

ISSN 1026-5627

Русский
орнитологический
журнал



2021
XXX

ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
2092
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Т о м Х Х Х

Экспресс-выпуск • Express-issue

2021 № 2092

СОДЕРЖАНИЕ

3247-3404 Род *Pyrrhula* Brisson, 1760: функциональное
назначение, особенности формирования
структуры и окраски оперения.
В. Е. ИВУШКИН

Редактор и издатель А.В.Бардин
Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XXX
Express-issue

2021 № 2092

CONTENTS

3247-3404 Genus *Pyrrhula* Brisson, 1760: functional
significance, features of formation of structure
and color of plumage.
V. E. IVUSHKIN

A. V. Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
S. Petersburg University
S. Petersburg 199034 Russia

Род *Pyrrhula* Brisson, 1760: функциональное назначение, особенности формирования структуры и окраски оперения

В.Е.Ивушкин

Вадим Евгеньевич Ивушкин. Иркутская областная общественная организация
Центр помощи животным «Зоогалерея». Ул. Байкальская, д. 54, Иркутск,
664022, Россия. E-mail: pyrrhula@mail.ru

Поступила в редакцию 29 июня 2021*

Род *Pyrrhula* Brisson, 1760 объединяет близкородственные формы птиц семейства вьюрковых Fringillidae (Passeriformes) из трёх хорошо отличимых групп, которые могут иметь таксономический статус на уровне подродов (Voous 1949; Töpfer *et al.* 2011; Ивушкин 2015): бурые снегири *Pyrrhulae brunneae* (brown bullfinches), масковые снегири *Pyrrhulae personatae* (masked bullfinches) и черношапочные снегири *Pyrrhulae nigricapillae* (black-capped bullfinches) (Ивушкин 2015). Всего, в зависимости от степени деления рода, известно 9-11 видов, 21-30 форм (подвидов, различимых по серии экземпляров). Это монофилетическая группа с генетической дистанцией выделяемых видов от 1.0 до 7.5% (Genetic *p*-distance between *cyt-b* haplotype groups) (Töpfer *et al.* 2011).

Проведение современных орнитологических исследований довольно часто базируется на знании тончайших физиологических механизмов, происходящих в организме птицы. Многие закономерности экологии и поведения птиц зависят от характера прохождения этих процессов. Тем не менее, в отечественной научной литературе очень мало информации о новейших достижениях мировой науки во многих областях подобного рода исследований, практически не выходят обзоры, а если кто-то изучает эти проблемы, то только по узким направлениям. На данный момент одной из забытых, но не менее важных тем научных исследований стало изучение оперения птиц.

Назначение и функциональные особенности изменчивости структуры и окраски пера, физиологические механизмы роста, формирования, смены и пигментации перьев, зависимость этих процессов от внешних факторов и состояния птицы – всё это активно исследовалось в России ещё в начале XX века. Именно достижения советских учёных стали основой, на которой продолжает развиваться это направление в мировой науке. Однако в современной России результаты большинства этих ис-

* Продолжение обзора материалов по изучению представителей рода *Pyrrhula*. Первая публикация была в 2015 году (Ивушкин 2015). Второй тематический блок состоит из трёх частей, первую из которых представляет настоящая публикация.

следований известны только в узких кругах, а в общедоступных сводках они изложены очень кратко (Шульпин 1940; Бутурлин 1941; Ильичёв и др. 1982; Дзержинский 2005; Gill 2007). Кроме того, за последнее время появились новые данные, которые необходимо учитывать при планировании и проведении дальнейших исследований.

Всё это стало причиной того, что для объяснения сути происхождения и характера особенностей окраски оперения разных форм снегирей потребовалось начать изложение материала с довольно подробного обзора всех формирующих их процессов. При этом рассмотрение особенностей окраски любого вида птиц не может быть полным без учёта их системы восприятия цвета, сильно отличающейся от таковой у человека-исследователя. Так же потребовалось объяснить основные понятия и варианты их применения в зарубежной литературе, потому что в России до сих пор не существует общепотребимой терминологии.

Подробное рассмотрение вопросов с некоторым углублением в регуляторные процессы явилось результатом того, что снегирь использовался в качестве модельного вида в изучении ряда физиологических процессов, свойственных большинству птиц. Это стало возможным благодаря принципиальным особенностям, отличающим обыкновенного снегиря *Pyrrhula pyrrhula* от других вьюрковых. Как широко распространённый, местами даже многочисленный вид с яркой внешностью и спокойным нравом, снегирь был предметом многовековых традиций в большинстве европейских стран, где существовала культура по его отлову, содержанию, обучению, а затем и разведению. В результате этого все особенности окраски снегирей, начиная с различных отклонений до процессов прохождения линьки, были известны довольно давно. Однако эти знания не давали ответа на основные вопросы: почему такие различия существуют, с чем они связаны и в результате чего обыкновенные снегيري такие особенные.

Большая часть информации, приводимая далее, взята из опубликованных источников. За исключением некоторых комментариев, а также описания строения и характера пигментации покровных перьев разных видов снегирей, основанных на собственных исследованиях и публикуемых впервые. Материал для анализа собран в ходе полевых исследований и работы с самыми крупными музейными коллекциями России и Украины благодаря любезности их хранителей*.

1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ОПЕРЕНИЯ СНЕГИРЕЙ

Изучению покровов птиц, наиболее сложно организованных среди всех позвоночных животных, посвящено множество исследований в течение последних 200 лет. Но лишь с середины XIX века стало формиро-

* Более подробно материалы и методы будут описаны в последней (третьей) части публикации на эту тему.

ваться современное понимание процессов, связанных с ростом и пигментацией пера птиц, особенностями дифференциации частей и групп перьев в соответствии с их функциональным назначением. По мнению многих исследователей, в России в этой области прорывной момент произошёл с выходом в свет работ А.П.Богданова (Богданов 1858; Bogdanow 1856, 1858), который впервые указал на роль пигментов в участии формирования окраски пера. Первое описание строения перьев снегиря появилось в середине XIX века (Frauenfeld 1863).

Большой интерес к этой теме проявился немного позднее в научных статьях первой половины XX века. Работы под руководством М.М.Завадовского способствовали созданию целой школы последователей и более детальному изучению закономерностей развития перьевого покрова и его обновления в период линьки. Немалое внимание в этих исследованиях было уделено изучению снегиря (Zawadowsky 1926; Ларионов 1928; Nowikow 1936) и влиянию гормонов на процессы роста, пигментации, естественной линьки и регенерации оперения. В параллельных исследованиях не обошёл стороной снегиря и его младший брат Борис, работавший вместе с Мари Рохлин (Zawadowsky, Rochlin 1927, 1928).

Особое место среди этих исследований занимает малоизвестная работа Элен Шерешевски (Schereschewsky 1929), которая впервые подробно описала структуру элементов и характер распределения пигментов в красном пере обыкновенного снегиря, а также высказала своё мнение о влиянии на этот процесс ряда факторов.

Промежуточный итог этого этапа опытов и наблюдений был подведён в обширной работе А.А.Войткевича (1962), в которой он детально описал процессы формирования, роста и пигментации пера; физиологию этих процессов и участие в них нейронных и эндокринных структур. Этот труд был переведён на английский язык (Voitkevich 1966) и стал отправной точкой для последующих экспериментов за рубежом. Именно там появились продолжатели такого рода исследований, тогда как в России они практически прекратились.

В конце XX века заметным событием в мировой науке стали работы группы итальянских учёных под руководством Р.Стради. Они «произвели революцию в изучении каротиноидных пигментов в перьях» (Hill 2002), особенно в области анализа окраски оперения вьюрковых (Stradi *et al.* 1995, 1996, 1997). Эта же группа исследователей занималась изучением состава зоохромов в перьях самцов обыкновенного снегиря, пойманных в природе и содержащихся в неволе (Stradi *et al.* 2001).

Отдельное направление современных исследований сконцентрировано в основном не на эндогенных процессах, регулирующих формирование и смену оперения, а на изучении внешних их проявлений. Большинство работ такого рода было направлено на рассмотрение порядка, скорости и сроков смены перьевого покрова, характера изменения этих

процессов в онтогенезе у разных видов птиц. Показательными в этом отношении стали работы Я.Ньютона (Newton 1966, 1968; Newton, Rothey 2000), который на обширном материале не только описал все эти процессы у снегирей, но и указал на их основные закономерности и особенности влияния на них внешних факторов. В дальнейшем данные этих наблюдений стали образцом для проведения такого рода исследований с другими видами птиц.

2. СТРОЕНИЕ, ФОРМИРОВАНИЕ И ОКРАСКА ПЕРЬЕВ ПТИЦ

2.1. Функциональные особенности строения и состава пера

В ходе онтогенеза у птиц формируется два типа перьев: зародышевый пух (первичное перо) *neoptile* и окончательное (дефинитивное) перо *teleoptile*. У снегирей, как и у большинства птиц, перья не растут по всему телу, а располагаются на определённых участках, называемых птерилиями *pterylae*, которые граничат с неоперенными участками кожи – аптериями *apteriae*.

Оперение птицы формирует контур тела взрослой птицы. Его образуют только видимые наружные части перьев, обращённые своей дорзальной поверхностью к наблюдателю (Войткевич 1962). Все перья, участвующие в образовании формы птицы называются контурными *реппае*, *реппае contorna*.

2.1.1. Строение, структура и химический состав контурного пера

Терминология обозначения структурных элементов пера довольно разнообразна. Если в зарубежной литературе довольно часто используются латинские названия, которым соответствуют устоявшиеся термины (Chandler 1916; Clark 1993), то в русском языке встречаются значительные вариации их применения (Войткевич 1962; Чернова и др. 2004; Силаева, Горохова 2017). Довольно долгое время русские термины, применяемые к обозначению структурных элементов пера, использовались без каких-либо вариаций (Войткевич 1962). Однако при расширении практики подробного описания изменчивости строения перьев их применение стало затруднительным, поэтому появилось употребление более коротких названий. Тем не менее, это явление значительно увеличило количество терминов, обозначающих одни и те же части пера. Отдельными названиями стали обозначаться разные типы структур одного элемента (Чернова и др. 2004), а проблема использования некоторых терминов к несоответствующим им реальным структурам только усугубилась. Так, например, стало принято называть проксимальную бородку второго порядка лучом, а дистальную – бородочкой. Обозначать тер-

мином «пёрышко» и хлыстообразную часть пуховой бородки *penplum* (Чернова и др. 2004) несмотря на то, что он уже применяется при описании топографии перьев.

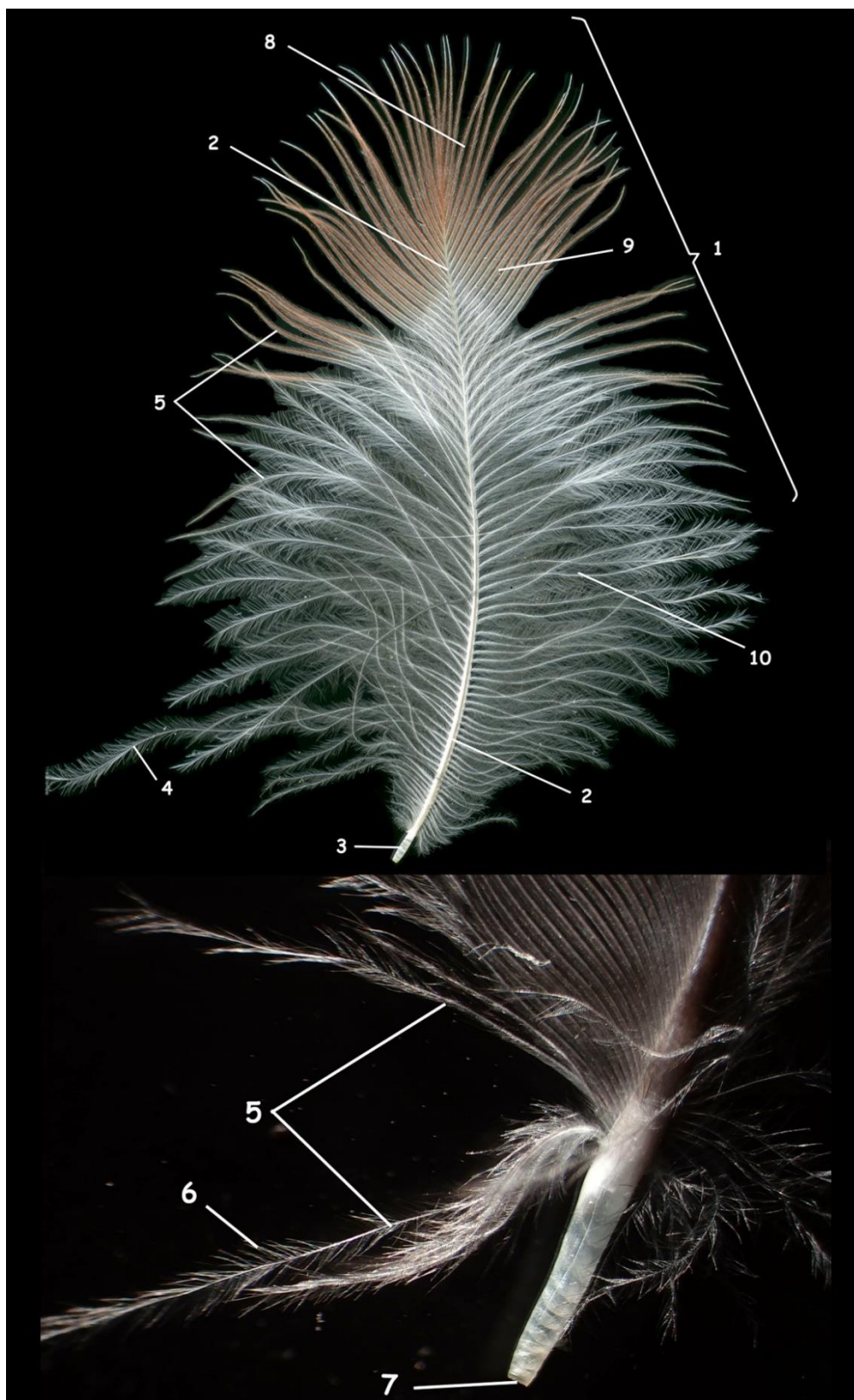


Рис. 1. Строение покровного пера снегиря.

1, 10 – опахало; 1 – перьевая пластина; 2, 3 – стержень; 2 – рахис; 3 – очин; 4 – добавочное перо; 5 – рамусы; 6 – радиусы; 7 – *umbilicus inferior*; 8 – раскрытая часть перьевой пластины; 9 – нормальная пластинчатая зона пера; 10 – пуховая структурная зона пера. Фото автора.

Стараясь придерживаться классической терминологии и для сокращения написания названий, автор использует русскую транскрипцию (а не перевод, как в предыдущих работах) латинских терминов. Ниже приводятся основные названия, употребляемые далее в тексте, вместе с их синонимами на разных языках.

Контурное перо образовано осевым стержнем (рис. 1) (*scapus; quill; kiel*)*, от которого на определённом уровне в обе стороны отходят ветви более тонкой структуры, образующие в совокупности плотную пластинку – опахало (*vexillum; plate; flache*). У полётных перьев можно выделить две части опахала, располагающиеся симметрично: наружная лопасть (outer vane) опахала (vane: *vexillum, web, common alternatives, pogonium; fahne*) и внутренняя (inner vane).

Нижняя часть стержня – очин (*calamus; barrel, tube; spule*), представляет собой полый цилиндр, в закругленном основании которого находится углубление *umbilicus inferior*, включающее покоящийся зачаток пера следующей генерации – соединительнотканый сосочек. Всё это образование находится в перьевой сумке, пока перо прикреплено в теле птицы. Верхняя, наружная, или опахальная (хотя и иногда лишённая боковых ветвей) часть стержня – рахис (*rachis; shaft; schaft*), в отличие от овального очина, имеет четырёхгранное сечение.

В месте перехода очина в рахис находится ещё одно углубление – *umbilicus superior*, от которого начинается бороздка, идущая до верхушки стержня. В некоторых случаях из этого углубления выходит стержень добавочного пера (*hyporachis; aftershaft; afterschaft, nebenschaft*). Само добавочное перо называют *hypopenna* (afterfeather, hypoptile, accessory plume) (Clark 1993).

По бокам стержня (рахиса) симметрично располагаются бородавки первого порядка (рамусы) (*rami*, единственное число *ramus; barb, secondary quill; aeste, fiederlamelle, sekundare kiele*), которые несут на себе симметрично расположенные бородавки второго порядка (радиусы, лучи) (рис. 2) [*radii*, единственное число *radius; barbule, tertiary fibers, hook fibers* (= *distal barbules*) and *curved fibers* (= *proximal barbules*); *strahlen, widdersheim; sekundare strahlen, fiederchen, tertiare fasem, hakenfasem* (= *distal barbules*) and *bogenfasern* (= *proximal barbules*)], к которым, в свою очередь, прикрепляются элементы третьего порядка (хамулусы) *hamuli*, часто представляющие собой только выросты ороговевших клеток, имеющие форму шпиков или крючков, или же вытянутых волосков *cilie*. В зависимости от строения вторичных элементов пера (радиусов), образуется пуховая и контурная части опахала (Чернова и др. 2004).

* В скобках курсивом приводятся названия, дублирующие большинство терминов на латинском, английском и немецком языках (Chandler 1916; Войткевич 1962; Clark 1993) соответственно указанному порядку. Если далее в тексте перевод термина в скобках не обозначен курсивом, то тогда приводится его написание только на английском языке.

Размеры и соотношение этих частей варьируют в зависимости от расположения и функционального назначения пера.

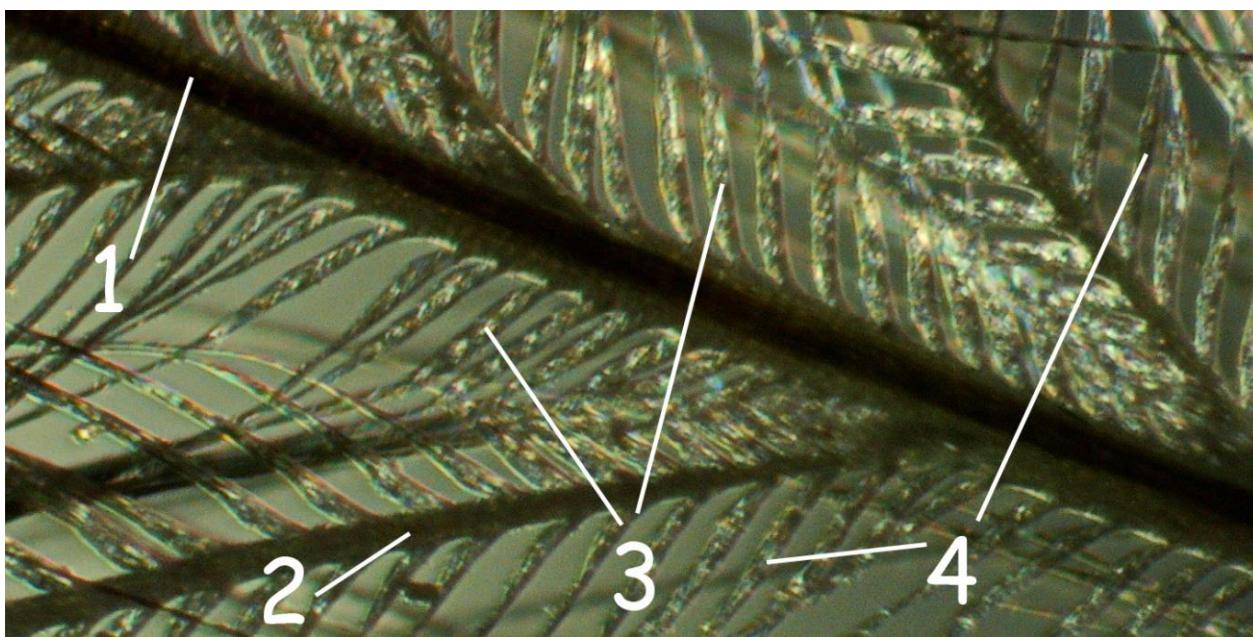


Рис. 2. Расположение структурных элементов пера на рахисе покровного пера снегиря.
1 – рахис; 2 – рамус; 3 – радиусы, располагающиеся непосредственно на рахисе;
4 – радиусы первичной бородки (рамуса). Фото автора.

Строение и число третьестепенных структурных элементов пера постоянны для каждой формы птиц и рассматриваются многими орнитологами в качестве видовых признаков (Chandler 1916; Войткевич 1962; Lei *et al.* 2002; Чернова и др. 2004; Chernova 2005; Силаева 2008; Фадеева 2013, 2014, 2015, 2018; Бабенко, Фадеева 2015; Фадеева, Бабенко 2012, 2016а,б, 2017; Силаева, Горохова 2017; Силаева, Вараксин 2019).

По аналогии с лопастями опахала пера, для пластины, образованной рядами радиусов (или хамулусов), иногда применяется термин вануле (*vanule*, опахальце) (Chandler 1916). Он используется для выделения проксимальных или дистальных лопастей опахала рамуса (или радиуса), когда они отличаются по строению друг от друга.

В зависимости от устройства элементов пера, опахало делят на структурные зоны. Выделяют непосредственно перьевую пластину *penaceous* (контурную или видимую часть пера) и пуховую его часть *plumulaceous* (скрытую другими перьями). Перьевая пластина, особенно покровных перьев у воробьинообразных, почти всегда имеет раскрытую и нормальную (истинную) пластинчатую зоны. Пуховая – дистальный, промежуточный и базальный (шелковистый) сегменты (Чернова и др. 2004).

В пуховой части опахала каждый рамус имеет развитые радиусы, почти лишённые хамулусов. Шелковистый сегмент пуховой части опахала характеризуется наличием бородок первого порядка с рудиментарными бородками второго порядка (радиусами), что иногда свойственно и раскрытой части перьевой пластины.

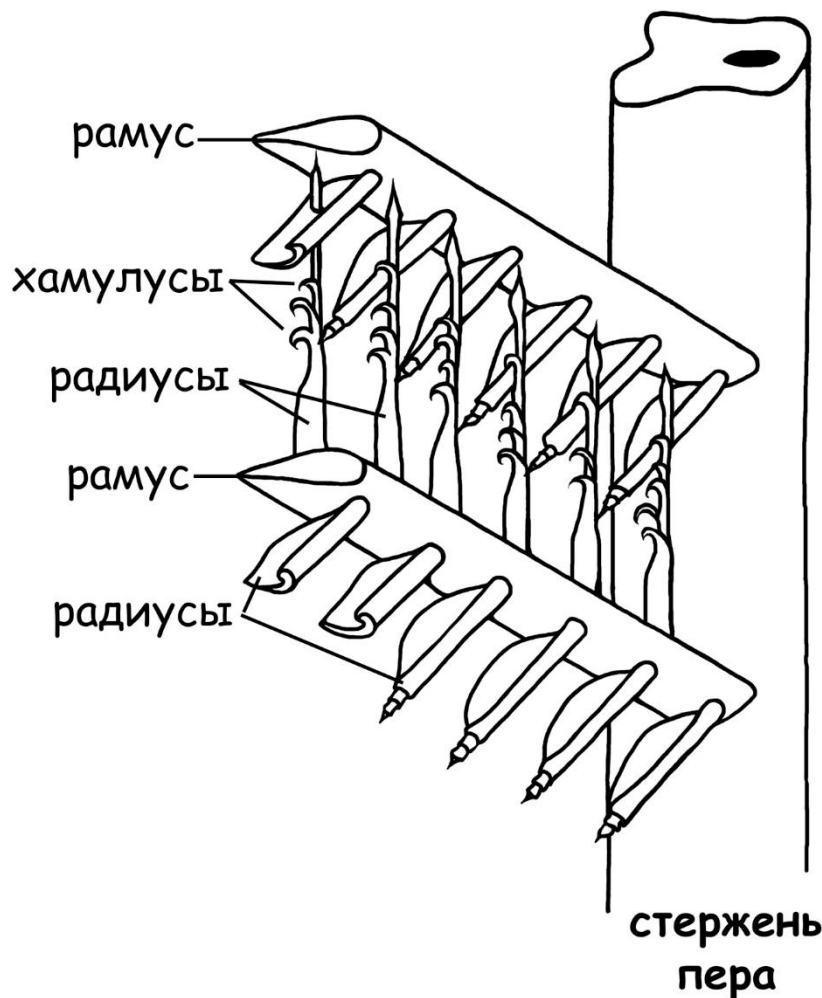


Рис. 3. Строение элементов пера в пластинчатой зоне (по: Gill 2007).

Наличие большого количества элементов третьего порядка является характерным признаком для пластинчатой части опахала. Максимального развития и дифференциации они достигают у снегирей в полётных перьях: маховых, рулевых и их кроющих. В этой части пера радиусы, расположенные с дистальной стороны рамуса – дистальные радиусы (лучи), или бородочки снабжены крючками, которые, накладываясь на смежные бородки – проксимальные радиусы (лучи), или просто лучи соседней ветки – вануле (опахальце) следующего рамуса, обеспечивают прочное сцепление структур параллельных первичных бородок и, соответственно, всего опахала (рис. 3) (Войткевич 1962; Чернова и др. 2004; Силаева 2008; Силаева, Горохова 2017).

Интересен ещё ряд специальных терминов, характеризующих структуру радиусов, имеющих хлыстообразную форму (рис. 4). Их проксимальную часть называют ламеллярной, или базальной (*lamella; base; anfangsteil*). Она состоит из сильно вытянутых уплощённых клеток. Дистальная часть радиуса, более или менее утончённая и вытянутая, называется пеннумом (*pennulum; tip; endteil*), который, в свою очередь, из-за разницы уровня дифференциации составляющих его клеток также может делиться на части (рис. 4).

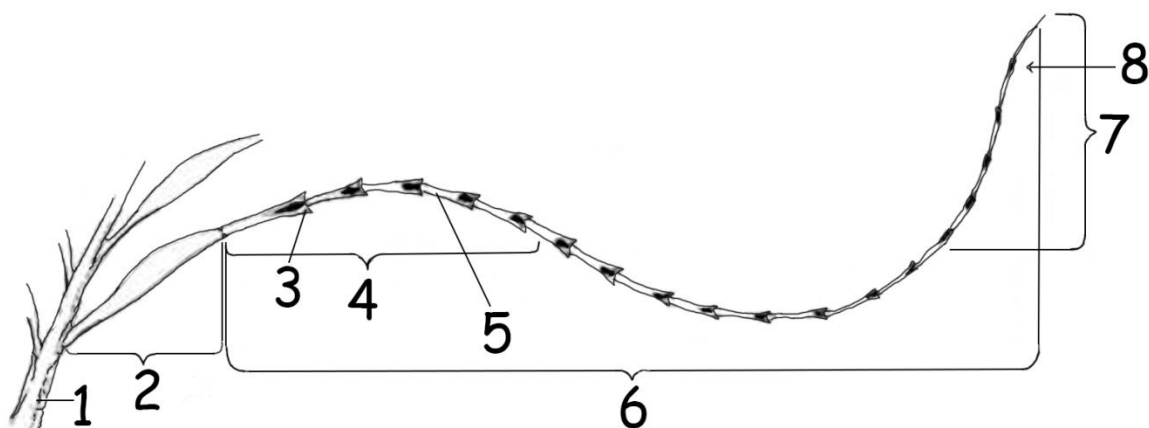


Рис. 4. Строение пухового радиуса. 1 – рамус; 2 – ламеллярная часть радиуса; 3 – узелок; 3, 5 – синцитиальный комплекс; 4 – базальные (проксимальные) узелки; 5 – междоузлие; 6 – пеннулум; 7 – дистальные узелки; 8 – терминальные (концевые) узелки.

По рисунку S.Bensusen.

Эти термины, как правило, характеризуют строение пуховых радиусов. Именно они, по мнению ряда авторов (Brom 1986; Dove 1997, 2000; Dove, Koch 2010, 2011), имеют своеобразное строение, по которому возможно определение птиц, имея единичные перья. Особая методика выявления данных особенностей позволяет в 97% случаев ($n = 658$) устанавливать принадлежность птицы к конкретному отряду*, в 47% случаев может быть установлен вид (Brom 1984).

Существует целое направление орнитологии, разрабатывающее методы определения таксономической принадлежности птиц по фрагментам пера (Кошелев и др. 1995; Shamoun-Baranes 2002; Чернова и др. 2004, 2015; Chernova 2005; Силаева 2008; Валуев, Галиева 2009; Фадеева 2013-2018; Фадеева, Бабенко 2012, 2016а,б, 2017; Силаева и др. 2012, 2013; Бабенко, Фадеева 2015; Силаева, Горохова 2017; Чернова 2018; Силаева, Вараксин 2019). Эти методы используются в палеонтологии, археологии, экологии, соблюдении выполнения норм CITES, криминалистике, судебной и биологической экспертизах (Shamoun-Baranes 2002; Чернова и др. 2004; Гулевская 2015).

Особенности устройства пуховых радиусов у птиц заключаются в изменчивости их формы, пигментации узлов и междоузлий их пеннулюмов. Форма и размеры узлов могут быть одинаковыми на всём протяжении радиуса, меняться в дистальном направлении или различаться на разных сторонах рахиса. Узлы распределяются по радиусу иногда равномерно, иногда находятся только на его конце или ближе к основанию.

При рассмотрении видовых особенностей в строении перьев часто обращают внимание на направление, количество и форму особых ворсинок – виллузов (villus) (рис. 5), располагающихся на базальных частях радиусов. Так же отмечается изменчивость длины радиусов и плотности

* В остальных 3% выборки определение осталось сомнительным только потому, что для идентификации было недостаточно материала.

расположения узлов на 1 мм длины (Brom 1986; Dove 1997, 2000; Dove, Koch 2010, 2011).

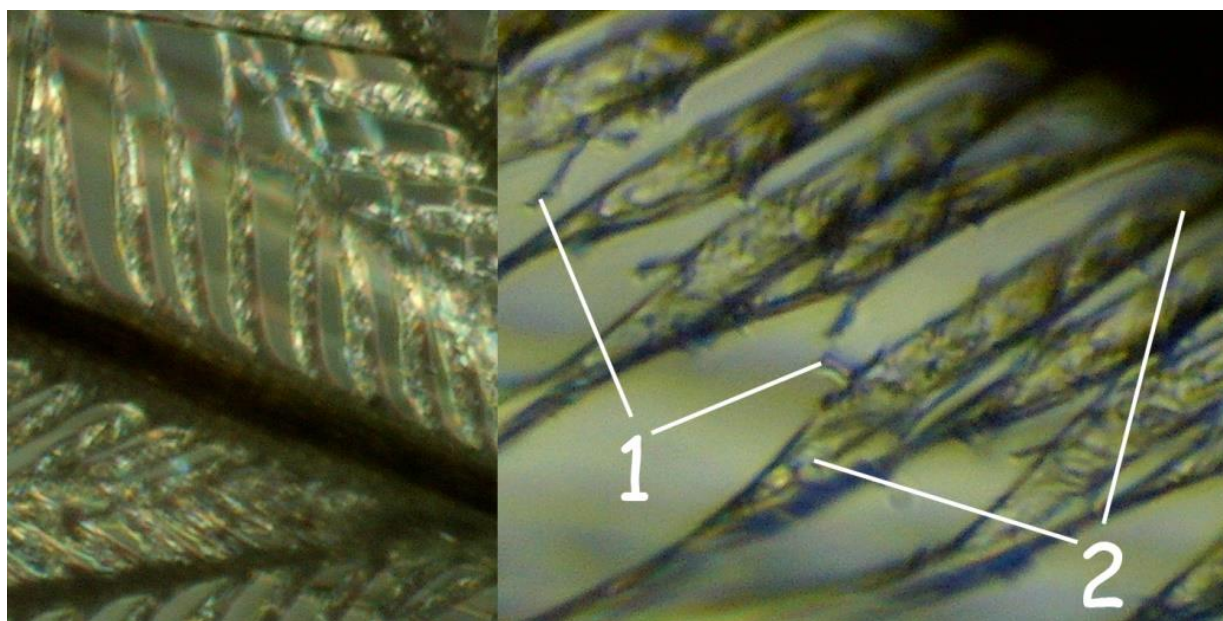


Рис. 5. Расположение и форма виλλусов (1) на базальных частях радиусов (2) пуховой зоны покровного пера снегиря. Фото автора.

Внутреннее устройство пера и рисунок кутикулы также могут иметь видовые особенности (Войткевич 1962; Chernova 2005; Силаева, Вараксин 2019). Стержень и бородки первого порядка образованы клетками трёх родов, располагающихся хорошо различимыми слоями: поверхностный слой, или кутикула *cuticula*; корковый, или кортекс *substantia fibrosa* и мозговой *substantia medullaris*.

Кутикула состоит из ороговевших плоских клеток эпителия. Корковый слой представлен плотно спаявшимися веретенообразными и сильно уплощёнными клетками, а мозговой – многогранными клетками разного размера, полости которых заполнены воздухом (Войткевич 1962). Существует широкая гамма цитологических вариаций для каждого из трёх родов клеток (Войткевич 1962).

В последние годы появился революционный метод изучения внутреннего строения стержня и бородок пера, очищенных от связывающего их структурные элементы кератина (Lingham-Soliar *et al.* 2010; Lingham-Soliar 2015, 2016). Оказалось, что корковый слой имеет более сложную структуру, чем представлялось ранее, состоящую из нескольких слоёв, объединённых в пучки волокон, по строению являющихся аналогом пенулюмов пуховых радиусов видоспецифичной формы. Эти пучки в основном располагаются вдоль длинной оси рахиса или рамуса и дополнительно формируют кольцевые (вокруг мозгового слоя) и даже перекрещенные слои волокон, образуя так называемый эпикортекс (вдоль боковых поверхностей стержня или первичной бородки) (Lingham-Soliar, Murugan 2013; Lingham-Soliar 2015) (рис. 6).

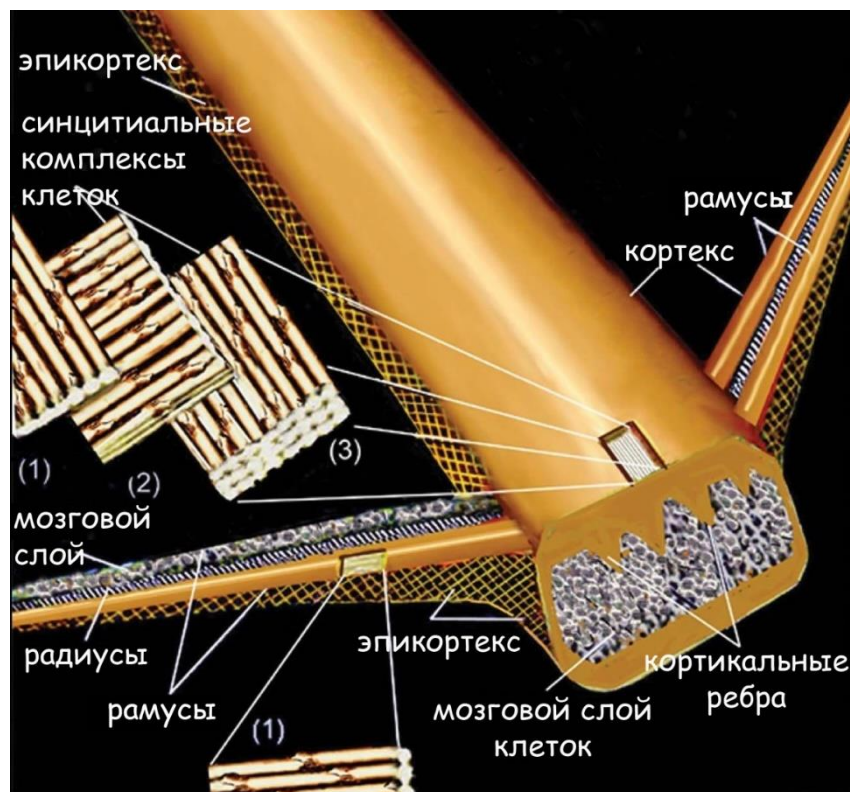


Рис. 6. Внутреннее устройство стержня (рахис) и бородок пера.
1-3 – слои клеточных комплексов. По: Lingham-Soliar 2015.

Связывание таких структурных элементов между собой происходит за счёт формирования внутри эпидермальной оболочки перьевого фолликула специализированных клеток – кератиноцитов (Wu *et al.* 2015; Alibardi 2016; Bostwick 2016). Они быстро размножаются и заполняются кератином, который затем выделяется в межклеточное пространство между пучками радиусов и клетками мозгового слоя, прочно скрепляя их полимером (кератином) (Lingham-Soliar 2015). Образующаяся структура сильно напоминает устройство сооружений из бетона, усиленных арматурной решёткой.

Основные свойства перьев современных птиц связаны с функцией полёта. Для этого каждая часть пера должна быть лёгкой и прочной, иметь необходимую степень жёсткости или высокую эластичность для сопротивления износу и повреждениям в соответствии с выполняемой ею ролью (Stettenheim 2000). Именно это достигается за счёт физических свойств кератинов.

В рамках видового разнообразия позвоночных животных кератины птиц относятся к двум принципиально различным структурным формам (Astbury, Beighton 1961; Bostwick 2016). Альфа-кератины (спиральной вторичной структуры, рис. 7) встречаются у всех позвоночных, включая человека. Относительно гибкие, они входят в состав кожи, шерсти и когтей млекопитающих. Бета-кератины (своеобразной складчатой структуры) уникальны для рептилий и птиц, как правило, более жёсткие и прочные, обнаружены в чешуе, когтях, клюве и перьях. Разные части

пера составляют смеси двух типов кератинов, однако их разнообразие и соотношение у птиц по-прежнему мало изучено. Так, например, только у кур было идентифицировано пять подсемейств β -кератина по гетерогенности последовательности и тканеспецифической экспрессии (Wu *et al.* 2015).

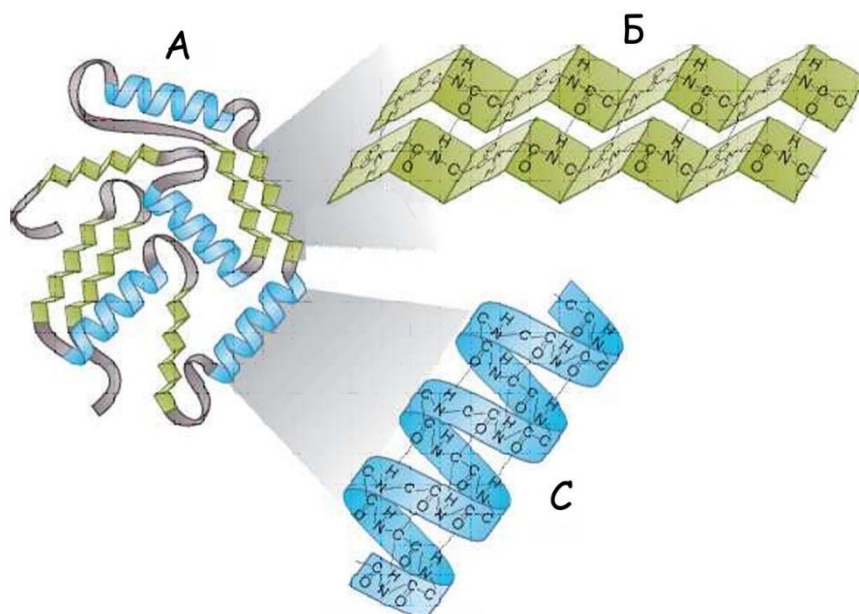


Рис. 7. Структура кератинов (по: Bostwick 2016).
А – третичная структура кератинов; Б – β -участки; С – α -участки.

Аминокислотные составы кератина в оперении разных отрядов птиц удивительно похожи. Аналогично, у всех возрастные различия в аминокислотных составах перьев оказываются незначительными (Murphy 1996). Тем не менее, β -кератины перьев, отличаясь набором аминокислот и молекулярной структурой, на 30% легче, чем кератины, составляющие чешую, клюв и когти (Brush 1983, 1996; Stettenheim 2000; Alibardi 2016). Кроме того, структура кератинов изменяется по составу аминокислот даже в разных частях одного пера, что связано с различиями в физических свойствах, необходимых на данном участке (Gregg, Rogers 1986; Bonser 1996a,b; McKittrick *et al.* 2012; Alibardi 2016).

Кератины характеризуются по их молекулярной массе, аминокислотному составу, термическим и конформационным свойствам. Они богаты гидрофобными аминокислотами, такими как глицин, валин и тирозин, в дополнение к сшивающему молекулы цистеину (Alibardi 2016; Esparza *et al.* 2018).

Сам кератин тоже можно рассматривать как композитный материал, состоящий из полимера (аморфные ассоциированные белки) (Wu *et al.* 2015, Alibardi 2016), армированного волокном (кристаллический кератин). В эпидермисе позвоночных кератиноциты первоначально накапливают промежуточные филаментные кератины (*IF*-кератины, которые чаще называются α -кератины), а затем и другие специфические

белки: кератин-ассоциированные белки (*KAPs*) и роговые белки клеточной оболочки (*CPs*), чтобы завершить дифференцировку структур. *В*-кератины (*F*-кератины, идентифицируемые по β -рентгенограмме) представляют собой специализированные роговые бета-белки (*CbetaP*), которые развились у *Sauropsidae* с ролью *KAPs/CPs*, но у птиц уже могут выступать как самостоятельное армирующее волокно (Alibardi 2016). Кристаллический компонент кератина нерастворим в воде, но аморфные части могут поглощать воду и разбухать (McKittrick *et al.* 2012).

α - и β -кератины отличаются молекулярной структурой, длиной молекул, составом аминокислот, расположением кодирующих их генов, а также принципом соединения мономеров (механизмом образования нитевидных полимеров). Разнообразие β -кератинов позволяет классифицировать их на перьевые (*FCbetaPs*) и неперьевые белки (*CbetaPs*) (Alibardi 2016).

Перья являются наиболее сложными придатками кожи, присутствующими у позвоночных. Общее количество только генов *CbetaPs*, обнаруженных в геномах птиц, больше 120 (Alibardi 2016). На 90% перья состоят из кератинов. Это очень лёгкий и прочный биополимер. Его удельный вес 1.3 г/см³ (McKittrick *et al.* 2012), поэтому в среднем общая масса перьев большинства птиц составляет всего около 6% (от 4 до 8%) массы тела. Оставшиеся 10% химического состава пера приходятся на воду (8%), липиды (1%), и различные азотистые соединения (в основном меланины), в которых присутствуют тяжёлые металлы (например, ртуть) (Stettenheim 2000; Lima-de-Faria 2012). Таким образом, перья выполняют особую функцию «экскреции» из организма некоторых металлов и других токсичных соединений в период линьки (Лебедева 1999; Sabat *et al.* 2015; Foth 2020).

2.1.2. Функции и характеристики разных типов перьев

Одни перья птиц связаны с защитой организма от внешнего воздействия: механического, термического, химического, биологического и частично ионизирующего. Другие – с созданием обтекаемой поверхности, улучшением полётных качеств и самой возможностью летать. Оперение имеет особое значение для камуфляжа и видовой идентификации, в том числе при привлечении полового партнёра (Бутурлин 1941; Rawles 1960; Hudon 2005; Scott 2010; Dawson 2015; König *et al.* 2016). Всего более 20 разных функций, которые определяют структурные особенности каждого пера (Stettenheim 2000).

Изменение соотношения основных типов структур, представленных в пере, влияет на его аэродинамические, гидродинамические, термоизоляционные, репеллентные, акустические и визуальные свойства. Богатство функций перьев лежит в основе получающегося многообразия форм (Bostwick 2016). Несмотря на это, всё разнообразие перьев можно сгруп-

пировать в несколько основных типов, каждый из которых имеет тенденцию определённым образом распределяться на теле и специализироваться на конкретных функциях (Chandler 1916; Rawles 1960; Войткевич 1962; Clark 1993; Чернова и др. 2004; Hudon 2005; Bostwick 2016; König *et al.* 2016; Силаева, Горохова 2017; Foth 2020).

Как и у большинства видов птиц, в оперении снегиря присутствуют все основные виды перьев. Самые большие перья – полётные (маховые и рулевые) – функционально отвечают за способность птицы к полёту. Их структура самая типичная и в большинстве учебников описывается именно она. В этих перьях происходит максимальная дифференциация элементов его структуры, отвечающих за формирование плотного опахала (пластинчатая часть пера). Более мелкие перья крыла, его кроющие, а также кроющие хвоста составляют отдельную группу и способствуют улучшению аэродинамических свойств оперения.

Особая комбинация типов структурных элементов в остальных перьях позволяет им выполнять оставшиеся задачи одновременно.

Разные контурные перья дефинитивного покрова существенно различаются по размерам и соотношению пластинчатой и пуховой частей опахала. В этом отношении различают две основные группы перьев: с хорошо развитой пуховой частью – полупуховые, или семиплюмы *semi-plume* (Чернова и др. 2004; Bostwick 2016) и покровные перья, у которых пуховая часть меньше представлена или вовсе отсутствует (часть перьев на голове, кроющие крыла и хвоста). Когда полётные качества покровного пера не играют особой роли, а более важна его терморегулирующая функция, как у большинства видов снегирей, то в оперении тела преобладают семиплюмы.

Дополнительные пуховые перья *plumules**, как и сам пух *plumae*, растут на аптериях или на птерилиях, где часто упорядочены определённым образом вокруг контурных перьев (Chandler 1916; Clark 1993).

Волосовидные, или нитевидные перья *filoplumae* в своей структуре представлены в основном одним стержнем, почти полностью лишённым бородак. Они могут располагаться непосредственно в коже или соединяться с контурными перьями (Войткевич 1962). Филоплюмы обеспечивают контроль движения и положения смежных перьев. Распределённые незаметно во всем оперении, волосовидные перья наиболее многочисленны вблизи механически активных или подвижных перьев. Они выходят за пределы контурных перьев у певчих птиц, особенно на задней части шеи, называемой зашейком (Gill 2007) (рис. 8). Движение кончика такого пера резонирует и передается длинным тонким рахисом в сенсорные рецепторы, находящиеся у его основания вместо перьевых

* Иногда этим термином обозначают дополнительные, модифицированные перья брачного наряда самцов, имеющие единственную функцию – привлечение самок (Bostwick 2016), а пух и пуховое перо объединяются в единую группу.

мышц (Bostwick 2016), которых они полностью лишены. Эти сигналы направляются мышцам, находящимся в основании соседних перьев, чтобы отрегулировать их положение. Считается, что филоплюмы могут помогать аэродинамическим настройкам, способствуя контролю за скоростью полёта (Gill 2007).



Рис. 8. Расположение длинных волосовидных перьев у самца обыкновенного снегиря *P. p. pyrrhula*. Фото автора.

Защитную функцию (глаз и ноздрей) выполняет последний тип перьев, встречающийся у снегирей – щетинки. Они располагаются по краям клюва, ноздрей и на веках. По сути, это контурное перо, лишённое всех структурных элементов, составляющих опахало пера (Bostwick 2016).

Разные функции несут и сами перьевые покровы, формирующие особые возрастные наряды, которые сменяют друг друга в онтогенезе. Термоизоляция и камуфляж – основные функции детских нарядов.

2.2. Прядок формирования структуры и развитие контурного пера*

2.2.1. Особенности применения терминов

Перообразующая ткань – система всех морфологических элементов кожи, участвующих в образовании новых перьев, а также совокупность их физиологических свойств.

Перьевой фолликул – участок перообразующей ткани, представляющий совокупность оформленного перьевого зачатка, перьевой сумки и прилегающих частей соединительнотканного слоя кожи.

Зачаток пера, перьевой зародыш, или эмбрион пера – комплексное образование мезенхимного сосочка и покрывающего его эпителиального

* Приводятся основные сведения и термины, применяемые Войткевичем (1962), с дополнениями современных данных (авторы указаны в тексте).

чехлика. Их первичная закладка происходит в зародышевый период онтогенеза птицы.

Перьевой сосочек – мезенхимная, соединительнотканная часть перьевого зачатка.

Производящая, генеративная зона, или матрикс *matrix* – область в основании перьевого зачатка, позже – перьевого пенька, представленная комплексом кольцеобразно располагающихся и интенсивно делящихся эпителиальных клеток.

Пенёк пера – образование, развивающееся из перьевого зачатка, в период начала роста до раскрытия верхней части опахала. С момента развёртывания опахала следует говорить уже о молодом, или незрелом пере (стадия «кисточки»).

Перевой чехлик – слой сильно уплощённых ороговевших пластинчатых клеток эпидермиса, одевающий пенёк снаружи.

Сумка пера (стенки перьевого фолликула) образована тонким слоем эпидермиса, опустившегося ещё в период зародышевого развития глубоко в кориум.

2.2.2. Развитие пера

Зачатки перьев формируются ещё во время эмбриональной стадии развития организма птицы. Это происходит в определённом порядке, который соответствует их расположению в птерилиях. К моменту вылупления птенцов лишь немногие из фолликулов формируют зародышевый пух (у Fringillidae) (Ильяшенко 2015). Только затем зачаток пера продуцирует дефинитивное (окончательное) перо. Таким образом, часть окончательных перьев первой генерации формируется из перьевых зачатков, представляющих продолжение очин эмбрионального пуха. Остальные перья птенцового наряда снегирей начинают формироваться без образования их пуховых предшественников (Войткевич 1962).

Каждое следующее дефинитивное перо развивается после новой активации перьевого зачатка, располагающегося в углублении очина пера предыдущей генерации. Зачаток находится в покоящемся состоянии до его активации естественным (линька) или искусственным путем (например, при удалении предыдущего пера). При повреждении перьевого эмбриона формирование новой закладки будет отличаться от нормального развития во время линьки. Целостность зародыша нового пера при механической утрате старых перьев обеспечивается его покрытием несколькими слоями ороговевших клеток и эластичностью самого зачатка (Войткевич 1962).

Начало развития нового пера сочетается с интенсивным развитием пульпы (соединительнотканый сосочек) и усилением её кровообращения. По мере роста в зачатке пера быстро развивается сеть периферических сосудов, объединяющихся на вершине пульпы в единый централь-

ный сосуд (Bostwick 2016). Поскольку капилляры не проникают в эпителиальный цилиндр перьевого пенька, получается, что все части формирующегося пера снабжаются пластическим материалом диффузно.

В это время развивающееся перо представляет собой утончающийся кверху цилиндр, который одновременно с ростом увеличивается в диаметре. Слои ороговевающих клеток, покрывающих перьевой зачаток и стенки перьевой сумки, постепенно слущиваются, обеспечивая скольжение при росте неокрепшего пенька (Войткевич 1962).

Чехол растущего пера развивается независимо от него. Его оболочка вырабатывается наружным слоем эпидермального кольца (матрикса) по мере роста пера. Функционально эта оболочка защищает зарождающееся перо и держит его в свёрнутой цилиндрической форме, пока в его основании продолжается рост. По мере того, как перо созревает, а его клетки обезвоживаются и умирают, оболочка также сохнет (Bostwick 2016). Ещё до появления пенька над поверхностью кожи в его микроструктуре можно наблюдать признаки морфологической дифференцировки (Войткевич 1962).

В микроскопической картине молодого пера (рис. 9), вершина которого уже показалась из отверстия перьевой сумки, выявляются три зоны: матрикс – недифференцированная, генеративная зона; зона дифференцировки, лежащая выше первой; и зона ороговения, охватывающая остальную верхнюю часть пенька. В нижней части зоны ороговения (кератинизации) происходит утолщение эпителиальных клеток и их вакуолизация; в верхней – завершается процесс ороговения эпителия и отмирания соединительнотканых клеток (Войткевич 1962).

В зоне дифференциации при многократном делении эпителиальные клетки группируются в радиальные складки или гребни, аналогично тому, как это происходит при образовании зародышевого пуха. Каждый из гребней (по сути, формирующаяся бородачка первого порядка, рамус) состоит из трёх слоев клеток: двух наружных (корковый) и среднего (мозговой). Рядом с наружными слоями формируются ещё два слоя клеток вторичных бородачек. При этом происходит и дифференциация клеток каждого из слоёв. Формирование бородачек начинается в плоскости, перпендикулярной (при формировании пуха) основной длинной оси пенька, а затем по мере роста их наружные концы начинают изгибаться вверх. Когда клетки по мере роста выталкиваются из матрикса, попадая в зону дифференцировки, они перестают делиться, в них происходит интенсивный синтез белка, клетки увеличиваются и изменяют свою форму. Первыми начинают формироваться дистальные части пера (Stettenheim 2000). Окончательному образованию элементов рамусов предшествует дифференцировка нитей вторичных бородачек, образующихся из клеток, располагающихся в средней части первичного эпителиального валика (Войткевич 1962).

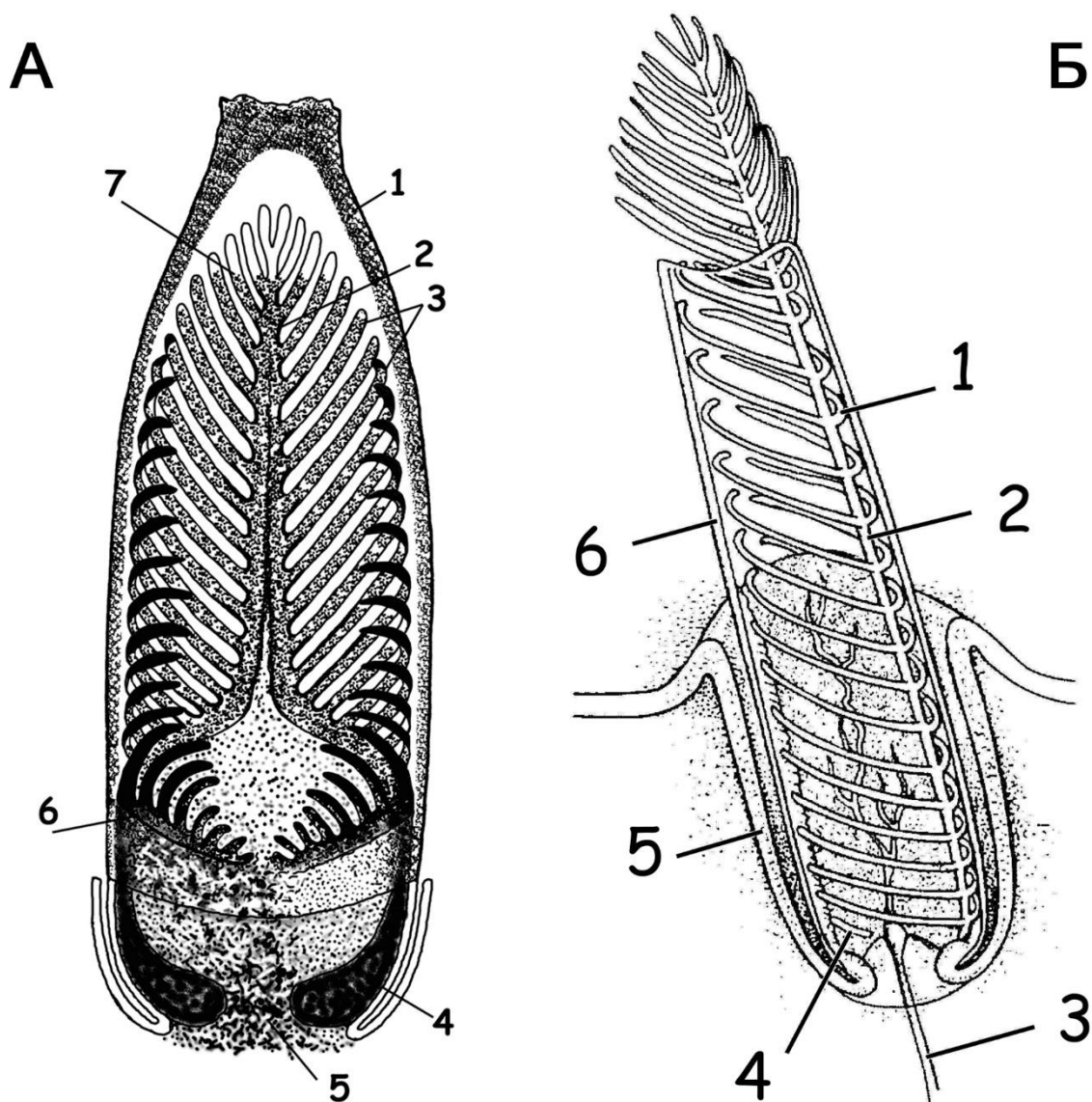


Рис. 9. Развитие пера.

- А. Схема перьевого пенька** (по: Войткевич 1962): 1 – чехол растущего пера; 2 – формирующийся рахис; 3 – рамусы; 4 – матрикс; 5 – соединительнотканый сосочек; 6 – зона дифференцировки; 7 – зона ороговения.
- Б. Схема раскрывшегося пенька** (по: Gill 2007): 1 – рамус; 2 – рахис; 3 – артерия; 4 – гребень нового рамуса; 5 – фолликулярное кольцо (перьевая сумка); 6 – чехол растущего пера.

Начало формирования рахиса – это процесс перехода от радиальной структуры ювенильного пуха к билатеральной структуре окончательного пера. По времени ему предшествует появление пенька над поверхностью кожи. Этот процесс отличается от формирования любого из рамусов тем, что в образовании стержня участвует большое количество клеточного материала из двух симметрично расположенных гребней дорзальной стороны пенька. При этом за счёт увеличения клеточного материала именно в этом месте плоскость перехода клеток матрикса в зону дифференциации наклоняется, и находится уже не перпендикулярно, а под углом к дорзальной поверхности пера (Lin *et al.* 2020).

Образование стержня связано с развитием первичных бородак. Вначале рамусы закладываются в дорзальной части пенька, а затем их фор-

мирование распространяется и на вентральную область, где процесс продолжается по мере роста пера. Так образуется кольцевая (цилиндрическая) зона дифференцировки эпителиальных клеток. Формирование бородок первого порядка и постепенное изменение их расположения связано с развитием стержня пера (рис. 9). По мере роста он увлекает за собой клеточный материал, являющийся общим для него и базальных отделов бородок. Другими словами, дорзальная часть кольцевой зоны дифференцировки оказывается сильно оттянутой вверх и её стенки сходятся под углом. Срастаясь, все основания первичных бородок образуют стержень пера (Stettenheim 2000).

В зоне дифференцировки разные слои клеток будущих бородок формируют соответствующие им элементы пера. Процесс начинается с образования структуры пластинчатой (контурной) зоны пера. По мере роста, в зависимости от особенностей топографии покровного пера, примерно в конце первой трети его длины происходит «переключение» направления дифференцировки на формирование пуховых элементов. Иногда, особенно в полётных перьях и их кроющих, этот процесс наблюдается уже при завершении роста пера. Тогда пуховой части пера не формируется. При образовании пуховой структуры скорость роста пера значительно уменьшается. Скорее всего, в результате того, что в закладке пуховых бородок может участвовать примерно в три раза большее количество клеток, чем при образовании бородок контурной части того же пера. Другой особенностью роста этих структурных элементов является значительное вытягивание их клеток, в 5-10 раз и более, а также их утончение (Войткевич 1962).

По другим, более современным данным, при формировании бородок вытягивание клеток сопровождается их слиянием (Alibardi 2009), а каждая слившаяся группа клеток (междоузлие, синцитиальный комплекс) соединяется со следующей своеобразным, часто видоспецифическим узелком (строение радиуса см. на рис. 4), образующимся на дистальном конце междоузлия. Таким путём формируется основная структурная единица пера – пуховой радиус, представляющая из себя длинную ветвь или волокно, из пучков которого образуются рамусы и рахис. Лишь наружные части этих волокон (радиусы) подвергаются значительному видоизменению (дифференциации) в зависимости от их местонахождения в структурных зонах пера.

Кроме того, уже известна и роль некоторых генов в образовании структуры пера (Lin *et al.* 2013a,b, 2020; Ng, Li 2018). Два гена, участвующих в эмбриональном развитии органов позвоночных животных, также определяют рост перьев, их дифференциацию и время, за которое они формируются и сменяются. Один из них, Sonic hedgehog (Shh), производит белок, вызывающий деление и рост клеток, а другой – Bone morphogenetic protein 2 (BMP-2), регулирующий эти процессы и способствующий

дифференцировке клеток (Lima-de-Faria 2012, Alibardi 2016). Разветвлённая структура пера обусловлена антагонистическим балансом между действием информационных белков ещё двух генов: один (Noggin) способствует образованию рахиса и слиянию рамусов, тогда как другой (Bone morphogenetic protein 4) оказывает противоположное влияние, вызывая их разветвление. Информационный белок гена Shh, инициирующий рост и деление клеток, также является частью этого процесса, стимулируя гибель клеток, что приводит к образованию промежутков между бородками (Lima-de-Faria 2012, Alibardi 2016).

