

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
НАУКИ ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ  
им. А.Н. СЕВЕРЦОВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК**

**НАУЧНЫЙ СОВЕТ РАН ПО ПРОБЛЕМАМ БИОПОВРЕЖДЕНИЙ**

**О.Л. Силаева, В.Д. Ильичёв, О.Ф. Чернова, А.Н. Варакин**

**ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ПТИЦ  
ПО ПЕРУ И ЕГО ФРАГМЕНТАМ**

**Отряды:**

**Курообразные (Galliformes),  
Голубеобразные (Columbiformes),  
Рябкообразные (Pterocletiformes)**

**Москва, 2013**

УДК 591.5 577.4.620.197

Силаева О.Л., Ильичёв В.Д., Чернова О.Ф., Вараксин А.Н. Определитель птиц по перу и его фрагментам. Отряды: Курообразные (Galliformes), Голубеобразные (Columbiformes), Рябкообразные (Pterocletiformes). М.: 2013. 120 с. + CD-ROM.

Определитель (второй том), созданный сотрудниками Института проблем экологии и эволюции Академии наук России (ИПЭЭ РАН), продолжает серию публикаций по проблеме таксономической идентификации птиц по макро- и микростроению пера, в которую входит монография О. Силаевой, В. Ильичёва и О. Черновой «Определитель птиц по перу и его фрагментам. Отряд Воробьинообразные (Passeriformes). Семейство Врановые (Corvidae)» (2011). Настоящий том также посвящён птицам, перьевой покров которых часто служит объектом исследования в самых разных областях орнитологии (в частности, авиационной орнитологии), зоологии, палеонтологии и палеобиологии, археологии, этнографии и антропологии, в экологическом образовании, и в криминалистике.

Для орнитологов, зоологов, экспертов биологической экспертизы, гистологов.

Отв. редактор: д.б.н. О.Ф. Чернова

Рецензенты: д. ф.-м. н. Р.А. Турусов, к.б.н. В.А. Зубакин

Silaeva O.L., Ilyichev V.D., Chernova O.F., Varaksin A.N. BIRD IDENTIFICATION GUIDE of FEATHER and ITS FRAGMENTS. ORDERS: GALLIFORMES, COLUMBIFORMES, PTEROCLETIFORMES. Moscow: 2013. 120 p.

The second volume of the guide continued the series of publications devoted to birds' taxonomical identification by macro- and microstructure of feathers. First volume of BIRD IDENTIFICATION GUIDE of FEATHER and ITS FRAGMENTS. ORDERS: PASSERIFORMES. FAMILY CORVIDAE" was published in 2011. The guide was created by specialists of the A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of Russian Academy of Sciences. The second volume is devoted to the birds' species, which plumage serves as an object of studies in the different fields of ornithology, in particular, in avian ornithology and zoology, paleontology, paleontological biology, archeology, ethnography and anthropology, in ecological education and criminology as well.

For ornithologists, zoologists, specialists in biological expertise, histologists.

Editor-in-chief : Dr. O.F. Chernova.

Reviewers: Dr. R.A.Turusov, Dr. V.A. Zubakin.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта Президента РФ для ведущих научных школ (проект № НШ -5928.2012.4).

© ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН

© О.Л. Силаева

На первой стр. обложки: фазан Эллиота (фото О.Л. Силаевой).

На третьей и четвёртой стр. обложки: перья обыкновенной саджи (рис. В.М. Гудкова).

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Очередной (второй) том Определителя является продолжением работы авторов по морфологии и диагностике пера. Первый том аналогичного исследования был посвящён отряду Воробьинообразных, семейству Врановых (Силаева, Ильичёв, Чернова, Фадеева, 2010; Силаева, Чернова, Ильичёв, 2011). Второй том — двум другим отрядам птиц: Курообразных (Galiiformes) и Голубеобразных (Columbiformes), а также одному представителю Рябкообразных (Pterocletiformes) — обыкновенной садже (*Syrrhaptes paradoxus* Pall., 1773). Его написанию предшествовала обширная коллекторская работа по сбору репрезентативного перьевого материала внушительного объёма. Эта коллекция послужила основой для фундаментальных и прикладных исследований в области диагностики таксонов птиц по макро- и микроструктуре пера. По содержанию и научной новизне второй том кардинально отличается от всех предыдущих попыток составления определителей такого рода тем, что в нём представлена разработка электронного определителя (классификатора) нового поколения с автоматизированной системой идентификации таксона птицы по структуре пера. Методика создана сотрудниками Лаборатории экологии и управления поведением птиц ИПЭЭ РАН и специалистами Научно-исследовательского центра распознавания образов. Методы анализа многомерных данных впервые были применены для изучения перьевого материала в 2010 году (Силаева, Ильичёв, Чернова, Фадеева, 2010).

Большинство представителей Курообразных не представляют опасности для авиации, кроме некоторых видов, в частности, серой куропатки. Специальное внимание мы уделили широко распространённому синантропному полудомашнему виду Голубеобразных — сизому голубю (*Columba livia* f. *domestica*), взяв его в качестве модельного вида. Этот вид

очень тесно контактирует с человеком. Будучи наиболее конфликтным, он довольно часто создаёт биоповреждающие ситуации на аэродромах.

При выборе объектов исследования мы учли и другие орнитологические проблемы, а также задачи других областей науки и экономики (см. подробно: Силаева, Чернова, Ильичёв, 2011).

Одомашненные виды представляют особый интерес, позволяя проследить возможные изменения в структуре пера, связанные с domestикацией, изменением образа жизни птицы, например, утратой способности к полёту. Многие одомашненные виды Курообразных имеют большое хозяйственное значение, а значит и множество точек соприкосновения с человеком, а большинство диких видов уживаются рядом с человеком. Однако вопрос о влиянии синантропизации и domestикации на структуру пера остается невыясненным. Представители этой древней группы птиц живут в разнообразных биотопах и ландшафтах. Выбор объектов предполагал сравнительно-морфологический анализ таксонов разного иерархического уровня (видов, семейств) внутри одного отряда. Ранними авторами обнаружено большое сходство перьевых структур Курообразных и Голубеобразных на примере домашней курицы и сизого голубя (Lucas, Stettenheim, 1972). Наши данные вполне подтверждают это, в частности, для формулы крыла и распределения вершинных перьев, а также для некоторых структурных элементов пера, причем не только у домашних, но и у диких видов этих птиц.

Мы ограничились изучением дефинитивных перьев, так как именно у зрелого пера наиболее ярко выражены все его компартменты и их морфологическая координация, что важно для диагностики и идентификации. Морфология перьев более ранних генераций остается неизвестной, что служит перспективной задачей, решение которой может пролить свет на процессы эволюционных преобразований пера в процессе филогенеза так-

сонов. Несомненно, надо стремиться к обширному охвату таксономического разнообразия птиц, что даст возможность на основе сравнительно-морфологического метода представить гипотетическую картину адаптивной эволюции перьевого покрова птиц. Именно поэтому мы предполагаем продолжить серию публикаций определителей и по другим отрядам птиц.

В настоящем томе Определителя мы опустили теоретическую часть, имея в виду её наличие в первом томе. Здесь изложены лишь результаты наших экспериментальных исследований. Как и в предыдущем томе Определителя в помощь экспертам мы приводим следующие иллюстративные материалы:

- цветные изображения видов птиц<sup>1</sup>;
- коллекционные сборы перьев<sup>2</sup>;
- фотографии микроструктуры пера с комментариями.

Наше трепетное отношение ко всему живому, в частности, к птицам не позволило нам отлавливать и умерщвлять птиц с целью получения перьевого материала. Мы довольствовались тем, что попадало в наши руки в виде погибших птиц или уже готового перьевого материала. Мы собирали материал вдоль автодорог и линий электропередач, на кормовых участках хищных птиц, использовали также материал, предоставленный нам коллегами и друзьями, охотниками и егерями. Всем им мы выражаем глубокую благодарность за помощь в нашей работе: В. А. Валуюеву, В. В. Гаврилову, Т. Б. Голубевой, В. Ю. Дубровскому, М. В. Калякину, Д. А. Кореповой, Ю. Н. Макарову, С. К. Рыжову, В. А. Сигуте. Отдельное спасибо мы говорим руководству отдела орнитологии Зоологического музея МГУ.

---

<sup>1</sup> Данные находятся на прилагаемом CD-диске

<sup>2</sup> Данные находятся на прилагаемом CD-диске

Авторы также благодарят П. Г. Полежанкину, С. С. Золотарёва, Н.Ю. Сапункову, Т.В. Свиридову, Д.С. Власова и Д.Е Яхонтова за подготовку материала для исследования; Т.Н. Целикову за техническую помощь, а также В. А. Никулина за предоставленные версии программы PteroMetr. Мы использовали также переданные нам перьевые коллекции покойного зоолога В.М. Гудкова.

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Предисловие</b>	с. 3
<b>Введение</b>	с. 9
<b>Глава 1. Видовые очерки биологии птиц</b>	
Куруобразные (рябчик, глухарь, белая куропатка, тетерев, перепел, серая куропатка, обыкновенный турач, обыкновенный фазан, домашняя курица)	с. 11
Голубеобразные (вахирь, клинтух, сизый голубь, обыкновенная горлица, кольчатая горлица)	с. 25
Рябкообразные (обыкновенная саджа)	с. 33
<b>Глава 2. Особенности макро- и микроморфологии пера</b>	
Материал и методы	с. 35
Общий план строения, морфометрия и микроструктура пера	с. 40
Соотношение длин вершинных первостепенных маховых перьев и крыла	с. 46
Особенности строения пухового луча	с. 53
Сравнительно-морфологический анализ структур пера на уровне отрядов	с. 63
Узлы пуховых лучей	с. 64
Длина и плотность пуховых бородок проксимальной части покровного пера	с. 66
Особенности некоторых структур пера	с. 69
Дополнительное перо Куруобразных	с. 71
Архитектоника перьев (раздел написан Е.О. Фадеевой)	с. 80
<b>Глава 3. Функции оперения в связи со строением пера</b>	с. 88
<b>Глава 4. Идентификационный анализ по микроструктурным признакам пухового луча покровного пера</b>	
Формирование обучающей выборки	с. 90
Общий анализ обучающей выборки	с. 93

Анализ обучающей выборки с учётом сегментации данных	с. 97
Оценка информативности признаков	с. 102
Оценка корреляции признаков	с. 109
Определение таксона птицы по микроструктуре пера	с. 110
<b>Заключение</b>	с. 115
<b>Литература</b>	с. 117

**ПРИЛОЖЕНИЯ** представлены на CD-ROM

Приложение I. Птериозис сизого голубя.

Приложение II. Коллекции перьев ЛЭУПП ИПЭЭ РАН.

Приложение III. Экспонаты МПЦР на биостанции «Малинки» ИПЭЭ РАН.

Приложение IV. Атлас электронограмм (составлен Е.О. Фадеевой и О.Ф. Черновой).

Приложение V. Цветные фотографии изученных видов птиц.



