

*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

*Pyrrhulae brunneae* (Brown Bullfinches), масковые *P. personatae* (Masked Bullfinches) и черношапочные снегيري *P. nigricapillae* (Black-capped Bullfinches) [Ивушкин, 2015]. Всего, в зависимости от степени деления рода, известно 6–11 видов и 21–30 форм (подвидов, различимых по серии экземпляров). Это монофилетическая группа с генетической дистанцией выделяемых видов от 1,0 до 7,5 % (Genetic *p*-distance between *cyt-b* haplotype groups) [Töpfer et al., 2011].

Из-за небольшой генетической дистанции четыре группы форм черношапочных снегирей имеют спорный таксономический статус. Они либо рассматриваются в составе одного вида (обыкновенный снегирь *P. pyrrhula*) [Vaurie, 1956; Howell et al., 1968; Sibley, Monroe, 1990; Cramp, Perrins, 1994], либо каждая группа отдельно [Степанян, 1990]. Чтобы изучить сложившуюся ситуацию, были проведены исследования по выявлению морфологических, экологических и этологических особенностей у снегирей, способствующих формированию, обособлению и сохранению современных форм. Материал собран в ходе полевых и лабораторных исследований, а также при анализе экземпляров, хранящихся в крупнейших музейных коллекциях России и Украины [Ивушкин, 2000]. В результате появилась возможность сравнить особенности микроструктуры покровных перьев снегирей и распределения в них пигментов. В анализе использованы перья бурого (первый подвид), красноголового и сероголового снегирей (второй подвид), а также всех форм черношапочных снегирей, обитающих в России. Это три подвида обыкновенного снегиря, серый (*P. cineracea*) и розовощёкий (уссурийский) (*P. griseiventris*) снегيري.

Первое описание строения перьев снегиря появилось в середине XIX века [Frauenfeld, 1863]. Позднее в ряде работ по изучению процессов роста, пигментации, естественной линьки и регенерации оперения немалое внимание уделяли снегирю [Zawadowsky, 1926; Zawadowsky & Rochlin, 1927, 1928; Ларионов, 1928; Nowikow, 1936]. Особое место среди этих исследований занимает работа Элен Шерешевски [Schereschewsky, 1929], которая впервые подробно описала структуру элементов и характер распределения пигментов в красно окрашенном перье обыкновенного снегиря, а также высказала предположения о влиянии на это ряда факторов. Однако, все эти исследования проводили только с особями одного подвида *P. pyrrhula pyrrhula*.

Перья снегирей можно разделить на две большие группы: полётные и покровные. Каждое из этих перьев имеет две основные структурные зоны: пластинчатую (*pennaceous*) и пуховую (*plumulaceous*) (рис. 1.).

Степень присутствия, развития и дифференциации структурных зон и, соответственно, элементов пера, зависит от его основных функций. В полётных перьях снегирей приоритетное развитие получает пластинчатая часть опахала, в покровных – пуховая. Микро-структуры пластинчатой зоны покровных перьев снегирей имеют редуцированное строение. В них меньше развиты третьестепенные структурные элементы [Ивушкин, 2021]. Особенность этих перьев заключается в формировании лишь двух крупных парных крючочков (*hamuli*) на большей части дистальных бородак второго порядка (радиусах, *radii*), обеспечивающих сцепление элементов пера в перьевую пластину.

Считается, что внешний вид птицы, особенности её окраски зависят от пигментации только наружной пластинчатой части пера. Однако, как правило, покровное перо снегирей не имеет однородной окраски, позволяя выделить на нем 4–5 пигментных зон (рис. 1.) [Ивушкин, 2021], даже несмотря на то, что внешне этот участок оперения выглядит однотонным. Это получается за счёт смешения между собой всех световых волн, отражающихся от каждой из пигментных зон пера независимо от того, где она располагается: в видимой или скрытой части опахала. У снегирей этот эффект усиливается, так как перьевая пластинка их покровных перьев довольно тонкая и пропускает свет за счёт малой плотности элементов пера. Слабое сцепление бородак первого порядка (рамусы, *rami*) между собой позволяет им располагаться независимо друг от друга, что способствует формированию раскрытой части опахала (рис. 1). Дифференцированное распределение в микро-

