

ISSN 0869-4362

Русский  
орнитологический  
журнал

2018  
XXVII



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК  
1696  
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал  
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Том XXVII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2018 № 1696

## СОДЕРЖАНИЕ

- 
- |           |                                                                                                                                                 |
|-----------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 5623-5662 | Проблема возникновения кожных дериватов в эволюции амниот. Кожные придатки – чешуя, перо, волос. О. Ф. ЧЕРНОВА                                  |
| 5663-5672 | О разнообразии мест устройства гнёзд у сизой чайки <i>Larus canus</i> в Архангельске и пригородах. В. А. АНДРЕЕВ                                |
| 5672-5674 | Болотная камышевка <i>Acrocephalus palustris</i> – новый вид фауны Российского Дальнего Востока и Приморского края. В. П. ШОХРИН, Я. А. РЕДЬКИН |
| 5674-5675 | О залётах египетской цапли <i>Bubulcus ibis</i> и выпи <i>Botaurus stellaris</i> в Якутии. Н. В. САФОНОВА, М. В. ВЛАДИМИРЦЕВА                   |
| 5675      | Красноногий ибис <i>Nipponia nippon</i> на реке Тигровой (Приморский край). В. К. РАХИЛИН                                                       |
- 

Редактор и издатель А. В. Бардин

Кафедра зоологии позвоночных

Биолого-почвенный факультет

Санкт-Петербургский университет

Россия 199034 Санкт-Петербург

Р у с с к и й   о р н и т о л о г и ч е с к и й   ж у р н а л  
T h e   R u s s i a n   J o u r n a l   o f   O r n i t h o l o g y

*Published from 1992*

V o l u m e   X X V I I

Express-issue

2018 № 1696

## CONTENTS

---

- 5623-5662   The problem of the skin derivatives' origin in the amniote evolution. The skin appendages – scale, feather, and hair.  
O . F . C H E R N O V A
- 5663-5672   On the diversity of nesting sites of the common gull  
*Larus canus* in Arkhangelsk and its suburbs.  
V . A . A N D R E E V
- 5672-5674   The marsh warbler *Acrocephalus palustris* - a new species of fauna of the Russian Far East and Primorsky Krai.  
V . P . S H O K H R I N ,   Y a . A . R E D ' K I N
- 5674-5675   Vagrant cattle egret *Bubulcus ibis* and great bittern  
*Botaurus stellaris* in Yakutia. N . V . S A F O N O V A ,  
M . V . V L A D I M I R T S E V A
- 5675   The Asian crested ibis *Nipponia nippon* on the Tigrovaya River (Primorsky Krai). V . K . R A K H I L I N
- 

*A.V.Bardin, Editor and Publisher*

Department of Vertebrate Zoology

S.-Petersburg University

S-Petersburg 199034 Russia

## Проблема возникновения кожных дериватов в эволюции амниот. Кожные придатки – чешуя, перо, волос

О.Ф.Чернова

Второе издание. Первая публикация в 2008\*

Проблема возникновения кожных дериватов (придатков, выходящих на поверхность кожи и желёз, лежащих в эпидермисе и дермальном слое кожи) и путей их преобразований в эволюции Amniota (и позвоночных в целом) остаётся до сих пор нерешённой. Она сопровождается множеством гипотез и предположений, которые всё же не в состоянии прояснить эволюционный сценарий возникновения, морфогенеза, диверсификации, гомологичности или исторической разобщённости этих структур. Это объясняется как гносеологической сложностью проблемы, так и скудностью палеонтологических и сравнительно-морфологических данных. Представленные в научной литературе концепции об эволюционных преобразованиях кожных придатков (в том числе пера и волоса) во многом противоречивы и не подтверждены фактическими данными, например, сведениями об изначальных и переходных формах, об индукции (первичном стимуле) их морфогенеза, о различиях химического состава предполагаемых гомологичных структур и т.д. Многие предлагаемые концепции имеют характерный недостаток, на который указывает Б.С.Матвеев (1932), – применением для анализа структур прямого последовательного ряда рецентных форм. Такой подход не выявляет эволюционных связей структур, так как сравниваются не предки и их потомки, а сформировавшиеся конечные формы боковых ветвей филогенетического древа.

Попытки проведения анализа проблемы с сопоставлением данных морфологии, биохимии, молекулярной биологии и тканевой инженерии единичны (Chuong, Hornberger 2003; Wu *et al.* 2004), но уже показывают продуктивность такого комплексного подхода.

Как известно, млекопитающие Mammalia и птицы Aves представляют собой две самостоятельные филогенетические ветви, которые вместе с пресмыкающимися Reptilia среди высших позвоночных Amniota объединяются по уровню развития. Так, из всех рецентных представителей позвоночных животных лишь млекопитающие и птицы являются настоящими теплокровными (гомойотермными, эндотермными)

---

\* Чернова О.Ф. 2008. Проблема возникновения кожных дериватов в эволюции амниот. Кожные придатки – чешуя, перо, волос // Журн. общ. биол. **69**, 2: 130-151.

существами. В обоих классах одной из систем органов, обеспечивающей поддержание внутреннего гомеостаза, служат наружные покровы – волосяной покров у млекопитающих и перьевой покров у птиц. Закономерно возникают вопросы о степени сходства структурных приспособлений волосяного и перьевого покровов, служащих для теплозащиты в обоих классах, а также о морфологических путях, обеспечивающих выполнение и взаимоотношение различных функций этих мультифункциональных систем органов – в том числе и антагонистических функций, таких, как защитная функция, выполняемая посредством кератинизации наружных покровов, и секреторная функция, или защитная и аэродинамическая функции. Например, см. о соотношении в онтогенезе и филогенезе антагонистических «скелетообразующей» и «железистой» функций у рыб (Матвеев 1945).

Наружные покровы и их придатки служат удачными модельными объектами сравнительно-морфологических исследований по целому ряду причин:

1) наружные покровы как эктосоматическая система органов непосредственно контактируют с внешней средой и наиболее ярко отражают адаптацию животных к условиям обитания;

2) волосяной и перьевой покровы как составная часть наружных покровов, мультифункциональны, и несмотря на специфику этих функций (например, аэродинамическая функция перьевого покрова у птиц), оба играют существенную роль в обеспечении теплозащиты;

3) в обоих классах возникновение соответственно перьевого или волосяного покрова относится к ароморфозам – крупным эволюционным событиям, значительно поднявшим уровень организации животных и обеспечившим их биологический прогресс (Северцов 1949; Шмальгаузен 1969). Теплокровность позволила млекопитающим и птицам осуществить эволюционный прорыв и освоить различные среды обитания. Она способствовала возможности вытеснения древних пресмыкающихся по мере охлаждения климата в меловом периоде;

4) перо – придаток наружного покрова птиц, производное фолликулярной экто-мезодермальной структуры, композиционный орган, как правило с иерархическим ветвлением (известны и неветвящиеся волосовидные перья), для которого характерны топологические трансформации многослойных кератиновых структур и регенерация. Оно является одним из наиболее сложных форм и физических конструкций среди придатков наружных покровов у позвоночных. Для пера характерно иерархическое ветвление стержня, придающее ему асимметричную, билатерально симметричную или радиально симметричную форму;

5) волос – не ветвящийся придаток наружного покрова млекопитающих, производное фолликулярной экто-мезодермальной структуры, композиционный орган, для которого, как и для пера, характерны то-

пологические трансформации многослойных кератиновых структур и регенерация;

6) перо и волос как морфологические структуры характеризуются высокой степенью полиморфизма (гетерогенности) и дифференциации, а образуемые ими покровы – ярусным строением. Среди волос можно выделять различные морфотипы (варианты): вибриссы, остевые волосы разных порядков в зависимости от длины и толщины, кроющие волосы, пуховые волосы, иглы, полуиглы, колючки, полуюлочные, щетины, телотрихии, монотрихии, осметрихии и др. Волосы можно различать по конфигурации стержня от прямых до зигзагообразных и извитых. Перья также отличаются разнообразием – покровные перья разных категорий, пух птенцов (неоптиль) и взрослых птиц (телеоптиль, дефинитивное перо), полупуховое, волосовидное и кисточковое перья, щетинка, пудретка и т.д;

7) гетерохрония различных категорий волос и перьев служит характерной чертой как волосяного, так и перьевого покровов. Например, развитие вибрисс обычно предшествует возникновению волосяного покрова (за редким исключением), иглы появляются позже волос (Чернова, Целикова 2004; Чернова 2006а), пуховые перья предшествуют появлению кроющих (Lucas, Stettenheim 1972).

Задача настоящего исследования состоит в проведении сравнительно-морфологического анализа структурных морфофункциональных единиц – волоса и пера, включая не только их стержневую ороговевшую часть, но и фолликулы. Кроме того, мы попытались совместить представления классической морфологии, палеонтологии и молекулярной генетики о возникновении и морфологической диверсификации волоса и пера в филогенезе соответственно млекопитающих и птиц. Последующим этапом нашей работы будет рассмотрение эволюционных аспектов диверсификации кожных желёз позвоночных животных.

Предлагаемый анализ опирается на наши многолетние исследования сравнительной морфологии кожных покровов высших позвоночных животных, в том числе и их придатков и желёз, а также на данные литературы по эмбриологии, палеонтологии, молекулярной генетике и кожной инженерии.

Используя гистологические и гистохимические методики, мы изучили в световом микроскопе: 1) тонкое строение кожных покровов (в том числе волос, волосяных фолликулов, желёз) млекопитающих, представляющих 228 видов, 145 родов, 64 семейства и 18 отрядов (см. перечень видов – Чернова 1996; описания – Соколов, Чернова 2001); 2) в сканирующем электронном микроскопе Jeol 840A – архитектуру (тонкое строение) остевых волос и игл 322 видов (238 родов, 64 семейства и 18 отрядов); 3) в сканирующем электронном микроскопе – архитектуру стержней, бородок опахала и пуховой части дефинитивных покровных перьев 38 видов птиц (23 рода и 11 отрядов) (см. перечень видов – Чернова 2005 а), используя обычные методики (см. Соколов и др. 1988). Электронограммы (микрофотографии) изготовлены с продольных, поперечных срезов и с поверхности нативных волос и перьев.

Зоологический материал добыт нами в разных районах России и прилегающих территорий, в Монголии, Вьетнаме, Эфиопии, Перу, на острове Куба, а также получен из коллекций Смитсоновского музея естественной истории (США), Зоологического музея Московского университета и Лаборатории судебно-почвоведческих и биологических экспертиз Российского федерального центра судебной экспертизы Министерства Юстиции РФ.

В настоящей работе мы будем рассматривать лишь типичное строение волоса и пера, а многочисленные исключения, аберрантные формы и специфические особенности этих структур остаются за рамками нашего сообщения.

Литература по проблеме возникновения и эволюции кожи и кожных придатков высших позвоночных настолько обширна, что в этой статье невозможно указать большинство из этих работ, поэтому мы приводим лишь основные сводки-обзоры и отдельные статьи в качестве примеров. Литературный материал по строению и развитию чешуи пресмыкающихся и птиц привлечён по мере надобности сравнительного анализа.

### Гипотезы о происхождении волоса и пера

Первоначально считали, что темпы эволюции двух сравниваемых классов сильно различались: птицы формировались в течение примерно 200 млн. лет, а млекопитающие – 70-150 млн. лет, что по сравнению с темпами эволюции других типов и классов животных может считаться довольно быстрым историческим процессом. Такая разница в темпах эволюции хорошо объясняла наибольшую среди всех сравниваемых кожных придатков структурную сложность пера (в частности, асимметричного махового). Однако по последним данным возраст находок волос в окаменевших капролитах древних существ достигает 210 миллионов лет (Meng, Wyss 1997). Видимо, омолощённые предки млекопитающих и оперённые летающие ящеры возникли примерно 200 миллионов лет назад. В свою очередь, уже их предковые формы представляли собой самостоятельные и независимые ветви филогенетического древа. Происхождение птиц связывают с зауропсидами *Sauropsida*, а млекопитающих – с терапсидами *Therapsida*. Первые имели влагонепроницаемую ороговевшую, лишённую желёз чешуйчатую кожу, а вторые – мягкую и, возможно, железистую кожу (Татаринов 1976). Вероятно, млекопитающие, способные планировать, неоднократно возникали на ранних этапах филогенеза класса (например, *Volaticotherium antiquus*, возраст 125 млн. лет, по: Meng *et al.* 2006). Возможно, планирующие и летающие млекопитающие появились даже раньше птиц.

Представленные морфофункциональные и эволюционно-морфологические гипотезы о первопрочине возникновения перьев и волос как

придатков наружных покровов имеют как функциональный, так и морфологический аспекты. Иначе говоря, с одной стороны, идёт определение изменений взаимоотношений различных функций наружных покровов в историческом прошлом, а с другой – поиск гомологичных структур.

Рассматривая проблему с функциональных позиций, указывают более или менее правдоподобные функции перьевого покрова предковых форм, такие, как локомоторная, защитная, терморегуляторная, тактильная, гидрофобная, коммуникативная (например, в визуальной коммуникации в качестве демонстрационной структуры), криптическая и др. (Prum, Brush 2002; Kundrat 2004; Xu *et al.* 2004). Предполагают, что роговые выросты могли возникнуть для более быстрого разогрева холоднокровных (эктотермных) предковых форм или, напротив, они служили для отдачи излишков тепла в условиях жаркого и влажного климата мезозоя: по косвенным оценкам, теплопроводность кератина примерно в 10 раз превышает теплопроводность воздуха (Ивлев, Чернова 2005). Сначала роговые придатки могли выполнять тактильную функцию, которая затем утратила своё значение и была замещена функцией теплозащиты (Lucas, Stettenheim 1972). Впрочем, некоторые авторы считают, что и оперённые динозавры и древние птицы не были теплокровными животными, так как прямых доказательств этого не найдено (Feduccia *et al.* 2005). Например, ярусное строение оперения совершенно неизвестно у динозавров. У птиц же нижний ярус перьевого покрова из пуховых перьев служит хорошим теплозащитным слоем до тех пор, пока не намокнет. Намоканию этого яруса перьевого покрова препятствует то, что пуховые перья сверху прикрыты покровными перьями и, как правило, хорошо смазаны жировым секретом копчиковой железы. Это придаёт им гидрофобные свойства (вкуче с гидрофобными свойствами самих перьевых кератинов).

Примитивные перьевые структуры впервые появились у нелетающих наземных тероподных динозавров. Вероятно, изначально эволюция пера не была связана со становлением его аэродинамической функции, хотя некоторые авторы считают, что перья появились именно для полёта (Prum, Brush 2002; Sumida, Brochut 2002; Wu *et al.* 2004).

Происхождение волос связывают с самыми различными структурами предковых форм (Чернова, Целикова 2004; Чернова 2006а,б). Например, считают, что волосы могли произойти от сенсорных придатков предковых форм, например механорецепторов или осязательных волосков-«прототрихий» бесхвостых амфибий (Ellias, Bortner 1957). Тактильная функция механорецепторов постепенно прогрессивно замещалась функцией теплозащиты для сохранения внутреннего гомеостаза. Увеличение количества «протоволос» могло быть вызвано генными мутациями, приведшими к распространению и уплотнению во-



лосяного покрова, что способствовало тепловой и механической защите. Возможно, к этому привело несколько изменений в молекулярных сигнальных путях (под влиянием факторов окружающей среды), участвующих в формировании структур кожных придатков (см. ниже).

По альтернативной гипотезе, возникновение волос сопровождалось становлением теплоизолирующей функции наружного покрова и гомойотермии, либо первоначальной функцией волосяного покрова была защита от перегрева, так как неспособность интенсивно отдавать тепло тормозила эволюцию млекопитающих в условиях жаркого и влажного климата мезозоя (Чернова 2006б).

В качестве гомологичных образований рассматривают, с одной стороны, чешую пресмыкающихся и перо птиц, а с другой – чешую пресмыкающихся и волос млекопитающих, т.е. перо и волос, как экто-мезодермальные структуры, содержащие кератины, произошли от зачатков чешуй общих рептильных предков птиц и млекопитающих (Danforth 1925; Sharpe 2001). Или, напротив, полагают, что перо и волос развивались совершенно независимо; перо – от чешуй пресмыкающихся, а волос – как новообразование путём пролиферации и вставания эпидермальных клеток в дерму с образованием фолликулярной структуры и дальнейшим ороговением стержня (Матвеев 1932) (см. ниже).

В последние годы интенсивно развиваются молекулярно-генетические исследования проблемы эволюции кожных придатков, в которых учитываются данные по их морфогенезу. Например, предложена гипотетическая молекулярно-генетическая модель развития придатков наружных покровов (чешуи, пера, волоса, зуба, копыта, рога) в эволюции амниот (Wu *et al.* 2004; Чернова, Целикова 2004). Для морфогенеза кожных придатков выявлены сходные молекулярно-генетические сигнальные пути, в осуществлении которых участвуют одни и те же сигнальные белки: SHH (сигнальный центр), Noggin (контролирует пролиферацию клеток), Wnts  $\beta$ -катенин (определяет свойства стволовых клеток, перераспределение и пролиферацию клеток), Notch (контролирует рост клеток), Hairless (антагонист Notch) и BMPs (антагонист Noggin), FGFs (контролирует пролиферацию) и др. (таблица 2 в: Chuong, Hornberger 2003). Стволовые клетки фолликулов пера и волоса относятся к соматическим герминативным полипотентным клеткам – исходным клеткам в обновляющихся тканях животных. Они специфичны для каждого тканевого типа, но в его пределах могут развиваться в разных направлениях, в отличие от тотипотентных эмбриональных стволовых клеток, которые дают начало вообще всем тканям. Стволовые клетки – самоподдерживающаяся популяция клеток, так как при делении клетки одна дочерняя клетка остаётся в стволовой линии, а другая дифференцируется в специализированную клетку (Stem cells...