## ВВЕДЕНИЕ

Перо птицы как уникальное изобретение природы выполняет множество задач, основными из которых являются обеспечение функции полёта, защиты тела от внешних повреждающих факторов и теплообмен. Оперение птицы состоит из комплексов перьев — птерилий, которые объединяют более или менее однотипные перья. Образно говоря, оперение является «визитной карточкой» птицы. Однако опознать птицу по её оперению, а тем более по его части не всегда просто. Сказанное относится и к изучаемым нами отрядам Курообразных и Голубеобразных, структура оперения которых ещё недостаточно изучена, а знание особенностей архитектоники пера представителей этих отрядов актуально, так как многие из этих видов представляют опасность для авиации.

В течение десятилетий в авиации США и ряда европейских стран работают хорошо налаженные информационные системы с обширными базами данных по структуре пера (Prast et al., 1996, 1998; Shamoun, Yom-Tov, 1995, 1996; Busching, 1997; Wattel, 2000; Dove, 2002). Базы данных постоянно обновляются и доступны в Интернете: [http://www.faa.gov/airports/airport\\_safety/](http://www.faa.gov/airports/airport_safety/).

Для каждой местности можно найти списки опасных для воздушных судов (ВС) видов птиц. Все биологические останки после столкновения направляются на экспертизу, независимо от последствий лётного происшествия. Идентификационные исследования проводят профессиональные эксперты. И в России также имеется некоторый исторический опыт проведения орнитологических экспертиз (Якоби, 1974; Ильичёв, 1984; Кошелев, Корзюков, Черничко, 1988, Pyichev, Nechval, Virjukov, 1999). Работы по биологической экспертизе вида птицы, ставшей причиной столкновения с ВС, постепенно становятся составной частью эколого-орнитологического мониторинга аэропортов и авиационных баз, однако такими обследованиями охвачено сравнительно небольшое число аэродромов. Орнитологам, участвующим в монито-

ринге аэропорта, вменяется в обязанность сбор тушек и перьев на территории аэропорта и в окружающей его 15-тикиллометровой зоне. Такая работа приносит не только сиюминутную пользу по установлению вида — виновника столкновения, но и способствует расширению общей базы данных по потенциально опасным для авиации видам, а также сбору данных относительно особенностей и характера повреждений ВС с учётом всех факторов ситуации инцидента. Общая совокупность данных в дальнейшем может быть использована для создания более точной стохастической модели биоповреждающей ситуации.

# Глава 1

## ВИДОВЫЕ ОЧЕРКИ БИОЛОГИИ ПТИЦ

### Курообразные (Galliformes)

Мелкие и средние по размерам птицы (масса тела 0,08–5,5 кг) с дневным, наземным образом жизни, гнездящиеся на земле. Крупных видов немного. Птицы с широкими укороченными крыльями, выпуклым укороченным клювом, с сильными ногами. Хорошо ходят и бегают. Взлетают шумно, при полёте быстро машут крыльями, временами планируют. Плотное оперение прилегает к телу, имеется перьевая пара, состоящая из основного и дополнительного пера. Самцы крупнее и ярче самок. Большинство видов ведут кочующий образ жизни, некоторые виды (тетерев, глухарь) весной токуют. Пар обычно не образуют. Самка насиживает кладку (4–24 яйца) и водит выводок. Пуховые птенцы вылупляются зрячими и вскоре после вылупления покидают гнездо. Осенью после периода размножения полностью меняют оперение.

Куриные, в частности, тетеревиные птицы образуют в полёте рыхлые, неупорядоченные построения. Внутри этих стай птицы могут образовывать микролинейные построения в виде углов и скосов. Летают днём на высоте до 100 м со скоростью около 65 км/час. Фазановые летают со скоростью от 60 до 90 км/час, высота ночных полётов перепела может достигать нескольких сот метров (Молодовский, 2001).

Цветные видовые фотографии помещены в Приложение V на CD-диске.

### Рябчик — *Bonasa bonasia* Linnaeus, 1758

Птица размером с небольшую курицу плотного сложения, масса тела самцов около 0,45 кг, самок до 0,42 кг, с небольшим хохолком на голове, с

оперённой на  $\frac{2}{3}$  цевкой, коротким тупым крылом и округлым хвостом. Выпуклый клюв серовато-чёрного цвета немного изогнут, пальцы буровато-серые. У самца верх головы, шеи и передняя часть спины серые с чёрными и рыжими поперечными полосами, маховые перья бурые, кроющие крыла пёстрые, рулевые с тёмной полосой и белой каймой. На горле — чёрное пятно с белой каёмкой, проходящей по щекам ниже глаза и через лоб. У самки более яркий охристо-рыжий тон, горло белое. У пухового птенца спина рыжеватокоричневая, брюшная часть жёлтая. У молодых птиц горло беловатое в пестринах, перья спины с белыми концами, зоб бледно-охристый. Голос — тонкий свист, оканчивающийся у самки трелькой «тии-титирви», у самца трель длиннее и звучнее «тини-тини — тит-тириви». Эти звуки легко симитировать с помощью манка, и птицы на них хорошо реагируют. Взлетают шумно, но садятся на деревья беззвучно. Полёт быстрый и маневренный с частыми взмахами крыльев и длительным скольжением. Много времени проводят на земле, ведут скрытный образ жизни, но не очень осторожны. Гнездятся по всей Палеарктике в лесной зоне и лесотундре, предпочитая сырые еловые, елово-лиственные и лиственные леса с густым подлеском, преимущественно в долинах небольших рек и ручьёв. Численность в основном невысокая. Оседлый вид. В марте образует постоянные пары, которые сохраняются в течение всего периода насиживания. В апреле самцы много поют, перепархивая по гнездовому участку, и устраивая драки с соседями. Самка устраивает гнездовую ямку на земле под прикрытием куста или валежника. В мае она откладывает 6–10 буровато-жёлтых в красно-бурых пятнышках яиц и насиживает их около трёх недель. Самец держится поблизости от насиживающей самки. Вылупившиеся и обсохшие птенцы уходят с самкой в поисках корма на светлые полянки и лесные дороги. С середины сентября молодые живут самостоятельно. Летом рябчики питаются травами, ягодами, семенами, насекомыми, а зимой — почками, серёжками и побегами лиственных деревьев.

## Глухарь — *Tetrao urogallus* Linnaeus, 1758

Крупная птица размером с индюка, массой самцов до 4,5 кг, самок — вдвое мельче, с длинным закруглённым хвостом, оперённой цевкой. У взрослого самца крупная голова на длинной шее. Поясница тёмно-серая с чёрными поперечинами, передняя часть спины и бока серые, грудь и брюхо белые с чёрно-бурыми пятнами. Соотношение белого цвета и пятен на брюхе и груди изменчиво в разных местах. Чернобрюхие таёжные особи темнее юго-восточных серых, у птиц из Западной Европы преобладает чёрный цвет низа. Нижняя поверхность крыльев белая. Верхние кроющие крыла серые с белыми пятнами, рулевые чёрные с беловатыми пятнами, плечевые светло-рыжие. На подбородке — борода из тёмных перьев. Клюв желтоватый, слегка изогнутый, брови красные, ноги красноватые. У взрослых самок тёмно-бурый с поперечинами верх, брюхо и грудь в широких каёмках попеременно с чёрными полосками. Подхвостье белое, зоб желтоватый с чёрными поперечинами. Взлетает шумно, хлопая крыльями. Полёт ровный, неманёвренный с планированием над кронами деревьев. На земле проводит много времени. Населяет хвойно-лиственные леса, боры и дубравы, избегая молодняков и редколесья. Вид распространён в евразийской зоне тайги. Осенью вылетает на берега рек, собирая мелкую гальку для желудков. Оседлый вид, кочующий зимой. Малочислен, местами обычен, является объектом охоты, полигам, постоянных пар не образует. Самцы не принимают участия в выращивании молодых. Весной самцы и самки собираются на токовищах. Во время токования глухари ненадолго глохнут (отсюда название). Самцы могут токовать как на деревьях, так и на земле. В конце лета и осенью самцы тоже токуют. Самки устраивают гнёзда недалеко от токовищ в неглубоких ямках под ветками. В начале мая появляются 6–8 охристых с красноватыми пестринами яиц. Вылупившиеся птенцы с первого дня клюют насекомых, а через неделю уже перепархивают. В течение месяца выводки держатся на окраинах болот и выру-

бок. Зимой питаются сосновой хвоей, летом — ягодами, семенами и травами, реже насекомыми и другими беспозвоночными.

### **Белая куропатка — *Lagopus lagopus* Linnaeus, 1758**

Некрупная птица куриного облика, плотного сложения с горизонтально уплощенным и немного опущенным закругленным хвостом. Масса самцов около 0,6 кг, самок — 0,5 кг. Голова маленькая, клюв крепкий, слегка утолщенный и выпуклый, крылья недлинные и округлые. Ноги средней длины с крепкими пальцами и короткими, изогнутыми когтями; края пальцев снабжены бахромой из роговых пластинок. В брачный период самец имеет белую окраску с коричневыми головой и шеей, с крупной и выпуклой ярко-красной бровью. Весенний наряд самок представлен рыжеватыми и тёмно-бурыми перьями, разбросанными на белом оперении, главным образом в области головы, шеи и зоба. Летом оба пола окрашены в рыже-бурые с поперечным рисунком тона, на брюхе беловатые, крылья белые. Рулевые перья чёрные, цевка и пальцы голые, клюв тёмный, когти желтоватые или тёмные. Зимнее оперение у обоих полов полностью белое, пальцы и цевка оперены, хвост тёмный, когти светлые, клюв и глаза чёрные.

У этого вида сложный и почти непрерывный процесс смены оперения, так самцы белых куропаток с ноября по март носят белое оперение, а с марта у них развивается ещё четыре наряда, у самок три линьки и три наряда. Предполагается, что у птиц в результате этих смен оперения формируется покровительственная окраска в соответствии с изменением расцветки тундры (Ильичёв, Карташов, Шилов, 1982).

По снегу передвигается быстро, не проваливаясь. Ночует, закапываясь в снег. Держится на земле, может присаживаться на деревья. Взлетает шумно, летает быстро, часто взмахивая крыльями и планируя. Весной самцы громко и резко кричат «кёрр... эр-эр-эррр», потом тихо «кэбэу...кэбэу». Сам-

ки лишь тихо квохчут, общаясь с выводком. Распространена белая куропатка в России от западных границ до Дальнего Востока, Чукотки и Камчатки. Населяет тундры, лесотундры, таёжные и моховые болота, заболоченную лесостепь, альпийский пояс в горах. Оседлая и кочующая птица образует постоянные пары, зимует стайками. В марте самцы выбирают участки, дерутся, защищая их от других самцов. В апреле самцы токуют, взлетая круто вверх на высоту до 20 м. Для гнёзд используют углубления в почве, выстилают их прутиками и стебельками. Самка откладывает 6–12 красноватых с коричневыми отметинами яиц размерами 39–47 x 8–32 мм, которые насиживает около трёх недель. После вылупления самка начинает кочевать с выводком, самец, находится поблизости и защищает выводок в течение месяца. Затем взрослые птицы покидают подросших птенцов. Птенцы в возрасте двух недель летают. Зимой белые куропатки питаются почками и побегами берёзы, ивы и ольхи. Летом и осенью поедают ягоды, листья и семена, изредка склёвывая насекомых, пауков и других беспозвоночных.

