

оперения (к методике изучения линьки у птиц). – Материалы 20-го заседания рабочей группы проекта № 8 «Вид и его продуктивность в ареале». Вильнюс: 33-37.

Секоѳ А. Н. 2017. Рост и развитие гнездовых птенцов сибирской гаички *Parus cinctus* в Центральной Якутии. – Русский орнитологический журнал, 26 (1455): 2319–2323.

Berezantzeva M. S. 1995. The variability in growth rates of nestlings of the Great tit *Parus major*. – The Russian Journal of Ornithology, 4 (3/4): 107–110.

Н. А. Горяшко, А. Б. Поповкина

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СВОЙСТВ И СТРОЕНИЯ ПУХА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАГИ¹

Резюме

Люди используют пух гаги (*Somateria mollissima*) на протяжении нескольких столетий, но начали изучать его строение и свойства лишь в середине XX в. Первые научные работы на эту тему были выполнены в России. В 1940–1950-х гг. структура пуховых перьев гаги была описана В. С. Успенским, Н. П. Демме-Рябцевой и Т. Д. Герасимовой. В середине 1950-х гг. использование светового микроскопа позволило Дж. Локонти изучить микроструктуру гагачьего пуха более детально; его исследования, как и большинство других, носило прикладной характер. В 2004 г. Й. Свейнссон получил фотографии пуховых перьев гаги с использованием сканирующего электронного микроскопа; они также были сделаны для практических целей. Результаты наиболее полного изучения микроструктуры, физических и химических свойств гагачьего пуха, выполненного М. Фуллером, опубликованы в 2015 г. Дальнейшие исследования должны быть направлены на выяснение причин возникновения уникальных качеств пуха обыкновенной гаги и проверку того, насколько они уникальны.

N. A. Goryashko, A. B. Popovkina

STUDYING THE PROPERTIES AND STRUCTURE OF THE COMMON EIDER DOWN: A HISTORICAL REVIEW

Summary

People have been using the down of the Common Eider (*Somateria mollissima*) for centuries, but it was only in the middle of the 20th century when they began to study its structure and properties. The first scientific studies on this topic were carried out in

¹ Большая часть приведённых в статье сведений изложена в книге А. Горяшко (2020), однако, учитывая большой интерес к этой теме и крайне слабую осведомлённость российских исследователей, авторы сочли возможным и даже нужным оформление этой информации в виде отдельной публикации (*прим. авт.*).

Russia. V. S. Uspensky, N. P. Demme-Ryabtseva, and T. D. Gerasimova described the structure of eider down feathers in the 1940s. In the mid-1950s, the use of a light microscope allowed J. Loconti to study the microstructure of eider down in more detail; his research, like most others, was of an applied nature. In 2004, J. Sveinsson obtained photographs of eider down feathers using a scanning electron microscope; they were also made for practical purposes. The results of the most comprehensive study of the microstructure, physical and chemical properties of eider down, carried out by M. Fuller, were published in 2015. Further studies should be targeted at elucidation of the origin and evolution of the unique qualities of the Common Eider down, as well as testing whether they are actually unique.

На протяжении нескольких столетий люди использовали пух обыкновенной гаги (*Somateria mollissima*) для изготовления тёплых вещей. Несмотря на появление разнообразных синтетических утеплителей, гагачий пух и сейчас остаётся ценным «природным ресурсом», а спрос на изделия из него (предметы роскоши и одежду для экстремальных условий) по-прежнему высок, несмотря на их дороговизну.