1983). Полагают, что в эволюции из покровного эпителия и подстилающей эпителиальную закладку мезенхимы происходило новообразование и диверсификация кожных придатков благодаря индукции эпителиальной закладки мезенхимой; посредством взаимодействия этих тканей под молекулярно-генетическим контролем; вследствие влияния факторов окружающей среды на изменения молекулярных механизмов и гетерохроний (разновременности морфогенеза). И этот процесс продолжался миллионы лет путём проб и ошибок природы (Chuong *et al.* 2000).

Кожно-тканевая инженерия также вносит вклад в изучение проблемы эволюции кожных придатков. Экспериментальное изучение клеточно-молекулярных закономерностей морфогенеза кожных придатков интенсивно развивается и уже помогает понять механизмы формирования и эволюции кожных придатков (Yu *et al.* 2002; Plikus *et al.* 2004). В целом все кожные придатки возникают в результате экто-мезодермального взаимодействия при различной степени участия обоих слоёв (Матвеев 1932, 1949; Quay 1972), т.е. являются «вариациями на общую тему» (Chuong, Hornberger 2003). Покровный эпителий как тканевая структура и его герминативный слой имеют генетически обусловленные, потенциально различные способности к производству тех или иных структур в ограничительных рамках типа ткани (в нашем случае – эпителиальной и рыхлой соединительной).

Доказано индуцирующее влияние мезодермы на возникновение и развитие эпидермальной закладки. Эти процессы регулируются сходными молекулярными сигнальными путями, но со сдвигом молекулярных градиентов в зависимости от воздействия различных факторов. Вариации градиента сигнальных белков, регулирующих морфогенез эпителиальных структур, зависят от условий окружающей организм среды (Chuong, Hornberger 2003). Например, индивидуальные особенности условий эмбриогенеза человека влияют на формирование кожных папиллярных узоров, что и позволяет идентифицировать индивидуумов (дерматоглифика).

Различия в сигнальных путях и соотношениях сигнальных белков в период морфогенеза кожных придатков вкупе с предопределёнными потенциями эпителия и мезенхимы и приводят к различным вариациям эпителиальных органов. Эту логику удалось проверить экспериментально. Трансгенным лабораторным мышам вводили K-14 *Noggin* с целью изменения активности BMPs (Plikus *et al.* 2004). В результате произошло утолщение эпидермиса кожи, увеличение плотности волосяного покрова, изменение типологии волос, ускорение анагена (стадии активного роста волоса) и формирование сложного фолликула вибриссы, увеличение наружных гениталий у обоих полов. Таким образом, изменения активности BMPs могут определять: количество эк-

тодермальных органов путём изменения активности индукции их зачатков; типологию органов – на стадии морфогенеза и дифференцировки; возобновление роста органов на стадии регенерации. Все эти изменения можно считать патологическими, так как преобразуются морфологически «нормальные» органы. Однако при изменениях окружающей среды они могут стать функционально значимыми.

Стволовые клетки используются в тканевой кожной инженерии (Gat *et al.* 1998; Chuong *et al.* 2000, 2001; Chuong, Homberger 2003). Путём рекомбинации и генных замещений характеризуются особенности различных стадий развития эпидермальных и дермальных стволовых клеток, и определяется регенерация различных структур наружного покрова, в том числе волос и перьев. После этого из разобщённых компонентов эпидермиса и дермы конструируются кожные придатки.

На основании этих молекулярно-генетических данных выдвинута «морфорегуляторная концепция», которая предполагает, что морфогенетические процессы могут модулироваться морфологическими регуляторами, что ведёт к изменению фенотипических особенностей органов в развитии и эволюции (Wu *et al.* 2004). В эволюции амниот различные вариации в числе и размерах кожных придатков могли послужить базой для возникновения спектра различных фенотипов животных (адаптивной радиации), т.е. такие вариации являются субстратом для отбора и становятся «продвинутыми» при определённых изменениях окружающей среды.

### Перьевого покров

Проблема происхождения птиц широко обсуждается. В настоящее время имеются две основные версии о происхождении птиц от разных групп древних пресмыкающихся (Курочкин 2001, 2006).

1. Птицы берут начало от тероподных динозавров в юре. В литературе этот вопрос широко дискутируется, приводятся многочисленные доводы «за» и «против» этой гипотезы, в том числе с использованием в качестве аргументов перьевых и подобных им структур (Курочкин 2001, 2006; Prum, Brush 2002; Chuong, Homberger 2003). Различные перьевые образования неоднократно и параллельно возникали в разных ветвях филогенетического древа пресмыкающихся задолго до появления птиц, например у летающих ящеров, о чём свидетельствуют находки 1990-х годов в Северном Китае (Fossil... 2003; Zhou *et al.* 2003). Многие тероподные динозавры имели кожные роговые придатки, которые обозначаются как «протоперо» (см. ниже).

Эти находки разрушили две казалось бы неоспоримые догмы: 1) все виды с перьями – птицы; 2) все кожные придатки с иерархическим ветвлением есть перья (Yu *et al.* 2004).

Следует отметить, что некоторые палеонтологи полагают, что най-

денные «филаментозные структуры» (длинные волокна) на самом деле являются отпечатками не перьев, а перекрещивающихся слоёв коллагеновых волокон кожи древних ящеров или минерализованными сухожилиями (Feduccia *et al.* 2005). Такие структуры требуют специальных исследований по разграничению  $\beta$ -кератинов (характерных для чешуй пресмыкающихся и перьев птиц) и коллагенов (характерных для дермы кожи), и считалось, что для палеонтологического материала такая методика вряд ли возможна (Lingham-Soliar 2003). Впрочем, альтернативные доводы вполне убедительны (см. Prum, Brush 2002). Например, с помощью иммунологических методов всё же удалось определить  $\beta$ -кератины в филаментозных структурах *Shuvuuia* (Schweitzer *et al.* 1999). Эти структуры причисляются к кожным придаткам согласно следующим фактам: 1) неравномерному распределению филаментозных структур по телу или их находкам на некотором расстоянии от тела динозавра (например, пучки филаментов обнаружены в 35 см от носа *Sinornithosaurus*); 2) варьированию их размеров в разных участках тела, в том числе присутствие филаментов там, где заведомо отсутствуют сухожилия; 3) сходству этих структур с перьями ископаемых птиц (Prum, Brush 2002).

2. Птицы произошли от пока ещё неизвестных мелких архозавроморфов в триасе (Курочкин 2001, 2006). Эволюционные ветви веерохвостых (Ornithurae) и ящерохвостых (Sauriurae) птиц возникли независимо, развивались конвергентно; ветвь ящерохвостых (вместе с археоптериксом *Archaeopteryx*) была тупиковой, потомки веерохвостых птиц – современные птицы. Настоящие веерохвостые птицы уже существовали в раннем мелу. В позднем мелу их ветвь разделилась на современные отряды. Сходство же тероподных динозавров и веерохвостых птиц объясняется их параллельным филогенетическим развитием. Именно по наличию перьевого покрова объединяли археоптериксов и энантиорнисов *Enantiornithes* (ящерохвостых) с птицами до тех пор, пока не было найдено широкое распространение перьевого покрова и у других родственных им тероподных динозавров (веерохвостых), эволюция которых проходила конвергентным путём.

Цельное, снабжённое развитым опахалом и центральным стержнем, относительно короткое перо («примитивное» или редуцированное) найдено у нелетающих динозавров *Caudipteryx* и *Protarchaeopteryx* (Ji *et al.* 1998, 2001; Zhou, Wang 2000; Fossil... 2003). Оно не служило для полёта (Padian 1998; Padian *et al.* 2001). На хвосте нелетающих («non-avian») динозавров опахало перьев было более или менее симметричным с параллельными бородками, вытянутыми вдоль хвоста. Перья располагались и на других участках тела. Они напоминают пуховые перья, так как соединены в основании в пучок. У «четырёхкрылых» *Microraptor gui* и *Cryptovolans pauli* перья с асимметричным опахалом

имелись на передних и задних конечностях, и на хвосте. На передней конечности они представлены первостепенными и второстепенными маховыми, и маленькими прямыми перьями крылышка, т.е. это было настоящее крыло, способное выполнять аэродинамическую функцию. Длинные перья покрывали голень и плюсну. Видимо, эти динозавры могли планировать, в отличие от бегающих форм (Курочкин 2004, 2006).

Первая настоящая килевая, покрытая перьями птица *Ambiortus*, жившая в начале мелового периода, найдена в пустыне Гоби (Курочкин 1982). В северо-восточной области Китая обнаружены примерно 20 видов древних мезозойских ящерохвостых и веерохвостых птиц. *Longirostravis* (возраст 120 млн. лет) определена как самая древняя находка из обитавших здесь птиц (Chuong *et al.* 2001, 2003; Chiappe, Dyke 2002; Sawyer, Knapp 2003; Fossil... 2003). Эта птица имела первостепенные и второстепенные маховые перья. Опахало пера длинное и узкое с признаками асимметрии, т.е., вероятно, эта птица хорошо летала. У *Confuciusornis* всё тело было оперено, имелись хохолок на голове, крупные маховые перья и пара длинных перьев на хвосте (Hou *et al.* 1995).

Известны две основные концепции о происхождении пера.

1. Первая концепция («scale-based model») предполагает происхождение пера из чешуй предковых форм; на морфологическом уровне перо традиционно считается гомологом чешуи пресмыкающихся. Эта концепция существует с середины XIX века (Матвеев 1932; Lucas, Stettenheim 1972). Вероятно, эволюция кожных придатков Sauropsida проходила путём анаболии (надставки) (Северцов 1949; Иорданский 2001). Ранние стадии морфогенеза пера птиц полностью соответствуют морфогенезу роговой чешуи пресмыкающихся, а последующие стадии развития пера как бы продолжают этот морфогенез дальше состояния, достигнутого у пресмыкающихся в их кожных роговых образованиях.

В последнее время палеонтологические находки и реконструкции оперённых динозавров возродили интерес исследователей к этой концепции (Prum, Brush 2002; Chuong *et al.* 2003; Fossil... 2003; Sawyer, Knapp 2003). Её подтверждением служат некоторые фактические данные. Например, у *Protopteryx* два центральных пера на хвосте чешуевидные и неветвящиеся (Zhang, Zhou 2000). Перо, напоминающее птичье, но не птичье («non-avian feather») имелось у триасового архозавра *Longisquama* (возраст примерно 220 млн. лет) (Шаров 1970; Jones *et al.* 2000). У этого архозавра удлинённые и налегающие одна на другую чешуи располагались по заднему краю плеча и предплечья. Длинные (до 1 м) чешуи («перо-пенёк», pin-feather), расположенные в два ряда на спине и сцепленные по переднему краю, имели расширенные дистальные концы. («Пенёк» – орнитологический термин, обозначающий растущее перо, ещё заключённое в роговой чехол или только что вы-

шедшее наружу из кожи.) Это напоминает опахало пера. Чешуи имели роговую оболочку, образованную за счёт *stratum corneum* эпидермиса (Spearman, Hardy 1985). Эпидермис птиц состоит из внутреннего трёхрядного базального слоя (*stratum germi-nativum*) и наружного рогового слоя (*stratum corneum*). Первый образован тремя слоями метаболически активных клеток – *stratum basale* (отделённого от дермы базальной мембраной *membrana basalis*), *stratum intermedium* (гомологичен *stratum spinosum* эпидермиса млекопитающих) и *stratum transitivum* (соответствует *stratum granulosus* эпидермиса млекопитающих) (Spearman, Hardy 1985). Установлено не только подобие морфологии этих придатков перьям современных птиц (трубчатый стержень, бородки), но и развитие их по типу птичьего пера, т.е. с образованием фолликулярной структуры (Jones *et al.* 2000). Эти выводы подвергаются мощной критике, а подтверждающие их фактические данные объявляются артефактом, вызванным плохой сохранностью палеонтологического материала, роговые придатки *Longisquama* не признаются гомологами пера птиц (Prum, Brush 2002). Надо отметить трудность распознавания бородачек на палеонтологическом материале, так как они настолько тонки и нежны, что не сохраняются, однако косвенным доказательством их присутствия служит плотное соединение бородак в цельное опахало (например, у археоптерикса).

Предполагают, что в филогенезе зачатки чешуи пресмыкающихся предков птиц удлинялись, а затем разветвлялись с образованием опахала (Матвеев 1932; Regal 1975) (см. ниже). Концепция опирается на сходство самых ранних этапов морфогенеза чешуи и пера, таких, как диффузное распределение закладок, установление передне-задней оси внутри закладки (плакоды), вытягивание закладки и её возвышение над поверхностью кожи. Сравнение развития чешуй на ногах птиц и перьевых пеньков показывает, что это гомологичные структуры, а поскольку чешуи птиц гомологичны чешуям пресмыкающихся, то и эти перья в свою очередь гомологичны чешуям пресмыкающихся (Spearman, Hardy 1985). У цыплят некоторых пород кур перьевые пеньки растут прямо из вершины тарзо-метатарзальной чешуи (см. рис. 1.15 в: Spearman, Hardy 1985). (Надо отметить, что в чешуйной коже млекопитающих волос возникает в коже между чешуями, например, на хвосте грызунов.) Таким образом, у цыплят фолликул закладывается на середине чешуи, и роговой слой чешуи образует наружную стенку проксимальной части фолликула и пенёка. У такого пера проксимальная часть представляет собой «чешую», а дистальная часть – собственно «перо». Позднее в онтогенезе по мере формирования перьевого покрова эти перья-пеньки исчезают, за исключением растущих на чешуях, прилегающих к оперённым участкам ног.

Экспериментальное изучение клеточной культуры, полученной пу-

тём рекомбинации дермы цыплят и эпидермиса ящериц и выращиваемой на хорио-аллантаидной мембране куриного яйца, показало, что дорзальная дерма из нормально оперённой кожи позднего эмбриона цыплёнка индуцировала нормальную закладку чешуи в эпидермисе ящерицы. Однако закладка чешуи имела шестиугольную форму, типичную для закладки пера (Spearman, Hardy 1985).

В качестве аргумента в поддержку этой концепции используют особенности кератинизации покровов («keratin-based theory») у пресмыкающихся и птиц. Кератины представляют собой филаментозные белки, продуцируемые эпидермальными клетками, которые образуют прочные и гибкие полимеры с гидрофобными свойствами. Филаментозные (нитевидные) белки (в том числе кератин) относятся к группе структурных белков, их длинные нити образуют цитоскелет клетки. Молекулярная структура кератинов разнообразна. Различают две основные группы кератинов: «мягкие»  $\alpha$ -кератины имеют спиральную структуру, а «жёсткие»  $\beta$ -кератины – складчато-щитовую. Первые найдены в эпидермисе всех представителей амниот, в кожных придатках млекопитающих и в относительно мягкой коже между чешуями у пресмыкающихся и птиц. Кожные придатки пресмыкающихся и птиц содержат кератины обоих типов.

У Sauropsida проблема предотвращения водных потерь организма через кожу была решена путём образования комплексной системы кератиновых протеинов и сложных липидов. Известно сходство кератинов пера птиц и чешуй Lepidosauria. Поверхностный ороговевающий слой кожи содержит прочные  $\beta$ -кератины, а подстилающий его более нежный слой –  $\alpha$ -кератины (Maderson 2003). Первый и стал основным компонентом чешуй и перьев, и именно он обеспечивает механическую защиту и непроницаемость кожи.  $\beta$ -кератины обнаружены в стрежне пера и бородах (Alibardi 2002; Wu *et al.* 2004). Они являются продуктами деятельности большого семейства гомологичных генов, которые гомологичны и генам кератинов чешуй пресмыкающихся. Гены кератинов пера птиц вполне могли произойти от гомологичных генов чешуй пресмыкающихся путём единственной делеции (потери участка хромосомы) (Gregg *et al.* 1984). Присутствие сходного для чешуй пресмыкающихся и чешуй птиц кератина подтверждается его реакцией на антитела к  $\beta$ -кератинам (Wu *et al.* 2004). Применение иммунологических методов исследования выявило сходство между подобными перьям птиц роговыми структурами динозавра *Shuvuuia* и перьями цыплёнка, т.е. у этого динозавра имелись  $\beta$ -кератины, характерные для пера рецентных видов птиц (Schweitzer *et al.* 1999).  $\alpha$ -кератин присутствует лишь в перьевом влагалище и бородах в фолликуле развивающегося пера (Chodankar *et al.* 2003).

Однако птицы вместе с крокодилами относятся к Archosauria, у ко-

торых утеряно вертикальное послойное распределение  $\alpha$ - и  $\beta$ -кератинов, характерное для *Lepidosauria* и способствующее линьке их покровов. Кроме того, в перьях птиц присутствуют ещё и специфические лишь для этих структур  $\phi$ -кератины, которые являются разновидностью  $\beta$ -кератинов и отличаются от  $\phi$ -кератинов клюва, щитковых чешуй и когтей птиц более низкой молекулярной массой (10.4 кДн против 13.5 кДн). Сходные, но более эволюционно продвинутые  $\phi$ -кератины (14.0 кДн) найдены в подкожных клетках эмбриональных щитковых чешуях и в когтях аллигаторов *Alligatoridae*, т.е. перьевые кератины гомологичны кератинам аллигаторов (Sawyer *et al.* 2003 а). Кроме того, на ранней стадии зачатка чешуи и пера птиц, и чешуи аллигаторов действуют одинаковые молекулярные сигнальные пути (Shh/BMP2) (Harris *et al.* 2002). Вероятно, эти специфические кератины были широко распространены у древних архозавров – гипотетических предков крокодилов и птиц. Таким образом, присутствие специфических кератинов в перьях, как и особенности их морфогенеза, позволяют определять перья как комплексные новообразования в процессе филогенеза класса.

Предположение о том, что предшественниками пера были чешуи с «обтрёпанными краями» (Regal 1975) не нашло фактического подтверждения, так как гомогенный роговой слой чешуй гомологичен *stratum corneum*, имеющему гладкую поверхность и формирующему роговую оболочку незрелого растущего пера, а не само перо. Перьевые структуры зрелого пера формируются путём кератинизации эпидермальных клеток *stratum intermedium* (Lucas, Stettenheim 1972; Spearman, Hardy 1985).