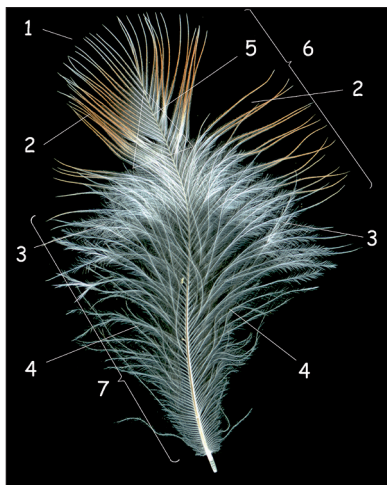


Рис. 1. Распределение биохромов и структурных элементов в покровном пере, *P. p. rossikowi* (фото автора).

Пигментные зоны: 1 – апикальная каёмка; 2 – зона основной окраски пера; 3 – депигментированная зона; 4 – зона пигментации зумеланином; 5 – пристоловой участок основной пигментной зоны.

Структурные зоны: 5 (треугольник) – нормальная пластинчатая зона пера (дистальнее располагаются элементы раскрытой пластинчатой зоны); 6 – пластинчатая зона пера; 7 – пуховая зона пера

структурах пера биохромов (веществ, окрашивающих биологические

ткани, с множественной функциональной нагрузкой в организме) также оказывает влияние на итоговую окраску птицы.

В покровных перьях снегирей присутствуют два типа биоцветов: меланины и каротиноиды. Меланины отвечают за серые, чёрные, тёмно-бурые (эумеланины), коричневые, желтоватые и охристые цвета (феомеланины) и их оттенки, а каротиноиды – за жёлтые и красные [Ивушкин, 2021]. У снегирей каротиноиды представлены двумя группами соединений производных  $\alpha$ - и  $\beta$ -каротинов, подавляющее большинство которых представлено в перьях оксикаротиноидами (ксантофиллами) [Stradi et al., 2001; Ивушкин, 2021].

Место и степень присутствия каждого из пигментов в микроструктурах покровных перьев зависит от их расположения на теле птицы. Характер рисунка перьев определяется видовой принадлежностью, полом и стадией онтогенеза птицы (возрастной наряд). В пуховой зоне пера у снегирей откладываются меланины, соотношение типов которых может изменяться в зависимости от принадлежности особи к той или иной расе (форме, виду) или зависеть от условий её обитания. Как правило, в структурах этой части пера доминируют эумеланины [Ивушкин, 2021]. Они концентрируются в гранулах, собирающихся в единое скопление во внутренней, центральной части узелка каждого синцитиального комплекса пеннулула пухового радиуса (*radius*, бородка второго порядка), или занимают весь его объём [Schereschewsky, 1929].

В окраске видимой, пластинчатой части покровного пера снегирей

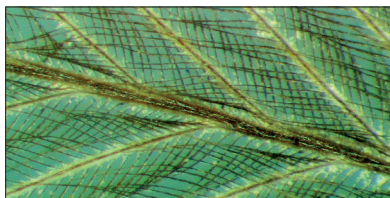


Рис. 2. Распределение меланинов в пластинчатой зоне покровного пера, *P. nipalensis* (фото автора)

участвуют все типы биоцветов, но их распределение не одинаковое. У бурого снегиря большинство наружных частей покровных перьев равномерно окрашены меланинами (рис. 2), в смеси которых доминируют феомеланины, которые заполняют структурные элементы без какого-либо приоритета. У других видов снегирей наблюдается

дифференцированное распределение меланинов. У них эумеланины чаще концентрируются в концевых частях радиусов и рахисе (стержне пера, *rachis*), а феомеланины и каротиноиды могут присутствовать во всех структурных элементах перьевой пластинки, но их концентрация и степень заполнения сильно варьирует у разных форм снегирей. У одних они распределяются более или менее равномерно по всем элементам

пера (масковые снегири), занимая всё свободное от эумеланинов пространство, у других (черношапочные) их концентрация выше только в определённых структурах пера – в рамусах (*ramus*, бородка первого порядка) всех красноокрашенных форм снегирей (рис. 3).