После дифференцировки структур начинается их ороговение. Старт синтеза кератина совпадает с потерей способности клетки реплицировать ДНК, и, соответственно, клеточный уровень ДНК-полимеразы значительно снижается. Кроме того, происходит активное удаление ДНК из отмирающих клеток во время созревания (Gregg, Rogers 1986; Alibardi 2016). Кератинизация развивается с периферии верхней части пенька к центру и основанию. Поступательное движение увеличивающегося в количестве клеточного материала идёт в противоположном направлении. В связи с этим образование структурных элементов пера происходит в строгой последовательности: первыми закладываются вторичные бородки, затем они объединяются в первичные и, наконец, все вместе формируют стержень пера.

IF кератины, по-видимому, играют меньшую роль, чем другие белки, в образовании перьев, но их довольно много в очине и рахисе. Часто они присутствуют в рамусах и радиусах, клетки которых первоначально синтезируют малые пучки *IF*-кератиновых полимерных молекул толщиной 8-10 нм. Эти пучки затем покрываются отложением большого количества *FCbetaP*, формирующего более тонкие и длинные нити (диаметром 3-4 нм) с упорядоченной осевой ориентацией (Alibardi 2016). Традиционно это образование обозначается как перьевой кератин, но фактически оно представляет собой роговые пучки, содержащие несколько белков: преобладающие *FCbetaP*, *IF* кератины и небета-роговые белки (кодирующие гены которых, как и β -кератинов, локализованы в «эпидермальном дифференцировочном комплексе» (EDC) хромосом *Sauropsidae*). Белки *EDC*, лишённые области бета-структуры, синтезируются во время образования радиусов и хамулусов. Ещё только предстоит оценить и проанализировать, какое специфическое влияние оказывают такие уникальные белковые ассоциации на механические характеристики разных частей пера (Alibardi 2016).

На последней стадии роста питающие перо кровеносные сосуды, а также отростки нейронов, полностью рассасываются. Окончание формирования очина происходит после прекращения деления клеток матрикса, который отделяется от пера путем деградациии соединительнотканного слоя сосочка. Этот процесс приводит к обособлению генератив-

ной зоны от сформированного пера с образованием зачатка пера новой генерации (Войткевич 1962).

2.3. Окраска пера

Многообразие цветов в оперении птиц порождается разными сочетаниями сравнительно небольшого числа окрашенных веществ и особыми оптическими свойствами структурных элементов пера. Биохромы представляют собой синтезируемые живыми организмами (или только животными – зоохромы) конкретные химические вещества с молекулами, имеющими цвет за счёт поглощения энергии (фотонов) определённых длин волн света и отражения других. Они являются конечными продуктами довольно длинных биосинтетических путей, и, скорее, функционально относятся к кофакторам (или витаминам), чем субстратным веществам (Needham 1974). Они участвуют в обмене веществ и синтезируются или потребляются для разных физиологических целей.

С другой стороны, волновой состав светового спектра, отражаемого от предмета (в нашем случае пера), зависит от структуры его поверхности, степени её прозрачности и особенностей его внутренних слоёв, если до них достигают фотоны. В результате такого взаимодействия формируется схемокромная (структурная, структурированная) окраска, не зависящая от присутствия пигментов или изменяющая их оптические свойства (Burt 1986).

2.3.1. Основные зоохромы (пигменты), встречающиеся в перьях*

Красящие вещества различаются по своему происхождению, сообщаемой ими окраске и способу их распределения в пере. Известно несколько категорий пигментов пера, из которых самые распространённые: меланины, каротиноиды (относящиеся к липохромам), пситтакофульвины и порфирины (Gill 2007; Scott 2010). Характерные цвета, которые свойственны пигментам, зависят от процессов, происходящих на атомарном уровне, когда свет возбуждает их молекулы, обладающие описанными выше специфическими светочувствительными свойствами (Bostwick 2016). Большинство классов пигментов имеют древнее происхождение и, прежде чем цвет стал значимым фактором в жизни, выполняли другие важные биологические функции (Britton 2008). Перекраска сформированного пера за счёт проникновения нового пигмента в готовую структуру невозможна.

* Практически все вещества, окрашивающие ткани живых организмов, выполняют множество разнообразных функций, последняя из которых – формирование окраски. Поэтому более правильно и научно называть их биохромами (Needham 1974), а не пигментами, которые по своему определению могут входить только в состав лакокрасочных смесей. Однако в силу особенностей применения этих терминов на разных языках и, по большей части, в результате игнорирования этих особенностей биохромов большинством исследователей, далее используется и более распространённое название этих веществ.

Основными и филогенетически более древними пигментами являются меланины. Присутствуя в разных участках опахала и стержня, в зависимости от состава, количества, характера и формы зёрнышек пигмента, они полностью или частично поглощают свет, придавая перу чёрную, красно-бурую (коричневую) или жёлтую окраску. Бледно-жёлтую окраску формируют самые маленькие гранулы феомеланина. Густое его отложение дает тёмный охристо-бурый или красновато-бурый цвет, более слабое – ржаво-бурый или охристый. Чёрный цвет объясняется нахождением в пере большого количества эумеланина, если его меньше – то окраска кажется черно-бурой. Комбинации обоих меланинов дают оливково-коричневые или серо-охристые тона (Бутурлин 1941). Плотность осаждения и характер распределения меланинов в элементах пера определяют оттенки коричневого или серого (Gill 2007).

В большинстве случаев, рассматривая окраску перьев, многие авторы ссылаются на наличие только двух групп меланинов, указанных выше. Тем не менее, иногда выделяют ещё два типа этих пигментов (Hudon 2005) или объединяют их в одну группу (Needham 1974). Первый из них – пигмент, содержащий железо, тесно связан или, возможно, идентичен трихосидерину. Эти красные и жёлтые пигменты волос и перьев представляют собой Δ²,2'-бис(2*H*-1,4-бензотиазины). Полагают, что эти соединения, например трихосидерин С, возникают при окислительном сочетании 3,4-дигидроксифенилаланина и цистеина. Второй пигмент относится к группе эритромеланинов, которые продуцируют каштаново-красный цвет, они встречаются у птиц, но никогда адекватно не характеризовались химически (Hudon 2005).

Термин «меланин» был впервые применён без каких бы то ни было данных химии к тёмным пигментам волос, перьев и других структур позвоночных. На химическом уровне текущий консенсус в определении меланинов заключается в объединении их в группу сильно гетерогенных молекул, образованных в результате окисления фенольных соединений и последующей полимеризации образованных ранее промежуточных продуктов (Solano 2014). По существу, это смесь разных химических веществ, но, по большей части, все они являются полимерами хинона, поэтому их подклассы можно различать по главному мономеру, например, индольные меланины. Меланины всегда связаны с белком, что снижает их растворимость в воде. Кроме того, они имеют высокое содержание тяжёлых металлов (медь, цинк), особенно железа. Также часто в их составе присутствуют кальций и барий. Некоторые из этих элементов оказываются захваченными в ходе меланогенеза, лишь цинк связан с формированием меланопротейнов, увеличивая поглощение света этими образованиями (Needham 1974).

Вторая группа пигментов – каротиноиды – характеризуются тем, что располагаются в клетках диффузно, встречаясь в коже, её производных

и прилегающих тканях там, откуда их можно быстро мобилизовать в кровь (Goodwin 1984). По мере развития перьев они поступают в фолликулы со структурной модификацией или без неё и затем становятся прочно связанными с белковыми нитями кератина. Это сильное связывание может влиять на цвет каротиноида. Один и тот же каротиноид может быть жёлтым, оранжевым или красным в перьях разных видов птиц или даже в разных перьях одного и того же вида. Например, ε,ε -каротин-3,3'-дион является основным каротиноидом как в красных, так и жёлтых перьях щегла *Carduelis carduelis* (Stradi *et al.* 1995; Britton, Helliwell 2008).

В отличие от меланинов, каротиноиды синтезируются только растениями, водорослями и грибами, поэтому птицы должны потреблять их с пищей: либо непосредственно в виде частей растений, либо косвенно, съедая те организмы, которые ими питаются. Ряд видов птиц использует разнообразные молекулы каротиноидов или не полностью сформированных предшественников для их превращения в определённую форму, встречающуюся в оперении (Bostwick 2016). Присутствие каротиноидной окраски перьев подтверждено для 2956 видов, которые принадлежат к 95 семействам современных птиц. Эти данные были получены после изучения 9993 видов из 236 семейств (Thomas *et al.* 2014).

Каротиноидные соединения отвечают за яркие красные, оранжевые и жёлтые цвета. Иногда за фиолетовые, зелёные, синие и ультрафиолетовые (Britton 2008; Liaaen-Jensen, Lutnæs 2008b; Gill 2007), которые получаются при образовании сложных комплексов этих зоохромов с белками. Белки придают каротиноидам не только новые оптические свойства, но и стабильность (Britton *et al.* 2008; Britton, Helliwell 2008; Köhn *et al.* 2008). Эти биохромы часто присутствуют в перьях птиц, окрашенных меланинами (Stegmann 1956), хотя, в противоположность им, каротиноиды менее устойчивы к различным воздействиям. Вне периода линьки под влиянием внешних условий окраска этих соединений в перо может изменяться (Войткевич 1962).

Каротиноиды можно разделить на две группы: каротины (полимеры с чисто углеводородными элементами) и оксикаротиноиды (ксантофиллы) (с присутствием кислорода или гидроксильных групп). В настоящее время из более чем 1100 химически различных каротиноидов, обнаруженных в природе (Isler 1971; Straub 1987; Krinsky *et al.* 1989; Britton *et al.* 2004, 2008; Chen 2015; Stange 2016; Yabuzaki 2017), было идентифицировано всего лишь около 30 в рационе, плазме крови и (или) перьях птиц (McGraw 2006; Bleiweiss 2014).

Основными пигментами, составляющими жёлтый (и структурный зелёный) цвет, например, у синиц Paridae, являются ксантофиллы: лютеин, зеаксантин и криптоксантин. Первый они получают из съеденных гусениц, причем интенсивность цвета напрямую связана с обилием этих

личинок в рационе. За красный цвет ответственны другие пигменты, например, астаксантин и дорадексантин (Lima-de-Faria 2012). В целом, большинство наземных птиц, видимо, получают пищу, богатую лютеином и зеаксантином, тогда как водные птицы имеют больший доступ к газаниаксантину и румиксантину (Bostwick 2016).

Птиц можно рассматривать как особых аккумуляторов ксантофилов. Это объясняется главным образом плохой абсорбцией каротинов, а также тем, что они превращаются организмом в витамин А (Goodwin 1984). Лишь при избытии каротинов в рационе они могут быть также прекурсорами пигментов, депонируемых в перьях (Hudon 2005).

Оксикаротиноиды можно разделить на группы (Hudon 2005): 1) диетические ксантофиллы (лютеин, зеаксантин); 2) красные 4-оксокаротиноиды (астаксантин, кантаксантин, адонирубин и т.д.); 3) жёлтые каротин-3-оны (канареечные ксантофиллы); 4) светло-жёлтые пикофульвины (7,8-дигидрокаротиноиды); 4) ярко-красный ретродегидрокаротиноид (родоксантин).

Кроме того, липохромная окраска перьев птиц может формироваться и за счёт другого класса жирорастворимых пигментов – пситтакофульвинов, которые встречаются только у попугаев Psittaciformes.

Перьевые порфирины происхождением связаны с железосодержащими гемоглобином и жёлчными пигментами печени. Природные порфирины производятся из сукцинил-КоА (промежуточное соединение цикла Кребса) и аминокислоты глицина (Needham 1974). Они формируют интенсивную красную флуоресценцию при ультрафиолетовом освещении. Порфирины содержатся в красноватых или коричневых перьях. Однако они обнаруживаются главным образом в новых перьях, так как химически нестабильны и легко разрушаются солнечным светом (Gill 2007). О присутствии порфиринов в перьях снегирей данных нет.

У птиц есть и более редкие биохромы. Сфенисцины – это недавно обнаруженная категория эндогенно синтезируемых жёлто-оранжевых пигментов, характерных исключительно для перьев пингвинов Sphenisciformes (Thomas *et al.* 2013). Химически они сходны с жёлтыми и красными птериновыми пигментами. Птерины и родственные им пигменты (например, некоторые пурины и флавины) являются побочными продуктами катаболизма пуриновых нуклеотидов – аденозинтрифосфата (АТФ) и/или гуанозинтрифосфата (ГТФ). У птиц они не встречаются в покровных структурах. Флавины представляют собой гетероциклические соединения, основным пищевым источником которых является витамин В₂ (рибофлавин) и его производные (Roy *et al.* 2019).

2.3.2. Схемохромная окраска пера

Схемохромная (структурная, структурированная) окраска оперения определяется особыми структурами, которые создают цвет по оптиче-

ским принципам (например, дифракция, преломление, интерференция) (Burt 1986; Durrer 1986; Prum 1999; Prum, Torres 2012; Hudon 2005; Kinoshita *et al.* 2008; Scott 2010; McCoy *et al.* 2018). Итоговая окраска оперения – та, которую мы видим – представляет собой сложное взаимодействие света с присутствующими в перье пигментами и структурными элементами. По сути, она является суммой оптических свойств пигментов, их упорядоченных комплексов, текстуры и структуры пера, а также участков оперения в целом, определяемых характером падающего на них света.

Схемохромы часто создаются четырьмя способами (Чернова и др. 2004; Prum *et al.* 2009; Roy *et al.* 2019). Во-первых, трёхмерным аморфным (или квазиупорядоченным) губчатым β -кератином и наноструктурами, образованными заполненными воздухом и случайно ориентированными медуллярными клетками радиусов. За счёт неупорядоченного фазового разделения β -кератина и цитоплазмы таких клеток свет отражается не когерентно и перо выглядит белым (Войткевич 1962; Prum *et al.* 2009; Saranathan *et al.* 2012). Стержни кератина в стенках этих клеток имеют большой диаметр и отражают все длины волн света примерно одинаково (Hudon 2005). Если такие клетки имеют неправильную форму, то белизна может усиливаться.

Во-вторых, упорядоченные наноструктуры пера различаются по строению в одном, двух или трех измерениях. Они затрагивают как форму радиуса, так и форму крючочков и их микроструктуру (Чернова и др. 2004). Радужная окраска получается при комбинировании мощного пигментного слоя, концентрирующегося в одном или нескольких рядах мозговых клеток, со светоотражающими свойствами их сильно утолщённых наружных стенок, и покрывающего этот комплекс прозрачного коркового слоя. В результате этого свет отражается когерентно, образуя радужные переливы, которые изменяют оттенок в зависимости от угла падающего света или наблюдения (Rawles 1960; Finger, Burkhardt 1994; Cuthill *et al.* 2000; Gill 2007). В перьях радужные цвета возникают в основном на радиусах благодаря интерференции световых волн, отражающихся от наружной и внутренней поверхностей этих элементов, структур их сердцевин, а также благодаря поглощению света гранулами биохромов (Чернова и др. 2004; McGraw 2004d; Hudon 2005). Для возникновения металлического блеска необходимо наличие пигментной подкладки, поэтому перья альбиносов его лишены.

В-третьих, губчатый медуллярный слой радиусов, рамусов и рахиса, в зависимости от размера его микроструктур, может выборочно отражать свет определённых длин волн и соответственно окрашиваться. Получается, что ламеллярные и кристаллические решётки клеток и пигментов производят сильную радужность, а квазиупорядоченные структуры – слабые или не радужные цвета (Roy *et al.* 2019). Не радужные структур-

ные цвета получаются тогда, когда частицы, отражающие свет, в диаметре меньше длины волны определённого участка спектра. Так, если они меньше, чем длина волны красного и жёлтого света, то от них будет отражаться или рассеиваться больше коротковолнового (синего), чем длинноволнового компонентов солнечного света. Этот эффект, известный как рассеяние Рэлея или Тиндаля, придаёт покровам животных синий цвет без участия каких-либо пигментов (Britton 2008). Когда рассеивающие частицы больше, чем любая длина волны света, и нет никакой дискриминации по длине волны, рассеянный свет является белым.

В-четвертых, существует ещё один крайне редкий тип не пигментной окраски – чёрный. Перья выглядят очень чёрными из-за особого строения радиусов, которые лишены пигментов и чрезвычайно эффективны в пропускании света. Проникая внутрь, его лучи рассеиваются, что приводит к их полному поглощению (McCoy *et al.* 2018).

Некоторые цветовые категории перьев птиц производятся исключительно пигментами, другие – только структурами, но существуют цвета, получаемые только при их взаимодействии. Такие цвета передаются с помощью комбинированных механизмов и их трудно воспроизвести с помощью любого другого механизма изолированно (Rawles 1960; Roy *et al.* 2019). Например, зелёный цвет – это, как правило, сочетание синей структурной окраски и наличия в перьях жёлтого пигмента. В результате различных нарушений при потере структурной окраски или выпадении из неё пигментов получают разные цветовые морфы (Gill 2007). Яркий пример – domestифицированные разновидности волнистых попугайчиков *Melopsittacus undulatus*: зелёные в норме, жёлтые без схе-махрома, синие без пигмента.

Структурные элементы придают перьям не только цвет, но и характер их поверхности. Бархатистость (полное отсутствие блеска) зависит от наличия множества видоизмененных боронок, имеющих форму щетинок или шипиков, ориентированных перпендикулярно к поверхности пера и расположенных густо параллельными рядами, благодаря чему происходит поглощение света (Войткевич 1962). Глянцевая поверхность образуется, если перо гладкое и хорошо отражает свет.

Таким образом, благодаря сочетанию своеобразных структур, комбинации кератинов и пигментов, у птиц наблюдается значительно большее разнообразие цветов в окраске оперения (Bostwick 2016), чем это было бы возможно только за счет пигментов.

3. УЛЬТРАФИОЛЕТОВОЕ ОТРАЖЕНИЕ И УЧАСТИЕ БИОХРОМОВ В СИСТЕМЕ ЦВЕТОВОГО ЗРЕНИЯ ПТИЦ (PASSERIDA)

«В будущем ни один отчет о конкретном виде птиц не может считаться полным, если он игнорирует зрительный аппарат».

Кейси Альберт Вуд (Wood 1917; Martin 2017)

Рассмотренные выше физические и химические особенности формирования итоговой окраски оперения птиц долгое время оставались лишь субъективным мнением человека, описывающего увиденное, пока в эти данные не была введена особая поправка, учитывающая систему зрительного восприятия самих птиц.

Птицы больше, чем другие живые организмы, руководствуются зрением. Их глаза имеют три основных структурно-функциональных компонента: особое положение в голове и форма глаз, их оптическая система, воспроизводящая изображение мира, и сетчатка, конвертирующая его в сигнал для обработки нервной системой. Хотя все эти компоненты работают в широких пределах, а в каждом из них существует множество вариаций, так что разнообразие глаз и связанных с ними возможностей столь же велико, как и количество видов птиц, обитающих на Земле (Martin 2017).

Основные критерии эффективности глаз включают: абсолютный порог зрения при тусклом свете; пороги интенсивности или хроматического контраста для обнаружения различий двух источников; пространственное разрешение; скорость получения информации; форма и размеры поля зрения (Walls 1963; Pumphrey 1961; Meyer 1977; Meyer 1986). Эти ограничения, устанавливаемые глазом на зрение, важны для понимания того, как система восприятия окружающей среды соответствует поведению и экологии вида (Martin, Osorio 2010). Однако, из всего набора критериев, определяющих значение окраски оперения с помощью зрения, наиболее важно знание особенностей цветового восприятия птиц, которое может сильно отличаться от нашего.

3.1. Система распознавания световых волн птицами

Свет – это одна из форм электромагнитного излучения, общим свойством волн которого является то, что они поддерживают определённое расстояние между их последовательными пиками – длину волны (Gunther 2012). Солнце излучает электромагнитные волны в широком диапазоне длин (спектр). Видимый свет – это та часть электромагнитного спектра, к которому чувствительны человеческие глаза (Gunther 2012). В отличие от нас, животные могут воспринимать меньшую или большую часть общего электромагнитного спектра.

Цвет характеризует любые объекты определённым образом. Он представляет собой свойственный только ему диапазон световых волн, отражающихся от любых поверхностей при освещении (Bostwick 2016). Цветовое зрение – это способность различать объекты по отражаемой ими длине волны, а не по интенсивности света. Для возможности его функционирования требуется наличие не менее двух, лучше больше, спектрально отличных типов фоторецепторов, выходные сигналы которых могут сравниваться нервной системой (Hart 2001). Таким образом, цвет – это свойство нервной системы, а не окружающей среды. Цветовое зрение предназначено для улучшения информации о пространстве, которая сообщает о наличии и свойствах определенных типов объектов, являющихся ключевыми в жизни животного (Martin 2017).

Сетчатка глаз птиц содержит больше типов рецепторов цвета, чем их было обнаружено у человека (Tanaka 2015). Эти различия означают, что для многих целей наше зрение и его стандарты, основанные на другой психофизике, не подходят для изучения визуального поведения птиц (Cuthill *et al.* 2000). На самом деле мы даже не можем знать, видят ли птицы «цвет» так же, как мы. Всё, что можно с уверенностью определить – это диапазон длин волн света, к которому чувствительны эти животные (видимый спектр птиц), и то, как их глаза могут разделить этот спектр на отдельные участки (Martin 2017).

Относительно толстая сетчатка птиц, в сравнении с другими позвоночными, содержит особый набор фоторецепторов и демонстрирует несколько возможных комбинаций областей (или ямок), необходимых для более острого зрения (Meyer 1986). На сегодняшний день известно, что для распознавания картины внешнего мира птицы имеют семь различных типов фоторецепторов: палочки, четыре типа одиночных колбочек (Chen, Goldsmith 1986) и два типа двойных колбочек (Hart 2001). Разнообразие одиночных колбочек классифицируется в соответствии с положением в спектре максимальной чувствительности содержащихся в них фотопигментов (Martin 2017).

Большинство животных специализируются на зрении в определённом диапазоне интенсивности света, и оно оптимизировано либо для пространственного разрешения, либо для чувствительности. Палочки примерно в 25 (иногда 100) раз более чувствительны, чем колбочки (Hart 2001). Они функционируют в основном при слабом освещении (скотопические условия) (Cuthill *et al.* 2000; Martin, Osorio 2010). Колбочки используются при более высоких уровнях освещённости днём (фотопические условия) и непосредственно отвечают за цветовое зрение (Vorobyev, Osorio 1998; Stoddard, Prum 2011; Douglas, Cronin 2016; Martin 2017). Условия, при которых работают обе системы фоторецепторов (сумерки), называются мезопическими (Stockman, Sharpe 2008). Общее свойство глаз с такой системой зрения известно еще с начала XIX века. При этом

в дневное время наблюдается большая чувствительность к длинным волнам, а при низкой интенсивности света – к коротким (Hart 2001).

Двойные колбочки широко распространены у многих позвоночных, но отсутствуют у млекопитающих. Каждая пара этих рецепторов занимает в четыре раза больше площади поперечного сечения одиночного конуса, а все вместе – до 82% сетчатки (Hart 2001). Хотя количество двойных колбочек составляет примерно половину всех фоторецепторов у дневных видов птиц, они не являются частью механизма цветового зрения (Hart 2001; Vorobyev, Osorio 1998; Martin 2017). Их роль ещё остается неясной, но предполагается, что они могут представлять собой отдельный канал, сигнализирующий о яркости предметов при высоком уровне освещения, который используется для обнаружения движения и определённых аспектов видения формы (Cuthill *et al.* 2000; Martin, Osorio 2010; Martin 2017). С другой стороны, возможно, что двойные колбочки могут быть вовлечены в механизм обнаружения поляризованного света, который применяется для ориентации и навигации (Cuthill *et al.* 2000). Сравнение интенсивности коротких и длинных волн может потенциально дать животному чувствительную оценку положения солнца, даже когда оно скрыто от наблюдателя (Bennett, Cuthill 1994). Таким образом, несмотря на разнообразие фоторецепторов и учитывая количество тех, которые реально используются птицами для распознавания цвета, их зрение можно назвать тетрахроматическим.

Спектрофотометрические измерения максимумов чувствительности ($\lambda_{\max}$) фотопигментов, обнаруженных в сетчатке птиц, показывают, что они подразделяются на пять классов (четыре в рецепторах колбочек и один в рецепторах палочек). Четыре из этих классов фотопигментов, включая те, что обнаружены в палочках, показывают высокую степень сходства среди широкого спектра видов. Однако вариации чувствительности пигмента в оставшемся типе фоторецепторов изменяют способность птиц различать цвета на коротковолновом конце спектра, который определяет, может ли птица видеть ультрафиолетовое (УФ) излучение или нет.

Пять типов зрительных пигментов птиц обозначаются следующим образом: RH_1 – родопсин типа 1 ($\lambda_{\max}$ 500 нм); RH_2 – родопсин типа 2 ($\lambda_{\max}$ 505 нм) (находится в MWS рецепторах, зелёный диапазон); SWS_1 – коротковолновый тип 1 ($\lambda_{\max}$ 365/410 нм) (UVS/VS рецепторы, УФ/фиолетовый диапазон); SWS_2 – коротковолновый тип 2 ($\lambda_{\max}$ 470 нм) (SWS рецепторы, синий диапазон); LWS – длинноволновый тип ($\lambda_{\max}$ 565 нм) (LWS рецепторы, красный диапазон). Первый из этих пигментов обнаружен в рецепторах палочек, остальные – в колбочках, в соответствии с указанными в скобках типами рецепторов. Кроме того, SWS_1 бывает двух типов, тот или другой встречаются у разных видов птиц. Пигменты SWS_1 с $\lambda_{\max}$ при 365 нм называются чувствительными к ультрафиолету (UVS),

а те, у которых $\lambda_{\max}$ находится при 410 нм, называются чувствительными к фиолетовому свету (VS) (Chen, Goldsmith 1986; Martin 2017). Двойные колбочки всегда содержат *LWS* пигмент.

Рецепторы *UVS/Vs* колбочек функционируют как часть системы цветового зрения, а не как отдельный канал. Однако они обычно являются самыми маленькими из всех типов и наименее распространёнными в сетчатке (Cuthill *et al.* 2000). Поэтому различия в чувствительности и цветовом зрении среди видов птиц проявляются только при высоких (дневных) уровнях света, когда зрение опосредовано рецепторами колбочек (Martin 2017). Сдвиг пиковой абсорбции *UVS* колбочек, наблюдаемый у отдельных видов к ультракоротким длинам волн, уменьшает диапазон перекрытия между *UVS* и *SWS* рецепторами и увеличивает возможность распознавания большего количества оттенков насыщенных синих цветов (Stoddard, Prum 2011).

Вся эта, и так явная сложность цветового зрения птиц, ещё более усложняется присутствием в каждой колбочке масляной капли, находящейся в проксимальной части наружного сегмента фоторецептора (Vorobyev *et al.* 1998; Bowmaker, Hunt 1999; Hart 2001; Vorobyev 2003). Важность капель состоит в том, что они содержат пигменты на основе каротиноидов. Эти пигменты придают ей яркий цвет, но они не являются светочувствительными. Каротиноиды выполняют в них важную фильтрующую функцию, которая позволяет повысить спектральную настройку рецепторов колбочек и сместить положение их максимальной чувствительности в сторону более длинных волн (Hart, Vorobyev 2005; Britton 2008).

Птицы чувствительны к УФ излучению прежде всего потому, что их глазная среда (особенно хрусталик и роговица), в отличие от людей и многих других животных, прозрачна для ультрафиолета. Таким образом, спектральная чувствительность фоторецептора птиц является функцией коэффициента пропускания среды глаза вместе с максимумом поглощения капли масла и зрительного пигмента колбочки (Lind, Kelber 2009; Lind *et al.* 2013). Поэтому для определения диапазона чувствительности глаз каждого вида птиц необходимо знать параметры всех трёх показателей.

Кроме того, фоторецепторы могут быть распределены по очень сложным схемам и с разной относительной плотностью в отдельной сетчатке. В результате, вероятно, каждый вид уникален в получаемой им информации, которую он извлекает из изображения внешнего мира (Hart 2001; Martin 2017). Возможно даже то, что одна и та же птица может получать разную информацию из одной и той же сцены, в зависимости от того, смотрит ли она на нее левым или правым глазом. Имеются доказательства того, что это связано с различиями в распределении, количестве и особенностями восприятия фоторецепторов между глазами (Cuthill *et al.*

2000; Hart 2001; Birkhead 2012; Martin 2017). Существует разница и в пространственном распределении типов колбочек. Эти изменения могут быть поразительными, и кажется вероятным, что они приводят к различиям в цветовом зрении и спектральной чувствительности в разных частях поля зрения одного глаза (Birkhead 2012; Martin 2017).

Таким образом, птицы не только видят большую, чем мы, часть всего электромагнитного спектра, но и различают больше цветов, оттенков и их контрастность. По этой причине важно помнить, что цвет любого объекта, включая перо, определяется комбинацией двух вещей: то, что происходит со светом, когда он взаимодействует с объектом, и как эта информация интерпретируется в визуальной системе наблюдателя (Bostwick 2016).

3.1.1. Участие биоохромов в зрительной системе птиц

Каротиноиды. Птицы способны замечать более тонкие цветовые различия, чем могут обнаружить зрительные системы человека и других млекопитающих (Martin 2017), благодаря наличию у них более резко настроенных рецепторов. Основную роль в этом выполняет особый фильтр – капля масла с растворенными в ней пигментами.

Все зрительные пигменты имеют значительное поглощение на коротких волнах из-за вторичного (β) пика поглощения. За счёт этого любое животное потенциально могло бы видеть УФ излучение. Однако у людей оно отфильтровывается хрусталиком, а у птиц это достигается с помощью цветных масляных капель (Cuthill *et al.* 2000). Они представляют собой сильно рефрактильные сферические органеллы, часто ярко окрашенные из-за содержания в них каротиноидных пигментов (Cuthill *et al.* 2000). По упрощённой классификации, они обозначаются как *R*-тип (красный), *Y*-тип (жёлтый), *P*-тип (бледный/основной), *C*-тип (прозрачный/бесцветный) и *T*-тип (прозрачный). Капли *R*-, *Y*-, *C*- и *T*-типов встречаются в одиночных колбочках, тогда как капля *P*-типа была обнаружена в главном конусе двойных колбочек. В дополнительном конусе капля масла определяется как *A*-тип (Martin, Osorio 2010).

Каждый зрительный пигмент связан с определенным типом капель масла, которые отсекают длины волн несколько меньше (β пик), чем $\lambda_{\max}$ этого пигмента (Vorobyev 2003; Lind, Kelber 2009; Stavenga, Wilts 2014). Так, в одиночных колбочках пигмент *LWS* рецепторов сочетается с красной каплей (*R*-тип); *RH₂* (*MWS*) – с желтой (*Y*-тип), *SWS₂* – с прозрачной каплей, блокирующей УФ излучение (*C*-тип), и *SWS₁* – с полностью бесцветной каплей (*T*-тип), которая не проявляет значительного поглощения в видимом спектре птиц в результате отсутствия каротиноидов (Goldsmith *et al.* 1984; Cuthill *et al.* 2000).

Предполагаемые преимущества фоторецепторов с узкой спектральной чувствительностью и уменьшенным перекрытием диапазонов, как

у птиц, заключаются в увеличении цветовой насыщенности одних и усилении дискриминации других частей спектра. Также это улучшает постоянство цвета – явление, при котором объект воспринимается с одним и тем же цветом, несмотря на изменение его освещённости (Vorobyev *et al.* 1998).

Кроме птиц, капли масла в колбочках описаны у амфибий, рептилий и неплацентарных, хотя отсутствуют у большинства других млекопитающих (Møller 2003). У дневных птиц они обычно окрашены в красный, оранжевый, жёлтый или зелёный цвет, тогда как у ночных видов они выглядят бесцветными или бледно-жёлтыми. Все эти цвета, их относительные пропорции и распределение, характерны для определённого вида со своими особенностями в каждом случае.

Довольно трудно измерить абсолютную оптическую плотность капель масла, так как они имеют высокий показатель преломления. Однако, по уже появляющимся данным известно, что и здесь существуют некоторые внутри- и межвидовые различия (Martin, Osorio 2010).

Большинство каротиноидов находятся в каплях масла колбочек птиц в виде сложных эфиров и являются ксантофиллами (Goldsmith *et al.* 1984). Среди каротиноидов, встречающихся в фоторецепторах сетчатки птиц, только пигмент красных капель (*R*) был уверенно идентифицирован на основании спектра поглощения как астаксантин. Оранжевые капли отсутствуют у многих видов птиц, но когда встречаются, то содержат астаксантин в более низкой концентрации и, по-видимому, могут являться смесью двух каротиноидов.

Желтые капли (*Y*) обычно имеют трёхполосный (трёхпиковый) спектр поглощения, аналогичный зеаксантину, но могут содержать более одного каротиноида. Обычно бесцветные (*C*) капли содержат каротиноиды с максимумом поглощения при 385 или 402 нм. Хромофор с $\lambda_{\max}$ 385 нм (фрингиллоксантин), по-видимому, отсутствует у курообразных, а каротиноид с $\lambda_{\max}$ 402 нм получил название галлоксантин, когда впервые был выделен из сетчатки кур *Gallus gallus domesticus* (Goldsmith *et al.* 1984). Бледные капли (*P*), которые традиционно называют зеленоватыми, содержат смесь двух каротиноидов. Первый из них галлоксантин, второй, скорее всего, ε -каротин, являющийся единственным не ксантофиллом среди каротиноидов сетчатки птиц.

Общей чертой зрительных рецепторов птиц является то, что пигменты в палочках и колбочках *MWS* спектрально похожи или даже идентичны. Напротив, у млекопитающих их $\lambda_{\max}$ обычно различается на 40 нм (Bowmaker, Hunt 1999). Тем не менее, похожее спектральное разделение у птиц достигается благодаря фильтрующему действию капель *Y*-типа (Das *et al.* 1999). Кроме того, эти капли могут функционировать аналогично другим коротковолновым поглощающим фильтрам – для защиты фоторецепторов от УФ (Güntürkün 2000; Martin, Osorio 2010;

Douglas, Cronin 2016). Поскольку каждый тип колбочки имеет свой особый масляный фильтр, это означает, что глаз может пропускать ультрафиолетовый свет, не повреждая чувствительные фоторецепторы.

Каротиноиды, как и некоторые другие пигменты, защищают глазные структуры и другим способом, не связанным со спектральной фильтрацией. Биологическая ткань подвержена фотоокислительному повреждению через продукцию свободных радикалов, включая синглетный кислород. Каротиноиды, как, например, макулярный пигмент человека, являются эффективными поглотителями таких вредных молекул и могут служить для защиты сетчатки. Эти пигменты могут выполнять аналогичную защитную роль в роговице, хрусталике и увеальном тракте (Douglas, Cronin 2016).

Считается, что на специфическую окраску масляных капель не влияют половые различия в пигментации пера или цвете радужки, хотя относительные пропорции их окраски изменяют кастрация, возраст, время года, условия содержания в неволе, сперматогенная активность у самцов, и всё-таки иногда половая принадлежность (Møller 2003). Изменения в составе рациона у птиц в неволе нарушают пигментацию капель масла. Поэтому у таких птиц, в сравнении с дикими, ухудшается цветное зрение (Hart 2001; Martin, Osorio 2010).

В то же время достижение такого же эффекта возможно и при повышенном накоплении каротиноидов в сетчатке птиц посредством пищевых добавок (Toomey, McGraw 2016). При чрезмерном фотозащитном действии каротиноидов фильтрация света концентрированными каплями масла колбочек может быть довольно сильной, вплоть до поглощения большей его половины. Это потенциально ограничивает цветное зрение в условиях низкой освещённости (Vorobyev 2003; Hart, Vorobyev 2005). Без существования компенсаторных механизмов оба явления могут привести к системному нарушению или локальной деградации сетчатки (Toomey, McGraw 2016).

Таким образом, присутствие каротиноидов в глазных структурах является переменной характеристикой, которая может зависеть от условий окружающей среды и физиологических параметров, что повышает «интригующую вероятность того, что окраска оперения и цветное зрение птиц могут быть связаны общим биохимическим механизмом» (Toomey, McGraw 2009).

Меланины. Любое оптическое устройство внутри окрашено в чёрный цвет, чтобы минимизировать эффект многократного отражения от его поверхностей. Аналогично этому, внутренние поверхности глаза обычно покрыты сплошным слоем меланинов. Они обнаруживаются в заднем эпителии радужной оболочки, наружном эпителии цилиарного тела, пигментном эпителии сетчатки и сосудистой оболочке, лежащей под сетчаткой. Эти биохромы предотвращают рассеивание света, отражающе-

гося поверхностью фоторецепторов и снижающего качество изображения (Douglas, Cronin 2016).

Поскольку меланины фотостабильны, они «дешевы в обслуживании» и, следовательно, являются экономически эффективным способом повышения качества изображения, удовлетворяя основному критерию согласованного фильтра: снижение энергетических затрат при обработке визуального сигнала (Douglas, Cronin 2016). Кроме того, поглощая лишний свет, меланины так же обладают фотопротекторным эффектом.

Родопсины. Наружные сегменты всех фоторецепторов содержат зрительные пигменты, которые отвечают за поглощение света, падающего на сетчатку. Эти пигменты представляют собой конъюгированные белки, состоящие из большого протеинового фрагмента – опсина, ковалентно соединённого с хромофором (Meyer 1986; Bowmaker, Hunt 1999; Hart 2001). Хромофор – это 11-цис-ретиаль (альдегид витамина Ах).

Под действием света происходит изомеризация хромофора от 11-цис до полностью транс-формы. Это приводит к конформационному изменению опсина, инициируя каскад ферментативных реакций, которые в итоге закрывают катионные каналы и гиперполяризуют фоторецептор (Douglas, Cronin 2016). Таким способом вызывается изменение скорости высвобождения нейротрансмиттера из фоторецептора (Hart 2001), способствующего передаче оптического сигнала в нервную систему.

Белковая часть фотопигмента – опсин максимально поглощает свет ниже 300 нм, тогда как 11-цис-ретиаль имеет $\lambda_{\max}$ при 375 нм. Характерный для зрительного пигмента спектр поглощения образуется, когда происходит батохромный сдвиг при соединении хромофора с опсином. Это приводит к уменьшению энергии, необходимой для возбуждения рецептора фотонами (Hart 2001).

У большинства позвоночных опсин сетчатки связан с производным витамина А₁, образуя родопсины (Douglas, Cronin 2016). Однако, у некоторых рыб, амфибий и рептилий хромофором является витамин А₂ (3,4-дегидроретиаль), образующий порфиропсиновые пигменты. Таким образом, фоторецепторы могут содержать либо только родопсины, либо порфиропсины, либо их смесь.

У птиц $\lambda_{\max}$ пигмента фоторецептора обусловлено исключительно различиями электростатического взаимодействия аминокислотного состава белка (опсин), определяемого генетически, с внедрённым хромофором (Cuthill *et al.* 2000). При образовании разных классов фотопигментов степень их спектрального сдвига вызывается заменами отдельных аминокислот и может варьировать в зависимости от конкретного опсина. Известно, что около 18 аминокислот явно вовлечены в спектральную настройку зрительных пигментов, но только 6 из них вызывают существенные спектральные сдвиги (Bowmaker, Hunt 1999), формируя состав основных спектральных типов фоторецепторов. Даже незначи-

тельное изменение аминокислотной последовательности в опсиновой группе рецептора может привести к значительным изменениям в его спектральном положении. Это делает фоторецепторы лёгкой мишенью для эволюционной настройки (Douglas, Cronin 2016), что ещё раз свидетельствует о том, насколько разнообразной может быть чувствительность зрительных систем у птиц.

3.1.2. Особенности зрительной системы вьюрков подсемейства *Carduelinae*

Знания о чувствительности системы цветного зрения вьюрков получены на примере изучения всего двух видов (Goldsmith *et al.* 1984; Das *et al.* 1999). Первый из них – канарейка *Serinus canaria*. У неё дуплексная сетчатка с преобладанием колбочек, что отражает её дневной образ жизни, и соответствующий тетрахроматической системе набор фоторецепторов (Das *et al.* 1999). Палочки имеют максимальную оптическую плотность ($\lambda_{\max}$) при 506 нм. Колбочки относятся к четырём спектральным классам: длинноволновой (*LWS*), содержащий фотопигмент с $\lambda_{\max}$ на 569 нм; средневолновой (*MWS*) – $\lambda_{\max}$ 505 нм; коротковолновой (*SWS*) с $\lambda_{\max}$ 442 нм; ультракоротковолновой (*UVS*) – $\lambda_{\max}$ ~366 нм. Двойные колбочки обладают пигментом с $\lambda_{\max}$ 569 нм, часто в обоих конусах. Типичные комбинации фотопигмента и масляной капли встречаются в большинстве классов колбочек (Das *et al.* 1999).

У канареек трёх цветовых морф идентифицировано пять классических типов капель масла (Das *et al.* 1999). Вспомогательные элементы двойных колбочек не содержат видимой масляной капли, хотя низкие концентрации каротиноидов (со спектром поглощения, имеющим три пика, характерным для зеаксантина) были зарегистрированы в их дистальном конце.

Зрительный пигмент *LWS* рецепторов комбинируется с каплей *R*-типа в одиночных колбочках, но также обнаруживается в дополнительных элементах двойных колбочек, связанных с каплей *P*-типа в их главном конусе. В одиночных колбочках пигменту *MWS* рецепторов (505 нм) соответствует капля *Y*-типа, тогда как *SWS* (442 нм) ассоциируется с каплей *C*-типа, а *UVS* (366 нм) – с каплей *T*-типа (Das *et al.* 1999).

Хрусталик прозрачен по всему видимому спектру с небольшим увеличением поглощения ниже 380 до 350 нм (примерно до 0.2), которое далее резко увеличивается. Таким образом, домашняя канарейка обладает потенциалом для создания системы цветного зрения, распространяющегося в ближний ультрафиолет (Das *et al.* 1999), но также обеспечивающего отличное восприятия цветов и их оттенков (Vorobyev *et al.* 1998).

При исследовании одной группы цветовых морф канарейки выявлено, что состав капель масла в сетчатке некоторых особей значительно

отличается. Наиболее поразительным отличием являлось отсутствие у большинства птиц типичных капель масла *R*-типа. Причем это не могло быть связано с фенотипом, поскольку часть канареек из каждой группы всё-таки имели типичные высоко пигментированные капли *R*-типа (20% протестированных птиц) (Das *et al.* 1999).

У остальных особей колбочки, содержащие пигмент *LWS*, будь то одиночные или основные конусы двойных колбочек, имели капли, похожие по составу на те, что обычно находятся в основных конусах двойных колбочек (*P*-тип) (Das *et al.* 1999). Вторичный каротиноид с $\lambda_{\max}$ около 440 нм (спектрально похожий на каротиноид капель масла *P*-типа) наблюдался в каплях *R*-типа и у некоторых других видов птиц (Goldsmith *et al.* 1984). Однако обнаружению его присутствия, по-видимому, обычно препятствует чрезвычайно низкая концентрация, поэтому он полностью маскируется спектром астаксантина. Если капли *R*-типа в сетчатке канарейки также состоят из смеси двух каротиноидов, то в отсутствие астаксантина остаётся только вторичный каротиноид. Его концентрация может значительно варьировать: в некоторых каплях он обнаруживается в высокой концентрации (*P*-тип), тогда как в других – в небольших количествах. В последнем случае в каплях должны находиться только нейтральные липиды, которые, следовательно, будут иметь спектр поглощения, напоминающий капли *T*-типа. В подтверждение этого в сетчатке исследованных канареек было выявлено шесть колбочек, которые состояли из внешнего сегмента *LWS*, связанного с масляной каплей *T*-типа (Das *et al.* 1999).

У некоторых птиц, которые не имели нормальных капель *R*-типа, обнаружена ещё одна необычная комбинация фотопигмента с каплей масла: внешний конус двойных колбочек был объединён с прозрачной каплей *T*-типа (Das *et al.* 1999).

Типичными каплями *R*-типа в одиночных колбочках *LWS* отфильтровываются все длины волн падающего света ниже примерно 575 нм, и эффективный максимум поглощения дополнительного элемента двойной колбочки смещается примерно до 615 нм. Напротив, относительная спектральная чувствительность одиночных колбочек *LWS*, содержащих бледную каплю *R*-типа, более эффективна на длинах волн ниже примерно 570 нм, и эта широкая функция чувствительности будет аналогична таковой у основного конуса двойных колбочек (Das *et al.* 1999).

Механизм выявленных отклонений от нормы явно связан с историей одомашнивания этого вида. По мнению авторов, исследовавших этот феномен (Das *et al.* 1999), изменение каротиноидного состава капель масла фоторецепторов связано с мутацией в одном из генов, кодирующих критический фермент в пути синтеза или отвечающего за транспорт астаксантина. Такая мутация, скорее всего, была сохранена за счёт инбридинга или в результате того, что большинство канареек, содержа-

щихся в домашних условиях, находятся в среде, обеднённой УФ излучением, поэтому изменения в спектральной чувствительности не привело к критическим последствиям. Альтернативно есть сведения, что снижение концентрации каротиноидов в масляных каплях происходит у некоторых видов во время длительного содержания в неволе (Hart 2001), что также может быть применимо и к канарейке.

Чувствительность к УФ излучению считается нормой лишь у части представителей отряда Passeriformes (Passerida) (Chen *et al.* 1984; Parrish *et al.* 1984; Bleiweiss 2014). Однако и у них её степень может сильно различаться. Пигмент класса UVS/VS у канарейки такой же, как и у волнистого попугайчика, истинно чувствительный к УФ. Тем не менее, у китайского соловья *Leiothrix lutea* пигмент того же диапазона имеет чувствительность почти в пять раз выше, чем в видимом диапазоне (Burkhardt, Maier 1989; Burkhardt 1989; Maier 1994).

С другой стороны, если сравнить систему цветового зрения канарейки с таковой одного из ближайших её родственников – домового чечевицы *Carpodacus mexicanus*, то и здесь обнаруживается отличие. В сетчатке особей этого вида лишь 10-15% прозрачных масляных капель. Большинство из них содержат галлоксантин или его аналог фрингиллоксантин, поэтому они относятся к С-типу. Только в дорзальной и центральной сетчатке подмножество таких капель совсем прозрачно (Т-тип). Они составляют всего около 1.5% набора дорзальной половины сетчатки. В результате домовая чечевица имеет как наименьшее количество капель Т-типа, так и наименьшую чувствительность к УФ излучению среди всех исследованных Passeriformes (Goldsmith *et al.* 1984).

Таким образом, визуальные возможности вьюрков, как и других дневных птиц, могут значительно различаться в зависимости от особенностей экологии даже между ближайшими родственниками. Тем не менее, общий состав фоторецепторов их сетчатки очень похож. Это означает, что их система зрения развивалась, чтобы приспособить широкий спектр визуальных задач, охватывающих полный спектр доступного для видения дневного света (Das *et al.* 1999). Ближний УФ предоставляет дополнительную визуальную информацию, которая может использоваться птицами для регулирования циркадных ритмов, ориентации и навигации, но в первую очередь для поиска пищи, а также внутри- и межвидового общения (Burkhardt 1982; Burkhardt 1989; Das *et al.* 1999).

3.2. Ультрафиолетовое излучение и цветовое зрение птиц

3.2.1. Ограничения способности видеть ультрафиолетовое отражение

Спектральный диапазон видимого света ограничен двумя факторами. Во-первых, из-за фильтрующих эффектов атмосферы большая часть (~80%) светового излучения на поверхности Земли ограничивается дли-

нами волн между 300 и 1100 нм, причём распределение энергии имеет максимум при 480 нм, а квантовое воздействие – при ~555 нм. Во-вторых, энергия фотонов световых волн выше ~850 нм слишком мала, чтобы привести к фотоизомеризации 11-цис-ретиная, используемого в качестве хромофора белковой молекулы опсина, тогда как фотоны солнечного спектра длин волн ниже ~300 нм имеют достаточно высокую энергию и разрушают белки (Bowmaker, Hunt 1999; Das *et al.* 1999).

Оптическая система глаза, его среда, может содержать фильтрующие пигменты или состав, которые уменьшают диапазон коротких волн, передаваемых на сетчатку. Ультракороткие длины волн удаляются белками и нуклеиновыми кислотами, поэтому ни одна птица не сможет обнаружить длины волн короче ~310 нм (Cuthill *et al.* 2000; Douglas, Cronin 2016). Однако выше 500 нм глазные среды всех видов эффективно пропускают свет в инфракрасные области, и предел длинноволновой чувствительности устанавливается зрительными пигментами (Douglas, Cronin 2016).

Возможно, наиболее очевидным атрибутом УФ света в отношении биологических систем является то, что многие органические молекулы (в частности ДНК) поглощают энергию этих волн. В результате ультрафиолетовое излучение, даже около 380 нм, может повредить ткани сетчатки. Уже один этот факт предполагает, что УФ зрение должно давать значительное преимущество, чтобы птицы рисковали своей сетчаткой (в отличие от большинства других животных, защищающих её с помощью непрозрачных для УФ глазных сред).

Кроме того, волновые свойства УФ света, вызывающие его рассеяние как в атмосфере, так и в самом глазу, могут сильно ухудшать качество изображения (Bennett, Cuthill 1994). Когда свет преломляется оптическими элементами глаза, результирующее изображение подвергается хроматической и сферической аберрации. Короткие волны преломляются сильнее, чем длинные, и фокусируются ближе к линзе, вызывая размытие изображения, особенно если оно в основном формируется в диапазоне длинных волн (Bennett, Cuthill 1994). Эти явления, вероятно, уменьшают пространственное разрешение и контраст «картинки», которую животное может получить, используя УФ. Однако, когда обнаруживаемые объекты находятся на небольшом расстоянии, эти эффекты будут незначительными (Bennett, Cuthill 1994).

Любая адаптация, уменьшающая эти недостатки, потенциально экономит более дорогостоящую нейронную обработку изображения (Douglas, Cronin 2016). Короткие световые волны могут поглощаться пигментами в различных окулярных структурах (Bowmaker, Hunt 1999), например, масляными каплями или средой глаза, что может быть адаптацией для обеспечения высокой остроты зрения (Lind *et al.* 2013; Douglas, Cronin 2016) путем удаления спектральной области, наиболее подвер-

женной хроматической аберрации. Получается, что УФ волны могут улавливаться лишь небольшим количеством самых маленьких фоторецепторов у ограниченного числа видов птиц. В первую очередь это необходимо для обнаружения и оценки пищевых объектов на небольшом расстоянии (хотя их скопления будут видны и издалека).

Использование УФ излучения в системе зрения накладывает свои ограничения и на размеры глаз. Виды птиц с маленькими глазами, такие как многие из *Passerida*, являются строго дневными. В пределах естественного дневного диапазона света требуемое количество рецепторов для максимального извлечения информации из изображения является относительно небольшим по сравнению с набором, необходимым в ночных условиях или перед закатом и после восхода. Таким образом, при падении уровня освещённости зрительная система этих птиц не способна извлекать достаточное количество информации, чтобы безопасно выполнять полёт в условиях низкой освещённости (Martin 1999). С другой стороны, увеличение размера глаза не обходится без затрат. Рост количества рецепторов имеет метаболические издержки и увеличивает массу глазного яблока. Одним из фундаментальных ограничений на эволюцию летающих птиц был выбор между абсолютным увеличением массы тела и тем, что этому, вероятно, противостоит отбор против непропорционально тяжёлой головы, которая может дестабилизировать полёт (Martin, Osorio 2010).

Существует гипотеза о том, что мелкие птицы чаще имеют пигменты *UVS*, чем крупные птицы. То есть чувствительность к УФ ограничена размером глаза (Lind *et al.* 2013). Данные исследований 38 видов из 11 отрядов птиц подтверждают эту гипотезу обнаружением сильной корреляции между прозрачностью к УФ излучению оптической структуры глаза (среды) и его размером (Lind *et al.* 2013).

Таким образом, мелкие птицы скорее вынуждены использовать ультракороткие волны в своей системе зрения, поскольку они составляют высокую долю спектрального состава окружающего света на рассвете и в сумерках. Возможно, что чувствительность к УФ излучению позволяет дневным птицам продлевать период, в течение которого они могут кормиться (Cuthill *et al.* 2000), что жизненно необходимо как в низких широтах летом, особенно под пологом леса и в горах, так и в высоких широтах зимой.

3.2.2. Ультрафиолетовое отражение и окраска перьев

Важность УФ отражения для биологии и поведения птиц была упущена до недавнего времени главным образом потому, что люди не могут видеть короткие волны. Некоторые цвета перьев птиц, особенно синие и фиолетовые, богаты УФ отражением (Burkhardt 1989; McGraw *et al.* 1999; Eaton, Lanyon 2003; Gill 2007; Bleiweiss 2014). Чтобы примерно

понять, как его видит птица, рассмотрим, какие сочетания цветов вообще возможны в видимом ею световом диапазоне.

В тетрахроматической системе цветового зрения основными цветами являются: красный, зелёный, синий и ультрафиолетовый. Вторичные спектральные цвета: зелено-красный (жёлтый), сине-зелёный и сине-ультрафиолетовый, — образуются при отражении излучения волн двух соседних основных цветов, то есть их смешение получается при одновременной стимуляции двух фоторецепторов (Burkhardt 1989).

Некоторые перья, с двойными пиками отражения, будут давать оттенки, которых нет в дневном спектре (Burkhardt 1989). Неспектральные вторичные цвета получаются от стимуляции двух фоторецепторов, реагирующих на излучение спектрально не смежных волн: фиолетовый ($SWS + LWS$), «птичий пурпурный» ($UVS/VS + LWS$) и «зелёный пурпурный» ($UVS/VS + MWS$) (Burkhardt 1989; Finger, Burkhardt 1994; Cuthill *et al.* 2000).

Дополнительные цвета формируются при одновременной стимуляции трёх фоторецепторов. Это ещё один класс смешанных цветов второго порядка — тройных цветов, только два из которых будут неспектральными (Cuthill *et al.* 2000). Один из таких цветов имеют белые перья с отсутствием или пониженным отражением ультрафиолета. Они могут восприниматься птицами как ненасыщенные «сине-зелёно-красные» оттенки. В человеческом цветовом зрении ощущение белого возникает при стимуляции всех трёх типов колбочек. Можно ожидать, что для ощущения «белого» в цветовом зрении птицы должны быть стимулированы все четыре типа рецепторов. И наоборот, полное отсутствие стимуляции будет выглядеть «чёрным» (Finger, Burkhardt 1994). Когда все отраженные частоты имеют примерно одинаковую физическую интенсивность, цвет становится ахроматическим (Burt 1986). Неспектральные цвета являются одной из главных причин, почему особенно трудно оценить субъективное впечатление взгляда птицы на оттенки объектов (Cuthill *et al.* 2000).

Разнообразие цветов оперения (гамма) занимает лишь часть от общего доступного птицам цветового пространства (Vorobyev *et al.* 1998), которое теоретически они могут видеть и различать (965 цветов). Для птиц с чувствительностью к УФ состав цветов, используемых в оперении, составляет около 30% возможной гаммы (Stoddard, Prum 2008, 2011).

Способность одного цвета перьев отражать или поглощать УФ излучение будет восприниматься птицами как совершенно разные цвета, тогда как люди классифицируют их одинаково (Cuthill *et al.* 2000). Поэтому перья всех цветовых окрасок можно разделить на три большие группы: имеющие сильное ультрафиолетовое отражение, без отражения и отражающие слабо или средне (Burkhardt 1989). Некоторые белые перья имеют высокое отражение в ультрафиолете (Finger, Burkhardt 1994),

другие – нет. Однако подавляющему большинству «белых» цветов оперения явно не хватает УФ (Stoddard, Prum 2011). Кривые отражения серых перьев ниже, чем белых перьев, но в остальном они схожи: либо кривая отражения плоская по всему видимому и УФ излучению, либо имеется падение ниже 400 нм (Burkhardt 1989). Чёрные перья, бархатные или блестящие, вообще не показывают видимой отражательной способности во всем спектральном диапазоне (Burkhardt 1989).

Представляется разумным связать отсутствие или присутствие УФ отражательной способности в основном с содержанием меланинов в перьях. Известно, что поглощение света этими пигментами постепенно увеличивается до 300 нм (Needham 1974). Не ожидается, что меланинсодержащие перья будут отражать много ультрафиолета (Burkhardt 1989). Спектры отражения всех разнообразных оттенков, вызванных меланинами, от желтоватого до красновато-коричневого аналогичны и могут быть обобщены как коричневые спектры, которые обычно не отражают УФ. Однако бывает комбинация коричневой меланиновой пигментации и структурно обусловленного УФ отражения (Finger, Burkhardt 1994).

Способность птиц производить цвета с помощью пигментов ограничена. Каждый отдельный класс пигментов, встречающихся в перьях, занимает очень небольшой объём общего цветового пространства птиц: каротиноиды 3.5%, пситтакофульвины 2.7%, меланины 1.5% и порфирины 0.1%. Среди каротиноидных пигментов красный и оранжевый кетокаротиноидные цвета занимают 2.0% тетрахроматического цветового пространства, тогда как жёлтые ксантофиллы – 0.3% (Stoddard, Prum 2011). Напротив, структурные цвета составляют относительно большой объём (17.9%) птичьего цветового пространства, достигая при некоторых условиях до 70% состава всей гаммы, встречающейся в оперении птиц.

Большинство, но не все УФ цвета являются структурными. Коротковолновый синий, фиолетовый и УФ цвета физически обусловлены рассеянием света внутри перьев. Другая возможность создания цветов в перьях – это интерференция света (Burkhardt 1989). У синих и фиолетовых перьев в УФ часто присутствует дополнительный пик отражения, поскольку волны с более короткой длиной сильнее рассеиваются (Burkhardt 1989; Keyser, Hill 1999). За время эволюции структурные цвета значительно расширили свою гамму в оперении птиц, а также создали цвета, недоступные растениям (Stoddard, Prum 2011).

УФ отражение жёлтого или красного цветов оперения, которые создаются за счет пигментов, очень изменчиво. Было обнаружено, что у некоторых видов оно является промежуточным или переменным даже в разных частях красного оперения одной птицы (Finger, Burkhardt 1994). В отличие от меланинов, некоторые каротиноиды отражают УФ, сильно поглощают свет синей части спектра и имеют второй пик отражения в диапазоне от 500 до 600 нм. Такие каротиноиды часто обнару-

живаются не только в перьях (Voitkevich 1966), но и в масляных каплях сетчатки птиц (Burkhardt 1989).

С точки зрения фактического восприятия наиболее заметные сигналы в тетрахроматических визуальных системах птиц максимально стимулируют только один или два (отдалённых по спектру) класса рецепторов, тогда как менее заметные сигналы максимально стимулируют большее количество их классов (Renoult *et al.* 2013). Таким образом, красные каротиноиды должны быть более заметными, чем жёлтые.

Сигналы на основе каротиноидов имеют потенциал для точного выравнивания со зрительной системой из-за сложного спектрального профиля их бимодальной отражательной способности (Hofmann *et al.* 2007; Bleiweiss 2014). Анализ окраски видов воробьиных птиц со зрением в УФ части света выявил, что спектры отражения каротиноидов оперения соответствуют максимальной чувствительности фоторецепторов на нескольких уровнях: 1) минимумы и максимумы отражения каротиноидов оперения в совокупности совмещены с 4 типами колбочек; 2) соответствующие характеристики отражения классов жёлтых (гидрокси- и ε -кето-) и красных (3- и 4- β -кето-) каротиноидов, выровненные по различным комбинациям колбочек; 3) пары характеристик отражения (например, один минимум и один максимум) каждого класса каротиноидов, выровненные с парами соответствующих колбочек; 4) каротиноиды оперения воробьиных более тесно связаны с их собственной зрительной системой (UVS), чем системы с гомологичными колбочками, чувствительными к фиолетовому цвету (VS), обнаруживаемые у других птиц (Bleiweiss 2014).