Возможно, перо произошло не от уплотнённой чешуи, а от мелкого конического кератинового выроста (см. рис. 5 в: Chuong *et al.* 2003). Это предположение подтверждается присутствием в эпидермисе некоторых пресмыкающихся необычных «светлых клеток», которые не уплотняются (как клетки в чешуе) в процессе кератинизации, а преобразуются в небольшие роговые структуры, такие как колючки, шипики, бородавки на поверхности эпидермиса. Основные преобразования такого выроста («филограмма пера») шли в четыре этапа по пути морфологического усложнения от радиально симметричного пухового пера до асимметричного махового и производства кератинов под воздействием молекулярно-генетической регуляции (Brush 2000; Feduccia *et al.* 2005).

Предполагается участие в образовании пера секреторирующих структур кожи пресмыкающихся («генеративных желёз») наравне с чешуями (Quay 1972; Соколов и др. 1994; Чернова 1996), однако эта проблема остаётся неразработанной. У *Lepidosauria* генеративные железы (каллозные железы, выделяющие чешуи,  $\beta$ -железы) названы так из-за связи их функционирования с генерациями новых эпидермальных



слоёв (внешняя и внутренняя эпидермальные генерации, вторая сменяет первую при линьке). Их секрет образуется между генерациями покровов и выделяется на поверхность кожи во время линьки (Mader-son 1972; Соколов и др. 1994). В таком эпидермисе процессы кератинизации и секреторной деятельности (которые находятся в антагонистических отношениях) синхронизованы. Вслед за целым рядом авторов (Lucas, Stettenheim 1972; Филатов 1943; Матвеев 1949) мы понимаем под гистологическим термином «генерация» разделённые гетерохрониями производные одних и тех же продуцирующих структур («формообразовательных аппаратов»), в нашем случае – чешуя, перо, волос и различные категории пера и волоса, производимые соответственно фолликулами пера и волоса.

Эта концепция не поддерживается по следующим соображениям. Сходство начальных стадий морфогенеза сравниваемых структур не даёт понимания развития многих эволюционно значимых новообразований в процессе морфогенеза пера (см. ниже). Перья отличаются от чешуй на более поздних стадиях морфогенеза по генетической структуре, форме и последовательности белков и структуре кератиновых волокон. Различия в процессе развития чешуи пресмыкающихся и перьев птиц существенны. Например, трудно объяснить принципиальную разницу морфогенеза и строения, с одной стороны, ламеллярных (слоистых) или уплощённых чешуй, а с другой – трубчатых перьев, опахла которых лишь вторично приобретают уплощённую форму. При морфогенезе наружная и внутренняя поверхности опахала покровного пера образуются из соответствующих поверхностей трубчатой эпидермальной закладки (Lucas, Stettenheim 1972; рис. 2 в: Chuong, Hornberger 2003). При морфогенезе же чешуи дорзальная и вентральная поверхности уплощённой чешуи развиваются из соответственно дорзальной и вентральной поверхностей эпителиально-мезенхимного выроста. Таким образом, уплощённая поверхность чешуи и пера не гомологичны.

Эта концепция не может объяснить и формирование фолликулярной структуры пера, а также разделение опахала. При морфогенезе чешуи не формируются фолликулярные структуры, а проиферация в чешуях птиц и пресмыкающихся проходит более разрозненно, чем в перьях (Tanaka, Kato 1983; Alibardi 1996). Во время морфогенеза пера зона пролиферации перемещается от вершины закладки до проксимального расположения относительно основания пера (Lucas, Stettenheim 1972; Chodankar *et al.* 2003). Затем окружающий закладку эпидермис впячивается в дерму, формируя стенки цилиндрического фолликула, а дермальный сосочек располагается в фолликуле, индуцируя эпителиальный чехол над продолжающей пролиферировать зоной. Это делает возможным дальнейший рост и облегчает циклические

процессы в перьевом фолликуле, так как стволовые клетки — основной резерв — хорошо защищены, располагаясь в фолликуле.

Молекулярно-генетические исследования доказали прямое преобразование зачатков чешуи ног птиц в перьевую структуру под действием сигнальных белков (например, BMPs). Для такой модификации нет необходимости в существовании каких-либо промежуточных структур, например, протопера. Клеточные популяции кожи, продуцирующие перья и чешуи, похожи: это даёт основание считать, что кожные придатки птиц и пресмыкающихся эволюционировали путём модификаций этих клеточных популяций в ограничительных рамках типа ткани (Sawyer *et al.* 2003a). Диверсификацию этих придатков регулируют временные и пространственные изменения экспрессии контролирующих эти процессы генов (Noveen *et al.* 1998). На каждой стадии развития пера регуляция морфогенеза осуществляется различными сигнальными белковыми молекулами. Создана модель влияния генов на развитие пера («transgenic feather protocol») и высказана гипотеза о том, что диверсификация перьев зависит также от сдвига молекулярных градиентов (Widelitz *et al.* 2003; Yue *et al.* 2006), действующих в ограничительных рамках природы самих тканей. Это отражается на топологическом устройстве перьевого фолликула и зачатка пера, что, таким образом, связывает молекулярную активность с формой органа и его функцией.

Так, Wnt<sub>3</sub>-градиент возникает вследствие индуцирующего воздействия дермального сосочка. Он определяет спиральную ориентацию растущих бородок относительно цилиндрического фолликула пера. Эти процессы приводят к формированию симметричного опахала (см. описание морфогенеза пера у Spearman, Hardy 1985; Biology... 1986; рис. 239 в: Lucas, Stettenheim 1972). Далее, под влиянием Wnt-градиента билатерально симметричные кроющие перья трансформируются в радиально симметричные пуховые перья. Белок Noggin увеличивает степень ветвления пера, anti-SHH вызывает сцепление бородочек, BMP утолщает ствол пера (Yu *et al.* 2004). Соотношение антагонистических белков Noggin и 4-BMP<sub>4</sub> играет основную роль в ветвлении пера, определяя число и размеры бородок. BMP<sub>4</sub> регулирует формирование стержня и сцепление бородочек. SHH индуцирует апоптозис (гибель клеток) краевого пластинчатого эпителия, что приводит к появлению расщеплённого опахала и образованию бородок (Yu *et al.* 2002; Chang *et al.* 2004a,b).

Таким образом, топологические трансформации пера от цилиндрической роговой структуры к иерархическому ветвлению опираются на молекулярные механизмы, природу и взаимодействие тканей эктодермальной и мезодермальной природы, что, вероятно, и обеспечивает внутреннюю возможность развития различных морфотипов пера в

эволюции и продолжает определять многообразие перьев, формирующихся в онтогенезе птиц.

2. Согласно второй концепции, которая может считаться преемницей первой, развитие пера шло от чешуи через стадию примитивного протопера, и «протоперо» как роговое образование предковых форм гомологично перу птиц (Prum, Brush 2002; Prum, Dyck 2003), т.е. протоперо – полый вырост роговой чешуи, завернувшийся в трубку. Оно постепенно погрузилось в дермальный слой путём инвагинации окружающего эпидермиса с образованием замкнувшейся вокруг протопера фолликулярной структуры из клеток эпителия и мезенхимы. Затем благодаря процессам пролиферации, дифференцировки клеток фолликула, апоптозиса неороговевших клеток краевого эпидермиса и кератинизации дистальных отделов зачатка вырост приобрёл рассечённую вершину и разделился на пучок филаментов с общим стержнем (Lucas, Stettenheim 1972).

Эта концепция поддерживается фактом присутствия «протопера» у многих мезозойских тероподных динозавров. Мелкие трубчатые чешуи найдены у наиболее древних юрских оперённых тероподных динозавров *Anomaeus* (возраст 150 миллионов лет, т.е. древнее археоптерикса) (Kundrat 2004). Удлинённые эпидермальные структуры известны и у других динозавров, например у *Psittacosaurus*, у которого длинные щетины (возможно, модифицированные чешуи) покрывали проксимальную часть хвоста (Mayer *et al.* 2002). Многие мезозойские тероподные динозавры имели удлинённые и разветвлённые кожные придатки, которые, по мнению некоторых авторов, могли быть исходными структурами для возникновения «протопера» (*Sinosauropteryx*, *Protarchaeopteryx*, *Caudipteryx*, *Microraptor*, *Epidensaurus*, *Beipiaosaurus*, *Scansiopteryx* и др.) (Xu *et al.* 1999, 2000; Padian *et al.* 2001; Zhou *et al.* 2003). Тело одних динозавров было покрыто волосовидным пухом, у других видов метёлочки из мелких кожных выростов росли на теле. Перья могли иметь цельное опахало (в том числе у археоптерикса, Christiansen, Bonde 2004 – цит. по: Wu *et al.* 2004). Довольно длинные перья с симметричным или асимметричным опахалом присутствовали на конечностях и хвосте (см. табл. 1 в: Wu *et al.* 2004). Например, у *Beipiaosaurus* длина кожных придатков на конечностях достигала 50–70 мм. Некоторые из придатков были полыми, с разветвлёнными концами, как у *Sinosauropteryx*. У *Pedopenna* длинные перья с хорошо развитыми симметричными бородками присутствовали на ступнях (Xu, Zhang 2005). «Протоперо» описано у *Sinosauropteryx* и некоторых других видов тероподных динозавров (Xu *et al.* 1999, 2000; Padian *et al.* 2001), у которых обнаружили пёрышки подобие пуха на голове, спине и хвосте. Эти однотипные подобные волокнам выросты представляли собой пустотелые цилиндры. Некоторые другие тероподы также имели

сходные полые цилиндрические кожные образования (иногда разветвлённые на дистальном конце), располагающиеся локализованно на теле и конечностях.

Обнаружены и другие модификации протопера. Например, тело *Sinornithosaurus* (возраст примерно 124.6 млн. лет) было плотно покрыто короткими и тонкими кожными придатками, устроенными очень сложно: каждый состоял из множества соединённых вместе филаментов (Xu *et al.* 2001). Эти выросты похожи на пуховые перья или кроющие перья птиц и не имеют бородочек. Выявлено два типа их ветвления, которые уникальны по сравнению с перьями птиц: филаменты объединяются в единый пучок либо соединяются только основаниями и располагаются группами вокруг центрального выроста.

Вероятно, такие выросты служили для тактильной ориентации и теплозащиты, но не выполняли аэродинамической функции (Chen *et al.* 1998). Впрочем, имеется и альтернативное мнение о том, что пуховые образования тероподных ящеров нельзя признавать формой оперения (Martin 2004; Feduccia *et al.* 2005).

Строение «примитивных перьев» рецентных видов птиц также служит подтверждением этой концепции. Например, у эмбрионов некоторых рецентных видов птиц на теле имеются трихоптили (trichoptiles) – простые цилиндрические полые, замкнутые на концах, волосовидные роговые выросты (Kundrat 2004; Ильяшенко 2006), по-видимому, не связанные с фолликулярными структурами. Кратковременность (несколько дней) существования и яркие отличия трихоптилей от неоптимального эмбрионального пуха позволяют предполагать, что историческое развитие пера шло путём преобразования протопера предковых форм, причём проксимальный конец протопера не был погружен в фолликулярную структуру. Нитевидные перья бахромчатой бороды дикой индейки *Meliagrus* sp. (Galliformes) – разветвлённые полые цилиндрические структуры, вовсе не похожи на обычные перья птиц, так как растут не из фолликула. При морфогенезе клетки их зачатка экспрессируют  $\beta$ -кератины, характерные для пера, что также позволяет обсуждать возможность преобразования «филаментозных кожных придатков» архозавров в перья (Sawyer *et al.* 2003b).

Предполагают, что поэтапное преобразование цилиндрического рогового выроста или трубчатой чешуйки проходило следующим образом: волосовидное протоперо → протоперо с цельным плотным опахалом → протоперо с рассечённым опахалом → протоперо с иерархическим ветвлением бородок → погружение основания протопера в дерму → инвагинация окружающего проксимальный отдел протопера эпидермиса с образованием фолликула → настоящее перо птиц как продукт деятельности перьевого фолликула (Feduccia *et al.* 2005). Однако при таком подходе фолликулярной структуре и мезодерме отводится

очень пассивная роль, так как считается, что разветвление стержня протопера идёт лишь за счёт кератинизированного эпидермиса.

Создано две модели ветвления пера в филогенезе птиц (Yu *et al.* 2002). 1) Протоперо (неветвящаяся трубка), напоминающее очин (calamus) пера, под воздействием сигнального белка Noggin на клеточные популяции перьевого фолликула и зачатка пера разделилось на бородки, а под воздействием на них BMP<sub>2</sub> и BMP<sub>4</sub> – на стержень (rachis) и бородочки (radii). 2) Выrost экто-мезодермального зачатка мог изменяться двумя альтернативными способами.

Приверженность к тому или иному способу зависит от позиции, занимаемой автором в вопросе о соотношении онтогенеза и филогенеза (биогенетический закон) (Lucas, Stettenheim 1972). Если этапы онтогенеза отражают филогенетическое развитие птиц, то неоптиль представляет собой отдельную генерацию перьев, а пуховое перо было изначальным и дало все другие морфотипы пера. По этой версии первичной функцией пера признаётся теплозащита (пуховые перья развились первыми), лишь затем возникла аэродинамическая функция, обеспеченная диверсификацией перьев и возникновением асимметричного опахала махового пера. Первый способ представляет пути преобразования пухового пера в билатерально симметричное покровное перо, а второй, напротив, показывает изменение билатерально симметричного пера в пуховое. По первому способу эволюционный процесс имел следующий сценарий: зачаток удлинённой чешуи → обособление центрального стержня → расщепление стержня на бородки (форма пухового радиально симметричного пера) → билатерально симметричное пуховое перо → билатерально симметричное опахало → билатерально асимметричное перо (Матвеев 1932; Chuong *et al.* 2000; Yu *et al.* 2002).

Альтернативная идея состоит в признании первичным контурного пера и дальнейшем его преобразовании в пуховое перо, а неоптиль рассматривается как вторичное приобретение птиц. По этой версии первоначальной функцией пера была аэродинамическая, и возникновение пера связано именно с выполнением этой функции, а функция теплозащиты возникла как дополнительная. Второй сценарий состоял из следующих этапов: формирование стержня в центральной части зачатка рогового выроста → обособление центрального стержня → рассечение боковых сторон этого выроста на бородки → бородочки и крючочки → длинное билатерально симметричное опахало → преобразование его в радиально симметричное пуховое перо путём утери стержня → билатерально симметричное пуховое перо → радиально симметричное пуховое перо (Regal 1975; Jones *et al.* 2000; Zhang, Zhou 2000; Wu *et al.* 2004).

Происхождение пухового и контурного пера также связывают с предковым пером типа полупухового и со становлением аэродинами-

ческой функции (Becker 1959 – цит. по: Lucas, Stettenheim 1972).

Вторую концепцию поддерживает комплексная (на стыке биологии развития и биохимии) «теория развития пера» («developmental theory»), в которой соединены особенности морфогенеза и биохимии пера. Морфогенез пера детально изучен у домашних птиц (Lucas, Stettenheim 1972) (см. ниже). Он обозначается как «морфогенез обратного ветвления» (reverse branching morphogenesis). Клеточная масса зачатка расщепляется трещинами, разделяющими структуры пера, вследствие апоптозиса, в отличие, например, от «морфогенеза простого ветвления» (branching morphogenesis) лёгких и молочных желёз, когда рост и развитие структур идёт за счёт пролиферации и дифференцировки клеток (Lucas, Stettenheim 1972; Wu *et al.* 2004).

«Теория развития пера» представляет гипотетическую последовательность эволюционных преобразований перьев от первоначального кожного новообразования – цилиндрического фолликула, через стадии «протопера» и пера типа пухового до перьев самых различных морфотипов (Prum, Brush 2002). Поскольку на самых ранних этапах филогенеза все структуры были производными перьевого фолликула, т.е. собственно перьями, предлагается и вовсе отказаться от самого понятия «протоперо». Предполагается, что возникновение и диверсификация пера происходили независимо от филогенетических и функциональных процессов формирования птиц, а лишь за счёт природы формирующих их тканей (Prum, Brush 2002). В историческом прошлом цилиндрический фолликул пера возник как новообразование, а затем началось поэтапное новообразование производимых им кератиновых структур (дифференцирующегося чехлика, зачатка пера, стержня, бородок, бородочек, крючочков, дополнительного пёрышка).

Эта эволюционная модель развития пера состоит из пяти основных этапов (стадии I-V) от закладки перьевого фолликула и производства сначала полого цилиндрического неразветвленного выроста, затем через систему иерархического «обратного ветвления» вплоть до появления сначала бородок, затем бородочек и формирования двустороннего плотного опахала со сцепленными бородочками. Каждой стадии соответствует определённая структура пера, являвшаяся прогрессивным новшеством в филогенезе птиц.

Стадия I характеризуется образованием фолликула путём инвагинации – процесса глубокого эпителиального впячивания вокруг первичной закладки пера (агрегации эпителиальных и мезенхимных клеток). Все дальнейшие преобразования проходили через серию новообразований внутри трубчатого эпидермального слоя фолликула (undifferentiated collar), под индицирующим влиянием мезенхимы. На стадии II после возникновения фолликула происходила дифференцировка его эпидермального слоя на бородки, что соответствует структуре

радиально симметричного пухового пера. Затем эволюционный процесс шёл двумя альтернативными путями. Либо стадия IIIa – возникновение спирального роста бородок, что привело к возникновению покровного пера с цельным опахалом без бородочек, либо стадия IIIб – дифференцировка пластины бородки на бородочки (радиально симметричное перо с бородками и бородочками). Переходов между этими двумя стадиями нет, но дальнейшая эволюция приводит к стадии III(a+b) – появляется структура, характерная для современных перьев (плотное опахало с бородками и сидящими на них бородочками). Стадия IV – дифференцировка дистальных и проксимальных бородочек (появление «крючков» и «карнизов», служащих для сцепления бородок в плотное опахало – Lucas, Stettenheim 1972). Стадия Va-f – дальнейшая диверсификация перьев за счёт дополнительных механизмов развития, например, появление парных или непарных боковых очагов новых бородок (так образуется дополнительное пёрышко).