Гагачий пух стал ценным товаром в начале XVII в., когда люди научились очищать его от многообразных примесей. Известность, которой он начал пользоваться, привлекла внимание учёных и к самой птице. Первое более или менее «научное» описание гаги было сделано датчанином Оласом Вормиусом, который не только впервые присвоил птице латинское название (*Anas plumis mollissimis* – «утка с мягчайшими перьями»), но и упомянул о том, что её перья собирают, поскольку они очень мягкие и отлично подходят для наполнения одеял [Worm, 1655]. Уже в XVII в. было известно, что пух «живой» – тот, который птица сама выщипывает с нижней части груди, и «мёртвый» – ошипанный с убитой птицы, и даже с живой, но вне периода гнездования, обладают совершенно разными свойствами [Debes, 1673; Pontoppidan, 1755]. На этот феномен обратил внимание и автор первой русской работы о гаге Николай Яковлевич Озерцовский, участвовавший во многих экспедициях И. И. Лепёхина, в том числе на Кольский полуостров: «... Сей пух есть самый тот, которой мы Гагочьим называем. Он цветом дикой, собою тонок и весьма мякоч. Приморские жители собирают его с гнёзд во всякое время, когдаб кому гагочье гнездо найти ни случилось. ... пух нащипанной из Гагчи человеческими руками, в какое бы то время ни было, никакой доброты в себе не имеет, и не только с гнездовым Гагочьим, но и со всяким других птиц пухом сравниться не может. Он мелок, полстлив, и на птице очень его не много, так что до гола ея ощипав, почти не больше пуху получишь, как и из одного ея гнезда ... О Гагочьем пухе то сказать должно, что

он везде всякие другие пухи ценою превышает ... потому что он всех других пухов добротнее и полезнее... Он больше делает выпуклости, и лучшую даёт мягкость с лёгкостью» [Озерецковский, 1773]. И уже в середине прошлого века было известно, что так называемый «брачный» (nuptial) пух, в отличие от «постоянного» (permanent), появляется у гаг только в период размножения и только на груди и брюхе; именно им гаги выстилают гнёзда. Специфическая структура «гнездового» пуха заметно отличает его и от пуха самцов гаги, и от пуха самки на других частях тела [Brandt, 1943; цит. по: Hanson, 1959].

Сочетание ряда свойств именно этих пуховых перьев – лёгкости, мягкости, способности при сильном сжатии очень быстро восстанавливать исходный объём, низкой теплопроводности – делают гагачий пух одним из лучших естественных утеплителей, используемых человеком. При этом первые попытки разобраться в том, какие морфологические и физические особенности обуславливают эти замечательные свойства гагачьего пуха, были предприняты лишь в середине XX века.

Первые научные работы, в которых рассматривалось строение пуховых перьев гаги, были выполнены в России. Они опубликованы только на русском языке, весьма труднодоступны и поэтому, к сожалению, малоизвестны даже русскоязычным читателям.

В 1930-е гг. основоположник изучения и охраны гаг в СССР Александр Николаевич Формозов высказал предположение, что *«теплота гагачьего пуха в значительной степени зависит от вещества, длины и строения отдельных пуховых нитей и от его эластичности в целом»* [Формозов, 1930]. Уже через несколько лет один из первых советских исследователей гаг, погибший на войне Вячеслав Сергеевич Успенский выявил разницу в структуре «живого» и «мёртвого» пуха: *«Гнездовой пух обладает значительно большим количеством извитых бородок первого порядка, сравнительно с пухом остальных частей тела. Эти бородки более длинные и снабжены большим количеством хорошо развитых бородок второго порядка. ... отдельные пушинки гнездового пуха хорошо сцепляются друг с другом, в целом гнездовой пух способен образовывать эластичные и компактные, а следовательно, и мало теплопроводные массы. ... Пушинки [с других частей тела] – с меньшим количеством хуже связанных между собой бородок. Этот пух в целом более рыхлый, сравнительно легко распадается на отдельные части, легко сваливается».* [Успенский, 1940].

Нина Петровна Демме-Рябцева, изучавшая разные стороны биологии обыкновенной гаги на Новой Земле, в кандидатской диссертации удели-

ла внимание и особенностям строения пуха этих птиц, впервые описав третичные структуры – «узелки» и «крючочки»: «*От очень короткого стержня пушинки отходит до 200 радиальных лучей, которые имеют длину до 3 см и извиты. На лучах наблюдаются крупные узелки, местами превращающиеся в крючочки, чего не наблюдается у пуха других птиц. На радиальных лучах расположены длинные второстепенные бородки. Благодаря такому строению пушинок, вся масса пуха компактна и упруга, так как отдельные пушинки прочно сцеплены между собою. ... Лучи пушинок у самцов менее длинны и извиты*» [Демме-Рябцева, 1946].