Чёткие закономерности вариаций и выравнивания, наблюдаемые для желтых каротиноидов по сравнению с красными, также позволяют предположить, что эти классы пигментов передают разные физические аспекты содержания (Bleiweiss 2014). Действительно, количественные ассоциации между характеристиками отражения оперения и пиковой чувствительностью рецепторов позволяют предположить, что даже небольшие физические различия важны для птиц. Следовательно, птицы с UVS рецепторами могут более точно оценивать количество и деградацию жёлтого цвета, чем красного, через различия в профилях бимодальной отражательной способности каротиноидов (Finger, Burkhardt 1994).

Диморфные зрительные системы для птиц разного пола неизвестны (Hart, Hunt 2007). Тем не менее, MWS рецептор тесно выровнен с жёлтыми каротиноидами только у самцов. Связанное с полом диморфное выравнивание может быть результатом более низких концентраций жёлтого каротиноида в женском оперении, что сдвигает их максимум отражения ниже $\lambda_{\max}$ конуса MWS, или, возможно, с большей необходимостью у самцов есть корм с увеличенным содержанием каротиноидов.

Важность эффекта концентрации пигмента в оперении согласуется с отсутствием диморфного выравнивания для красных каротиноидов,

абсорбционные коэффициенты которых значительно выше, чем жёлтых каротиноидов и, следовательно, они менее чувствительны к такому явлению. Смеси красных и жёлтых каротиноидов восстанавливают выравнивание между их пиком отражения и $\lambda_{\max}$ колбочек *MWS* у самок. Примечательно, что красные каротиноиды гораздо чаще встречаются в оперении самцов, чем самок *Passerida* (Bleiweiss 2014).

Жёлтый цвет одинаково используется самцами и самками в оперении, но неравномерно выравнивается в их зрительных системах. Красный цвет по-разному проявляется в окраске, но одинаково выравнивается (Bleiweiss 2014). Таким образом, у воробьиных существуют половые различия в выравнивании разных цветовых сигналов. Потенциальные компромиссы в разных оптических свойствах жёлтых и красных каротиноидов могут способствовать сохранению их разнообразия в перьях (Bleiweiss 2014).

Как пигменты перьев, так и кожные покровы могут демонстрировать УФ отражение (или поглощение) в зависимости от их состава. Кератин широко используется в качестве укрепляющего соединения в обеих структурах и хорошо отражает УФ.

Отражение УФ также может коррелировать с отражением на более длинных волнах и являться сигналом поведенческой значимости (Cuthill *et al.* 2000; McGraw 2004d). Для птиц, чувствительных к УФ излучению, удаление всего отражения ниже 400 нм может привести к появлению «странной» птицы в глазах соплеменников, возможно, в крайних случаях неузнаваемой как конспецифичная (Cuthill *et al.* 2000).

УФ излучение может иметь особое значение и при оценке орнаментов оперения в тех случаях, когда на наш взгляд внешний вид птиц не различается. Предпочтения для половых партнёров, отражающих УФ, могут быть очень сильными. Неизвестно, является ли УФ «особым» волновым диапазоном для передачи сексуальных сигналов птицами (Bennett, Cuthill 1994), но, скорее всего, удаление из спектра любых других волновых диапазонов даст эквивалентные эффекты. Однако, если и есть что-то особенное в сигналах с УФ компонентом, то природа этой информации ещё не ясна. Между тем, мы должны знать о возможном вкладе этих волн при изучении особенностей окраски оперения, выбора партнёра или демонстративного поведения, на которые может повлиять световая среда (Cuthill *et al.* 2000).

Привлекательность самцов скворцов *Sturnus vulgaris*, зебровых амадин *Taeniopygia guttata* и варакушек *Luscinia svecica* для самок изменяется в зависимости от того, находятся они в УФ освещении или нет. Это интересно отчасти потому, что существует большая разница в пропорции УФ в естественном освещении и поэтому имеет значение то, как птицы выбирают места для демонстрации своей окраски (Martin, Osorio 2010).

Скрытые половые различия в рисунке оперения птиц были обнаружены у видов, более или менее мономорфных для человеческого глаза. Из них лазоревка *Cyanistes caeruleus* является первым примером, демонстрирующим наибольший половой диморфизм в УФ свете (Cuthill *et al.* 2000). У близкородственных видов УФ рисунок может сильно различаться, не затрагивая пигментные структуры. Он позволяет им легко опознавать друг друга, что не заметно для наблюдателя. Такие особенности могут быть основанием даже для таксономической дифференциации этих форм (Bleiweiss 2004).

Возможно, птицы также используют свою способность восприятия УФ для распознавания своих яиц, а некоторые виды могут изменять отражательную способность УФ излучения оперения с помощью выделений копчиковой железы (Rajchard 2009).

Все эти данные подчёркивают, что восприятие цвета птицами и человеком разное. Поэтому применение в экспериментальной практике стандартов человеческого цвета и даже искусственного освещения могут привести к результатам, вводящим в заблуждение (Cuthill *et al.* 2000). Используя все эти знания, можно идентифицировать конкретные примеры информации, которая может быть получена птицами от УФ части спектра. Чувствительность к УФ является частью механизма цветового зрения, а не особым каналом передачи информации. Скорее тетрахроматическое зрение может иметь значение для улучшения общего пространственного разрешения по всему видимому птицами спектру (Martin 2017).

3.2.3. Оптические свойства среды и пищевых объектов

В природе многие животные сталкиваются с различными условиями освещённости, в которых приходится ориентироваться. Например, существуют жизненно важные УФ сигналы, которые необходимо обнаружить в растительности, слабо пропускающей этот тип электромагнитных волн, особенно в нижних ярусах леса. Эти условия требуют очень точного распознавания сигналов с интенсивностями, далёкими от адаптивного фона.

Сегодня можно выявить примеры объектов, обнаружение которых улучшено с помощью цветового зрения птиц (Martin 2017). Естественный фон зелёных растений легко отражает длинноволновый свет. Кривые их отражательной способности ниже 500 нм относительно плоские, но показывают большой пик между 510 и 580 нм из-за присутствия хлорофилла. Выше 580 нм относительная отражательная способность падает, но существует значительный разброс из-за дифференциального включения в листья красных отражающих пигментов (Hart 2001). При таких условиях *SWS*, *MWS* и *LWS* колбочки способны различать большинство объектов, за исключением чрезвычайно ярких или тусклых. *UVS* рецепторы будут оптимально реагировать на объекты с тусклым УФ излуче-

нием, аналогичным фону, но и насыщенно отображать предметы, которые сильно отражают ультракороткие волны (Chavez *et al.* 2014).

Контраст между верхней и нижней поверхностями листьев в УФ канале значительно выше, чем в любой другой видимой части спектра, и это чётко позволяет птицам определять положение листа. Сильный УФ контраст можно объяснить тем, что нисходящий свет ярче, чем восходящий, который содержит <0.06% падающего УФ. Кроме того, зеркальное отражение неба и вышележащей кроны от восковой кутикулы листьев меняет их цвет, так что максимальный контраст их окраски наблюдается на коротких длинах волн под открытым небом, и на длинных волнах под плотными облаками (Tedore, Nilsson 2019).

Многие сочные плоды имеют восковые покрытия, хорошо отражающие в УФ, что увеличивает их заметность для птиц (Burkhardt 1982; Bennett, Cuthill 1994). Тёмные или чёрные ягоды, которые имеют блестящую поверхность, не отражают УФ сильнее, чем видимый свет, но выдают себя блеском. Белые плоды в одном случае поглощают УФ, в другом – имеют сильное коротковолновое отражение и являются действительно белыми для птиц (Burkhardt 1982). Кроме того, некоторые сигналы, воспринимаемые как в УФ, так и в видимом диапазоне, могут предоставлять птицам информацию о качестве или зрелости плодов (Cuthill *et al.* 2000).

Аналогично, многие насекомые, особенно бабочки, также отражаются в УФ свете. Соответственно, цветовые мимикрические схемы для видов, которыми питаются птицы, будут по-разному классифицироваться пернатыми с УФ системой зрения и людьми (Bennett, Cuthill 1994; Cuthill *et al.* 2000). Однако использование дифференциального отражения УФ от плодов и листвы в качестве специфического инструмента для обнаружения корма (Burkhardt 1982) ещё мало изучено, но вполне вероятно, что такая способность существует (Martin 2017).

Теория полового отбора по «сенсорному влечению» утверждает (см. главу 5), что животные с большей вероятностью применяют конкретное чувство для оценки полового партнёра, если это чувство уже имеется для другой цели. В этом сценарии оценка оперения с помощью УФ зрения будет рассматриваться эволюционно второстепенной на фоне его использования при поиске пищи. Таким образом, системы обнаружения особенностей продуктов питания и оперения потенциальных половых партнёров могут являться частью коэволюционного процесса (Bennett, Cuthill 1994).

4. ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ РИСУНКА И СТРУКТУРЫ ПЕРЬЕВОГО ПОКРОВА СНЕГИРЕЙ

Все работы по изучению особенностей строения и окраски перьев видов описываемого рода проводились только с особями одного подвида *P. pyrrhula pyrrhula* (Zawadowsky 1926; Zawadowsky, Rochlin 1927, 1928; Ларионов 1928; Schereschewsky 1929; Nowikow 1936). Поэтому для сравнения были собраны перья всех снегирей, встречающихся на территории России, а также бурого *P. nipalensis* и двух видов из группы масковых: *P. erythaca* и *P. erythrocephala*.

4.1. Строение покровного пера снегирей

Как и у других воробьиных птиц, каждое контурное перо снегирей представлено несколькими типами структурных элементов. Их распределение позволяет определять участки пера с однотипным строением как структурные или функциональные зоны (рис. 10).

4.1.1. Структурные зоны контурного пера и их распределение

Все перья дефинитивного наряда снегиря, независимо от видовой принадлежности, можно разделить на три большие группы: 1) полётные перья, 2) оперение тела (покровные, пуховые и пух) и 3) модифицированные (специальные) перья*. Распределение, величина и разнообразие структурных зон в каждом конкретном пере зависят от его функционального назначения. В контурных перьях птиц развиваются 2 основных типа структурных зон: пластинчатая и пуховая. В каждой из них можно выделить ещё 2-4 дополнительные зоны, в зависимости от степени присутствия и развитости их элементов.

В перьях первой группы (полётные перья: маховые, рулевые и их кроющие) более 90% площади опахала занимает плотная пластинчатая структурная зона пера, за счёт которой формируется его плоскость (рис. 10 а, б). Чтобы обеспечить прочность соединения боронок в единую пластинку, дифференциация этих элементов максимальна. Пуховые структуры на таких перьях либо совсем не развиты, либо располагаются в наиболее близкой к очину нижней части рахиса. Часто это редкие отдельные рамусы или только их апикальные участки, обрамляющие по краю пластину опахала пера (рис. 10 а, б). Таким образом, отдельная пуховая структурная зона не формируется.

В структуре перьев второй группы, наоборот, часто преобладает пуховая часть. Она занимает до 100% площади пуховых перьев, 70-95% полупуховых, и от 20-30% до 60-70% покровных. Если в таких перьях и

* Модифицированные перья, кроме тех, что уже были рассмотрены в гл. 2.1.2., могут ещё располагаться вокруг клоаки и в районе копчиковой железы. Рассмотрение строения таких перьев у снегирей не является предметом данного исследования.

образуется пластинка опахала, то в отличие от полётных перьев, соединения в ней очень слабые (нормальная пластинчатая зона покровных перьев), особенно в её дистальной части, где рамусы часто располагаются раздельно, не соприкасаясь друг с другом (раскрытая пластинчатая зона).

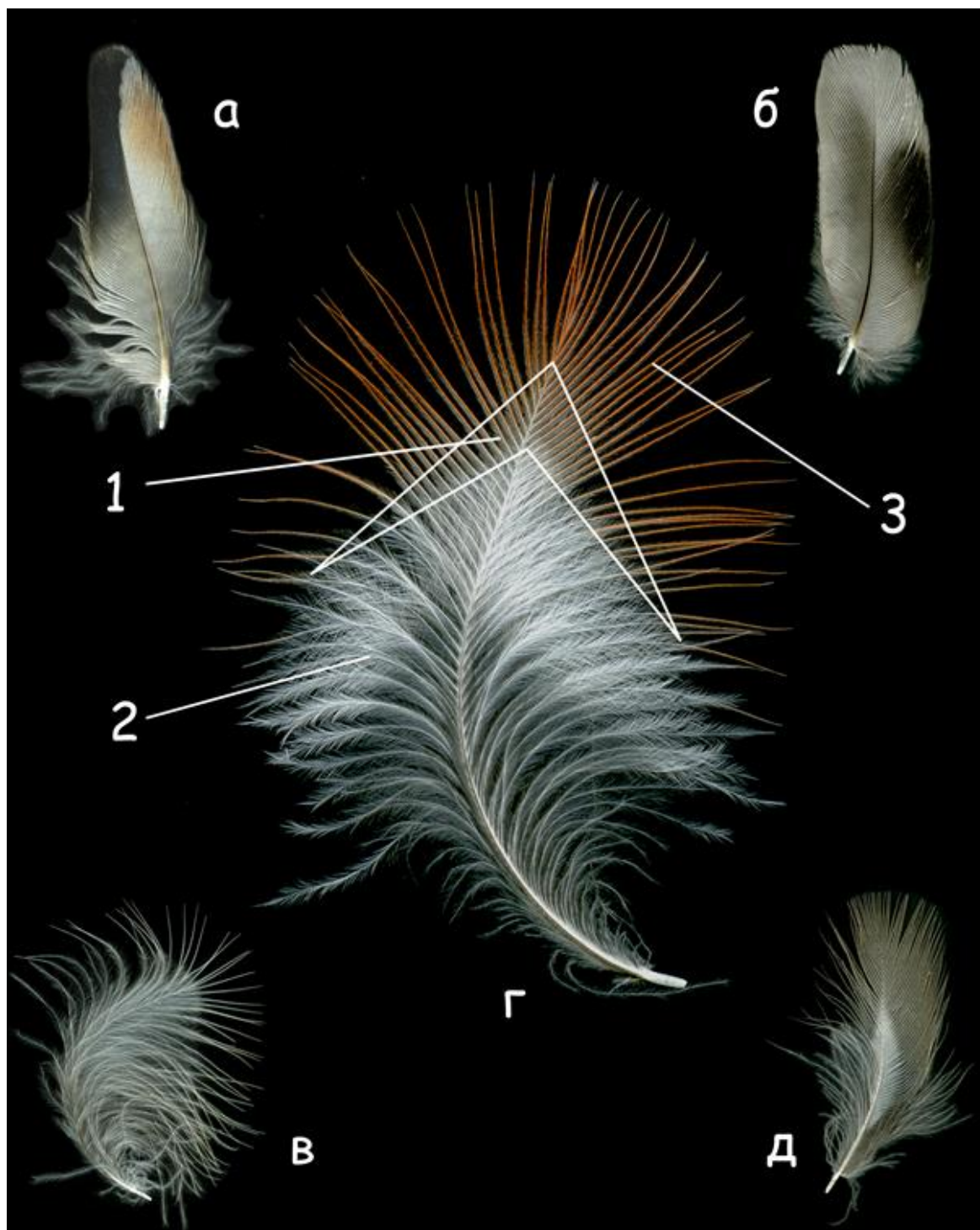


Рис. 10. Распределение структурных зон в перьях снегирей.
а – третьестепенное маховое перо *P. p. pyrrhula*; б – большое верхнее кроющее второстепенных маховых перьев *P. g. rosacea*; в – полупуховое перо *P. p. pyrrhula*; г – покровное перо вентрального тракта самца *P. g. rosacea*; д – покровное перо самки *P. g. rosacea* (бок живота).
1 – пластинчатая зона; 2 – раскрытая часть пластинчатой зоны;
3 – пуховая зона пера. Фото автора.

Нормальная пластинчатая зона в покровных перьях часто ограничивается лишь небольшим участком в их центре (рис. 10 г) или вовсе отсутствует в полупуховых перьях (рис. 10 в). Такое строение покровных перьев характерно практически всем Passerida (Chandler 1916), изменяется только степень сцепления их элементов и развитость пластинчатой зоны.

У всех представителей рода *Pyrrhula* почти все покровные перья, находящиеся на животе, спине и частично шее, имеют схожий тип размещения структурных зон. В период роста пуховая часть опахала почти каждого пера начинает формироваться на определённой стадии роста пера. «Переключение» происходит в кольцевой зоне дифференциации, которая располагается под некоторым углом к дорзальной поверхности пера (Войткевич 1962). Поэтому при одновременной смене направления формообразования с пластинчатой на пуховую структуру во всех рамусах, находящихся в этот момент на разных этапах роста, происходит образование чёткой границы между структурными зонами. Эта линия имеет форму «стрелки» (угла) с дистальным направлением вершины, располагающейся на рахисе (рис. 10 г).

Однако, часть покровных перьев, особенно те, что находятся по бокам птицы, имеют асимметричную форму. Структурные зоны в таких перьях формируются при сдвиге приоритета роста в сторону одной из лопастей опахала пера (рис. 10 д).

Пуховые структуры также различаются степенью их развития. В зоне интенсивного роста формируются наиболее крупные элементы, а при его замедлении, ближе к очину – более мелкие, менее дифференцированные (шелковистые) (рис. 10 г).

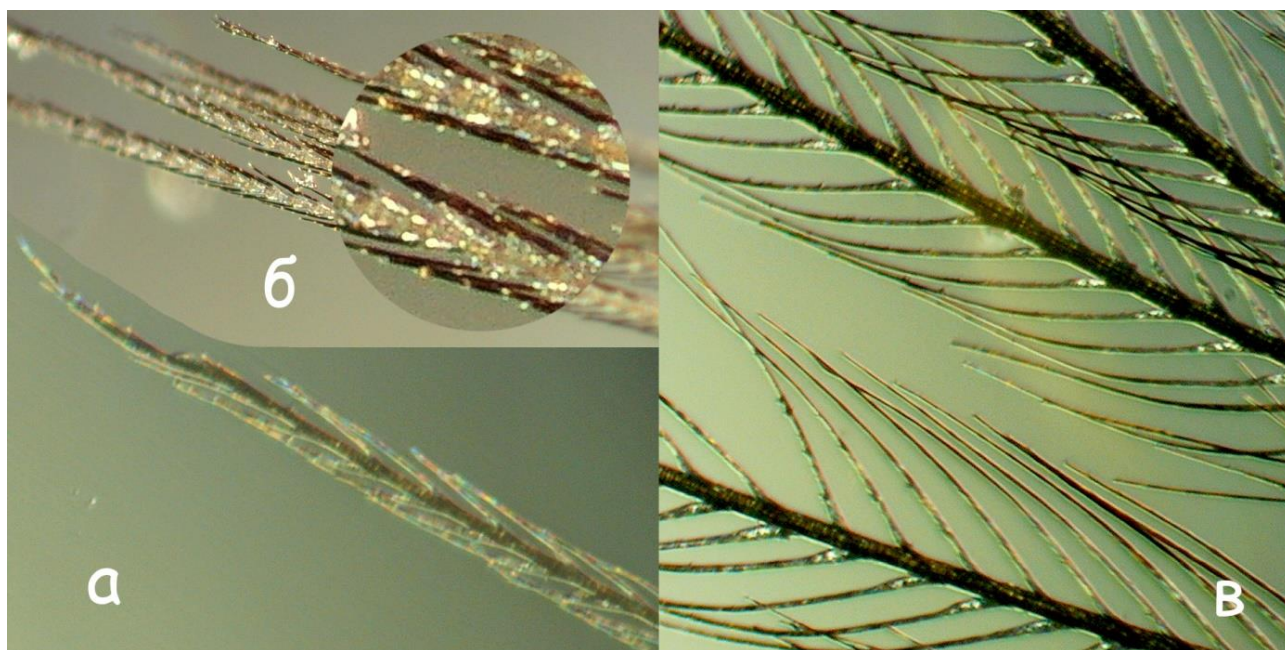


Рис. 11. Расположение и форма радиусов в раскрытой части пластинчатой зоны пера *P. cineracea*. а – терминальная, б – дистальные и в – проксимальные части рамусов. Фото автора.

4.1.2. Микроустройство функциональных зон пера

Самое простое строение имеют рамусы шелковистой пуховой и раскрытой пластинчатой зон опахала. На них развиваются только короткие радиусы, практически лишённые третьестепенных элементов. При этом вторичные бородки размещаются с двух сторон первичной в одной плоскости, почти параллельно друг другу (пластинчатая зона). На терминальной части рамуса радиусы отходят под наиболее острым углом, часто плотно прижимаясь к нему (рис. 11 а). По мере удаления от кончика, их длина и угол «крепления» постепенно увеличиваются (рис. 11).

В раскрытой пластинчатой зоне пера соседние рамусы расположены на большом расстоянии и часто даже не касаются друг друга, особенно на краю пера. Но ближе к рахису пространство между ними сокращается и перекрывается перекрещенными рядами их удлинённых радиусов. Иногда непосредственно около рахиса, особенно в районе смены структурных зон, у снегирей формируются элементы, имеющие близкое сходство по строению с радиусами плотной пластинчатой структуры пера (рис. 12), но у разных видов степень их дифференциации очень различна. Эти элементы составляют нормальную пластинчатую зону покровного пера снегирей.

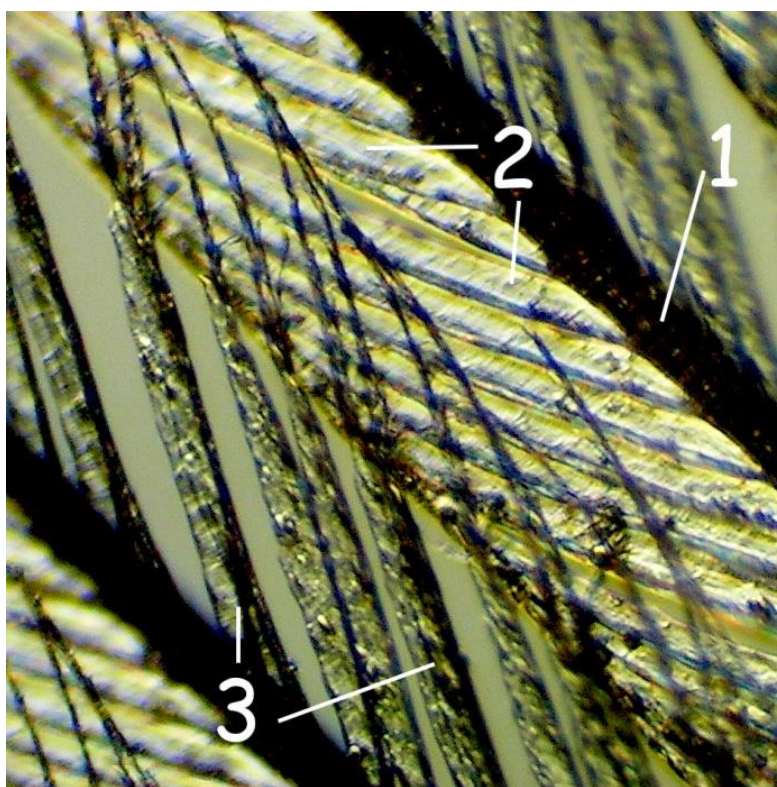


Рис. 12. Дистальные (3) и проксимальные (2) радиусы на рамусах (1) из пластинчатой зоны кроющего пера *P. erythraea*. Фото автора.

Гораздо чаще на этом участке радиусы имеют слабую выраженность ассиметричного строения. На одной стороне рамуса лопасть его опахала (вануле) формируется из уплощенных радиусов, апикальная треть кото-

рых загибается в дистальном направлении. Их кончики часто соединяются друг с другом в одну линию, идущую вдоль рамуса (рис. 13, проксимальное вануле в нижней части фотографии). Противоположные радиусы почти прямые и, несмотря на меньшую, чем в полётных перьях, плотность размещения самих рамусов, они перекрывают соседнее вануле не менее, чем наполовину его ширины, или полностью. На таких дистальных радиусах (лучах) присутствуют третьестепенные элементы* (рис. 11в, 14, 15, 16). Развитие хамулусов в этой зоне может быть сильнее, чем в раскрытой. Однако их количество значительно меньше, а структура проще, чем в настоящей пластинчатой зоне полётных перьев.

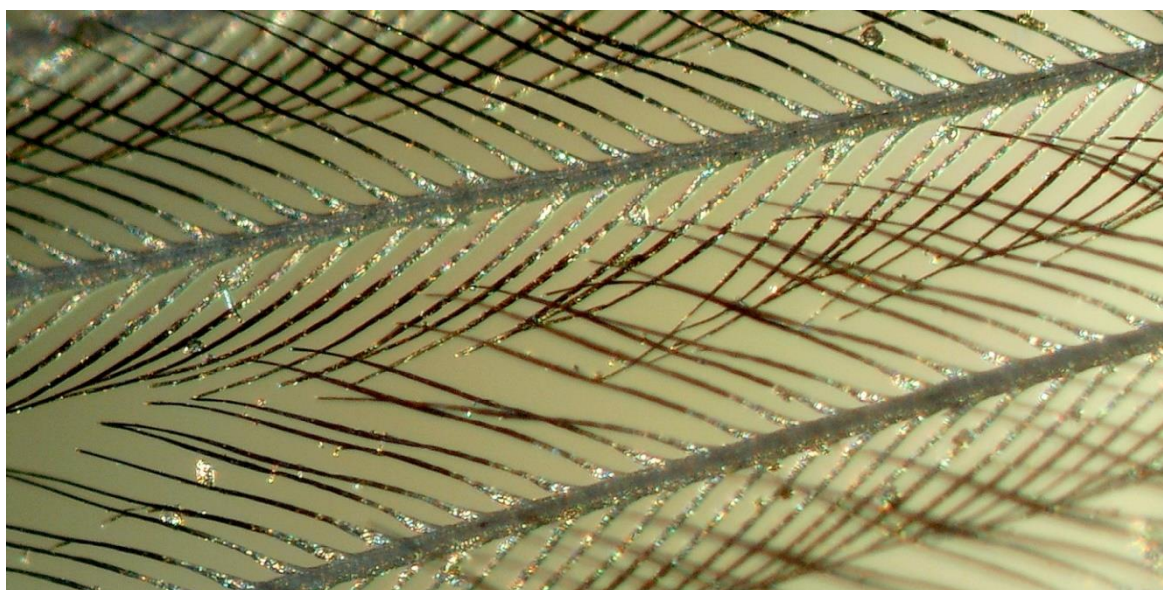


Рис. 13. Переходная зона между раскрытой и нормальной пластинчатыми зонами покровного пера *P. cineracea*. Сверху рамуса ряды дистальных (с парными удлиненными хамулусами), снизу проксимальных радиусов. (фото автора)

Как правило, на дистальных радиусах формируются крупные, часто только парные хамулусы (крючочки) (рис. 15, 16), которые цепляются за соседние ряды проксимальных радиусов. Эти радиусы имеют дополнительные кератиновые пластинки (особенно они развиты в их основании) (рис. 12-2, 17).

В апикальных частях рамусов радиусы имеют простую нитевидную форму, а ближе к середине пера (около рахиса), они утолщаются, кератиновые пластинки удлиняются, а их ряды становятся плотнее, как и сцепление между ними (рис. 12, 17). Иногда плотность перьевой пластинки достигается за счёт удлинения дистальных радиусов. Обычно они едва дотягиваются до соседнего рамуса (черношапочные снегири, рис. 13, 17), тогда как у бурого и масковых снегирей дистальные радиусы на большей части пластины опахала пера полностью перекрывают про-

* У снегирей существует вариабельность в степени развития третьестепенных элементов и площади их размещения. Часто эти элементы отмечаются и в раскрытой зоне опахала, но практически не участвуют в сцеплении рамусов (формировании пластины опахала).

странство между рамусами, выходя за пределы соседнего (рис. 18). При этом длинные радиусы формируются у этих снегирей почти по всей длине рамуса (за исключением небольших конечных участков в раскрытой зоне). У черношапочных снегирей длинные радиусы можно обнаружить только ближе к рахису, на участке смены структур.

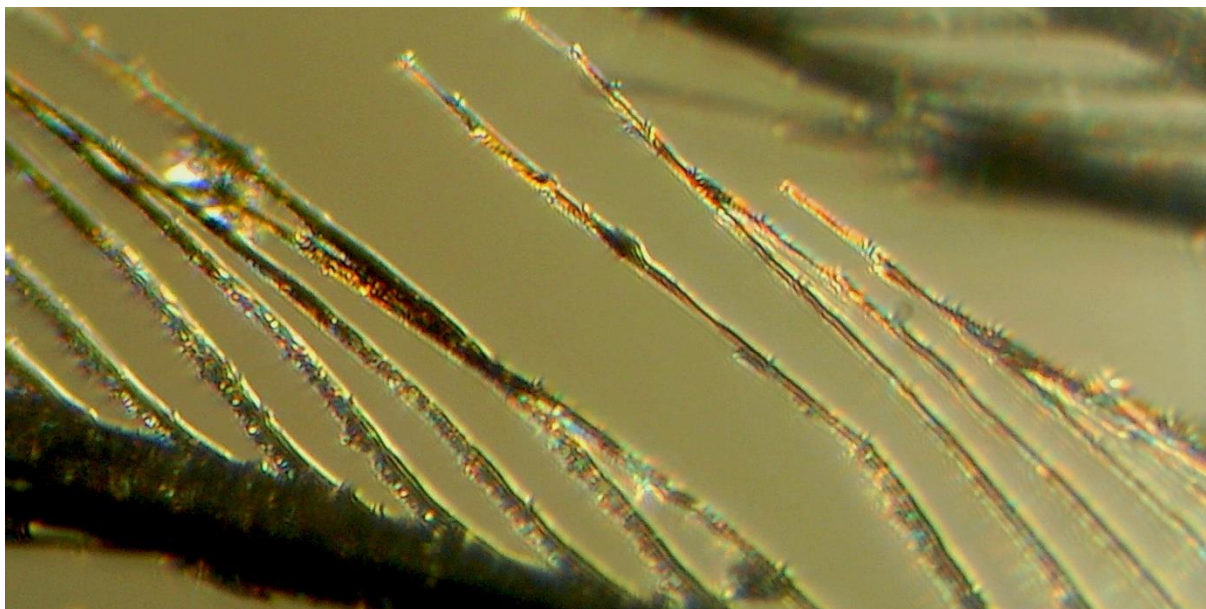


Рис. 14. Короткие хамулы на радиусах в раскрытой части опахала пера *P. cineracea*. Фото автора.

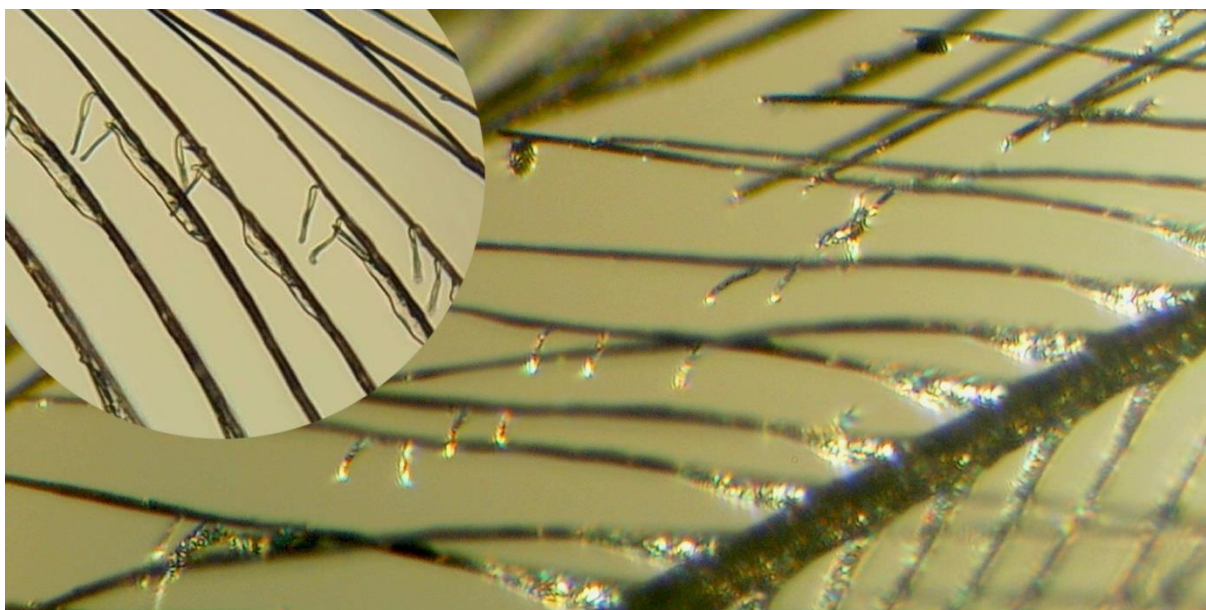


Рис. 15. Удлиненные парные хамулы на дистальных радиусах в нормальной пластинчатой зоне покровного пера *P. cineracea*. Фото автора.

Плотная пластинчатая зона полётных перьев и их кроющих формируется в результате максимальной структуризации радиусов. Асимметрия ванулей рамуса проявляется в ещё большем отличии строения дистальных и проксимальных радиусов. Первые располагаются очень плотными параллельными рядами. Их основание, до половины длины или чуть больше, состоит из увеличенных, уплощённых и вытянутых

клеточных комплексов с небольшим присутствием шипиков (виллусов). Ближе к концу такого радиуса развивается больше ворсинок и крючочков. Увеличивается их частота, длина и количество. На другой стороне рамуса проксимальные радиусы более тонкие и уплощенные, почти лишённые третьестепенных элементов, но имеющие в зоне перекрытия ванулей на всю ее длину вентральную кератиновую пластинку, которая закрепляет сцепление с ней крючочков и шипиков соседнего радиуса (рис. 3, 17).

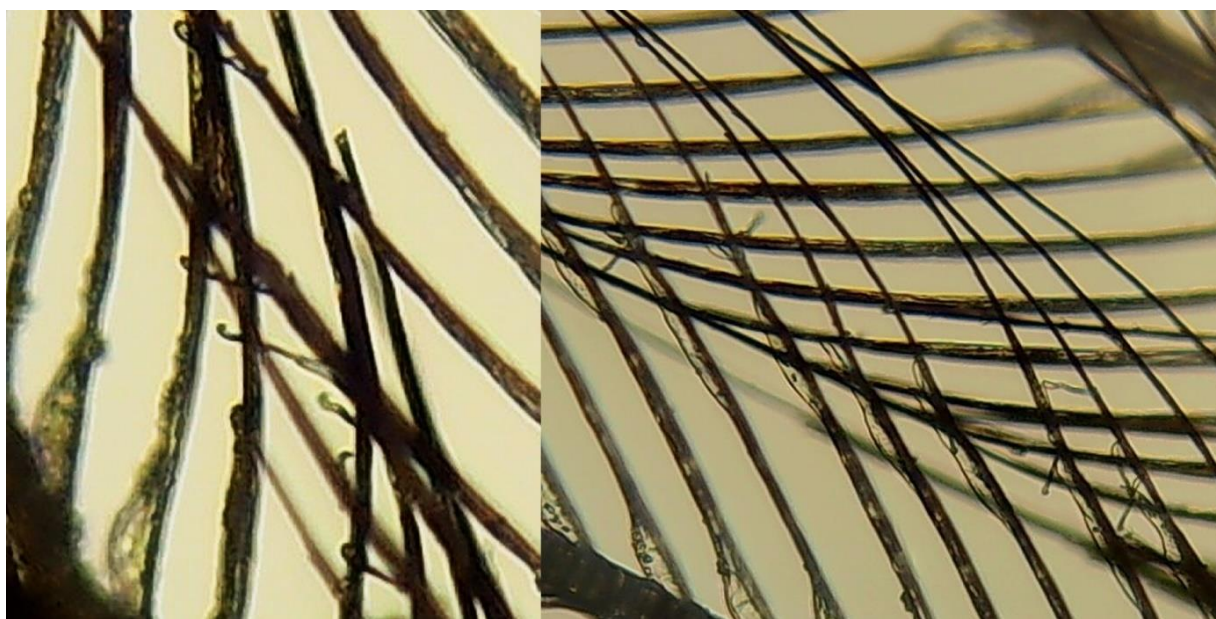


Рис. 16. Плотность размещения радиусов и хамулусов в пластинчатой зоне покровного пера *P. cineracea*. Фото автора.

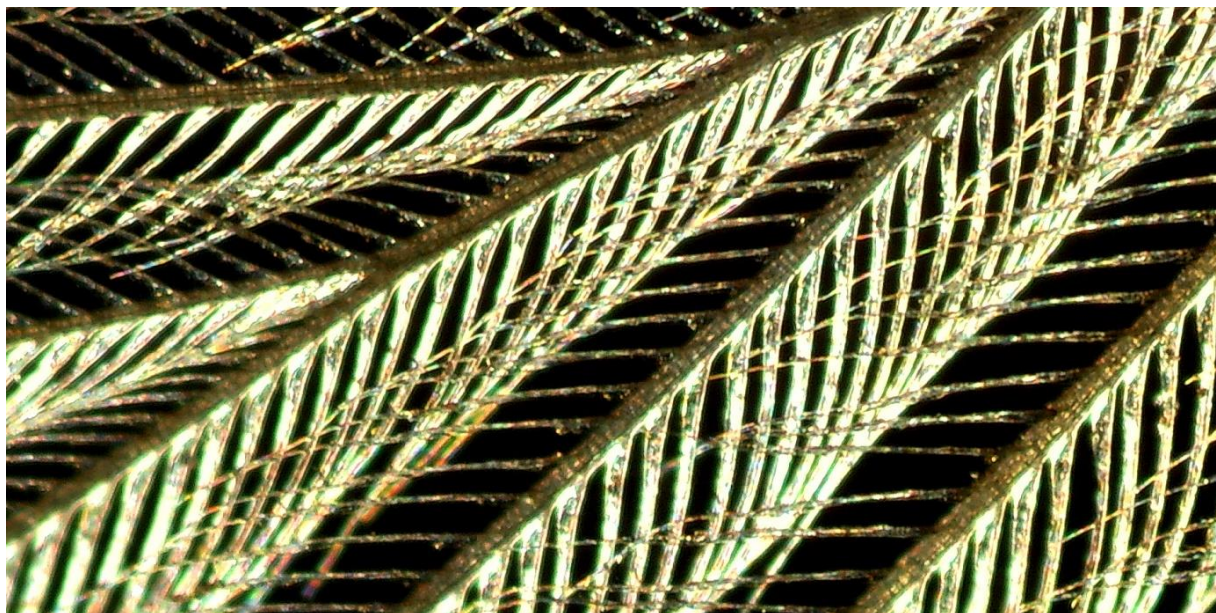


Рис. 17. Проксимальные радиусы (светлые) в пластинчатой зоне покровного пера *P. p. rossikovi*. Фото автора.

Ряды радиусов (вануле, опахальце рамуса) соседних рамусов могут перекрываться почти полностью или чаще на $2/4$ расстояния между

рамусами. В зоне перекрытия формируется довольно жёсткое сцепление элементов пера. При этом кератин заполняет практически всё пространство между радиусами, усиливая плотность структуры (рис. 19).

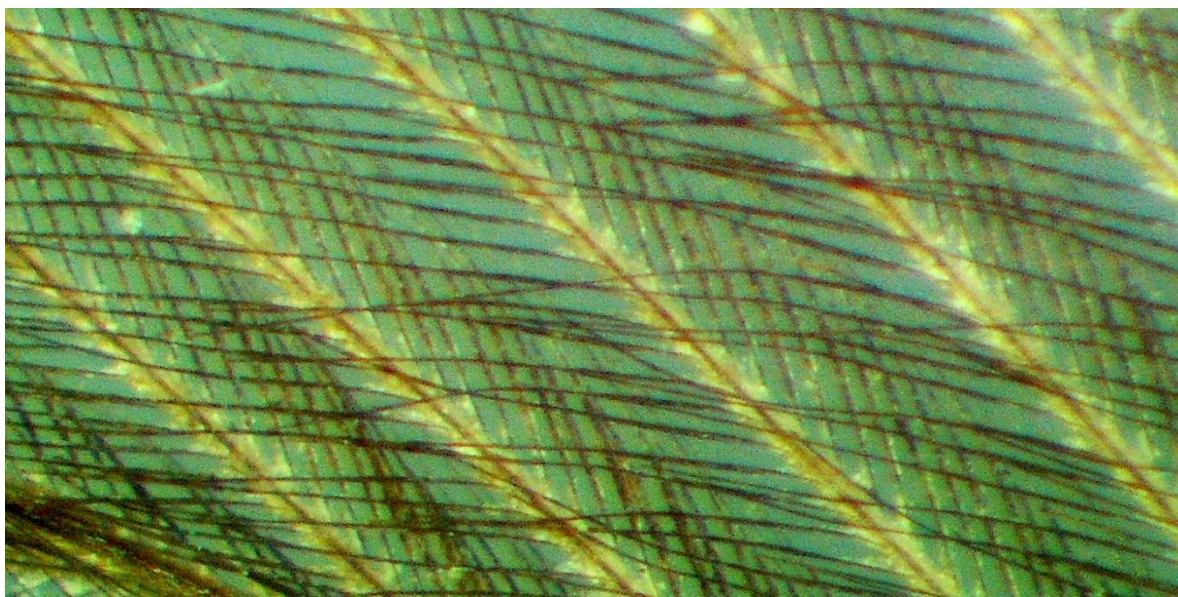


Рис. 18. Удлиненные дистальные радиусы в пластинчатой зоне покровного пера *P. nipalensis*. Фото автора.

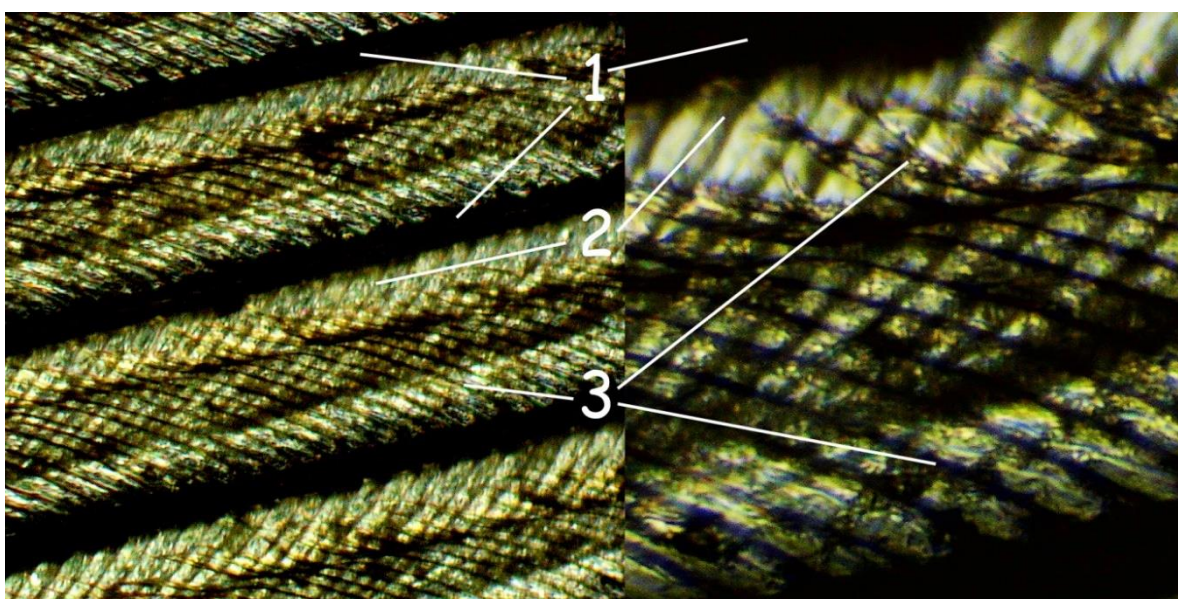


Рис. 19. Пластинчатая зона полётного пера *P. cineracea*.
1 – рамусы; 2 – проксимальные радиусы; 3 – дистальные радиусы. Фото автора.

В пуховой зоне пера отмечается удлинение и увеличение всех структурных элементов. Большие размеры позволяют в деталях рассмотреть видоспецифичные особенности устройства пеннулюмов пуховых радиусов. Они сильно удлинены, что придаёт всему образованию хлыстообразную форму (рис. 20-2, 21б). Каждый их синцитиальный элемент представляет собой сильно вытянутое междуузлие, на дистальном конце которого находится узелок с шипиками. В нём, как правило, концентрируются гранулы меланинов (рис. 20-4, 21б).

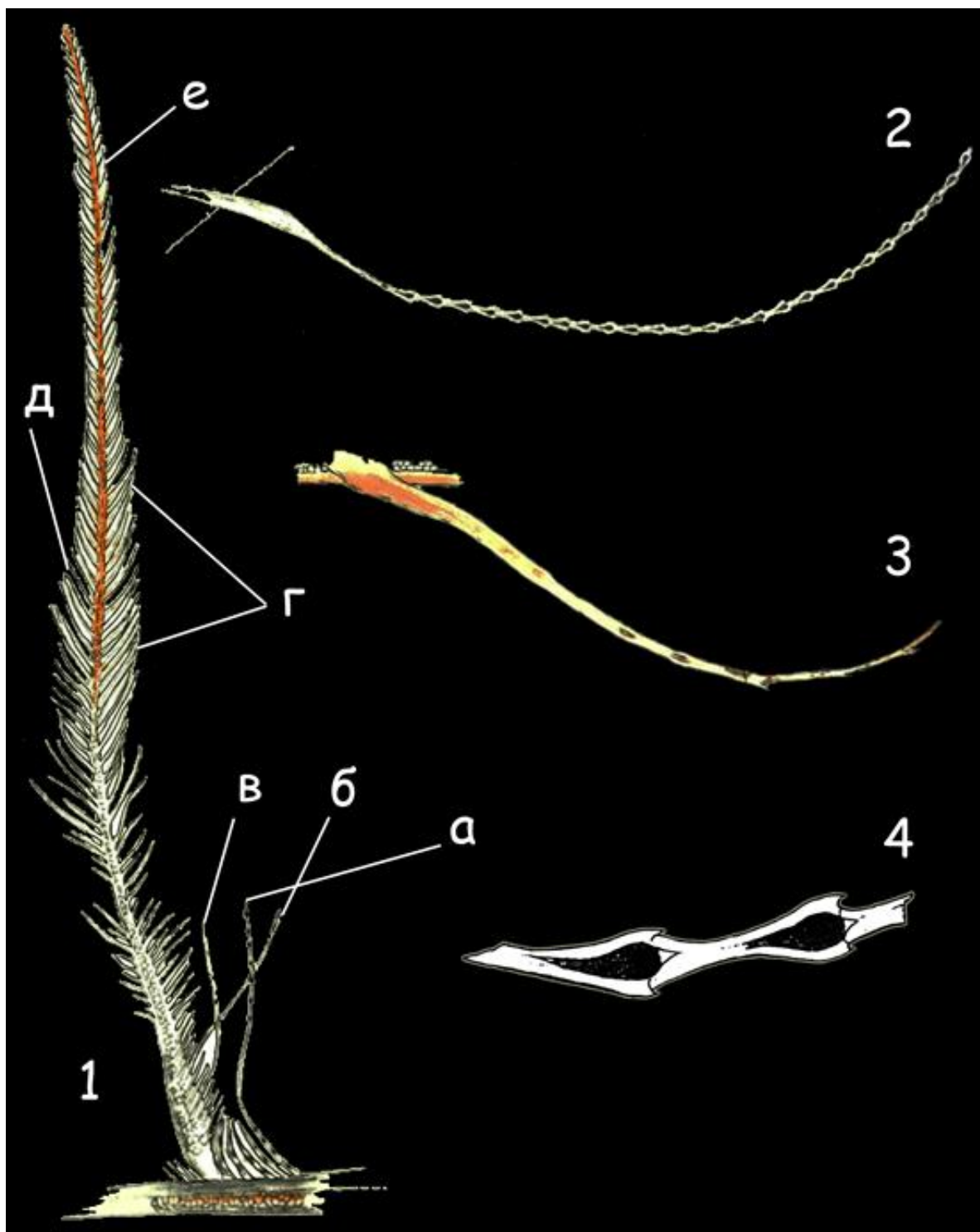


Рис. 20. Строение рамуса (1) из переходной части в пластинчатой зоне покровного пера вентрального тракта самца *P. p. pyrrhula* (Schereschewsky 1929). Рамус содержит структурные элементы, характерные всем трём зонам пера: а – нормальный пуховой радиус, прикрепленный на рахисе; б – расположение пигментированного меланинами пухового радиуса, увеличенного вверху (2); в – депигментированный пуховой радиус; г – элементы пластинчатой зоны покровного пера; д – место расположения пигментированного каротиноидами радиуса, увеличенного в центре (3); е – элементы раскрытой части опахала; 4 – строение синцитиальных комплексов пеннулума пухового радиуса.

Чем ближе к очину, тем длиннее формируются рамусы и их радиусы. Это происходит, пока их рост резко не замедляется уже в непосредственной близости к нему. В зависимости от функциональных особенностей

пера, участок замедления роста, а соответственно и зона усиленного роста, развиваются по-разному. Первая обычно занимает примерно последнюю четверть длины пера перед очинком (рис. 10 г), или может практически отсутствовать, если пуховая структура формируется на завершающей стадии роста пера (рис. 10а,б), или оно полностью пуховое (рис. 10в). Особенности расположения второй уже были рассмотрены выше (раздел 4.1.1.).

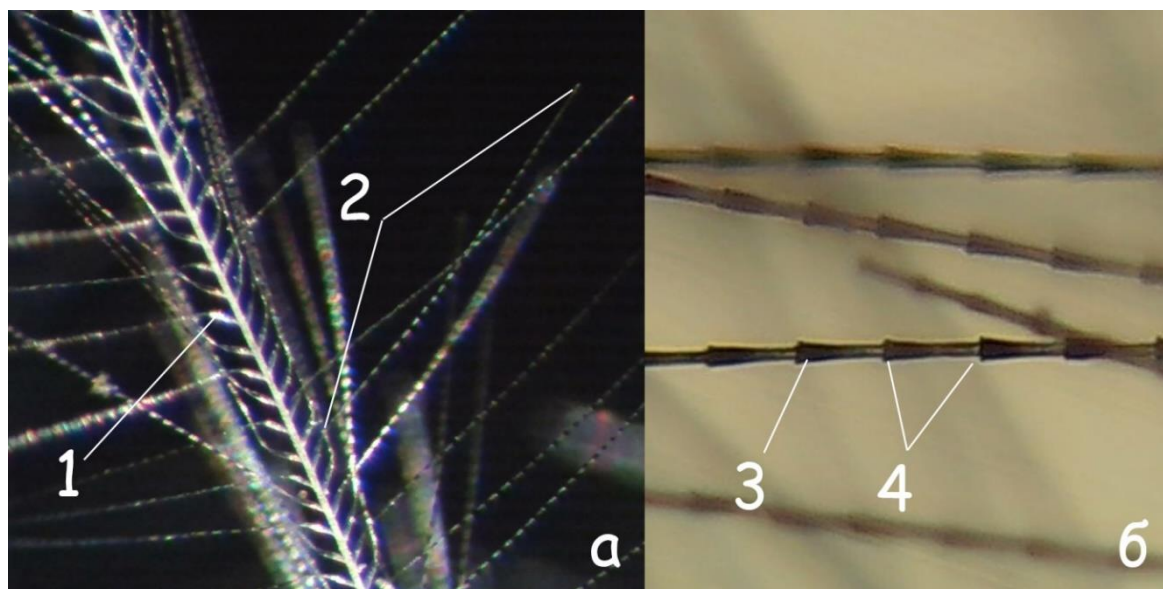


Рис. 21. Элементы пуховой структуры покровного пера снегирей.
а – пуховой рамус; б – синцитиальные элементы пухового радиуса;
1 – ламеллярная часть радиуса; 2 – пеннулум; 3 – узелок; 4 – междоузлие. Фото автора.

В пуховой зоне обычно нарушается симметричность расположения элементов пера. Удлиненные бородачки изгибаются, перекрещиваются с соседними (рис. 10г), располагаются довольно хаотично под разными углами и в разных плоскостях, в основном загибаясь в дистальном направлении (рис. 22а, 23, 24). Иногда рамусы изгибаются только с одной стороны пера (рис. 22б). Таким образом, толщина пера в этом месте становится значительно больше, и занимает всё пространство между соседними перьями для снижения теплопроводности оперения. При этом степень таких изменений может быть напрямую связана с суровостью условий, в которых обитает вид.

Внешне пуховые рамусы напоминают одиночную ветвь сосны, как видно на рисунках 21а и 23а, тогда как рамусы раскрытой части опахала пера больше сравнимы по форме с веткой пихты (рис. 11в, 13). Это получается за счёт того, что сильно уплощённые базальные части пуховых радиусов, слегка закручиваясь, позволяют их пеннулумам располагаться под разными углами, тем самым создавая объёмную, а не плоскую структуру, как в пластинчатой зоне пера. Увеличение объёма также достигается за счёт статического электричества (Foth 2020). Такая разница в распределении радиусов и рамусов (в одной плоскости или

объёмно) позволяет кроющему перу выполнять две основные функции: создавать обтекаемую форму тела и усиливать термоизоляционные свойства наружного покрова.



Рис. 22. Распределение структурных зон в перьях снегирей.
а – *P. erythrocephala*; б – *P. erythaca*; в, г – *P. p. rossikowi*. Фото автора.

В дополнение к перекрещенным рядам радиусов соседних рамусов, на рахисе покровных перьев снегирей, в пространстве между первосте-

пенными бородками, отходят более мелкие ветви (радиусы). Они покрывают практически весь рахис с такой же частотой и структурой, как на рамусах, расположенных в этой зоне (рис. 16, 24). Это дополнительно усиливает опахало в районе ствола или увеличивает плотность пуховых элементов (рис. 24).

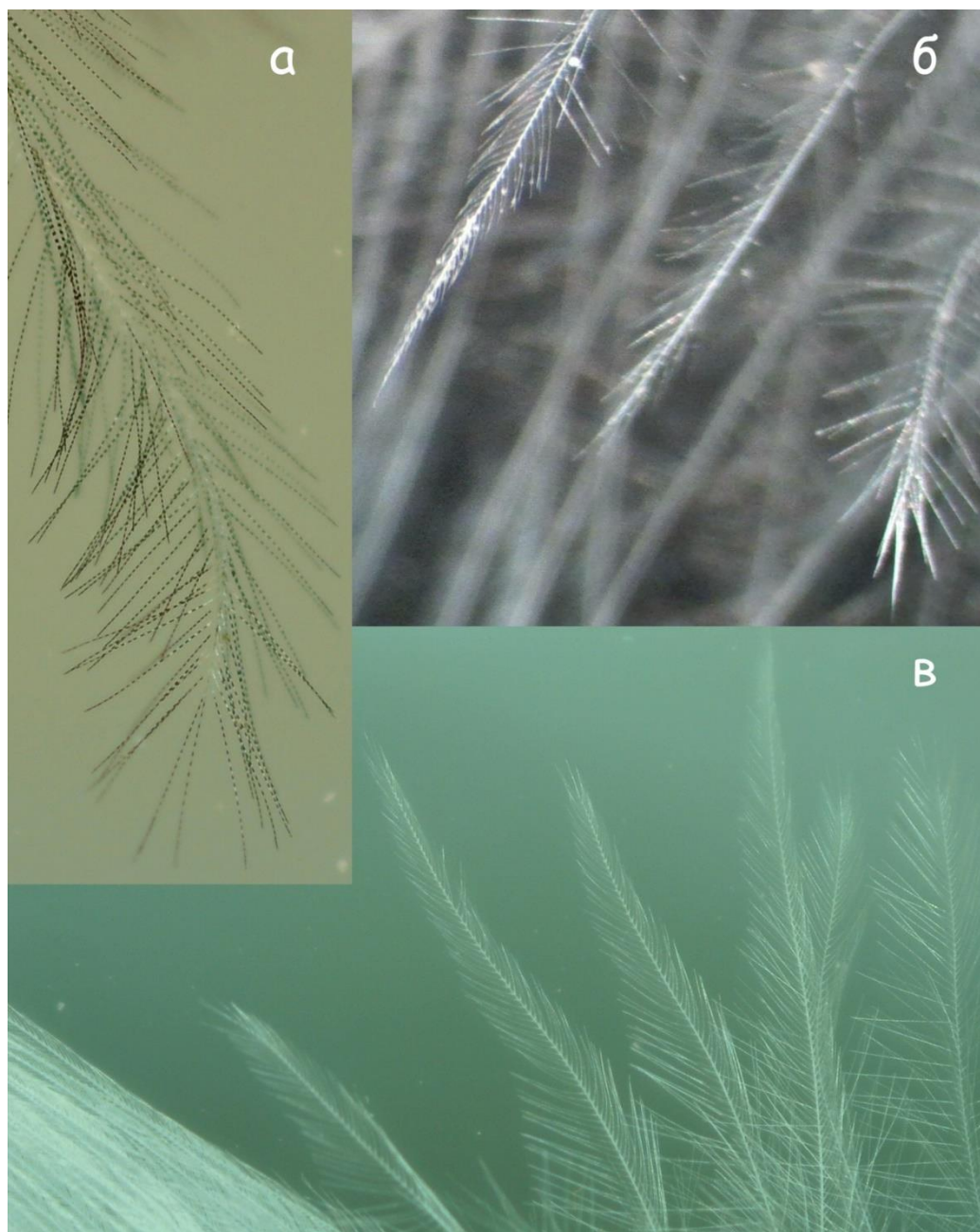


Рис. 23. Структурные элементы пера. а – пуховой рамус, *P. g. rosacea*; б – изменчивость апикальных частей пуховых радиусов, *P. p. pyrrhula*; в – пуховые рамусы в переходной зоне, *P. cineracea*. Фото автора.

На проксимальных участках пуховых рамусов наблюдается плотное расположение ламеллярных частей радиусов, которые практически соединяются между собой в единую пластину (рис. 25 ж, л) и часто покрыты хорошо развитыми виллусами (рис. 5). Возможно, именно эти третьестепенные элементы усиливают плотность оперения, способствуя соеди-

нению структур соседних перьев. Они могут зацепляться за радиусы близлежащих перьев, что позволяет поддерживать плотность пуха при изменении угла наклона пера. С другой стороны, ламеллярные части пуховых радиусов, соединяясь виллусами между собой, могут закреплять угол их расположения по отношению к рамусу. В большинстве же случаев виллусы базальных частей пуховых радиусов на перьях, изъятых у птиц, находятся в свободном состоянии, не затрагивая другие элементы структуры пера.

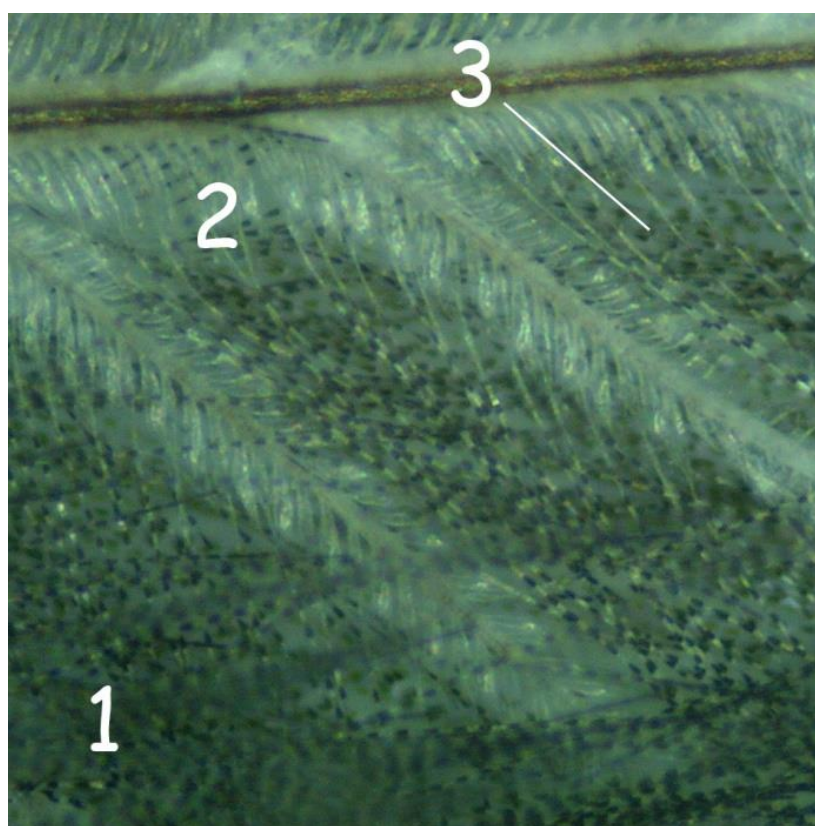


Рис. 24. Пуховая зона покровного пера снегирей на примере *P. cineracea*.
 1 – длинные пеннумы продольных пуховых радиусов, располагающиеся вдоль пера;
 2 – пуховые радиусы поперечных перу радиусов, располагающихся на рахисе;
 3 – перекрещенные ряды радиусов, находящихся на соседних радиусах. Фото автора.