В филогенезе пресмыкающихся и птиц различные структуры пера постепенно и последовательно возникали как новообразования в процессе морфогенеза (см. рис. 6 в: Prum, Brush 2002). Предполагается следующий сценарий эволюции пера: возникновение фолликула → протопера → разветвлённой структуры (радиально симметричного пухового пера) → бородок и бородочек → пера с симметричным опахалом → асимметричного пера. Асимметричное перо возникло у сестринских групп *Archaeopteryx*, *Confuciusornis*, *Enantiornithines*, *Eumornithes*, у которых помимо разнообразных перьев имелись и другие разветвлённые кератиновые структуры. Существование перьев, соответствующих стадиям I-II, приписывают более древним *Sinosauropteryx*, *Alvarezsaurid*, *Shuvuuia*; стадиям III-IV – *Ornithomimidae*, *Beipiaosaurus*, *Therizinosaurus*, а также неродственным им *Sinornithosaurus*. Стадия IV характерна для перьев *Caudipteryx*. Перо *Microaptor* не удалось отнести ни к одной из стадий.

Представления об изначально трубчатой форме протопера как производного цилиндрического фолликула поддерживаются некоторыми данными о нарушениях нормального морфогенеза перьев рецессивных видов птиц (Prum, Brush 2002). Например, при содержании голубей на скудной диете во время линьки в середине стержня контурных перьев нарушается морфогенез бородок, и этот участок пера приобретает простую трубчатую форму (как очин пера). Сходные процессы происходят при некоторых генетических мутациях (рецессивная *Porcupine* (*pc*) мутация), вызывающих нарушения морфогенеза бородок. В результате возникает щетинистое трубчатое перо, похожее на иглу дикобраза, состоящее из массы соединённых бородок и не приобретающее развёрнутого опахала в виде уплотнённой пластины.

Вероятными предками млекопитающих считаются синапсиды *Sinapsida*, которые возникли в палеозое примерно 300 млн. лет назад и просуществовали 120 млн. лет (Kemp 1982; Rowe 1988). Эти пресмыкающиеся были холоднокровными (пойкилотермными, эктотермными), но имели различные приспособления для поддержания внутреннего гомеостаза. Например, некоторые из пеликозавров *Pelycosauria* обладали специальным выростом («парусом») на спине. Парус из мягких тканей поддерживался остистыми отростками позвонков, снабжёнными специальными бороздками для кровеносных сосудов. Благодаря парусу температура тела изменялась быстрее, чем у других эктотермных существ, что давало определённые преимущества. Вероятно, *Sinapsida* могли иметь волосы, как и другие признаки млекопитающих, формировавшиеся на протяжении 150 млн. лет (Wu *et al.* 2004). Возможно, ранние триасовые терапсиды *Therapsida* были снабжены наружными покровами, предохраняющими их от водных потерь и холода (Ruben, Jones 2000). Известно, что у возможных предков млекопитающих – зверозубых пресмыкающихся *Theriodontia* – имелись вибриссы, что говорит в пользу существования у них волосяного покрова (Maderson 1972, 2003), однако это вовсе не обязательно (Татаринов 1976). Достоверных находок волос древних млекопитающих очень мало. Волосы известны из капролитов разных животных, возраст которых насчитывает 210 и 60 млн. лет (Meng, Wyss 1997). По этим волосам диагностированы шесть видов, относящихся к *Multituberculata*.

В настоящее время имеется несколько основных концепций возникновения волос (Чернова, Целикова 2004; Wu *et al.* 2004).

1. На основе теории филэмбриогенезов (Северцов 1949) предполагается происхождение волос из «чешуевидных органов» предковых форм путём эволюции органа по типу архаллаксиса (эмбриональные изменения на уровне зачатка) (Матвеев 1949). Действительно, у зародышей рецентных видов млекопитающих (в том числе у человека) развитию чешуй и волос предшествует чешуевидная пролиферация покровов, что истолковано как кратковременная эмбриональная рекапитуляция чешуйчатого покрова зародышей предков или вторичная рекапитуляция.

Возможно, волос произошёл от чешуй предковых форм через стадию «протоволоса». При формировании чешуи возник дополнительный роговой вырост («протоволос») на её каудальной свободной, неприкрытой соседней чешуёй поверхности. Затем по мере формирования вырост значительно удлинился и продольно свернулся в трубку, а его проксимальная часть опустилась в дерму, в результате инвагинации эпителия вокруг этой части стержня замкнулся фолликулярный чехол с дермальным сосочком; затем сама чешуя редуцировалась (Maderson



1972, 2003; Dhouailly, Sun 1989). Расположение волос группами и рядами у рецентных видов позволяет предполагать, что у предковых форм «протоволосы» росли по три позади каждой чешуи или прямо на ней и, постепенно превратившись в настоящие волосы, вытеснили чешуйный покров или представляют собой его остатки (Чернова, Целикова 2004). Интересно, что у человека при заболевании «чёрный волосатый язык» нитевидные кератиновые сосочки языка гипертрофируются и приобретают вид настоящих «волос», т.е. в принципе такое видоизменение роговых структур возможно. Известно, что молекулярные сигнальные пути (с участием SHH, BMP<sub>2</sub>, BMP<sub>4</sub> и др.) сходны в морфогенезе волос и ороговевших сосочков языка (Jung et al. 1999). Изучение нитевидных сосочков языка рецентных видов млекопитающих показывает, что при их развитии внутренняя поверхность сосочка экспрессирует волосные кератины, а наружная – эпидермальные кератины (Dhouailly, Sun 1989). Сравнение морфогенеза чешуй, волос и сосочков языка позволяет предполагать, что деформации эпидермиса внутренней поверхности чешуи могут приводить к трансформации полуцилиндрической формы чешуи до более сложных цилиндрических структур, например волоса.

Однако промежуточные формы между чешуями и волосами до сих пор не найдены. Кроме того, сравнение морфогенеза чешуй рецентных видов пресмыкающихся и волос показывает значительные различия этих процессов, как и различия природы их кератинов. У Therapsida чешуи были утрачены (или их вовсе не имелось) и их эпидермис, содержащий лишь  $\alpha$ -кератины – основные белки, укрепился за счёт богатого гистидином протеина (Funchs 1995). У рецентных видов млекопитающих  $\beta$ -кератины утрачены или не возникали. Вероятно, филогенетическая ветвь млекопитающих отделилась от предковых форм до того, как возникли  $\beta$ -кератины кожи пресмыкающихся, или, напротив, млекопитающие утратили  $\beta$ -кератины предков (Maderson 2003). Твёрдые роговые придатки кожи млекопитающих содержат  $\alpha$ -кератины с высоким содержанием трихогиалина и других сопутствующих белков, особенно богатых серой, что и обеспечивает их механическую прочность (Alibardi 2003; Thibaut et al. 2003). Кератины разных участков волосного фолликула неодинаковы. Например, у человека экспрессия Ha<sub>2</sub>- и Hb<sub>2</sub>-кератинов происходит в кутикулярном слое волоса, а Ha<sub>1</sub>-кератин – в переходном матриксе и корковом слое волосного фолликула и продолжается до нижней или срединной части коркового слоя волосного фолликула (Langbein et al. 1999, 2001). Модификации этих процессов объясняют большую степень дифференцировки волосного покрова – формирование разных морфотипов волос с различным строением и свойствами. И этот процесс отличается гетерохронией.

В процессе возникновения волос от чешуй могли участвовать и же-

лезистые структуры, такие как кожные железы пресмыкающихся, выделяющие секрет с подобным белкам секретом (Quay 1972), или сам эпидермис как секретирующая структура, секрет которой – кератин был оформлен в виде чешуй и волос (Чернова, Целикова 2004).

2. Волос является новообразованием (Danforth 1925), он возник как особая экто-мезодермальная структура и не связан с какими-либо кожными образованиями предковых форм. Концепция основывается на сравнении морфогенеза чешуй, перьев и волос, который значительно различается у этих структур (см. ниже). Чередование чешуй и волос в покровах млекопитающих объясняется не тем, что они являются разнородными образованиями, а тем, что они принадлежат к различным генерациям, производимым в основном за счёт эпидермальной пролиферации с минимальным участием мезодермы и характеризующимся гетерохронией.

Если рассматривать волосяной покров дифференцированно, например, разделяя его на две основные категории – вибриссы и волосы, то можно предполагать, что развитие этих структур шло разными историческими путями (Чернова, Целикова 2004; Чернова 2006а,б). Это подтверждается яркими структурными различиями вибрисс и волос: строением фолликулов, соединительнотканной и мышечной систем, иннервации, кровоснабжения, особенностями линьки и т.д. Возможно, вибриссы первыми появились у предковых форм, давших ветвь *Eutheria* (отсутствуют у рецентных *Monotremata*). Они могли произойти от механорецепторов. Первоначально вибриссы способствовали возникновению «дистантного осязания» – вынесения чувствующего органа (в виде длинного рогового рычага) на некоторое «безопасное расстояние» от наиболее уязвимых участков тела. Они выполняли только тактильную функцию, которая сохранилась и по сей день. Волосы появились позднее, произошли от чешуйчатого эпидермиса, изначально выполняли функции осязания и ускорения разогрева тела (или отдачи излишков тепла), а затем по мере нарастания их числа, дифференцировки и преобразования эти структуры начали участвовать в теплозащите, обеспечившей выживание в условиях похолодания климата.

### Морфогенез и строение фолликулов пера и волоса

У амниот постоянными признаками морфогенеза кожных придатков служат: 1) дифференциация специальных кожных полей, на которых они возникают; 2) преобразование первичных гомогенных (однородных) кожных полей в гетерогенные путём возникновения участков уплотнённой дермы, располагающихся над более глубоко лежащей рыхлой дермой и под плакодами – скоплениями (агрегациями, конденсатами) эпидермальных клеток; 3) собственно органогенез кожных придатков. У птиц и млекопитающих одним из первичных этапов

формирования кожных придатков является дифференцировка кожных полей, производящих эти структуры (птерилий у птиц и топологических кожных полей у млекопитающих, например, вибриссной подушки, туловища, хвоста и подошв лап) (Dhouailly *et al.* 2003; Olivera-Martinez *et al.* 2004). Полиморфизм волос и перьев определяется существованием нескольких генераций, производимых фолликулами в онтогенезе, а специфичность их топографии и строения обусловлены как генетическими причинами, так и различными факторами, в том числе последовательным преобразованием форм обмена веществ в онтогенезе. В этом аспекте фолликулы волос и перьев определяются как динамичная композиционная система с достаточно большой пластичностью, позволяющей изменять морфотип волоса или пера, подверженная возрастным и сезонным изменениям под морфогенетическим контролем. Их фолликулы во многом сходны (Cohen 1964, 1969; Ede *et al.* 1971), но это сходство носит конвергентный характер (Jiang *et al.* 2004; Wu *et al.* 2004; Yue *et al.* 2002, 2005).

Данные о морфогенезе пера многочисленны и периодически обобщались (Lucas, Stettenheim 1972; Spearman, Hardy 1985; Prum, Dyck 2003; Yu *et al.* 2004). Перо является продуктом деятельности цилиндрической фолликулярной структуры, которая формируется путём инвагинации эктодермы вокруг основания удлинённого и выступающего над поверхностью кожи выроста с заключённой в нём мезодермой. Закладки перьевых фолликулов возникают на границе эпидермиса и дермы и затем опускаются в дермальный слой, где и замыкаются в цилиндрическую структуру (Lucas, Stettenheim 1972; Jiang *et al.* 2004). Над дермальным сосочком путём пролиферации эпидермальных клеток возникает «воротничок» (collar) – зона активной пролиферации клеток, обеспечивающая последующий рост пера. Дистально от этого воротничка возникает рамогенная зона, в которой эпидермальный цилиндр начинает дифференцироваться на бородки и бородочки пера. Эти неоптили напоминают радиально симметричные пуховые перья. Затем они замещаются телеоптильными перьями, которые билатерально симметричны и имеют разнообразную форму (Yu *et al.* 2004). В фолликуле пера стволовые клетки располагаются на латеральных сторонах фолликула (см. рис. 1.18 в: Spearman, Hardy 1985), а у волоса они занимают самую нижнюю часть луковицы, окружая дермальный сосочек (см. рис. 90 в: Соколов и др. 1988). Фолликулы перьев и волос содержат несколько популяций стволовых клеток. Например, в фолликуле пера имеются три популяции стволовых клеток, топология которых меняется на разных стадиях жизненного цикла фолликула: 1) долгоживущие с медленным циклом развития; 2) быстро развивающиеся клетки; 3) дифференцирующиеся кератиноциты (Yue *et al.* 2005). Изменение расположения этих клеток на разных стадиях жизненного

цикла фолликула отражается на конструкции сложных перьев.

Перья формируют ветвящиеся структуры при помощи уникальных механизмов (Lucas, Stettenheim 1972; Spearman, Hardy 1985; Chuong, Nomberger 2003). Эктодермальная часть зачатка пера, разрастаясь, дифференцируется на продольное утолщение – будущий стержень с двумя продольными киями, которые позднее распадаются на бородки опахала. Разветвление стержня на бородки происходит путём спирального роста бородок вокруг трубчатого эпидермального цилиндра перьевого фолликула и зачатка пера и слияния бородок со стержнем происходит на передней стороне фолликула. Напротив, бородочки возникают на бородках вследствие апоптозиса кератиноцитов внутри периферической пластинки развивающейся бородки. Весь зачаток пера покрыт снаружи тонким роговым чехликом, после разрушения которого опахало освобождается и расправляется. Во время роста пера как выдвижения его наружу из фолликулярной сумки, дермальный сосочек пера отсекается от остальной дермы рядом пульпарных колпачков (*galerus pulposus*) – выростов эпидермальных клеток, внедряющихся в дерму сосочка. Дальнейшая кератинизация этих перегородок и даёт структурную организацию очина и стержня пера. На ранних стадиях роста фолликула его стенка формируется за счёт базального слоя эпидермиса. Но во время дальнейшего роста пера она, как и само перо, продуцируется боковыми отделами воротничка. Производство эпидермиса за счёт эпидермальных клеток боковых частей зачатка встречается редко у позвоночных животных, за исключением быстрого роста молодых животных и процессов регенерации после травм (Spearman, Hardy 1985).

Волосной фолликул также возникает в результате взаимодействия эктодермы и мезодермы (Lane *et al.* 1991; Hardy 1992). Его развитие в онтогенезе состоит из трёх фаз – индукции, морфогенеза и дифференцировки (Wu, Chuong 2000) и восьми стадий (см. Соколов и др. 1988): волосная почка → волосной узелок → волосная луковица и дермальный сосочек → волосной конус → закладка сальных и апокриновой желез → внутреннее корневое влагалище и стержень → верхушка волоса достигает волосного канала → выход волоса на поверхность кожи. Первые стадии морфогенеза волосного фолликула принципиально отличаются от таковых у перьевого фолликула тем, что кожный вырост не образуется и закладка идёт на границе эктодермы и мезодермы, инвагинация эктодермы вокруг закладки не происходит, а эпителиальная почка просто врастает в уплотнённую в этом участке дерму (Montagna, Parakkal 1974; Соколов и др. 1988). Дермальный сосочек развит не столь мощно, как в фолликуле пера, однако и здесь он контролирует формирование волоса путём регуляции пролиферации и дифференцировки эпителиальных клеток (Matsuzaki, Yoshizato 1998).

Известно, что без дермального сосочка фолликул не образуется, но скопления мезенхимных клеток происходит позднее агрегации эпителиальных клеток в почку (Соколов и др. 1988). Первичный стимул, запускающий этот механизм, до сих пор не известен (Botchkarev, Paus 2003). В волосяном фолликуле за счёт мезенхимы образуется дермальный сосочек, соединительнотканная строма, мускулатура, кровеносные сосуды.

Эпителиальные клетки закладки экспрессируют цитокератин, а стадии развития фолликула контролируются молекулами сигнального пути Wnt. В настоящее время идентифицировано много сигнальных молекул, контролирующих развитие волоса: SHH, BMP, Wnt,  $\beta$ -катенин, Eda (эктоплазин), FGF (fibroblast growth factor), Noggin, Notch и др. (Barrandon 2003; Botchkarev, Paus 2003; Jamora *et al.* 2003). Взаимодействие четырёх основных белков регулирует дифференцировку стволовых клеток в эпидермальные либо в клетки волосяного фолликула. Два сигнальных белка Wnt и Noggin определяют деление и миграцию стволовых клеток эпидермиса в мезенхиму, блокируя синтез веществ, связывающих стволовую клетку с её окружением. Отсутствие адгезии (слипания) производных стволовых клеток приводит к образованию волосяного фолликула, а наличие адгезии – к формированию эпидермиса. Эти гены регулируют накопление в клетке двух других ключевых белков – E-кахерин (E-cadherin, «клеточный клей», белок – «застежка-молния») определяет скрепление клеток и Leftx (lymphoid enhance-binding factor), отвечающих за дифференцировку волосяного фолликула. Wnt стабилизирует  $\beta$ -катенин, а BMP подавляет производство Leftx (Jamora *et al.* 2003).  $\beta$ -катенин/Leftx транскрипционный комплекс вызывает экспрессию гена, производящего E-кахерин. Leftx связывается с E-кахерином в ядре клетки, что останавливает выделение клейкого белка, и такая клетка может передвигаться в процессе образования эпителиальной закладки, развивающейся затем в волосяной фолликул. Так, у лабораторных мышей принудительное стимулирование выработки Leftx (с высоким уровнем  $\beta$ -катехина) вызывает рост новых волос не только на естественно орошенных участках тела, но и на оголённых местах. Волосы становятся толще, а волосяной покров гуще, чем у мышей с низким уровнем содержания этого белка. Эти данные позволяют ставить под сомнение отнесение гипертрихоза людей к атавизму и рассматривать его в качестве генной мутации.

Таким образом, существует сложная молекулярная программа возникновения волосяного фолликула, в которой связаны два сигнальных пути, обеспечивающих формирование ядерного транскрипционного фактора. Этот фактор целенаправленно действует на гены для преобразования клеточных соединений и обеспечения формирования фолликула.