Белая куропатка занесена в Красную книгу Смоленской области со статусом III категории.

### **Тетерев — *Lyrurus tetrrix* Linnaeus, 1758**

Птица размером с курицу, масса тела самцов до 1,5 кг, самок — около 1 кг. Крылья изогнутые укороченные, у самцов хвост вырезан в форме лиры, у самок хвост прямой, слегка вырезанный. Цевка оперена, пальцы голые с бахромой по краям, над глазом — голый красный участок кожи в форме брови. Клюв крепкий, выпуклый. Самцы весной чёрные с синеватым блеском на голове, шее, зобе и нижней части спины. Клюв чёрный, пальцы тёмно-бурые. Нижние кроющие крыла и хвоста белые. На крыле белые полосы. Летом голова тёмно-бурая с мелкими пестринами. В оперении самки преобладает тёмно-рыжий оттенок с чёрным рисунком и с поперечными пестринами, на

крыле — белое зеркальце. Тетерев быстро бегают по земле, присаживаются в кроны деревьев, ловко передвигаются по веткам берёзы, поедая почки.

Зимой птицы держатся стаями, ночуют под снегом, почти вертикально взлетая из-под снега. Полёт прямолинейный и быстрый с частыми взмахами крыльев. Тетерев — птица полигамная, постоянных пар не образует. Токует в основном в апреле с первыми лучами солнца на полях и лугах, моховых болотах и на льду озёр. Осенью тоже токует. Токующие самцы издают звуки, напоминающие работающий вдали мотор или воркование голубя. Периодически они чуфыкают «чуфф-ши», вертикально поднимают хвост, раскрывают его, вытягивают голову вперед, подпрыгивая и поворачиваясь на месте.

Ареал распространения тетеревов простирается по всей Палеарктике, захватывая почти всю лесную и лесостепную полосу, светлые лиственные и смешанные леса. Оседлая птица, зимой иногда кочует. Самка откладывает в ямку под нависшими ветвями 5–10 охристых с коричневыми пятнышками яиц, насиживая их около трёх недель. Суточные птенцы покидают гнездо, перебираясь с матерью в кусты и высокотравье. Десятидневные птенцы начинают перепархивать. Самцы не участвуют в выведении потомства.

Зимой тетерева питаются берёзовыми почками, серёжками и побегам; летом кормятся ягодами, семенами, побегами трав. Численность тетерева невысокая.

### **Перепел — *Coturnix coturnix* Linnaeus, 1758**

Птица облика мини-курицы, масса самцов около 0,1 кг, самок — 0,085 кг. У перепела острые крылья с мягкими рулевыми, скрытыми удлинёнными кроющими хвоста. Шпор нет как у самца, так и у самки. Недлинный клюв вздут и слегка изогнут, цевка и пальцы не оперены. Общая окраска взрослого самца охристо-бурая с тёмными поперечными полосами, светло-охристыми концами перьев, маховые тёмно-бурые. Верх головы коричневый со светлой



полосой, проходящей посередине, за ухом — беловатая «бровь». Горло, шея и подбородок рыжие или тёмно-бурые. Грудь бледно-охристая, брюхо беловатое, по бокам тела продольные полосы. У самки подбородок, горло и шея беловатые, зоб и передняя часть груди со слабым рыжеватым налётом и тёмно-бурыми пятнами, по бокам тела поперечные рыжевато-бурые полосы или пятна. У пуховых птенцов спина рыжеватая с тремя бурыми полосами, две тёмные полосы на затылке, брюшная сторона желтоватая с серым оттенком. Молодые сходны по окраске с взрослыми самками. Голос самца — хорошо известный всем «бой» — «пить полоть» или «фить-пиль-виты», а также хриплое «ва-вва... ва-вва». У самки — тихая трель «тюрюрю» или «брибит». Ведёт наземный образ жизни, редко взлетая, иногда прямо из-под ног. Пролетев немного, снова опускается в травяные заросли, планируя перед посадкой. Летает быстро, прямолинейно, часто взмахивая крыльями. Бегаёт легко и быстро, копается в земле, разгребая её лапами, любит купаться в пыли. На деревья и кусты не садится. Гнездится от Финского залива до Прибайкалья, на Севере не встречается. Населяет луга и долины рек в тайге и лесной зоне, лесостепи и степи, предгорьях и горах. В культурном ландшафте встречается в посевах зерновых, картофеля и клевера. Зимует в Средиземноморье, Юго-Западной Европе и Африке, а также в Передней Азии и Индии. Местами обычен. Прилетает в мае, улетает в сентябре. Постоянных пар не образует. Самка устраивает гнездо в неглубокой ямке на лугу, в хлебах часто под защитой бурьяна или кочки. В кладке 10–12 яиц с чёрно-бурыми отметинами, которые самка насиживает 17–20 суток. После вылупления птенцы вместе с самкой покидают гнездо, ещё некоторое время держась поблизости. В возрасте 11 дней они начинают перепархивать. В возрасте полутора месяцев птенцы ведут самостоятельную жизнь, и выводки распадаются. В сентябре начинается отлёт на зимовки, птицы при этом летят поодиночке. В начале лета кормятся зеленью и семенами трав, в середине лета в пище преобладают насекомые.

Представляет опасность для самолётов. С перепелом происходит около 0,68% столкновений с воздушными судами преимущественно во время их массового пролёта над аэродромами Черноморского побережья, Кавказа и Крыма утром и в ночное время (Якоби, 1974). С этим видом отмечено 2,2% столкновений в Украине, 2,0% — в Узбекистане и 1,5% — в Западной Сибири (Пономарёва, 1995).

### **Серая куропатка — *Perdix perdix* Linnaeus, 1758**

Птица куриного облика, плотного телосложения. Масса самцов около 0,43 кг, самок — 0,41 кг. Голова маленькая, крылья короткие, округлые, хвост короткий, цевка и пальцы не оперены. Клюв крепкий, тёмно-бурый, немного выпуклый и изогнутый, глаза карие, ноги желтоватые. У самца лоб и полоса над глазом, подбородок и передняя часть шеи рыжие, кроющие уха бурые, спина с мелким струйчатым рисунком и поперечными каштановыми полосками. Маховые перья бурые, рулевые рыжие. Грудь и бока серые с неярыкими поперечными полосками, на боках широкие бурые поперечные полосы. На брюхе каштановое пятно в форме подковы, окаймлённое белой полоской, подхвостье грязно-белое. У самки брюшное пятно меньше, иногда оно вообще отсутствует. У пухового птенца верх головы каштановый с пятнами, горло и голова с боков желтоватые, спинная часть тела бурая, нижняя серо-жёлтая. Голос — повторяющееся «кирр-рек...кирр-рек», которое выкрикивается громко и напряжённо. Серая куропатка передвигается в основном пешком, лавируя в зарослях трав и кустарника. Стайка взлетает с характерным вибрирующим звуком и громким хлопаньем крыльев. Летают куропатки невысоко, при этом быстро машут крыльями. Перед тем, как приземлиться, планируют, спускаясь по пологой кривой. В гнездовое время держатся стайками, в гнездовое — постоянными парами. Оседлая и кочующая птица. Область гнездования охватывает лесные зоны Евразии. Предпочитает зарос-

шие предгорья, нагорные степи. Гнездится на сухих лугах, степях с лесными островками и оврагами, на хлебных полях по соседству с мелколесьем. В лесах выбирает большие поляны и вырубки. Местами довольно обычная и даже многочисленная птица, численность значительно снижается после снежных и суровых зим, когда птицам бывает трудно добраться до корма. Размножение начинается в марте с образования пар. Самка и самец принимают брачные позы и выполняют особые движения. Гнездо устраивается в неглубокой ямке среди густой травы под защитой куста или кочки, выстилается сухими травинками. В начале мая самка откладывает 12–18 серовато-оливковых яиц, которые насиживает 21–26 дней. Самец охраняет насиживающую самку и после вылупления птенцов помогает водить выводок. Едва обсохших птенцов родители уводят в кормные места. Недельные птенцы уже вспархивают, а двухнедельные летают. Выводки не распадаются всю осень, а иногда и зиму. Питаются всходами озимых злаков и другими растительными кормами, летом предпочитают беспозвоночных (особенно птенцы), разные семена, побеги и ягоды.

Представляют опасность для взлетающих и приземляющихся ВС, так как кормятся и живут как зимой, так и летом небольшими стайками на полях и лугах в непосредственной близости от аэродромов. Нещадно и часто бессмысленно уничтожаются служащими аэропортов. Во-первых, постоянно живущие популяции обучаются избегать опасности быть сбитыми ВС. И, во-вторых, место серых куропаток, уничтоженных сотрудниками аэропортов, занимают неопытные особи, которые как раз и представляют основную угрозу для авиаперелётов. По данным В.Э. Якоби с данным видом происходит 0,55% столкновений (Якоби, 1974). Отмечено 6,0% столкновений с самолётами в Литве, 4,4% — в Украине и 2,8% — в Западной Сибири (Пономарёва, 1995).

## Обыкновенный турач — *Francolinus francolinus* Linnaeus, 1766

По размерам эта птица меньше обыкновенного фазана, но крупнее серой куропатки, её масса от 0,4 до 0,5 кг. Самец окрашен в чёрный цвет с белыми пестринами на нижней стороне тела, на спине и крыльях у него продольные буровато-рыжие пестрины. Поясница и хвост в чёрно-белых поперечных полосках. Шея окружена рыжевато-коричневым кольцом. Клюв чёрный, ноги красные. Окраска самки бледнее. Если птицу не беспокоить, то она доверчива и не пуглива. Отлично бегают по земле, часто затаиваясь. Взлетает с шумом «свечой», летит быстро по горизонтали, часто взмахивая крыльями, приземляется среди кустов. В России заселяет травянистые и кустарниковые заросли, предпочитая тамарисковые рощи, прибрежные тростники перемежку с полянами, тугаями, ситниковыми лугами, злаковыми степями. Держится на полях с кунжутом, люцерной, рисом, пшеницей, ячменём, в садах и виноградниках. Оседлый вид, но может перемещаться с одного местообитания на другое в зависимости от кормов, погодных условий и толщины снежного покрова.

Ещё столетие назад был достаточно обычен на юге Европы, однако в результате усиленного преследования вид исчез в юго-восточной Испании, Сицилии и на островах Эгейского моря. В настоящее время турач встречается от Кипра до Ирака, Афганистана, до северной Индии, на востоке до Ассама. В России обычен по рекам Араксу, Куре, нижнему Атреку, среднему течению реки Сумбара. В Азербайджане его поголовье в 60-ых годах оценивалось в 100 тыс. особей, однако численность была нестабильной. В многоснежные зимы она быстро сокращалась. В течение 3–4 лет восстанавливалась. На численности вида отрицательно влияет браконьерство. В Туркмении численность не превышает 500 особей. Здесь и в Азербайджане вид включён в Красные книги.