В другой кандидатской диссертации, защищённой в 1951 году Татьяной Дмитриевной Герасимовой, которая много лет работала в заповеднике «Семь островов» и Кандалакшском заповеднике, приводятся не только детальные описания пуховых перьев гаги, но и фотографии этих перьев, сделанные с использованием доступных в то время оптических приборов (рис. 1). Т. Д. Герасимовой удалось выяснить, что у гаги «*гнездовой пух обладает большим количеством извитых бородок (60–80 бородок) первого порядка, снабжённых значительным количеством бородок второго порядка, причём последние имеют гораздо большую длину (2,5–4,2 мм), чем бородки пушинок на других участках тела. Благодаря этому все пушинки гнездового пуха сцепляются друг с другом в компактную массу, обладающую большой термоизоляционной способностью. Пух на других частях тела самки и пух самца имеет меньшее количество бородок первого порядка (28–30). Бородки второго порядка – более короткие (1–2 мм), поэтому пух быстро распадается на отдельные пушинки и легко сваливается*» [Герасимова, 1951]. Помимо этого, Т. Д. Герасимова сравнила гнездовой пух гаги с пухом других уток – среднего крохалея (*Mergus serrator*), турпана (*Melanitta fusca*) и пеганки (*Tadorna tadorna*). Она показала, что пух у гаги более густой, т. е. имеет больше бородок первого и второго порядков, а длина бородок больше, чем в пухе первых двух уток; при этом она обнаружила сильное сходство гагачьего пуха с пухом пеганки.

Таким образом, к середине XX в. советские учёные, несмотря на ограниченные технические возможности, описали те структурные особенности пуха обыкновенной гаги, которые придают ему свойства, обнаруженные за несколько столетий до этого. И, похоже, с тех пор ни советские, ни российские исследователи к этой теме не возвращались: по крайней мере, нам не удалось найти ни одной публикации учёных из России или бывшего СССР, посвящённой изучению пуховых перьев (в отличие от других перьев – см., например, Силаева и др., 2015) этого

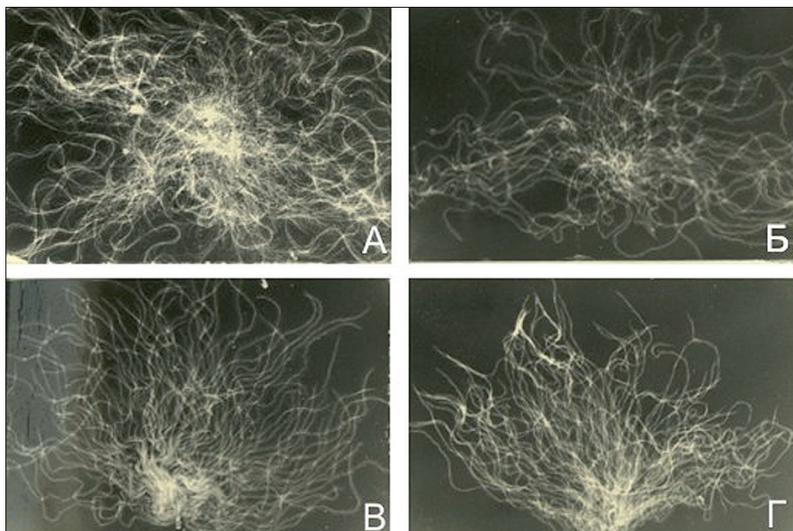


Рис. 1. Фотографии пуха из нижней (А и Б) и верхней (В и Г) частей груди самки (слева) и самца (справа) обыкновенной гаги. На фото А – «гнездовой» пух (Герасимова, 1951)

вида. Все дальнейшие исследования гагачьего пуха принадлежат зарубежным авторам, которые, естественно, не знали о существовании упомянутых выше работ и во многом повторяли, развивая и уточняя, выводы советских учёных.