Волосяной фолликул служит основным депонентом стволовых клеток (Rochat *et al.* 1994; Ferraris *et al.* 2000; Taylor *et al.* 2000). Он представляет собой прекрасную модель для их изучения. Стволовые клетки способны давать до десяти специализированных клеточных линий в ограничительных рамках типа эпителиальной ткани. Они могут не только формировать кожные придатки, но и служат источником других органов, например, гематопоетической системы или даже наращивают эпидермис у взрослых особей, в том числе после его повреждения (Wu *et al.* 2004). Стволовые клетки сосредоточены над и вокруг дермального сосочка волосяного фолликула, они дифференцируются на кератиноциты, которые делятся внутри фолликула, затем кератиноциты продвигаются вверх и ороговевают. В развивающемся волосяном фолликуле транскрипционный ко-фактор TCF<sub>3</sub>/Lef<sub>1</sub> (lymphoid enhancing factor) влияет на судьбу стволовых клеток, которые производят либо эпидермис, либо волосы и сальные железы (Merill *et al.* 2001). Он играет центральную роль в процессе смены волос (у человека на протяжении жизни из одного фолликула может вырасти до 20-30 волос). Молекулярные механизмы сезонных циклов волос интенсивно изучаются. Известно участие пролактина в этих процессах (Johnston, Rose 1999).

Благодаря стволовым клеткам перья и волосы обладают способностью проходить цикл линьки и регенерации. У птиц линька проходит обычно 2 раза в год, причём пуховые и маховые перья могут возникать друг за другом из одного фолликула (Chuong, Hornberger 2003). У волос также различают несколько фаз жизненного цикла, возрастные и сезонные линьки (Montagna, Parakkal 1974; Соколов и др. 1988).

Выделяют несколько основных характеристик перьевого фолликула рецентных видов птиц (Chuong *et al.* 2003), которые мы дополняем ещё целым рядом характерных черт и пера и волоса, разделяя понятия «перьевого фолликула» и «перо», «волосяной фолликула» и «волос» (перо и волос как ороговевающий стержень – производное фолликула) в сравнительном аспекте.

1. Перьевые фолликулы неравномерно распределены по телу птицы, имеются лишь на птерилиях и отсутствуют на аптериях, что облегчает наружные покровы, а также способствует отдаче тепла с неоперённых участков кожи. Волосяные фолликулы более-менее равномерно распределены по телу, но имеют региональные топологические особенности. Перьевые фолликулы всегда одиночные, а волосные фолликулы могут располагаться поодиночке, группами или объединяться в пучки, щетины и иглы.

2. Фолликулы обоих типов располагаются под углом к поверхности кожи, что позволяет значительно облегчить кожу за счёт уменьшения её толщины. Мышечный аппарат фолликулов способен изменять угол

наклона пера и волоса, регулируя толщину покровов (взъерошивать) и соответственно их теплозащитные свойства. Мышечный аппарат сильнее развит и сложнее устроен у перьевого фолликула.

3. Перьевой и волосяной фолликулы – радиально симметричные комплексные образования цилиндрической формы с локализованными зонами роста (за счёт пролиферирующих стволовых клеток, которые обеспечивают проксимально-дистальный рост соответственно пера и волоса).

4. Перьевой и волосяной фолликулы обеспечены соединительнотканым, кровеносным и нервным аппаратами. Наиболее мощно эти аппараты развиты в фолликуле вибриссы. Перьевого фолликула в большей степени, чем волосяной, снабжён мезенхимной сердцевиной, которая активнее участвует в его формировании и образует пульпу пера. Фолликул волоса имеет хорошо развитую соединительнотканную оболочку, что отличает его от фолликула пера.

5. Перьевого фолликула лишён желёз, а волосяной, как правило, снабжён хорошо развитым железистым аппаратом. Отсутствие обычных кожных желёз у птиц способствует облегчению кожных покровов и компенсируется другими железистыми структурами (Lucas, Stettenheim 1972; Соколов, Чернова 1994).

6. Перьевого и волосяной фолликулы отличаются цикличностью функционирования и способностью к регенерации под гормональным контролем, благодаря полипотентным стволовым клеткам. Стволовые клетки и дермальный сосочек располагаются в глубине фолликулов и волоса и пера, хорошо защищены от внешних воздействий. Эти топологические особенности и обеспечивают возможность сезонной линьки и регенерации после выдёргивания или выпадения соответственно волоса или пера, а также изменения морфотипа пера или волоса.

7. На молекулярно-генетическом уровне морфогенез и функционирование перьевого и волосяного фолликулов осуществляется сходными сигнальными путями и экспрессией сходных генов, но при различных их соотношениях. Имеются общие сигнальные пути формирования таких различных эпидермальных органов, как волос и перо, волоса и различных кожных желёз (сальных, потовых, млечных) из полипотентных стволовых клеток эпидермиса (Barrandon 2003). Активность фолликулов и морфотип продуцируемых ими структур находится под гормональным контролем.

### Архитектоника пера и волоса

Надо отметить, что все предлагаемые концепции происхождения пера и волоса не рассматривают архитектонику этих структур, за исключением многослойного строения. Сведения о разнообразной конфигурации и пространственной структуре основных компартаментов

(структурных единиц) пера или волоса (Lucas, Stettenheim 1972; Stettenheim 1973, 1976; Gill 1994; Чернова 2005а; Чернова и др. 2006) не обсуждаются в этом контексте.

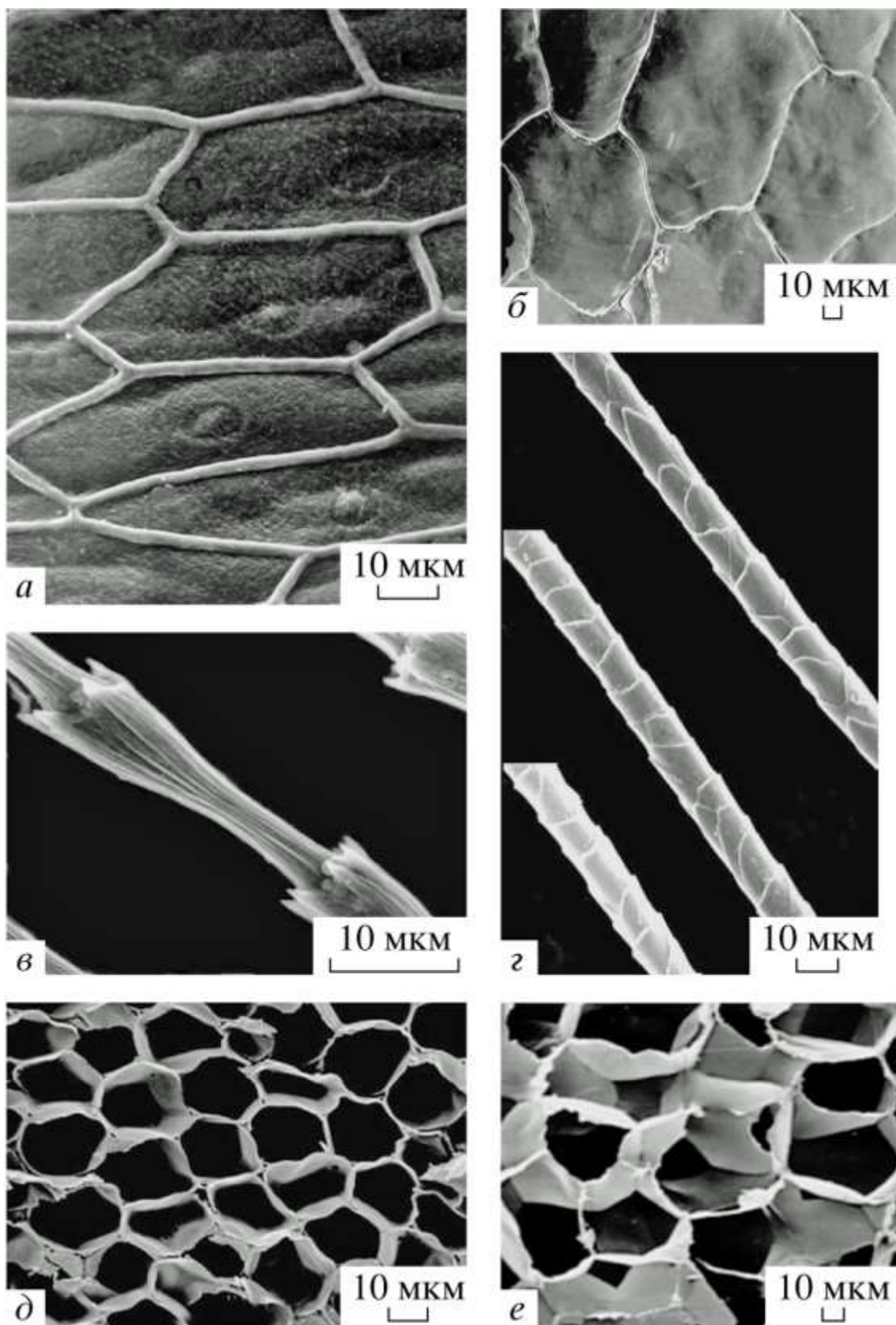
При изучении архитектоники волос и перьев нами замечено её поразительное сходство у остевых волос и игл взрослых особей рецентных видов млекопитающих с таковой у стержня, бородок опахала и бородочек пуховой части дефинитивных покровных перьев рецентных видов птиц. В связи с этим мы попытались проанализировать степень сходства этих структур, заведомо обусловленную не общностью происхождения классов, а какими-то иными причинами.

По механическому дизайну волосы и перья относятся к «композиционным структурам», в которых филаментозные белки погружены в матрикс. Волосы и перья обладают гибкостью (максимальной у пуховых волос млекопитающих и пуха птиц), тактильными, гидрофобными и теплозащитными свойствами. Они хорошо противостоят химическим и механическим воздействиям. Перо и волос различаются по способности к растяжению: контурное перо не столь эластично, как острый волос.

Остевые волосы и иглы млекопитающих, как и бородки опахала дефинитивных перьев птиц, представляют собой трёхслойные цилиндрические кератиновые структуры. Они образованы тремя слоями – кутикулярным (далее кутикула), корковым (кора) и сердцевинным (сердцевина). Все эти слои хорошо различимы на поперечных и продольных срезах как волос, так и бородок. Причём форма поперечного среза позволяет судить о конфигурации волос и бородок пера и специфична для таксонов разного ранга (отряда, семейства, подсемейства или вида) в обоих классах (Чернова, Целикова 2004; Чернова 2005а, 2006а,б).

Кутикула имеет чешуйчатое строение, состоит из ороговевших клеток, отличается широким полиморфизмом как у волоса, так и у пера. У волоса клетки кутикулы хорошо видны и покрывают весь стержень. У пера они различимы лишь в некоторых участках, например в своеобразных пазухах, образующихся в месте отхождения бородок от стержня пера, а также на боковых поверхностях бородок. У волос орнамент кутикулы различается значительно и, хотя часто зависит от толщины волоса, всё же может служить таксономическим признаком. В частности, встречается мозаичная кутикула, в которой клетки не перекрываются, а располагаются встык. Она обычна для игл ежей и толстых волос некоторых копытных. Такая же кутикула характерна для бородок перьев птиц, у которых клетки имеют пяти-шестиугольную форму и бывают сильно вытянуты вдоль бороздки, или, напротив, довольно округлые. Пяти-шестиугольные клетки известны и для кутикулы волос. Их форма названа «diamond petal», и считается, что именно такая форма клеток придаёт наибольшую прочность волосу. Эти клетки, как правило,





Архитектоника пера и волоса:

**а** – мозаичная кутикула бородки опахала покровного пера серого журавля *Grus grus*; отчётливо различимы границы клеток и перинуклеарная область; **б** – то же защитной иглы американского дикобраза *Erethizon dorsatum*; **в** – раструбная кутикула бородки второго порядка пуховой части покровного пера полевого жаворонка *Alauda arvensis*; хорошо видны продольные бороздки узла и междоузлия; **г** – то же нижней части остевого волоса мышевидного опоссума *Marmosa (Thylamys) spp.*; **д** – ячеистая сердцевина стержня покровного пера кедровки *Nucifraga caryocatactes*; **е** – то же защитной иглы американского дикобраза *Erethizon dorsatum*. Масштаб: а-е – 10 мкм.

располагаются в наиболее тонкой прикорневой части волоса, а образуемый ими рисунок характерен для нескольких таксонов (*Mustelidae*, *Pennipedia*). Клетки такой же формы образуют кутикулу формы, наиболее характерны для *Anseriformes*.

Надо отметить и различия в строении кутикулы пера и волоса, которые, вероятно, связаны с различным механизмом выдвигания волоса и пера из фолликулов. Если в пере каждая кутикулярная чешуя соответствует одной ороговевшей клетке, то в кутикуле волоса, напротив, одна роговая чешуйка (условно «клетка») может состоять из нескольких ороговевших клеток. Кутикулярные клетки бородок пера обычно имеют валиковидные утолщённые края и перинуклеарные углубления-впадины, остающиеся при ороговении на месте ядра, а также щели между клетками (Чернова 2005а) (рисунок, а, б). Ничего подобного в кутикуле волоса наблюдать не приходится. Черепицевидная перекрывающаяся кутикула, характерная для волос, в перьях не обнаружена. По-видимому, кутикула пера также многослойна, как и кутикула волоса. Это подтверждается наличием бороздок между клетками (т.е. клетки соединяются по типу «замка»), а также различимых на электроннограммах нескольких перинуклеарных впадин в пределах одной клетки и накладывающихся одна на другую.

Рельеф фронтальной поверхности кутикулярных клеток волос и игл гладкий или негладкий (ребристый, складчатый, бугорчатый) (Чернова, Целикова 2004). Кутикула бородок пера также может нести рёбра. Ребристость кутикулы и волоса и пера придаёт фибриллярная исчерченность, обусловленная ориентацией кератиновых белков в развивающихся и зрелых фолликулах или появляющаяся в результате кератинизации и обезвоживания клеток. Рельеф кутикулы бородки ещё более усложняется по сравнению с таковым кутикулы волоса. Найдена не только гладкая, но и сетчатая, бугорчато-перфорированная и, наконец, ворсистая кутикула. Ворсистая кутикула покрывает латеральные стороны бородки. Она состоит из роговых выростов со сложной конфигурацией. Эти выросты образуют настоящую «бахрому» (высотой 1-7 мкм), покрывающую кутикулу (см. рис. 2б, в в: Чернова, 2005а). Такой сложной кутикулы у волос не обнаружено. Связь этой структуры с таксономическим положением и образом жизни птиц не установлена. Она встречается у самых разных видов и биологических форм, например, как у водных, так и сухопутных птиц.

У покровного пера кутикула бородочки пуховой части вполне сходна с таковой у тонких пуховых и остевых волос (Чернова 2005б) (рисунок, в, г). Она относится к наиболее простому типу кольцевидной кутикулы: одна клетка полностью охватывает стержень волоса или бородочку. Каждая клетка представляет собой сегмент, состоящий из короткой расширенной части (узла) и зауженной удлинённой части

(междоузлия). Один сегмент вставлен в узел другого и образует членистую структуру как бородочки, так и волоса. Отличие состоит в том, что у бородочек пера междоузлие гораздо длиннее, чем у волос, а узел отчетливее выражен и часто пигментирован за счёт коры. Форма свободного края кутикулярной чешуйки волоса и пера рассечена по-разному у представителей разных таксонов и может служить диагностическим признаком (Чернова 2005а; Чернова и др. 2006). Она наиболее сходна у птиц и летучих мышей *Microchiroptera*. Кутикула не содержит пигмента и не участвует в окраске волос и бородок.

Кора волоса и бородки опахала покровного пера состоит из вытянутых вдоль длинной оси веретеновидных клеток, плотно соединённых одна с другой. Степень развития коры неодинакова как в волосах, так и в перьях у разных видов и в некоторых случаях позволяет различать таксоны (Чернова, Целикова 2004; Чернова 2005а,б). Структура коры может быть неоднородной. Кора может содержать воздушные полости, диффузные или зернистые пигменты. В коре волоса различают орто- и паракору, а в коре окрашенной в синий цвет бородки попугая *Amazona leucoserphala* нами также выявлены неоднородные участки с полостями. Неоднородность коры, вероятно, свидетельствует об её участии в сложной структурной окраске пера (Lucas, Stettenheim 1972).

Сердцевина присутствует как в волосе, так и в бородке опахала покровного пера (иногда и в стержне пера). Дизайн сердцевинны абсолютно сходен у волоса и пера (рисунок, *д*, *е*). Сердцевина состоит из полостей разной конфигурации и расположения, ограниченных тонкими или утолщёнными клеточными стенками. У млекопитающих она отличается широким полиморфизмом строения и степенью развития; в ряде случаев может служить диагностическим признаком (Чернова, Целикова 2004; Чернова 2006а). У птиц сердцевина однотипна – воздухоносная, одно- или двурядная (в тонких бородках), ячеистая или сетчатая (в толстых бородках) (Чернова и др. 2006). Как и у волос, тонкие стенки сердцевинных полостей бородок бывают гладкими, складчатыми, перфорированными и шиповатыми. На них располагаются пигментные гранулы, которые у птиц палочковидные, а у млекопитающих – полиморфны (округлые, палочковидные, многоугольные и др.). Кроме того, наличие пигментных гранул, а также способность сердцевинны преломлять световые лучи предполагают её участие в окраске волоса и пера, в том числе в радужной окраске последнего (Lucas, Stettenheim 1972; Чернова и др. 2006). Именно перфорированные стенки полостей сердцевинны пера участвуют в преломлении света. Стенки клеток сердцевинны волос также могут быть пористыми или перфорированными (Чернова, Целикова 2004). Однако у волос отсутствует такое разнообразие окраски, как в перьях птиц, и этот вопрос широко дискутируется. Сердцевина волоса и пера выполняет в основ-

ном теплозащитную функцию, а содержание в ней инертного воздуха (или другой смеси газов) не только улучшает её теплозащитные свойства, но и облегчает перьевой и волосяной покровы. Её ячеистое строение не только обеспечивает механическую прочность этих структур (Чернова, Целикова 2004), но и уменьшает теплопроводность этих кератиновых структур за счёт системы внутренних экранирующих перегородок (Ивлев, Чернова 2005). Сходные свойства можно предположить и для ячеистой сердцевины пера птиц.