Наибольшая дифференциация в распределении пигментов отмечается у черношапочных снегирей. В их покровных перьях происходит

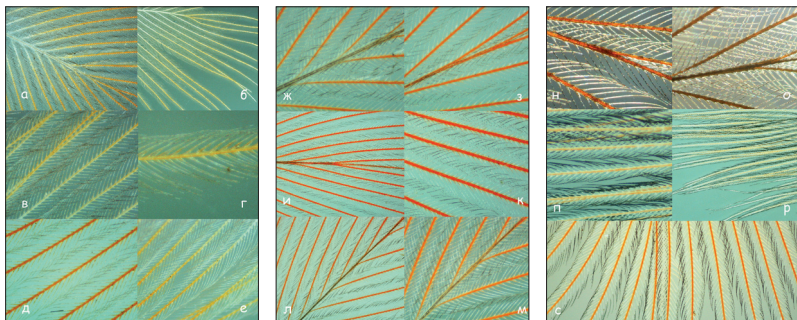


Рис. 3. Распределение биохромов в структурных элементах покровных перьев самцов снегирей (фото автора): а-з – *P. erythrocephala*; д, е – *P. erythaca*; ж, з – *P. p. pyrrhula*; и, к – *P. p. cassini*; л, м – *P. p. rossikowi*; н, о – *P. p. rossikowi*; п-с – *P. griseiventris*

усиление производства эумеланинов, заполняющих только концевые участки радиусов. Основания радиусов и рамусы часто почти полностью лишены меланинов. У самцов свободное от меланинов пространство заполняется каротиноидами.

Наиболее выражено присутствие эумеланинов в концевых участках радиусов серого и розовошекого снегирей (рис. 3 н-с), имеющих практически чёрную окраску. Более коричневые, менее яркие апикальные части радиусов у обыкновенного снегирия (рис. 3 н, о) и у масковых снегирей (рис. 3 а-е), у которых в окраске доминируют феомеланины. Причём, если у некоторых форм эумеланины и формируются, то в значительно меньшем количестве (рис. 3 а, в). В то время как феомеланины могут быть представлены значительно шире, как это отмечается у более примитивных форм (рис. 3 н, о), у которых они окрашивают рамусы и рахис.

Механизмы окрашивания перьев меланинами и каротиноидами имеют принципиальное различие. Каротиноиды с кровотоком поступают в растущее перо дозированно, затем либо диффузно проникают в близлежащие ткани, либо попадают туда растворёнными в липидах или в составе белковых комплексов кератина, используемых для формиро-

вания новых структур. Меланины распределяются в клетки растущего пера принудительно, через выросты специальных клеток (меланоцитов), синтезирующих эти биохромы и доставляющих их непосредственно внутрь клеток.

Регуляция поступления меланинов в структуры пера обеспечивается порядком формирования псевдоподий меланоцитов, местом их крепления, началом поступления через них меланинов, количеством этих выростов и самих функционирующих меланоцитов, а также ритмами их активности. Соотношение самих меланинов, поставляемых в клетки, зависит от уровня трансформации исходных веществ, который регулируется течением обменных процессов в меланоцитах и в организме в целом. Эумеланины синтезируются только при интенсификации деятельности этих клеток. Причём их гранулы формируются только на основе феомеланиновых образований. Таким образом, принципиальные различия в окраске могут возникать только при появлении изменений в программе работы меланоцитов.

У молодых форм снегирей меланины начинают откладываться в структуры, формируемые первыми (кончики радиусов), и в постоянно растущий рахис. Это участки растущего пера, наиболее удалённые от места, где возможна наибольшая концентрация каротиноидов в матриксе (рис. 4), поэтому эти биохромы заполняют наиболее близкие и доступные клетки (рамусы). Регуляция каротиноидной окраски обеспечивается временем поступления пигментов в растущее перо и

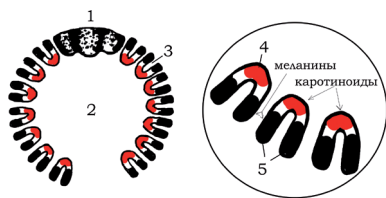


Рис. 4. Поперечное сечение через генеративную зону перьевого фолликула (схема). 1 – рахис; 2 – матрикс; 3 – формирующаяся бородачка первого порядка; 4 – место формирования рамуса; 5 – место формирования радиуса. Стрелками показаны места приоритетной абсорбции биохромов

их концентрацией (количеством). Особенности окраски, наблюдаемые у разных форм снегирей, подразумевают существование изменений в нескольких генетических структурах, отвечающих за программирование механизмов окрашивания перьев. Их наличие демонстрирует большинство рассмотренных выше современных форм представителей рода *Pyrrhula* со спорным таксономическим статусом.