Фотографии пуха обыкновенной гаги, сделанные уже не под бинокулярной лупой, а под микроскопом с гораздо бóльшим (150–1300-кратным) увеличением, впервые появились в работе, опубликованной в Америке через 4 года после защиты диссертации Т. Д. Герасимовой. Это исследование не преследовало научных целей, оно было выполнено по заказу квартирмейстерского отдела армии США для сравнительного изучения свойств пуха и перьев в качестве наполнителей спальных мешков [Loconti, 1955]. Использование более совершенной оптики позволило автору этой работы отметить принципиальное различие между этими образованиями: трёхмерную структуру пуха и двумерную – пера. На микрофотографиях хорошо заметно, что перед тем, как разойтись в стороны, бородачки закручиваются вокруг оси бородок, образуя подобие цилиндрической структуры, заполненной воздухом, что придаёт пуху «объёмность» (рис. 2). А хорошую сопротивляемость сжатию (или, вернее, способность быстро распрямляться после сжатия) Дж. Локонти

объяснял наличием хорошо заметных на фотографиях «зубцов» (prongs) и «узлов» (nodes or trows) – тех самых «крючочков» и «узелков», которые были описаны Н. П. Демме-Рябцевой ещё в 1946 г.

В следующие полвека вопросы изучения гагачьего пуха были преданы полному забвению; по крайней мере, наш тщательный поиск публикаций по этой теме оказался безуспешным.



Рис. 2. Фотографии пуха обыкновенной гаги под разным увеличением (Loconti, 1955)

Фотографии, сделанные в 2004 г. с использованием сканирующего электронного микроскопа и позволившие ещё более детально рассмотреть строение гагачьего пуха, не появились в научных публикациях и не были использованы в научных исследованиях. Они были сделаны в Институте индустриальной технологии Исландии (Idntaeknistofnun) по заказу Йона Свейнссона, владельца гагачьей фермы, с чисто «утилитарными» целями: Й. Свейнссон хотел понять, какие особенности строения обуславливают отличие «хорошего» – собранного в определённое время, с соблюдением всех правил – пуха от «плохого», собранного и хранившегося с нарушением отработанной многими годами технологии. И не только понять, чтобы повысить эффективность и доходность своей работы, но и иметь возможность наглядно объяснить это фермерам и покупателям: высококачественные фотографии микроструктуры гагачьего пуха огромного размера он разместил в помещениях фермы.

Наиболее всестороннее и очень детальное изучение строения и свойств гагачьего пуха было предпринято Мэтью Фуллером, и результаты этой работы стали темой его диссертации, защищённой в 2015 г. в университете Лидса в Великобритании [Fuller, 2015]. М. Фуллер исследовал не только трёхмерную микроструктуру пуховых перьев (рис. 3) и их поперечные срезы с применением сканирующего, трансмиссионного

и атомно-силового микроскопов. Используя наиболее современные приборы и технологии, включая облучение рентгеновскими лучами, он тщательно изучил химический состав и физические свойства пуха (массу, прочность на разрыв, сопротивление сжатию и т. д.). Результаты исследований микроструктуры пуховых перьев подтвердили выводы предшественников М. Фуллера о том, что наличие многочисленных узлов и зубцов на бородках второго порядка способствует хорошему сцеплению отдельных пушинок друг с другом и в то же время препятствует их «слипанию». В дополнение к этому М. Фуллер обнаружил, что в пуховых перьях у гаги бородки 2-го порядка, отходящие от бородки 1-го в её средней части, длиннее, чем те, которые ответвляются у её основания и на конце. Оказалось, что бородки 1-го и 2-го порядков в гагачьем пухе не только длиннее, но и толще, чем в пухе домашних утки и гуся, а бородки 2-го порядка отходят от бородок 1-го порядка под большим углом (около 90°, в отличие от 60° у уток и гусей). За счёт этого вся конструкция получается одновременно и более «воздушной», и более прочной. Для точной оценки способности гагачьего пуха расправляться после сжатия М. Фуллер измерял такой показатель, как модуль Юнга, характеризующий способность материалов сопротивляться разным формам деформации. У пуха гаги этот показатель больше чем в 1,5 раза превышает аналогичный показатель для пуха других изученных автором птиц. Вычисленные значения пределов прочности продемонстрировали, что для того, чтобы разорвать бородку в перьевом пухе гаги, потребуются в 2–2,5 раза большие усилия, чем для того, чтобы проделать это с пухом уток и гусей. Так были научно обоснованы свойства пуха, на которые обращали внимание уже не одно столетие: особая рыхлость, упругость и прочность.

