of the first studied down structures of feathers: combined barbs with typical down barbules and combined barbs with modified down barbules are carried out. The occurrence and distribution of these structures, as well as additional feather and umbilical barbs in different plumage pterygia of 441 birds of 129 species belonging to 19 orders were noted; 3330 feathers have been studied. Downy structures in the orders Charadriiformes and Passeriformes have been studied in most details. In the order Charadriiformes the families and their constituent species differ in the presence or absence of modified barbules. In the feathers of representatives of the order Passeriformes an additional feather/umbilical barbs and modified barbules do not occur in one of the same feathers. In the plumage of representatives of all studied taxa combined barbs with typical down barbules were found, which are present to a greater extent in the cover feathers, and to a lesser extent, on the flight and tail feathers. Combined barbs with modified down barbules are not so widespread in the plumage of the studied taxa and they are present only on the cover feathers. Among the studied orders the additional feather and umbilical barbs are absent in the plumage of Coraciiformes and Upupiformes. The adaptive and diagnostic significance of the studied downy structures is noted. The main function of all downy structures is thermal insulation, while maintaining the rigidity of plumage, preventing its sticking and sealing can be called secondary. The presence in some groups of birds on one and the same feather of an additional feather/umbilical barbs and modified barbules, as well as their various combinations, can be used as a taxonomic sign in combination with other ptylological characters. The presence of downy formations, their shape, structure, size and other features may indicate pterygia within some taxonomic groups of feathers. Along with visual inspection of feathers, light and electron microscopy was also used.

Keywords: ptylogy, feather downy structures, feather microstructure, identification by feather structure.