Добавочное перо покровных перьев снегирей, по своему происхождению всегда располагаясь в пуховой зоне, представляет собой очень длинные пуховые рамусы (пупочный пух) (Чернова и др. 2004), размеры которых часто значительно больше всех остальных, размещённых на основном пере. Количество и длина первостепенных бородок добавочного пера могут значительно варьировать у разных форм снегирей (рис. 22), тогда как микроструктура практически одинаковая. Степень развития этих элементов часто связана с необходимостью дополнительного усиления (уменьшения) термоизоляционных свойств оперения на данном участке. Добавочное перо вместе с пухом и семиплюмами усиливает термоизоляцию за счёт увеличения пуховой прослойки между перьями, делая её более плотной непосредственно вблизи тела.



Рис. 25. Изменение степени дифференцировки и плотности крепления радиусов на одном рамусе, *P. cineracea*. а-ж — дистальная часть пуховой зоны; з-л — проксимальная часть. Фото автора.

Как уже было указано выше, по мере роста пера смена структурных элементов происходит в определённой точке его формирования, поэтому на некоторых рамусах размещаются радиусы с разными структурными элементами. На рисунках из статьи Е.Шерешевски (1929) подробно показано строение такого рамуса (рис. 20). Его кончик сформирован радиусами раскрытой пластинчатой зоны пера, далее располагаются ра-

диусы нормальной пластинчатой структуры, а ближе к основанию — пуховой. В проксимальном направлении прослеживается не только смена элементов структуры с одной на другую, но и изменение строения пуховых радиусов. Это в деталях можно рассмотреть и на фотографиях на рисунках 23 и 25.

4.1.3. Особенности строения ювенильных перьев снегирей

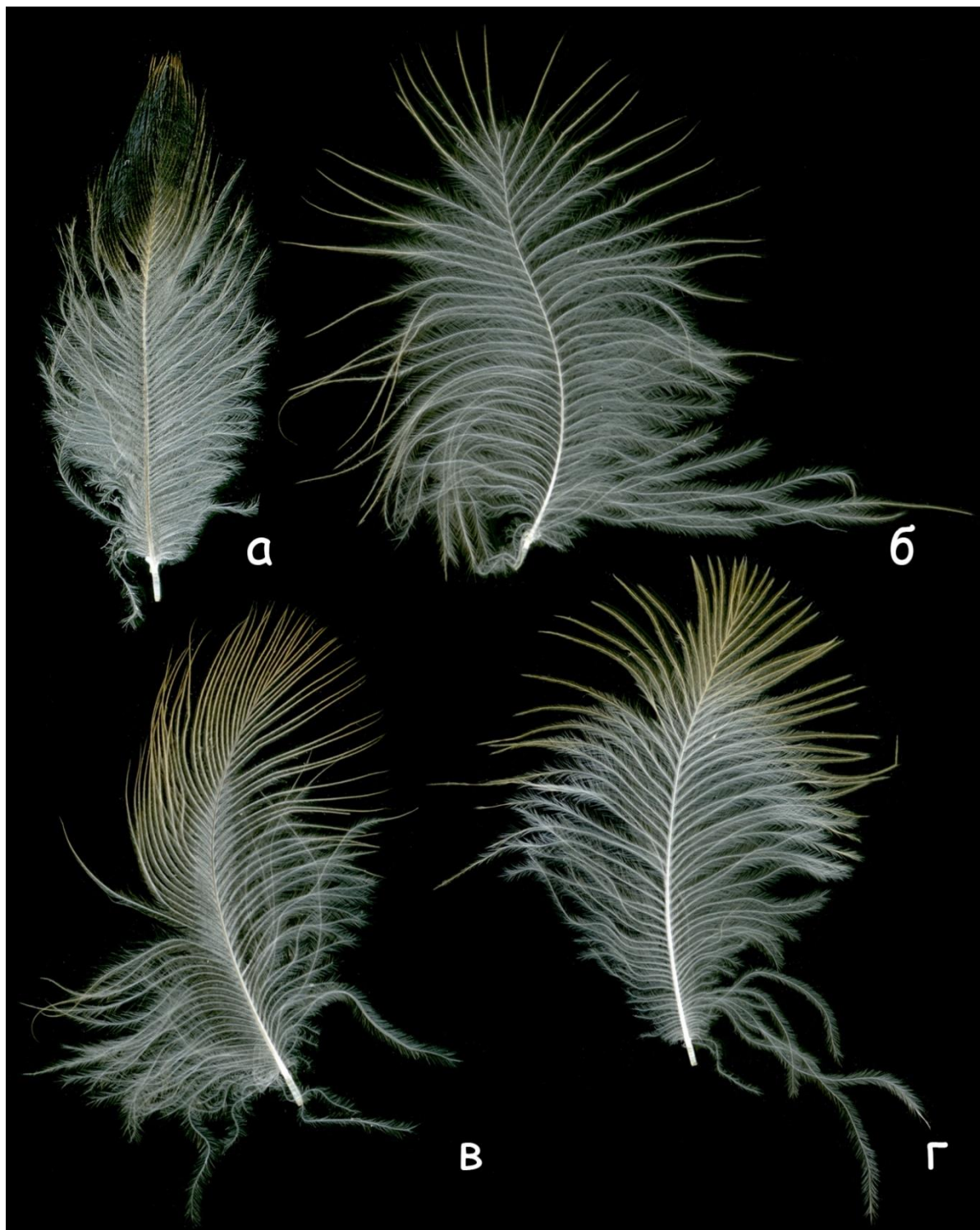


Рис. 26. Особенности структуры ювенильных перьев *P. p. pyrrhula*.
а — трехстепенное маховое; б — полупуховое перо; в — покровное перо с вентральной части тела; г — покровное перо с дорзальной части тела. Фото автора.

Первый птенцовый наряд начинает формироваться у зародыша ещё в яйце. К моменту вылупления птенец покрыт только редким нательным пухом, но сразу после этого начинают расти перья. Второй детский наряд (ювенильный) необходим птенцу только для того, чтобы выжить в период роста. Это оперение имеет покровительственную окраску и служит очень короткий срок. У слётков снегирей из поздних выводков пост-ювенильная линька начинается до завершения формирования юношеского наряда (Newton 1966). Лишь часть ювенильных перьев сохраняется в следующем наряде. Это полётные перья (иногда за исключением крайнего третьестепенного махового) и часть их кроющих.

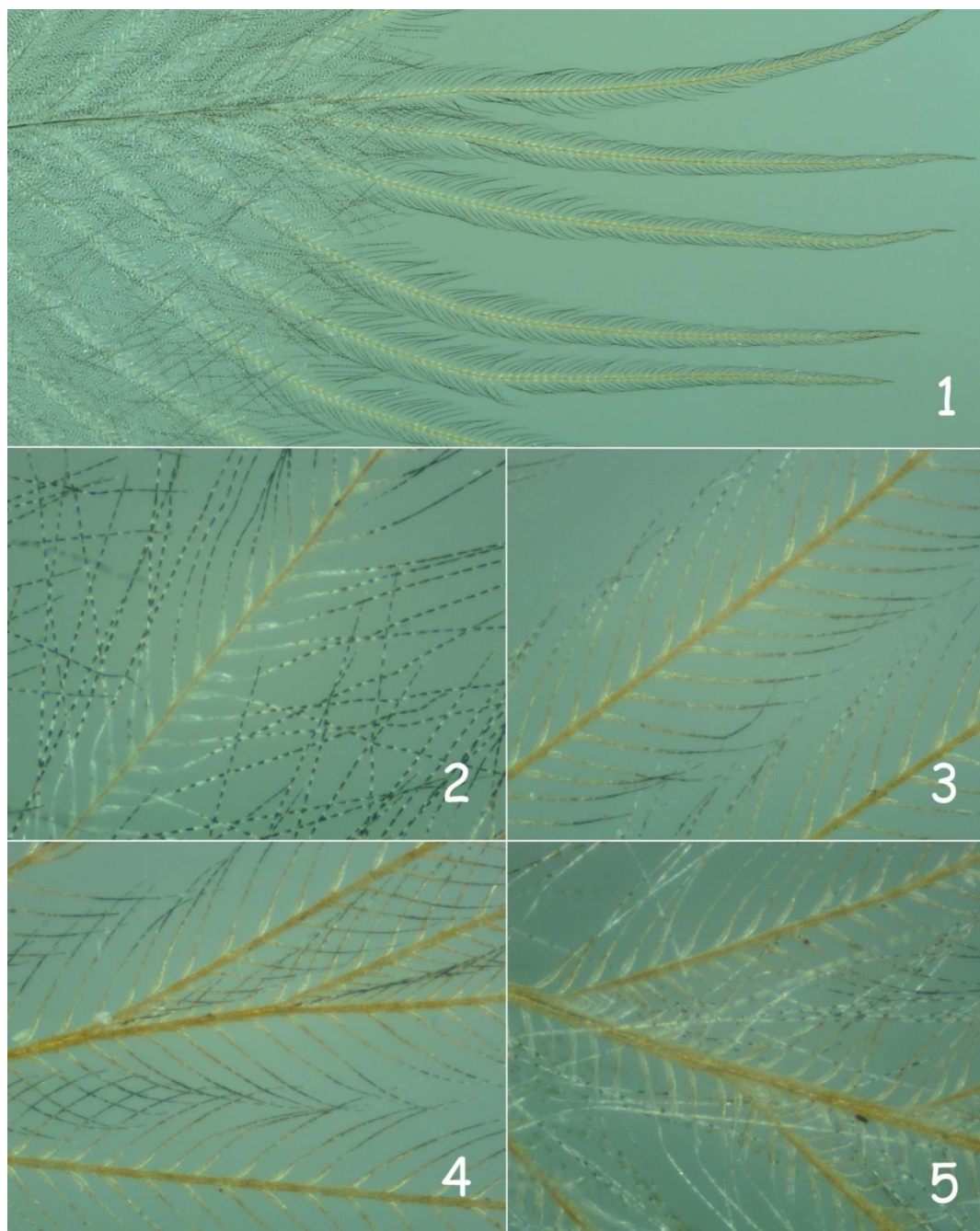


Рис. 27. Особенности микроструктуры ювенильных перьев *P. p. pyrrhula*. 1 – дистальная часть полупухового пера; 2 – пуховой ракус; 3, 4 – ракусы раскрытой части опахала; 5 – ракусы в переходной зоне. Фото автора.

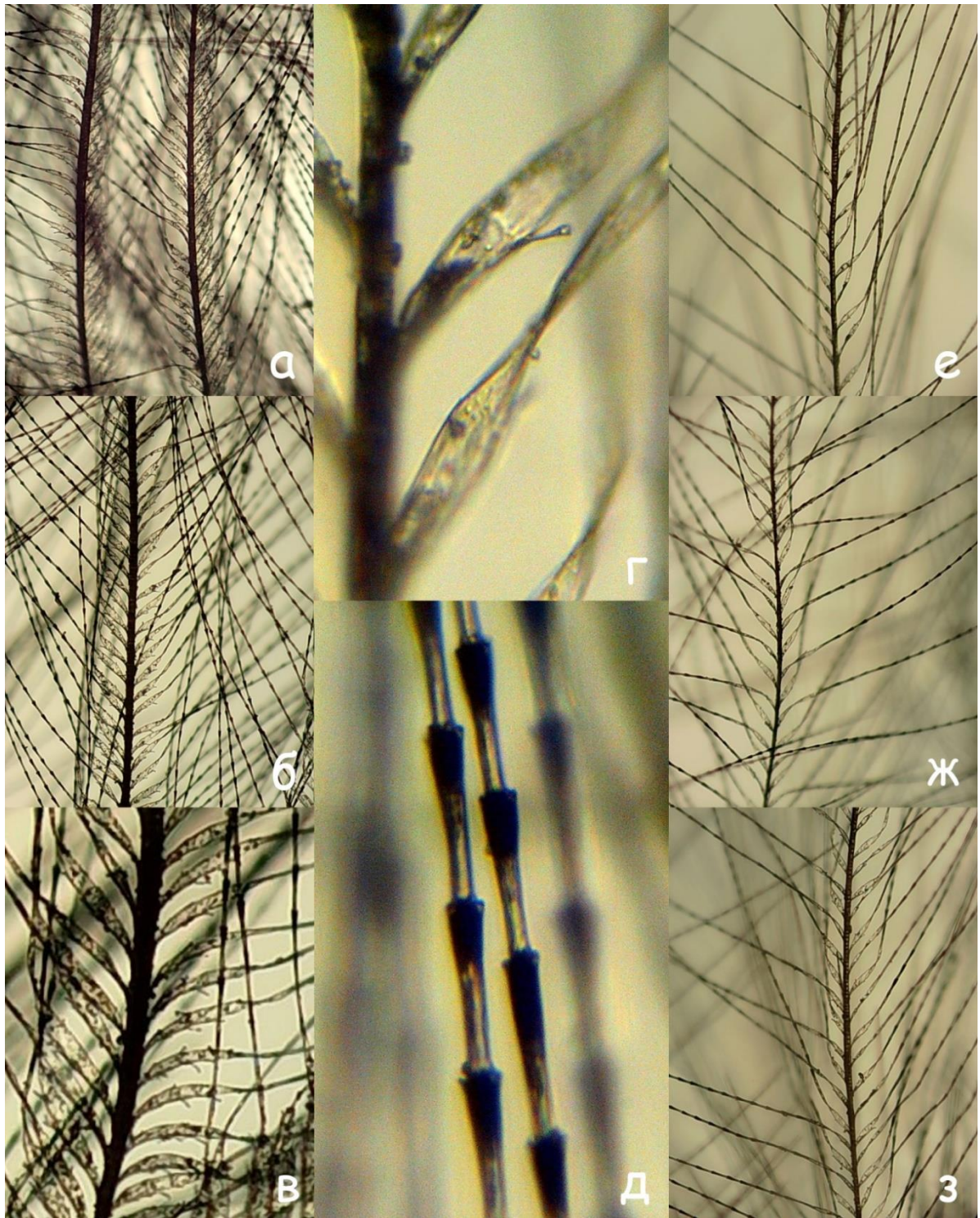


Рис. 28. Структурные элементы пуховой зоны ювенильного пера *P. p. pyrrhula*.
а-г – проксимальные части пухового рамуса; г – villus на ламеллярных частях радиусов;
д – синцитиальные комплексы пуховых радиусов; е-з – дистальные части пухового рамуса.
Фото автора.

Таким образом, природа «вынуждена идти на большие расходы» при образовании недолговечных ювенильных перьев. Однако «экономить» всё-таки приходится, особенно когда «строительные материалы» поступают в организм птенца в ограниченном количестве, а они в первую очередь необходимы для формирования его тела. Чтобы эффективно использовать ресурсы, это перо формируется с наименьшими затратами.

Покровное перо ювенильного наряда легче пера взрослых птиц. Его структура сильно редуцирована (рис. 26), а структурные элементы более рыхлые и тонкостенные (рис. 27). В результате радиусы часто формируются неровными, даже изогнутыми, и легко ломаются (рис. 27-2). Они более разреженно расположены на рамусах, в отличие от таких же структур дефинитивного наряда. Впрочем, самих рамусов тоже значительно меньше и их плотность ниже (рис. 27-4,5). Даже в пуховой зоне не образуется плотных структур (рис. 27-5) из базальных частей радиусов, как у взрослых птиц, а между ними остается свободное пространство (рис. 28 в). Несмотря на разреженность и тонкость структурных элементов в пуховой зоне, ламеллярные части радиусов содержат большое количество виллусов даже в дистальных частях рамусов (рис. 28 в, г), а их пеннулулы такой же структуры, как у взрослых птиц (рис. 28 д).

Пластинчатая зона на покровных перьях ювенильного наряда практически не формируется (рис. 26). Даже некоторые малозначимые полётные перья отрастают в редуцированном виде. Так, на крайнем третьестепенном маховом пере пластинчатая зона может занимать лишь часть дистальной трети (рис. 26 а), тогда как у взрослой птицы пластинчатая зона значительно больше* (рис. 10а).

Таким образом, полноценными в ювенильном наряде формируются только полётные перья, а остальные вырастают в «упрощённом» варианте. Скорее всего, и количество покровных перьев ювенильного наряда значительно меньше, чем в дефинитивном.

4.1.4. Изменчивость устройства структурных элементов покровных перьев снегирей

Несмотря на большое сходство строения покровных перьев у разных видов снегирей, существуют особенности, характерные для отдельных видов или их групп. Изменчивость затрагивает степень дифференциации структурных элементов пера, плотность их размещения и размеры занимаемой площади.

Яркие проявления отличий в структуре кроющих перьев выделяют бурого снегиря *P. nipalensis*. В его перьях имеются длинные дистальные радиусы, встречающиеся почти по всей пластинчатой части пера (рис. 18, 29). Только у бурого снегиря хорошо просматривается более примитивное устройство рахиса. Он не выглядит единой плотной структурой, а как бы состоит из пучков рамусов, которые плавно (постепенно) выходят из него (рис. 30, 31). У других снегирей стержень более плотный, но иногда слегка изогнутый в местах крепления рамусов у масковых снегирей (рис. 32) или ровный у черношапочных (рис. 33).

* Иногда сразу формируется нормальное перо, не сменяющееся при постювенильной линьке.

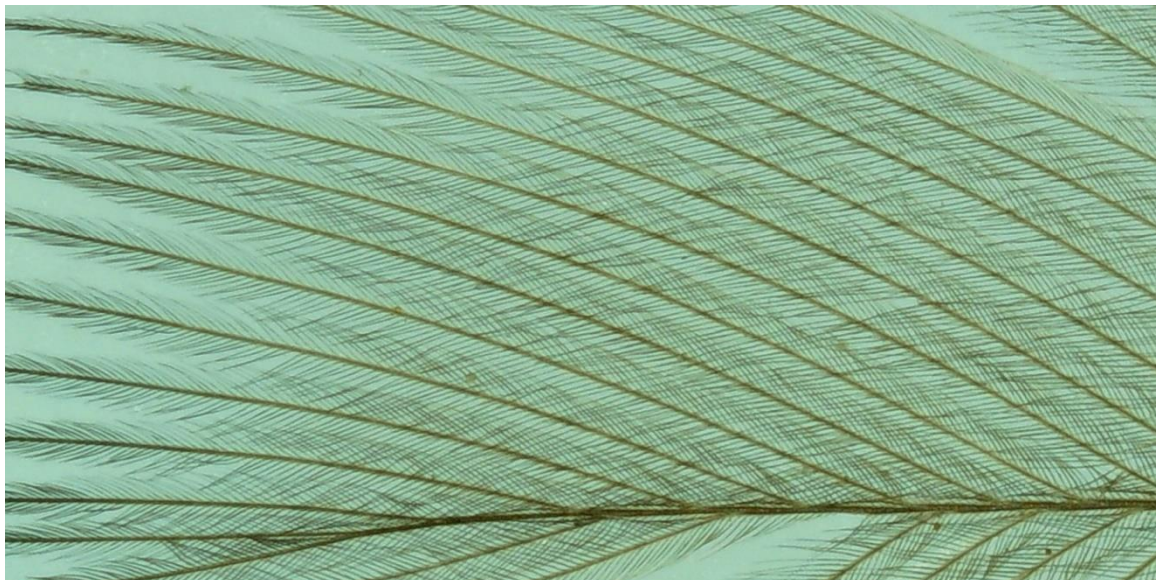


Рис. 29. Пластинчатая зона пера *P. nipalensis*. Фото автора.

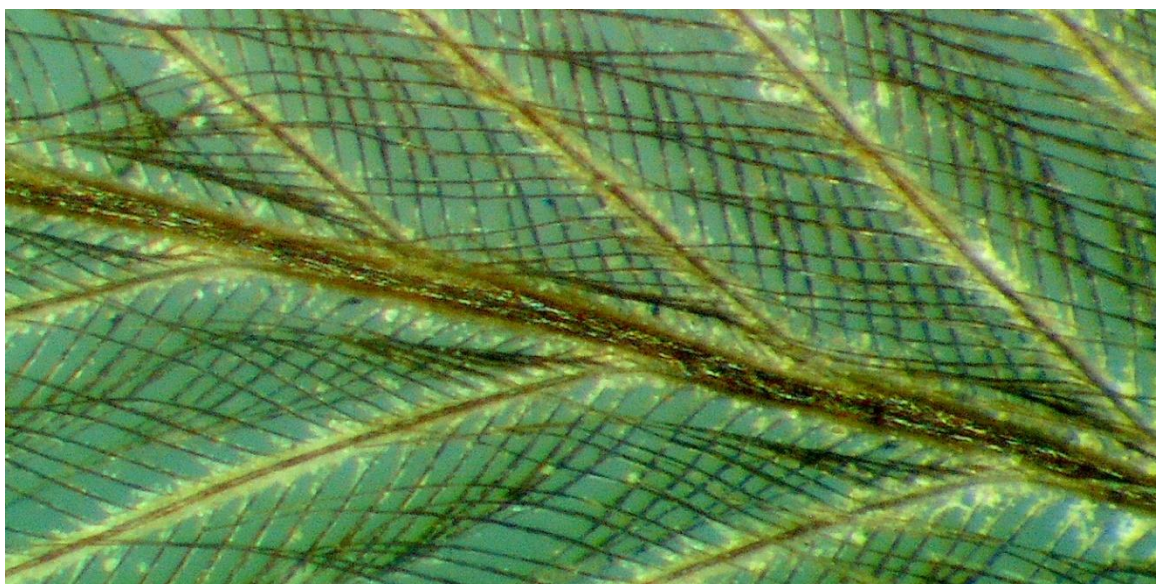


Рис. 30. Расположение рамулов в пластинчатой зоне пера *P. nipalensis*. Фото автора.

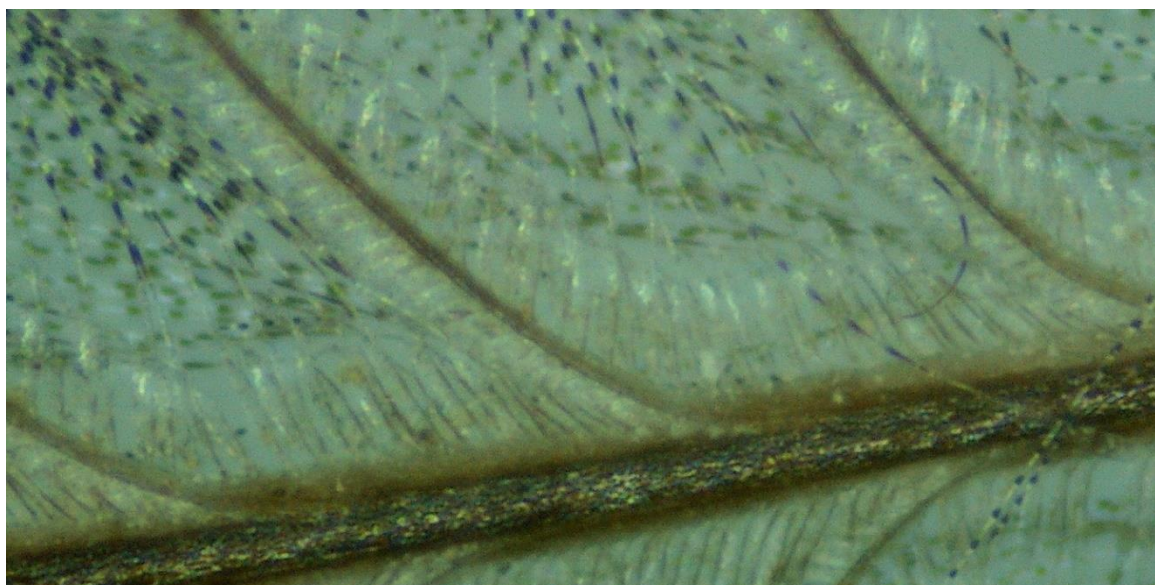


Рис. 31. Расположение рамулов в пуховой зоне пера *P. nipalensis*. Фото автора.

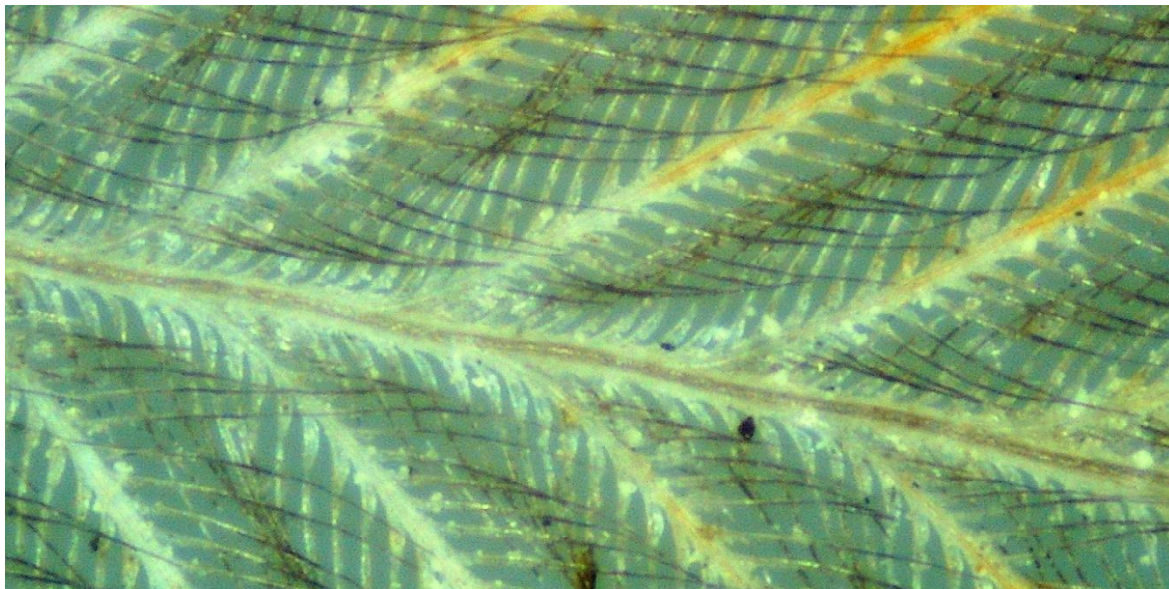


Рис. 32. Расположение рамусов в пластинчатой зоне пера *P. erythaca*. Фото автора.

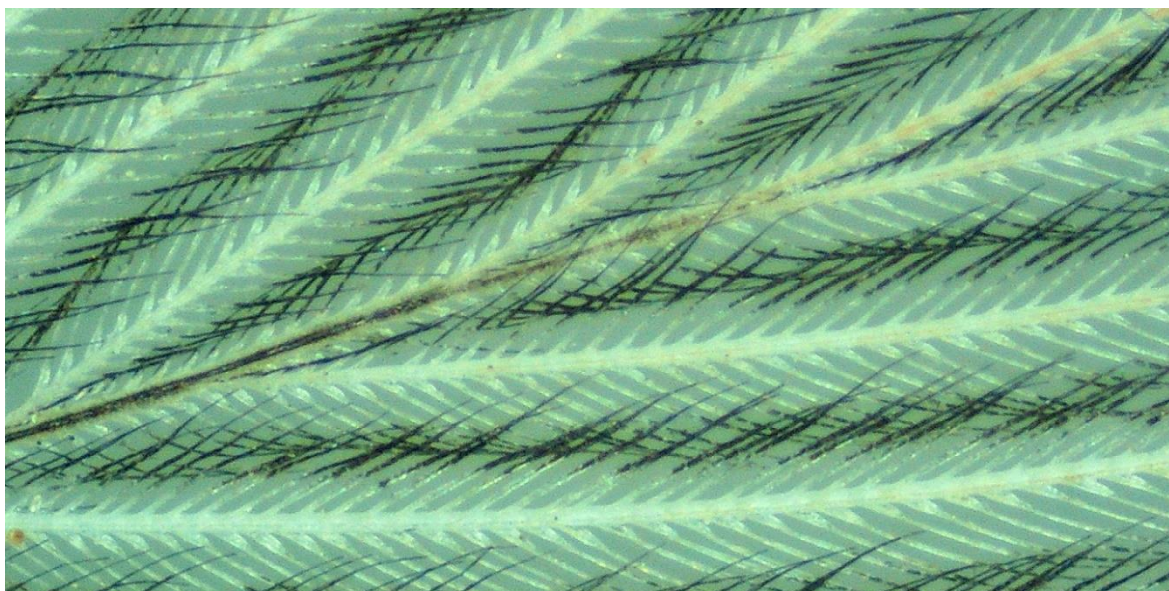


Рис. 33. Расположение рамусов в пластинчатой зоне пера *P. g. rosacea*. Фото автора.

Наиболее показательными в проявлении различий между видами считаются особенности структуры пуховой зоны перьев (Войткевич 1962). Для установления видовой принадлежности по форме и плотности расположения узелков на пуховом радиусе существуют особые параметры. Хотя их вариации внутри рода ещё не изучены, известно, что у обыкновенного снегиря длина пуховых радиусов составляет 0.5-1.4 мм, а количество узелков на 1 мм длины – 40-49* (Brom 1986).

С другой стороны, межвидовая изменчивость отмечается в размерах самих перьев и в характере их пигментации.

* Перья брались из 6 участков оперения, в каждом измерялось не менее 5 радиусов, соответственно выборка состоит из примерно 30 промеров (Brom 1986).

4.2. Состав и распределение биохромов в покровном пере снегирей

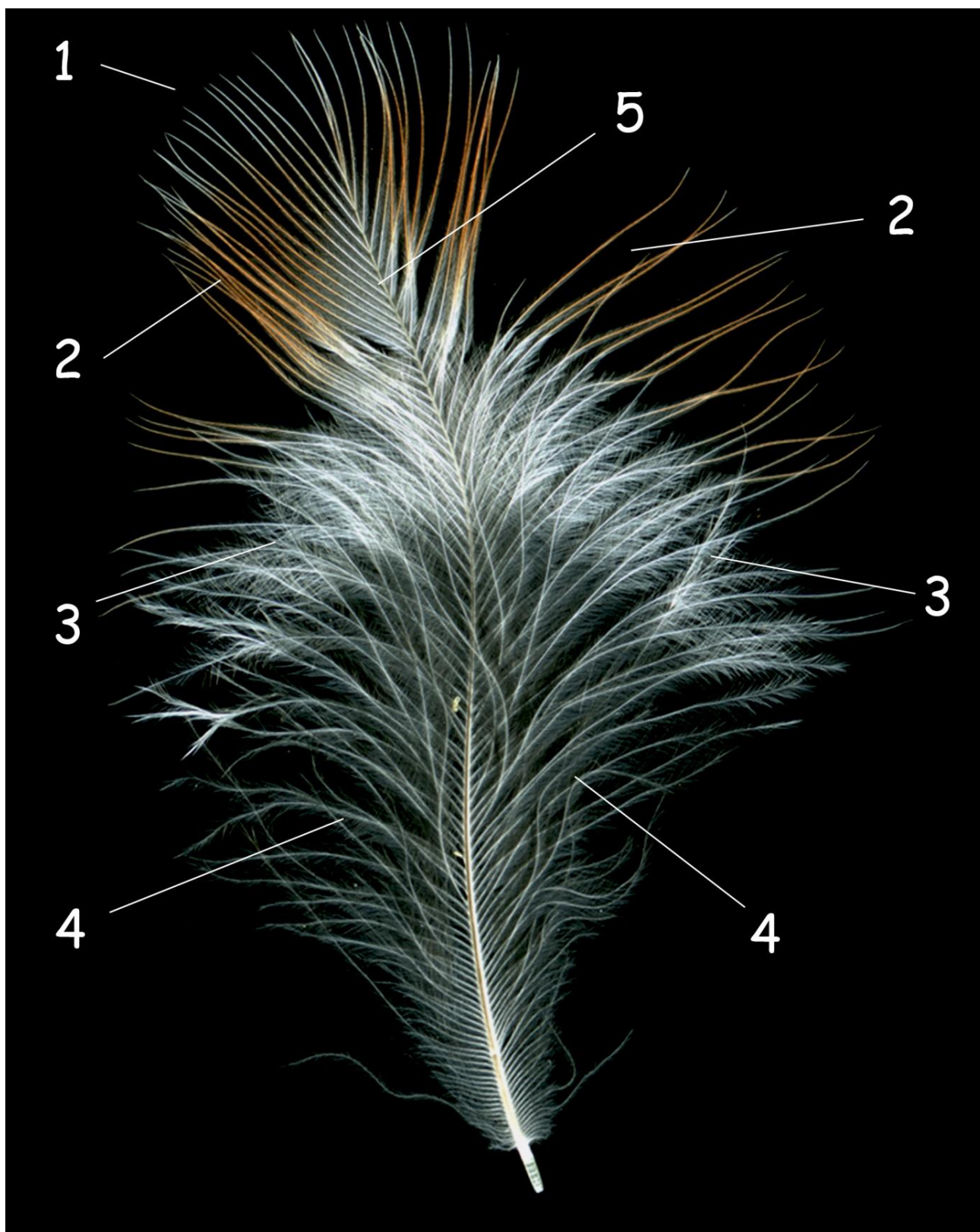


Рис. 34. Распределение пигментных зон пера *P. p. rossikowi*.
1 – апикальная кайма; 2 – зона основной окраски пера; 3 – депигментированная зона;
4 – зона пигментации эумеланином; 5 – пристволовой участок основной
пигментной зоны. Фото автора.

4.2.1. Пигментные зоны покровного пера

В перо, покрывающем тело снегирей, выделяется от 2 до 4 зон с разной окраской (рис. 34). Простейшие две зоны пигментирования формируются тогда, когда перо окрашивают только меланины. Дистальная часть пера заполняется преимущественно феомеланинами в низкой концентрации, а в проксимальной доминирует структурированный эумеланин. Первая зона как правило находится в пластинчатой части опахала (составляющей рисунок оперения), занимая её почти полностью; вторая – в пуховой структурной зоне. Однако это слишком упрощённая схема. Часто распределение пигментов в перьях снегирей более сложное.

В начале роста пера воробьиных птиц обычно формируется особо пигментированный участок – каёмка (рис. 34-1), обрамляющий опахало пера сверху. Эта часть перьевой пластинки наиболее подвержена механическим повреждениям и обычно изнашивается в течение года. У снегирей наличие этой зоны сильно варьирует индивидуально. Она может присутствовать лишь на отдельных перьях или встречаться во всем оперении. Иногда она хорошо выражена в ювенильном наряде, но чаще совсем незаметна. Обычно каёмка окрашена небольшим количеством меланинов в светло-серые тона (дефинитивный наряд), а у птенцов в охристые. Ширина этой зоны на перо может сильно изменяться.

Однако большинство кроющих перьев снегирей, на которых формируется каёмка, имеют широкую, сильно раскрытую часть опахала, поэтому цвет каёмки практически не участвует в формировании рисунка оперения, а влияет лишь на общий тон его окраски.

Далее, по мере роста пера, формируется зона основной окраски, составляющая расцветку видимой части оперения (рис. 34-2). Она находится на наружной части опахала пера и пигментирована в зависимости от видовой специфики рисунка оперения: каротиноидами, меланинами или их смесью.

В нижней половине пера наблюдается однородная меланиновая зона пигментации (внутренняя, скрытая часть пера) (рис. 34-3). Присутствие здесь липохромов практически не отмечается, если они там и есть, то в следовом количестве. На этом участке у всех снегирей меланины достигают одинаковой концентрации во всех перьях птицы.

Часто между последними двумя зонами можно обнаружить область, почти или полностью лишённую пигментов – депигментированную зону (рис. 34-4), характеризующуюся практически полным прекращением деятельности меланоцитов во время формирования этой части пера. В основном это перья спинного и вентрального участков оперения снегирей. Размеры этой зоны могут сильно варьировать (рис. 35), особенно если между расами наблюдается разница в длине самих перьев. Иногда

депигментированная зона на перьях практически отсутствует или едва заметна (рис. 10в, 10д, 22а,в,г), но часто ярко выражена (рис. 10г, 22б, 29). В других случаях в ней присутствуют пигменты, но в значительно меньшей концентрации, чем на соседних участках (рис. 35).



Рис. 35-1. Вариации размеров и размещения депигментированной зоны в покровных перьях снегирей: а – *P. nipalensis*; б – *P. erythrocephala*; в – *P. erythaca*. Фото автора.

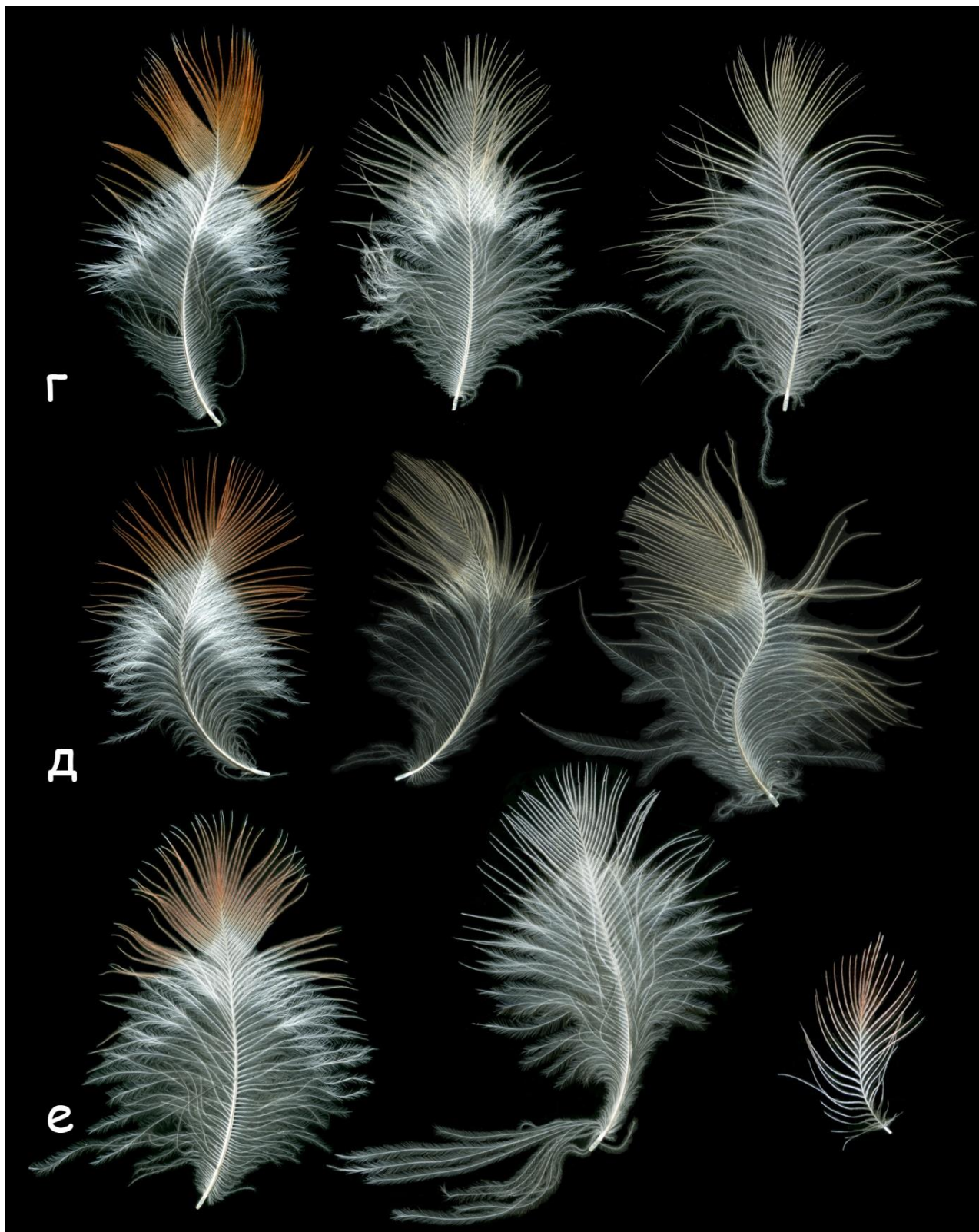


Рис. 35-2. Вариации размеров и размещения депигментированной зоны в покровных перьях снегирей:
г – *P. p. pyrrhula*; д – *P. p. rossikowi*; е – *P. p. cassini*. Фото автора.

Интересно, что отложение биоцветов в перьях снегирей не синхронизировано с формированием его структуры. Если первые две зоны пигментации располагаются в пластинчатой части опахала пера, а третья в пуховой, то депигментированный участок, проявляясь на границе разделения функциональных зон, часто затрагивает обе структуры (рис. 35).



Рис. 35-3. Вариации размеров и размещения депигментированной зоны в покровных перьях снегирей: ж – *P. cineracea*; з – *P. griseiventris*. Фото автора.

Для некоторых рас снегирей характерно наличие еще одной пигментной зоны – пристволовой (рис. 34-5). Она разделяет основную зону окраски на две части, формируя меланиновое пятно в районе рахиса. Возможно, это атавистическое проявление генов предков, у которых в этих местах перьев формировались тёмные участки, образующие пестрины. Тем не менее, именно эта зона довольно ярко проявляет себя при разных нарушениях и изменчивости пигментации перьев у снегирей.

4.2.2. Особенности и изменчивость распределения биоохромов в покровном перье снегирей

Распределение пигментов в структурных элементах пера может сильно отличаться у разных форм. Тем не менее, существует и ряд закономерностей.

В зависимости от локализации, меланины определяют основной характер окраски оперения, её полутона, оттенки и рисунок. Липохромная окраска проявляется только в тех участках видимой части перьев, кото-

рые у предковых форм изначально заполнялись в основном феомеланинами. В дополнение к биохромам, белая, радужная, матовая и глянцевая поверхности перьев появляются в результате особого строения их элементов.

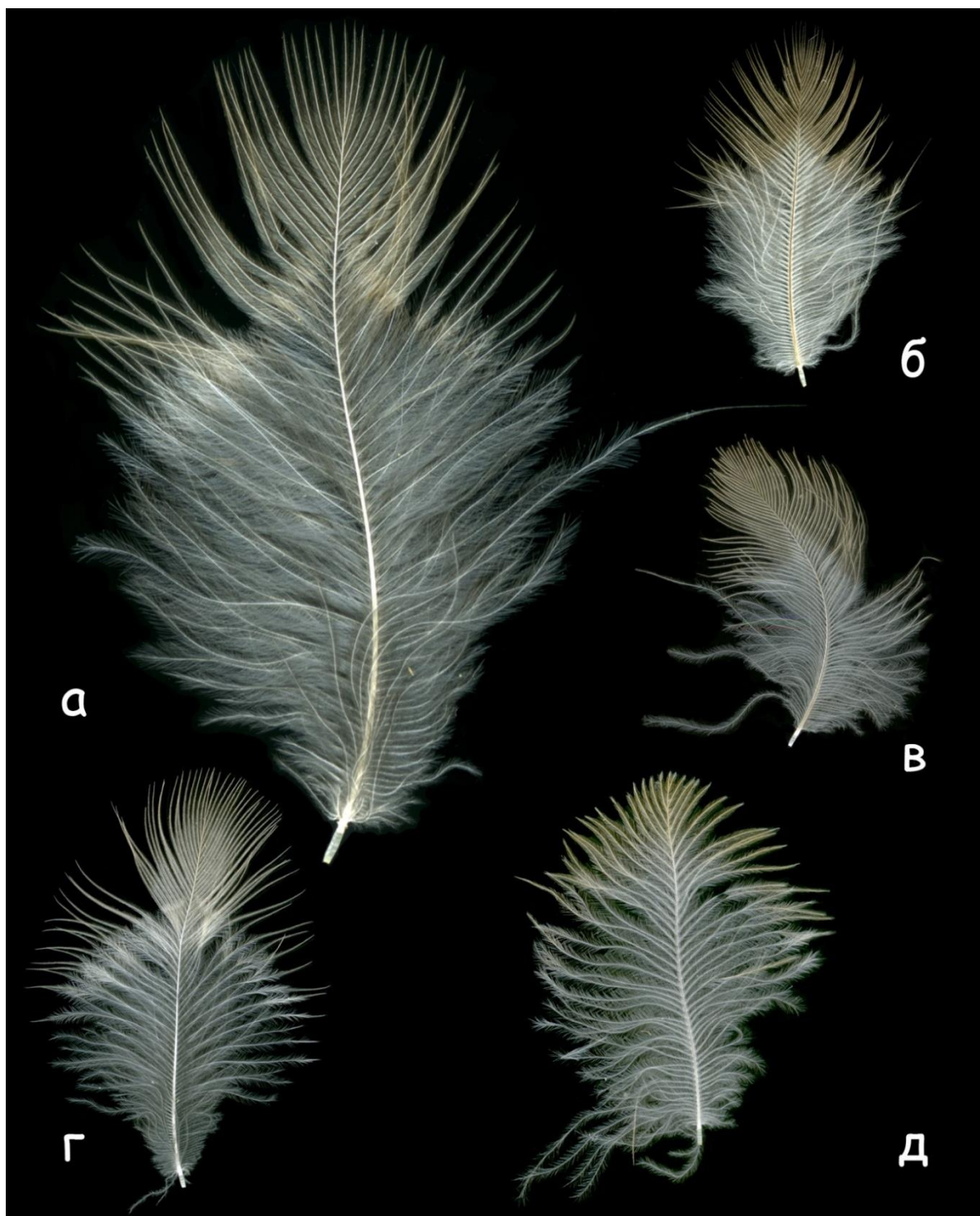


Рис. 36. Распределение меланинов в перьях у снегирей: а,б – *P. nipalensis*; в – *P. erythrocephala*; г – *P. p. pyrrhula* (самка); д – *P. p. pyrrhula* (juv). Фото автора.

Как правило, структурные элементы в зоне каёмки окрашены меланинами. Причём эумеланин доминирует в радиусах (чёрный цвет), начиная с их кончиков, а феомеланин (буроватый, охристый) в остальных

частях, или там вовсе нет пигментов. Если откладывается только эумеланин, то каёмка приобретает серую окраску, так как остальные структурные элементы прозрачные и хорошо рассеивают свет (дефинитивное перо) (рис. 34, 38б,в). При насыщении радиусов и рамусов феомеланинами каёмка выглядит охристой (ювенильный наряд) (рис. 26а).

В зависимости от пола и возраста, а также места нахождения покровного пера на теле птицы, зона его основной окраски формируется за счёт основных пигментов (меланины) и участия дополнительных (каротиноиды). Каротиноиды и феомеланин расположены в глубоких роговых слоях пера, в тех, которые лежат рядом с мозговым слоем рахиса и рамусов, или в нём самом, а гранулы эумеланина – более поверхностно (Schereschewsky 1929). В основной части рамуса каротиноиды находятся в виде однородной ровной массы (Schereschewsky 1929) (рис. 20).

Участие эумеланинов в окраске радиусов (рис. 20-3) этой пигментной зоны пера прослеживается практически у всех видов и на всех участках оперения, иногда даже окрашенных в белый цвет (поясница). Однако, насыщенность и заполнение пигментом может сильно варьировать.

Проксимальные части радиусов, рамусы и рахис в этой зоне пера часто содержат каротиноиды и (или) феомеланины, в зависимости от пола, расположения пера и степени дифференцированного распределения каротиноидной окраски. Концентрация эумеланинов в окраске этих частей пера может сильно изменяться даже индивидуально. Присутствие феомеланинов наиболее выражено в перьях бурых и масковых снегирей. Возможно, они встречаются у всех самок вместе с неизменёнными природными каротиноидами, но у самцов большинства форм черношапочных снегирей в этой пигментной зоне они почти отсутствуют или находятся в составе эумеланиновых частиц. В рамках данного исследования установить это более точно не представляется возможным, поэтому излагаемые здесь соображения основываются на визуальном отличии окраски и характера гранул этих пигментов.

В перьях масковых снегирей хорошо заметно наличие коричневых оттенков меланинов, окрашивающих разные пигментные зоны (рис. 36). Эти тона характерны для участков с преобладанием феомеланинов в основных элементах пера (рахис и рамусы), занимающих основу площади перьевой пластинки, в то время как в процентном соотношении участие радиусов в окраске пера очень мало. Серые и почти чёрные тона наблюдается там, где в радиусы значительно крупнее, занимают большую площадь и окрашены эумеланинами (пуховая зона пера). Причём в таких участках феомеланины присутствуют в значительно меньшей концентрации. При длительном хранении шкурок птиц в музейных коллекциях эта разница еще более заметна (рис. 37).

Итоговая серая окраска оперения спины (или других частей тела, в зависимости от вида) образована тем, что в чёрный цвет (эумеланин)

окрашены только радиусы, часто лишь частично, а рамусы и большая часть рахиса почти лишены пигментов. Именно эти структуры отвечают за рассеивание отражённого света, смешивая разные спектральные потоки в преобладающий отраженный свет. То же самое получается и на белых участках оперения, только меланин в кончиках радиусов присутствует в меньшем количестве, а структурные элементы сильнее рассеивают и отражают световые волны.



Рис. 37. Изменение соотношения состава меланинов в перьях *P. erythaca* при длительном хранении в коллекции: а – более 100 лет; б – свежее перо. Фото автора.

Общему правилу распределения меланинов подчиняется и размещение сформированных ими меланопротеиновых комплексов (Scherschewsky 1929). Отдельные пигментные палочки преобладают в проксимальной части опахала, а крупные округлые гранулы – в его дистальной части. Вернее, гранулы присутствуют везде, но те, что находятся в проксимальных частях пера, образуют стержни, а дистальные скопления создаются из более рыхлых гранул, расположенных длинными прерывистыми рядами. Очень редко в основании красноокрашенных рамусов ассоциации каротиноидов тоже встречаются в виде палочек (Там же).

По мере формирования пера концентрация каротиноидов в его структурных элементах нарастает постепенно, как, впрочем, и снижается (рис. 34). Получается, что каротиноиды поступают в растущее перо дозированно, хотя степень дозированности довольно вариабельна у разных видов. Сначала концентрация этих биохромов в пульпе плавно нарастает до достижения определённого уровня. Затем их поступление прекращается, а остатки используются с той же скоростью. С другой стороны, тот же эффект может быть достигнут изменением концентрации каротиноидов в крови. Но, скорее всего, ограниченное использование этих биохромов в окраске перьев связано с продолжительностью их избирательного транспорта в перообразующие ткани (раздел 5.5.2.).

У некоторых форм, часто индивидуально, смесь каротиноидов не осаждается в пристволовой зоне основного участка окраски (рис. 34-5, 38). Наличие таких перьев (рис. 38г,ж) позволяет предположить, что эти биохромы поступают в вентральную часть пенька растущего пера, а затем распределяются по всей пульпе. Поэтому при их низких концентрациях в красный цвет окрашиваются только близлежащие к этому месту ткани. С другой стороны, это может происходить из-за высокой активности меланоцитов в дорзальной части пенька, препятствующей проникновению туда каротиноидов.

Однако интенсивность деятельности меланоцитов при формировании пристволовой зоны пера тоже изменчива. Иногда это место просто слабо пигментировано, снижая насыщенность цвета оперения, или наоборот, бывает умеренно тёмным, увеличивая её. При нарушениях пигментации этот участок пера в первую очередь окрашивается доминирующими меланинами, формируя чёрную окраску оперения (Ларионов 1928; Schereschewsky 1929). В норме схожий характер пигментации перьев наблюдается у многих видов снегирей, но такие перья присутствуют только на нижней части спины, в месте перехода к белым участкам оперения (рис. 38д,е). Здесь обнаруживаются перья с особым типом пигментации меланинами, которые усиливают своё присутствие там, где обычно их концентрация заметно ниже.

В этом месте оперения у бурых и масковых снегирей формируется тёмная, почти чёрная «разделительная» полоса. У отдельных видов она проявляется по-разному: от почти сантиметровой ширины и максимальной насыщенности, до нескольких темноватых перьев в этой области. В таких перьях тёмные меланины сконцентрированы именно в пристволовом участке зоны основной окраски или несколько шире, образуя поперечную полосу. Причем её положение изменяется от терминального до проксимального внутри этой зоны пигментации, а меланины полностью заполняют не только радиусы, но и рамусы.

Таким образом, итоговая окраска основной пигментной зоны покровного пера снегирей складывается из ряда компонентов. Во-первых, она

зависит от степени трансформации, концентрации и распределения меланинов в структурных элементах наружной части пера. Во-вторых, от состава, концентрации и пропорции дополнительных красящих пигментов – каротиноидов. В-третьих, общий тон оперения определяется оптическими свойствами его структуры.

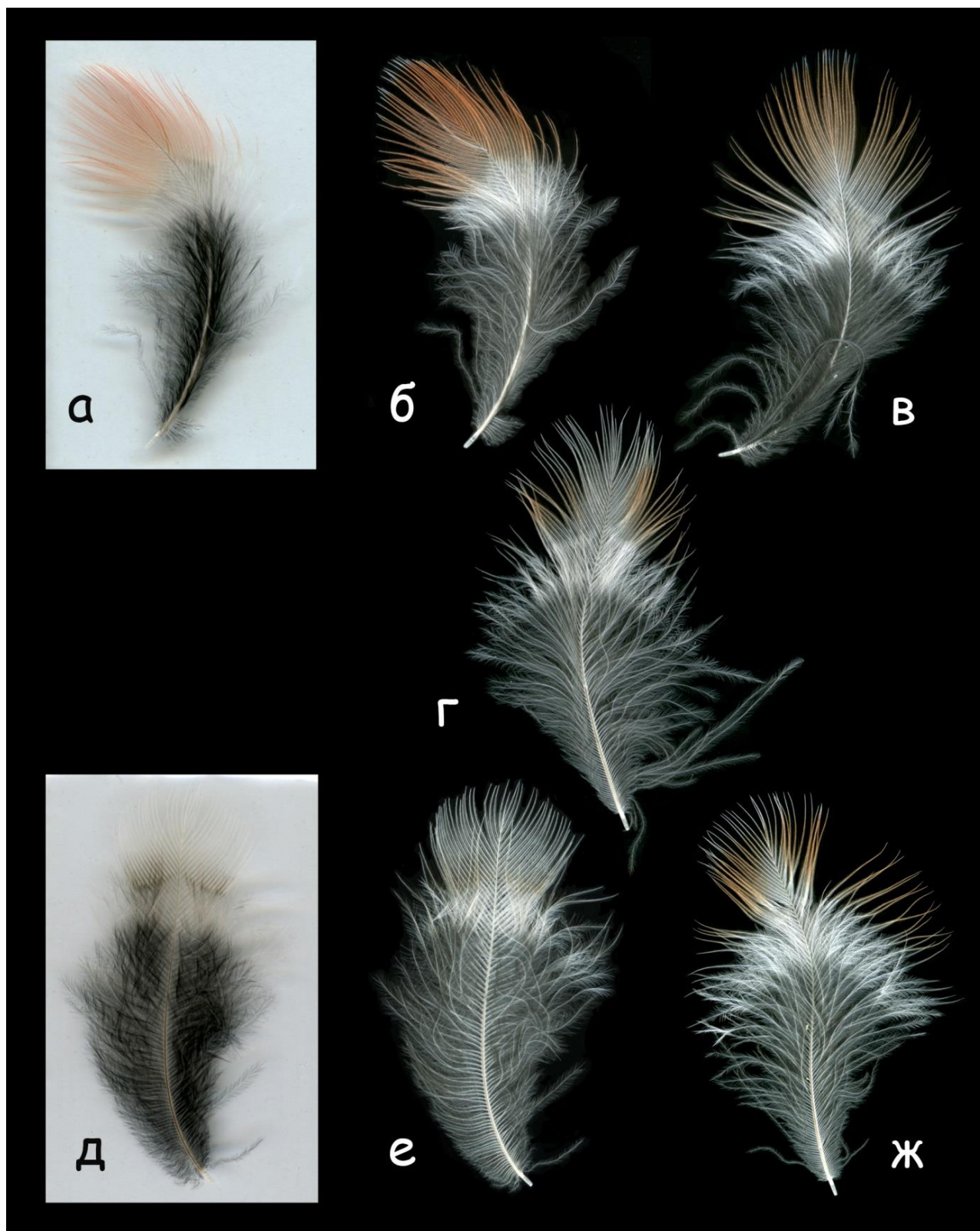


Рис. 38. Изменчивость распределения биоцветов в покровном пере снегирей:
в, г – *P. p. pyrrhula*; а, б; д-ж – *P. p. rossikovi*. Фото автора.

В пуховой части пера меланины преимущественно располагаются в радиусах. При этом пигментные зёрна концентрируются только в узелках их пеннумов (рис. 20-2, 4); 21б; 23а; 27а; 28д). Именно в составе этих элементов меланины, как правило, находятся в рамусах и рахисе (эпикортекс), но покрываются кератином и почти не участвуют в формировании общей окраски пера.

Интенсивность окраски пуховой зоны пера у разных видов и рас снегирей варьирует в зависимости от состава и распределения пигментов от темно-серого и буроватого до чёрного, что свидетельствует о доминировании в ней эумеланинов. На оттенок окраски влияют не только степень оформленности и размеры занимаемого меланинами объёма, но и величина самих синцитиальных комплексов, в которых он откладывается, а также изменчивость их количества и плотности размещения в пере.

Выраженность зоны депигментации, её расположение и форма изменяются у разных видов снегирей и зависят от места расположения самого пера (рис. 35). Наиболее часто она присутствует в перьях вентрального тракта (шея, грудь, живот), немного смещена и сильно ассиметрична по бокам живота (если вообще формируется) и слабо выражена в перьях спинного тракта.

4.2.3. Особенности пигментного состава перьев дефинитивного наряда самца снегиря: каротиноиды

Долгое время особенность формирования каротиноидной окраски самцов обыкновенного снегиря вызывала повышенный интерес у исследователей, поскольку в отличие от большинства других видов вьюрков *Carduelinae*, которые после линьки в условиях неволи теряют красную окраску, цвет его оперения при таких же обстоятельствах остаётся почти без изменения. Оказалось, что этот феномен заключается в особенностях прохождения физиологических процессов, приводящих к химической модификации поступающих в организм пигментов, происходящих до их осаждения в перьях (Straub 1987).

Установлено, что красное оперение самцов снегиря в природе характеризуется наличием композиции трёх основных 4-оксикаротиноидов: атаксантина, α -дорадексантина и адонирубина, которые сопровождаются незначительным количеством кантаксантина и папилиоэритрина (Stradi *et al.* 2001). Кроме того, присутствуют и другие не исследованные каротиноиды, концентрация которых ниже 2%.

У экземпляров, перелинявших в неволе, основными каротиноидами являются α -дорадексантин и лютеин. В результате у них происходит что-то вроде унификации основного тона окраски, а индивидуальные или популяционные особенности исчезают. Всё разнообразие оттенков розового, алого или кирпичного цвета, встречающееся в большей или меньшей степени у разных форм снегирей в природе, при содержании на

одинаковом рационе практически исчезает, хотя основная окраска сохраняется в достаточной мере.

В качестве источников красного цвета оперения, содержащихся в рационе снегиря в качестве наиболее важных рассматриваются: лютеин, зеаксантин, β -криптоксантин и β -каротин, поскольку они широко доступны в листьях, лепестках цветов, почках, семенах, фруктах и ягодах (Goodwin 1980). Однако в перьях птиц преимущественно абсорбируются оксикаротиноиды (Schiedt 1998). К их образованию приводит метаболический процесс, по-видимому, представляющий собой ферментативное 4-окисление β -концевой группы. Так, адонирубин может происходить из двойного окисления β -криптоксантина; атаксантин из зеаксантина; α -дорадексантин из лютеина. Папилиоэритрин, вероятно, возникает из α -дорадексантина путём окисления аллильного гидроксильного ε -концевой группы (Stradi *et al.* 2001). Небольшое количество кантаксантина может производиться из β -каротина, который в изобилии содержится в рационе, но, будучи углеводородом, слабо абсорбируется и практически полностью используется для образования витамина А.