Приведённые нами данные показывают сходство архитектоники волоса и пера. Почему же в столь филогенетически отдалённых классах возникло такое структурное сходство?

Известно, что диверсификация структур ограничена определёнными конструктивными и корреляционными пределами, что позволяет выявлять принцип параллелизма морфологических структур и тканей (Заварзин 1986) или конвергенцию – неоднократное филогенетически несвязанное развитие морфологически сходных образований (Северцов 1949; Мейен 1975). Конвергенция проявляется на разных уровнях организации живых существ и её примеры многочисленны и хорошо известны (Берг 1977; Заварзин 1986; Северцов 1987). Конвергенция возникает на функциональной основе, в силу того, что выполнение сходных функций диктует необходимость создания структур сходной конструкции, лимитируемой координацией с другими органами и механическими ограничениями. Действительно, одна из основных функций волосяного и перьевого покрова – теплозащитная, и достигается она сходными путями – образованием воздушной прослойки в многоярусном покрове, воздухоносных полостей в стержне волоса и в разных участках (стержень, бородки) пера.

Конвергенция, в отличие от параллелизмов, всегда поверхностна и затрагивает немногие черты организации групп, развивавшихся в филогенезе по конвергентному пути (Шмальгаузен 1969), в нашем случае в основном это архитектоника волоса и пера. Очевидна сбалансированность различных функций, выполняемых этими структурами. Поскольку основная черта наружных покровов – многофункциональность, то волос и перо участвуют и в других функциях, не в ущерб основной, что находит отражение в особенностях их архитектоники. Вероятно, найденная аналогия архитектоники волоса и пера может быть отнесена к категории «гомоплазии» (Ланкестер 1870 – цит. по: Бляхер 1976) – подобию в строении, возникшему независимо, но на общей морфологической основе. В нашем случае – это эпителиально-мезенхимное взаимодействие, что подтверждается и общностью молекулярно-генетических механизмов регуляции морфогенеза и жизненного цикла волоса и пера. Этот феномен может служить примером «конвергирующей аналогии» (Догель 1938) или «гомотипии» (Беклемишев 1964) – конструк-

ционному подобию сравниваемых структур без генетической преемственности таксонов. Последнее наиболее импонирует нам, так как показывает, что в различных композиционных структурах (как живой, так и неживой природы) действуют совершенно определённые механические закономерности и корреляции, которым подчиняется процесс образования сложных структур и соответствия их конструкций.

### Заключение

Идея о самостоятельном и независимом возникновении всех разнообразных производных кожного покрова не нова. Например, схема их независимого происхождения на основе экто-мезодермальных взаимодействий и процессов пролиферации и/или агрегации эпителиальных и мезенхимных клеток в зачаток (у представителей разных классов), давших разнообразные структуры, наглядно представлена (Wake 1979). Эта идея возникла на основе морфологического и молекулярно-генетического изучения кожных придатков и показанных многими исследователями гетерохрониях (как в онтогенезе, так и в филогенезе) различных кожных дериватов. Она не противоречит, а вполне соответствует теории филэмбриогенезов А.Н.Северцова (1949), связавшего эволюционные преобразования органов с самыми ранними этапами эмбриогенеза организмов.

Как указывалось выше, некоторые авторы считают перо птиц и волос (вместе с их фолликулами) новообразованиями, не имевшими предшественников у предковых форм. Диверсификация пера и волос объясняется тем, что разные морфотипы этих структур относятся к разным генерациям, продуцируемым фолликулом и разделённым гетерохронией. Обзор современных знаний о придатках кожных покровов амниот и собственные многолетние исследования структуры волос и перьев позволяют нам поддержать концепцию о независимом эволюционном возникновении кератиновых придатков (чешуя, перо, волос). Её можно сформулировать следующим образом.

*В эволюции амниот разнообразные кожные придатки возникли как экто-мезодермальные новообразования на узловых этапах филогенеза, формировавшиеся в разных классах независимо, параллельно или конвергентно в связи с особенностями межтканевого взаимодействия, изменениями характера обмена веществ и молекулярно-генетической регуляции морфогенеза в целях обеспечения внутреннего гомеостаза. Диверсификация структур в рамках одного морфотипа шла не путём их эволюции от простейшей до более сложной или наоборот. Она сформировалась благодаря возникновению новых генераций экто-мезодермальных структур, разделённых гетерохрониями и регулируемых изменениями градиентов молекулярных сигнальных путей под воздействием факторов окружающей среды.*

Как тканевые структуры, кожные придатки являются гомологичными структурами, так как происходят из эпителия и мезенхимы, но как органы они не связаны эволюционной преемственностью и не переходили один в другой. Вот почему бесполезно выискивать пути преобразования одних структур в другие, представляя различные эволюционные схемы таких переходов, так как все эти структуры являются новообразованиями. Чешуя, волос и перо как независимые органы наружных покровов возникли на узловых этапах филогенеза амниот благодаря полипотентности (в ограничительных рамках свойств эпителиальной и мезенхимной тканей, и тканевых взаимодействий) стволовых клеток эпителия и мезенхимы. Независимое происхождение этих кожных придатков может объяснить отсутствие чётких переходных форм между ними. Единственным исключением, по-видимому, служат зубы, так как их источники – амелобласты гомологичны у всех позвоночных животных. Дальнейшая дифференцировка волосяного и перьевого покрова также представляет собой процесс гетерохроний морфогенеза волос и перьев разных категорий. Эволюционные преобразования архитектоники пера и волоса шли путём конвергентного развития и служили в первую очередь для обеспечения теплозащиты.

Вероятно, для решения проблемы о возникновении пера и волоса необходимо привлечь данные о биохимических процессах кератинизации, проходящих в наружных покровах птиц и млекопитающих, в частности для проверки гипотезы о формировании наружных придатков с целью избавления организма от избытков серы.

В дальнейшем мы продолжим проверку состоятельности этой концепции, используя в качестве модели другие производные кожных покровов – эпидермальные и дермальные железы хордовых.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ (грант НШ-1808.2003.4). Автор благодарит Э.И.Воробьёву, Ф.Я.Дзержинского, Л.П.Корзуна и И.Я.Павлинова за конструктивную и доброжелательную критику во время подготовки статьи к публикации.*

## Литература

- Беклемишев В.Н. 1964. *Основы сравнительной анатомии беспозвоночных*. Т. 1: Проморфология. М.: 1-432.
- Берг Л.С. 1977. *Труды по теории эволюции*. Л.: 1-387.
- Бляхер Л.Я. 1976. *Проблемы морфологии животных*. М.: 1-358.
- Догель В.А. 1938. *Сравнительная анатомия беспозвоночных*. Л., 2: 1-400.
- Заварзин А.А. 1986. *Труды по теории параллелизма и эволюционной динамике тканей (к 100-летию со дня рождения)*. Л.: 1-194.
- Ивлев Ю.Ф., Чернова О.Ф. 2005. Теплозащитные свойства волосяного покрова североамериканского дикобраза *Erethizon dorsatum*: влияние иглоподобных образований на теплопередачу // *Докл. Акад. наук* **403**, 5: 706-709.
- Ильяшенко В.Ю. 2006. Независимое происхождение трихоптиля и неоптиля в оперении птиц // *Докл. Акад. наук* **411**, 4: 1-4.

- Иорданский Н.Н. 2001. *Эволюция жизни*. М.: 1-425.
- Курочкин Е.Н. 1982. Новый отряд птиц из нижнего мела Монголии // *Докл. АН СССР* **282**, 2: 452-455.
- Курочкин Е.Н. (2001) 2013. Новые идеи о происхождении и ранней эволюции птиц // *Рус. орнитол. журн.* **22** (874): 1149-1168.
- Курочкин Е.Н. 2004. Четырёхкрылый динозавр и происхождение птиц // *Природа* **5**: 3-12.
- Курочкин Е.Н. 2006. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // *Зоол. журн.* **85**, 3: 283-297.
- Матвеев Б.С. 1932. Об эволюции кожных покровов позвоночных путём эмбриональных изменений // *Зоол. журн.* **24**, 2: 39-54.
- Матвеев Б.С. 1945. О соотношении между скелетообразующей и железистой функциями кожи рыб в онтогенезе и филогенезе // *Докл. АН СССР* **49**, 7: 549-552.
- Матвеев Б.С. 1949. О происхождении чешуйчатого покрова и волос у млекопитающих // *Зоол. журн.* **28**, 1: 59-70.
- Мейен С.В. (1975) 2014. Проблема направленности эволюции // *Рус. орнитол. журн.* **23** (1029): 2311-2349.
- Северцов А.Н. 1949. *Морфологические закономерности эволюции*. Собр. соч. Т. 5. М.; Л.: 1-536.
- Северцов А.С. 1987. *Основы теории эволюции*. М.: 1-320.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф. 1994. Кожные железы птиц: морфология, функционирование // *Структура, рост и некоторые аспекты гормональной регуляции развития специфических желёз*. М.: 76-111.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф. 2001. *Кожные железы млекопитающих*. М.: 1-648.
- Соколов В.Е., Скурат Л.Н., Степанова Л.В. и др. 1988. *Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих*. М.: 1-279.
- Соколов В.Е., Котова Е.И., Чернова О.Ф. 1994. *Кожные железы рептилий (Reptilia)*. М.: 1-91.
- Татаринов Л.П. 1976. *Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики*. М.: 1-252.
- Филатов Д.П. 1943. Механика развития как метод изучения некоторых вопросов эволюции // *Журн. общ. биол.* **4**, 1: 28-61.
- Чернова О.Ф. 1996. *Железы наружных покровов в эволюции Chordata*. Дис. ... докт. биол. наук. М.: 1-2523 (рукопись).
- Чернова О.Ф. 2005а. Полиморфизм архитектоники дефинитивных покровных перьев // *Докл. Акад. наук* **405**, 2: 280-285.
- Чернова О.Ф. 2005б. Новый пример морфологической конвергенции: сходство архитектоники волоса и пера // *Докл. Акад. наук* **405**, 3: 425-429.
- Чернова О.Ф. 2006а. *Архитектоника волос и её диагностическое значение*. М.: 1-81.
- Чернова О.Ф. 2006б. Эволюционные аспекты полиморфизма волос // *Изв. РАН. Сер. биол.* **1**: 52-62.
- Чернова О.Ф., Целикова Т.Н. 2004. *Атлас волос млекопитающих*. М.: 1-429.
- Чернова О.Ф., Ильяшенко В.Ю., Перфилова Т.В. 2006. *Архитектоника пера и её диагностическое значение*. М.: 1-100.
- Шаров А.Г. 1970. Своеобразная рептилия из нижнего триаса Ферганы // *Палеонтол. журн.* **1**: 127-130.
- Шмальгаузен И.И. 1969. *Проблемы дарвинизма*. 2-е изд. Л.: 1-494.
- Alibardi L. 1996. Scale morphogenesis during embryonic development in the lizard, *Anolis lineatopus* // *J. Anat.* **188**: 713-725.
- Alibardi L. 2002. Keratinization and lipogenesis in epidermal derivatives of the Zebrafish, *Taeniopygia guttata castanotis* (Aves, Passeriformes, Ploceidae) during embryonic development // *J. Morphol.* **251**: 294-308.



- Alibardi L. 2003. Adaptation to the land: The skin of reptiles in comparison to that of amphibians and endotherm amniotes // *J. Exp. Zool. Part B. Mol. Dev. Evol.* **298B**, 1: 12-41.
- Barrandon Y. 2003. Development biology: A hairy situation // *Nature* **422**: 272-273.
- Biology of the integument*. 1986. Vertebrates. Vol. 2 / Bereiter-Hahn J., Matoltsy A.G., Richards K.S. B. (eds.). Springer-Verlag: 1-855.
- Botchkarev V.A., Paus R. 2003. Molecular biology of hair morphogenesis: Development and cycling // *J. Exp. Zool. Part B. Mol. Dev. Evol.* **298B**, 1: 164-180.
- Brush A.H. 2000. Evolving a protofeather and feather diversity // *Amer. Natur.* **40**, 4: 631-639.
- Chang Ch.-H., Jiang T.-X., Lin C.-M. *et al.* 2004a. Distinctive phenotypes generated by WNT member misexpression during hierarchical morphogenesis of dermis, skin regions and individual feather // *Mech. Develop.* **121**: 157-171.
- Chang Ch.-H., Yu M., Wu P. *et al.* 2004b. Sculpting skin appendages out of epidermal layers via temporally and spatially regulated apoptotic events // *J. Invest. Dermatol.* **122**: 1348-1355.
- Chen P., Dong Z., Zhen S. 1998. An exceptionally well preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China // *Nature* **391**: 147-152.
- Chiappe L.M., Dyke G.J. 2002. The Mesozoic radiation of birds // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **33**: 91-124.
- Chodankar P., Chang C.H., Yue Z. *et al.* 2003. Shift of localized grow zones contributes to skin appendage morphogenesis: Role of the Wnt/beta-catenin pathway // *J. Invest. Dermatol.* **120**: 20-26.
- Chuong Ch.-M., Homberger D.G. 2003. Development and evolution of the amniote integument: Current landscape and future horizon // *J. Exp. Zool. Part B. Mol. Dev. Evol.* **298B**, 1: 1-11.
- Chuong Ch.-M., Chodankar R., Widelitz R.B., Jiang T.-X. 2000. Evo-devo of feathers and scales: Building complex epithelial appendages // *Curr. Opin. Genet. Dev.* **10**: 449-456.
- Chuong Ch.-M., Hou L., Chen P.Y. *et al.* 2001. Dinosaur's feather and chicken's tooth? Tissue engineering of the integument // *Eur. J. Dermatol. and Gen.* **10**: 286-292.
- Chuong Ch.-M., Wu P., Zhang Fu-Ch. *et al.* 2003. Adaptation to the sky: Defining the feather with integument fossils from Mesozoic China and experimental evidence from molecular laboratories // *J. Exp. Zool. Part B. Mol. Dev. Evol.* **298B**, 1: 42-56.
- Cohen J. 1964. Transplantation of hair papillae // *Symp. Zool. Soc. London* **12**: 83-96.
- Cohen J. 1969. Dermis, epidermis and dermal papilla interaction // *Advan. Biol. Skin* **9**: 1-18.
- Danforth C.H. 1925. Hair and its relation to questions of homology and phylogeny // *Amer. J. Anat.* **36**: 47-68.
- Dhouailly D., Sun T.T. 1989. The mammalian tongue filiform papillae: A theoretical model for primitive hair // *Trends in human hair growth and Alopecia research* / Neste D., La-Capelle J.M., Antoine J.L. (eds.). Boston: 29-34.
- Dhouailly D., Olivera-Martinez I., Fliniaux I., Missier S., Viallet J.P., Thelu J. 2003. Skin field formation: Morphogenetic events // *Int. J. Dev. Biol.* **48**, 2/3: 85-91.
- Ede D.A., Hinchcliffe J.R., Mees H.C. 1971. Feather morphogenesis and feather pattern in normal and talpid<sup>3</sup> mutant chick embryos // *J. Embryol. Exp. Morphol.* **25**: 65-84.
- Ellias H., Bortner S. 1957. On the phylogeny of hair // *Amer. Mus. Novit.* **1820**: 1-15.
- Feduccia A., Lingham-Soliar T., Hinchcliffe R.J. 2005. Do feathers dinosaurs exist? Testing the hypothesis on neontological and paleontological evidence // *J. Morphol.* **266**, 2: 125-166.
- Ferraris C., Chevalier G., Favier B. *et al.* 2000. Adult corneal epithelium basal cells possess the capacity to activate epidermal, pilosebaceous and sweat gland genetic programs in response to embryonic dermal stimuli // *Development* **127**: 5487-5495.
- Fossil birds of China*. 2003 / Hou L.H., Chuong Ch.-M., Yang A. *et al.* (eds.). Yunan Science and Technology Press: 1-234.