Моногамная птица, в марте держится парами, а с конца марта начинает токовать. Самец держится около самки, запрокидывает назад голову, распускает хвост и чертит полу-распущенными крыльями, часто подпрыгивает, вертит головой и кричит. Для токования выбирается поляна среди кустов, открытые кустарниковые бугры. При пении самец вскакивает на возвышенное место, стожок сена или куст. Вблизи токующего самца держится одна самка. Ток продолжается до середины июня, а некоторые самцы кричат до конца июля. После окончания токования самка приступает к устройству гнезда и яйцекладке. Гнездо в виде ямки выстилается сухими травинками и располагается под прикрытием куста. В полной кладке от 6 до 15, чаще около 10 яиц оливково-бурых или молочно-кофейных с редкими белыми пятнами. Кладку насиживает самка. Птенцы встречаются с мая по июль. Масса однодневного птенца от 10 до 12 г, в выводке 8–11 птенцов. Во второй половине лета их водит самец, а самка насиживает вторую кладку. Обычно турачи размножаются дважды в сезон. Осенью и зимой птицы держатся стайками. В тёплую погоду в ноябре бывает слышен токовый крик самца. Турач поедает насекомых, преимущественно жуков, зелёные побеги, ягоды, семена и зёрна культурных злаков и бобовые, — всего около 100 видов растений.

### **Обыкновенный фазан — *Phasianus colchichus* Linnaeus, 1758**

Довольно крупная птица размером с курицу, масса самцов в среднем 1,4 кг, самок — 1 кг. Это одна из самых красивых. Самец окрашен очень ярко, голова и верх шеи зелёные с металлическим блеском, нижняя сторона шеи, грудь, брюхо и бока красно-каштановые, в отливающем металлическим блеском оперении сочетаются самые разные тона: коричневый, жёлтый, чёрный. По краям головы вырастают удлинённые перья, образуя подобие рожков. Глаза жёлтые. Около глаз кожное кольцо красного цвета, клюв палевый. Ноги красноватые или свинцового цвета, у самцов есть шпора на лапе. Самка

окрашена в пёстрые сероватые тона с чёрными и тёмно-рыжими отметинами, верхняя часть тела более тёмная. Общая окраска имеет фиолетово-розоватый отлив. Как у самца, так и у самки длинный хвост. В ювенильном наряде самец и самка окрашены одинаково. Передвигается по земле легко и быстро не только на открытых пространствах, но и в зарослях кустарников, считается лучшим бегуном среди куриных. При опасности спасается бегством и только в случае крайней необходимости резко взлетает почти вертикально, полёт быстрый, но недолгий. Стайные птицы, во внегнездовой период встречаются небольшими группами. Оседлый вид, но иногда откочёвывает зимой из северных районов с высоким снежным покровом. Осторожная и пугливая птица. Обитает в густых, пойменных недоступных для человека зарослях с тростниковой и кустарниковой растительностью, в горы поднимается вместе с пойменными лесами. Естественным местом обитания вида являются тугайные заросли.

В зависимости от соотношения численности самцов и самок вид может проявлять полигамный характер размножения. Ток начинается в марте-апреле. Двусложный брачный крик самца слышен в пределах 700 метров. При виде самки самец издаёт негромкий глухой звук «ху-ху». Токует самец на участках, где есть непроходимые заросли, в последствие здесь делается гнездо, а также открытые места по возможности вблизи от водоёмов. Во время брачного ритуала самец очень быстро взмахивает крыльями, подпрыгивает, рыхлит землю перед самкой, ритуально её кормит. Самка устраивает гнездо в глубине кустарника и так, чтобы сверху оно было прикрыто зарослями травы. Лоток выстилается мягкими травами. Часто одно и то же гнездо используется многократно и каждый раз заново выстилается. Самка откладывает от 10 до 20 яиц светлой окраски с мелкими крапинами, в повторных кладках яиц значительно меньше. В период брачной активности происходят стычки самцов соседних участков, они похожи на драки домашних петухов. Самка плотно насиживает кладку в течение 21–23 дней. В возрасте трёх не-

дель птенцы могут пролететь несколько метров. Несколько дней после вылупления птенцы держатся около гнезда, затем выводок начинает искать места более богатые кормом. Основная часть ареала находится в Юго-Восточной Азии. Кроме неё имеется несколько отдельных гнездовых областей. Подвиды распространены на Кавказе, в Грузии, в прикаспийской низменности, в Туркмении. На Дальнем Востоке обитает даже в дубовых лесах с богатым кустарниковым подростом. Зимой птицы переселяются в антропогенные ландшафты, на поля с просом и бобами, гумна и огороды.

В последнее время фазаны были расселены человеком почти по всей Европе, есть этот вид и в Северной Америке и Новой Зеландии. Северная граница распространения ограничена полосой малоснежных равнин, континентальных сухих плато с малым количеством зимних осадков и с глубиной снежного покрова не выше 15–20 см. Аборигенные формы фазана очень малочисленны. Это происходит в результате сокращения естественных биотопов распространения вида и преследования со стороны человека. Уровень численности птиц, разводимых в неволе, не внушает опасения. Питание фазана очень разнообразно. Осенью и зимой в рационе преобладают ягоды и семена. Весной птицы могут кормиться почками на деревьях. Летом птицы поедают много животного корма: беспозвоночных, моллюсков, а иногда и мелких позвоночных, ящериц и мышевидных грызунов. Корм собирают с земли и невысокой растительности.

В Украине отмечены лётные происшествия с участием фазанов (Пономарёва, 1995). В аэропорту Ванкувера (Канада) фазаны довольно часто сталкивались с воздушными судами, попадали в двигатели и выводили их из строя. После того, как в аэропорту срыли все кустарники, в которых жили фазаны, столкновений этих птиц с самолётами больше не происходило (Якоби, 1974).

## Домашняя курица — *Gallus gallus domesticus* Linnaeus, 1758

Курица является самой распространённой домашней птицей. Основным её предком считается дикая банкивская курица, или красная джунглевая курица (*Gallus bankiva*). Род кур содержит еще три вида: *G. sonnerati*, *G. lafaeti* и *G. varius*, которые по строению, оперению, поведению дальше отстоят от домашних пород, чем банкивские. Предполагается, что банкивские куры были приручены в Юго-Восточной Азии в неолите, когда люди начали возделывать землю, т.е. это произошло примерно в 2000 году до н.э. Масса самцов колеблется от 0,9 до 1,2 кг, а самок — от 0,5 до 0,75 кг. Окраска очень разнообразна, преобладают красные и золотистые тона в сочетании с чёрными полосами. Банкивские куры по своей окраске и некоторым другим признакам очень сходны с современными бурыми леггорнами.

Дикие банкивские куры распространены в Индии, Бирме, Малакке и на острове Суматра. Это пугливая птица населяет лесные массивы, заросшие кустарником и бамбуком. Вид оседлый, ведёт наземный образ жизни, летает плохо. Питается семенами растений, зёрнами, фруктами, насекомыми и червями. Гнездится на земле, насиживают яйца только самки. В Греции куры появились только на рубеже второго и первого тысячелетий до нашей эры. К тому времени ещё не была оценена по достоинству яйценоскость кур, и их употребляли в пищу наравне с другими птицами — гусями, перепелами, куропатками, фазанами. В результате очень популярного ещё в V веке до н.э. в Греции выращивания петухов для петушиных боев начались попытки искусственного отбора птиц по крепости телосложения, легкости и агрессивности. Так сформировались специальные бойцовые породы, дошедшие до наших дней.

В Западную Европу кур привезли из Италии и греческих колоний в VI веке до н.э. Из греческих причерноморских колоний куры в V–IV веках до н.э. попали на территорию Древней Руси. С середины первого тысячелетия эти птицы распространились по всей Европе.



## Голубеобразные (Columbiformes)

Отряд объединяет мелких и средних размеров птиц с массой тела от 3,1 г до 3,2 кг. Птицы плотного сложения с удлинёнными острыми крыльями, маленькой головой, небольшим тонким клювом, хвост умеренной длины. Оперение плотное и прилегающее к телу, перья с развитыми пуховыми частями, распадающимися в «пудру». Развит зоб, выделяющий зобное «молочко», предназначенное для выкармливания птенцов. Растительноядные птицы, собирающие корм с поверхности земли. Пьют, втягивая воду и не поднимая головы. Хорошо ходят, быстро летают со скоростью до 80 км/час и на высоте не выше 300 м, хотя при ночном полёте горлицы поднимаются на гораздо большую высоту. Гнездятся по дуплам, на скалах или строят гнезда-платформы па ветвях, чаще у стволов деревьев, в строениях и промышленных сооружениях. Откладывают 2 яйца (реже 1–4). Многие виды охотно контактируют с человеком.

В полёте часто образуют упорядоченные рыхлые и плотные скученные и линейные построения, иногда со сложными конфигурациями (Молодовский, 2001).

### **Вяхирь — *Columba palumbus* Linnaeus, 1758**

Крупный голубь размером с ворону, массой около 0,6 кг. Крылья относительно короткие, хвост длинный, прямо срезанный, с плотного телосложения. На крыле и по бокам шеи белые пятна, голова маленькая, короткий клюв с восковицей, жёлтой вершиной и красным основанием, имеет утолщение на конце и с загнутый вниз кончик. Ноги короткие, красные. Спинная сторона взрослых птиц сизая, передняя часть спины и плеч слегка буроватая, задняя часть спины и надхвостье чисто сизые. Рулевые перья аспидно-серые, светлеющие к вершине сверху до сизого цвета, снизу до беловатого, на конце от-

чётливо видна тёмная вершинная полоса. Первостепенные маховые черноватые, второстепенные маховые с широкими белыми наружными каймами, образующими на крыле белое пятно. Исподняя поверхность крыла беловатая с сизым оттенком. Зоб и грудь сизовато-красные; бока, брюхо, подхвостье — светло-сизые. По бокам шеи имеется широкое белое ожерелье, задняя и боковая стороны шеи с металлическим красным и зеленым блеском, Глаза жёлтые. У молодых буроватая спина, белых пятен на шее нет; зоб и грудь коричневые, а не красные.