Способность метаболического окисления пигментов у снегиря отличается от других краснопигментированных видов *Carduelinae* и является удивительной. Снегири используют лютеин, поступающий с пищей, превращая его в 4-окслютеин (α -дорадексантин) и в папилиоэритрин. Кроме того, они используют β -криптоксантин для производства адонирубина, не останавливаясь на промежуточном 3-гидрокси-эхиненоне и зеаксантине для получения атаксантина (Stradi *et al.* 2001), как другие птицы из *Carduelinae*.

Если сравнить образцы каротиноидов природных снегирей с другими дикими краснопигментированными вьюрками: *Carpodacus roseus*, *Carpodacus rubicilloides*, *Uragus sibiricus*, *Linaria cannabina*, *Acanthis flammea*, *Loxia curvirostra* и *Pinicola enucleator*, то можно отметить, что только в оперении сибирской чечевицы обнаруживается значительное количество α -дорадексантина. У других видов этот красный каротиноид отсутствует, а пигментация оперения обусловлена главным образом наличием 3-гидрокси-эхиненона. По-видимому, остальные виды генетически не способны к метаболическому окислению лютеина, «предпочитая» β -криптоксантин для превращения его в 3-гидрокси-эхиненон и частично в адонирубин. Лютеин, зеаксантин и β -криптоксантин являются пищевыми каротиноидами, используемыми в природе всеми видами *Carduelinae* для формирования цветной окраски. Эти же каротиноиды были обнаружены в оперении самок снегирей без изменений (Stradi *et al.* 2001). Кроме того, подтверждается, что красная пигментация филогенетически близких видов связана с эндогенными (диета) и генетическими факторами, которые регулируют либо выбор диетических предпочтений, либо способ их трансформации.

Наличие, характер и значение УФ окраски у снегирей не изучено. Однако присутствие (обыкновенный снегирь) или отсутствие (серый снегирь *P. cineracea*) каротиноидов в окраске самцов у разных форм, различия в их насыщенности (розовощекий снегирь *P. griseiventris*) и составе будут сильно изменять итоговый спектр отражения света от перьев. А с учетом тетрахроматической визуальной системы эти особенности будут хорошо дифференцироваться самками при оценке полового партнёра. Установлено, что количественные связи между характеристиками отражения оперения и чувствительностью рецепторов свидетельствуют о том, что даже небольшие различия очень важны для птиц (Bleiweiss 2014). Скорее всего, именно эти особенности зрения снегирей способствуют узнаванию самками самцов своего вида при симпатрии разных форм, сводя гибридизацию к минимуму.

4.2.4. Особенности липохромной окраски оперения у снегирей

Каротиноиды участвуют в образовании ярких участков оперения снегирей. Внутри рода степень проявления липохромной окраски очень разнится. Почти половина форм снегирей практически полностью лишена каротиноидов в основных цветах оперения. Это все формы группы бурых снегирей (бурый *P. nipalensis* и белощёкий *P. leucogenis*), половина черношапочных снегирей (азорский *P. murina* и серый *P. cineracea*) и один из подвигов сероголового снегиря *P. (erythaca) owstoni*, который иногда рассматривается как самостоятельный вид*.



Рис. 39. Присутствие максимального и минимального количества каротиноидной окраски у самцов *P. (erythaca) owstoni*. Фото Shen Da.

* Если рассматривать систему видов рода *Pyrrhula* в максимальном дроблении (Ивушкин 2015), то из 11 видов 6 практически не имеют каротиноидов в основной окраске оперения.

Однако у некоторых форм из этого списка каротиноиды всё-таки присутствуют, но в крайне малом количестве. У *P. nipalensis* и *P. murina* – только на наружном третьестепенном маховом пере (ТМ), а у самцов *P. (erythaca) owstoni* – часто лишь на небольшом участке покровных перьев боков живота и около маски (рис. 39).

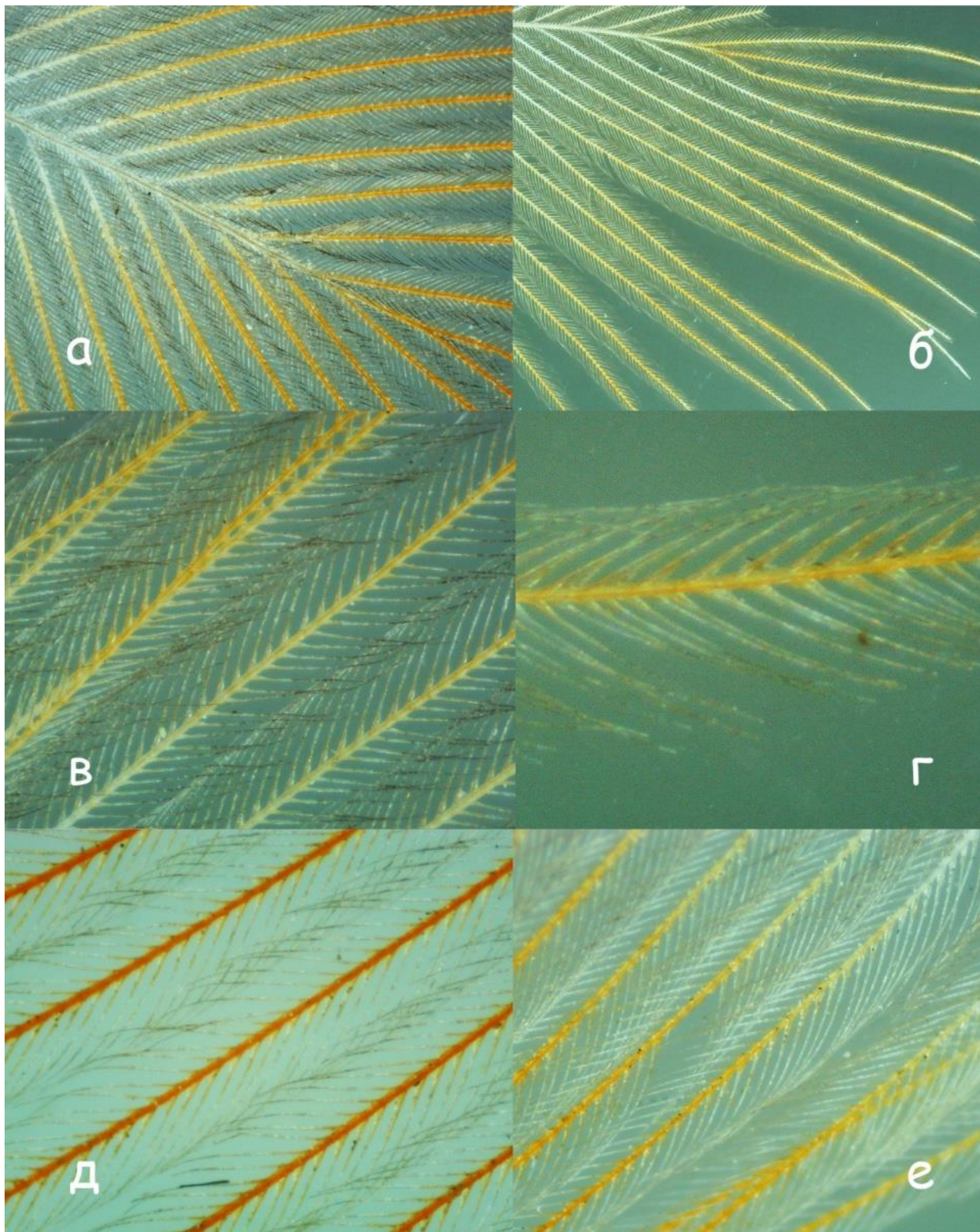


Рис. 40-1. Распределение каротиноидов в структурных элементах перьев снегирей: а-г – *P. erythrocephala*; д, е – *P. erythaca*. Фото автора.



Рис. 40-2. Распределение каротиноидов в структурных элементах перьев снегирей: ж, з – *P. p. pyrrhula*; и, к – *P. p. cassini*; л, м – *P. p. rossikowi*. Фото автора.

У снегирей каротиноиды обычно расходуются организмом экономно, адсорбируясь только в видимой части пера и, по сравнению с меланинами, только в небольших количествах. Во всем роде встречается лишь три вида, у которых липохромная окраска самцов проявляется в большей или меньшей концентрации практически во всём оперении тела.

Это красноголовый *P. erythrocephala*, оранжевый, или желтоспинный *P. aurantiaca* и розовощёкий, или уссурийский *P. griseiventris* снегيري. У остальных видов каротиноиды в основном присутствуют (или ярко выражены) только на определённых участках оперения. Кроме того, если у масковых снегирей эти биохромы присутствуют как в рамусах, так и в большей части каждого радиуса, то у черношапочных снегирей они концентрируются в основном только в рамусах (рис. 40).

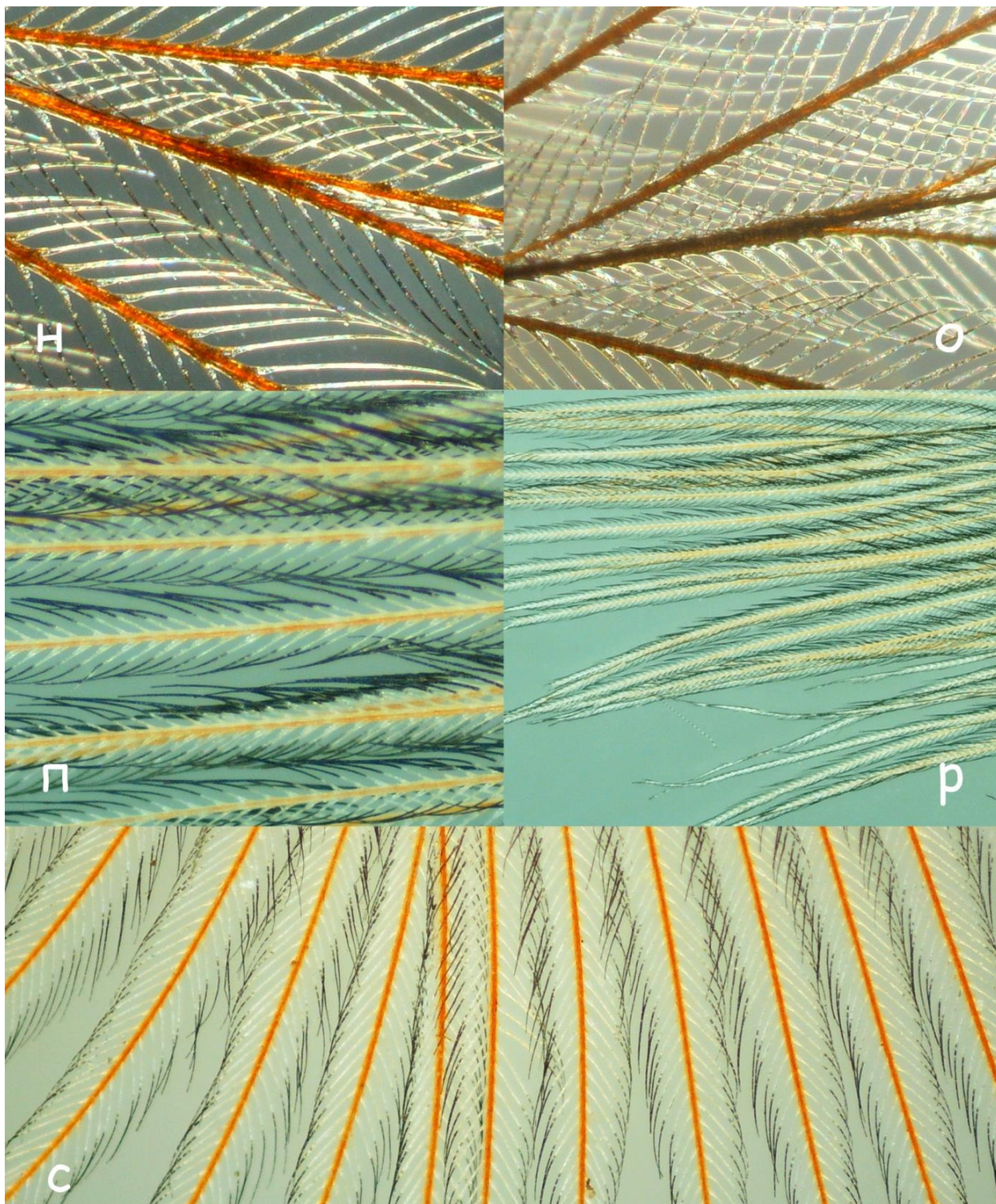


Рис. 40-3. Распределение каротиноидов в структурных элементах перьев снегирей: н, о – *P. p. rossikowi*; п-с – *P. griseiventris*. Фото автора.

В то же время в результате своеобразного атавизма или повышенного присутствия этих биохромов в организме у некоторых особей встречается их более широкое распределение. В таких случаях каротиноиды обнаруживаются там, где их обычно нет. Например, на спине, плечевых перьях, верхних кроющих крыла и больших верхних кроющих второстепенных маховых (БВКВМ) у обыкновенного снегиря. Частота таких отклонений может характеризовать отдельные популяции или формы.

Все варианты проявления липохромной окраски оперения у *Carduelinae*, к которым принадлежат снегири, основаны на присутствии в ней всего 15 ксантофиллов (Stradi *et al.* 1995, 1996, 1997, 2001). Однако пути её формирования разные. Среди представителей этой группы птиц выделяют три уровня образования цветного оперения (Hill, Johnson 2012). Самым простым является отложение в перьях не модифицированных диетических оксикаротиноидов, например, лютеина или зеаксантина, что приводит к серо-желтому оперению.

На втором уровне в окраске оперения используются продукты окисления зеаксантина и лютеина (канареечные ксантофиллы). Третий уровень уже включает пути, посредством которых и только при определённых условиях кетолаза превращает β -криптоксантин в красные кетокаротиноиды (Hill, Johnson 2012).

У черношапочных снегирей существует ещё один, четвёртый способ создания красной каротиноидной окраски оперения, компенсирующий колебания экзо- и эндогенных условий. В отличие от обычных механизмов третьего уровня, перо самцов этой группы видов может приобретать окраску при трансформации самого распространенного из оксикаротиноидов – жёлтого лютеина в красный α -дорадексантин. Во всём семействе этой способностью обладают только черношапочные снегири и некоторые чечевицы, но уже в значительно меньшей степени (Stradi *et al.* 1995, 1996, 1997, 2001).

Возможно, этой же особенностью физиологии обладают самцы бурого снегиря, у которых красная окраска их третьестепенного махового пера сохраняется в неволе. Однако у других представителей рода существует разная степень участия каждого этапа трансформации пигментов в формировании окраски оперения. Самцы масковых снегирей *P. erythaca*, как и большинство родственных вьюрков, теряют природную окраску пера в условиях неволи. Сохраняется только её основная «лютеиновая» составляющая (первый-второй уровни). Причём и итоговый цвет взрослого дефинитивного наряда у этих видов часто формируется только на второй год жизни в результате первой послебрачной линьки, как и у ближайшего родственника снегирей – щура *Pinicola enucleator* (Stradi R. *et al.* 1996; Johnson, Hill 2013). Таким образом, у этих видов для образования красных пигментов требуются определённые условия, которые появляются значительно позже. Тогда как черношапочные сне-

гири благодаря особенностям своей физиологии, способны формировать взрослый наряд уже в юношеском возрасте, как и их неокрашенные родственники*.



Рис. 41. Самка оранжевого снегиря *Pyrrhula aurantiaca*. Фото J.Eaton.

Среди самцов черношапочных снегирей проявляется одинаковая способность трансформировать каротиноиды. Это подтверждается тем, что при содержании этих птиц в неволе изменяется лишь тон их окраски. Сохраняется даже небольшой красный оттенок, изредка встречающийся в оперении самцов серого снегиря.

Представители рода *Pyrrhula* демонстрируют и половые различия в составе липохромов, участвующих в пигментации перьев (Stradi R. *et al.* 1997). Если у самцов проявляется почти весь спектр возможностей для использования имеющихся в организме оксикаротиноидов для окрашивания перьев, то самки, как правило, ограничены в этом. Они используют большую часть этих биохромов в период формирования яиц (Alonso-Álvarez *et al.* 2012) для защиты зародыша от окислительного стресса, демонстрируя в оперении в основном «лютеиновую» (жёлтый цвет) составляющую из всего набора получаемых с пищей пигментов.

* Возможно, существование более бледного юношеского наряда у самцов некоторых видов снегирей и щура связано не с наличием способности трансформировать, а с существованием ограничений в накоплении необходимых для этого веществ. Их они могут получать только из плодов определённого вида растений (Deviche *et al.* 2008), в массе созревающих уже в период юношеской линьки или позже. Сроки смены пера молодых и взрослых птиц могут сильно различаться, как и их условия у ранних и поздних выводков. При этом у этих видов для нормальной трансформации каротиноидов на третьем уровне формирования красной окраски оперения необходима определённая интенсивность обменных процессов, которого молодые птицы, возможно, не достигают вообще или только в поздние сроки линьки (Völker 1957). Поэтому наблюдения о существовании возрастных различий в окраске снегирей могут быть связаны лишь с её изменчивостью у молодых птиц.

Так, у самок бурого снегиря в жёлтый цвет окрашены только небольшие участки третьестепенных маховых, а у красноголового – задняя часть головы и затылок. Преобладающая «лютеиновая» окраска, но с примесью красных каротиноидов (жёлто-оранжевая), свойственна уже самкам оранжевого снегиря (рис. 41).

У самок остальных видов жёлтый цвет вовсе отсутствует, но тогда в коричневой окраске на груди, спереди на шее, щеках и горле может отмечаться присутствие красных пигментов. Это характерно для *pyrrhula*, *murina*, *erythaca* и *griseiventris* (рис. 42, 43).



Рис. 42. Присутствие красных каротиноидов в окраске самок снегирей. Вокруг клюва: а – *P. erythaca* (фото Zhēn Bà); б – *P. murina* (фото R. Heleno); на щеках и горле: в – *P. g. rosacea* (фото Т.-Н. Choi).



Рис. 43. Повышенное присутствие красных каротиноидов в окраске самок *P. p. pyrrhula*. Фото автора.

Иногда у самок обыкновенного снегиря красные каротиноиды присутствуют в оперении наравне с меланинами. У одних этот эффект может быть слабо выражен или вовсе отсутствовать, а у других проявляется в полной мере (рис. 43). Но даже в таком случае красные каротиноиды не вносят существенных изменений в итоговую окраску, однако, могут быть вполне заметными для сородичей.

Скорее всего, это связано с происхождением черношапочных снегирей от общего предка с *P. aurantiaca*. Оперение самок этого вида меньше, чем у других, дифференцировано в распределении цветовых полей: смесь красных и жёлтых каротиноидов присутствует почти во всех перьях, а участие этих биохромов в результирующей окраске оперения настолько велико, что по яркости наряда самки почти не уступают самцам (рис. 41). Из всех они самые яркоокрашенные: липохромная окраска выражена на животе, спине и БВКВМ. Красные тона проявляются даже на серой голове.

Тем не менее, у всех самок черношапочных форм снегирей после линьки в неволе остаётся только меланиновая составляющая итоговой окраски (коричневая), а красные оттенки исчезают. Таким образом, смесь красных каротиноидов, участвующая в пигментации перьев самок, скорее всего, поступает в организм вместе с пищей и абсорбируется без изменений (Stradi *et al.* 2001). Но не исключается и тот момент, что характерный для самцов набор пигментов, возможно, присутствует и в оперении самок, только в значительно более низкой концентрации (Schereschewsky 1929).

4.2.5. Особенности схемо-биохромной окраски снегирей

Практически вся итоговая окраска оперения снегирей зависит от оптических свойств его структуры. Простейший тип формирования видимого нами цвета перьев получается благодаря тому, что отражающийся от объектов свет рассеивается, а части пера дополнительно способствуют этому. Смешивающиеся световые потоки имеют отличные друг от друга волновые диапазоны, так как отражаются от неравномерно окрашенных пигментами микроструктур пера. В основном этот эффект влияет на оттенок или насыщенность основного цвета, зависящего от доминирующего пигмента.

Это происходит примерно так же, как если бы мы смотрели издали на дерево. Обычно цветовая характеристика его кроны зависит от отражённого от неё суммарного света, а не от окраски отдельных листьев. Например, тёмных и светлых зелёных, жёлтых или сухих коричневых, которые тоже присутствуют на дереве, но мы можем рассмотреть эти особенности только вблизи.

Так образуются красные, оранжевые, розовые, жёлтые, коричневые, охристые и буроватые цвета и их оттенки в оперении. Серый и белый

цвета у снегирей ещё в большей степени зависят от рассеивающих свойств перьев, а отличаются они друг от друга в основном только количеством и распределением в перье меланинов (эумеланин).

Оттенки серых перьев снегирей зависят от степени участия феомеланина или каротиноидов: тёплые, коричневатые тона – если они присутствуют, или холодные, серые оттенки, если преобладает эумеланин. Этот биохром обычно концентрируется в радиусах, а кароитноиды и феомеланин – в рамусах. Минимальное участие каротиноидов придаёт серому перу лёгкий розоватый отлив, который хорошо заметен при рассмотрении вблизи, но на расстоянии такое перо может выглядеть коричневатым (рис. 353, среднее перо в ряду).

Все чёрные участки оперения снегирей имеют свойство поглощать световые волны по всему спектру (матовые, рыхлые поверхности). Однако там, где формируются гладкие поверхности на плотных опахалах полётных перьев и есть поверхностные прозрачные слои клеток и кератина, часть световых волн отражается и преломляется, разделяясь на отдельные лучи разных длин волн, образуя радужные цвета. У снегирей отражаются наиболее энергоёмкие фотоны с длиной волны УФ диапазона, синие, фиолетовые и частично красные.

Глянцевые поверхности, имеющие радужный отлив, у всех видов снегирей присутствуют в основном на наружных частях полётных перьев и их кроющих. Величина и степень выраженности такого эффекта варьирует в зависимости от вида. Вместе эти участки перьев составляют три основные поля чёрной глянцевой поверхности в оперении снегирей: на кроющих крыла, второстепенных маховых и рулевых (часто вместе с верхними кроющими хвоста). У белощёкого *P. leucogenis* и черношапочных снегирей дополнительное глянцевое поле формируется чёрными перьями шапочки, а у бурого и оранжевого снегирей сверху на голове могут встречаться лишь отдельные блестящие чёрные перья.

Скрытые поверхности чёрных перьев, маска (уздечка, горло, покровные перья около глаза) и чёрная полоса на пояснице (у некоторых видов) – матовые. Кроме того, матовые поверхности часто присутствуют на частях полётных перьев, скрытых в сложенном состоянии.

Переливающиеся поверхности перьев не так однородны, как это выглядит на первый взгляд. Как правило, наиболее заметны только матовые каёмки, например, на вершинах полётных перьев у бурого снегиря, но также существуют более бледные поперечные полосы по всей глянцевой поверхности. Выраженность такого рисунка может сильно варьировать у разных видов и в зависимости от возраста. У всех снегирей эти поверхности перьев сформированы одними и теми же структурными элементами пера, но с разной степенью их дифференциации. Она зависит не только от общего воздействия внешних и внутренних факторов, но и от динамики их суточных ритмов (подробнее в разделе 5.1.3).

При ближайшем рассмотрении у снегирей отмечаются и другие особенности. Например, депигментированные зоны перьев могут составлять рисунок оперения, при определённых условиях придавая перьям боков живота и груди снегирей некий жемчужный эффект (рис. 44), который, возможно, должен быть наиболее заметен в УФ лучах.



Рис. 44. Жемчужный эффект оперения у снегирей вызван присутствием депигментированных зон в перьях. Слева – самец *P. (erythaca) owstoni* (фото Shen Da), справа – самка *P. g. rosacea* (фото T.-H. Choi).

Однородность окраски или её потемнение достигается отсутствием депигментированных участков или их меланизацией. Это подтверждают опыты по интенсификации обмена веществ у снегирей, вызываемой инъекцией гормонов щитовидной железы (Schereschewsky 1929). В результате такого воздействия у снегирей может формироваться чёрное оперение, как и в случае нарушения обмена веществ при длительном содержании в неволе и ожирении. Характерно, что всё такое оперение имеет выраженный металлический блеск (Schereschewsky 1929). Таким образом, возможно, что отложение меланинов только усиливает существующий эффект, в котором УФ волны определённо участвуют.

5. МЕХАНИЗМЫ ОБРАЗОВАНИЯ ФОРМЫ, РИСУНКА И ОКРАСКИ ОПЕРЕНИЯ СНЕГИРЕЙ

Существует множество гипотез, объясняющих процессы формирования особенной окраски, формы и строения перьев у птиц (Burt 1986; Butcher, Rohwer 1989; Savalli 1995; Lara 2007). Однако каждая из них имеет весьма относительную важность, так как «изучение происхождения узоров и цвета оперения у птиц должно затрагивать много разных областей биологии, поэтому требуемые в этом случае весьма всеобъем-

лющие сравнительные исследования трудно выполнимы и практически отсутствуют» (Savalli 1995). Тем не менее, некоторые из существующих теорий заслуживают рассмотрения при описании возможного влияния адаптационных механизмов на строение и окраску перьев у снегирей.

Одна из точек зрения объясняет возникновение определенных цветов или узоров в перьях внешним проявлением ряда физиологических функций организма птиц, а получающийся при этом рисунок оперения может давать определённые преимущества, закрепляемые отбором. Так, яркая заметная окраска может быть адаптивна в период размножения, а покровительственная – в течение всего года (Butcher, Rohwer 1989). Если рассматривать такой характер рисунка оперения как сигнал, предназначенный получателю для оптимизации (или ухудшения) его восприятия, то объяснение появления определенного цвета или орнамента потребует знания возможностей его сенсорной системы, а также параметров окружающего света и фона (Hailman 1977; Endler 1978, 1990, 1992; Savalli 1995; Cuthill *et al.* 2017). Исходя из этих положений, все гипотезы, рассматривающие происхождение рисунка оперения, можно разделить на пять категорий (Savalli 1995).

Первая категория включает гипотезы, которые касаются только адаптивных преимуществ, основанных на молекулярных свойствах химических веществ, которые создают цвет. Вторая – гипотезы о том, что определённые цвета и узоры способствуют улучшению зрения. Третья объясняет особенности окраски межвидовым взаимодействием, когда цвет или орнамент посылают информацию (или дезинформацию) представителям другого вида. В четвертой категории предположений те, что свидетельствуют о существовании внутривидовых сигналов, в которых окраска или орнамент служат для связи с сородичами.

В этой группе среди всех механизмов, влияющих на характер рисунка, половой отбор часто считается одной из наиболее важных причин формирования яркой окраски и диморфного оперения у птиц (Andersson 1983; Butcher, Rohwer 1989; Savalli 1995). Определение его значения в эволюции вызывало ожесточенные споры многие десятилетия с момента создания этой теории Ч.Дарвином (Hill 2002). Одни признавали, другие полностью отвергали его значимость. Хотя в данной статье не ставится задача рассмотрения всех тонкостей этих дискуссий, хочется сделать одно замечание.

Сторонники теории существования полового отбора утверждают о некоем «осознанном выборе самок», руководствующихся информацией о потенциальных возможностях и здоровье будущих половых партнёров, заложенной в «честном сигнале окраски их оперения» (Hill 1991; Weaver *et al.* 2018). Да, предпочтения у самок существуют (Hill 1991), но наиболее вероятно, что они могут являться проявлением совершенно иных механизмов. Например, сложные формы и окраска оперения самцов

часто формируются за счёт того же полового отбора. Однако без активного выбора, а за счёт пассивного влечения самок к наиболее заметным и привлекательным самцам (Parker 1983; Savalli 1995).

В некоторых гипотезах предполагается, что виды черт, которым способствует половой отбор, могут зависеть от сенсорных возможностей выбирающих особей. Следовательно, внешний вид самцов с предпочтительными чертами будет зависеть от «настройки» системы органов чувств самок. В таком случае окружающая среда влияет на эволюцию систем восприятия, что, в свою очередь, определяет предпочтения в окраске (Endler 1992, 1993; Endler, McLellan 1988; Savalli 1995). Например, чувствительность к красному цвету (из-за необходимости определять местонахождение красных источников пищи, таких как ягоды или цветы), делает красный цвет более заметным сигналом, и он будет эффективнее, чем другие цвета (Savalli 1995).

Теория сенсорной эксплуатации подразумевает то, что предпочтения в выборе партнёра являются просто побочным продуктом особенностей системы восприятия внешнего мира, а функция сексуальных украшений заключается в её эксплуатации. Таким образом, сенсорная система будет искажать или управлять развитием одних видов сигналов по сравнению с другими (Savalli 1995).

По этой гипотезе должно быть соответствие: между особенностями мужского признака и чувствительностью женской сенсорной системы; между экологическими факторами, такими как вид съедаемой пищи, и характеристиками мужского признака; и, возможно, наиболее интригующее, что отличает эту гипотезу от традиционных взглядов на эволюцию женского выбора (Kirkpatrick, Ryan 1991), это то, что иногда должны существовать особые предпочтения для признаков ещё несуществующего самца из-за чувствительности к ним самки (Ryan *et al.* 1990; Ryan, Keddy-Hector 1992; Endler 1992; Savalli 1995). Именно это последнее утверждение подтверждается также исследованиями сенсорной системы, экологии и поведения большинства видов семейства вьюрковых (разделы 3.1.2; 3.2), вероятнее всего, и свойственно снегирям.

Нельзя не отметить, что яркая расцветка традиционно считалась изолирующим механизмом, предотвращающим межвидовую гибридизацию. Однако её возникновение, скорее всего, может являться побочным продуктом изоляции популяций, формирующимся во время аллопатрии (Savalli 1995), в том числе и у снегирей.

И наконец, пятая группа гипотез поддерживает идею о вообще не функциональном происхождении цвета оперения. В соответствии с постулатами этой теории, признак может проявиться посредством благоприятствующих ему процессов, отличных от отбора (Savalli 1995). В противоположность распространённому мнению, эта теория может оказаться самой важной в понимании процессов возникновения окраски опере-

ния, особенно в случае снегирей. Её смысл заключается в том, что генетические корреляции, связанные с плейотропным действием или сцеплением генов, могут привести к развитию одного признака из-за избирательности по другому коррелированному признаку (Savalli 1995). Отбор «может отдавать предпочтение» какому-либо биохрому (или схематическому) ради одной (или нескольких) его неоптических функций, которые удовлетворяют только физиологические или структурные потребности организма. Таким образом, сам по себе цвет изначально может отбираться косвенно и быть не адаптивным (Burt 1986).

Чтобы разобраться во всех тонкостях эволюции окраски и формообразования оперения птиц, подробнее рассмотрим некоторые гипотезы и факты, которые наиболее вероятно могут иметь значение в этих процессах у снегирей, а также свойства, физиологические функции, действия и ассоциации, связанные с присутствием основных биохромов в их организмах. Ранее было рекомендовано разделять биологические эффекты каротиноидов на функции, действия и ассоциации (Britton *et al.* 2008). «Функции» были определены как эффекты или свойства, которые необходимы для нормальной работы организма. Биологические реакции, следующие за введением каротиноидов в рацион, рассматриваются как «действия». Но когда эффект виден, а причинно-следственная связь с каротиноидом не была продемонстрирована, это называется «ассоциацией» (Britton 2008). Всё это свойственно и другим биохромам, за исключением биологической реакции, называемой «действием», так как они производятся эндогенно, а не поступают в организм с пищей.

5.1. Отражение действия факторов внешней среды в формообразовании перьев снегирей

Происхождение структуры, формы и особой длины перьев зависит от их функционального назначения и определяется воздействующими на этот процесс условиями среды обитания птиц.

5.1.1. Аэродинамика

Длина и форма полётных перьев определяются аэродинамической эффективностью, тесно связанной со средой обитания и стилем полёта (Kerlinger 1989; Savalli 1995). Особенности экологии вида напрямую влияют на эти параметры (Цвельх 1983; Leisler, Winkler 1985; Венгеров 2001; Schmitz *et al.* 2015), поэтому они могут различаться у близкородственных видов, подвидов и даже популяций.

Представители рода *Pyrrhula* относительно однообразны в пропорциях и форме крыла, демонстрируя общую тенденцию не совершать длительные перелёты, тогда как длина хвоста и его форма сильно варьируют (рис. 45-47) (Бианки 1907; Ивушкин 2000, 2015; Töpfer 2008). Исследования полётных свойств рулевых перьев различной формы пока-

зывают, что раздвоенные хвосты наиболее выгодны аэродинамически (Savalli 1995). Именно такую форму хвостового оперения имеют снегири Юго-Восточной Азии. Она позволяет с наименьшими затратами совершать суточные вертикальные передвижения в высоких горах. При этом, чем птица подвижнее и чаще маневрирует среди ветвей, тем хвост длиннее, а вырез глубже.



Рис. 45. Форма хвоста бурого снегиря *Pyrrhula nipalensis*. Фото P.W.Chang, X.Хуэйи и A. van Mingeroot.



Рис. 46. Форма хвоста сероголового снегиря *Pyrrhula erythaca*. Фото автора.

Лишь у единственного вида из бурых и масковых снегирей (*P. aurantiaca*) все рулевые перья имеют почти одинаковую длину (Бианки 1907),

как у черношапочных снегирей. Это объясняется тем, что эти снегيري более оседлы, предпочитают кормиться на открытых пространствах, поэтому вынуждены часто и быстро взлетать вверх. Именно такая форма хвоста создает значительно большую подъёмную силу, что позволяет тратить меньше энергии при взлёте.



Рис. 47. Форма хвоста красноголового снегиря *Pyrrhula erythrocephala* (а) и серого снегиря *P. cineracea* (б, в). Фото автора.

Все черношапочные снегيري имеют похожую форму рулевых перьев (Ивушкин 2000, 2015; Törfer 2008), изменяется только их длина, которая зависит от тех же или подобных экологических особенностей. Жизнь на открытых пространствах её снижает, а требование большей маневренности в лесу – увеличивает.

Однообразие формы хвоста у этой группы снегирей, скорее всего, стало возможным только благодаря тому, что именно такая форма хвоста уже была у предковой формы этой группы видов (*P. aurantiaca*), а действие естественного отбора было ограничено меньшей продолжительностью или было значительно слабее. Об этом может свидетельствовать и тот факт, что в отличие от «южных» снегирей, которые располагают только суточным поступлением энергоресурсов с пищей*, черношапочные «не привыкли» экономить энергию, особенно на полёт, а «научились» запасать её, формируя значительные резервы подкожного жира. Они позволяют птицам переносить более суровые условия, независимо от незначительных потерь в аэродинамической эффективности.

* Это утверждение требует дополнительных исследований, так как основано на небольшой выборке масковых снегирей, осмотренных на предмет присутствия запасов жира. Тем не менее, на данный момент можно с уверенностью утверждать, что даже при длительном содержании в неволе и малой подвижности у сероголовых снегирей полностью отсутствуют жировые запасы, тогда как у всех черношапочных они ярко выражены.

5.1.2. Терморегуляция

Качество теплоизоляционных свойств наружного покрова снегирей зависит от структурных характеристик элементов пера, определяемых конкретными условиями обитания вида.

Пластинчатые зоны контурного пера формируют внешнюю поверхность наружного покрова тела птицы. За счёт плотности соединения элементов самой пластинки, её площади, а также степени сцепления перьев друг с другом, образующийся наружный покров в той или иной степени ограничивает теплообмен организма с внешней средой и защищает от намокания. Пространство между кожей и наружной поверхностью птицы заполняется пуховыми элементами пера, между которыми находится воздух, обладающий низкой теплопроводностью. Это существенно дополняет термоизоляционные свойства материала, из которого состоят перья.

Среди снегирей прослеживается изменчивость устройства их внешнего покрова. Связанные с этим особенности компенсации динамических воздействий среды заключаются не только в различиях строения пуховой зоны пера (раздел 4.1), её размерах и устойчивости к механическим воздействиям, но и в особом поведении этих птиц.

Снегири живут в разных климатических условиях и имеют различные приспособления к обитанию в них. Одна из таких адаптаций – это стремление снегирей к жизни в горной местности, там, где высота склонов позволяет выбирать места обитания по подходящему микроклимату или быстро менять климатические зоны: спускаться ниже, менять экспозицию склона, избегая суровых условий, или двигаться за вертикальной «волной» постепенного цветения и созревания кормовых растений. Однако любые перелёты – это опасность попасться хищнику или потратить больше энергии, чем оставаясь там, где корма всегда достаточно. В результате одни виды, обладая большей мобильностью, меньше тратят питательных веществ на создание тёплого оперения. Другие – меньше передвигаются, но формируют более тёплую «шубу».

Так, бурый снегирь в Гималаях за минуту может пересечь пространство до 1.5 км, чтобы спуститься оттуда, где выпадает снег, туда, где круглый год растут бананы. Точно таким же образом эти снегири могут компенсировать суточные перепады температуры, по возможности ночуя там, где теплее. При этом такие перелёты совершаются в любое время года, несколько раз за день, если так проще найти корм, согреться или спастись от жары.

Использование особенностей растительного покрова для выбора более комфортных условий также свойственно снегирям. Многие из них предпочитают в жару кормиться в пологе леса или на затенённых склонах, но даже те виды, которые находят корм на открытых пространствах, летом встречаются только там, где лужайки располагаются по со-

седству с лесами или плотными кустарниками, создающими тень. Скорее всего, именно это в большей степени определяет выбор места для гнездования у таких видов. Однако наличие кормов под пологом леса, размножение в более прохладное по срокам время года и ряд других местных особенностей могут нивелировать действие этих ограничений.

На более глобальные сезонные изменения организм должен реагировать сильнее. Строение перьев подразумевает определенный срок их «годности» и степень изнашиваемости. Большинство структурных элементов пера устроено так, чтобы прослужить только необходимый период года, как правило, самый холодный. Пуховые радиусы перьев снегирей в своём основании имеют слабое место (между ламеллярной частью и пеннумом), где они легко ломаются. Ближе к тёплому времени года, когда птица больше двигается, чаще купается и чистится, большинство радиусов, необходимых для выживания зимой, теряются. Изнашиваются и более крупные элементы пера. По данным И.А.Шилова (Ильичёв и др. 1982), сезонное изменение качества оперения выражается в динамике его массы: у обыкновенного снегиря вес зимнего оперения на 35-57% больше летнего. В зависимости от этого меняется и его теплопроводность: зимой на 25-30% меньше, чем летом.

Отмечается ряд закономерностей и в изменчивости качества пуховой зоны перьев у разных географических рас, форм, подвигов и видов снегирей. В более холодных условиях для увеличения термоизоляционных свойств покровного оперения возрастает количество перьев (появляются дополнительные пуховые), их длина, площадь, занимаемая пуховой зоной, а также плотность пуховых и пластинчатых структур. Все эти изменения выражаются в измеряемых параметрах и, возможно, могут служить дополнительными признаками различия форм (рис. 48).

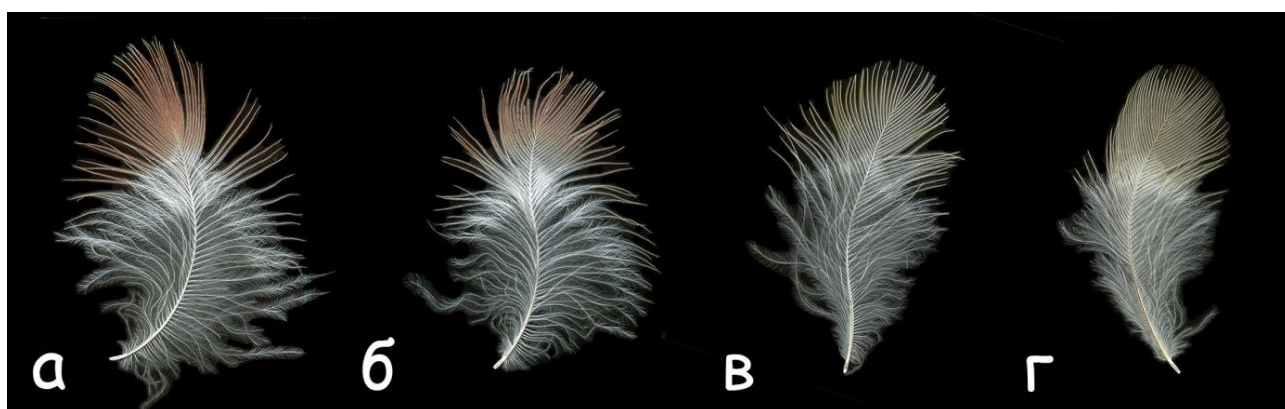


Рис. 48. Перья вентрального тракта самцов снегирей:
а – *P. p. cassini*; б – *P. g. rosacea*; в – *P. erythrocephala*; г – *P. nipalensis*. Фото автора.

5.1.3. Прикладная птилохронология

Перья могут многое рассказать о птице. Их форма, строение и окраска помогают определить пол, возраст и видовую принадлежность. Хи-

мический анализ содержащихся в перьях веществ позволяет оценить качество среды обитания, уровень её загрязнения (Лебедева 1999) и даже степень перенесённого птицей стресса (Strong *et al.* 2015). Но мало кто знает, что перья содержат запись истории их формирования, «графически» отражая этапы роста, которые непосредственно зависят от внешних факторов (Grubb 2006).

Уже довольно давно известно, что некоторые перья могут быть подвержены различным дефектам. Одно из таких «нарушений» было подробно описано ещё в начале XX века (Riddle 1907). На исследованном пере отмечались чётко очерченные параллельные полосы, располагающиеся перпендикулярно стержню (рис. 49). Они были наиболее выражены на полётных перьях. Каждая полоса состояла из одной более тёмной и одной светлой смежных линий. Их различие было связано лишь с разницей в оптических свойствах этих полос.



Рис. 49. Суточные полосы на полётном пере снегирей:
а – *P. erythrocephala* (фото автора); б – *P. (erythaca) onstoni* (фото D.Irving).

Одно из первоначальных предположений, объясняющих этот эффект, заключалось в том, что у птиц существуют циркадные циклы метаболизма: днём его скорость выше, чем ночью (Riddle 1907; Grubb 2006). Такое изменение уровня обмена веществ вызывает незначительные колебания тургорного давления крови внутри кератиновой оболочки, окружающей растущее перо. Более низкое ночное давление будет оказывать меньшее воздействие на фолликул, в результате чего диаметр полости пульпы будет немного уменьшаться. А так как опахало пера растёт в полости пульпы сложенным, суточная динамика её диаметра приведет к изменению его ориентации относительно стержня, что может отражаться в формируемых на нём полосах (Grubb 2006).

Однако, на мой взгляд, наиболее вероятным объяснением появления полос роста является то, что изменение скорости метаболизма может влиять на степень дифференциации и плотность размещения элементов пера, определяющих его оптические свойства. Ранее было описано, что в результате структурных различий на однотонных перьях образуется либо матовая, либо глянцевая поверхность (раздел 2.3.2). Каким будет рисунок пера, прямо зависит от условий питания птицы и уровня её метаболизма (разделы 2.2.2; 5.5.5). При этом в условиях ночного снижения поступления питательных веществ в растущее перо (согласно предыдущему утверждению, вызванного снижением кровяного давления), образуется область опахала, в которой «нет или очень мало идеальных бородачек (радиусов)» (Riddle 1907). То есть имеет место изменение степени дифференциации структурных элементов пера, а не их типа. Хотя изначально полосы с таким строением второстепенных элементов относились к «дефектам пера» (Riddle 1907), выяснилось, что это довольно широко распространённое явление, которое при определённых условиях наблюдается почти у всех птиц.

В 1938 году было доказано, что едва заметные на свежем пере поперечные полосы, присутствующие независимо от окраски, отражают его рост в течение суток (Michener, Michener 1938). Это заключение было сделано при изучении линьки домовый чечевицы *Carpodacus mexicanus frontalis* посредством ежедневных замеров растущих хвостовых перьев. Данные измерений полностью совпали с шириной полос роста, сформированных на выросшем пере. Позднее то же самое нашло ещё одно подтверждение в исследованиях с использованием радиоактивного маркирования (Brodin 1993).

Кроме суточной динамики факторов, определяющих скорость роста, на пере «регистрируется» их более долгосрочное воздействие, отражающееся в значениях ширины полос роста. Получается, что на пере формируется подобие годовых колец, обнаруживаемых на спилах деревьев, рассказывающих историю изменения интенсивности их роста. Понимание этого предоставило исследователям инструмент для изучения влияния внешних факторов на состояние питания птиц в естественных условиях путём определения изменчивости ширины полос роста. В результате сформировалось новое направление в орнитологии – птилохронология (Grubb 1989; Grubb 1995; Grubb 2006).

Это стало возможным, когда узнали, что рост перьев и их замена замедляются или приостанавливаются, когда этот процесс конкурирует с более важными физиологическими функциями организма за потребление ограниченных ресурсов. При этом отмечается изменение не только ширины полос, но иногда и длины самих перьев (Grubb 2006). Другими словами, рост пера ограничивается интенсивностью поступления питательных веществ в перьевой фолликул и процессами, происходящими в

нём самом, что непосредственно зависит от условий питания птицы.

Однако при интерпретации получаемых таким образом данных необходимо учитывать, что существуют перечисленные ниже особенности и закономерности, контролирующие рост перьев, независимо от состояния питания птицы. Скорость роста перьев может изменяться в зависимости от возраста, пола или времени года. Продолжительность дня и связанные с этим гормональные изменения могут также влиять на рост перьев. Период роста перьев может контролироваться гормонально, в то время как скорость роста зависит только от условий питания. Краткосрочные сокращения рациона могут спутать все результаты исследования. Индуцированное перо становится заметным над кожей как минимум через 10 дней после того, как исходное перо было удалено. Ежедневный рост такого пера происходит значительно медленнее на холоде, чем во время естественной линьки (Grubb 2006).

Кроме того, вместо обычной медленной регенерации перьев, как у всех вьюрковых, существует другой вариант сохранения максимального количества энергии во время сильного пищевого стресса. Самый яркий пример этого – полная неспособность регенерировать перья (например, у камышевок *Acrocephalidae*). С другой стороны, у некоторых птиц в течение суток вместо одной пары полос роста образуются две. Это происходит в результате наличия у них бимодального физиологического цикла (Grubb 2006).

Тем не менее, несмотря на все сложности, большинством исследований была доказана связь состояния питания, выраженная в изменении роста пера, с традиционными показателями относительной приспособленности птицы (Grubb 2006). При этом одни из них положительно связывают скорость роста перьев с выживанием и репродуктивным успехом (Takaki *et al.* 2001), другие – с площадью территории, размером тела и частотой кормления птенцов (Keyser, Hill 2000).

Методы птилохронологии позволяют выявить реакции птиц на различные изменения в окружающей среде, даже такие, как химическое загрязнение, фрагментация среды обитания и т.д. (Grubb 2006). Они не ограничиваются периодом линьки птиц, а могут применяться путём инициирования роста нового пера. Это возможно, если у вида существует ярко выраженный механизм замены утраченных (в нашем случае, удалённых) перьев, а получить индуцированное перо можно, удаляя старое в любое время года. Поскольку регенерированное перо сохраняется до следующей линьки, оно несёт многодневную «распечатку» состояния питания птицы, которую можно собрать, поймав птицу в следующий раз. Это возможно перед новой линькой или несколько раз в году при условии, что всё это время птица будет доступной для поимки. Таким способом можно регистрировать изменение показателей, которое происходит во время роста пера (Grubb 2006).

На ранних этапах развития птилохронологии для стандартизации параметров, основанных на различиях в размерах птиц, использовалось соотношение скорости роста индуцированного и исходного перьев, или даже скорость роста исходного пера в качестве ковариации при анализе роста индуцированного (Grubb 2006). Такой подход продемонстрировал свою несостоятельность, поэтому лучше использовать длину цевки, или любую другую меру, описывающую размеры тела как ковариату в многомерных моделях (Grubb 2006). Таким образом, методы птилохронологии зарекомендовали себя как простые и эффективные. Важно отметить, что применение дорогостоящих методик измерения ширины полос роста (Shawkey *et al.* 2003a) не отличается большей точностью, чем оригинальная система, которая требует использования только «линейки и булавки» (Grubb 2006).

Как и многие другие вьюрки, снегири демонстрируют наличие полос роста на перьях. Их особенность заключается в том, что среди представителей рода выраженность такого рисунка сильно варьирует. Известно, что перья у снегирей растут с одинаковой скоростью и днём, и ночью (Newton 1968). Теперь это легко можно проверить у большинства видов простым измерением ширины полос роста. Однако выраженность различий в оптических свойствах дневной и ночной поверхностей пера довольно изменчива. Если у черношапочных и бурых снегирей полосы роста едва заметны, а часто практически неразличимы, то у масковых они настолько хорошо видны, что их можно рассмотреть даже на большом расстоянии (рис. 45-47, 49). Эта уникальная особенность наиболее ярко проявляется у красноголовых и сероголовых снегирей.

Довольно часто обнаружение явного наличия полос на однотонном пере – это признак молодых птиц, сохранивших в своем наряде перья ювенильного наряда (Carbonell, Tellería 1999). Причины такой разницы должны заключаться в степени приспособленности птиц к компенсации влияния ночных задержек в питании.

На ранних стадиях развития, при активном росте, экономить энергию практически невозможно. Особенно когда продолжительность дня, а соответственно, и время кормления птенцов родителями, лимитирует их выживаемость. Поэтому время вынужденного голодания и колебания температуры воздуха будут оказывать наибольшее влияние на формирование перьев у птенцов. Возможно, поэтому пара снегирей может вырастить птенцов больше там, где день длиннее. Конечно, доступность кормовых ресурсов и индивидуальная мобильность птиц тоже влияют на успех размножения, но величина кладки больше демонстрируют потенциальные возможности. Так, у обыкновенных снегирей на севере ареала величина кладки больше, чем на юге, и в два раза превышает величину кладки у масковых снегирей (Styan 1899; Chenxi, Yuehua 2008; Ивушкин 2015).

Если наличие полос роста у птенцов хорошо объяснимо, то с взрослыми птицами всё несколько сложнее. Большинство черношапочных снегирей могут компенсировать отсутствие поступления питательных веществ ночью, запасая энергию в жировых депо. Особенно это эффективно, когда линька происходит в период активного накопления липидов перед холодной зимой. Группа бурых и азорские снегири линяют в более мягких и почти стабильных условиях, где суточные колебания температур не оказывают серьезного влияния на уровень их ночного метаболизма. О жировых запасах этих снегирей практически ничего не известно, что уже нельзя сказать о масковых снегирях.

Красноголовый и сероголовый снегири обитают в высокогорье, где суточные перепады температур очень велики в течение почти всего года. Эти птицы более оседлы, меньше перемещаются и линяют довольно высоко в горах, часто при дополнительной нагрузке по выкармливанию птенцов. Наблюдения показали, что масковые снегири практически лишены жировых запасов (раздел 5.1.2) и имеют наименьшие размеры (Ивушкин 2015). Возможно, поэтому именно эти виды рода демонстрируют наиболее яркое проявление полос роста в окраске оперения. Однако, эти исследования находятся только на начальных этапах, поэтому ещё очень далеко до доказательства подобных утверждений.

Несмотря на явную экологическую направленность, методы птилохронологии также можно применять для установления сроков прохождения линьки у снегирей. Если с этими процессами у обыкновенного снегиря всё понятно довольно давно (Newton 1966), то исследований по другим видам практически не проводилось. Полосы роста позволяют определить время, за которое перо сформировалось. В сочетании с отдельными данными по стадиям линьки, доступными, например, только по фотографиям, и имеющимися результатами исследований по обыкновенному снегирю, эти промеры могут установить картину происходящего, даже если в полевых условиях это крайне трудно сделать.

5.2. Фотофизические свойства цвета и рисунка оперения

Результаты многих исследований свидетельствуют о том, что цвет обеспечивает физиологические выгоды для его носителей, включая улучшение зрения, обеспечение оптимального теплового или водного баланса. В то же время умение пользоваться взаимодействием особенностей окраски оперения с условиями освещённости среды и её цветовым разнообразием также даёт птице определенные преимущества, характеризующие её приспособленность к динамике этих факторов.

5.2.1. Цвет в терморегуляции

Окраска птицы очень важна для терморегуляции (Норре 1979). Тёмные цвета поглощают больше лучистой энергии, чем светлые (Tyndall

1897; Burt 1986; Hamilton, Heppner 1967; Lustick 1969; Lustick *et al.* 1979; Ellis 1980), и можно ожидать, что они будут встречаться чаще в более холодном климате.

Так обстоит дело с обнажёнными участками тела, в которых нет изоляции, а поглощённое излучение передаётся непосредственно телу в виде тепла (Lustick *et al.* 1979; Hill *et al.* 1980; Burt 1986). У покоящейся птицы 10-56% потери тепла происходит через ноги (Deighton, Hutchinson 1940; Veghte, Herreid 1965; Baudinette *et al.* 1976; Chappell 1980) и 5-10% – от нижней челюсти (Deighton, Hutchinson 1940; Veghte, Herreid 1965; Hill *et al.* 1980). Следовательно, эти непокрытые поверхности составляют значительную часть общих тепловых потерь птицы.

Обнаружено, что переохлаждение через клюв предотвращается, если птица прячет его в перья, например, во время сна. В остальных случаях вероятность воздействия солнечного света на клюв существенно коррелирует с его цветом. Виды со светлым подклювьем реже бывают на солнце. Очень тёмное надклювье часто встречается в северных широтах, и этот признак более зависим от температурного диапазона, чем окраска ног, что свидетельствует о максимальном увеличении притока энергии через клюв (Burt 1986). Однако доля тепла, теряемая при этом, не так высока, чтобы полностью соответствовать указанным закономерностям. Поэтому цвет клюва может развиваться, соответствуя давлению отбора, не связанному с потоком тепловой энергии.



Рис. 50. Окраска клюва снегирей: а – *P. nipalensis* (фото A. Van Mingerroet); б – *P. erythrocephala* (фото автора), в – *P. p. pyrrhula* (фото автора).

Тем не менее, окраска клюва у снегирей во многом соответствует этим положениям. У большинства видов умеренной зоны клюв имеет чёрную окраску и только у «южных» форм (бурые снегирь), обитающих в основном в пологом лесу, его цвет может меняться сезонно, оставаясь в основном светлым (рис. 50).

Что касается цвета нижних конечностей, то по данным измерений в спокойный солнечный день, тёмные ноги имеют расчётную температуру равновесия почти на 2° больше, чем светлые (Burt 1986). Таким образом, птицы с темной окраской могут переносить более низкие темпера-

туры воздуха и почвы, прежде чем поведенческие или физиологические изменения станут необходимыми. Светлые цвета ног могут стать существенным теплоотводом для перегреваемых видов, что может быть вызвано проживанием в жарком климате или средой обитания, подверженной воздействию прямых солнечных лучей, где не хватает тени, или когда образ жизни связан с постоянными полётами (Burt 1986).

Всё это характерно и для снегирей. Более тёмная (чёрная) окраска ног наиболее распространена у северных популяций, тогда как южнее их ноги значительно светлее. Это свойственно в первую очередь обыкновенному снегирю, но также соответствует широтному распределению окраски ног внутри рода. Кроме того, существует вероятность, что цвет этих частей тела имеет сезонный и возрастной характер*. Об этом свидетельствуют такие факты, что у летних гнездящихся особей нижние конечности в основном светлее, чем у тех, что зимуют в данной местности (юг Сибири). У молодых птиц ноги темнее, чем у тех, которые ещё не сменили юношеское оперение, но светлее, чем у взрослых, в течение всего первого года жизни. Довольно давно известно, что при комнатном содержании снегирей изначально чёрные ноги довольно быстро светлеют и становятся коричневыми. Несмотря на это, иногда особи с чёрными ногами встречаются и в гнездовое время, но как это соотносится с возрастом и местом обитания — ещё предстоит изучить.

С фотофизическими свойствами цвета оперения дело обстоит значительно сложнее. Считается, что он менее важен для энергетического баланса, так как птицы могут регулировать тепловыделение, ориентируясь на солнце, выбирая подходящий микроклимат или изменяя положение перьев (Walsberg *et al.* 1978; Walsberg 1982, 1983; Burt 1986). Тем не менее, определённые эффекты существуют.

Рассчитано, что тёмные перья могут не только предотвращать потери тепла, но и уменьшать количество энергии, проникающей в кожу и поглощаемой ею (Burt 1986). Это зависит от степени теплопроводных свойств, угла расположения пера и скорости ветра (Burt 1986). Тёмное оперение предотвращает проникновение солнечного излучения к коже, удерживая его у поверхности, где оно может быть потеряно из-за конвекции, или повторного излучения. В то время как светлые цвета оперения позволяют большей части лучистой энергии достигать кожи, где она поглощается и нагревает животное (Walsberg *et al.* 1978; Savalli 1995).

Ещё сложнее терморегуляция обеспечивается пером с двойной расцветкой. У всех снегирей пуховая часть покровного пера окрашена в тёмные, часто чёрные тона независимо от цвета его наружной, пластинчатой части. В результате только пуховый слой имеет теплоизолирующую окраску и располагается так, чтобы предотвращать потери тепла от

* Схожие особенности были отмечены у лесных певунов *Parulidae* (Burt 1986).

тела или нагреваться на солнце, если перо поднято. Прижатое оперение за счёт светлых и блестящих наружных частей перьев может в значительной степени отражать солнечный свет и увеличивать эффективность отведения тепла воздушными потоками. Таким образом, птицы имеют возможность регулировать уровень конвекции у наружной поверхности пухового слоя. Это позволяет сохранять тепло зимой и предотвращать перегрев летом.

Красная окраска оперения свойственна обитателям высокогорий (Burt 1986). Она также может быть адаптивной. У планктонных ракообразных *Copepoda* красная кутикула служит для повышения температуры их тела в озёрах умеренной зоны. Каротиноиды поглощают солнечную радиацию и рассеивают полученную энергию в виде тепла, активируя метаболизм этих организмов (Vershinin 1999). Похожим образом окраска, настроенная на инфракрасное излучение, может действовать и у птиц, поглощая или отражая тепло в зависимости от её спектрального диапазона. При этом отражение тепла может происходить именно от внутренней поверхности перьев, предотвращая его потери. Возможно, именно поэтому каротиноидная окраска у снегирей появилась только тогда, когда они стали обитать высоко в горах.

5.2.2. Цвет в улучшении зрения

Характер кормления и выбор мест обитания определяют, как должны быть окрашены верхняя челюсть, уздечка и области вокруг глаза. Эти поверхности могут снижать эффективность зрения птицы, создавая блики и отражая свет в глаза (Ficken *et al.* 1971; Burt 1986).

Видимая яркость отражённого света определяет его влияние на зрение. Она зависит от спектрального положения частотного диапазона потока света от объекта и спектральной чувствительности приёмника. Фотометрические значения относительной яркости для перьев очень разные: чёрные (0.51); синие (0.65); коричневые (0.65); серые (0.67); жёлто-зелёные (0.69); каштановые (0.73); оранжевые (0.84); жёлтые (0.91); белые (0.93) (Burt 1986). Они показывают, какой цвет необходим для минимизации отражательной способности поверхности, мешающей зрению.

Тёмные клювы, маска, уздечка или полосы на глазах могут уменьшить блики у видов, добывающих пищу при ярком солнечном свете в открытой местности. Это предположение соотносится с наличием чёрной маски практически у всех видов снегирей, а её выраженность снижается только у тех видов, которые уже на протяжении многих поколений кормятся в основном под пологом леса.

Также подходящим для снегирей прогнозом является и то, что у видов, обитающих в ярко освещённой открытой среде, радужная оболочка должна быть тёмной, а у тех, что живут при низкой освещённости — бледной. Но применение этого правила может быть ограничено, если

радужина имеет непрозрачный слой под внешним пигментом. Тогда её цвет не повлияет на зрение (Burt 1986).

5.2.3. Цвет в защитных функциях окраски: тактическое использование рисунка оперения как зрительного сигнала

Адаптивно сформировавшийся рисунок оперения может подвергаться отбору хищниками в зависимости от того, как он соотносится с условиями внешней среды. С другой стороны, на его расцветку могут повлиять предпочтения полового партнёра. В итоге даже эти факторы могут не иметь решающего значения, если жертва более маневренна или сообразительна, а образ жизни не позволяет оценивать окраску во время брачных церемоний, происходящих, например, в ночное время. Тем не менее, степень влияния того или иного фактора очень сильно колеблется у разных систематических или экологических групп птиц и даже у отдельных видов внутри рода.