«Релаксационные свойства» гагачьего пуха, т.е. его способность восстанавливать исходный объём при сжатии, и зависимость этих свойств от температуры изучали чуть позже и в нашей стране. Исследования эти носили исключительно прикладной характер и выполняли их не биологи, а специалисты Института сферы обслуживания и предпринимательства Донского государственного технического университета [Вылкова и др., 2018]. Критерием для оценки этих свойств служила «заполняющая способность» (FP – fill power), показатель, с середины прошлого века широко используемый во всём мире для характеристики свойств пуха и пера в коммерческих целях (<https://idfl.com/info/>)¹, мето-

¹ Стоит упомянуть, что использование этого показателя неоднократно подвергалось критике – см., например, Loconti, 1955; Fuller, 2015 (прим. авт.).

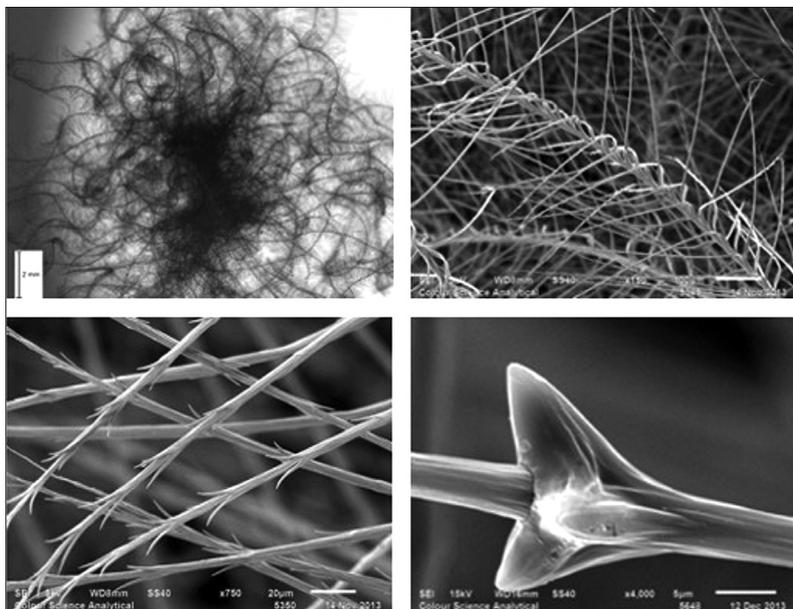


Рис. 3. Фотографии пуха обыкновенной гаги под разным увеличением (Fuller, 2015)

дика определения которого была несколько модифицирована авторами. Проведённые сравнительные исследования позволили им сделать вывод о том, что при отрицательных температурах объём пуховой массы гаги и казарки (вид птицы не указан) восстанавливается лучше, чем пуха домашних птиц (утки и гуся).

Годом раньше была опубликована статья коллектива учёных из Бельгии, Норвегии и Исландии, сравнивших свойства пуха обыкновенной гаги и серого гуся (*Anser anser*), обитающих в Исландии [D'Alba et al., 2017]. Они сравнивали пух этих видов по двум параметрам: той же FP и «сцепляемости». Результаты их работы продемонстрировали, что по первому показателю пух гаги уступает гусиному, а по второму значительно его превосходит, что авторы объяснили различиями в микроструктуре пуховых перьев этих двух видов, в первую очередь, выражающуюся в гораздо большем числе зубцов и узлов у гаги по сравнению с гусем. Микроструктура пуха у гаги имела и индивидуальные отличия, которые, по мнению авторов, могли быть связаны со степенью зрелости пера и возрастом самок: вероятно, у молодых птиц число третичных структур в пуховых перьях меньше, чем у старших.