Птица молчалива. В период размножения самцы воркуют: «куу-у-у, куу-рруу» или «гурр-гру-гурр-гурр». Хорошо ходит по земле, много времени проводит на деревьях, летает прямолинейно и медленно. Общественная птица. Область гнездования охватывает Восточную и Западную Европу, в частности лесостепную зону на восток до Томска. Зимует в Южной и Западной Европе, Передней Азии. Гнездится в хвойных, смешанных и широколиственных лесах, долинах рек, березовых колках. В России это типичная лесная птица. Стаи вяхирей прилетают в конце марта, уже сформировав пары. С конца апреля начинается строительство гнезд. Их складывают из тонких веточек на боковой ветви дерева, иногда у ствола, могут использовать старые гнёзда ворон. Токующий самец взлетает на 20–30 м, сильно хлопая крыльями; затем скользит вниз на широко распушенных крыльях, возвращаясь к самке. Гнездовая постройка рыхлая и просвечивающая, с плоским лотком. Самка откладывает два белых яйца, которые насиживают обе птицы около 17 дней. Птенцов кормят сначала зобным «молочком», затем размячённой в зобу пищей. Птенцы остаются в гнезде 38 дней. Вылетев из гнезда, они некоторое время держатся с родителями, которые их подкармливают, а потом становятся самостоятельными, образуют стаи и кочуют по кормным местам. Взрослые в это время занимаются вторыми кладками. В августе–сентябре вяхири откочёвывают к местам зимовок. Кормятся на полях и лугах, склёвывая с земли зерна злаков и бобовых, питаются также семенами ели. Ягоды, буковые орешки и жёлуди склёвывают с кустов и ветвей деревьев.

Может портить сельскохозяйственные культуры и участвовать в создании аварийных ситуаций на аэродромах. На огородах успешно отпугивается макетами, изображающими взлетающих птиц с распущенными крыльями и белыми пятнами на них (обязательно!) (Ильичёв, Силаева, Золотарёв и др. 2007). Известны случаи столкновения авиационного транспорта с вяхирями на западноевропейских аэродромах (до 5% от общего числа видового списка птиц-виновников столкновений), так как в Лондоне и Париже, например, вяхири занимают нишу сизого голубя. На аэродромах в осеннее время отпугнуть вяхирей и некоторых других птиц помогает высокая трава (Brough, Bridgeman, 1980, цит. по: Ильичёв, 1984;). С вяхирем отмечено 0,28% столкновений, попадание вяхиря в двигатель взлетевшего самолёта Боинг-747 в аэропорту Орли (Франция) вывело из строя двигатель (Якоби, 1974).

### **Клинтух — *Columba oenas* Linnaeus, 1758**

Голубь среднего размера с массой в 0,25–0,34 кг, серо-сизой окраски, с острыми длинными крыльями и длинным, выходящим за их пределы прямо срезанным хвостом, короткими ногами. Клюв с восковицей, короткий, тонкий, слегка изогнутый книзу. У взрослых в брачном наряде верхняя сторона серо-сизая, брюшная — более светлая. Пепельно-сизые бока и задняя часть шеи с металлическим зелёным и пурпурным отливом, испод крыла и брюхо пепельно-сизые. Маховые перья аспидно-чёрные, рулевые сизые с двумя черноватыми полосками. Глаза тёмно-коричневые, клюв красный у основания и желтый на вершине, ноги розоватые. Самка отличается более тусклым оперением, слабым блеском на шее, буроватым оттенком спины. Общественная птица, держится группами. Молчалива, во время размножения самец воркует, монотонно повторяя 10–15 раз подряд «ху-хуу». У взлетающей птицы слышен свистящий шум крыльев. Клинтух осторожен, держится скрытно в кронах деревьев. Быстро и маневренно летает, хорошо ходит.

Область гнездования охватывает смешанные и широколиственные леса, старые парки на восток до Алтая. Зимует в Южной и Средней Европе, Северной Африке, Передней Азии. На пролёте собирается крупными стаями. Гнездится в старовозрастных лесах с дуплистыми деревьями: в дубово-осокоревых и березовых, иногда — в смешанных. Использует естественные дупла, а также выдолбленные желной. В местностях, где нет дупел, селится в обрывах с норами и трещинами. После прилета самцы много воркуют, устроившись на ветке поблизости от дупла, и ухаживают за самками. Гнёзда устраивают в высоко расположенных дуплах, скудно выстилая их веточками, корешками и листьями. В апреле-мае самка откладывает два белых яйца. Насиживание длится 16–18 дней, еще 25–28 дней птенцы проводят в гнезде. Насиживают и кормят птенцов оба родителя вначале зобным «молочком», позднее размягчёнными в зобах зёрнами. Месячные птенцы покидают гнездо и живут самостоятельно, а взрослые птицы приступают ко второй кладке. После второй кладки взрослые присоединяются к молодым, образуя общие стаи, сначала кочующие по кормным местам, а затем отлетающие на зимовки. Летом кормятся на лугах и полянах преимущественно дикими травами. С конца июля и позднее регулярно вылетают на сжатые поля, собирая падалицу. Клюют буковые орешки, жёлуди и ягоды. В желудках обычно присутствуют мелкие камешки.

Известен случай столкновения самолёта с клинтухом во время ночного тренировочного полёта (Якоби, 1974).

### **Сизый голубь — *Columba livia f. domestica***

Голубь среднего размера с массой около 0,25 кг, с маленькой головкой, плотным телосложением. Окраска сизая, ноги короткие, крылья длинные заострённые. Длинный, прямо обрезанный хвост выступает за концы сложенных крыльев. Клюв чёрный с белой вздутой восковицей, короткий и тонкий, его кончик немного загнут вниз и расширен на конце. У летящего сизого го-

лубя видна белая поясница и широкая тонкая полоса на конце хвоста, а также две тёмные, поперечные полосы на крыльях. Оба пола в брачном наряде сизые, с более тёмной окраской на голове, шее, зобе, концах крыльев. Спина светло-серая, нижняя сторона чуть темнее, обе стороны ровно окрашены. Нижняя поверхность крыла и подмышечные перья светлые. По концам рулевых проходит широкая чёрная полоса, но сами кончики рулевых светло-серые. Внешнее опахало крайнего рулевого белое. На сложенном крыле видны две чёрные поперечные полосы. На тёмной шее металлический зеленоватый отлив, на зобе — медно-красный. Глаза оранжевые, ноги красные. В оперении молодых нет металлического блеска, у самок он выражен слабее, чем у самцов. Ноги у молодых окрашены бледнее.

Общественная птица, держится группами. Полёт маневренный, крылья производят свистящие звуки. Много ходит по земле, раньше на деревья не присаживался, теперь часто можно увидеть сизых голубей, сидящих на ветках деревьев. Вид распространён спорадически по южным регионам России и сопредельных государств, начиная от обрывистых берегов Азовского моря до Дона, Волги, Урала. Встречается на Северном Кавказе, Южном Урале, Алтае и в Енисейских Саянах. Придерживается в горах скалистых участков, ущелий и утесов.

Брачный период начинается в апреле. Самец воркует, низко наклоняясь и кружась с частично распущенным хвостом по направлению к самке, резко приподнимает шею, «целуется» с самкой, соприкасаясь клювами. Самцы взлетают, описывая круги и спускаясь вниз, затем планируют на раскрытых, поднятых над спиной крыльях. Гнёзда устраивают на обрывах и скалах, избегая лесов и открытых пространств. Гнездятся отдельными парами или небольшими колониями в трещинах, нишах, а также на карнизах и выступающих камнях. Самец отыскивает место, приносит веточки и корешки, а самка складывает из них плоскую кучку с неглубоким лотком. В апреле самка откладывает два белых яйца. Самец помогает в насиживании, которое длится 17 дней, птенцов выкармливают обе птицы, отрывивая кашицеобразное «мо-

лочко», выделяемое стенками зобов. Позднее птенцы получают от родителей размячённые в зобах зерна. Гнездовой период длится 4–5 недель. Покинувших гнездо птенцов родители продолжают кормить еще некоторое время, а затем приступают ко второй кладке. Подросшие птенцы образуют стаи, которые кочуют по кормным местам. Питаются семенами дикорастущих растений и злаковых, особенно пшеницы. Зерна подбирают с земли. В городах и селах в большом количестве обитают синантропные сизые голуби, собирающие корм на помойках и свалках, а также получают корм из рук горожан. Такие голуби массово гнездятся на чердаках и отличаются от диких сизых голубей своей разнообразной и часто пёстрой окраской. Такая окраска получается в результате скрещивания с домашними голубями разных пород, которые содержатся в голубятнях города. Дикий сизый голубь людей избегает.

Синантропные сизые голуби представляют постоянную угрозу для воздушных судов (ВС), загрязняют памятники, архитектурные и промышленные сооружения, значительно ухудшают санитарно-гигиеническую ситуацию на пищевых фабриках, элеваторах, являются переносчиками заболеваний. В городах необходимо регулировать численность сизых голубей, ограничивая их доступ к пище — закрывать баки с пищевыми отходами, делать кормушки в парках и скверах недоступными для голубей. Сизые голуби составляют около 15,3% столкновений, в основном это происходит на аэродромах, расположенных недалеко от городов, где сизые голуби и их домашние расы вполне обычны и многочисленны. Особенно сложной бывает ситуация на аэродромах во второй половине лета, когда взрослые более опытные птицы прилетают на аэродром вместе с молодыми, которые преимущественно и сталкиваются с самолётами. Такие столкновения происходят чаще всего на взлётах и посадках или на низких высотах при полётах над городами с большим количеством голубятен. Но не только, инциденты случаются и на разворотах на высотах около 200 м. Часто происходят столкновения с голубями-вертунами, кувыркающимися в воздухе. Совершенно недопустимо строительство голубятен вблизи аэропортов (Ильичёв и др., 2007; Якоби, 1974). Сизый голубь с

трудом поддаётся отпугиванию, на него почти не действуют биоакустические средства управления поведением птиц и он почти не способен экстраполировать. С данным видом отмечено 21,3 столкновений с самолётами в Литве, 2,2% — в Украине, 4% — в Узбекистане и 2,8% — в Западной Сибири (Пономарёва, 1995). В сентябре 1988 года по вине этого вида произошло крушение Боинга-737. На взлёте в эфиопском аэропорту Бахр-Дар самолёт столкнулся со стаей сизых голубей, в результате 35 пассажиров погибли и 100 получили ранения.

### **Обыкновенная горлица — *Streptopelia turtur* Linnaeus, 1758**

Мелкий голубь с массой тела около 0,14 кг, коричнево-розовым и серым оперением, длинным ступенчатым хвостом, окаймленным белой полосой. Ноги короткие, красные; голова маленькая; черноватый клюв прямой заостренный со светлой восковицей. У взрослых птиц голова и шея серо-голубые; спина светло-бурая с чешуйчатым рисунком; поясница и надхвостье буровато-серые. Зоб и грудь сизо-розовые; брюхо и подхвостье беловатые. Бока, подкрылья и подмышечные голубовато-серые. Маховые перья буровато-чёрные, рулевые чёрные с белыми концами, но у крайних рулевых наружные опахала белые. На боках шеи чёрные пёрышки с голубоватыми вершинами образуют ряды пятен в форме луны. Вокруг оранжевых глаз — кольца голой кожи красного цвета. У молодых вместо серых тонов — коричневые, маховые с коричневым налётом, на зобе и шее нет розовый налёта; на шее нет пятен.