Снегири исторически имели мономорфную окраску поэтому, как и у большинства таких видов, их самцы и самки в большей мере разделяют родительские обязанности, чем это встречается среди диморфных видов. Наиболее распространёнными закономерностями для птиц с половым диморфизмом является то, что самцы, как правило, ярче самок. Их оперение заметнее в сезон размножения, чем у не гнездящихся особей. Взрослые птицы ярче, чем молодые (Andersson 1983; Butcher, Rohwer 1989; Savalli 1995). Всё это требует от самцов более значительных энергетических затрат: на сезонное формирование яркого оперения, на привлечение самок и, как правило, на защиту гнездовой территории. Поэтому самцы «компенсируют» эти потери сокращением своего участия в заботе о потомстве.

Большинство самцов воробьиных птиц кормят своих птенцов. Однако самцы мономорфных видов со значительно большей вероятностью помогают насиживать яйца, чем самцы диморфных. Эти данные показывают, что на присутствие в гнезде сильно влияет наличие покровительственной окраски (Savalli 1995).

Однако и эти правила имеют свои исключения, когда достигается определённый компромисс между криптической и яркой окрасками. У многих птиц, в том числе и у большинства видов снегирей, характерные цветные пятна располагаются только на лицевой части головы, горле или груди, тогда как остальное оперение в основном имеет покровительственную окраску. Это позволяет эффективно передавать видоспецифичные сигналы и в тоже время быть незаметными для хищников (Savalli 1995).

Кроме того, птицы могут использовать цветовые особенности своего оперения в зависимости от ситуации. Тактическая конструкция сигнала – это такая особенность окраски, которая позволяет легко увидеть со-

общение в одних условиях и, наоборот, увеличивают трудность обнаружения птицы в других. Такие особенности проявляются только с учётом условий окружающего фона, его окраски и характера освещения (Hailman 1977; Endler 1978, 1984, 1990; Savalli 1995). Различия в освещённости разных мест обитания могут быть важным фактором в эволюции цветных оптических сигналов (Burt 1986). Например, если в лесах она низкая, а насыщенность цвета повышена, то на таком фоне выделяются белые или жёлтые оптические сигналы.

Некоторые цветовые узоры или пятна могут иметь значение только в определённых условиях. В одном случае красочность может служить сигналом на расстоянии, в другом – цветные пятна, довольно заметные вблизи, плохо видны на удалении (Hailman 1977; Endler 1978; Butcher, Rohwer 1989). Белое пятно на поясице у снегирей может выделяться в сумраке леса, способствуя лучшей координации членов стаи (пары) при передвижении среди веток и листвы. С другой стороны, на фоне снега и при быстром взлёте контрастирующие пятна оперения могут нарушать целостность передвигающегося объекта, сбивать с толку или отвлекать потенциального хищника, давая время жертве скрыться от него в кустах. Эта гипотеза особенно применима к тем пятнам, которые могут быть видны только во время взлёта (Savalli 1995).

Существование широко распространённых среди птиц тёмных дорзальных и светлых вентральных поверхностей тела объясняется созданием так называемой противотени. Это достигается уменьшением отражения от спинной поверхности и увеличением от брюшной (Thayer 1896, 1909; Cott 1957; Ruiters 1956). Кроме того, такой тип окраски за счёт увеличения количества меланинов может повысить устойчивость перьев на спине к истиранию. Это важнее для часто летающих птиц, чем для мало подвижных животных, зависящих от крипсиса (способность избегать наблюдения или обнаружения другими животными). Поэтому защита от механического повреждения может считаться наиболее вероятной причиной появления тёмной дорзальной поверхности у птиц. Такая расцветка также хорошо согласуется с улучшением терморегуляции, поэтому она часто встречается у многих животных (Savalli 1995).

У снегирей отдельные цвета окраски оперения могут быть от охристого, зеленоватого и жёлтого до различных тонов красного или оранжевого; от темно-бурого, коричневого или рыжеватого до светло-серого, и даже белого. Тем не менее, принцип более тёмного верха и светлого низа сохраняется практически во всех нарядах у всех форм.

В зависимости от ситуации, рисунок оперения снегирей позволяет птице быть незаметной или, наоборот, привлекать внимание особи противоположного пола. При этом способности снегирей быть незаметными, используя возможность сливаться с окружающим фоном, бывают очень оригинальными. На первый взгляд, меньше всего можно было бы

ожидать присутствия хоть малейшего намека на камуфляж в яркой красной окраске груди самцов, за исключением, пожалуй, тех случаев, когда снегири кормятся среди красных гроздей рябины. Однако это не так. Легенда о том, что снегири прилетают зимой с «севера» основана на том, что эти птицы заметны лишь среди голых веток и на фоне снега. Не зря их сравнивают с ёлочными игрушками по яркости окраски, а также по способности украшать покрытые инеем деревья. Но как только наступает весна, эти выюрки исчезают из поля нашего зрения, хотя часто остаются поблизости. Более контрастное летнее освещение затеняет яркие части нижней стороны тела, а чёрные крылья и хвост, сливаясь с тенями от веток и листьев, хорошо маскируют птицу. В дополнение, тихое поведение и способность замирать позволяют этим пернатым быть незаметными даже на городских улицах.

В самый уязвимый период жизни – во время линьки – некоторые самцы снегирей, выкормившие поздний выводок, очень активно меняют перо (Newton, Rothery 2000). В результате этого они могут терять способность к маневренному полёту. Обычно такие птицы держатся в густых зарослях кустарников, часто с покрасневшими к этому времени листьями. Но если и этого недостаточно, то скрываясь от преследователя, птица может спускаться на землю, в пожухлый лиственный опад и ложиться на спину, полностью сливаясь с окружением. Такие случаи могут происходить крайне редко, но, тем не менее, они доказывают, что снегири умеют пользоваться камуфляжными особенностями оперения.

Еще сложнее увидеть насиживающую кладку самку. В опасной ситуации она располагается в гнезде так, что становится практически незаметной. Хвост поворачивается к стволу дерева, около которого часто располагается гнездо. Это позволяет хвосту не выделяться на фоне теней от соседних веток. Перья спины распушаются и полностью закрывают чёрные крылья, а их коричневато-серая окраска помогает самке сливаться с общим фоном: ветками и строительным материалом гнезда. Этот эффект ещё больше усиливается, так как распушенное перо увеличивает рассеивание света, позволяя сильнее смешиваться лучам, отраженным от разных поверхностей. Хорошо заметной остается яркая чёрная голова, но и она обычно удачно прячется от наблюдателя за тёмной веткой, нависающей над гнездом, или её окраска сливается с контрастными тенями (рис. 51). Именно поэтому снегири, находясь в гнезде, предпочитают затаиваться, улетая только в случае крайней опасности. Так поступают эти птицы, когда опасаются за сохранность кладки (на поздних этапах насиживания), или когда новорождённые птенцы ещё не умеют реагировать на опасность и могут шевелиться после оставления родителями гнезда.

Степень визуального эффекта от глянцевых поверхностей чёрных перьев также часто зависит от освещения. Наибольший эффект дости-

гается лишь при боковом освещении, когда его блеск видно со всех сторон, особенно вблизи, но он почти теряется под пологом леса в рассеянном свете. Яркое верхнее освещение днём отражается от чёрного оперения скорее в виде бликов, которые, наиболее вероятно, будут слепить наблюдателя, чем позволят разглядеть очертания птицы.



Рис. 51. Насиживающая самка снегиря. Якутия. Фото Н.И.Гермогенова.

В целом все эти примеры поведения снегирей демонстрируют явную адаптивность их окраски, особенности которой умело используются птицами в каждой конкретной ситуации.

5.3. Физико-химические проявления функций биохромов, встречающихся в перьях

Присутствие некоторых пигментов в перьях усиливает их защиту от биологического, механического и УФ воздействия.

5.3.1. Усиление прочности пера

Различные биохромы по-разному влияют на структуру перьев (Desselberger 1930; Danforth 1958; Brush, Allen 1963; Brush 1965, 1981; Voitkevich 1966; Burt 1986; Roulin 2014). Тёмные перья более устойчивы к повреждениям и истиранию, чем светлые, из-за присутствия пигментов (Averill 1923; Barrowclough, Sibley 1980; Burt 1979, 1986; Savalli 1995).

Меланины представляют собой полимеры с высокой молекулярной массой, которые связываются с белком (Nicolaus *et al.* 1964; Needham 1974) и образуют нерастворимые гранулы диаметром около 0.2 мкм. Осаждение меланопротеиновых гранул в коре пера (Stettenheim 2000) связано с утолщением кортикального слоя и увеличением количества

вязкой кератинизирующей субстанции (Spöttel 1914; Voitkevich 1966; Burt 1986). Это делает перо более прочным (Войткевич 1962; Burt 1979, 1986; Stettenheim 2000), что особенно важно для полётных перьев.

Кроме того, меланопротеиновые гранулы устойчивы к диагенезу, увеличивая срок службы содержащих их перьев. Воздействие высокой температуры заставляют субъединицы эумеланина сшиваться вместе, обеспечивая исключительную стабильность в течение длительного времени. Самый ранний из известных сохранившихся ископаемых меланинов относится к позднему каменноугольному периоду, ~ 307 миллионов лет назад (Gabbott *et al.* 2016).

Добавление умеренного количества каротиноида к перьям с меланинами, как, например, в жёлто-зелёных перьях, не оказывает существенного влияния на сопротивление истиранию. Однако превышение этой концентрации может существенно повлиять на микроструктуру перьев (Frank 1939; Rawles 1960; Brush, Seifreid 1968; Olson 1970; Johnson, Brush 1972; Troy, Brush 1983). Внутренний слой клеток, заполненных воздухом, в таких перьях может быть уменьшен или вовсе отсутствовать. При этом корковые клетки, содержащие эти биохромы, имеют утолщённую наружную кутикулу (Olson 1970; Burt 1986). Одни данные показывают отсутствие различий в стойкости к истиранию каротиноидных и белых перьев, другие – что такие модификации, наоборот, её увеличивают (Burt 1986).

Очевидно, что потребность в прочных перьях, которая достигается сочетанием химического состава биохромов и кератина, может диктовать распределение таких пигментов в перьях. Моделирование процессов истирания перьев предсказывает более сильное их повреждение в одних областях тела, чем в других. Таким образом, долговечность перьев, может быть одним из селективных факторов в эволюции их цвета и рисунка. Все эти соображения позволяют сформулировать ряд закономерностей распределения пигментов в оперении (Burt 1986).

Спина, скорее всего, должна быть более окрашена меланинами, чем брюшная сторона тела. Хвост, особенно боковые части и концы перьев, будут пропитаны меланинами в большей степени, чем спина. Срединные перья и боковые края всех перьев хвоста с большей вероятностью должны содержать меланины, чем другие части хвоста. Маховые больше всех остальных перьев должны быть пропитаны меланином. Это свойственно и каротиноидам, если их присутствие усиливает перо.

5.3.2. Защита от бактерий и повышенной влажности

Биохромы повышают устойчивость пера к разрушению бактериями, которые обитают на перьях (Burt, Ichida 1999; Stettenheim 2000; Goldstein *et al.* 2004; Grande *et al.* 2004; Gunderson *et al.* 2008; Burt *et al.* 2011). Например, почвенная бактерия *Bacillus licheniformis* секретит

фермент, который разрушает структуру β -кератина пера. По данным ряда исследований, чёрные перья с меланином поражаются меньше, чем перья, в которых он отсутствует. Этот вывод также помогает объяснить, почему птицы, живущие во влажном климате, имеют тёмную окраску (Burt, Ichida 2004; Shawkey, Hill 2004; Gunderson *et al.* 2009).

Традиционно это объяснялось тем, что такая расцветка лучший камуфляж в более тёмных, контрастных по освещению и влажных местах обитания. Однако отмечено, что в таком климате птицы имеют более высокую плотность населения бактерий в оперении. Поэтому для повышения устойчивости к разрушительным бактериальным ферментам возникает более высокий уровень меланинов в пере.

Если это так, то другая функция меланинов дополняет преимущества, получаемые птицами в более влажных условиях с увеличением их осадения в перьях. Поскольку меланины поглощают лучистую энергию, тёмное оперение хорошо нагревается, поэтому такая окраска может способствовать высыханию мокрых перьев во влажной среде, концентрируя тепло в их микроструктуре (Wunderle 1981; Burt 1981; Gill 2007). Таким образом, и эта особенность может объяснять правило Глогера. Однако в ряде случаев необходимо учитывать, что защита перьев от бактерий зависит от состава выделений копчиковой железы (Shawkey *et al.* 2003c), а не от наличия в них пигментов.

5.3.3. Защита от ультрафиолетового излучения

Перья, содержащие меланины и каротиноиды, обеспечивают защиту от вредного воздействия ультрафиолетового излучения (Porter 1967; Porter, Norris 1969). При этом меланины в основном его поглощают, а каротиноиды – отражают. Поэтому ожидается, что эти биохромы будут в наибольшем количестве представлены на спинной стороне у дневных видов птиц, обитающих в экваториальных районах, на открытых пространствах и больших высотах. Но так как УФ щит в первую очередь должен защищать легко повреждаемые клетки нервной и репродуктивной систем, то, следовательно, он может находиться в коже или непосредственно вокруг чувствительных органов (Porter 1967; Porter, Norris 1969). В таких случаях внешний цвет может находиться под действием отбора по другим характеристикам.

Глянцевый характер поверхностей некоторых перьев, например, маховых и рулевых у снегирей, возможно, имеет не только визуальное значение, но и в какой-то степени способствует отражению излишнего количества солнечной радиации и УФ (Finger, Burkhardt 1994).

В соответствие всему перечисленному выше, снегيري мировой фауны демонстрируют однообразие окраски контурного оперения, ответственного за полёт. Рулевые и маховые у всех снегирей чёрные, с наибольшей концентрацией эумеланина в структуре. Кроме того, согласно общим

правилам, более тёмные формы снегирей обитают во влажном климате.

Из всего выше сказанного становится понятным, что содержание биохромов в перьях носит в первую очередь конкретный функциональный характер: сохранение способности к полёту в разных условиях. Визуальный эффект от их окраски имеет уже второстепенное значение.

5.4. Физиологические свойства, функции, действия и ассоциации биохромов птиц

Большинство классов пигментов имеют древнее происхождение и, прежде чем цвет стал значимым фактором в жизни, играли другие важные биологические роли (Britton 2008). Анализ литературы показывает, что все основные классы биохромов у животных (каротиноиды, меланины, птерины, порфирины, пситтакофульвины и флавоноиды) проявляют антиоксидантную активность в живых системах и могут иметь плеiotропные эффекты в физиологических процессах (McGraw 2005b). При этом за множественные эффекты могут отвечать не сами пигменты, а их предшественники, производные, или регуляторы их образования и абсорбции (McGraw 2005b).

5.4.1. Каротиноиды

Биологическая роль каротиноидов определяется особыми свойствами их молекул, зависящими от их химического строения (Isler 1971; Straub 1987; Krinsky *et al.* 1989; Britton *et al.* 2004, 2008; Chen 2015; Stange 2016; Yabuzaki 2017). Длинные полиеновые цепи каротиноидов способствуют тому, что любой из них может существовать в ряде геометрических изомерных форм (Britton *et al.* 2008), влияющих на их доступность в пище. Никакие связи не разрушаются при конформационных изменениях, происходящих при скручивании или изгибе молекулы (Liaaen-Jensen 2008). Таким образом, биодоступность цис-изомеров может быть выше, чем у полностью транс-изомера, тогда как транс-изомеры более распространены в природе (Liaaen-Jensen, Lutnæs 2008a).

В результате других структурных особенностей каротиноиды часто, если не всегда, являются частью гораздо более сложной системы, находясь в организованных и упорядоченных субклеточных структурах. Будучи высоко гидрофобными, они проявляют сильную тенденцию к агрегации и кристаллизации, особенно в водных средах. На физические и химические свойства каротиноида неизбежно влияют взаимодействия с другими молекулами, такими как белки и липиды. В то же время каротиноиды сами могут влиять на соседние молекулы, структуру и свойства матрицы, в которой они находятся. Взаимодействия между каротиноидами и белками отмечается у всех видов живых организмов (Britton *et al.* 2008; Britton, Helliwell 2008; LaFountain *et al.* 2015).

Восприимчивость обогащённой электронами полиеновой цепи к воз-

действию электрофильными реагентами и окисляющими радикалами, лежит в основе поведения каротиноидов в качестве антиоксидантов или прооксидантов (Vershinin 1999; Britton *et al.* 2008). Всё это важно для функционирования этих соединений, например, при поглощении, отражении и излучении света, а также при сборе, передаче и рассеивании энергии, при переносе электронов в окислительно-восстановительных реакциях, защите от света и вредных излучений, механической стабилизации мембранных конструкций (Köhn *et al.* 2008).

Прежде чем увеличить своё разнообразие, живые организмы длительное время развивали защиту для предотвращения или минимизации ущерба их организму от окисления, опосредованного активными формами кислорода (АФК), которые могут образовываться в организме, например, под действием солнечного излучения (Britton 2008).

АФК отвечают за важные физиологические процессы в организме, влияют на окислительно-восстановительный статус клетки, а в зависимости от их концентрации вызывают либо положительный (пролиферация клеток), либо отрицательный ответ (остановка роста или гибель клеток). Высокие концентрации АФК вызывают гибель клеток и даже некроз тканей, а способность АФК к усилению пролиферации клеток может работать только при их низкой концентрации или кратковременном воздействии (Palozza *et al.* 2009). АФК появляются в организме и во время «работы» нейтрофилов, которые для того, чтобы оградить организм от инфекций, атакуют бактерии «окислительным взрывом» (Britton 2008).

Каротиноиды могут выступать в качестве фильтра, препятствующего вредному воздействию света на чувствительные ткани (Britton 2008; Goralczyk, Wertz 2009), так как они подвержены окислению и относительно устойчивы к восстановлению (El-Agamey, McGarvey 2008). Они могут действовать как модуляторы внутриклеточного окислительно-восстановительного статуса, предотвращая или уменьшая окислительное повреждение ДНК, липидов и белков (Palozza *et al.* 2009). Это важное свойство каротиноидов, защищать от окисления, может быть ключевым требованием к их эффективности в любых биологических системах. Возможно, жизнь не могла бы существовать на Земле, в её аэробной атмосфере, без этих соединений (Britton 2008).

Каротиноиды впервые появились у археобактерий в качестве молекул, усиливающих клеточные мембраны (Vershinin 1999). Это было настолько давно (4-2 миллиарда лет назад), что по сравнению с этим эволюция каротиноидной окраски перьев птиц находится лишь на начальном этапе развития. Самое раннее появление каротиноидов в перьях птиц было обнаружено в палеоцене (66-56 млн. лет назад). Это происходило в 13 разных отрядах независимо друг от друга и в основном позже миоценовой эпохи (23 млн. лет назад) (Thomas *et al.* 2014).

Будучи включёнными в оболочку клетки, молекулы каротиноидов снижают её текучесть, поэтому стабильность мембраны контролируется их количеством. Комплексы каротиноидов и белков (каротинопротеины) в открытых наружных структурах, например кутикуле ракообразных, раковинах моллюсков и коже иглокожих, обладают высокой устойчивостью к воздействию окружающей среды благодаря взаимной защите каротиноидных и белковых частей (Vershinin 1999).

У млекопитающих решающую роль в укреплении и поддержании структуры мембраны, оптимизации её свойств и динамики, играет холестерин. Однако, размер его молекул таков, что он вписывается только в один слой мембраны, охватывая лишь её половину. Молекула каротиноида имеет подходящую длину, чтобы проходить через всю мембрану (Britton 2008). Взаимодействие этих двух классов органических соединений ещё только изучается, но уже известно, что их транспорт осуществляется совместно (раздел 5.5.2).

Полярные каротиноиды (лютеин и зеаксантин) ограничивают молекулярное движение липидов и увеличивают жёсткость мембраны в её жидком состоянии. Это согласуется с их ролью «молекулярной заклёпки» клеточных мембран. *В*-каротин, который не может быть закреплён на мембране полярными концевыми группами, не имеет этого эффекта (Britton 2008). Он увеличивает двигательную свободу липидов. Закрепляясь в мембране, β -каротин и в меньшей степени ксантофиллы увеличивают проникновение малых молекул и ионов в полярную зону мембраны. Гидрофобный барьер больше внутри мембран, содержащих каротиноиды, чем без них. Когда в липидном бислое присутствуют полярные каротиноиды, проникновение молекулярного кислорода в него ограничено (Britton 2008). Таким образом, эти соединения, скрепляя и усиливая мембрану, могут влиять на активность клеточных регуляторных систем, изменяя её текучесть или путём стабилизации и защиты мембраной системы от разрушения АФК (Britton 2008).

Каротиноиды также влияют на передачу сигналов клетками на уровне белка или его транскрипции (Palozza *et al.* 2009). Они могут модулировать: дифференцировку клеток; процессы, регулируемые факторами роста или редокс-связанными транскрипционными факторами; действие гормонов, рецепторов, молекул адгезии и цитокинов (Palozza *et al.* 2009).

Сигнал для деления клеток передается факторами роста, которые доставляются в кровоток, распознаются и связываются рецепторами на поверхности клетки. Каротиноиды могут модулировать экспрессию факторов роста и их рецепторов (Palozza *et al.* 2009). Они (ликопин) могут снижать концентрацию белков, стимулирующих рост эпителиальных клеток и повышать (β -каротин) внутриклеточные уровни ингибиторов их роста, модулируя экспрессию ключевых белков в созревании эндоте-

лиальных клеток и восстановлении сосудов после повреждения (Palozza *et al.* 2009). Эффекты некоторых каротиноидов (ликопин, β -каротин и лютеин) связаны с повышением экспрессии белков, связанных с дифференцировкой клеток. Хотя механизм влияния пока не ясен, но, возможно, ликопин может активировать, а β -каротин усиливать экспрессию ядерных гормонов и рецепторов ретиноидов (Там же).

Ядерный фактор транскрипции, белок NF- κ B, играет ключевую роль в регуляции клеточной пролиферации, апоптозе, воспалительной и аутоиммунной реакциях, поскольку он регулирует экспрессию генов, вовлечённых в эти процессы. Его экспрессия или активация связана с реакцией на окислительный стресс. Тем самым, АФК могут выступать в качестве важных медиаторов его активации. Это подтверждается тем, что хорошо известные индукторы активности NF- κ B способны также вызывать увеличение выработки внутриклеточных АФК. Эти данные подтверждают участие каротиноидов в окислительно-восстановительной регуляции NF- κ B (Palozza *et al.* 2009). С другой стороны, защитная роль β -каротина в клетках, подверженных окислительному стрессу, заключается в его способности эффективно подавлять активацию NF- κ B и выработку провоспалительных цитокинов, предотвращая воспалительный процесс. Этот эффект сопровождается снижением экспрессии рецептора инсулиноподобного фактора роста-1 (IGF-1R) и внутриклеточного уровня АФК. Другие молекулы каротиноидов также могут контролировать провоспалительных агентов через механизм, включающий NF- κ B. Фактически ликопин предотвращает активацию макрофагов, индуцированную глиадином и интерфероном (Там же).

Установлена корреляция между более высоким уровнем каротиноидов в плазме крови и снижением риска сердечно-сосудистых заболеваний. Одним из возможных механизмов, предложенных для объяснения этого эффекта, является функциональная модуляция потенциально атерогенных процессов, связанных с эндотелием сосудов (Palozza *et al.* 2009). Одним из факторов развития болезни сосудов является окисление липопротеинов низкой плотности (ЛНП), приводящее к формированию так называемых «холестериновых бляшек» (Johnson, Krinsky 2009), которое может предотвращаться в зависимости от наличия и состава транспортируемых ЛНП каротиноидов (раздел 5.5.2).

Особое значение имеет присутствие каротиноидов в митохондриях иммунных клеток, так как они могут служить для защиты субклеточных органелл от окислительного повреждения. «Теория старения митохондрий» утверждает, что окислительное повреждение ДНК, белков и липидов накапливается в митохондриях в течение всей жизни организма. Действительно, многочисленные исследования сообщают об увеличении окислительного повреждения митохондрий с возрастом, что приводит к их дисфункции и потере способности продуцировать АТФ.

Следовательно, это может привести к проокислительным изменениям в окислительно-восстановительном гомеостазе, оттоку митохондриальных компонентов и увеличению окислительного стресса (Chew, Park 2009; Ge *et al.* 2015). Предполагается, что каротиноиды усиливают клеточный иммунный ответ защитой от окислительного повреждения (Lozano 2001). Было предложено много механизмов, с помощью которых каротиноиды могут модулировать иммунные ответы. Например, действие этих соединений может быть опосредовано путем их превращения в витамин А и, особенно, в ретиноевую кислоту, способную модулировать дифференцировку и пролиферацию иммунных клеток, апоптоз и регуляцию генов. Другой механизм может быть основан на том, что воздействие ультрафиолета способно подавлять иммунный ответ, но каротиноиды обладают фотозащитными свойствами против этого. Кроме того, эти вещества сами по себе модулируют многие аспекты иммунной системы, в частности, пролиферацию лимфоцитов и цитотоксическую активность, продукцию цитокинов и активность фагоцитарных клеток (Chew, Park 2009).

Известно, что проявление каротиноидной окраски часто связано с действием стероидных гормонов (McGraw *et al.* 2006). Это может быть результатом иммуносупрессивного действия тестостерона, поэтому повышение его уровня в период размножения приводит к запуску механизмов, противостоящих его пагубному воздействию. Оно может полностью компенсироваться повышением концентрации в организме именно каротиноидов (McGraw, Ardia 2007).

Рассматривая изученные функции каротиноидов и их производных у разных организмов, становится понятным, что общая структура молекул, изначально эволюционировавшая для чисто механических функций в мембранах, вовлекаясь в обменные процессы, впоследствии стала использоваться и для других целей. Среди большой коллекции продуктов распада каротиноидов многие являются летучими и вносят важный вклад в состав ферромонов, а у других есть свои специализированные функции (Britton 2008; Wang 2009). Каротиноиды являются источником для синтеза витамина А и его производных, которые могут быть биологически активными молекулами в функциях, приписываемых самим каротиноидам (Britton *et al.* 2008). Витамин А является антиоксидантом, повышает чувствительность клеток к гормональным стимулам во время роста и дифференцировки тканей эмбриона, включая стимуляцию различных процессов в клетках эпителия, сперматогенных тканей, иммунной системы; участвует в зрительных фотохимических процессах, синтезе стероидных гормонов и др. (Blount, McGraw 2008). Три формы этого витамина: ретинол, ретиноевая кислота и ретиналь, — имеют фундаментальное значение, но действуют совершенно по-разному.

Ретинол обеспечивает нормальное функционирование иммунной системы, повышает барьерную функцию слизистых оболочек, восстанавли-

ливают повреждённые эпителиальные ткани, стимулирует синтез коллагена, снижает опасность инфекций (Blount, McGraw 2008). Ретиновая кислота у млекопитающих является гормоном, регулирующим эпидермальный рост (Vershinin 1999), а её производное у всех позвоночных является основной сигнальной молекулой, контролирующей широкий спектр процессов. Во всех зрительных системах ретиналь или близкородственные соединения (н-р, 3-гидроксиретиналь) входят в состав рецепторов сетчатки (родопсин) (Wyss, von Lintig 2018). Впервые это соединение было «завербовано» в виде хромофора ещё у тех же архебактерий (Vershinin 1999).

Каротиноиды, не участвующие в синтезе витамина А, тоже имеют свои «побочные» действия. Основными биохромами, присутствующими в глазах, являются те же ксантофиллы (лютеин и зеаксантин), которые укрепляют клеточные мембраны (Schalch *et al.* 2009). Общепринято, что они связаны с защитой сетчатки и её пигментного эпителия от повреждения светом и кислородом (Yeum *et al.* 2009) (подробнее в разделе 3.1.1). Хотя у птиц нет жёлтого пятна, но у некоторых из них имеется богатая колбочками сетчатка, в которой накапливаются каротиноиды способные образовывать друзы (перепела *Coturnix*): лютеин и зеаксантин. Они непосредственно могут способствовать уменьшению фотоповреждений в сетчатке этих птиц (Schalch *et al.* 2009). Поэтому, вероятно, каротиноидная окраска, зависящая от поступления в организм именно этих ксантофиллов, и цветное зрение эволюционировали вместе (Britton 2008).

Каротиноиды присутствуют в сперме. Они защищают сперматозоиды от повреждения, улучшают их концентрацию, подвижность и морфологию. Предполагается, что снижение количества АФК является одним из основных механизмов, с помощью которого каротиноиды могут улучшать мужскую фертильность (Canene-Adams, Erdman 2009).

Лютеин, подобно ретинолу, является дополнительным фактором роста, а его отсутствие снижает оплодотворяемость яиц. Предполагается, что в яичном желтке каротиноиды обеспечивают источник витамина А или интактных соединений для развивающихся зародышей или молодняка (Britton 2008). Недостаточность этих веществ может ограничить способность самок откладывать яйца или снижать их качество. Повышение концентрации каротиноидов в желтке снижает его восприимчивость к перекисному окислению липидов и увеличивает выживаемость потомства (Blount, McGraw 2008).

Все ксантофиллы, судя по всему, имея бактерицидный эффект, увеличивают выводимость яиц. Вместе с другими каротиноидами они стимулируют поглощение организмом меди, которая входит в состав жизненно важных ферментов, является составным компонентом витаминов, гормонов и пигментных веществ, оказывает влияние на синтез половых

гормонов, нормализует работу эндокринной системы, активизирует инсулин (Liaaen-Jensen, Lutnæs 2008a). Астаксантин обладает сильными антиоксидантными свойствами и иммунной активностью (Liaaen-Jensen, Lutnæs 2008a; Chew, Park 2009).

5.4.2. Меланины и другие биохромы

Среди многих потенциальных физиологических функций меланинов, которые включают укрепление тканей, фотозащиту и терморегуляцию, мало известна их роль в качестве антиоксидантов и иммуностимуляторов (Rózanowska *et al.* 1999). Эу- и феомеланины как молекулы, содержащие окисляющие и восстанавливающие функциональные группы, обладают способностью гасить активные формы кислорода или азота с помощью донорства или захвата электронов (McGraw 2005b). Устойчивость к бактериям, солнечному излучению и окислительному стрессу, могут быть напрямую связаны с физико-химическими свойствами меланинов (Ducrest *et al.* 2008).

Меланины указываются как ценные акцепторы свободных радикалов в таких организмах, как грибы (Shcherba *et al.* 2000), земноводные (Geremia *et al.* 1984) и человек (Rózanowska *et al.* 1999; Kasraee *et al.* 2003). Эпидермальные ткани (например, кожа и сетчатка) животных часто сильно меланизированы, и полагают, что это должно защищать от вредного УФ излучения. Тем не менее, некоторые типы клеток, находящиеся вне кожных покровов, также накапливают меланин (например, ткани пищевода, нейроны, щитовидная железа, фагоциты). В этих случаях (и, возможно, во всех меланинсодержащих тканях) эти соединения могут демонстрировать прямое усиление работы иммунной системы и противомикробной активности, а также защиту клеток от окислительного стресса (Riley 1992; Mackintosh 2001; McGraw 2005b).

Меланины являются неотъемлемым компонентом иммунных ответов многих беспозвоночных (Sugumaran 2002). Существует несколько доказательств, связывающих меланины и иммунитет у позвоночных (например, фагоцитоз, активность лизосомальных ферментов, регуляция цитокинов, продуцирование оксида азота) (Mackintosh 2001). Способность меланинов связывать и изолировать токсичные металлы может быть ещё одной линией физиологической защиты от окислительного стресса у животных (McGraw 2003; McGraw 2005b).

Плейотропные эффекты ключевых регуляторов меланогенеза могут быть ответственны за прямую связь между окрашиванием меланинами и другими фенотипическими или физиологическими признаками у диких позвоночных (Ducrest *et al.* 2008). Меланокортины (MC) – пептидные гормоны, производные прогормона проопиомеланокортина (POMC), действуют через пять своих рецепторов (MC1-5R), которые принадлежат к семейству трансмембранных рецепторов, связанных с G-белком из

семейства родопсина. Нейронные и гипофизарные *МС* действуют как нейро- и эндокринные факторы, в то время как *МС* периферического происхождения играют пара- и аутокринную роли (Ducrest *et al.* 2008).

У позвоночных *РОМС* и пять генов *МСR* высоко консервативны. За редким исключением, их распределение и функции в тканях одинаковы для большинства видов (Ducrest *et al.* 2008). Последовательные клеточно-специфические процессы и посттрансляционные модификации прогормона *РОМС* генерируют как минимум четыре пептида *МС* (α -, ρ - и g -*MSH*, и *ACTH*), а также эндорфины. У позвоночных животных основным меланокортиновым рецептором, участвующим в меланогенезе и экспрессируемым в коже, является *MC1R*, но и роль других *МСR* нельзя исключать, поскольку они найдены в небольшом количестве в коже млекопитающих (Ducrest *et al.* 2008).

Баланс между синтезом эу- и феомеланинов контролируется агонистами меланокортина, связывающимися с *MC1R*. Напротив, связывание самого агониста или антагониста (например, белка *ASIP*) уменьшает или блокирует выработку эумеланина и включает синтез феомеланина (Ducrest *et al.* 2008).

Данные, полученные в ходе исследований разнообразных животных, в том числе 36 видов птиц, демонстрируют зависимость ряда признаков от окраски. Они показывают, что *МС* повышают фертильность и восприимчивость самок к ухаживаниям самца; увеличивают работоспособность и сексуальную мотивацию самцов, улучшают иммунитет; оказывают положительное влияние на выработку половых гормонов и др. (Quesada, Senar 2007; Ducrest *et al.* 2008; Parejo *et al.* 2011; Nicolaus *et al.* 2016).

Меланизм часто имеет коррелированные физиологические эффекты (Ford 1979; Borowski 1981; Butcher, Rohwer 1989), что может приводить к географически привязанным преимуществам морф. Основываясь на этих эффектах, наиболее вероятно, что тёмные эумеланиновые особи будут сексуально более активными. Это подтверждается рядом исследований, в соответствии с которыми измеренный уровень тестостерона тёмных самцов был выше, чем у светлых (Ducrest *et al.* 2008). *МС* способствуют агрессивности, вызывают выработку феромонов посредством их связывания с рецепторами *МС5R*. Кроме того, с помощью *МС5R* меланокортины усиливают экскрецию и секрецию экзокринных желёз, которые, например, увеличивают содержание липидов на перьях и улучшают их водоотталкивающие свойства (Ducrest *et al.* 2008).

Одним из основных регуляторов реакции на стресс является гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковая ось (ГГНО), которая включает использование гипоталамического кортикотропин-рилизинг-гормона, стимулирующего в свою очередь гипофизарный ритм адренотропного гормона (АКТГ) и дополнительно активирующего синтез глюкокортикоидов (кортизол и кортикостерон) путём связывания с *МС2R* в

надпочечниках. Эквивалентная ГГНО ось также существует в коже и отвечает за реакцию на местное кожное напряжение. Стрессоры индуцируют реакцию ГГНО, что приводит к увеличению циркулирующего в крови АКТГ и глюкокортикоидов. *МС* модулируют этот стрессовый ответ ГГНО: *α-MSH* повышает устойчивость к стрессорам, тогда как *ASIP* (сигнальный белок агути) вызывает противоположный эффект. Поэтому тёмные особи менее чувствительны к стрессовым факторам (Ducrest *et al.* 2008). Меланокортины, а также трипептид *α-MSH*, благодаря связыванию с рецепторами *MC1R*, *MC3R* и *MC5R*, уменьшают острое аллергическое и системное воспаление, септический шок, а также улучшают восстановление после ишемии. Пептиды, производные *α-MSH*, благодаря связыванию с *MC4R* обладают жаропонижающей активностью, а *МС*, связываясь с *MC4R*, снижают апоптоз, окислительный стресс и повреждение ДНК, вызванные УФ излучением в коже (Ducrest *et al.* 2008). Делецией четырёх аминокислот в гене *MC1R* может быть обусловлена вариация меланиновой окраски у птиц. В результате чего клеточный иммунный ответ, зависящий от *МС*, у таких видов становится морфоспецифичным (Gangoso *et al.* 2011).

МС (особенно *α*- и *p-MSH*, а также их эндогенный обратный агонист и антагонист *AGRP* – связанный с окраской агути пептид), играют ключевую роль в центральном и периферическом контроле энергетического гомеостаза. В ответ на увеличение поступления инсулина и лептина *МС*, связываясь с рецепторами *MC3R* и *MC4R*, уменьшают потребление пищи, координируют стимулирование расхода энергии, индуцируя выработку гормонов щитовидной железы, повышают скорость метаболизма и физическую активность. *AGRP* действует с противоположным эффектом (Ducrest *et al.* 2008).

Таким образом, активность *МС* способствует уменьшению массы жировой ткани у взрослых, и в конечном итоге предотвращает избыточный вес. *МС* также увеличивают расход энергии посредством вызванного диетой термогенеза. В дополнение к их регулирующему влиянию на потребление и расход энергии, *МС* также регулируют гомеостаз глюкозы. Основываясь на этих эффектах, тёмные особи должны лучше поддерживать энергетический баланс между потреблением пищи и расходом энергии (Ducrest *et al.* 2008). Соответственно, у них должны быть в меньшей степени выражены полосы суточного роста (раздел 5.1.3.), что подтверждается рисунком оперения самых темноокрашенных видов снегирей.

Хотя перечисленные выше действия меланокортинов практически являются доказанными, отмечаются и другие вызываемые ими эффекты, по которым количество генетических и фармакологических исследований пока недостаточно. Тем не менее, учитывая их значение, стоит перечислить и некоторые из них. *МС* влияют на рост (посредством связывания с *MC2-4R*), экскрецию натрия (с *MC3R*) и сон у позвоночных,

хотя нет сведений, усиливают они или уменьшают эти физиологические процессы. Модулирующее действие *МС* на нервную систему (*МС3R* и *МС4R*), ноцицепцию (*МС1R* и *МС4R*) и экскрецию пролактина зависит от уровня питания и концентрации стероидов, а также от дозировки и путей введения агонистов и антагонистов *МС*. Наконец, *МС* стимулируют поведение по потягиванию и зеванию, повышают сердечно-сосудистый тонус и способствуют регенерации нервов у млекопитающих посредством связывания с *МС4R* (Ducrest *et al.* 2008).

Активация *МС* системы связана с темпами развития головного мозга в онтогенезе. Учитывая роль этого в развитии умственных способностей, *МС* могут вносить вклад в поведенческие и физиологические различия, наблюдаемые между взрослыми особями, и внешне проявляющимися в разной степени присутствия меланинов в окраске оперения (Scriba *et al.* 2013).

Как и меланины, птерины могут также синтезироваться не интегументными тканями, прежде всего иммунными клетками (например, моноцитами и макрофагами) (Gieseg *et al.* 1995). Известно, что активация иммунной системы (например, с помощью лимфокинов, таких как гамма-интерферон) стимулирует высвобождение птеринов (например, неоптерина и 7,8-дигидронеоптерина) из макрофагов и моноцитов у приматов (Huber *et al.* 1984). Иммунные клетки, рекрутированные в места воспаления, часто подвергаются воздействию ряда потенциально вредных АФК, и отток птеринов функционирует для удаления свободных радикалов и уменьшения окислительного стресса в иммунной системе (Gieseg *et al.* 2001; Duggan *et al.* 2002; Gieseg, Cato 2003; Oettl, Reibnegger 2002; McGraw 2005b). Роль птеринов как защитников иммунных клеток настолько велика, что параметры их концентрации в сыворотке крови и моче используются в качестве клинического биомаркера иммунной эффективности у людей. Например, при отторжении аллотрансплантата, аутоиммунном заболевании, вирусной/бактериальной/паразитарной инфекциях (Margreiter *et al.* 1983; Fuchs *et al.* 1984; Reibnegger *et al.* 1984; Wachter *et al.* 1989; McGraw 2005b).

Существует обширная литература об антиоксидантных функциях порфиринов и их производных (Gardner *et al.* 1996; Day *et al.* 1999; Kachadourian *et al.* 2003; Moreno, Osorno 2003; McGraw 2005b). Эндогенно синтезируемые полиены – пситтакофульвины, по-видимому, также обладают антиоксидантным действием. Они могут гасить свободные радикалы *in vitro*, демонстрируя сильное ингибирование образования гидроксильных радикалов (McGraw 2005b).

Кажется, что основной структурный признак, свойственный всем этим вышеупомянутым классам пигментов, лежит в основе их функции как природных красителей и антиоксидантов. Все эти молекулы имеют сильно сопряжённые системы с двойной связью, что позволяет им легко

поглощать поступающую солнечную электромагнитную энергию, благодаря малой потребности в энергии для изменения переходных состояний и, следовательно, иметь яркие цвета (Needham 1974; McGraw 2005b). Эти же особенности молекул отвечают за гашение свободных радикалов каротиноидами, меланинами, птеринами, порфиринами и пситтакофульвинами, опять же потому, что избыточная энергия может быть легко поглощена и рассеяна по всей молекуле (Needham 1974; McGraw 2005b).

5.5. Основные закономерности механизмов образования рисунка пера

Птицы используют изменчивость в деталях окраски оперения для индивидуального распознавания. Они различают других особей, особенно своих «товарищей», идентифицируя их так же, как люди узнают друг друга, используя тонкие различия в цвете, форме головы и тела, позе и голосе (Witschi 1967; Bostwick 2016).

Природа процесса, приводящего к образованию определенных рисунков оперения птицы, их изменчивости, неоднократно была объектом специальных исследований. Выяснено, что состояние и степень оформленности пера отражают физиологические особенности организма птицы (Войткевич 1962), на которые большое влияние оказывают условия среды. Однако в целом присутствие, отсутствие и характер осаждения отдельных пигментов строго контролируется генами, действие которых проявляется и рекомбинируется в предсказуемых вариациях так же, как, например, функционируют гены, которые контролируют окраску глаз у людей (Gill 2007).

5.5.1. Механизмы заполнения перьев меланинами

Эволюционная история процессов пигментации на основе меланинов занимает значительно больший промежуток времени, чем у других биохромов. Ископаемые перья свидетельствуют о том, что чёрные и коричневые меланины были унаследованы птицами от динозавров и существуют в окраске всех птиц по крайней мере в течение последних 160 миллионов лет (Thomas *et al.* 2014).

Меланины представляют собой гетерогенные полимеры, синтезированные путём окисления аминокислоты тирозина с участием свободных радикалов в ходе процесса, который частично автокаталитичен, но изначально требует ферментативной активности медьсодержащей оксидазы – тирозиназы (Durrer 1986; Hudon 2005). Она трансформирует тирозин в дигидрооксифенилаланин (*DOPA*), а затем в допаквинон. Далее, либо в ходе реакций с участием цистеина образуются феомеланины, либо под действием ферментативного воздействия и окислительной полимеризации происходит образование эумеланинов (Greco *et al.* 2011).

Птицы синтезируют меланины из аминокислот, которые они получают из белков в пище. В меланоцитах меланины формируются в виде гранул, то есть в связанном с белком виде (меланопротеины).

В процессе синтеза меланинов сначала образуются мелкие жёлтые гранулы, которые по мере увеличения и накопления становятся бурыми и чёрными. Разница в интенсивности этих окрасок определяется стадией, на которой при образовании меланинов прекращается окисление тирозина. Конечные гранулы меланинов представляют собой вторичные комплексные структуры из мельчайших первичных круглых гранул феомеланина, которые образуют ядро, а молекулы эумеланина агрегируются на их поверхности (Ito 2006). Палочковидные гранулы эумеланина достигают наибольших размеров, например, до $2.5 \times 1 \times 0.15$ мкм у колибри (Чернова и др. 2004). Относительное соотношение фео- и эумеланиновых гранул является ключом к окончательному оттенку перьев (Roy *et al.* 2019).

Меланины синтезируются в цитоплазме особых клеток с длинными цитоплазматическими выростами – меланоцитов. В ряде исследований принимается, что их предшественники – меланобласты, приобретающие позднее способность продуцировать пигмент (меланофоры), образуются у зародыша очень рано из клеток нервного гребня после замыкания нервной трубки, то есть из элементов так называемой эктомезенхимы (Rawles 1960; Durrer 1986; Войткевич 1962). После образования меланобласты мигрируют внутри эмбриона туда, где им предстоит осуществлять свою деятельность.

Детали миграции пигментных клеток ещё только выясняются. Однако уже известно, что трансмембранные рецепторы, включая эфрины, эндотелины и другие молекулы, направляют их по маршруту, ведущему к точному расположению на коже вдоль дорсолатерального пути эмбриона (Lima-de-Faria 2012). Окончательный пункт путешествия меланоцитов частично зависит от организации внеклеточного матрикса, в котором принимают участие семафорины, спондины и большой ряд других белков (Lima-de-Faria 2012).

В покоящемся перьевом зачатке меланофоры находятся в соединительнотканном сосочке (пульпе), в непосредственной близости от внутренней поверхности эпителиального чехлика. Во время роста пера часть клеток «резерва» меланобластов трансформируется в меланоциты, которые откладывают меланины уже непосредственно в эпителиальные клетки, вступая с ними в тесный контакт своими отростками. Такой резерв пополняется за счёт деления и частичной миграции меланобластов из окружающей дермы (Войткевич 1962).

Меланобласты могут длительное время сохранять свой эмбриональный характер, не образуя пигмента. Только при наличии определённых физиологических условий они становятся меланоцитами и синтезируют

биохромы (Войткевич 1962). У некоторых птиц в пигментации эмбрионального пуха меланофоры вовсе не принимают участия, или активность их очень мала, что не касается снегирей, так как пух их птенцов имеет темно-серую окраску.

При ранней активизации меланофоров в верхней части перьевого сосочка часто наблюдается скопление зёрен пигмента, располагающееся в межклеточном пространстве (Войткевич 1962). Обычно же этот процесс провоцирует дифференцировка структурных элементов эпителия, определённый уровень которой обязательно этому предшествует. Когда эпителиальные клетки начинают располагаться рядами (гребнями), формируя будущие рамусы, между ними вклиниваются отростки пигментных клеток. Псевдоподии сильно вытягиваются, врастая в промежутки между эпителиальными клетками. Это происходит от центра пенька к его периферии, преимущественно между рядами клеток, образующими радиусы. Каждый первичный вырост меланоцита, достигнув определённой длины, начинает ветвиться, переплетаясь с подобными выростами других клеток. Кончики таких ветвей приходят в непосредственное соприкосновение с клетками и откладывают на их поверхности пигментные зёрнышки, которые погружаются в цитоплазму (Rawles 1960; Войткевич 1962). Количество обогащённых пигментом клеток эпителия быстро возрастает. Далее, во время кератинизации, зёрна биохромы оказываются замурованными в роговой субстанции эпителиальных клеток. По мере роста пера на наружной (дорзальной) стороне рамусов и рахиса откладывается значительно больше пигмента, чем на внутренней. Его количество в стержне уменьшается от вершины к основанию. Очин вовсе не окрашен, или в его клетках встречаются лишь отдельные зёрна меланина (Войткевич 1962).

Присутствие меланобластов отмечается в коже и перьевых зачатках всех птиц, вне зависимости от их окраски, в том числе и у альбиностических форм. Все процессы образования рисунка оперения, соотношение откладываемых эу- и феомеланинов регулируются генами через меланокортиновую систему (Roy *et al.* 2019) (раздел 5.4.2).

5.5.2. Транспорт и абсорбция каротиноидов при формировании липохромной окраски птиц

Сам генез каротиноидной окраски оперения изучен слабо. Известно только то, что передача пигментов в перья у ряда видов может находиться под гормональным контролем (Войткевич 1962; Goodwin 1984), но у большинства видов птиц этот процесс контролируется генами. Установлено, что механизмы формирования каротиноидной окраски оперения появились в разное время независимо друг от друга в 13 отрядах птиц (Thomas *et al.* 2014), поэтому их процессы могут проходить не одинаково. Даже в пределах одного рода (*Pyrrhula*) каждый из его видов

может сильно отличаться от другого наличием, составом и степенью трансформации каротиноидов, абсорбируемых в их перьях. Причём в этих процессах довольно много переменных, в результате чего каротиноидная окраска очень изменчива. Поэтому её проявление в первую очередь зависит от достаточного для её формирования количества поступающих в организм птицы с пищей каротиноидов.

Транспорт каротиноидов остаётся одним из наименее изученных аспектов в понимании процессов формирования каротиноидной окраски оперения (Hill 2002). Поэтому известные детали этих процессов в основном получены на примере других животных и человека.

Перемещение всех питательных веществ у живых организмов осуществляется водной средой их кровеносной системы (Britton, Helliwell 2008). Однако это ограничивает поступление в кровь гидрофобных молекул, таких как каротиноиды.

Выделение этих веществ из пищи и подготовка к поглощению клетками слизистой оболочки кишечника у птиц не изучены (Hill 2002). Роль желудка в абсорбции каротиноидов заключается лишь в инициации их высвобождения из пищевого матрикса и переносе в липидную часть еды. Получающаяся во время первичной переработки липидно-каротиноидная эмульсия поступает в двенадцатиперстную кишку, где под действием кислот и ферментов (липазы) размер образовавшихся липидных капель уменьшается, что приводит к образованию мицелл смешанного состава. Количество каротиноидов, попадающих в них, зависит от их полярности и состава жирных кислот (Canene-Adams, Erdman 2009).

Перед перемещением и хранением в различных тканях каротиноиды должны быть особым образом «упакованы». Поскольку они растворяются в жирах, они поглощаются вместе с ними (Canene-Adams, Erdman 2009), поэтому их обмен и транспорт – это единый процесс.

Растворённые в мицеллах каротиноиды поглощаются клетками слизистой оболочки кишечника и транспортируются из них в лимфатическую систему. Как и другие животные, птицы используют липопротеины (ЛП) для перемещения каротиноидов через кровь. ЛП – это молекулярные комплексы с поверхностным белковым слоем, который накрывает собой липидное ядро, делая частицу гидрофильной (Hill 2002). В аппарате Гольджи энтероцитов кишечника пищевые мицеллы абсорбируются и «упаковываются» в крупные частицы ЛП, называемые у млекопитающих хиломикронами (ХМ). При этом большинство жирных кислот повторно этерифицируются глицерином с образованием новых триацилглицеринов (ТАГ). Затем эти ТАГ связываются с фосфолипидами, холестерином (сложными эфирами) и специфическими апопротеинами (в основном с B_{100}) с образованием ЛП (Buyse, Descupere 2015). В плазме крови человека обнаружены по крайней мере 10 различных типов апопротеинов, различающихся по размеру, реакциям со специфическими

антителами и характерному распределению в ЛП разных классов. Эти белковые компоненты работают как сигнальные вещества, направляющие ЛП к специфическим тканям или активирующие ферменты, которые действуют на содержимое ЛП.

Поступая в лимфатическую систему, ХМ доставляются в кровеносные сосуды через грудной проток (Canene-Adams, Erdman 2009). Однако у птиц лимфатическая система развита слабо, и эти новообразованные ЛП попадают в воротную вену, поэтому было предложено их называть протомикронами (ПМ) (Buysse, Descuyperre 2015). Они, как и ХМ, осуществляют транспорт экзогенных липидов и растворенных в них веществ из кишечника главным образом в жировую ткань, а холестерина в печень. После того, как ПМ попадают в воротную вену, они транспортируются в печень. Однако там они не метаболизируются (вероятно, потому что слишком велики, чтобы проникнуть в печёночные капилляры), а проходят транзитом (Buysse, Descuyperre 2015).

В крови ПМ могут разрушаться липопротеинлипазой (ЛПЛ), находящейся на стенках капилляров, или взаимодействовать с другими липопротеинами крови. Эти процессы активируют встроенные в белковую оболочку ПМ апопротеины. Хотя у птиц набор этих рецепторных белков отличается от млекопитающих, многие из них уже были идентифицированы и у птиц, но их роль пока полностью не выяснена (Buysse, Descuyperre 2015).

ЛПЛ синтезируется клетками жировых и мышечных тканей и мигрирует на просветную поверхность окружающих их капилляров, где она становится функциональной после прикрепления к стенке капилляра гепарином, но активируется только специфическими апопротеинами. ЛПЛ расщепляет триацилглицерины ПМ до ди- и моноглицеридов, а затем до свободных жирных кислот и глицерола. Жирные кислоты высвобождаются в портальную систему, связываются с альбумином и переносятся в мышечные и жировые ткани (Canene-Adams, Erdman 2009; Buysse, Descuyperre 2015). В мышцах жирные кислоты окисляются с получением энергии, тогда как в адипоцитах жировой ткани эти соединения снова включаются в ТАГ для хранения (Buysse, Descuyperre 2015).

По мере липолиза ПМ теряют большинство своих ТАГ, а относительное содержание холестерина увеличивается. При этом остаются лишь небольшие части ПМ, которые поглощаются в печени. Этот процесс осуществляется с помощью рецепторного эндоцитоза и регулируется апопротеинами. У млекопитающих ХМ получают эти белки от взаимодействия с циркулирующими в крови липопротеинами высокой плотности (ЛВП). А у птиц, возможно, в печени имеются рецепторы апопротенина B_{100} , уже содержащегося в оболочке ПМ (Buysse, Descuyperre 2015). Концентрация ПМ в крови птиц в основном зависит от статуса их питания и содержания жира в пище.

В результате эндоцитоза клетками печени ТАГ, доставляемые ПМ, используются для ресинтеза новых ЛП. Они уже в основном содержат ТАГ, полученные из нелипидных предшественников. В состоянии сытости печень сохраняет или секретирует каротиноиды в виде ЛП очень низкой плотности (ЛОНП), предназначенные для переноса эндогенных липидов в жировую ткань (Canene-Adams, Erdman 2009; Buysse, Descuypere 2015). В ЛОНП вновь образованные ТАГ собираются вместе с фосфолипидами, холестерином (сложными эфирами) и специфическими апопротеинами (в основном B_{100}). У человека этот белок находится в составе только ЛОНП и липопротеинов низкой плотности (ЛНП), и связывается с рецепторами ЛНП. Инсулин стимулирует липогенез в печени и синтез ЛОНП, тогда как тироксин, глюкагон и адреналин имеют противоположные эффекты (Buysse, Descuypere 2015).

Метаболизм ЛОНП похож на метаболизм ПМ. В капиллярах они подвергаются действию ферментов точно так же, как ПМ, а их метаболиты (жирные кислоты) поступают в ткани. В крови ЛОНП получают эфиры холестерина от ЛВП в обмен на фосфолипиды и триглицериды. У млекопитающих апопротеин СII, активирующий ЛПЛ, переносится с ЛВП на ЛОНП. У птиц же только предстоит определить эквивалентный активатор ЛПЛ. Интенсивность действия ЛПЛ зависит от возраста и в некоторой степени от питания птицы, а также находится под главным стимулирующим контролем инсулина (Buysse, Descuypere 2015).

Оставшиеся части ЛОНП (ЛП промежуточной плотности) вместе с остатками ПМ снова направляются в печень, где в них значительно увеличивается содержание эндогенного холестерина, а также добавляются триглицериды, каротиноиды, витамин Е и др. Таким образом они ремодулируются в ЛНП. Эти ЛП в основном поглощаются клетками печени (70%) и другими тканями, а также с помощью рецепторного эндоцитоза (Buysse, Descuypere 2015; Кольман, Рём 2019).

После принятия пищи каротиноиды появляются первыми в хиломикронной фракции крови, но пик их концентрации наступает через 24-48 ч после приёма пищи. Это время, необходимое для транспортировки каротиноидсодержащих ХМ в печень, а затем для секреции каротиноидов в составе компонентов ЛНП (Canene-Adams, Erdman 2009).

Наблюдается некоторая селективность в транспорте каротиноидов, но специфичность их связывания не ясна (Britton, Helliwell 2008). В одном случае показано, что у млекопитающих каротины имеют тенденцию связываться с ЛНП, тогда как ксантофиллы с ЛВП (Parker 1996). В другом случае, значительно позже, утверждается обратное (Britton, Helliwell 2008). Исходя из логики, это может зависеть от особенностей формирования этих ЛП.

ЛВП синтезируются в печени, но поступают в кровь в «незрелом» виде, имея дискообразную форму. Там, взаимодействуя с клетками и

другими ЛП, они захватывают холестерин и приобретают полную сферическую форму. По сути, ЛВП предназначены для сбора излишков (в основном экзогенного) холестерина из тканей, доставки его в печень и последующей переработки или удаления с жёлчью. Тогда как ЛНП, наоборот, доставляют переработанный холестерин из печени в ткани (Кольман, Рём 2019). Как и у млекопитающих, ЛВП считаются основными переносчиками холестерина и фосфолипидов у птиц (Buyse, Desuypere 2015).

Холестерин играет важную роль в накоплении каротиноидов и окраске перьев на их основе у вьюрков (Hill 2002). В процессе поглощения этот стерин сначала локализуется на поверхности ЛП вместе с фосфолипидами. Однако фермент лецитинхолестеринацилтрансфераза этерифицирует его до эфира, который из-за высокой гидрофобности проникает в ядро частицы ЛП, освобождая место на поверхности (Canene-Adams, Erdman 2009).

Аналогично холестерину, каротины тоже глубоко погружаются в ядро ЛП, но лишь богатое ТАГ. Тогда как полярные молекулы ксантофиллов, имея другие функциональные группы, с большей вероятностью находятся вблизи поверхностного слоя вместе с белками, фосфолипидами и частично ионизированными жирными кислотами, что более свойственно ЛНП. Высказано предположение, что благодаря таким свойствам ксантофиллы могут иметь лучшую биодоступность и легче включаться в липидные капли, чем каротины, которые должны проникать в ЛП глубже (Canene-Adams, Erdman 2009). Получается, что каротины в основном транспортируются вместе с ТАГ (ПМ), а ксантофиллы легко включаются во все остальные транспортеры (ЛВП, ЛНП), содержащие холестерин и его спутники. Но так ли это, еще предстоит выяснить.

Таким образом, существует по крайней мере три разных механизма обмена жиров в организме животных. Один специализируется на доставке и распределении в тканях ТАГ, другой – холестерина. А третий направлен на сбор излишков (экзогенного) холестерина из крови и тканей, обеспечивая его доставку в печень. Взаимодействие этих механизмов позволяет эффективно использовать липиды каждого вида, но препятствует избирательности распределения каротиноидов.

Транспортируемые в ПМ жирорастворимые биохромы будут распространяться в организме в зависимости от степени определенных взаимодействий. Во-первых, в крови ЛП могут обмениваться между собой содержимым. При этом ПМ в основном теряют холестерин. Во-вторых, ПМ доставляют экзогенные ТАГ непосредственно в жировую ткань без попадания в печень и участия ЛОНП. Соответственно этому происходит первичное распределение пищевых каротиноидов в организме птицы, после которого остатки этих биохромов поступают на переработку в печень в составе остатков ПМ. При этом связанные с холестерином и фос-

фолипидами каротиноиды в основном доставляются в печень, откуда уже распространяются во внепеченочные ткани ЛНП. Роль в этих процессах фосфолипидов и то, как они распределяются в организме, практически не изучена, тогда как именно вместе с ними каротиноиды могут доставляться в растущее перо, где эти липиды используются в больших количествах для образования клеточных мембран.

До недавнего времени предполагалось, что процесс поглощения и транспорта каротиноидов происходит путем пассивной диффузии. Однако ряд данных указывает на возможное вовлечение в это активных процессов при участии сигнальных белков (Canene-Adams, Erdman 2009).

По немногочисленным исследованиям известно, что у птиц (*Eudocimus ruber*) ЛВП могут составлять около 17% белков плазмы, в то время как у млекопитающих их количество всего около 1.5% (*Rattus*) (Trams 1969). Это может быть их адаптацией для переноса значительно большего количества липидов, необходимых для обеспечения энергоёмкого полёта и более высокой температуры тела. С учетом того, что 83-92% всех каротиноидов плазмы крови переносятся именно ЛВП, а остальные 8-17% – ЛНП (Fox *et al.* 1965; Trams 1969), получается, что такой «перекос» способствует и усвоению большего количества каротиноидов птицами, чем млекопитающими. Таким образом, поглощение большего количества этих веществ может быть необходимым как минимум для предотвращения преждевременного окисления такого количества жиров во время их транспортировки.