## Литература

- Cramp S., Perrins C. M. 1994. The Birds of the Western Palearctic. T. 8. Oxford, Univ. Press: 1–900.
- Frauenfeld G. R. 1863. Ueber eine merkwürdige Verfärbung eines Gimpels. – Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien ("Acta ZooBot Austria"), 13: 1131–1132.
- Howell T. R., Paynter R. A., Jr., Rand A. L. 1968. Subfamily Carduelinae, Serins, Goldfinches, Linnets, Rose Finches, Grosbeaks, and Allies. – Check-List of Birds of the World. Cambridge (Massachusetts): 207–305.
- Nowikow B. G. 1936. Die Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei den Sperlingsvögeln (Passeres), II. – Biol. Zentr, 56: 415–428.
- Schereschewsky H. 1929. Einige Beiträge zum Problem der Verfärbung des Gefieders beim Gimpel. – W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmechanik, 115: 110–153.
- Sibley Ch. G., Monroe B. L., Jr. 1990. Distribution and Taxonomy of Birds of the World. Yale, Univ. Press: 1–1112.
- Stradi R., Pini E., Celentano G. 2001. Carotenoids in bird plumage: the complement of red pigments in the plumage of wild and captive bullfinch (*Pyrrhula pyrrhula*). – Comparative Biochemistry and Physiology, B. 128: 529–535.
- Töpfer T., Haring E., Birkhead T. R. et al. 2011. A molecular phylogeny of bullfinches *Pyrrhula* Brisson, 1760 (Aves: Fringillidae). – Molecular Phylogenetics and Evolution, 58: 271–282.
- Vaurie C. 1956. Systematic Notes on Palearctic Birds. No. 21. Fringillidae: the Genera *Pyrrhula*, *Eophona*, *Coccothraustes*, and *Mycerobas*. – Amer. Mus. Novit, 1788: 1–24.
- Voous K. H. 1949. Distributional history of Eurasian Bullfinches, genus *Pyrrhula*. – Condor, 2: 52–81.
- Zawadowsky B. M., Rochlin M. 1927. Über den Einfluss der experimentellen Hyperthyreoidisierung auf verschiedene Vogelgattungen. – Wilhelm Roux' Archiv Für Entwicklungsmechanik Der Organismen, 109 (2): 188–209.
- Zawadowsky B. M., Rochlin M. 1928. Zur Frage nach dem Einfluss der Hyperthyreoidisierung auf die Färbung und Geschlechtsstruktur des Hühnergefieders. – Wilhelm Roux' Archiv Für Entwicklungsmechanik Der Organismen, 113(2): 323–345.
- Zawadowsky M. M. 1926. Materiale zur Analyse des Gynandromorphismus. – Wilhelm Roux' Archiv Für Entwicklungsmechanik Der Organismen, 108 (4): 563–571.
- Иеушкин В. Е. 2000. Особенности морфологии снегирей России. – Труды биолого-почвенного факультета ИГУ, т. 2: 88–95.
- Иеушкин В. Е. 2015. Род *Pyrrhula* Brisson, 1760: состав, распространение и особенности экологии. – Рус. орнитол. Журн, 24 (1143): 1679–1738.
- Иеушкин В. Е. 2021. Род *Pyrrhula* Brisson, 1760: функциональное назначение, особенности формирования структуры и окраски оперения. – Рус. орнитол. журн., 30 (2092): 3247–3404.
- Ларионов В. Ф. 1928. О влиянии питания на окраску у *Pyrrhula pyrrhula*. – Труды лаборатории экспериментальной биологии Московского Зоопарка, 4: 69–87.