Область гнездования распространяется до Урала, Тобола, Ишима, Омска. Зимует в Африке. Для гнездования предпочитает лиственные леса, рощи, сады. В брачный период самцы воркуют, повторяя 3–4 раза «турр-турр», затем следует пауза и снова та же трель несколько раз. В негнездовое время этот голубь молчалив. Много времени проводит на деревьях, спускаясь на землю для водопоя и кормёжки. Летает быстро и прямолинейно. Никогда не удаляется от воды. Гнёзда устраивает на разной высоте, редко — на земле. Гнездовые по-

стройки сделаны небрежно, дно просвечивает. В мае самка откладывает два белых яйца. Насиживают оба родителя 13–14 дней, молодых выкармливают, отрывая содержимое своих зобов в клювы птенцов. Птенцы остаются в гнезде 18 дней, а через 21 день уже летают. Лётные молодые собираются в самостоятельные стайки, кочуют и готовятся к отлёту. Отлёт начинается в августе и продолжается в сентябре. В начале лета питаются семенами диких растений, а в конце лета и осенью — падалицей на убранных полях, предпочитая масличные, просо, гречиху и пшеницу. Птица не очень осторожна, легко привыкает к людям, поселяется на окраинах населённых пунктов.

С данным видом отмечено 5,5% столкновений с самолётами в Украине и 6,6% — в Узбекистане (Понамарёва, 1995).

### **Кольчатая горлица — *Streptopelia decaocto* Frivald., 1838**

Птица немного крупнее дрозда с небольшой головой и массой тела около 0,14 кг, однотонной серовато-розовой окраски, с узким чёрным полукольцом на шее (отсюда название). Крылья тупые, короткие. Хвост длинный ступенчатый, окаймлён широкой белой полосой. Клюв короткий прямой, слегка изогнут на конце с серой восковицей. У взрослых птиц верх головы серый с розовым, чёрное полукольцо на заднее поверхности шеи. Верхняя сторона палево-рыжая, нижняя сторона шеи серовато-розовая, брюхо и бока голубовато-серые, подкрылья беловато-серые; маховые буроватые; рулевые, кроме средних, серые. Глаза, веки и ноги красные; клюв чёрный. Окраска молодых более тусклая, без розового оттенка на зобе и груди, со слабо выраженным чёрным полукольцом.

В брачный период самцы воркуют на деревьях и крышах, повторяя глуховатое «ху-ху-ху». В полёте издают визгливые крики. Не очень осторожная птица, в парках и скверах близко подпускает людей. На гнездовании этот голубь заселил юго-запад России, быстро распространяясь восточнее, преимущественно по населённым пунктам. Предпочитает на гнездовании разре-



женные леса и лесостепь. В городах селится на зелёных улицах, в парках и скверах. Самцы прилетают на гнездовые места в апреле и начинают интенсивно ворковать. Пары строят гнёзда на деревьях, карнизах домов и в кустах. Гнездо представляет собой легкую постройку из веточек, просвечивающую снизу. В мае самка откладывает два белых яйца. Самец делает поблизости дополнительные гнёзда для отдыха. Растительный корм собирает на земле, поедает семена растений, иногда ягоды и фрукты. В городах подбирает крошки хлеба, семечки подсолнуха и другой корм со стола горожан.

Пока не причиняет какого-либо беспокойства в средней полосе, но дальнейшее освоение культурных ландшафтов юго-запада России может привести к тем же проблемам, что и синантропный сизый голубь.

### **Рябкообразные (Pterocletiformes)**

Небольшая группа птиц плотного телосложения размером массой от 0,2 до 0,6 кг. Ноги и шея очень короткие, задний палец зачаточный или его вообще нет, фаланги остальных пальцев сросшиеся. Окраска песочных тонов, у самцов оперение ярче, чем у самок. Полёт быстрый и стремительный до 85 км в час без планирования и парения. Летают обычно на высоте до 500 м. Осенью стаи саджей могут достигать нескольких сотен особей. При стайном полёте птицы образуют неупорядоченные рыхлые построения (Молодовский, 2001). По земле передвигаются легко. Обитают в пустынях и полупустынях. Ведут преимущественно оседлый дневной образ жизни. Моногамы. Оба родителя насиживают яйца и воспитывают птенцов. Гнездятся в основном группами. Гнездо — неглубокая ямка, вырытая самими птицами. В кладке обычно три яйца. Питаются семенами разных растений, почками и побегами. Линька один раз в год. Благодаря вкусному мясу являются объектом охоты, что сокращает их численность.

Будучи птицами открытых пространств, могут участвовать в столкновениях с самолётами, но таких случаев зарегистрировано немного. В.Э. Яко-

би упоминает об одном инциденте столкновения с чернобрюхим рябком (Якоби, 1974).

### **Обыкновенная саджа, или копытка — *Syrrhaptes paradoxus* Pall., 1773**

Название «копытка» обусловлено сросшимися на подошве фалангами пальцев — такая кожистая плотная подошва предохраняет птицу от ожогов при передвижении по раскалённой почве. Птица массой около 0,25 кг имеет идеальную обтекаемую форму тела. Самец сверху охристого цвета с тёмным струйчатым рисунком, желтоватой грудью и чёрными поперечными полосками, с чёрным брюшком и светлым кольцом вокруг шеи. Самка окрашена менее ярко. Клюв серый. Голос негромкий и приятный «трю-трю-кюрю-кюрю». У самца сильно удлинённые средние рулевые перья, у самки они короче.

Вид распространён в пустынях и полупустынях от низовьев Волги через Казахстан, Кыргызстан, Монголию и юго-восточную часть Забайкалья. Населяют глинистые, солончаковые почвы с полыньёю и злаковыми. Оседлый вид, но кочующий в пределах своего ареала распространения. По земле передвигается проворно, семена короткими ножками. Взлетает с характерным треском, летит быстро и легко, развивая очень большую скорость. Период гнездования начинается в середине апреля. Самец токует, бегая вокруг самки, иногда взлетает. Самка откладывает три яйца сероватого, иногда желтоватого цвета с множеством буро-серых пятен. Гнездо бывает прикрыто кустиком или лежит совершенно открыто. Кладку насиживают оба партнёра после откладки первого яйца в течение четырёх недель. Вылупившиеся птенцы уже на следующий день покидают гнездо и держатся вблизи него вместе с родителями. После размножения саджи объединяются в группы, затем в стаи, осенью стаи могут насчитывать до 100 и более особей. С конца сентября начинаются кочёвки из северных частей гнездовой области в южную. Линька длительная — с мая по октябрь. Питается мелкими семенами растений, побегами и соцветиями. Вид включён в Красную книгу Кыргызстана и охота на него запрещена.

## Глава 2

### ОСОБЕННОСТИ МАКРО- И МИКРОМОРФОЛОГИИ ПЕРА

#### Материал и методы

На кормовых местах хищники обычно оставляют крылья своих жертв, при этом первостепенные маховые перья (ПМ) повреждаются ими меньше других. При столкновениях с наземным и воздушным транспортом крылья довольно часто сохраняются. Это позволяет получить репрезентативный материал для определения морфологических признаков дигитальных ПМ и, в частности, их линейных размеров, которые используются затем для определения таксона птицы. Соотношение длин вершинного ПМ и крыла птицы возможно информативно для таксономических и филогенетических исследований.

В ЛЭУПП ИПЭЭ РАН на электронном носителе хранятся цветные изображения перьев исследованных видов Курообразных и Голубеобразных, как часть общей орнитологической коллекции, а также данные по количеству перьев каждой особи, числу видов и особей. В Приложении II приведены наиболее полные коллекционные сборы изученных видов (по одной особи каждого вида). Для домашней курицы приводится птерилозис с дополнительным пером (рис. II<sup>3</sup>-6.1–6.4). В Музее Природы Центральной России (МПЦР) на биологической станции «Малинки» ИПЭЭ РАН имеются чучела рябчика и сизого голубя (см. Приложение III).

Ранними авторами показано, что для эффективного исследования птерилозиса вида достаточно брать перья у 6–12 особей (Lucas, Stettenheim, 1972). Нами использованы перья 3–15 особей каждого вида. Морфометрически исследован репрезентативный материал представителей 4 отрядов, (включая взятых для сравнения Дятлообразных), 11 семейств, 23 родов, 32 видов, всего 170 особей. В первом томе Определителя было представлено 3 отряда, 10 семейств, 15 родов, 20 видов, 125 особей.

---

<sup>3</sup> Римская цифра обозначает номер приложения.

Мы ведём счёт ПМ от наружного края крыла (центростремительный подсчёт) (рис. П-1.1; П-3.1; П-4.1; П-5.1; П-8.1).

Идентификационные исследования микроструктуры пера очень перспективны. Однако до настоящего момента не были выявлены видоспецифичные признаки. Ранее нами были установлены шесть наиболее важных микроструктурных признаков пухового луча базальной части опахала покровных, преимущественно межлопаточных перьев, т.е. перьев из межлопаточной птерилии птицы (Силаева, Ильичёв, Чернова, Фадеева, 2010; Силаева, Ильичёв, Чернова, 2011).

Таким образом, объектом микроскопических измерений был типичный пуховой луч<sup>4</sup> покровного пера птицы. Луч описали набором значимых характеристик, т.е. количественных признаков.

За основу нами взято предположение, что компартменты луча образуют единый комплекс морфологически скоординированных структур, который и отражает видовую специфику (табл. 1).

**Таблица 1.** Морфометрические признаки компартментов пухового луча покровного пера (по одному перу от каждой особи)

№ признака	Сокращённое обозначение признака	Наименование признака
1 (P1)	$\rho_{узн}$	Среднее количество узлов на 1 мм длины луча (плотность узлов), шт.
2 (P2)	$l_{межд}$	Длина междуузлия, мкм
3 (P3)	$w_{межд}$	Ширина междуузлия, мкм
4 (P4)	$l_{узн}$	Длина узла, мкм
5 (P5)	$w_{узн}$	Ширина узла, мкм
6 (P6)	$l_{луча}$	Длина типичного пухового луча, мм

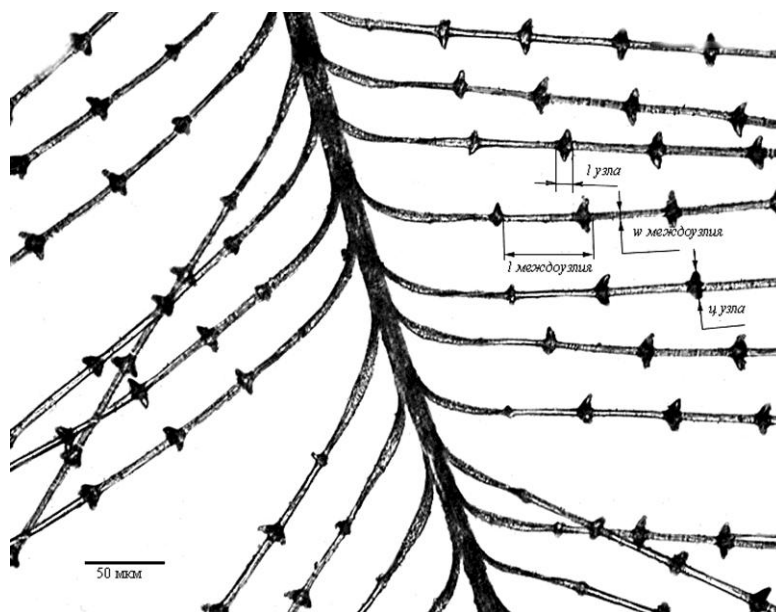
Две трети идентификационных признаков выбраны нами самостоятельно на основании нашего опыта и лишь одна треть — по данным литературы, что придает научную новизну методологическому подходу в нашем

<sup>4</sup> Пуховой луч — бородка второго порядка пуховой части опахала, которая состоит из основания и длинного узкого опахальца.