Кроме того, избирательная абсорбция каротиноидов возможна с помощью локализованных в тканях дополнительных рецепторных белков (*н-р*, *SR-BI*), которые частично отвечают за поступление в них липидов и холестерина из ЛП. Получается, что *SR-BI* связывает с клеточной поверхностью только те ЛП, которые содержат соответствующие апопротеины (Canene-Adams, Erdman 2009).

Другой белок (CD36), обнаруживаемый главным образом в двенадцатиперстной кишке и тонком кишечнике, является гликопротеином поверхностной мембраны, участвующим в избирательном поглощении длинноцепочечных жирных кислот и окисленных ЛП низкой плотности (Canene-Adams, Erdman 2009), вместе с которыми могут всасываться и вполне определённые каротиноиды.

Наконец, был обнаружен специфический ЛВП в крови красного *Eudocimus ruber*, но не белого ибиса *Eudocimus albus*, который, предположительно, является белком-носителем каротиноидов, уникальным для этого вида. Существование таких белков, возможно, повышает эффективность и скорость перемещения каротиноидов от места абсорбции к месту отложения. Точно так же, как специализированные белки-носители очень эффективно транспортируют стероидные гормоны, такие как тестостерон (Hill 2002; Ousova *et al.* 2004; Scanes 2015).

В дополнение к этому, в сетчатке был обнаружен «ксантофиллсвязывающий» белок, который обеспечивает доставку оксикаротиноидов в макулу (Britton, Helliwell 2008). Таким образом, получается, что именно белковая составляющая ЛПП может определять, куда будут направлены растворённые в его ядре каротиноиды.

Все содержащиеся в сыворотке крови каротиноиды обнаруживаются во многих органах и тканях, но в существенно разных концентрациях. Наибольшее количество каротиноидов в организме отмечается в печени и жировой ткани. Жировые отложения в организме человека являются основным местом хранения каротиноидов, где концентрация этих веществ считается маркером уровня их долгосрочного потребления (Canene-Adams, Erdman 2009). Точно такие же накопления этих биохромов существуют в жировой ткани у птиц, но как они расходуются – не известно (Negro *et al.* 2001). При этом известно, что, например, у снегирей липидные депо располагаются в основном в местах проявления каротиноидной окраски: на груди, шее и спине, а самая большая жировая прослойка в брюшной полости (Buysse, Descuypere 2015).

В отличие от большинства млекопитающих, у которых липогенез собственных жиров преимущественно происходит в адипоцитах, у птиц основным местом этого процесса традиционно считалась печень. Однако есть признаки, что её роль в этом может быть переоценена, тогда как участие, например, костей, жировой ткани кожи и пищеварительной системы может быть более значительным (Buysse, Descuypere 2015). Соответственно, в интенсивные обменные процессы в этих тканях неизбежно должны вовлекаться и каротиноиды.

Считается, что дифференциальное поглощение тканями каротиноидов зависит от количества в них рецепторов ЛНП и *SR-BI*. Эти рецепторы обнаруживаются в надпочечниках, гонадах, плаценте, почках, предстательной железе и печени у людей, а также в тонком кишечнике. В результате, происходит избирательное поглощение не только различных каротиноидов, но даже их геометрических изомеров (Canene-Adams, Erdman 2009).

В печени, надпочечниках и гонадах концентрация каротиноидов обычно в десять раз выше, чем в других тканях, включая жировую у человека. Не удивительно, что в стероидогенных тканях происходит целенаправленное поглощение холестерина. Он необходим для сперматогенеза, синтеза гормонов и витамина D. Тестостерон повышает уровень выработки ЛПП, перемещающих этот стерин в организме (McGraw *et al.* 2006). Однако это сопровождается параллельным транспортом каротиноидов, что приводит к их более высокой концентрации как в гонадах (Canene-Adams, Erdman 2009), так и в других тканях.

Все эти данные свидетельствуют о том, что успешность усвоения (биодоступность) и транспорт каротиноидов зависят от их взаимодействия с

липидами. В результате существования различий в растворимости у разных каротиноидов и даже их изомеров, состав жиров пищи может определять количество и набор этих биохромов в организме. А уже затем то, куда и какие каротиноиды попадут, зависит от целенаправленного распределения по тканям липидов, в которых они накапливаются. Нельзя исключать и возможное существование дублирующих механизмов или даже отвечающих за избирательное распределение именно каротиноидов. Кроме того, на соотношение и состав абсорбируемых в перьях биохромов могут влиять процессы их трансформации, а также то, где и в какой степени они будут проходить.

Абсорбция каротиноидов в перьях. В зачатке пера формируются капельки липоидной субстанции с растворёнными в ней каротиноидами, которые доставляются туда ЛП по кровотоку. Они обнаруживаются в разных участках пульпы в течение всего процесса развития пера и встречаются среди первичных скоплений эпителиальных клеток, формирующих рамусы (Войткевич 1962). На начальном этапе вся пульпа состоит из однородной массы плотно упакованных клеток дермы. Однако по мере продолжения роста к вершине формируемого пера её ткань становится всё более рыхлой, межклеточные пространства шире, а кровеносные капилляры всё больше, пока, наконец, эта ткань не будет состоять из сети мелких разветвлённых клеток, соединённых друг с другом своими отростками и 2 или 3 более крупными капиллярами (Davies 1889). Получается, что все вещества, попавшие вместе с кровью в растущее перо, остаются в нём, даже если не используются для его формирования. Особенно, если для их транспорта необходимы определённые условия.

На первых стадиях ороговения дорзального участка каждого рамуса жировые капли исчезают, оставляя каротиноиды диспергированными в кератине (Lucas, Stettenheim 1972). Или иногда, как у снегирей и других вьюрков, они осаждаются в виде микроскопических частичек в клетках и межклеточных пространствах (Schereschewsky 1929; Desselberger 1930; Rawles 1960). Таким образом, при расходовании липидов на обеспечение интенсивного клеточного роста, каротиноиды, попав в растущее перо вместе с ними, в силу своей гидрофобности неизбежно остаются в пере без их переносчика.

Отложение каротиноидов происходит в той же последовательности, что и меланинов — от периферии эпителиального цилиндра к его центру. Каротиноиды поступают в фолликулы со структурной модификацией или без неё, и уже в ходе кератинизации становятся прочно связанными с белковыми нитями (Britton, Helliwell 2008). В тех участках пера, где в период дифференцировки его структуры накапливаются большие количества этих биохромов, клеточный материал рамусов получает преимущественную стимуляцию к росту в сравнении с клетками радиусов. Таким образом, участки бородок, окрашенные каротиноидами, оказывают

ся относительно более массивными (Войткевич 1962). Интересно, что на ранних этапах возникновения каротиноидной окраски у снегирей, эти биохромы абсорбируются почти во всех перьях птицы, что, скорее всего, зависит только от их концентрации в плазме крови и порога реакции тех участков эпителиальных тканей, в которых находятся формирующиеся перья. Лишь позднее, возможно уже в результате направленного отбора, начинают действовать механизмы дифференцированного размещения каротиноидов в отдельных участках оперения.

5.5.3. Влияние внешних факторов на поглощение каротиноидов

Чтобы поддерживать высокий уровень липидного обмена, от которого зависит поступление каротиноидов в организм, птица должна хорошо питаться. Было показано, что период полураспада каротиноидных пигментов в плазме крови ибисов *Eudocimus* составляет около 5 дней, что соответствует таковому для ЛВП (Trams 1969). Поскольку белки-носители имеют такой короткий период полураспада, птица должна вырабатывать их в большом количестве каждый день. Нетрудно представить, насколько широк спектр факторов, которые могут повлиять на этот процесс, включая питание и паразитов (Gray 1996; Hill 1996a; Badyaev, Hill 2000a; Hill 2002).

Птицы не могут синтезировать каротиноиды самостоятельно (Brush 1978), поэтому они должны получать их из еды. Поэтому окраска перьев, по крайней мере частично, зависит от состава пищи (Hill 1992; Hill 2002). Необходимость ежедневного или даже ежечасного доступа к каротиноидам может объяснить существование неоднородности окраски оперения на их основе (Hill 2002). Известно, что для того, чтобы перья росли практически без пигментации, достаточно всего 2 месяцев содержания шилоклювых дятлов *Colaptes auratus* перед линькой на диете с дефицитом каротиноидов (Test 1969). С другой стороны, было обнаружено, что на яркость окраски оперения влияет не только количество каротиноидов в рационе, но и сами условия питания. Так, самцы домовых чечевиц, получавшие избыток корма в условиях неволи, быстрее выращивали перья и становились ярче их диких сородичей (Hill, Montgomerie 1994). В противоположность этому, в других опытах при усилении обменных процессов, вызванных инъекциями экстракта щитовидной железы, у обыкновенных снегирей перья росли с более тусклой каротиноидной окраской (Schereschewsky 1929).

Если в первом случае такой эффект вполне объясним достатком всех веществ, необходимых для обеспечения обменных процессов (в частности транспорта каротиноидов), то в случае со снегирями всё было наоборот. Интенсификация обменных процессов, усугубляемая пищевым стрессом, сказывалась на катастрофическом снижении количества жи-

ров в организме. Если учесть, что для получения красной окраски оперения снегири используют трансформацию самого распространённого даже в их суррогатной пище ксантофилла (лютеин), то нарушения окраски могут объясняться лишь недостатком липидов или первоочередным их использованием в других тканях (Schereschewsky 1929). Возможно, полной депигментации не происходило только потому, что предоставляемый снегирям корм содержал большое количество жиров (конопля). С другой стороны, в таких условиях интенсификация обменных процессов может приводить и к увеличению использования каротиноидов в других клеточных процессах. В любом случае, изменение окраски может быть проявлением совместного действия многих факторов, однако из всех них липидный обмен играет, вероятно, самую важную роль.

Его значение, скорее всего, определяется именно участием жиров в транспорте каротиноидов, а не их ролью в обеспечении потребностей организма в энергии (Hill 2002). Это подтверждается и опытами по окрашиванию перьев домовой чечевицы кантаксантином, который откладывается в перьях в неизмененном виде без особых энергетических затрат. При этом яркую окраску всё равно получали лишь те птицы, которые не испытывали недостатка в корме (Hill 2002).

Даже когда доступ к пищевым ресурсам не ограничен, птицы часто демонстрируют значительные различия в каротиноидной окраске и по другим причинам (Hill 2014). Совместное употребление разных продуктов питания может влиять на степень усвоения этих биохромов: присутствие одних может её повышать, других – полностью ингибировать (Canene-Adams, Erdman 2009). Кроме того, когда с кормом поступает несколько каротиноидов одновременно, они, как можно предполагать, могут оказывать влияние на абсорбцию, метаболизм и транспорт друг друга (Van den Berg 1999). Такое взаимодействие между этими пигментами может быть связано с их конкуренцией за поглощение энтероцитами или за включение в ПМ (Canene-Adams, Erdman 2009).

Потребление птицами фруктов, содержащих большое количество каротиноидов, сильно изменяется в течение года (Hill 1995b; Deviche *et al.* 2008; Bascuñán *et al.* 2009). У домовой чечевицы оно достигает своего пика в период линьки. Такое изменение поведения является не просто ответом на появление ягод, а объясняется именно предпочтением птиц при выборе корма (Hill 2002). Получается, что вьюрки, используя семена в качестве основного источника питания, должны использовать сочные плоды и, возможно, другие продукты, чтобы получать достаточное количество каротиноидов во время линьки. Сезонная смена состава рациона уже довольно давно известна у многих птиц, но связь этого явления с целенаправленным поглощением каротиноидов лишь только предстоит определить (Hill 2002; Дольник 2015).

Установлено, что организм красных фламинго *Phoenicopterus ruber*

имеет способность превращать β -каротин в гидроксигликозилированные ксантофиллы, такие как астаксантин. Однако для окрашивания перьев фламинго с «большей готовностью используют» тот, что получают непосредственно из пищи (Fox, McBeth 1970). Возможно, что фламинго розовые не потому, что это для них адаптивно, а потому, что высокий уровень концентрации каротиноидов в их рационе в конечном итоге приводит к попаданию их в перья. Это происходит в результате какого-то физиологического механизма, функция которого не имеет ничего общего с формированием окраски (Savalli 1995), а избирательное поглощение оксикаротиноидов является результатом именно этого явления.

Увеличение в рационе певчих птиц ксантофиллов может быть вызвано не их стремлением «окрашивать перья», а, например, заражением кокцидиями (Eimeriidae, Coccidia), особенно во время острого периода этой болезни (Дольник 2015). Известно, что многие вьюрки страдают этим заболеванием (Hill 2002; Brown *et al.* 2010). Болеют не только взрослые птицы, эймерии ещё более патогенны для птенцов. Как и многие другие виды Carduelinae, снегири наиболее чувствительны к инфекционным заболеваниям в период смены пера (Newton 1966). Соответственно, сезонное увеличение потребления этих биохромов может быть для них жизненно важным.

Существует зависимость степени присутствия каротиноидов в тканях организма птиц от наличия у них и других инфекций. Так, при заражении эймериями или при хронических респираторных заболеваниях, уровень каротиноидов в крови домашних кур резко снижается (Goodwin 1984). Было изучено влияние различных патогенных организмов (например, паразитов крови из споровиков, вируса оспы, микоплазмоза, кокцидий и эктопаразитов, таких как блохи и клещи) на каротиноидную пигментацию и у других птиц (Hill 2002; Brawnner *et al.* 2000; McGraw, Hill 2000; Hõrak *et al.* 2004; Farmer *et al.* 2005; Giraudeau *et al.* 2014). Из них кокцидии оказывают самое сильное негативное влияние на окраску именно вьюрков. Их присутствие вызывает гиперплазию клеток кишечника (Allen 1987a, 1987b), препятствующую не только всасыванию каротиноидов, но также ингибирующую или подавляющую продукцию ЛВП на целых 30% (Allen 1987a). Повреждение кишечника сопровождается окислительным разрушением тканей слизистой оболочки, что подтверждается повышенной активностью ферментов и увеличением концентрации АФК во время инфекции. Заражение кокцидиями усиливает процессинг свободных радикалов в крови и гомогенате печени (Mézes, Balogh 2011). В свою очередь, всё это приводит к снижению в организме больной птицы количества антиоксидантов, в частности каротиноидов, используемых на борьбу с окислением.

Другие инфекции тоже могут истощать внутренние запасы каротиноидов, которые используются в борьбе с реакцией на них организма

(Tyczkowski *et al.* 1991; Blount, McGraw 2008). У чёрных дроздов *Turdus merula* иммунный ответ, вызванный инъекцией антигена, приводит к снижению окраски клюва. Это свидетельствует о том, что гуморальная иммунная активность истощает пул каротиноидов в организме (Faivre *et al.* 2003). Аналогичные результаты были получены для домовых чечевиц и крякв *Anas platyrhynchos* (McGraw, Ardia 2003; Peters *et al.* 2004). В свою очередь, глисты и другие кишечные паразиты могут конкурировать с хозяином за поглощение каротиноидов или нарушать нормальную деятельность пищеварительного тракта, тем самым снижая их биодоступность (Canene-Adams, Erdman 2009). Таким образом, увеличение потребления птицами корма с повышенным содержанием этих биохромов может быть компенсационным (профилактическим) ответом организма на их недостаток, особенно в период наибольшей потребности в них.

Кроме того, необходимо учитывать, что базовая физиология птиц сильно отличается от таковой у млекопитающих, а её изученность ещё очень далека от полного понимания прохождения большинства интересующих нас процессов (Scanes 2015; McWilliams *et al.* 2016). Множество из упомянутых выше гипотез основывается лишь на умозаключениях. Поэтому большинство из описанных физиологических действий каротиноидов, обнаруженных у одних птиц, могут по-разному выражаться у представителей других таксономических групп, отличаясь ответом на внешние и внутренние воздействия (Lozano 2001; McGraw 2005a; Tella *et al.* 2004; Olson, Owens 2005; Thomas *et al.* 2014).

5.5.4. Механизмы трансформации каротиноидов в организме птиц

Состав каротиноидов, абсорбируемых в тканях птиц, зависит от ряда условий. Таких, как состав рациона (Rock *et al.* 1992; Williams *et al.* 1998), кишечные эндопаразиты (Ruff, Fuller 1975), токсины (Osborne *et al.* 1982), пороги диффузии (Parker 1996), неодинаковое сродство связывания для разных типов липопротеинов (Roy *et al.* 2019), но в первую очередь, от уровня их потребления, условий транспорта и трансформации (Brush 1990). Как указывалось выше, одни из обнаруженных в перьях каротиноидов поступают в организм непосредственно с пищей, другие образуются в результате эндогенной модификации этих соединений.

Есть данные, что каротиноиды могут окисляться непосредственно в зачатке пера (Kritzler 1943; Brush 1978; Stradi 1998; Inouye 1999; McGraw 2004a; Gill 2007). Однако в то же время другие данные свидетельствуют о том, что их трансформация происходит в печени (Brush 1990; Del Val *et al.* 2009), а метаболиты доставляются в растущее перо с кровотоком. В любом случае всё, что происходит с каротиноидами от их поглощения до поступления в перья зависит от свойств каждого них, и уже соответ-

ственно им определяется их роль в этих процессах (Vershinin 1999; McGraw 2009). По одной гипотезе (Hill, Johnson 2012), все поступающие в организм каротиноиды вовлечены в процессы, изначально настроенные на получение соединений, являющихся предшественниками образования витамина А (β,β -каротин, β,ϵ -каротин, β -криптоксантин). Тем самым они целенаправленно отбираются из пищеварительного тракта для использования организмом. Но поскольку каротины плохо усваиваются (Johnson, Hill 2013), то в организм больше поступает «ненужных» в таком количестве ксантофиллов. Поэтому излишки этих веществ даже удаляются из организма выделительной системой, хотя для этого необходимы определённые энергетические затраты (Hill, Johnson 2012).

Однако некоторая часть ксантофиллов (лютеин, зеаксантин, β -криптоксантин) вовлекается в процесс расщепления провитаминов А и окисляется β -каротинкетотазой (Hill, Johnson 2012). Большинство данных свидетельствуют о том, что эти процессы происходят в энтероцитах печени у певчих птиц. Но кетотазы активируются только при умеренном стрессе и использовании высокого уровня энергии. Именно в таких условиях процессы, связанные с образованием витамина А, должны работать эффективно, обеспечивая необходимый контроль над многоэтапными высокоэнергетическими геномными и окислительно-восстановительными системами (Там же). При этом образуются красные пигменты, например, 3-гидрокси-эхиненон и адонирубин из β -криптоксантина.

С другой стороны, поступление в организм именно оксикаротиноидов избирательно и регулируется рядом процессов (Hill 2002). Таким образом, их количество заранее предопределено и нет никакого диссонанса в их избытке. Наличие в организме птиц именно ксантофиллов определяется основным функциональным назначением этих веществ, которое почему-то не учитывается большинством исследователей.

Перьевые фолликулы – это фабрики интенсивного формирования огромного количества клеточного материала, из которого состоят перья. Для его образования в больших объёмах необходимы основные структурные материалы, из которых состоят клетки. У птиц это не только белки, жиры и углеводы, но и каротиноиды, отвечающие за стабильность мембран клеток и их органелл, а также за транспорт различных веществ через них. Во вторую очередь эти вещества обеспечивают поддержание окислительно-восстановительного баланса (раздел 5.4.1), особенно в местах интенсивных обменных процессов, таких как растущее перо. Скорее всего, в результате участия именно в этих процессах каротиноиды могут трансформироваться непосредственно в перьевой фолликуле, абсорбируясь в более окисленном виде (Kritzler 1943; Brush 1978; Stradi 1998; Inouye 1999; McGraw 2004a; Gill 2007), что объясняет, почему канареечные ксантофиллы редко обнаруживаются в крови (McGraw *et al.* 2005). Известно, что пищевые каротиноиды и их производные исполь-

зуются в качестве антиоксидантов и в других тканях кожи, сетчатке и лимфоцитах. Именно это обеспечивает существование механизма их окисления задолго до начала использования их метаболитов в окраске перьев. Каротиноиды действительно способствуют гашению радикальных реакций в мембранах, в которых они находятся (Vershinin 1999; раздел 5.4.1). Концентрируясь во внешней и внутренней мембранах митохондрий многих типов клеток, они запускают различные антиоксидантные реакции, включая деполяризацию потенциала внутренней мембраны митохондрий. Деполяризация влияет на аккумуляцию митохондриями кальция, вследствие чего это может иметь определённый цитопротекторный эффект (Заводник 2016).

Чтобы усилить защиту и максимизировать эффективное производство АТФ, птицы развили универсальность комплексов переноса электронов дыхательной цепи (электрон-транспортная цепь – ЕТС) по сравнению с другими тетраподами (Johnson, Hill 2013; Hill 2014). Избыточные комплексы ЕТС птиц предназначены для удовлетворения мгновенных потребностей в энергии для таких действий, как активный полёт, а возможно и для поддержания высокой температуры тела и активного роста перьев. Основываясь на физическом расположении этих комплексов, представляется вероятным, что каротиноиды и убихиноны (*UQ*) могут в них заменять друг друга (Johnson, Hill 2013).

Как *UQ* (также известны как кофермент Q10, coenzyme Q10, coenzyme Q), так и каротиноиды выполняют разнообразные физиологические функции в организме. Они обнаруживаются почти во всех мембранах за пределами митохондрий и выполняют несколько уникальных и независимых функций в дополнение к антиоксидантной защите во всей внутриклеточной эндомембранной системе. Как и *UQ*, каротиноиды активно взаимодействуют с радикалами, охватывая широкий спектр анти- и прооксидантных свойств. Но, так как *UQ*, в отличие от каротиноидов, очень трудно усваиваются из пищи, то «избыточные» каротиноиды могут их замещать, выполняя их функции (Johnson, Hill 2013) и подвергаясь трансформации.

Выделение излишков ксантофиллов из организма также связано с тем, что при определённых условиях они проявляют окислительные свойства и могут выступать уже в качестве прооксидантов. Это подтверждает аргумент, что окисленные ксантофилы в больших количествах удаляются из митохондрий как отходы, откладываясь в секреторной системе клетки, где они этерифицируются и упаковываются в частицы или могут находиться в каплях масла (Johnson, Hill 2013).

Таким образом, производство декоративных признаков на основе каротиноидов фундаментально связано с жизненно важными клеточными процессами, необходимыми для функционирования организма (Vershinin 1999; Johnson, Hill 2013; Hill 2014), а формирующаяся на основе

этого окраска оперения является лишь «побочным эффектом» этих механизмов. Это подтверждают исследования генома птиц, в ходе которых был обнаружен ген, кодирующий разные модификации цитохрома *P450*. Этот фермент определяет уровень модификации пищевых каротиноидов в красные окисленные формы (Lopes *et al.* 2016; Mundy *et al.* 2016) и на высоких уровнях экспрессируется в коже и печени красноокрашенных птиц. При этом в норме он осуществляет свою «деятельность» только в сетчатке большинства птиц. Данный ген и его вариации принадлежат к семейству генов, играющих важную роль в детоксикации организма (Lopes *et al.* 2016).

Учитывая то, что перья считаются частью выделительной системы птиц (Лебедева 1999; Metcheva *et al.* 2006; Dumbacher *et al.* 2009; Sabat *et al.* 2015; Foth 2020), а необходимость сохранения их целостности между линьками определяется строением и химическим составом перьев, появление ксантофиллов в окраске было лишь делом времени. Однако это произошло значительно позже, чем для этих целей стали использоваться меланины, поэтому механизмы формирования липохромной окраски менее «отлажены» и обнаруживают большую изменчивость.

5.5.5. Особенности формирования схемохромной окраски перьев

Существует изменчивость структурной окраски оперения в зависимости от того, в каких условиях было сформировано перо. Рацион, характер питания, уровень обмена веществ, его суточные колебания, пол и возраст птицы, её здоровье, состав и количество гормонов – всё это непосредственно влияет на структуру пера (Keyser, Hill 1999; DesRochers 2009; Горецкая, Беме 2020). Современная теория предполагает, что состояние организма, уровень стресса и орнаментация связаны между собой запасами энергии. Условия определяют объём доступной энергии, необходимой как для формирования перьев, так и для функционирования организма в целом (Hill 2014).

Было обнаружено, что рост перьев во время линьки происходит значительно быстрее, если пищевые ресурсы в избытке (Hill, Montgomerie 1994). У таких птиц перья формируются более яркими и блестящими. Их структура развивается в полном объёме, в отличие от птиц, находящихся в условиях голодания (Griggio *et al.* 2009; Vágási *et al.* 2010) или перенесших тяжёлую болезнь.

В регулировании роста перьев участвуют гормоны. Например, секрет гипофиза необходим для их нормального роста (Войткевич 1962; Voitkevich 1966). Высокие концентрации кортикостерона тормозят рост перьев (Romero *et al.* 2005), приводят к изменению их микроструктуры, снижая прочность сцепления радиусов за счёт уменьшения количества полностью сформированных третьестепенных элементов (DesRochers *et*

al. 2009). Гидрокортизон и тироксин ускоряют кератинизацию клеток. Простагландины (*PGEj*), продукты их распада (*PGEj-278*) и эпидермальный фактор роста (*EGF*) способны блокировать развитие перьев и стимулировать кератинизацию (Gregg, Rogers 1986). Одним из основных мест воздействия стероидных и тиреоидных гормонов являются митохондрии. Поэтому их действие, например при стрессе, может быть обусловлено непосредственным влиянием на процессы клеточного дыхания (Hill 2014), внося изменения и на уровне транскрипции при синтезе белка (Gregg, Rogers 1986). Кроме того, тестостерон повышает уровень липопротеинов в крови, регулируя накопление и поступление каротиноидов в организм (Stoehr, Hill 2001; McGraw *et al.* 2006).

В то же время на рост перьев оказывает влияние и состав питательных веществ, поступающих в организм. Это незаменимые аминокислоты, макро- и микроэлементы, витамины. Например, при формировании перьев витамин А может противостоять кератинизации, а его производное – ретиноевая кислота – вызвать появление дополнительных перьев там, где обычно они не растут (Gregg, Rogers 1986).

Таким образом, одним из основных проявлений этих воздействий является изменчивость в дифференциации элементов пера, которые формируют его поверхность (пластинчатую часть) (раздел 2.3.2) и отвечают за схемохромную окраску. Индивидуальные вариации в степени проявления, распределения и величины таких участков в перьях изменяют их способность отражать, рассеивать или преломлять световые волны (раздел 5.1.3). В первую очередь меняется способность перьев отражать УФ. У снегирей это выражается в изменчивости блеска перьев. Одни птицы выглядят блестящими, другие более блёклыми, матовыми. Часто в норме эти различия наблюдаются у особей разного пола, под действием гормонов (Kimball, Ligon 1999; Kimball 2006). На структурном уровне эти особенности проявляются в толщине (плотности) губчатого слоя крючочков, ответственных за когерентное рассеяние света, и деталях их внутренней наноструктуры, таких как размер воздушных полостей (Shawkey *et al.* 2003b, 2006; Shawkey, D'Alba 2017).

Роль таких вариаций схемохромной окраски у снегирей ещё только предстоит определить. Однако учитывая особенности системы их цветового зрения, можно предположить, что уменьшение участия коротковолнового излучения в итоговой окраске их оперения может снизить привлекательность особи как потенциального полового партнёра, а соответственно, и её участие в размножении.

5.5.6. Роль внешних факторов в механизмах образования рисунка оперения снегирей

Характерной особенностью всех сложных рисунков пера является то, что они образуются при определяющем участии процессов меланоген-

неза (Chen *et al.* 2015; Galván *et al.* 2017). При этом функционирование пигментных клеток сочетается с рядом преобразований структуры пера.

Однородная окраска перьев связана с равномерной деятельностью меланоцитов или диффузией липохромов. Это получается, когда пигменты поступают определённым составом и концентрацией в течение всего времени развития пера. Скорость роста также является важным условием при образовании рисунка. Она изменяет характер отложения пигментов, если не соответствует их равномерному поступлению в растущее перо. Ускоренный рост вызывает градиентную окраску, а более насыщенный и плотный цвет появляется, когда его элементы формируются медленнее, чем производятся пигменты (Войткевич 1962).

Прерывистые рисунки образуются в результате стойких физиологических ритмов, устанавливающихся в процессе формирования перьевого фолликула. Даже в пределах одного пера может наблюдаться разная ритмика в пигментации обеих половин опахала, приводящая к асимметрии рисунка (Войткевич 1962).

Разная скорость роста отдельных частей пера при равномерном поступлении пигментов может также повлиять на однородность их распределения. Существуют такие фолликулы, где ритм осаждения пигментов совпадает, но размеры окрашиваемых ими полей оказываются не одинаковыми в связи с разной скоростью роста бородок. Очевидно, что в возникновении каждого конкретного рисунка участвует много условий, но трём из них отводится ведущая роль: периодичность в активизации меланоцитов, реактивность формирующихся частей и скорость их роста (Войткевич 1962).

Одновременная активация и равномерное проникновение меланофоров в область дифференцировки вызывает начало формирования ровной поперечной полосы на пере. Её ширина будет зависеть от продолжительности их активности. С поступлением новой партии меланофоров или возобновлением их работы на пере будет формироваться следующая полоса (Войткевич 1962).

На эти процессы могут оказывать влияние физиологические ритмы организма, связанные, например, с суточными циклами (раздел 5.1.3). Считается, что ритмичность или неравномерность в деятельности меланофоров может достигаться только путём подавления их функции на определённый период или в определённом участке дифференциации (Войткевич 1962). Локальные изменения порога реакции эпителиальной ткани в определённой области молодого пера обуславливают образование другого рисунка (Войткевич 1962). Меланины могут откладываться одинаковым составом во все элементы пера или некоторые из них могут заполняться меланинами разных типов.

Рост пера, являясь причиной начала деятельности меланофоров (Войткевич 1962), может быть значительно интенсивнее только запус-

кающихся процессов синтеза пигментов. В результате этого меланины поступают в перо в низкой концентрации (взрослые особи) или редуцированным составом (у молодых). Это приводит к тому, что у большинства вьюрков на вершинах перьев формируется своеобразная каёмка, отличающаяся окраской от остальной части пера.

В особенностях распределения пигментов в пере довольно трудно разобраться без специальных анализов (Schereschewsky 1929). Тем не менее, при рассмотрении большой выборки перьев разных видов снегирей и знании состава их пигментов, можно обнаружить, что орнамент формируется путём наложения друг на друга трёх «матриц», каждая из которых характерна только для своей группы биоохромов: эумеланинов, феомеланинов и каротиноидов. Каждой матрице (особому типу рисунка пера, составляемого одной группой однородных пигментов) соответствует свой ритм осаждения красящего вещества, регулируемый отдельным механизмом. С учётом того, что меланины откладываются единым путём, вероятно, существует две регуляторные «программы» процесса их поступления в перья. Первая отвечает за распределение меланинов в пере, а вторая – за количество их отложения и уровень синтеза компонентов (состав).

Во многих случаях границы рисунков, создаваемых каждым типом пигментов, довольно сложно обнаружить визуально. Процессы абсорбции меланинов тесно связаны друг с другом, поэтому можно различать лишь участки с доминирующим присутствием одного из них. Но если переделы эумеланиновой окраски (чёрной, темно-коричневой) более или менее определимы, то границы присутствия феомеланинов весьма условны. При низких концентрациях каротиноидная и феомеланиновая окраски у снегирей могут быть практически неразличимы, особенно когда эти биоохромы находятся в смешенном состоянии. Тем не менее, несмотря на все трудности, при определённых условиях можно отследить рисунок, формируемый каждой матрицей. Это возможно при нарушениях пигментации, когда они не совпадают друг с другом.

Возможность такой изменчивости связана с тем, что из одних и тех же фолликул могут образовываться перья с разным рисунком (Войткевич 1962). В зачатке пера нет предопределённости его формы и типа окраски. Они определяются конкретной программой активации генов, регулирующих процесс их формирования, запускаемой лишь при определённых условиях. У многих видов птиц изменение рисунка оперения после очередной линьки носит закономерный характер. Эти явления лежат в основе возрастных, сезонных и половых различий. Изменение свойств перьевого фолликула, наступающее в результате физиологических изменений организма, приурочивается к определенному времени. У многих птиц, как и у снегирей, смена гнездового (ювенильного) наряда завершается развитием новой окраски. Если же рост перьевых зачат-

ков начинается до наступления линьки, то образуются перья с комбинированным рисунком. Верхняя их часть несет признаки ювентильной окраски, нижняя – новой, окончательной.

В ряде случаев изменение общего рисунка или интенсивности окраски может происходить вне периода линьки в результате обнашивания периферических частей опахал перьев (Keeler 1893; Brush, Power 1976). Это касается и изменения цветности, связанной с разложением дополнительных пигментов и деградацией структурных компонентов пера.

В течение индивидуального развития птицы рисунок перьевого покрова, как правило, усложняется. Это, в известной мере отражает историческую последовательность в формировании орнамента оперения, в которой однотонная буровато-охристая окраска постепенно заменялась яркой, цветной (Войткевич 1962). Это довольно наглядно демонстрируют снегири разнообразием рисунков оперения среди видов рода, которое позволяет отследить этапы его формирования.

Кроме того, комплексное (экосистемное) воздействие внешних факторов на регулирующие системы организмов разных видов птиц (Деметьев 1941) может быть одинаковым в одних климатических условиях. Сочетание в первую очередь диапазона температуры воздуха, продолжительности дня и особенностей питания является причиной географических изменений в окраске оперения. Оно определяет характер и интенсивность окислительных процессов и регуляторных механизмов в организме как у снегирей, так и других птиц, отражаясь на уровне меланогенеза (McGraw 2007) и каротиноидной окраски (Stoehr, Hill 2001).

Существенным фактором для нормального прохождения меланогенеза является присутствие в диете ряда аминокислот, особенно тирозина. Рацион с отсутствием редких аминокислот, например у снегирей, приводит иногда к частичному или полному отсутствию меланинов в полётных перьях. Уровень активности тирозиназы, зависящий от интенсивности обменных процессов, определяет пределы синтеза разных типов меланинов в зачатке пера, а также вызывает изменчивость рисунка оперения (Войткевич 1962; Ларионов 1928; Schereschewsky 1929).

Для нормального окрашивания перьев важно наличие в рационе витаминов, макро- и микроэлементов, доступность витамина В₁, рибофлавина и фенилаланина (McGraw 2007; McGraw 2011). Наличие цинка в пище птиц улучшает поглощение каротиноидов. Витамины Е, В₁₂ и некоторые другие антиоксиданты улучшают пигментацию (Goodwin 1984), а потребление с пищей глутаматов, лицина или нитратов, наоборот, снижает уровень содержания каротиноидов в тканях.

Индивидуальные предпочтения при формировании рациона, а также географическая изменчивость соотношения и состава кормовых растений отражаются в индивидуальных и популяционных различиях каротиноидной окраски у снегирей. Особенности рациона являются при-

чиной замены одного каротиноида другим, выпадению части пигментов из обычного их набора или снижению их общей концентрации (Goodwin 1984; Stradi *et al.* 2001). Оттенок цветного оперения может зависеть и от распределения биоцветов в элементах пера (Gill 2007) (в отношении снегирей см. раздел 4.2.2).

Получается, что удачность прохождения процессов формирования перьевого покрова, запускаемых под контролем определённого набора генов, может зависеть от множества внешних и внутренних факторов. В результате в той или иной мере их действие отражается на характере структуры и окраски перьев. Однако естественный отбор может действовать в направлении уменьшения такой зависимости. Как правило, для этого необходимо только время или «удачно подобранный» пигмент. Меланиновая окраска почти у всех птиц, как и цветная у попугаев (пситтакофульвиновая), мало зависит от колебаний внешних факторов и практически не меняется в условиях неволи.

Хотя яркие цвета могут быть выгодными для самца, но если они не зависят от его приспособленности и опыта, то их значение будет значительно меньше, чем принято считать. Большинство видов снегирей имеют минимальные половые различия и великолепно обходятся без яркой окраски несмотря на то, что механизмы формирования такого оперения были у их предков или ближайших родственников. Все попытки получить дополнительные преимущества от каротиноидной окраски у снегирей мало чем отличаются от таковых у большинства других вьюрков. Однако, по сути, лишь небольшой группе полувидов удалось то, чего не получилось у других *Carduelinae*. Только самцы обыкновенного снегиря имеют независимые от динамики внешних условий механизмы формирования каротиноидной окраски оперения. Однообразие расцветки не позволяет визуально оценивать их потенциальные качества и возможности.

По сути, у снегирей такая окраска полезна только для видовой идентификации, хотя она и формируется с учётом предпочтений и спектральной «настройки» системы цветового зрения самок. Она может безболезненно теряться или снова появляться в ходе филогенеза у представителей данного рода вьюрков. Тогда как для выбора партнёра они руководствуются более качественной и проверенной многими поколениями информацией, которую предоставляют вокализация и демонстративное поведение.

В результате всего вышеизложенного получается, что в противоположность утверждению Д.Хилла, для многих исследователей не «совершенно очевидно, что каротиноидная окраска возникла под давлением интенсивного полового отбора, ставшего причиной развития физиологических механизмов», которые формируют «отображение различных орнаментов в оперении птиц» (Hill 2002). Скорее, можно утверждать,

что уже существовавшие для других целей механизмы были адаптированы к их использованию в окрашивании перьев. Возможно, поэтому, как сожалел Д.Хилл, «ни один физиолог не рассматривал пигментацию оперения птиц с такой эволюционной точки зрения».

Л и т е р а т у р а

- Бабенко В.Г., Фадеева Е.О. 2015. Особенности тонкого строения пера курообразных (Galliformes) в контексте проблемы таксономической идентификации птиц // *Вестн. Моск. городского пед. ун-та* 1 (17): 40-46.
- Бианки В.Л. 1907. Ревизия форм рода *Pyrrhula*, сем. Fringillidae, их филогенез и географическое распространение // *Изв. Акад. наук* 25, 3: 159-198.
- Богданов А.П. 1858. *Цветность пера птиц: биологический очерк*. М.: 1-128. (2-е изд., М., 2012).
- Бутурлин С.А. 1941. Анатомический очерк // *Полный определитель птиц СССР*. М., 5: 171-241.
- Валуев В.А., Галиева Л.Ф. 2009. Определение уток по маховым перьям // *Вест. ОГУ* 6: 93-95.
- Венгеров П.Д. 2001. *Экологические закономерности изменчивости и корреляции морфологических структур птиц*. Воронеж: 1-248.
- Войткевич А.А. 1962. *Перо птицы: морфология, развитие, линька и нейро-гормональная регуляция*. М.: 1-288.
- Горецкая М.Я., Бёме И.Р. 2020. Тестостерон в регуляции различных аспектов поведения и физиологии птиц // *Зоол. журн.* 99, 12: 1415-1423.
- Гулевская В.В. 2015. Судебная экспертиза дикой флоры и фауны – новое направление судебно-экспертной деятельности СЭУ Минюста России // *Теория и практика судебной экспертизы* 1 (37): 52-55.
- Дзержинский Ф.Я. 2005. *Сравнительная анатомия позвоночных животных*. Изд. 2-е, переработ. и доп. М.: 1-304.
- Дольник О.В. 2015. *Terra incognita: влияние низкопатогенных паразитов на поведение птиц* // *Энергетика и годовые циклы птиц*. М.: 117-118.
- Заводник И.Б. 2016. Митохондрии, кальциевый гомеостаз и кальциевая сигнализация // *Биомед. хим.* 62, 3: 311-317. DOI: 10.18097/PBMC20166203311.
- Ивушкин В.Е. 2000. Особенности морфологии снегирей России // *Тр. биол.-почв. ф-та Иркут. ун-та* 2: 88-95.
- Ивушкин В.Е. 2015. Род *Pyrrhula* Brisson, 1760: состав, распространение и особенности экологии // *Рус. орнитол. журн.* 24 (1143): 1679-1738.
- Ильичёв В.Д., Карташев Н.Н., Шилов И.Л. 1982. *Общая орнитология*. М.: 1-464.
- Ильяшенко В.Ю. 2015. *Птерилография птенцов птиц мира: гоацинообразные, туракообразные, кукушкообразные, стрижеобразные, птицы-мыши, трогонообразные, ракшеобразные, птицы-носороги, дятлообразные, воробьинообразные*. М.: 1-292.
- Кошелев А.И., Винтер С.В., Митяй И.С. и др. 1995. *Атлас-определитель видовой принадлежности птиц по их макро- и микроструктурным фрагментам: практическое руководство*. М.: 1-110.
- Ларионов В.Ф. 1928. О влиянии питания на окраску у *Pyrrhula pyrrhula* // *Тр. лаб. эксперимент. биол. Моск. Зоопарка* 4: 69-87.
- Лебедева Н.В. 1999. *Экотоксикология и биогеохимия географических популяций птиц*. М.: 1-199.
- Силаева О.Л. 2008. Определение таксономической принадлежности птицы по одиночным перьям и их останкам // *Успехи соврем. биол.* 28, 2: 208-222.
- Силаева О.Л., Вараксин А.Н. 2019. Филогенетическое значение микроструктурных признаков пера // *Международный научно-исследовательский журнал* 8 (86): 43-50. DOI: 10.23670/IRJ.2019.86.8.006.

- Силаева О.Л., Горохова Ю.А. 2017. Дополнительные пуховые образования пера у птиц отряда Ржанкообразных (Charadriiformes) // *Международный научно-исследовательский журнал* **3** (57): 20-26. DOI: 10.23670/IRJ.2017.57.042.
- Силаева О.Л., Ильичёв В.Д., Чернова О.Ф. 2012. *Определитель птиц по перу и его фрагментам. Отряд Воробьинообразные (Passeriformes), Семейство Врановые (Corvidae)*. Саарбрюкен: 1-316.
- Силаева О.Л., Ильичёв В.Д., Чернова О.Ф., Вараксин А.Н. 2013. *Определитель птиц по перу и его фрагментам. Отряды: Курообразные (Galliformes), Голубеобразные (Columbiformes), Рябкообразные (Pterocletiformes)*. М.: 1-120.
- Фадеева Е.О. 2013. Особенности тонкого строения дефинитивного контурного пера совообразных (Strigiformes) // *Вестн. ТГУ* **18**, 3: 831-834.
- Фадеева Е.О. 2014. Особенности микроструктуры контурного пера двух представителей рода *Buteo* (*Buteo lagopus*, *Buteo buteo*) // *Вестн. Моск. городского пед. ун-та* **1** (13): 52-59.
- Фадеева Е.О. 2015. Особенности микроструктуры первостепенного махового пера галки (*Corvus monedula*) // *Вестн. Моск. городского пед. ун-та* **1** (17): 47-52.
- Фадеева Е.О. 2018. Микроструктура махового пера сороки (*Pica pica*) // *Вестн. Моск. городского пед. ун-та* **1** (29): 26-34.
- Фадеева Е.О., Бабенко В.Г. 2012. Особенности микроструктуры первостепенного махового пера орлана-белохвоста // *Тр. 6-й Международ. конф. по соколообразным и совам Северной Евразии*. Кривой Рог: 54-60.
- Фадеева Е.О., Бабенко В.Г. 2016а. Микроструктура махового пера обыкновенной сипухи *Tyto alba* (Scopoli, 1769) // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **121**, 6: 18-24.
- Фадеева Е.О., Бабенко В.Г. 2016б. Особенности микроструктуры дефинитивного контурного пера четырёх видов врановых (Corvidae) // *Вестн. Моск. городского пед. ун-та* **4** (24): 9-18.
- Фадеева Е.О., Бабенко В.Г. 2017. Возможности диагностики редких видов соколов рода *Falco* по микроструктуре первостепенных маховых перьев // *Теория и практика судебной экспертизы* **12**, 3: 97-104.
- Цвельх А.Н. 1983. Форма вершины крыла птиц и её оценка // *Вестн. зоол.* **6**: 54-58.
- Чернова О.Ф. 2018. Проблема возникновения кожных дериватов в эволюции амниот. Кожные придатки – чешуя, перо, волос // *Рус. орнитол. журн.* **27** (1696): 5623-5662.
- Чернова О.Ф., Ильяшенко В.Ю., Перфилова Т.В. 2004. *Архитектоника перьев и её диагностическое значение: теоретические основы современных методов экспертного исследования (справочное пособие для экспертов, следователей и судей)*. М.: 1-71.
- Чернова О.Ф., Фадеева Е.О., Ильяшенко В.Ю. 2015. Сканирующая электронная микроскопия архитектуры радужных перьев иглохвостого стрижа (*Hirundapus caudacutus*, Apodidae, Aves) // *Докл. РАН* **464**, 2: 247-251. DOI: 10.7868/S0869565215260278.
- Шульпин Л.М. 1940. *Орнитология: строение, жизнь и классификация птиц*. Л.: 1-555.
- Alibardi L. 2009. Molding and carving cell surfaces: the joke of a fold and the origin and evolution of feathers // *Functional Surfaces in Biology: Little Structures with Big Effects*. Dordrecht, **1**: 163-186. DOI: 10.1007/978-1-4020-6697-9_10.
- Alibardi L. 2016. Review: cornification, morphogenesis and evolution of feathers // *Protoplasma* **254**, 3: 1259-1281. DOI: 10.1007/s00709-016-1019-2.
- Allen P.C. 1987a. Effect of *Eimeria acervulina* infection on chick (*Gallus domesticus*) high density lipoprotein composition // *Comp. Biochem. Physiol.* **87B**: 313-319. DOI: 10.1016/0305-0491(87)90145-3.
- Allen P.C. 1987b. Physiological response of chicken gut tissue to coccidial infection: comparative effects of *Eimeria acervulina* and *Eimeria mitis* on mucosa mass, carotenoid content, and brush border enzyme activity // *Poultry Sci.* **66**: 1306-1315. DOI: 10.3382/ps.0661306.
- Alonso-Álvarez C., Pérez-Rodríguez L., Ferrero M.E. et al. 2012. Adjustment of female reproductive investment according to male carotenoid-based ornamentation in a gallinaceous bird // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* **66**, 5: 731-742. DOI: 10.1007/s00265-012-1321-8.

- Andersson M. 1983. On the functions of conspicuous seasonal plumages in birds // *Anim. Behav.* **31**, 4: 1262-1264. DOI: 10.1016/s0003-3472(83)80037-2.
- Astbury W.T., Beighton E. 1961. Structure of feather keratin // *Nature* **191** (4784): 171-173. DOI: 10.1038/191171b0.
- Averill C.K. 1923. Black wing-tips // *Condor* **25**: 57-59. DOI: 10.2307/1362901.
- Badyaev A.V., Hill G.E. 2000a. Evolution of sexual dichromatism: Contribution of carotenoid- versus melanin-based plumage coloration // *Biol. J. Linn. Soc.* **69**: 153-172. DOI: 10.1006/bijl.1999.0350.
- Barrowclough G.F., Sibley F.C. 1980. Feather pigmentation and abrasion: test of a hypothesis // *Auk* **97**: 881-883. DOI: 10.1093/auk/97.4.881.
- Bascuñán A.L., Tourville E.A., Toomey M.B., McGraw K.J. 2009. Food color preferences of molting House Finches (*Carpodacus mexicanus*) in relation to sex and plumage coloration // *Ethology* **115**: 1066-1073. DOI: 10.1111/j.1439-0310.2009.01697.x.
- Baudinette R., Loveridge J., Wilson K. *et al.* 1976. Heat loss from feet of herring gulls at rest and during flight // *Amer. J. Physiol.-Legacy Content* **230**, 4: 920-924. DOI: 10.1152/ajplegacy.1976.230.4.920.
- Bennett A.T.D., Cuthill I.C. 1994. Ultraviolet vision in birds: what is its function? // *Vision Res.* **34**, 11: 1471-1478. DOI: 10.1016/0042-6989(94)90149-x.
- Birkhead T. 2012. *Bird sense: what it's like to be a bird*. New York: 1-210.
- Bleiweiss R. 2014. Physical alignments between plumage carotenoid spectra and cone sensitivities in ultraviolet-sensitive (UVS) birds (Passerida: Passeriformes) // *Evol. Biol.* **41**, 3: 404-424. DOI: 10.1007/s11692-014-9273-8.
- Blount J.D., McGraw K.J. 2008. Signal functions of carotenoid colouration // *Carotenoids: Natural Functions*. Basel, 4: 213-236. DOI: 10.1007/978-3-7643-7499-0_11.
- Bogdanow A. 1856. Note sur le pigment des plumes d'oiseaux // *Bull. de la Société impériale des naturalistes de Moscou* **29**: 459-462.
- Bogdanow A. 1858. Etudes sur les causes de la coloration des oiseaux // *Revue et magasin de zoologie pure et appliquée*. Ser. 2. **10**: 180-181.
- Bonser R.H.C. 1996a. Comparative mechanics of bill, claw and feather keratin in the Common Starling *Sturnus vulgaris* // *J. Avian Biol.* **27**, 2: 175-177. DOI: 10.2307/3677149.
- Bonser R.H.C. 1996b. The mechanical properties of feather keratin // *J. Zool.* **239**: 477-484. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1996.tb05937.x.
- Borowsky R. 1981. Tailspots of xiphophorus and the evolution of conspicuous polymorphism // *Evolution* **35**, 2: 345. DOI: 10.2307/2407843.
- Bostwick K. 2016. Feathers and plumages // *Cornell Lab. of Ornithology Handbook of Bird Biology*. Chichester: 101-148.
- Bowmaker J.K., Hunt D.M. 1999. Molecular biology of photoreceptor spectral sensitivity // *Adaptive Mechanisms in the Ecology of Vision*. Dordrecht: 439-462. DOI: 10.1007/978-94-017-0619-3.
- Brawner W.R. III, Hill G.E., Sundermann C.A. 2000. Effects of coccidial and mycoplasmal infections on carotenoid-based plumage pigmentation in male House Finches // *Auk* **117**, 4: 952-963. DOI: 10.1093/auk/117.4.952.
- Britton G. 2008. Functions of intact carotenoids // *Carotenoids: Natural Functions*. Basel, 4: 189-212. DOI: 10.1007/978-3-7643-7499-0_10.
- Britton G., Helliwell J.R. 2008. Carotenoid-protein interactions // *Carotenoids: Natural Functions*. Basel, 4: 99-118. DOI: 10.1007/978-3-7643-7499-0_6.
- Britton G., Liaaen-Jensen S., Pfander H. (Eds.) 2004. *Carotenoids: Handbook*. Basel: 1-645. DOI: 10.1007/978-3-0348-7836-4.
- Britton G., Liaaen-Jensen S., Pfander H. 2008. Special molecules, special properties // *Carotenoids: Natural Functions*. Basel, 4: 1-6. DOI: 10.1007/978-3-7643-7499-0_1.
- Brodin A. 1993. Radio-ptilochronology-tracing radioactively labeled food in feathers // *Ornis scand.* **24**: 167-173. DOI: 10.2307/3676732.

- Brom T.G. 1984. Microscopic identification of feathers in order to improve birdstrike statistics // *Proc. Wildlife Hazards to Aircraft Conference and Training Workshop*. Washington: 107-119.
- Brom T.G. 1986. Microscopic identification of feathers and feather fragments of Palearctic birds // *Bijdragen tot de Dierkunde* **56**, 2: 181-204. DOI: 10.1163/26660644-05602001.
- Brown M.A., Ball S.J., Snow K.R. 2010. Coccidian parasites of British wild birds // *J. Nat. Hist.* **44** (43-44): 2669-2691. DOI: 10.1080/00222933.2010.501531.
- Brush A.H. 1965. The structure and pigmentation of the feather tips of the Scaled Cuckoo (*Lepidogrammus cumingi*) // *Auk* **82**, 2: 155-160. DOI: 10.2307/4082930.
- Brush A.H. 1981. Carotenoids in wild and captive birds // *Carotenoids as Colorants and Vitamin A Precursors*. New York: 539-562. DOI: 10.1016/B978-0-12-082850-0.50012-3.
- Brush A.H. 1978. Avian pigmentation // *Chemical Zoology (Aves)*. New York, **10**: 141-161.
- Brush A.H. 1983. Self-assembly of avian ϕ -keratins // *J. Protein Chem.* **2**, 1: 63-75. DOI: 10.1007/bf01025168.
- Brush A.H. 1990. Metabolism of carotenoid pigments in birds // *FASEB Journal* **4**, 12: 2969-2977. DOI: 10.1096/fasebj.4.12.2394316.
- Brush A.H. 1996. On the origin of feathers // *J. Evol. Biol.* **9**, 2: 131-142. DOI: 10.1046/j.1420-9101.1996.9020131.x.
- Brush A.H., Allen K. 1963. Astaxanthin in the Cedar Waxwing // *Science* **142** (3588): 47-48. DOI: 10.1126/science.142.3588.47.
- Brush A.H., Power D.M. 1976. House Finch pigmentation: carotenoid metabolism and the effect of diet // *Auk* **93**: 725-739. DOI: 10.1093/auk/93.4.725.
- Brush A.H., Siefried H. 1968. Pigmentation and feather structure in genetic variants of the Gouldian Finch, *Poephila gouldiae* // *Auk* **85**, 3: 416-430. DOI: 10.2307/4083290.
- Burkhardt D. 1982. Birds, berries and UV // *Naturwissenschaften* **69**, 4: 153-157. DOI: 10.1007/bf00364887.
- Burkhardt D. 1989. UV vision: a bird's eye view of feathers // *J. Comp. Physiol. A* **164**, 6: 787-796. DOI: 10.1007/bf00616750.
- Burkhardt D., Maier E. 1989. The spectral sensitivity of a passerine bird is highest in the UV // *Naturwissenschaften* **76**, 2: 82-83. DOI: 10.1007/bf00396716.
- Burt E.H. 1979. Tips on wings and other things // *The Behavioral Significance of Color*. New York: 75-110.
- Burt E.H.Jr. 1986. An analysis of physical, physiological, and optical aspects of avian coloration with emphasis on wood-warblers // *Ornithol. Monogr.* **38**: 1-126. DOI: 10.2307/40166782.
- Burt E.H. Jr., Ichida J.M. 1999. Occurrence of feather-degrading bacilli in the plumage of birds // *Auk* **116**: 364-372. DOI: 10.2307/4089371.
- Burt E.H. Jr., Ichida J.M. 2004. Gloger's rule, featherdegrading bacteria, and color variation among Song Sparrows // *Condor* **106**: 681-685. DOI: 10.1093/condor/106.3.681.
- Burt E.H. Jr., Schroeder M.R., Smith L.A. et al. 2011. Colourful parrot feathers resist bacterial degradation // *Biol. Lett.* **7**: 214-216. DOI: 10.1098/rsbl.2010.0716.
- Butcher G.S., Rohwer S. 1989. The evolution of conspicuous and distinctive coloration for communication in birds // *Current Ornithol.* **6**: 51-108. DOI: 10.1007/978-1-4757-9918-7_2.
- Buyse J., Decuypere E. 2015. Adipose tissue and lipid metabolism // *Sturkie's Avian Physiology*. Amsterdam, Boston, Heidelberg, London, New York, Oxford, Paris, San Diego, San Francisco, Singapore, Sydney, Tokyo: 443-453.
- Canene-Adams K., Erdman J.W. Jr 2009. Absorption, transport, distribution in tissues and bioavailability // *Carotenoids: Nutrition and Health*. Basel, **5**: 115-148. DOI: 10.1007/978-3-7643-7501-0_7.
- Cantarero A., Alonso-Alvarez C. 2017. Mitochondria-targeted molecules determine the redness of the zebra finch bill // *Biol. Lett.* **13**, 10: 1-4. DOI: 10.1098/rsbl.2017.0455.
- Carbonell R., Tellería J.L. 1999. Feather traits and ptilochronology as indicators of stress in Iberian Blackcaps *Sylvia atricapilla* // *Bird Study* **46**, 2: 243-248. DOI: 10.1080/00063659909461136.

- Chandler A.C. 1916. A study of the structure of feathers, with reference to their taxonomic significance // *Univ. California publ. in Zoology* **13**, 11: 243-446. DOI: 10.5962/bhl.title.15062.
- Chappell M.A. 1980. Thermal energetics of chicks of arctic-breeding shorebirds // *Comp. Biochem. and Physiol. A* **65**, 3: 311-317. DOI: 10.1016/0300-9629(80)90034-1.
- Chavez J., Kelber A., Vorobyev M., Lind O. 2014. Unexpectedly low UV-sensitivity in a bird, the budgerigar // *Biol. Lett.* **10**, 11: 1-4. DOI: 10.1098/rsbl.2014.0670.
- Chen C. (ed.) 2015. *Pigments in Fruits and Vegetables: Genomics and Dietetics*. New York: 1-277. DOI: 10.1007/978-1-4939-2356-4.
- Chen C.F., Foley J., Tang P.C. *et al.* 2015. Development, regeneration, and evolution of feathers // *Annu. Rev. Anim. Biosci.* **3**: 169-195. DOI: 10.1146/annurev-animal-022513-114127.
- Chen D., Collins J., Goldsmith T. 1984. The ultraviolet receptor of bird retinas // *Science* **225** (4659): 337-340. DOI: 10.1126/science.6740315.
- Chen D.-M., Goldsmith T.H. 1986. Four spectral classes of cone in the retinas of birds // *J. Comp. Physiol. A* **159**, 4: 473-479. DOI: 10.1007/bf00604167.
- Chenxi J., Yuehua S. 2008. Nests, eggs, and incubation behavior of Grey-headed Bullfinch (*Pyrrhula erythaca*) // *Wilson J. Ornithol.* **120**, 4: 874-878. DOI: 10.1676/07-139.1.
- Chernova O.F. 2005. Polymorphism of the architectonics of definitive contour feathers // *Doklady Biological Sciences* **405**, 1/6: 437-442. DOI: 10.1007/s10630-005-0159-x.
- Chew B.P., Park J.S. 2009. The immune system // *Carotenoids: Nutrition and Health*. Basel, Boston, Berlin, **5**: 363-382. DOI: 10.1007/978-3-7643-7501-0_17.
- Clark G.A.Jr. 1993. Integumentum commune // *Nuttall Ornithol. Club Publ.* **23**: 7-44.
- Cott H.B. 1957. *Adaptive Coloration in Animals*. London: 1-508. <https://ufdc.ufl.edu/AA00062319/00001/1j>.
- Cuthill I.C., Allen W.L., Arbuckle K. *et al.* 2017. The biology of color // *Science* **357** (6350): 1-7. DOI: 10.1126/science.aan0221.
- Cuthill I.C., Partridge J.C., Bennett A.T.D. *et al.* 2000. Ultraviolet vision in birds // *Advances in the Study of Behavior* **29**: 159-214. DOI: 10.1016/s0065-3454(08)60105-9.
- Danforth C.H. 1958. *Gallus sonnerati* and the domestic fowl // *J. Heredity* **49**, 4: 167-170. DOI: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a106797.
- Das D., Wilkie S.E., Hunt D.M., Bowmaker J.K. 1999. Visual pigments and oil droplets in the retina of a passerine bird, the canary *Serinus canaria*: microspectrophotometry and opsin sequences // *Vision Research* **39**, 17: 2801-2815. DOI: 10.1016/s0042-6989(99) 00023-1.
- Davies H.R. 1889. Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integumentgebilden // *Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte* **15**, 4: 560-645.
- Dawson A. 2015. Avian molting // *Sturkie's Avian Physiology*. Amsterdam, Boston, Heidelberg, London, New York, Oxford, Paris, San Diego, San Francisco, Singapore, Sydney, Tokyo: 907-918.
- Day B.J., Batinic-Haberle I., Crapo J.D. 1999. Metalloporphyrins are potent inhibitors of lipid peroxidation // *Free Radical Biology and Medicine* **26**, 730-736. DOI: 10.1016/S0891-5849(98)00261-5.
- Deighton T., Hutchinson J.C.D. 1940. Studies on the metabolism of fowls: II. The effect of activity on metabolism // *J. Agricult. Sci.* **30**, 1: 141-157. DOI: 10.1017/s0021859600047845.
- Del Val E., Senar J.C., Garrido-Fernández J. *et al.* 2009. The liver but not the skin is the site for conversion of a red carotenoid in a passerine bird // *Naturwissenschaften* **96**, 7: 797-801. DOI: 10.1007/s00114-009-0534-9.
- DesRochers D.W., Reed J.M., Awerman J. *et al.* 2009. Exogenous and endogenous corticosterone alter feather quality // *Comp. Biochem. and Physiol. A* **152**: 46-52. DOI: 10.1016/j.cbpa.2008.08.034.
- Desselberger H. 1930. Ueber das Lipochrom der Vogelfeder // *J. Ornithol.* **78**, 3: 328-376. DOI: 10.1007/bf01953327.