При сравнении гагачьего пуха из двух разных колоний различий в длине бородачок 2-го порядка и числе узлов на бородачку не обнаружилось, как и различий в FP, однако «сцепляемость» пуха в разных местах сильно различалась. Объяснения этому феномену авторы не предложили.

На то, что гагачий пух может быть неодинаков даже по внешнему виду в гнёздах гаг в пределах одной колонии, давно обращали внимание и полевые исследователи, работающие с гагами, и фермеры, занимающиеся сбором гагачьего пуха. Среди гнёзд с серым пухом попадаются гнёзда, цвет пуха в которых может быть заметно темнее или светлее. Светлый пух значительно «хуже»: при сжатии он не расправляется так, как тёмный; комок такого пуха легко распадается на отдельные пушинки, то есть они плохо сцепляются друг с другом, а сами светлые пушинки гораздо мельче, чем тёмные. При изучении пуха разного цвета под микроскопом оказалось, что в светлом пухе на бородачках 2-го порядка почти нет третичных структур [Горяшко, 2020]. Причины таких различий пока не выяснены.

Видимо, длина и число бородачек определяют и различия в размере и весе отдельных пуховых перьев обыкновенной гаги и птиц других видов: у гаги пушинки крупнее и тяжелее, чем у домашних гусей и уток [Fuller, 2015], турпана [Герасимова, 1951], морской чернети (*Aythya marila*) [Горяшко, 2020] и среднего крохали [Герасимова, 1951; Горяшко, 2020].

Таким образом, говорить о слабой изученности гагачьего пуха сейчас уже вряд ли корректно, даже несмотря на крайне малое число исследований на эту тему. Однако и считать тему закрытой нельзя. Разобравшись в строении и свойствах, нужно переходить к «биологическому смыслу». Почему пух именно этого вида столь уникален (если это действительно так; возможно, пух каких-то других птиц обладает такими же качествами)? Почему пух не только разных видов гаг, но даже разных подвидов обыкновенной гаги обладает не совсем одинаковыми свойствами? Какие преимущества даёт – или давало в ходе эволюционной истории – этим птицам такое строение пуховых перьев? Очевидно, что объяснения, основанные лишь на географии распространения вида, неубедительны: помимо гаги, есть много других водоплавающих птиц, гнездящихся в тех же широтах и гораздо севернее, – ещё три вида гаг, больше десятка видов гусей, казарок и уток. Изучению их пуха до сих пор не уделяли практически никакого внимания. В то же время уже в середине прошлого века было обнаружено значительное сходство в строении пуховых перьев обыкновенной гаги и пеганки – обитателя

не только севера умеренной зоны, но и жарких степей и полупустынь, и даже высказаны предположения о происхождении такого сходства [Герасимова, 1951]. Авторы одной из упомянутых статей [D'Alba et al., 2017] предлагали гипотезы для объяснения различий в свойствах пуха двух видов птиц, обитающих в сходных условиях; обсуждалось и экспериментально проверялось значение термоизоляционных свойств пуха как для населяющих гаг, так и для развития эмбрионов в яйцах [D'Alba, 2007]. Однако для решения любого научного вопроса разных гипотез и предположений должно быть много. Очевидно, что изучение детального строения пуховых перьев птиц других видов, обитающих в разных экологических условиях, причём именно во взаимосвязи с особенностями биологии отдельных видов и с учётом индивидуальных и возрастных различий, не только сможет приблизить нас к разгадке феномена уникальности гагачьего пуха, но и внесёт ощутимый вклад в решение фундаментальных общепроизводческих проблем.