исследовании. Так, в работах создателей ключевых идентификаторов, а также электронного определителя BRIS (Brom, 1986; Prast, Shamon, Birhuizen, 1996) самыми информативными считаются: плотность узлов (у нас это признак № 1), их форма и пигментация, длина луча (у нас это признак VI), а также количество ворсинок на основаниях лучей. Поскольку мы не использовали качественные признаки, то выбрали ещё четыре дополнительных количественных признака (табл. 1), которые нет в упомянутых литературных источниках или они применяются крайне редко.

Лучи для измерений выбирали произвольно из срединных участков двух–трёх типичных пуховых бородак базальных пуховых частей опахал.

Промеры ( $n = 10$ ) делали для каждого объекта (одно перо от каждой особи) в светооптическом микроскопе «Leica» при увеличении в  $\times 25 - \times 400$  (рис. 1).

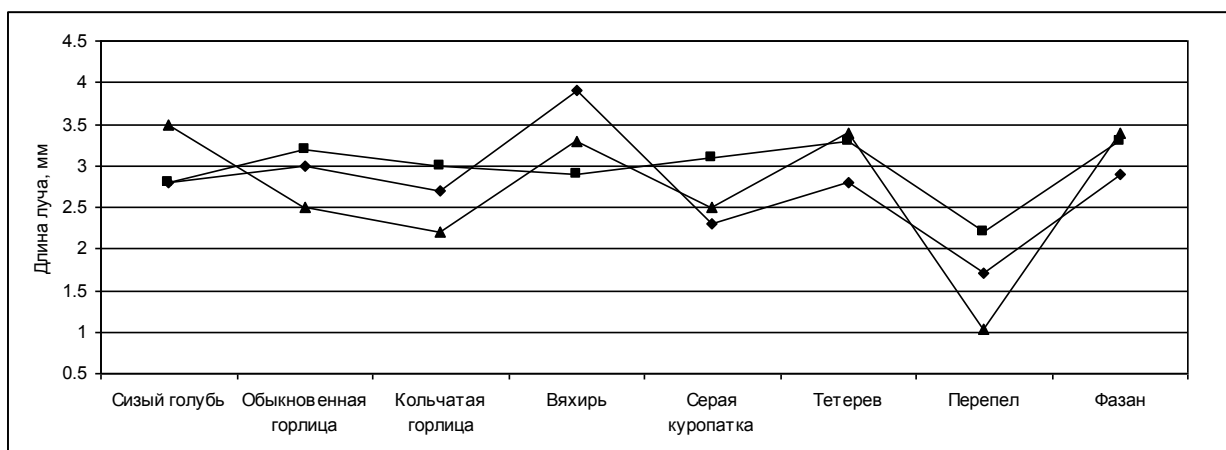


**Рис. 1.** Некоторые промеры пуховых лучей сизого голубя (медиальная часть пухового участка опахала)

Длину луча вычисляли суммированием длин отрезков ломаной линии, совмещённой с пуховым лучом. Подсчет плотности узлов пухового луча проводили следующим образом: выбирали участок, моделировали его отрезками ломаных линий, суммировали их, получали общую длину участка; количество узлов этого участка делили на общую длину участка и получали плотность узлов.

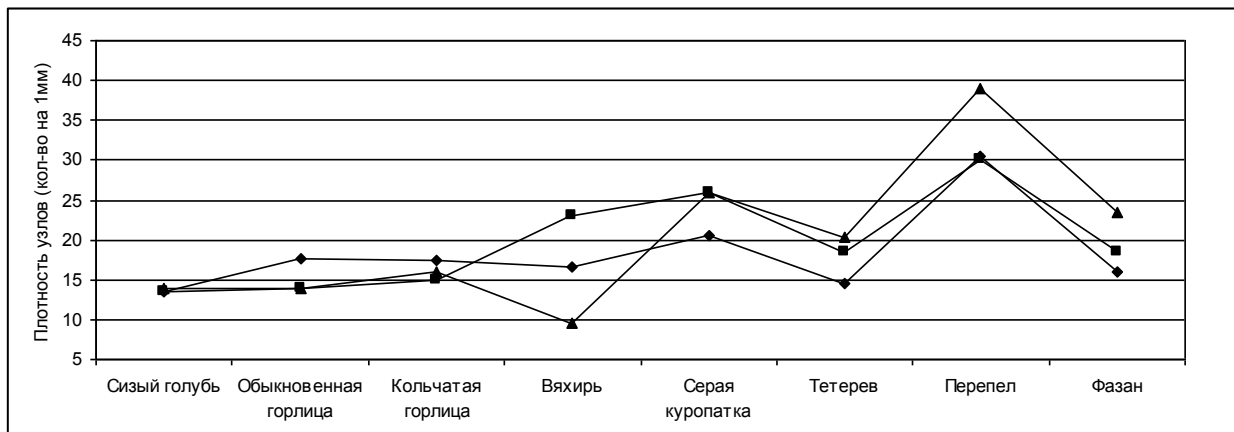
Длину междоузлия измеряли вместе с одним узлом, т.е. брали расстояние между дистальными зубцами соседних узлов. Длину узла измеряли от начала характерного расширения междоузлия до вершины среднего зубца (рис. 1). Поскольку размеры узлов, как правило, уменьшаются по направлению к дистальному концу луча, а плотность расположения и размеры узлов в дистальной и проксимальной частях луча значительно варьируют, то промеряли медиальную часть луча, чтобы избежать больших погрешностей.

Мы сопоставили оригинальные и литературные данные по измерениям длины луча (рис. 2) и плотности узлов (рис. 3). Отклонения в данных по длине луча можно объяснить в какой-то степени погрешностями в измерениях, так как бывает довольно сложно определить, где луч естественным образом заканчивается, а где обламывается. У некоторых птиц, особенно принадлежащих к городским обитателям, например, у сизого голубя, оперение сильно обтрёпывается, и лучи обламываются. В таких случаях мы руководствуемся определённой средней длиной луча и степенью его истончённости, типичной для данного вида. Вообще очень трудно учитывать при измерениях полиморфизм микроструктуры, тем более, что данные об изменениях микроструктуры в зависимости от стадии линьки до сих пор отсутствуют.



**Рис. 2.** Сопоставление оригинальных и литературных данных по длине луча Голубеобразных и Курообразных

Обозначения: ◆ — оригинальные данные, ■ — данные Брума (из: Broom, 1986, 1991), ▲ — данные BRIS (из: Prast et al., 1996)



**Рис. 3.** Сопоставление оригинальных и литературных данных по плотности лучей Голубеобразных и Курообразных

Обозначения как на рисунке 2.

Архитектонику дефинитивных перьев изучали у белой и серой куропаток, глухаря, тетерева, обыкновенного перепела, рябчика, индийского павлина, сизого голубя и обыкновенной горлицы с использованием сканирующего электронного микроскопа JEOL 840 A (Япония) (СЭМ). Применяли обычную препаративную технику для подготовки перьев к просмотру в СЭМ (см. первый том Определителя). Электронограммы получали с поперечного среза бородки первого порядка (далее бородки I) и с ее латеральной поверхности в месте отхождения от нее бородок второго порядка (бородки II). В Атласе собраны иллюстрации, демонстрирующие наиболее диагностически важные структуры контурного пера, такие как бородки I опахала, бородки II пуховой части пера, утолщения бородок II пуховой части пера — узлы и междуузлия, сердцевина бородок I и стержня, крючки контурной части пера. Полученные электронограммы вынесены в Приложение IV (диск CD-ROM), сведены в Атлас и обозначены как эл. 1, эл. 2 и т.д. Они имеют определённый порядок компоновки: а — поперечный срез бородки I; б — сердцевина бородки I на поперечном срезе; в — то же на продольном срезе; г-е — поверхностный рельеф чешуек кутикулы бородок I; далее — бородки II пуховой части контурного пера при разных увеличениях.

## Общий план строения, морфометрия и микроструктура пера

**Курообразные.** Перья птиц этого отряда снабжены как дополнительным пером, так и пупочным пухом (подробнее — см. ниже). Большинство перьев имеют комбинированную структуру, состоящую из контурных, или перообразных, участков, и пуховых. Перообразные участки, чаще всего в виде вертикальных полос разной ширины и формы на перьях почти всех птерилий, образованы контурными частями бородок, которые сочетаются с пуховыми участками. Таким образом, *комбинированные бородки* состоят из контурных и пуховых участков, первые из которых несут контурные лучи обычно в пристержневой части, сменяющиеся затем пуховыми лучами. Сочетания этих компарментов создают своеобразный орнамент, различимый невооружённым глазом (рис. II-5.2). Базальные контурные части комбинированных бородок курицы и рябчика намного короче, чем таковые серой куропатки. Особенности такого орнамента перьев соответствующих птерилий у разных видов птиц, вероятно, могут служить не только таксономическим признаком, но и маркёром определённой птерилии.

**Рябчик.** Второстепенные (ВМ) и третьестепенные маховые (ТМ), а также частично их кроющие имеют проксимальную часть опахала в виде несимметричного перообразного конуса с расширением к дистальной части (рис. II-1.7 – II-1.9). При этом во внутреннем опахале перообразная структура конуса шире и занимает большую площадь в базальной части. Покровные перья снабжены неширокими чаще всего симметрично расположенными перообразными полосами. Пуховой слой достаточно толстый и большой по площади, он занимает более 1/3 длины опахал. Отмечена небольшая асимметрия, проявляющаяся в увеличении перообразной полосы внешнего опахала и соответственно небольшим уменьшением пуховой полосы.

**Глухарь.** Проксимальная часть рулевых перьев усилена пуховой структурой, при этом внутреннее опахало пера — в большей степени. К стержню в пуховой части примыкает узкая перообразная полоса. ВМ и верхние кроющие хвоста имеют широкие перообразные полосы в проксимальных частях опахал, расположенные симметрично по обеим сторонам



стержня. Медиальные, а в некоторых перьях и дистальные части имеют пуховое окаймление.

У всех изученных видов на основном пере крыловых птерилий, в частности, больших и средних верхних кроющих ВМ, а также верхних перьев передней летательной перепонки в базальных частях опахал обнаружены комбинированные бородки: контурные — у основания, пуховые — в дистальных частях. На больших верхних кроющих ПМ перообразные полосы расположены непропорционально в проксимальной части: они расширяются во внутреннем опахале в медиальном направлении.