- Deviche P., McGraw K.J., Underwood J. 2008. Season-, sex-, and age-specific accumulation of plasma carotenoid pigments in free-ranging white-winged crossbills *Loxia leucoptera* // *J. Avian Biol.* **39**: 283-292. DOI: 10.1111/j.0908-8857.2008.04164.x.
- Douglas R.H., Cronin T.W. 2016. Visual matched filtering in vertebrates // *The Ecology of Animal Senses: Matched Filters for Economical Sensing*. Heidelberg, New York, Dordrecht, London: 169-203. DOI: 10.1007/978-3-319-25492-0_7.
- Dove C.J. 1997. Quantification of microscopic feather characters used in the identification of North American plovers // *Condor* **99**, 1: 47-57. DOI: 10.2307/1370223.
- Dove C.J. 2000. A descriptive and phylogenetic analysis of plumulaceous feather characters in Charadriiformes // *Ornithol. Monogr.* **51**: 1-163. DOI: 10.2307/40166844.
- Dove C.J., Koch S.L. 2010. Microscopy of feathers: a practical guide for forensic feather identification // *Jastee* 1, 1: 15-61.
- Dove C.J., Koch S.L. 2011. Microscopy of feathers: a practical guide for forensic feather identification // *Microscope* **59**, 2: 51-71.
- Ducrest A.-L., Keller L., Roulin A. 2008. Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes // *Trends in Ecology and Evolution* **23**, 9: 502-510. DOI: 10.1016/j.tree.2008.06.001.
- Duggan S., Rait C., Platt A., Gieseg S.P. 2002. Protein and thiol oxidation in cells exposed to peroxy radicals is inhibited by the macrophage synthesized pterin 7,8-dihydroneopterin // *Biochimica Biophysica Acta – Molecular Cell Research* **1591**: 139-145. DOI: 10.1016/S0167-4889(02)00272-0.
- Dumbacher J.P., Menon G.K., Daly J.W. 2009. Skin as a toxin storage organ in the endemic New Guinean genus *Pitohui* // *Auk* **126**, 3: 520-530. DOI: 10.1525/auk.2009.08230.
- Durrer H. 1986. Colouration // *Biology of the Integument*. Berlin, Heidelberg: 239-247. DOI: 10.1007/978-3-662-00989-5_12.
- Eaton M.D., Lanyon S.M. 2003. The ubiquity of avian ultraviolet plumage reflectance // *Proc. R. Soc. London B.* **270**: 1721-1726. DOI: 10.1098/rspb.2003.2431.
- El-Agamey A., McGarvey D.J. 2008. Carotenoid radicals and radical ions // *Carotenoids: Natural Functions*. Basel, 4: 119-154. DOI: 10.1007/978-3-7643-7499-0_7.
- Ellis H.I. 1980. Metabolism and solar radiation in dark and white herons in hot climates // *Physiol. Zoology* **53**, 4: 358-372. DOI: 10.1086/physzool.53.4.30157874.
- Endler J.A. 1978. A predator's view of animal color patterns // *Evol. Biol.* **11**: 319-364. DOI: 10.1007/978-1-4615-6956-5_5.
- Endler J.A. 1984. Progressive background in moths, and a quantitative measure of crypsis // *Biol. J. Linn. Soc.* **22**, 3: 187-231. DOI: 10.1111/j.1095-8312.1984.tb01677.x.
- Endler J.A. 1990. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns // *Biol. J. Linn. Soc.* **41**, 4: 315-352. DOI: 10.1111/j.1095-8312.1990.tb00839.x.
- Endler J.A. 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution // *Amer. Natur.* **139**: 125-153. DOI: 10.1086/285308.
- Endler J.A. 1993. Some general comments on the evolution and design of animal communication systems // *Phil. Transact. R. Soc. B.* **340** (1292): 215-225. DOI: 10.1098/rstb.1993.0060.
- Endler J.A., McLellan T. 1988. The processes of evolution: toward a newer synthesis // *Annu. Rev. Ecol. and Syst.* **19**, 1: 395-421. DOI: 10.1146/annurev.es.19.110188.002143.
- Esparza Y., Bandara N., Ullah A., Wu J. 2018. Hydrogels from feather keratin show higher viscoelastic properties and cell proliferation than those from hair and wool keratins // *Materials Science & Engineering C* **90**: 446-453. DOI: 10.1016/j.msec.2018.04.067.
- Faivre B., Grégoire A., Prévaut M. et al. 2003. Immune activation rapidly mirrored in a secondary sexual trait // *Science* **300** (5616): 103-103. DOI: 10.1126/science.1081802.
- Farmer K.L., Hill G.E., Roberts S.R. 2005. Susceptibility of wild songbirds to the House Finch strain of *Mycoplasma gallisepticum* // *J. Wildlife Diseases* **41**, 2: 317-325. DOI: 10.7589/0090-3558-41.2.317.
- Ficken R.W., Matthiae P.E., Horwich R. 1971. Eye marks in vertebrates: aids to vision // *Science* **173** (4000): 936-939. DOI: 10.1126/science.173.4000.936.

- Finger E., Burkhardt D. 1994. Biological aspects of bird colouration and avian colour vision including ultraviolet range // *Vision Research* **34**, 11: 1509-1514. DOI: 10.1016/0042-6989(94)90152-x.
- Ford E.B. 1979. *Ecological Genetics*. London: 1-442. DOI: 10.1007/978-94-009-5825-8.
- Foth Ch. 2020. Introduction to the Morphology, Development, and Ecology of Feathers // *The Evolution of Feathers: From Their Origin to the Present*. Springer: 1-11. DOI: 10.1007/978-3-030-27223-4_1.
- Fox D.L., Hopkins T.S., Zilversmit D.B. 1965. Blood carotenoids of the Roseate Spoonbill // *Comp. Biochem. and Physiol.* **14**: 641-649. DOI: 10.1016/0010-406X(65)90251-3.
- Fox D.L., McBeth J.W. 1970. Some dietary and blood carotenoid levels in flamingos // *Comp. Biochem. and Physiol.* **34**: 707-713. DOI: 10.1016/0010-406X(70)90296-3.
- Frank F. 1939. Die Färbung der Vogelfeder durch Pigment und Struktur // *J. Ornithol.* **87**, 3: 426-523. DOI: 10.1007/bf01916524.
- Frauenfeld G.R. 1863. Ueber eine merkwürdige Verfärbung eines Gimpels // *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien ("Acta ZooBot Austria")* **13**: 1131-1132.
- Fuchs D., Hausen A., Kofler M. *et al.* 1984. Neopterin as an index of immune response in patients with tuberculosis // *Lung* **162**: 337-346. DOI: 10.1007/BF02715666.
- Gabbott S.E., Donoghue P.C., Sansom R.S. *et al.* 2016. Pigmented anatomy in Carboniferous cyclostomes and the evolution of the vertebrate eye // *Proc. R. Soc. London B* **283** (1836): 1-8. DOI: 10.1098/rspb.2016.1151.
- Galván I., García-Campa J., Negro J.J. 2017. Complex plumage patterns can be produced only with the contribution of melanins // *Physiol. and Biochem. Zool.* **90**, 5: 600-604.
- Gangoso L., Grande J.M., Ducrest A.-L. *et al.* 2011. MC1R-dependent, melanin-based colour polymorphism is associated with cell-mediated response in the Eleonora's falcon // *J. Evol. Biol.* **24**, 9: 2055-2063. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2011.02336.x.
- Gardner P.R., Nguyen D.D.H., White C.W. 1996. Superoxide scavenging by Mn(II/III) tetrakis(1-methyl-4-pyridyl) porphyrin in mammalian cells // *Archives of Biochemistry and Biophysics* **325**: 20-28. DOI: 10.1006/abbi.1996.0003.
- Ge Z., Johnson J.D., Cobine P.A. *et al.* 2015. High concentrations of ketocarotenoids in hepatic mitochondria of *Haemorrhous mexicanus* // *Physiol. and Biochem. Zool.* **88**, 4: 444-450. DOI: 10.1086/681992.
- Geremia E., Corsaro C., Bonomo R. *et al.* 1984. Eumelanins as free radical trap and superoxide dismutase activity in Amphibia // *Comp. Biochem. and Physiol. B* **79**: 67-69. DOI: 10.1016/0305-0491(84)90078-6.
- Gieseg S.P., Cato S. 2003. Inhibition of THP-1 cell-mediated low-density lipoprotein oxidation by the macrophage-synthesized pterin, 7,8-dihydroneopterin // *Redox Report* **8**: 113-119. DOI: 10.1179/135100003125001396.
- Gieseg S.P., Reibnegger G., Wachter H., Esterbauer H. 1995. 7,8-dihydroneopterin inhibits low density lipoprotein oxidation in vitro. Evidence that this macrophage secreted pteridine is an antioxidant // *Free Radical Research* **23**: 123-136. DOI: 10.3109/10715769509064027.
- Gieseg S.P., Whybrow J., Glubb D. 2001. Protection of U937 cells from free radical damage by the macrophage synthesized antioxidant 7,8-dihydroneopterin // *Free Radical Research* **35**: 311-318. DOI: 10.1080/10715760100300841.
- Gill F.B. 2007. *Ornithology*. 3d ed. New York: 1-758.
- Giraudeau M., Mousel M., Earl S., McGraw K. 2014. Parasites in the city: degree of urbanization predicts poxvirus and coccidian infections in House Finches (*Haemorrhous mexicanus*) // *PLoS ONE* **9**, 2: 1-8. DOI: 10.1371/journal.pone.0086747.
- Goldsmith T.H., Collins J.S., Licht S. 1984. The cone oil droplets of avian retinas // *Vision Research* **24**, 11: 1661-1671. DOI: 10.1016/0042-6989(84)90324-9.
- Goldstein G., Flory K.R., Browne B.A. *et al.* 2004. Bacterial degradation of black and white feathers // *Auk* **121**: 656-659. DOI: 10.1642/0004-8038(2004)121[0656:BDOBAW] 2.0.CO;2.
- Goodwin T.W. 1980. *The Biochemistry of the Carotenoids: Plants*. London; New York, **1**: 1-378.

- Goodwin T.W. 1984. *The Biochemistry of the Carotenoids: Animals*. London; New York, **2**: 1-224.
- Goralczyk R., Wertz K. 2009. Skin photoprotection by carotenoids // *Carotenoids: Nutrition and Health*. Basel, Boston, Berlin, **5**: 335-362. DOI: 10.1007/978-3-7643-7501-0_16.
- Grande J.M., Negro J.J., Torres M.J. 2004. The evolution of bird plumage colouration: a role for feather-degrading bacteria? // *Ardeola* **51**: 375-383.
- Gray D.A. 1996. Carotenoids and sexual dichromatism in North American passerine birds // *Amer. Natur.* **148**, 3: 453-480. DOI: 10.2307/2463299.
- Greco G., Panzella L., Verotta L. *et al.* 2011. Uncovering the structure of human red hair pheomelanin: Benzothiazolylthiazinodihydroisoquinolines as key building blocks // *J. Natural Products* **74**, 4: 675-682. DOI: 10.1021/np100740n.
- Gregg K., Rogers G.E. 1986. Feather keratin: composition, structure and biogenesis // *Biology of the Integument 2. Vertebrates*. Berlin, Heidelberg: 667-694. DOI: 10.1007/978-3-662-00989-5_33.
- Griggio M., Serra L., Licheri D. *et al.* 2009. Moults speed affects structural feather ornaments in the blue tit // *J. Evol. Biol.* **22**: 782-792. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2009.01700.x.
- Grubb T.C. Jr. 1989. Ptilochronology: feather growth bars as indicators of nutritional status // *Auk* **106**: 314-320. DOI: 10.1093/AUK/106.2.314.
- Grubb T.C. Jr. 1995. Ptilochronology // *Current Ornithol.* **12**: 89-114. DOI: 10.1007/978-1-4615-1835-8_3.
- Grubb T.C. Jr. 2006. Ptilochronology: feather time and the biology of birds // *Oxford Ornithol. Ser.* **15**: 1-176.
- Gunderson A.R., Frame A.H., Forsythe M.H., Swaddle J.P. 2008. Resistance of melanized feathers to bacterial degradation: is it really so black and white? // *J. Avian Biol.* **39**, 5: 539-545. DOI: 10.1111/j.0908-8857.2008.04413.x.
- Gunderson A.R., Forsythe M.H., Swaddle J.P. 2009. Evidence that plumage bacteria influence feather coloration and body condition in a passerine // *J. Avian Biol.* **40**, 4: 440-447. DOI: 10.1111/j.1600-048X.2008.04650.x.
- Gunther L. 2012. *The Physics of Music and Color*. New York, Dordrecht, Heidelberg, London: 1-540.
- Güntürkün O. 2000. Sensory physiology: vision // *Sturkie's Avian Physiology*, 5th ed. Oxford: 1-19.
- Hailman J.P. 1977. *Optical Signals: Animal Communication and Light*. Bloomington: 1-362.
- Hamilton W.J., Heppner F. 1967. Radiant solar energy and the function of black homeotherm pigmentation: a hypothesis // *Science* **155** (3759): 196-197. DOI: 10.1126/science.155.3759.196.
- Hart N.S. 2001. The visual ecology of avian photoreceptors // *Progress in Retinal and Eye Research* **20**, 5: 675-703. DOI: 10.1016/s1350-9462(01)00009-x.
- Hart N.S., Hunt D.M. 2007. Avian visual pigments: characteristics, spectral tuning, and evolution // *Amer. Natur.* **169**, S1: S7-S26. DOI: 10.1086/510141.
- Hart N.S., Vorobyev M. 2005. Modelling oil droplet absorption spectra and spectral sensitivities of bird cone photoreceptors // *J. Comp. Physiol. A* **191**: 381-392. DOI: 10.1007/s00359-004-0595-3.
- Hill G.E. 1991. Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality // *Nature* **350** (6316): 337-339. DOI: 10.1038/350337a0.
- Hill G.E. 1992. Proximate basis of variation in carotenoid pigmentation in male house finches // *Auk* **109**: 1-12. DOI: 10.2307/4088262.
- Hill G.E. 1995b. Seasonal variation in circulating carotenoid pigments in the House Finch // *Auk* **112**: 1057-1061. DOI: 10.2307/4089042.
- Hill G.E. 1996a. Redness as a measure of the production cost of ornamental coloration // *Ethol., Ecol. and Evol.* **8**: 157-175. DOI: 10.1080/08927014.1996.9522926.
- Hill G.E. 2002. *A Red Bird in a Brown Bag: The Function and Evolution of Colorful Plumage in the House Finch*. Oxford: 1-318.

- Hill G.E. 2014. Cellular respiration: the nexus of stress, condition, and ornamentation // *Integr. and Comp. Biol.* **54**, 4: 645-657. DOI: 10.1093/icb/icu029.
- Hill G.E., Johnson J.D. 2012. The vitamin A-redox hypothesis: a biochemical basis for honest signaling via carotenoid pigmentation // *Amer. Natur.* **180**, 5: 127-150. DOI: 10.1086/667861.
- Hill G.E., Montgomerie R. 1994. Plumage colour signals nutritional condition in the House Finch // *Proc. R. Soc. London B* **258** (1351): 47-52. DOI: 10.1098/rspb.1994.0140.
- Hill R.W., Beaver D.L., Veghte J.H. 1980. Body surface temperatures and thermoregulation in the Black-Capped Chickadee (*Parus atricapillus*) // *Physiol. Zoology* **53**, 3: 305-321. DOI: 10.1086/physzool.53.3.30155793.
- Hofmann C.M., McGraw K.J., Cronin T.W., Omland K.E. 2007. Melanin coloration in New World orioles I: carotenoid masking and pigment dichromatism in the orchard oriole complex // *J. Avian Biol.* **38**: 163-171. DOI: 10.1111/j.2006.0908-8857.03803.x.
- Hoppe D.M. 1979. The influence of color on behavioral thermoregulation and hydoregulation // *The Behavioral Significance of Color*. New York: 35-62. DOI: 10.4324/9781351270441-3.
- Hörak P., Saks L., Karu U. *et al.* 2004. How coccidian parasites affect health and appearance of greenfinches // *J. Anim. Ecol.* **73**: 935-947. DOI: 10.1111/j.0021-8790.2004.00870.x.
- Huber C., Batchelor J.R., Fuchs D. *et al.* 1984. Immune response-associated production of neopterin: release from macrophages primary under control of interferon gamma // *J. Exp. Medicine* **160**: 310-316. DOI: 10.1084/jem.160.1.310.
- Hudon J. 2005. Considerations in the conservation of feathers and hair, particularly their pigments // *CAC/ACCR 31st Annual Conference*. Jasper: 127-147.
- Inouye C.Y., Hill G.E., Stradi R.D., Montgomerie R. 2001. Carotenoid pigments in male house finch plumage in relation to age, subspecies, and ornamental coloration // *Auk* **118**, 4: 900-915. DOI: 10.1642/0004-8038(2001)118[0900:CPIMHF]2.0.CO;2.
- Isler O. (ed.) 1971. Carotenoids // *Chemische Reihe* **23**: 1-932. DOI: 10.1007/978-3-0348-5831-1.
- Ito S. 2006. Encapsulation of a reactive core in neuromelanin // *Proc. Nat. Acad. Sci.* **103**, 40: 14647-14648. DOI: 10.1073/pnas.0606879103.
- Johnson J.D., Hill G.E. 2013. Is carotenoid ornamentation linked to the inner mitochondria membrane potential? A hypothesis for the maintenance of signal honesty // *Biochimie* **95**: 436-444. DOI: 10.1016/j.biochi.2012.10.021.
- Johnson N.K., Brush A.H. 1972. Analysis of polymorphism in the Sooty-capped Bush Tanager // *Syst. Biol.* **21**, 3: 245-262. DOI: 10.1093/sysbio/21.3.245.
- Johnson E.J., Krinsky N.I. 2009. Carotenoids and coronary heart disease // *Carotenoids: Nutrition and Health*. Basel, Boston, Berlin, **5**: 287-300. DOI: 10.1007/978-3-7643-7501-0_14.
- Kachadourian R., Flaherty M.M., Crumbliss A.L. *et al.* 2003. Synthesis and in vitro antioxidant properties of manganese (III): beta-octabromo-meso-tetrakis(4-carboxyphenyl) porphyrin // *J. Inorganic Biochem.* **95**: 240-248. DOI: 10.1016/S0162-0134(03)00135-1.
- Kasraee B., Sorg O., Saurat, J.H. 2003. Hydrogen peroxide in the presence of cellular antioxidants mediates the first and key step of melanogenesis: a new concept introducing melanin production as a cellular defense mechanism against oxidative stress // *Pigment Cell Research* **16**: 571. DOI: 10.1034/j.1600-0749.2003.00835.x.
- Keeler 1893. Evolution of the colors of North American land birds // *Occasional Papers of the California Academy of Sciences*. San Francisco, **3**: 1-361.
- Kerlinger P. 1989. *Flight Strategies of Migrating Hawks*. Chicago: 1-375.
- Keyser A.J., Hill G.E. 1999. Condition-dependent variation in the blue-ultraviolet coloration of a structurally based plumage ornament // *Proc. R. Soc. London B* **266**: 771-777. DOI: 10.1098/rspb.1999.0704.
- Keyser A.J., Hill G.E. 2000. Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks // *Behav. Ecol.* **11**: 202-209. DOI: 10.1093/BEHECO/11.2.202.
- Kimball R.T. 2006. Hormonal control of coloration // *Bird Coloration 1: Measurements and Mechanisms*. Harvard: 431-468 (preprint).

- Kimball R.T., Ligon J.D. 1999. Evolution of avian plumage dichromatism from a proximate perspective // *Amer. Natur.* **154**, 2: 182-193. DOI: 10.1086/303228.
- Kinoshita S., Yoshioka S., Miyazaki J. 2008. Physics of structural colors // *Reports on Progress in Physics* **71**: 1-30. DOI: 10.1088/0034-4885/71/7/076401.
- Kirkpatrick M., Ryan, M.J. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek // *Nature* **350** (6313): 33-38. DOI: 10.1038/350033a0.
- Köhn S., Kolbe H., Korger M. *et al.* 2008. Aggregation and interface behaviour of carotenoids // *Carotenoids: Natural Functions*. Basel, 4: 53-98. DOI: 10.1007/978-3-7643-7499-0_5.
- König H.E., Reese S., Mülling C., Korb R. 2016. Common integument (integumentum commune) // *Avian Anatomy: Textbook and Colour Atlas*. Sheffield: 249-262.
- Krinsky N.I., Mathews-Roth M.M., Taylor R.F. (eds.) 1989. *Carotenoids: Chemistry and Biology*. New York, London: 1-382. DOI: 10.1007/978-1-4613-0849-2.
- Kritzler H. 1943 Carotenoids in the display and eclipse plumage of bishop birds // *Physiol. Zool.* **16**: 241-245. DOI: 10.1086/physzool.16.3.30151697.
- LaFountain A.M., Prum R.O., Frank H.A. 2015. Diversity, physiology, and evolution of avian plumage carotenoids and the role of carotenoid-protein interactions in plumage color appearance // *Archives of Biochemistry and Biophysics* **572**: 201-212. DOI: 10.1016/j.abb.2015.01.016.
- Lara J.Q. 2007. *Evolución de la coloración del plumaje basada en señales múltiples*. Barcelona: 1-197.
- Lei Fu-Min, Qu Yan-Hua, Gan Ya-Ling *et al.* 2002. The feather microstructure of passerine sparrows in China // *J. Ornithol.* **143**, 2: 205-212. DOI: 10.1046/j.1439-0361.2002.02001.x.
- Leisler B., Winkler H. 1985. Ecomorphology // *Current Ornithol.* **2**: 155-186. DOI: 10.1007/978-1-4613-2385-3_5.
- Liaaen-Jensen S. 2008. Structure and chirality // *Carotenoids: Natural Functions*. Basel, 4: 7-14. DOI: 10.1007/978-3-7643-7499-0_2.
- Liaaen-Jensen S., Lutnæs B.F. 2008a. E/Z isomers and isomerization // *Carotenoids: Natural Functions*. Basel, 4: 15-36. DOI: 10.1007/978-3-7643-7499-0_3.
- Liaaen-Jensen S., Lutnæs B.F. 2008b. Structure and properties of carotenoid cations // *Carotenoids: Natural Functions*. Basel, 4: 155-166. DOI: 10.1007/978-3-7643-7499-0_8.
- Lima-de-Faria A. 2012. *Molecular Geometry of Body Pattern in Birds*. Berlin, Heidelberg: 1-162.
- Lin S.J., Foley J., Jiang T.X. *et al.* 2013a. Topology of feather melanocyte progenitor niche allows complex pigment patterns to emerge // *Science* **340** (6139): 1442-1445. DOI: 10.1126/science.1230374.
- Lin S.J., Wideliz R.B., Yue Z. *et al.* 2013b. Feather regeneration as a model for organogenesis // *Develop. Growth. Differ.* **55**, 1: 139-148. DOI: 10.1111/dgd.12024.
- Lin G.-W., Li A., Chuong Ch.-M. 2020. Molecular and cellular mechanisms of feather development provide a basis for the diverse evolution of feather forms // *The Evolution of Feathers: From Their Origin to the Present*. Springer: 13-26. DOI: 10.1007/978-3-030-27223-4_2.
- Lind O., Kelber A. 2009. Avian colour vision: Effects of variation in receptor sensitivity and noise data on model predictions as compared to behavioural results // *Vision Research* **49**, 15: 1939-1947. DOI: 10.1016/j.visres.2009.05.003.
- Lind O., Mitkus M., Olsson P., Kelber A. 2013. Ultraviolet vision in birds: the importance of transparent eye media // *Proc. R. Soc. London B* **281** (1774): 1-9. DOI: 10.1098/rspb.2013.2209.
- Lingham-Soliar T. 2015. *The Vertebrate Integument, 2: Structure, Design and Function*. Berlin, Heidelberg: 1-348.
- Lingham-Soliar T. 2016. How microbes helped solve a complex biomechanical problem associated with bird flight // *J. Microb. Biochem. Technol.* **8**: 177-182. DOI: 10.4172/1948-5948.1000282.
- Lingham-Soliar T., Bonser R.H.C., Wesley-Smith J. 2010. Selective biodegradation of keratin matrix in feather rachis reveals classic bioengineering // *Proc. R. Soc. London B* **277** (1685): 1161-1168. DOI: 10.1098/rspb.2009.1980.

- Lingham-Soliar T., Murugan N. 2013. A new helical crossed-fiber structure of β -keratin in flight feathers and its biomechanical implications // *PloS ONE* **8**, 6:1-12. DOI: 10.1371/journal.pone.0065849.
- Lopes R.J., Johnson J.D., Toomey M.B. *et al.* 2016. Genetic basis for red coloration in birds // *Current Biol.* **26**, 11: 1427-1434. DOI: 10.1098/rspb.2003.2431.
- Lozano G.A. 2001. Carotenoids, immunity, and sexual selection: comparing apples and oranges? // *Amer. Natur.* **158**, 2: 200-203. DOI: 10.1086/321313.
- Lucas A.M, Stettenheim P.R. 1972. *Avian Anatomy, Integument*. Washington, **1**: 1-750, **2**: 1-409.
- Lustick S. 1969. Bird energetics: effects of artificial radiation // *Science* **163** (3865): 387-390. DOI: 10.1126/science.163.3865.387.
- Lustick S., Battersby B., Kelty M. 1979. Effects of insolation on juvenile Herring Gull energetics and behavior // *Ecology* **60**, 4: 673-678. DOI: 10.2307/1936603.
- Mackintosh J.A. 2001. The antimicrobial properties of melanocytes, melanosomes and melanin and the evolution of black skin // *J. Theor. Biol.* **211**: 101-113. DOI: 10.1006/jtbi.2001.2331.
- Maier E.J. 1994. Ultraviolet vision in a Passeriformes bird: from receptor spectral sensitivity to overall spectral sensitivity in *Leiothrix lutea* // *Vision Research* **34**, 11, 1415-1418. DOI: 10.1016/0042-6989(94)90141-4.
- Margreiter R., Fuchs D., Hausen A. *et al.* 1983. Neopterin as a new biochemical marker for the diagnosis of allograft rejection: Experience based upon evaluation of 100 consecutive cases // *Transplantation* **36**: 650-653. DOI: 10.1097/00007890-198336060-00013.
- Martin G.R. 1999. Optical structure and visual fields in birds: their relationship with foraging behaviour and ecology // *Adaptive Mechanisms in the Ecology of Vision*. Dordrecht: 485-508. DOI: 10.1007/978-94-017-0619-3.
- Martin G.R. 2017. *The Sensory Ecology of Birds*. Oxford: 1-295. DOI: 10.1093/acprof:oso/9780199694532.001.0001.
- Martin G.R., Osorio D. 2010. Vision in birds // *The Senses: A Comprehensive Reference*. Acad. Press, **1**: 25-52. DOI: 10.1016/B978-012370880-9.00401-1.
- McCoy D.E., Feo T., Harvey T.A., Prum R.O. 2018. Structural absorption by barbule microstructures of super black bird of paradise feathers // *Nature Communications* **9**, 1: 1-8. DOI: 10.1038/s41467-017-02088-w.
- McGraw K.J. 2003. Melanins, metals, and mate quality // *Oikos* **102**, 2: 402-406. DOI: 10.1034/j.1600-0579.2003.12513.x.
- McGraw K.J. 2004a. Colorful songbirds metabolize carotenoids at the integument // *J. Avian Biol.* **35**: 471-476. DOI: 10.1111/j.0908-8857.2004.03405.x.
- McGraw K.J. 2004d. Multiple UV reflectance peaks in the iridescent neck feathers of pigeons // *Naturwissenschaften* **91**: 125-129. DOI: 10.1007/s00114-003-0498-0.
- McGraw K.J. 2005a. Interspecific variation in dietary carotenoid assimilation in birds: Links to phylogeny and color ornamentation // *Comp. Biochem. and Physiol. B* **142**: 245-250. DOI: 10.1016/j.cbpb.2005.07.012.
- McGraw K.J. 2005b. The antioxidant function of many animal pigments: are there consistent health benefits of sexually selected colourants? // *Anim. Behav.* **69**: 757-764. DOI: 10.1016/j.anbehav.2004.06.022.
- McGraw K.J. 2006. Sex steroid dependence of carotenoid-based coloration in female zebra finches // *Physiol. & Behav.* **88**: 347-352. DOI: 10.1016/j.physbeh.2006.04.003.
- McGraw K.J. 2007. Dietary mineral content influences the expression of melanin-based ornamental coloration // *Behav. Ecol.* **18**, 1: 137-142. DOI: 10.1093/beheco/arl059.
- McGraw K.J. 2009. Identifying anatomical sites of carotenoid metabolism in birds // *Naturwissenschaften* **96**: 987-988. DOI: 10.1007/s00114-009-0544-7.
- McGraw K.J. 2011. Avian antioxidants and oxidative stress: highlights from studies of food, physiology, and feathers // *Oxidative Stress in Applied Basic Research and Clinical Practice* **5**: 161-174. DOI: 10.1007/978-1-61779-071-3_11.

- McGraw K.J., Ardia D.R. 2003. Carotenoids, immunocompetence, and the information content of sexual colors: an experimental test // *Amer. Natur.* **162**, 6: 704-712. DOI: 10.1086/378904.
- McGraw K.J., Ardia D.R. 2007. Do carotenoids buffer testosterone-induced immunosuppression? An experimental test in a colourful songbird // *Biol. Lett.* **3**: 375-378. DOI: 10.1098/rsbl.2007.0190.
- McGraw K.J., Correa S.M., Adkins-Regan E. 2006. Testosterone upregulates lipoprotein status to control sexual attractiveness in a colorful songbird // *Behav. Ecol. Sociobiol.* **60**: 117-122. DOI: 10.1007/s00265-005-0135-3.
- McGraw K.J., Hill G.E. 2000c. Differential effects of endoparasitism on the expression of carotenoid- and melanin-based ornamental coloration // *Proc. R. Soc. London B* **267**: 1525-1531. DOI: 10.1098/rspb.2000.1174.
- McGraw K.J., Hill G.E., Keyser A.J. 1999. Ultraviolet reflectance of colored plastic leg bands // *J. Field Ornithol.* **70**, 2: 236-243. DOI: 10.2307/4514406.
- McGraw K.J., Hudon J., Hill G.E., Parker R.S. 2005. A simple and inexpensive chemical test for behavioral ecologists to determine the presence of carotenoid pigments in animal tissues // *Behav. Ecol. Sociobiol.* **57**: 391-397. DOI: 10.1007/s00265-004-0853-y.
- McKittrick J., Chen P.-Y., Bodde S.G. *et al.* 2012. The structure, functions, and mechanical properties of keratin // *JOM* **64**, 4: 449-468. DOI: 10.1007/s11837-012-0302-8.
- McWilliams S., Adkins-Regan E., Vleck C. 2016. Bird Physiology // *Cornell Lab of Ornithology Handbook of Bird Biology*. Chichester: 215-262.
- Metcheva R., Yurukova L., Teodorova S., Nikolova E. 2006. The penguin feathers as bio-indicator of Antarctica environmental state // *Science of the Total Environment* **362**, 1/3: 259-265. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2005.05.008.
- Meyer D.B. 1977. The avian eye and its adaptations // *Handbook of Sensory Physiology* **7**, 5: 549-611. DOI: 10.1007/978-3-642-66468-7_10.
- Meyer D.B. 1986. The avian eye and vision // *Avian Physiology*. 4th ed. Springer: 38-47. DOI: 10.1007/978-1-4612-4862-0.
- Mézes M., Balogh K. 2011. Free radicals and antioxidants in avian diseases // *Oxidative Stress in Applied Basic Research and Clinical Practice* **5**: 175-190. DOI: 10.1007/978-1-61779-071-3_12.
- Michener H., Michener J.R. 1938. Bars in flight feathers // *Condor* **40**: 149-160. DOI: 10.2307/1363421.
- Moreno J., Osorno J.L. 2003. Avian egg colour and sexual selection: does eggshell pigmentation reflect female condition and genetic quality? // *Ecol. Lett.* **6**: 803-806. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2003.00505.x.
- Møller A.R. 2003. *Sensory Systems: Anatomy and Physiology*. New York: 1-469.
- Mundy N.I., Stapley J., Bennison C. *et al.* 2016. Red carotenoid coloration in the Zebra Finch is controlled by a cytochrome P450 Gene Cluster // *Current Biol.* **26**, 11: 1435-1440. DOI: 10.1016/j.cub.2016.04.047.
- Murphy M.E. 1996. Energetics and nutrition of molt // *Avian Energetics and Nutritional Ecology*. Boston: 158-198. DOI: 10.1007/978-1-4613-0425-8_6.
- Needham A.E. 1974. The significance of zoochromes // *Zoophysiol. and Ecol.* **3**: 1-429. DOI: 10.1007/978-3-642-80766-4.
- Negro J.J., Figuerola J., Garrido J. and Green A.J. 2001. Fat stores in birds: an overlooked sink for carotenoid pigments? // *Functional Ecology* **15**: 297-303. DOI: 10.1046/j.1365-2435.2001.00526.x.
- Newton I. 1966. The moult of the Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula* // *Ibis* **108**, 1: 41-67. DOI: 10.1111/j.1474-919X.1966.tb07251.x.
- Newton I. 1968. The temperatures, weights, and body composition of molting Bullfinches // *Condor* **70**, 4: 323-332. DOI: 10.2307/1365926.

- Newton I., Rothery P. 2000. Timing and duration of moult in the Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula*: an appraisal of different analytical procedures // *Ibis* **142**: 65-74. DOI: 10.1111/j.1474-919X.2000.tb07685.x.
- Ng C.S., Li W.-H. 2018. Genetic and molecular basis of feather diversity in birds // *Genome Biol. Evol.* **10**, 10: 2572-2586. DOI: 10.1093/gbe/evy180.
- Nicolaus R.A., Piattelli M., Fattorusso E. 1964. The structure of melanins and melanogenesis – IV // *Tetrahedron* **20**, 5: 1163-1172. DOI: 10.1016/s0040-4020(01)98983-5.
- Nicolaus M., Piault R., Ubels R. *et al.* 2016. The correlation between coloration and exploration behaviour varies across hierarchical levels in a wild passerine bird // *J. Evol. Biol.* **29**: 1780-1792. DOI: 10.1111/jeb.12907.
- Nowikow B.G. 1936. Die Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei den Sperlingsvögeln (Passeres), II // *Biol. Zentr.* **56**: 415-428.
- Oetli K., Reibnegger G. 2002. Pteridine derivatives as modulators of oxidative stress // *Current Drug Metabolism* **3**, 203-209. DOI: 10.2174/1389200024605127.
- Olson S.L. 1970. Specializations of some carotenoid-bearing feathers // *Condor* **72**, 4: 424-430. DOI: 10.2307/1366389.
- Olson V.A., Owens I.P.F. 2005. Interspecific variation in the use of carotenoid-based coloration in birds: diet, life history and phylogeny // *J. Evol. Biol.* **18**: 1534-1546. DOI: 10.1016/j.cbpb.2005.07.012.
- Osborne D.J., Huff W.E., Hamilton P.B., Burmeister H.R. 1982. Comparison of ochratoxin, aflatoxin, and T-2 toxin for their effects on selected parameters related to digestion and evidence for specific metabolism of carotenoids in chickens // *Poultry Science* **61**, 8: 1646-1652. DOI: 10.3382/ps.0611646.
- Ousova O., Guyonnet-Duperat V., Iannucci N. *et al.* 2004. Corticosteroid binding globulin: a new target for cortisol-driven obesity // *Mol. Endocrinol.* **18**, 7: 1687-1696. DOI: 10.1210/ME.2004-0005.
- Palozza P., Serini S., Ameruso M., Verdecchia S. 2009. Modulation of intracellular signaling pathways by carotenoids // *Carotenoids: Nutrition and Health*. Basel, Boston, Berlin, **5**: 211-234. DOI: 10.1007/978-3-7643-7501-0_11.
- Parejo D., Silva N., Danchin É., Avilés J.M. 2011. Informative content of melanin-based plumage colour in adult Eurasian kestrels // *J. Avian Biol.* **42**: 49-60. DOI: 10.1111/j.1600-048X.2010.05235.x.
- Parker G.A. 1983. Mate quality and mating decisions // *Mate Choice*. Cambridge: 141-164.
- Parker R.S. 1996. Absorption, metabolism, and transport of carotenoids // *FASEB Journal* **10**, 5: 542-551. DOI: 10.1096/fasebj.10.5.8621054.
- Parrish J., Ptacek J.A., Will, K.L. 1984. The detection of near-ultraviolet light by nonmigratory and migratory birds // *Auk* **101**: 53-58. DOI: 10.2307/4086222.
- Peters A., Delhey K., Denk A.G., Kempenaers B. 2004. Trade-offs between immune investment and sexual signaling in male mallards // *Amer. Natur.* **164**: 51-59. DOI: 10.1086/421302.
- Porter W.P. 1967. Solar radiation through the living body walls of vertebrates with emphasis on desert reptiles // *Ecol. Monogr.* **37**, 4: 273-296. DOI: 10.2307/1942325.
- Porter W.P., Norris K.S. 1969. Lizard reflectivity change and its effect on light transmission through body wall // *Science* **163** (3866): 482-484. DOI: 10.1126/science.163.3866.482.
- Prum R.O. 1999. The anatomy and physics of avian structural colours // *Proc. Int. Ornithol. Congr.* **22**: 1633-1653.
- Prum R.O., Dufresne E.R., Quinn T., Waters K. 2009. Development of colour-producing β -keratin nanostructures in avian feather barbs // *J. R. Soc. Interface* **6**, 2: 253-265. DOI: 10.1098/rsif.2008.0466.focus.
- Prum R.O., Torres R.H. 2012. Fourier blues: structural coloration of biological tissues // *Excursions in Harmonic Analysis* **2**: 401-421. DOI: 10.1007/978-0-8176-8379-5_20.
- Pumphrey R.J. 1961. Sensory organs: vision // *Biology and Comparative Physiology of Birds*. New York; London, **2**: 55-68.

- Quesada J., Senar J.C. 2007. The role of melanin- and carotenoid-based plumage coloration in nest defense in the Great Tit // *Ethology* **113**: 640-647. DOI: 10.1111/j.1439-0310.2007.01364.x.
- Rajchard J. 2009. Ultraviolet (UV) light perception by birds: a review // *Veterinarni Medicina* **54**, 8: 351-359. DOI: 10.1098/rspb.2013.2209.
- Rawles M.E. 1960. The integumentary system // *Biology and Comparative Physiology of Birds*. New York; London, 1: 189-240.
- Reibnegger G., Boonpucknavig V., Fuchs D. *et al.* 1984. Urinary neopterin is elevated in patients with malaria // *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* **78**: 545-546. DOI: 10.1016/0035-9203(84)90080-4.
- Renoult J.P., Courtiol A., Schaefer H.M. 2013. A novel framework to study colour signaling to multiple species // *Functional Ecology* **27**: 718-729. DOI:10.1111/1365-2435.12086.
- Riddle O. 1907. A study of fundamental bars in feathers // *Biol. Bull.* **12**, 3: 165-174. DOI: 10.2307/1535865.
- Riley P.A. 1992. Materia melanica – further dark thoughts // *Pigment Cell Research* **5**: 101-106. DOI: 10.1111/j.1600-0749.1992.tb00005.x.
- Rock C.L., Swendseid M.E., Jacob R.A., McKee R.W. 1992. Plasma carotenoid levels in human subjects fed a low carotenoid diet // *J. Nutrition* **122**, 1: 96-100. DOI: 10.1093/jn/122.1.96.
- Romero L.M., Storchlic D., Wingfield J.C. 2005. Corticosterone inhibits feather growth: Potential mechanism explaining seasonal down regulation of corticosterone during molt // *Comp. Biochem. and Physiol. A* **142**: 65-73. DOI: 10.1016/j.cbpa.2005.07.014.
- Roulin A. 2014. Melanin-based colour polymorphism responding to climate change // *Global Change Biology* **20**, 11: 3344-3350. DOI:10.1111/gcb.12594.
- Roy A., Pittman M., Saitta E.T. *et al.* 2019. Recent advances in amniote palaeocolour reconstruction and a framework for future research // *Biol. Rev.* **95**, 1: 22-50. DOI: 10.1111/brv.12552.
- Rózanowska M., Sarna T., Land E.J., Truscott T.G. 1999. Free radical scavenging properties of melanin: interaction of eu- and pheomelanin models with reducing and oxidising radicals // *Free Radical Biol. and Med.* **26**: 518-525. DOI: 10.1016/s0891-5849(98)00234-2.
- Ruff M.D., Fuller H.L. 1975. Some mechanisms of reduction of carotenoid levels in chickens infected with *Eimeria acervulina* or *E. tenella* // *J. Nutrition* **105**, 11: 1447-1456. DOI: 10.1093/jn/105.11.1447.
- Ruiter L. de 1956. Countershading in caterpillars // *Archives Néerlandaises de Zoologie* **11**, 3: 285-341. DOI: 10.1163/036551656x00012.
- Ryan M.J., Fox J.H., Wilczynski W., Rand A.S. 1990. Sexual selection for sensory exploitation in the frog *Physalaemus pustulosus* // *Nature* **343** (6253): 66-67. DOI: 10.1038/343066a0.
- Ryan M.J., Keddy-Hector A. 1992. Directional patterns of female mate choice and the role of sensory biases // *Amer. Natur.* **139**: 4-35. DOI: 10.1086/285303.
- Sabat D., Millan S., Sethy P.S. *et al.* 2015. Elemental analysis of various feathers of Indian Rose Ringed Parakeet *Psittacula krameri* // *3rd Int. Multidisciplinary Microscopy and Microanalysis Congress (InterM) Proc.* Oludeniz: 33-40. DOI: 10.1007/978-3-319-46601-9.
- Saranathan V., Forster J.D., Noh H. *et al.* 2012. Structure and optical function of amorphous photonic nanostructures from avian feather barbs: a comparative small angle X-ray scattering (SAXS) analysis of 230 bird species // *J. R. Soc. Interface* **9**: 2563-2580. DOI: 10.1098/rsif.2012.0191.
- Savalli U.M. 1995. The evolution of bird coloration and plumage elaboration: a review of hypotheses // *Current Ornithol.* **12**: 141-190. DOI: 10.1007/978-1-4615-1835-8_5.
- Scanes C.G. (ed.) 2015. *Sturkie's Avian Physiology*. Amsterdam, Boston, Heidelberg, London, New York, Oxford, Paris, San Diego, San Francisco, Singapore, Sydney, Tokyo: 1-1028.
- Schalch W., Landrum J.T., Bone R.A. 2009. The eye // *Carotenoids: Nutrition and Health*. Basel, Boston, Berlin, **5**: 301-334. DOI: 10.1007/978-3-7643-7501-0_15.

- Schereschewsky H. 1929. Einige Beiträge zum Problem der Verfärbung des Gefieders beim Gimpel // *W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmechanik* **115**: 110-153.
- Schiedt K. 1998. Absorption and metabolism of carotenoids in birds, fish and crustaceans // *Carotenoids*. Basel, **3**: 285-352.
- Schmitz A., Ponitz B., Brücker C. *et al.* 2015. Morphological properties of the last primaries, the tail feathers, and the alulae of *Accipiter nisus*, *Columba livia*, *Falco peregrinus*, and *Falco tinnunculus* // *J. Morphol.* **276**, 1: 33-46. DOI: 10.1002/jmor.20317.
- Scott G. 2010. *Essential Ornithology*. Oxford: 1-162.
- Scriba M.F, Ducrest A.-L., Henry I. *et al.* 2013. Linking melanism to brain development: expression of a melanism-related gene in barn owl feather follicles covaries with sleep ontogeny // *Frontiers in Zoology* **10** (42): 1-12. DOI: 10.1186/1742-9994-10-42.
- Shamoun-Baranes J. 2002. *Expanding the Bird Remains Identification System: An Innovative Tool for Identifying Feather Remains*. Tel Aviv: 283-290.
- Shawkey M.D., D'Alba L. 2017. Interactions between colour-producing mechanisms and their effects on the integumentary colour palette // *Phil. Transac. R. Soc. B* **372** (1724): 1-9. DOI:10.1098/rstb.2016.0536.
- Shawkey M.D., Beck M.L., Hill G.E. 2003a. Use of a gel documentation system to measure feather growth bars // *J. Field Ornithol.* **74**: 125-128. DOI: 10.1648/0273-8570-74.2.125.
- Shawkey M.D., Estes A.M., Siefferman L.M., Hill G.E. 2003b. Nanostructure predicts intraspecific variation in ultraviolet-blue plumage colour // *Proc. R. Soc. London B* **270**: 1455-1460. DOI: 10.1098/rspb.2003.2390.
- Shawkey M.D., Hill G.E. 2004. Feathers at a fine scale // *Auk* **121**: 652-655. DOI: 10.1093/auk/121.3.652.
- Shawkey M.D., Hill G.E., McGraw K.J. *et al.* 2006. An experimental test of the contributions and condition dependence of microstructure and carotenoids in yellow plumage coloration // *Proc. R. Soc. London B* **273**: 2985-2991. DOI: 10.1098/rspb.2006.3675.
- Shawkey M.D., Pillai S.R., Hill G.E. 2003c. Chemical warfare? Effects of uropygial oil on feather degrading bacteria // *J. Avian Biol.* **34**: 345-349. DOI: 10.1111/j.0908-8857.2003.03193.x.
- Shcherba V.V., Babitskaya V.G., Kurchenko V.P. *et al.* 2000. Antioxidant properties of fungal melanin pigments // *Appl. Biochem. and Microbiol.* **36**: 491-495. DOI: 10.1007/bf02731896.
- Solano F. 2014. Melanins: skin pigments and much more – types, structural models, biological functions, and formation routes // *New J. Sci.* **2014**: 1-28. DOI: 10.1155/2014/498276.
- Spöttel W. 1914. Ueber die Farben der Vogelfedern: II. Die Färbung der *Columba livia* nebst Beobachtungen über die mechanischen Bauverhältnisse der Vogelfeder // *Zool. Jahrbüch. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* **38**: 357-426. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/43316>.
- Stavenga D.G., Wilts B.D. 2014. Oil droplets of bird eyes: microlenses acting as spectral filters // *Phil. Transact. R. Soc. B* **369** (1636): 1-8. DOI: 10.1098/rstb.2013.0041.
- Stegmann B. 1956. Über die Herkunft des flüchtigen rosenroten Federpigments // *J. Ornithol.* **97**: 204-205. DOI: 10.1007/BF01671032.
- Stettenheim P.R. 2000. The integumentary morphology of modern birds – an overview // *Amer. Zool.* **40**: 461-477. DOI: 10.1093/icb/40.4.461.
- Stange C. 2016. Carotenoids in nature: biosynthesis, regulation and function // *Subcellular Biochemistry* **79**: 1-457. DOI: 10.1007/978-3-319-39126-7.
- Stockman A., Sharpe L.T. 2008. Spectral sensitivity // *The Senses: A Comprehensive Reference*. Acad. Press, **2**: 87-100. DOI: 10.1016/b978-012370880-9.00300-5.
- Stoddard M.C., Prum R.O. 2008. Evolution of avian plumage color in a tetrahedral color space: a phylogenetic analysis of New World buntings // *Amer. Natur.* **171**, 6: 755-776. DOI: 10.1086/587526.
- Stoddard M.C., Prum R.O. 2011. How colorful are birds? Evolution of the avian plumage color gamut // *Behav. Ecol.* **22**: 1042-1052. DOI: 10.1093/beheco/arr088.

- Stoehr A.M., Hill G.E. 2001. The effects of elevated testosterone on plumage hue in male House Finches // *J. Avian Biol.* **32**: 153-158. DOI: 10.1034/j.1600-048X.2001.320208.x.
- Stradi R., Celentano G., Boles M., Mercato F. 1997. Carotenoids in bird plumage: the pattern in a series of red-pigmented Carduelinae // *Comp. Biochem. and Physiol. B* **117**, 1: 85-91. DOI: 10.1016/s0305-0491(96)00271-4.
- Stradi R., Celentano G., Rossi E. *et al.* 1995. Carotenoids in bird plumage I. The carotenoid pattern in a series of Palearctic Carduelinae // *Comp. Biochem. and Physiol. B* **110**, 1: 131-143. DOI: 10.1016/0305-0491(94)00136-i.
- Stradi R., Hudon J., Celentano G., Pini E. 1998. Carotenoids in bird plumage: the complement of yellow and red pigments in true woodpeckers (Picinae) // *Comp. Biochem. and Physiol. B* **120**, 2: 223-230. DOI: 10.1016/s0305-0491(98)10033-0.
- Stradi R., Pini E., Celentano G. 2001. Carotenoids in bird plumage: the complement of red pigments in the plumage of wild and captive bullfinch (*Pyrrhula pyrrhula*) // *Comp. Biochem. and Physiol. B* **128**: 529-535. DOI: 10.1016/S1096-4959(00)00353-5.
- Stradi R., Rossi E., Celentano G., Bellardi B. 1996. Carotenoids in bird plumage: the pattern in three *Loxia* species and in *Pinicola enucleator* // *Comp. Biochem. and Physiol. B* **113**, 2: 427-432. DOI: 10.1016/0305-0491(95)02064-0.
- Straub O. 1987. Key to carotenoids // *Chemische Reihe* **29**: 1-296. DOI: 10.1007/978-3-0348-5065-0.
- Strong R.J., Pereira M.G., Shore R.F. *et al.* 2015. Feather corticosterone content in predatory birds in relation to body condition and hepatic metal concentration // *General and Comparative Endocrinology* **214**: 47-55. DOI: 10.1016/j.ygcen.2015.03.002.
- Styan F.W. 1899. On birds from West China // *Ibis* **41**, 2: 289-300. DOI: 10.1111/j.1474-919X.1899.tb05559.x.
- Sugumaran M. 2002. Comparative biochemistry of eumelanogenesis and the protective roles of phenoloxidase and melanin in insects // *Pigment Cell Research* **15**: 2-9. DOI: 10.1034/j.1600-0749.2002.00056.x.
- Takaki Y., Eguchi K., Nagata H. 2001. The growth bars on tail feathers in the male Styan's Grasshopper Warbler may indicate quality // *J. Avian Biol.* **32**: 319-325. DOI: 10.1111/j.0908-8857.2001.320405.x.
- Tanaka K.D. 2015. A colour to birds and to humans: why is it so different? // *J. Ornithol.* **156**, 1: 433-440. DOI: 10.1007/s10336-015-1234-1.
- Tedore C., Nilsson D.-E. 2019. Avian UV vision enhances leaf surface contrasts in forest environments // *Nature Communications* **10** (238): 1-12. DOI: 10.1038/s41467-018-08142-5.
- Tella J.L., Figuerola J., Negro J.J. *et al.* 2004. Ecological, morphological and phylogenetic correlates of interspecific variation in plasma carotenoid concentration in birds // *J. Evol. Biol.* **17**: 156-164. DOI: 10.1046/j.1420-9101.2003.00634.x.
- Test F.H. 1969. Relation of wing and tail color of the woodpeckers *Colaptes auratus* and *C. cafer* to their food // *Condor* **71**: 206-211. DOI: 10.2307/1366079.
- Thayer A.H. 1896. The law which underlies protective coloration // *Auk* **13**, 2: 124-129. DOI: 10.2307/4068693.
- Thayer G.H. 1909. *Concealing-coloration in the Animal Kingdom*. New York: 1-260. DOI: 10.5962/bhl.title.57368.
- Thomas D.B., McGoverin C.M., McGraw K.J. *et al.* 2013. Vibrational spectroscopic analyses of unique yellow feather pigments (spheniscins) in penguins // *J. R. Soc. Interface* **10** (83): 20121065-20121065. DOI: 10.1098/rsif.2012.1065.
- Thomas D.B., McGraw K.J., Butler M.W. *et al.* 2014. Ancient origins and multiple appearances of carotenoid-pigmented feathers in birds // *Proc. R. Soc. London B* **281**: 1-9. DOI: 10.1098/rspb.2014.0806.
- Toomey M.B., McGraw K.J. 2009. Seasonal, sexual, and quality related variation in retinal carotenoid accumulation in the house finch (*Carpodacus mexicanus*) // *Functional Ecology* **23**: 321-329. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2008.01498.x.

- Toomey M.B., McGraw K.J. 2016. The effects of sun exposure on carotenoid accumulation and oxidative stress in the retina of the House Finch (*Haemorrhous mexicanus*) // *Avian Res.* **7**, 5: 1-12. DOI: 10.1186/s40657-016-0041-6.
- Töpfer T. 2008. *Vergleichende Phylogenie der Gimpel (Aves: Fringillidae: Pyrrhula Brisson, 1760)*. Mainz: 1-188.
- Töpfer T., Haring E., Birkhead T.R. *et al.* 2011. A molecular phylogeny of bullfinches *Pyrrhula* Brisson, 1760 (Aves: Fringillidae) // *Mol. Phylogen. and Evol.* **58**: 271-282. DOI: 10.1016/j.ympev.2010.10.015.
- Trams E.G. 1969. Carotenoid transport in the plasma of the scarlet ibis (*Eudocimus ruber*) // *Comp. Biochem. and Physiol.* **28**: 117-118. DOI: 10.1016/0010-406X(69)90558-1.
- Troy D.M., Brush A.H. 1983. Pigments and feather structure of the Redpolls, *Carduelis flammea* and *C. hornemanni* // *Condor* **85**, 4: 443. DOI: 10.2307/1367983.
- Tyczkowski J.K., Hamilton P.B., Ruff M.D. 1991. Altered metabolism of carotenoids during pale-bird syndrome in chicks infected with *Eimeria acervulina* // *Poultry Science* **70**: 2074-2081. DOI: 10.3382/ps.0702074.
- Tyndall J. 1897. *Fragments of Science*. New York, **1**: 1-452. DOI: 10.5962/bhl.title.21796.
- Vágási C.I., Pap P.L., Barta Z. 2010. Haste makes waste: accelerated molt adversely affects the expression of melanin-based and depigmented plumage ornaments in House Sparrows // *PLoS ONE* **5**, 12: 1-8. DOI: 10.1371/journal.pone.0014215.
- Van den Berg H. 1999. Carotenoid interactions // *Nutrition Rev.* **57**, 1: 1-10. DOI: 10.1111/j.1753-4887.1999.tb01769.x.
- Veghte J.H., Herreid C.F. 1965. Radiometric determination of feather insulation and metabolism of Arctic birds // *Physiol. Zool.* **38**, 3: 267-275. DOI: 10.1086/physzool.38.3.30152838.
- Vershinin A. 1999. Biological functions of carotenoids-diversity and evolution // *BioFactors* **10**: 99-104. DOI: 10.1002/biof.5520100203.
- Voitkevich A.A. 1966. *The Feathers and Plumage of Birds*. London: 1-355.
- Völker O. 1957. Die experimentelle Rotfärbung des Gefieders beim Fichtenkreuzschnabel (*Loxia curvirostra*) // *J. Ornithol.* **98**, 2: 210-214. DOI: 10.1007/bf01676225.
- Voous K.H. 1949. Distributional history of Eurasian bullfinches, genus *Pyrrhula* // *Condor* **2**: 52-81. DOI: 10.2307/1365075.
- Vorobyev M. 2003. Coloured oil droplets enhance colour discrimination // *Proc. R. Soc. London B* **270** (1521): 1255-1261. DOI: 10.1098/rspb.2003.2381.
- Vorobyev M., Osorio D. 1998. Receptor noise as a determinant of colour thresholds // *Proc. R. Soc. London B* **265**: 351-358. DOI: 10.1098/rspb.1998.0302.
- Vorobyev M., Osorio D., Bennett A.T.D. *et al.* 1998. Tetrachromacy, oil droplets and bird plumage colours // *J. Comp. Physiol. A* **183**, 5: 621-633. DOI: 10.1007/s003590050286.
- Wachter H., Fuchs D., Hausen A. *et al.* 1989. Neopterin as a marker for activation of cellular immunity: immunological basis and clinical application // *Advances in Clinical Chemistry* **27**: 81-141. DOI: 10.1016/S0065-2423(08)60182-1.
- Walls G.L. 1963. *The Vertebrate Eye and its Adaptive Radiation*. London: 1-785.
- Walsberg G.E. 1982. Coat color, solar heat gain, and conspicuousness in the *Phainopepla* // *Auk* **99**: 495-502. DOI: 10.1093/auk/99.3.495.
- Walsberg G.E. 1983. Coat color and solar heat gain in animals // *BioScience* **33**, 2: 88-91. DOI: 10.2307/1309169.
- Walsberg G.E., Campbell G.S., King, J.R. 1978. Animal coat color and radiative heat gain: a re-evaluation // *J. Comp. Physiol. B* **126**, 3: 211-222. DOI: 10.1007/bf00688930.
- Wang X.-D. 2009. Biological activities of carotenoid metabolites // *Carotenoids: Nutrition and Health*. Basel, Boston, Berlin, **5**: 383-408. DOI:10.1007/978-3-7643-7501-0_18.
- Weaver R.J., Santos E.S.A., Tucker A.M. *et al.* 2018. Carotenoid metabolism strengthens the link between feather coloration and individual quality // *Nature Communications* **9** (73): 1-9. DOI: 10.1038/s41467-017-02649-z.

- Williams A.W., Boileau T.W.M., Erdman J.W. 1998. Factors influencing the uptake and absorption of carotenoids // *Exp. Biol. and Med.* **218**, 2: 106-108. DOI: 10.3181/00379727-218-44275.
- Witschi E. 1967. Sex and secondary sexual characters // *Biology and Comparative Physiology of Birds*. New York; London, **2**: 115-168.
- Wood C.A. 1917. *The fundus oculi of birds, especially as viewed by the ophthalmoscope: a study in comparative anatomy and physiology*. Chicago: 1-181.
- Wu P., Ng C.S., Yan J. *et al.* 2015. Topographical mapping of α - and β -keratins on developing chicken skin integuments: Functional interaction and evolutionary perspectives // *Proc. Nat. Acad. Sci.* **112**, 49: 6770-6779. DOI: 10.1073/pnas.1520566112.
- Wunderle J.M. 1981. An analysis of a morph ratio cline in the Bananaquit (*Coereba flaveola*) on Grenada, West Indies // *Evolution* **35**: 333-344. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1981.tb04891.x.
- Wyss A., von Lintig J. 2018. Cleavage of β -Carotene to retinal // *Carotenoids: Natural Functions*. Basel, **4**: 325-340. DOI: 10.1007/978-3-7643-7499-0_16.
- Yabuzaki J. 2017. Carotenoids Database: structures, chemical fingerprints and distribution among organisms // *Database* **2017**: 1-11. DOI: 10.1093/database/bax004.
- Yeum K.-J., Aldini G., Russell R.M., Krinsky N.I. 2009. Antioxidant/pro-oxidant actions of carotenoids // *Carotenoids: Nutrition and Health*. Basel, Boston, Berlin, **5**: 235-268. DOI: 10.1007/978-3-7643-7501-0_12.
- Zawadowsky B.M., Rochlin M. 1927. Über den Einfluss der experimentellen Hyperthyreoidisierung auf verschiedene Vogelgattungen // *Wilhelm Roux' Archiv Für Entwicklungsmechanik Der Organismen* **109**, 2: 188-209. DOI: 10.1007/bf02079698.
- Zawadowsky B.M., Rochlin M. 1928. Zur Frage nach dem Einfluss der Hyperthyreoidisierung auf die Färbung und Geschlechtsstruktur des Hühnergefieders // *Wilhelm Roux' Archiv Für Entwicklungsmechanik Der Organismen* **113**, 2: 323-345. DOI: 10.1007/bf02081073.
- Zawadowsky M.M. 1926. Materiale zur Analyse des Gynandromorphismus // *Wilhelm Roux' Archiv Für Entwicklungsmechanik Der Organismen* **108**, 4: 563-571. DOI: 10.1007/bf02080162.