Литература

- Вылкова А. Н., Богданов В. Ф., Колесник С. А., Романенко В. И., Бринк И. Ю. 2018. Исследование зависимости релаксационных свойств пуха от температуры. – Инженерный вестник Дона, вып. 1 [Электронный ресурс. URL: ivdon.ru/magazine/archive/p1y2018/4673 (Дата доступа 12.10.2021 г.)].
- Герасимова Т. Д. 1951. Экология гаги Мурманского побережья и методы рационализации гагачьего хозяйства. – Дисс. ... канд. биол. наук. М. (Моск. гор. пед. ин-т им. В. П. Потемкина): 1–175.
- Горяшко А. 2020. Дикая птица и культурный человек. Гага обыкновенная и человек разумный: четырнадцать веков взаимоотношений. Санкт-Петербург: 1–496.
- Демме-Рябцева Н. П. 1946. Гнездовые колонии гаги обыкновенной *Somateria mollissima mollissima* (L.) на Новой Земле и организация гагачьего хозяйства. – Дисс. ... канд. биол. наук. Ленинград (ЗИН): 1–240.
- Озерецковский Н. 1773. О гагачьем пухе. – Тр. Вольного эконом. общ-ва. Ч. 23. Санкт-Петербург: 105–114.
- Силаева О. Л., Чернова О. Ф., Вараксин А. Н. 2015. Определитель птиц по перу и его фрагментам. Отряд Гусеобразные (Anseriformes). Москва: 1–270. (компакт-диск).
- Успенский В. С. 1940. Экология гнездового периода мурманской популяции гаги обыкновенной и экологические основы рационального промыслового использования гагачьих колоний. – Рукопись. ГАМО Ф. Р 517. Оп. 2. Д. 30: 1–70.
- Формозов А. Н. 1930. Гага и промысел гагачьего пуха. Распространение, биология, хозяйственное значение, методы правильного использования гнездовых колоний, собирание пуха, его очистка и хранение. Москва, «Всеохотсоюз»: 1–60.
- D'Alba L. 2007. Micro and macroclimate effects on reproductive performance of Common Eiders. – PhD thesis. Glasgow, University of Glasgow: 1–121.
- D'Alba L., Carlsen T. H., Åsgeirsson Á., Shawkey M. D., Jónsson J. E. 2017. Contributions of feather microstructure to eider down insulation properties. – Journal of Avian Biology, 48 (8): 1150–1157.

Debes L. 1673. *Færoæ & Færoa reserata*, that is, A description of the islands & inhabitants of Foeroe being seventeen islands subject to the King of Denmark, lying under 62 deg. 10 min. of North latitude: wherein several secrets of nature are brought to light, and some antiquities hitherto kept in darkness discovered. Copenhagen: 1–408.

Fuller M. E. 2015. The structure and properties of down feathers and their use in the outdoor industry. – PhD thesis. University of Leeds: 1–253.

Hanson H. L. 1959. The incubation patch of wild geese; its recognition and significance. – *Arctic*, 12: 139–150.

Loconti J. D. 1955. The morphology of feathers and down. — The utilization of chicken feathers as filling materials (J. Kennedy, A. Schubert, L.I. Weiner, eds.). Natick, Advisory Board on Quartermaster Research and Development: 40–59.

Pontoppidan E. 1755. *The Natural History of Norway*. Part 2. London, Printed for A. Linde: 1–291.

Worm O. (Hrsg.) 1655. *Museum Wormianum, seu historia rerum rariorum, tam naturalium, quam artificialium, tam domesticarum, quam exoticarum, quae Hafniae Danorum in aedibus authoris servantur*. Lugduni Batavorum: Apud Iohannem Elsevirium: 1–389.

В. Е. Ивушкин

**ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПИГМЕНТОВ
В МИКРОСТРУКТУРАХ ПЕРА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ
РОДА *PYRRHULA***

Резюме

Представлены результаты изучения особенностей распределения пигментов в микроструктурах покровных перьев самцов красно окрашенных форм снегирей.

V. E. Ivushkin

**FEATURES OF THE PIGMENTS DISTRIBUTION
IN FEATHER MICROSTRUCTURES IN REPRESENTATIVES
OF THE GENUS *PYRRHULA***

Summary

The results of studying features pigmentation of microstructures of the covering feathers of red-colored males of different forms of bullfinches are presented.

Род *Pyrrhula* объединяет близкородственные формы представителей семейства вьюрковых (Fringillidae, Passeriformes) из трёх хорошо отличимых групп, которые могут иметь таксономический статус на уровне подродов [Voous, 1949; Töpfer et al., 2011; Ивушкин, 2015]. Это бурые