- Funchs E. 1995. Keratins and the skin // *Ann. Rev. Cell. Dev. Biol.* **11**: 123-153.
- Gat U., DasGupta R., Degenstein E., Fuchs E. 1998. De Novo hair follicle morphogenesis and hair tumors in mice expressing a truncated beta-catenin in skin // *Cell* **95**: 605-614.
- Gill F.B. 1994. *Ornithology*. 2nd ed. New York: 1-766.
- Gregg K., Wilton S.D., Parry D.A., Rogers G.E. 1984. A comparison of genomic coding sequences for feather and scale keratins: Structural and evolutionary implication // *EMBO J.* **3**: 175-178.
- Hardy M.H. 1992. The secret life of hair follicle // *Trends Genet.* **8**: 55-61.
- Harris M.P., Fallon J.F., Prum R.O. 2002. Shh-Bmp2 signalling module and the evolutionary origin and diversification of feathers // *J. Exp. Zool. Mol. Dev. Evol.* **294**: 160-176.
- Hou L.H., Zhou Z.H., Martin L.D., Feduccia A. 1995. A beaked bird from the Jurassic of China // *Nature* **377**: 616-618.
- Jamora C., DasGupta R., Kocieniewski P., Fuchs E. 2003. Links between signal transduction, transcription and adhesion in epithelial bud development // *Nature* **422**: 317-322.
- Ji Q., Currie Ph.J., Norell M.A., Ji Sh.-A. 1998. Two feathered dinosaurs from northeastern China // *Nature* **393**: 753-761.
- Ji Q., Narell M.A., Gao K.Q. *et al.* 2001. The distribution of integumentary structures in a feathered dinosaur // *Nature* **410**: 1084-1088.
- Jiang T.-X., Widelitz R.D., Shen W.-M. *et al.* 2004. Integument pattern formation involves genetic and epigenetic controls: Feather arrays stimulated by digital hormones // *Int. J. Dev. Biol.* **48**: 117-135.
- Johnston B., Rose J., 1999. Role of prolactin in regulating the onset of winter fur growth in mink (*Mustela vison*): A re-consideration // *J. Exp. Zool.* **284**, 4: 437-444.
- Jones T.D., Ruben J.A., Martin L.D. *et al.* 2000. Nonavian feathers in a Late Triassic archosaur // *Science* **288**: 2202-2205.
- Jung H.S., Oropeza V., Thesleff I. 1999. Shh, Bmp-2, Bmp-4 and Fgf 8 are associated with initiation and patterning of mouse tongue papillae // *Mech. Dev.* **81**: 179-182.
- Kemp T.S. 1982. *Mammal-like reptiles and the origin of mammals*. New York: 1-363.
- Kundrat M. 2004. When did theropods become feathered? Evidence for Pre-*Archaeopteryx* feathery appendages // *J. Exp. Zool. Part B. Mol. Dev. Evo.* **302B**: 355-364.
- Lane E.B., Wilson C.A., Hughes B.R., Leigh I.M. 1991. Stem cells in hair follicles. The molecular and structural biology of hair // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **642**: 197-213.
- Langbein L., Rogers M.A., Winter H. *et al.* 1999. The catalog of human hair keratins. I. Expression of the nine type I members in the hair follicle // *J. Biol. Chem.* **274**: 19874-19884.
- Langbein L., Rogers M.A., Winter H. *et al.* 2001. The catalog of human hair keratins. II. Expression of the six type II members in the hair follicle and the combined catalog of human type I and II keratins // *J. Biol. Chem.* **276**: 35123-35132.
- Lingham-Soliar Th. 2003. The dinosaurian origin of feathers: Perspectives from dolphin (Cetacea) collagen fibers // *Naturwiss.* **90**: 563-567.
- Lucas A.M., Stettenheim P.R. 1972. Avian anatomy. Integument // *Agric. Handbook*. Forest Serv. U.S. Parts 1, 2. Washington, **362**: 1-626.
- Maderson P.F.A. 1972. When? Why? And how? Some speculations on the evolution of the vertebrate integument // *Amer. Zool.* **12**, 1: 159-171.
- Maderson P.F.A. 2003. Mammalian skin evolution: A re-evaluation // *Exp. Dermatol.* **12**: 233-236.
- Martin L.D. 2004. A basal archosaurian origin of birds // *Acta Zool. Sinica* **50**, 6: 978-990.
- Mayer G., Peters D.S., Plodowski G., Vogel O. 2002. Bristle-like integumentary structures at the tail of the horned dinosaur *Psittacosaurus* // *Naturwiss.* **89**, 8: 361-365.
- Matsuzaki T., Yoshizato K. 1998. Role of hair papilla cells on induction and regeneration processes of hair follicles // *Wound Repair Regen.* **6**: 524-530.

- Meng J., Wyss A.R. 1997. Multituberculate and other mammal hair recovered from Paleogene excreta // *Nature* **385**: 712-714.
- Meng J., Hu Ya., Wang Yu. *et al.* 2006. A Mesozoic gliding mammals from northeastern China // *Nature* **444**: 889-893.
- Merill B.J., Gat U., Dasgupta R., Funchs E. 2001. Tcf3 and Left1 regulate lineage differentiation of multipotent stem cells in skin // *Genes Dev.* **15**: 1688-1705.
- Montagna W., Parakkal P.F. 1974. *The structure and function of skin*. New York; London: 1-433.
- Noveen A., Hartenstein V., Chuong C.-M., 1998. Gene net-works and supernetworks: Evolutionary conserved gene interaction // *Molecular Basis of Epithelial Appendage Morphogenesis*. Austin, Texas, **2**: 371-391.
- Olivera-Martinez I., Viallet J.P., Machon F. *et al.* 2004. The different steps of skin formation in vertebrates // *Int. J. Dev. Biol.* **48**: 107-115.
- Padian K. 1998. When is a bird not a bird? // *Nature* **393**: 729.
- Padian K., Qiang Ji, Shu-an Ji 2001. 10. Feathered dinosaurs and origin of flight // *Mesozoic vertebrate life* / Tanke D.H., Carpenter K. (eds.). Bloomington: 117-135.
- Prum R.O., Brush A.H., 2002. The evolutionary origin and diversification of feathers // *Quarter. Rev. Biol.* **77**, 3: 261-295.
- Prum R. O., Dyck J. 2003. A hierarchical model of plumage: Morphology, development and evolution // *J. Exp. Zool. Part B. Mol. Dev. Evol.* **298B**, 1: 73-90.
- Plikus M., Wang W.-P., Liu J. *et al.* 2004. Morphoregulation of ectodermal organs: Integument pathology and phenotypic variations in K14-Noggin engineered mice through modulation of bone morphogenetic protein pathway // *Amer. J. Pathol.* **164**: 1099-1114.
- Quay W. 1972. Integument and the environment: Glandular composition, function, and evolution // *Amer. Zool.* **12**, 1: 95-108.
- Regal P.J. 1975. The evolutionary origin of feathers // *Quarter. Rev. Biol.* **50**: 35-66.
- Rochat A., Kobayashi K., Barrandon Y. 1994. Location of stem cells of human hair follicles by clonal analysis // *Cell* **76**: 1063-1073.
- Rowe T. 1988. Definition, diagnosis and origin of Mammalia // *J. Vert. Paleontology* **8**: 241-264.
- Ruben J.A., Jones T.D. 2000. Selective factors associated with the origin of fur and feathers // *Amer. Zool.* **40**: 585-596.
- Sawyer R.H., Knapp L.W. 2003. Avian skin development and the evolutionary origin of feathers // *J. Exp. Zool. Part B. Mol. Dev. Evol.* **298B**, 1: 57-72.
- Sawyer R.H., Salvatore B.A., Potylick T.T. *et al.* 2003a. Origin of feathers: Feather beta ( $\beta$ ) keratins are expressed in discrete epidermal cell populations of embryonic scutate scales // *J. Exp. Zool. Part B. Mol. Dev. Evol.* **295B**, 1: 12-24.
- Sawyer R.H., Washington L.D., Salvatore B.A. *et al.* 2003b. Origin of archosaurian integumentary appendages: The bristles of the Wild Turkey beard express feather-type  $\beta$ -keratins // *J. Exp. Zool. Part B. Mol. Dev. Evol.* **297B**, 1: 27-34.
- Schweitzer M.H., Watt J.A., Avci R., Knapp L., Chiappe L., Norell M., Marshall M. 1999. Beta-keratin specific immunological activity in feather-like structures of the cretaceous alvarezsaurid, *Shuvuuia deserti* // *J. Exp. Zool.* **285**, 2: 146-157.
- Sharpe P.T. 2001. Fish scale development: Hair today, teeth and scales yesterday? // *Current Biology* **11**: R751-2.
- Spearman R.I.C., Hardy J.A. 1985. Integument // *Form and function in birds*. Acad. Press: 1-56.
- Stem cells: Their identification and characterization*, 1983 / Potter C.S. (eds.). Edinburgh etc.: 1-633.
- Stettenheim P. 1973. The bristles of birds // *Living bird* **12**: 201-234.
- Stettenheim P. 1976. Structural adaptations in feathers // *Proc. 16th Int. Ornithol. Congr.* Canberra: Austral. Acad. Sci. **16**: 385-401.

- Sumida S.S., Brochut Ch.A. 2002. Phylogenetic context for the origin of feathers // *Amer. Zool.* **40**, 4: 486-503.
- Tanaka S., Kato Y. 1983. Epigenesis in developing avian scales. II. Cell proliferation in relation to morphogenesis and differentiation in the epidermis // *J. Exp. Zool.* **225**: 271-283.
- Taylor G., Lehrer W.S., Jensen P.J. *et al.* 2000. Involvement of follicular stem cells in forming not only the follicle but also the epidermis // *Cell* **102**: 451-461.
- Thibaut S., Collin C., Langbein L. *et al.* 2003. Hair keratin pattern in human follicles growth in vitro // *Exp. Dermatol.* **12**: 160-164.
- Wake M.H. (ed.) 1979. *Hyman's comparative vertebrate anatomy*. 3rd ed. Chicago: 1-795.
- Widelitz R.B., Jiang T.X., Yu M. *et al.* 2003. Molecular biology of feather morphogenesis: A testable model for Evo-Devo research // *J. Exp. Zool. Part B. Mol. Dev. Evol.* **298B**, 1: 109-122.
- Wu P., Chuong Ch.-M. 2000. Developmental biology of skin appendages // *Hair Biol. and Disorders: Research, Pathol., Management* / Camacho F., Randall V.A., Price V.H. (eds.). Martin Dunitz Publ.: 17-37.
- Wu P., Hou L., Plikus M. *et al.* 2004. Evo-Devo of amniote integuments and appendages // *Int. J. Dev. Biol.* **48**: 249-270.
- Xu X., Zhang F. 2005. A new maniraptoran dinosaur from China with long feathers on metatarsus // *Naturwiss.* **92**: 173-177.
- Xu X., Tang Zh.-L., Wang X.-L. 1999. A therizinosauroid dinosaur with integumentary structures from China // *Nature*. Reg. № 785998.
- Xu X., Zhou Zh., Wang X. 2000. The smallest known non-avian theropod dinosaur // *Nature* **408**: 705-708.
- Xu X., Zhou Zh.-he, Prum R.O. 2001. Branched integumental structures in *Sinornithosaurus* and the origin of feathers // *Nature* **410**: 200-204.
- Xu X., Norell M.A., Kuang X. *et al.* 2004. Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids // *Nature* **341**: 680-683.
- Yu M., Wu P., Widelitz R.B., Chuong Ch.-M. 2002. The morphogenesis of feathers // *Nature* **420**: 308-312.
- Yu M., Yue Zh., Wu P., Wu D.-Y. *et al.* 2004. The developmental biology of feather follicles // *Int. J. Dev. Biol.* **48**: 181-191.
- Yue Zh., Jiang T.-X., Widelitz R.B., Chuong Ch.-M. 2005. Mapping stem cell activities in the feather follicle // *Nature* **438**: 1026-1029.
- Yue Zh., Jiang T.-X., Widelitz R.B., Chuong Ch.-M. 2006. Wnt3a gradient converts radial bilateral feather symmetry via topological arrangement of epitelia // *PNAS* **103**, 4: 951-955.
- Zhang F., Zhou Zh. 2000. A primitive Enantiornithine bird and the origin of feathers // *Science* **290**: 1955-1958.
- Zhou Zh.-He, Wang X.-L. 2000. A new species of *Caudioteryx* from the Yixian formation of Liaoning, Northeast China // *Verteb. Palaeontologica* **38**, 4: 111-127.
- Zhou Zh., Barrett P.M., Hitton J. 2003. An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem // *Nature* **6925**: 807-814.



## О разнообразии мест устройства гнёзд у сизой чайки *Larus canus* в Архангельске и пригородах

В.А.Андреев

Валерий Аркадьевич Андреев. Северный (Арктический) федеральный университет. Набережная Северной Двины, д. 17, Архангельск, 163002, Россия. E-mail: valerianandreev54@gmail.com

Поступила в редакцию 13 ноября 2018

Сизая чайка *Larus canus* – один из обычных гнездящихся видов Архангельска и его пригородной зоны. В некоторые годы отдельные особи остаются здесь на зимовку (Андреев 2007). Сизая чайка отличается высокой экологической пластичностью в выборе мест обитания, способов гнездования и объектов питания.

За многие годы наблюдений в Архангельске и его пригородной зоне мной найдены 258 гнёзд сизой чайки, из них 196 были обследованы: измерены и описаны яйца, птенцы, сами гнёзда. Большинство найденных гнёзд располагались в обычных для гнездования этого вида биотопах пригородной зоны: на пойменных и суходольных лугах, островах разных типов и размеров, болотах и т.п. (рис. 1).

В местах, посещаемых людьми, гнёзда сизых чаек как правило располагались в недоступных или труднодоступных для человека (и четвероногих хищников) местах: на болотах, островах различных водоёмов, на ветвях прибрежных кустарников, в частности на ивах *Salix* sp. (рис. 2, 3). О гнёздах сизой чайки на деревьях и кустарниках упоминалось в литературе неоднократно (Бианки 1967; Виксне 1978; Кречмар и др. 1978; Дегтярёв, Ларионов 1981; Юдин, Фирсова 1988; Обухова, Покровская 1997; Черенков и др. 2014; Шепель, Матвеева 2014; Храбрый, Занин 2018; Столярова 2018; и др.).

В безлюдных или мало посещаемых людьми местах гнёзда располагались относительно доступно, например, на лугах (рис. 1а,б).

На протяжении нескольких лет сизые чайки устраивали гнёзда на горизонтальной развилке крупных ветвей ивы, растущей на берегу протоки Северной Двины, на высоте более 2.5 м от поверхности воды (рис. 2). Птицы проявляли в данном случае строгий гнездовой консерватизм (Андреев 2011), хорошо известный для этого вида (Юдин, Фирсова 1988). В первый раз я нашёл гнездо чаек на этой иве 25 мая 2007, в гнезде находилось 3 яйца. К дню фотосъёмки 11 июня 2007 в гнезде осталось 2 яйца. В последующие годы в этой развилке сизые чайки также строили гнёзда, которые иногда (в 2009, 2010 годах) разоряли серые вороны *Corvus cornix* или другие враги. Гнёзда на этой иве были обследованы мной в 2007, 2008, 2012 и 2014 годах.





Рис. 1. Гнёзда сизой чайки *Larus canus* на лугах (а – 12 июня 2008; б – 30 мая 2009), болоте (в – 23 мая 2009), островах (г – 25 мая 2015; д – 16 мая 2017; е – 28 мая 2015). Пригородная зона Архангельска. Фото автора.

В 2012 году мною найдено гнездо сизой чайки, расположенное на ветвях старой ивы на противоположном берегу той же протоки Северной Двины (рис. 3).

Наряду с естественными биотопами, сизая чайка гнездится и в антропогенном ландшафте, в том числе в центре города Архангельска (на улице Свободы в районе пересечения с проспектом Ломоносова).





Рис. 2. Гнёзда сизой чайки *Larus canus* в развилке ветвей ивы в пригородной зоне Архангельска (а – 11 июня 2007; б – 10 июня 2008; в – 11 июня 2014; г – 13 июня 2008). Фото автора.



Рис. 3. Гнездо сизой чайки *Larus canus* на иве. 14 июня 2012. Фото автора.



Рис. 4. Гнёзда сизой чайки *Larus canus* на крыше деревянного сарая в окрестностях Архангельска. Биостанция САФУ. 3 июня 2016 (слева), 22 мая 2017 (справа). Фото автора.

По способу и месту расположения гнёзд сизой чайки в антропогенном ландшафте можно выделить несколько стереотипов.

Гнёзда, расположенные на крышах зданий и других сооружений. Независимо от вида территории (городская, пригородная) сизые чайки устраивают гнёзда на крышах следующих типов зданий и сооружений: 1) одно или двухэтажных гаражей на окраине города; 2) деревянных сараев в городе и пригородной зоне; 3) одноэтажных деревянных домов на окраине города; 4) пятиэтажного дома в центре Архангельска.

На крышах гаражей в разных частях города Архангельска и пригородной зоны были найдены три гнезда сизой чайки. На деревянном сарае в пригородной зоне Архангельска на территории биостанции Северного арктического федерального университета (САФУ) (рис. 4) сизые чайки строили гнездо три года подряд (2016, 2017 и 2018), причём в 2017 и 2018 годах гнездо разорялось.



Рис. 5. Гнездо сизой чайки *Larus canus* на крыше деревянного сарая в центре Архангельска. 15 мая 2018 (слева), 7 июня 2018 (справа). Фото автора.



Рис. 6. Гнездо сизой чайки *Larus canus* на крыше деревянного одноэтажного дома в окрестностях Архангельска. 11 июня 2016. Фото автора.



На деревянном сарае в центре Архангельска сизые чайки построили гнездо впервые в 2018 году (рис. 5). В течение трёх последних лет подряд (с 2016 по 2018) чайки устраивали гнездо на крыше одноэтажного жилого дома на окраине Архангельска, располагая его на лестнице, лежащей на крыше (рис. 6).

В мае 2017 года в центре Архангельска сизые чайки построили гнездо на крыше 5-этажного жилого кирпичного дома. Повторно на крыше этого дома чайки гнездились и в 2018 году.

О гнёздах сизой чайки, построенных на крышах зданий и разных сооружениях есть многочисленные упоминания в литературе (Галченков 1996; Зиновьев и др. 2012; Зубакин 2014; Ковалёв 2013; Михалёва 1997; Резанов, Резанов 2005; Храбрый 2015; Шергалин 2009; Cramp 1971; Monaghan, Coulson 1977; и др.).



Рис. 7. Гнёзда сизой чайки *Larus canus* на остатке деревянной сваи на болоте с открытой водой в пригородной зоне г. Архангельска (а – 30 мая 2008; б – 27 мая 2009; в – 16 мая 2012; г – 15 июня 2009). Фото автора.

Гнёзда, расположенные на сваях и столбах. В разных частях пригородной зоны и в городе сизые чайки располагали гнёзда на следующих остатках деревянных свай, деревянных и железобетонных столбов и т.п. сооружениях: 1) на отдельном столбе (остаток деревянной сваи), стоящем в воде в пригородном лесу; 2) на остатке сваи разрушенного причала, стоящей в протоке Северной Двины среди других остатков



свай; 3) на «столбе» из компактного пучка спиленных ив на берегу мелиоративной канавы; 4) на железобетонном столбе освещения в центре города; 5) на железобетонном сооружении (столбе) в пригородной зоне Архангельска.

На отдельно стоящем в воде остатке деревянной сваи высотой 1 м в пригородном лесу сизые чайки устраивали гнёзда в течение нескольких лет подряд: с 2008 по 2013 (рис. 7), в 2010 и 2011 годах гнёзд на этом «пне» я не находил. А гнездо сизой чайки, найденное мной здесь 11 мая 2013 при повторном осмотре 15 мая оказалось разрушенным, а яйца разбитыми. Интересно, что основной фон окраски одного из трёх яиц кладки всегда (каждый год) оказывался заметно светлее, чем у двух других яиц. Можно предположить, что в строительстве гнезда и откладке яиц в течение этих лет участвовала одна и та же самка.

На остатке деревянной сваи от причала, стоящей в протоке Северной Двины в пригородной зоне, на высоте более 2 м от поверхности воды сизые чайки гнездились в течение 5 лет (2014-2018) (рис. 8).

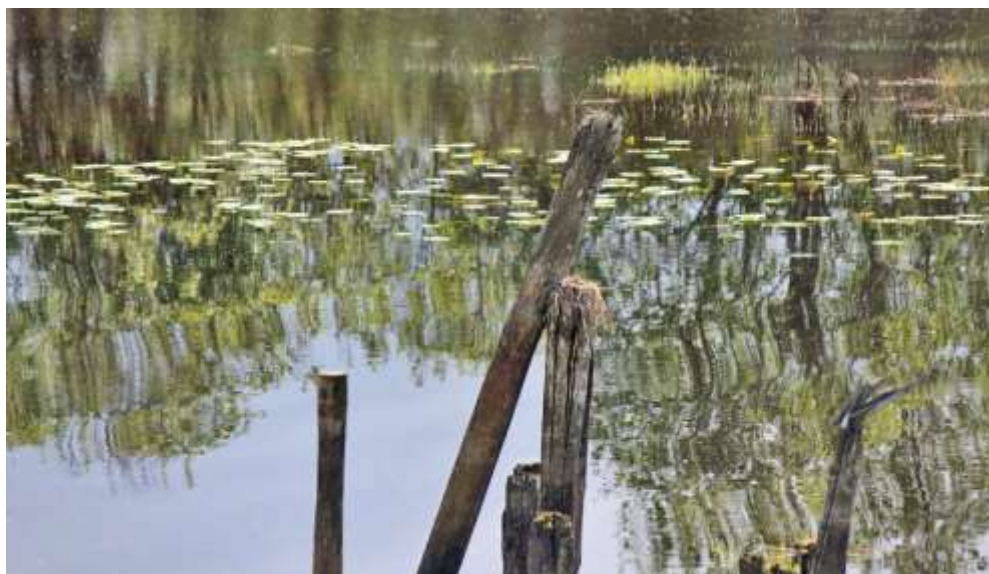


Рис. 8. Гнездо сизой чайки *Larus canus* с птенцами на старой деревянной свае в протоке Северной Двины. 11 июня 2016. Фото автора.

Гнездо сизой чайки на спиленных стволах ивы на краю мелиоративной канавы на высоте 1.2 м от земли я нашёл 6 июня 2005. В гнезде находилась кладка из 3 яиц.

19 мая 2018 в центре Архангельска в пара сизых чаек закончила строительство гнезда на вершине железобетонного столба уличного освещения на высоте 8 м от земли (рис. 9). Однако через 8 дней гнездо упало при сильным ветре. 31 мая 2018 в пригородной зоне я нашёл гнездо сизой чайки на железобетонной конструкции на высоте 3.5 м от земли (рис. 10). Самка насиживала кладку из 3 яиц.

Гнездование сизой чайки на различных столбах, торцах пней, сломанных вершинах деревьев, торчащих из воды пнях неоднократно

описывалось в литературе (Сотников 2002; Черенков и др. 2014; Шепель, Матвеева 2014; Юдин, Фирсова 1988; и др.).



Рис. 9. Гнездо сизой чайки *Larus canus* на бетонном столбе в центре Архангельска. 20 мая 2018 (слева), 25 мая 2018 (справа). Фото автора.



Рис. 10. Гнездо сизой чайки *Larus canus* на бетонном сооружении в пригородной зоне Архангельска. 31 мая 2018. Фото автора.

Гнёзда, расположенные на необычных субстратах антропогенного происхождения. К необычным субстратам антропогенного происхождения для постройки гнёзд я отношу следующие: 1) кучи строительного мусора в центре города; 2) кучи хвороста (срубленных кустов ив) по



берегам мелиоративных канав на осушаемых пойменных лугах пригородной зоны; 3) компостные кучи на садово-огороднических участках; 4) стога или валки сена (соломы) на островных лугах. Сизые чайки устраивали гнёзда и на других необычных субстратах антропогенного происхождения – на высоких штабелях дров, плавающих брёвнах (Сотников 2002), куче деревянных ящиков (Шергалин 2009).

На куче строительного мусора рядом с котлованом с водой в центре Архангельска гнездо сизой чайки я нашёл 7 июня 2018 (рис. 11).



Рис. 11. Гнездо сизой чайки *Larus canus* на куче строительного мусора в центре Архангельска. 15 июня 2018/ Фото автора.



Рис. 12. Молодые сизые чайки *Larus canus*, покинувшие гнездо. Центр Архангельска. 13 июля 2018. Фото автора.

Гнездование сизой чайки на кучах хвороста, стогах и валках сена на пойменных и сенокосных лугах в пригородной зоне Архангельска, а также на компостных кучах в садово-огородных товариществах мы отмечали последних 12-16 лет, когда здесь найдено и описано 6 гнёзд.

Гнёзда сизой чайки на железобетонном столбе, крышах 5-этажного дома и деревянного сарая, а также на куче строительного мусора в центре города в мае-июне 2018 года находились на площади 0.7 га рядом с котлованом, вырытым для строительства здания и заполненным водой. Строительство было заморожено более 10 лет назад, и огороженная территория стройки пустовала и не посещалась людьми. Наличие водоёма в районе гнездового участка – непременным условие для гнездования сизой чайки. Поэтому почти все гнёзда были построены на водоёмах или недалеко от них, в том числе и в центре города.

Из четырёх гнёзд сизых чаек, построенных в центре Архангельска в 2018 году, одно упало со столба в начале кладки. Историю оставшихся полностью проследить не удалось, однако 13 июля в районе гнёзд я нашёл крупных, ещё не летающих молодых чаек (рис. 12).

#### Литература

- Андреев В.А. 2007. *Систематический каталог птиц г. Архангельска и пригородной зоны*. Архангельск: 1-35.
- Андреев В.А. 2011. О нетипичном гнездовании некоторых птиц // *Рус. орнитол. журн.* **20** (648): 749-752.
- Бианки В.В. 1967. Кулики, чайки и чистиковые Кандалакшского залива // *Тр. Кандалакшского заповедника* **6**: 1-366.
- Виксне Я.А. 1978. Численность и территориальное размещение гнездовых колоний чайковых птиц в Латвии // *Сообщ. Прибалт. комис. по изуч. миграций птиц* **11**: 76-89.
- Галченков Ю.Д. 1996. Сооружения человека – новое место гнездования сизой чайки в Центральной России // *Биологическое разнообразие Калужской области*. Калуга, **1**: 76-77.
- Дегтярёв В.Г., Ларионов А.Г. 1981. К биологии сизой чайки Лено-Алданского междуречья // *Размещение и состояние колоний околотовных птиц на территории СССР*. М.: 34-35.
- Зиновьев А.В., Виноградов А.А., Логинов С.Б., Емельянова А.А. 2012. Тверь // *Птицы городов России*. СПб.: 462-478.
- Зубакин В.А. 2014. Необычное гнездование чаек и крачек в Московской области в 1998 и 1999 годах // *Рус. орнитол. журн.* **23** (1042): 2720-2724.
- Ковалёв В.А. 2013. О гнездовании сизой чайки *Larus canus* на крышах зданий в Лодейном Поле // *Рус. орнитол. журн.* **22** (947): 3325-3327.
- Кречмар А.В., Андреев А.В., Кондратьев А.Я. 1978. *Экология и распространение птиц на Северо-Востоке СССР*. М.: 1-196.
- Михалёва Е.В. 1997. Гнездование сизой чайки *Larus canus* на крышах зданий на Валаамском архипелаге (Ладожское озеро) // *Рус. орнитол. журн.* **6** (30): 20-22.
- Обухова Н.Ю., Покровская И.В. 1997. Гнездование сизой чайки *Larus canus* в вороньем гнезде на реке Пур (Западная Сибирь) // *Рус. орнитол. журн.* **6** (10): 22
- Резанов А.Г., Резанов А.А. 2005. Гнездование сизой чайки *Larus canus* на крышах жилых зданий на южном берегу Кольского полуострова // *Рус. орнитол. журн.* **14** (291): 558-560.

- Сотников В.Н. 2002. Сизая чайка – *Larus canus* Linnaeus, 1758 // *Птицы Кировской области и сопредельных территорий*. Киров, 1, 2: 259-268.
- Столярова И.В. 2018. Гнездование сизой чайки *Larus canus* на дереве в Екатерининском парке города Пушкина // *Рус. орнитол. журн.* **27** (1638): 3311-3314.
- Храбрый В.М. 2015. *Птицы Петербурга: Иллюстрированный справочник*. СПб.: 1-463.
- Храбрый В.М., Занин С.Л. 2018. Гнездование сизой чайки *Larus canus* на дереве в парке Санкт-Петербурга // *Рус. орнитол. журн.* **27** (1635): 3220-3223.
- Черенков А.Е., Семашко В.Ю., Тertiцкий Г.М. 2014. *Птицы Соловецких островов и Онежского залива Белого моря: материалы и исследования (1983-2013 гг.)*. Архангельск: 1-414.
- Шепель А.И., Матвеева Г.К. 2014. Сизая чайка – *Larus canus* L., 1758 // *Птицы города Перми*. Пермь: 138-140.
- Шергалин Е.Э. 2009. Нетипичное гнездование сизой чайки *Larus canus* на аэродроме Таллин // *Рус. орнитол. журн.* **18** (528): 2082-2083.
- Юдин К.А., Фирсова Л.В. 1988. Сизая чайка – *Larus canus* Linnaeus, 1758 // *Птицы СССР. Чайковые*. М.: 182-199.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2018, Том 27, Экспресс-выпуск **1696**: 5672-5674

## Болотная камышевка *Acrocephalus palustris* – новый вид фауны Российского Дальнего Востока и Приморского края

В.П.Шохрин, Я.А.Редькин

Валерий Павлович Шохрин. ФГБУ Объединенная дирекция Лазовского государственного природного заповедника и национального парка «Зов тигра». Ул. Центральная, д. 56, село Лазо, райцентр, Приморский край, 692980. Россия. E-mail: shokhrin@mail.ru

Ярослав Андреевич Редькин. Зоологический музей Московского государственного университета, ул. Большая Никитская, д. 6, Москва, 125009, Россия. E-mail: yardo@mail.ru

Поступила в редакцию 16 ноября 2018

Болотная, или кустарниковая камышевка *Acrocephalus palustris* (Bechstein, 1798) по распространению типично европейский вид, гнездовая часть ареала которого простирается от Атлантического океана до восточных областей Европейской России и далее на восток до восточных склонов Уральского хребта (Иванов 1976; Степанян 1990). В Западной Сибири болотных камышевок наблюдали в средней части Барабинской степи (Рузский 1946; Пукинский 1969) и в окрестностях Новосибирска (Юдкин 1999; Жуков и др. 2009). В целом, сведения из этого региона очень скудные. Болотная камышевка здесь скорее редка, чем обычна, гнездовые находки единичны. На больших пространствах вид вообще не обнаружен (Рябицев 2001). Есть данные о гнездовании этих птиц в окрестностях Красноярска и в заповеднике «Столбы» (Без-



бородов 1971). Болотная камышевка приводится как обычная гнездящаяся птица Минусинской котловины (Прокофьев 1987), но по другим данным, она здесь редка (Савченко, Байкалов 1996). Локально обитает в Казахстане и на Нижней Сырдарье. Отмечены залёты в Туркмению. Зимует в Юго-Восточной Африке (Иванов 1976; Степанян 1990). На востоке Евразии этот вид ранее не регистрировали.

Впервые для Приморского края 26 сентября 2018 взрослый самец болотной камышевки (см. рисунок) был пойман паутинной сетью на побережье Японского моря в Лазовском заповеднике, в долине реки Просёлочной (43°01' с.ш., 134°07' в.д.).



Взрослый самец болотной камышевки *Acrocephalus palustris*.  
Лазовский заповедник, Река Просёлочная. 26 сентября 2018. Фото В.П.Шохрина

Место отлова располагалось в зарослях полыни, с небольшой примесью тростника и папоротника-орляка. Размеры пойманной птицы, мм: длина крыла 66.0, длина хвоста 54.5, длина цевки 22.0, длина клюва по коньку 11.0, длина клюва от переднего края ноздри 7.9, длина вершины крыла (разница в длине первостепенных и второстепенных маховых) – 19.3. масса тела 12.8 г. Птица была внешне здоровой, подвижной и довольно упитанной (7 баллов из 10). Значительное количество подкожного жира отмечено и при вскрытии.

Авторы выражают благодарность В.Н. Медведеву за изготовление тушки птицы, которая была депонирована в Зоологический музей Московского университета при поддержке гранта Российского научного фонда «Научные основы создания национального

банка-депозитария живых систем» (грант № 14-50-00029). Часть работы, выполненная Я.А.Редькиным, выполнена в рамках государственной темы АААА-А16-116021660077-3 «Таксономический и биохорологический анализ животного мира как основа изучения и сохранения структуры биологического разнообразия».

## Л и т е р а т у р а

- Безбородов В.И. 1971. К орнитофауне заповедника «Столбы» // *Тр. заповедника «Столбы»* 8: 65-69.
- Жуков В.С., Кэри Д.Д., Лидер П.Д., Кеннерли П.Р., Балацкий Н.Н. 2009. Бледная ласточка и болотная камышевка в Новосибирской области // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург, 14: 53-55.
- Прокофьев С.М. 1987. Орнитофауна Минусинской котловины и её изменения за 80 лет // *Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири*. М.: 151-172.
- Пукинский Ю.Б. 1969. Воробьиные птицы естественных ландшафтов Барабинской низменности // *Вопросы экологии и биоценологии* 8: 62-78.
- Рузский М.Д. 1946. Зоодинамика Барабинской степи // *Тр. Томск. ун-та* 97: 36-77.
- Рябицев В.К. 2001. *Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: Справочник-определитель*. Екатеринбург: 1-608.
- Савченко А.П., Байкалов А.Н. 1996. Малочисленные и редкие воробьиные юга Приенисейской Сибири // *Проблемы заповедного дела Сибири: Материалы межрегион. науч.-практ. конф.* Шушенское: 144-147.
- Степанян Л.С. 1990. *Конспект орнитологической фауны СССР*. М.: 1-728.
- Юдкин В.А. (1999) 2011. Залёт болотной камышевки *Acrocephalus palustris* в Новосибирск // *Рус. орнитол. журн.* 20 (622): 31.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2018, Том 27, Экспресс-выпуск 1696: 5674-5675

## О залётах египетской цапли *Bubulcus ibis* и выпи *Botaurus stellaris* в Якутии

Н.В.Сафонова, М.В.Владимирцева

Наталья Владимировна Сафонова. Государственное бюджетное учреждение Республиканский зоопарк «Орто-Дойду» Министерства охраны природы Республики Саха (Якутия).

Улица Свердлова, д. 14, Якутск, Республика Саха (Якутия), 677005, Россия

Мария Всеволодовна Владимирцева. Федеральное государственное учреждение науки Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН. Проспект Ленина, д. 41, Якутск, 677980, Россия. E-mail: sib-ykt@mail.ru

Поступила в редакцию 15 ноября 2018

Залетевшая египетская цапля *Bubulcus ibis* наблюдалась в селе Хаптагай в Якутии (61°46'39" с.ш., 129°47'09" в.д.) в период с 25 мая по первую половину июня 2017 года. Одиночная птица появилась во дворе жилого дома и постоянно держалась вблизи коров, обнаруживая, таким образом, специфичные виду наклонности, отражённые в её научном названии (известно, что египетская цапля часто сопровождает па-



сущийся крупный рогатый скот – Джамирзоев 2011; Резанов, Резанов 2013). На протяжении XX века египетская цапля расширяла свой ареал, известны её залёты далеко за пределы основного ареала (Voisin 1991; Джамирзоев 2011).

Появление большой выпи *Botaurus stellaris* зарегистрировано близ посёлка Чокурдах (70°31'01" с.ш., 147°45'27" в.д.) Аллаиховского района Республики Саха в конце августа 2018 года. Птица отмечена сидящей на обрывистом берегу реки Индигирки. В Якутии этот вид распространён в южной и центральной части, на Лено-Амгинском междуречье многочислен; его проникновение на север отмечалось ранее несколько севернее 65°с.ш. (Дегтярёв 2007). К.А.Воробьёв (1963) упоминает, что лишь по реке Яна выпь доходит до 68-й параллели.

#### Л и т е р а т у р а

- Воробьёв К.А. 1963. *Птицы Якутии*. М.: 1-336.
- Дегтярёв В.Г. 2007. *Водно-болотные птицы в условиях криоаридной равнины*. Новосибирск: 1-292.
- Джамирзоев Г.С. 2011. Египетская цапля *Bubulcus ibis* (Linnaeus, 1758) // *Птицы России и сопредельных регионов. Пеликанообразные, Аистообразные, Фламингообразные*. М.: 265-276.
- Резанов А.Г., Резанов А.А. 2013. О кормовой ассоциации египетской цапли *Bubulcus ibis* с домашними копытными животными на пастбищных лугах Лос-Льянос в Венесуэле // *Рус. орнитол. журн.* **22** (886): 1509-1512.
- Voisin C. 1991. *The Herons of Europe*. London: 1-384.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2018, Том 27, Экспресс-выпуск 1696: 5675

## Красноногий ибис *Nirronia nirron* на реке Тигровой (Приморский край)

В.К.Рахилин

Второе издание. Первая публикация в 1976\*

В районе ключа Захаровского в 54 км вверх по реке Сица (ныне река Тигровая, правый приток реки Партизанская – ранее Сучан) летом 1937 года был отмечен один красноногий ибис *Nirronia nirron*. Из южных районов Приморья ибисы проникали сюда, залетая вдоль морского побережья на север.



\* Рахилин В.К. 1976. Краткие сообщения о красноногом ибисе // *Тр. Окского заповедника* **13**: 15.