На покровных перьях перообразные полосы узкие, составляющие примерно одну четверть ширины опахала, а по длине они тянутся часто вдоль всей пуховой части опахала. Они расположены симметрично в проксимальной и медиальной частях опахала в зависимости от птерилии, которой принадлежит перо. В медиальной части перообразные полосы могут переходить в конус. Пуховая часть занимает одну треть опахала и более (рис. II-2.1–2.4).

Тетерев. ПМ почти не имеют пуховых частей, у ВМ эти части развиты лучше, у рулевых ещё лучше. Кроющие перья имеют перообразные конусы, вдающиеся в пуховые части, преимущественно симметричные (рис. II-3.12; II-3.13). Покровные перья снабжены хорошо развитыми пуховыми бородками. В проксимальной, а часто и в медиальной части пера перообразные полосы вдоль стержня почти не просматриваются, в некоторых перьях они все же имеются, но очень узкие. Только ближе к дистальной части появляются перообразные конусы, вдающиеся в медиальную часть опахала.

Перепел. Кроющие ВМ имеют несимметричные пуховые и перообразные части опахал. Конусы отсутствуют, преимущественно это пуховое окаймление разной длины и ширины. У ВМ и ТМ появляются чаще всего несимметричные перообразные конусы. Покровные перья имеют хорошо развитые пуховые бородки. В проксимальной и в медиальной части опахала перообразные полосы очень узкие. В дистальных частях появляются более или менее симметричные перообразные конусы, вдающиеся в медиальную часть опахал (рис. II-4.2).

Серая куропатка. ПМ почти не имеют пуховых частей, у ВМ эти участки очень небольшие. Симметричный перообразный конус у кроющих ВМ вдаётся в проксимальную пуховую часть, на той же птерилии имеются перья с несимметричными перообразными полосами. В целом пуховые участки лучше развиты во внешнем опахале перьев данной птерилии. ТМ имеют более развитые пуховые структуры с вклинивающимися перообразными. На рулевых и их кроющих имеются чёткие перообразные конусы, окаймлённые пуховыми частями комбинированных бородок (рис. II-5.11).

Покровные перья имеют симметричные опахала: в проксимальной и/или медиальной частях они пуховые, в дистальной — контурные. С обеих сторон стержня в пуховых частях проходят узкие симметричные перообразные полосы, т.е. контурные отрезки комбинированных бородок.

Домашняя курица. ПМ почти не имеют пуховых и комбинированных бородок, у ВМ появляются комбинированные бородки: внутреннее опахало опущено узкой пуховой каймой в проксимальной части. Наружное опахало в той же части имеет пуховые бородки, отходящие непосредственно от стержня. На рулевых перьях довольно широкая пуховая часть: длинные пуховые бородки с длинными, просматривающимися невооружённым глазом, пуховыми лучами.

Кроющие маховых имеют несимметричный конус с комбинированными бородками. Вообще на кроющих перьях курицы значительно больше пуховая часть по сравнению с другими куриными. Симметричный конус встречается только на мелких кроющих, например, карпального пера и верхней летательной перепонки.

На некоторых кроющих перьях, как и на покровных, проходят узкие перообразные полосы по обеим сторонам стержня, которые почти полностью прикрываются дополнительным пером, по крайней мере, в проксимальной части. Покровные перья не имеют конуса из комбинированных бородок (рис. II-6.1–6.4).

**Голубеобразные.** Отсутствует дополнительное перо даже на кроющих уха, но на некоторых перьях имеется хорошо развитый пупочный пух. Маховые, рулевые, их кроющие, а также покровные перья могут иметь пупочный

пух, состоящий примерно из 40 бородок. По длине эти пуховые бородки занимают от 4 до 8% длины основного пера (Lucas, Stettenheim, 1972). Все покровные и некоторые кроющие перья, включая контурные, исследованных нами видов имеют хорошо развитую пуховую часть. Пуховые структуры снабжены очень длинными плотно сидящими бородками, которые образует толстые пушистые опахальца.

У сизого голубя покровные, в частности, межлопаточные, и некоторые кроющие перья, например, кроющие хвоста имеют перообразную структуру в виде бутылки с узким горлом за счёт своеобразного распределения комбинированных бородок (рис. II-8.7–8.9). Пристержневые (базальные) части таких бородок несут лучи со структурой дистального контурного луча. Эти лучи перекрещиваются с одноимёнными лучами соседних бородок, образуя перообразную вязь. Ближе к дистальному концу бородки лучи приобретают длинные тонкие отростки без пуховых узлов или с зачаточными узлами, затем появляются лучи с узлами на длинных концевых отростках, а структура контурного луча исчезает. Эти узкие перообразные зоны отмечены и ранними авторами (Lucas, Stettenheim, 1972). Типичные контурные лучи в базальной части бородки занимают примерно 800 мкм, лучи с длинными тонкими отростками (около 370 мкм длины бородки), и до дистального конца бородки тянутся только типичные пуховые лучи.

Длина контурных частей комбинированных бородок увеличивается по направлению к медиальной части опахала, постепенно контурные части становятся все длиннее и в дистальной части опахала комбинированные бородки сменяются типично контурными. На таких перьях как, например, маховые или их кроющие имеются и другие перообразные структуры в виде полос, т.е. комбинированные бородки имеют довольно длинные контурные части равной длины. Получается, что перообразные структуры проходят по обеим сторонам стержня, т.е. по обоим опахалам равномерно.

Имеются перья с вертикальным делением на контурную и пуховую части — это большие нижние и верхние кроющие ВМ и перья с несимметричными пуховыми и контурными частями (рис. II-8.6). Описано перо,

имеющее комбинированные бородки только на наружном опахале, а внутреннее остаётся полностью перообразным (Lucas, Stettenheim, 1972). Частично маховые и их кроющие имеют пучки пупочного пуха. Проксимальная часть рулевых перьев снабжена толстой пуховой каймой. Большие верхние кроющие ПМ также имеют расширенную пуховую кайму на внутреннем опахале и большой пучок пупочного пуха.

Пуховая часть опахала сизого голубя плотная и толстая. В покровных и некоторых кроющих перьях она занимает от 20 до 60% длины всего пера (Lucas, Stettenheim, 1972). Пуховые бородки имеют большую плотность. У них длинные основания, которые придают определённую плотность мягким пуховым лучам. Стержневые лучи подобны базальным клеткам пуховых лучей.

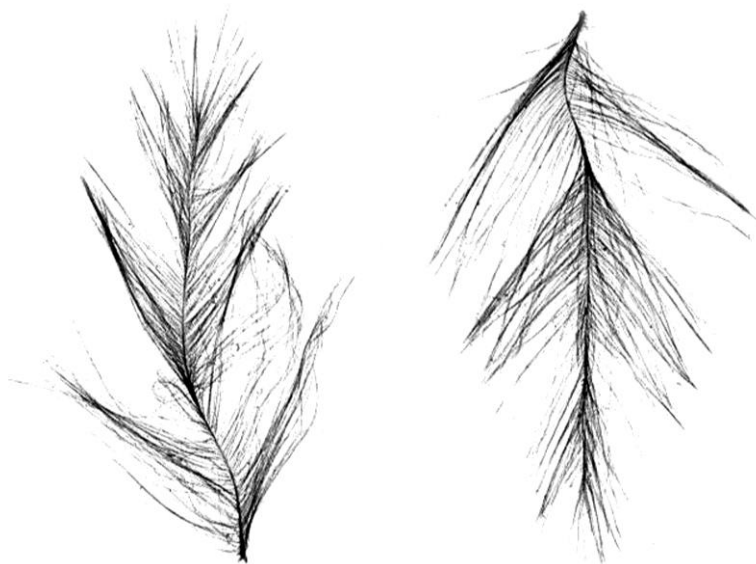
У клинтуха на плечевых перьях, а также на рулевых и маховых присутствуют толстые пучки пупочного пуха. Некоторые плечевые перья имеют описанную выше «бутылевидную» конфигурацию. Перья данной птерилии и некоторые верхние кроющие хвоста имеют в базальной части внутреннего опахала увеличенную перообразную структуру. Большинство покровных перьев, а также рулевые и маховые перья снабжены крупными пучками пупочного пуха (рис. П-7.1–7.3).

У вахиря усилена пуховая часть проксимальной зоны наружного опахала в ПМ. Перья надхвостья и подхвостья имеют чрезвычайно толстую пуховую часть, расположенную широкой каймой, а также «бутылевидную» форму. Наличие этой структуры может служить в качестве идентификационного признака некоторых голубей, в частности сизого голубя, вяхиря и клинтуха. Вертикальное деление на контурную и пуховую части также имеется у всех трёх видов голубей.

**Рябкообразные.** У обыкновенной саджи на кроющих и покровных перьях перообразные части комбинированных бородок образуют перообразный конус, который своим вытянутым острым концом доходит до проксимального конца опахал, образуя длинные контурные «дорожки» по обеим сторонам стержня пера. В большинстве перьев конус несимметричный, он получается за счёт более длинных пуховых частей комбинированных боро-

док. Пупочный пух на некоторых перьях очень хорошо выражен, в других одноимённых перьях он почти полностью отсутствует (рис. II-9.1).

Интересная структура имеется у этого вида на покровных перьях брюшной птерилии. Здесь чередуются более длинные (11,7<sup>5</sup> мм) пуховые бородки с более короткими (9,8 мм). Лучи в проксимальной и особенно медиальной частях лучей обоих типов бородок чрезвычайно длинные — до 4,5 мм длиной, в то время как в других покровных перьях длина типичного пухового луча не превышает 2,5 мм. В апикальных частях бородок перьев брюшной птерилии лучи значительно короче — около 1,5 мм. В дистальных частях бородок лучи гибкие и видимо более тонкие, они изгибаются, располагаясь в беспорядке и образуя мягкую пушистую структуру (рис. 4).

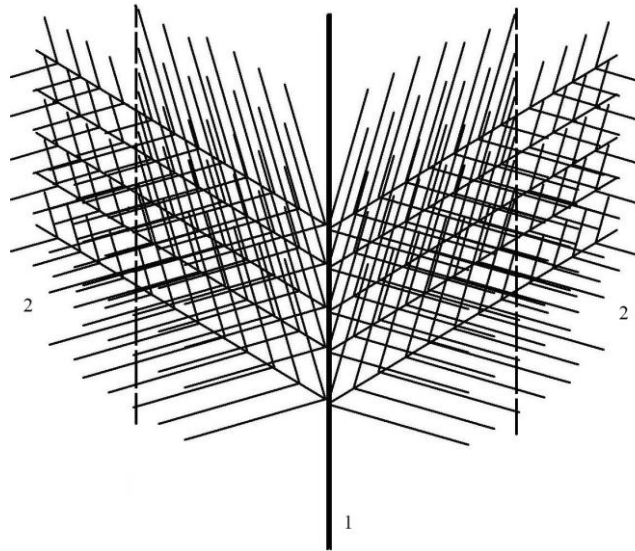


**Рис. 4.** Чередующиеся бородки проксимальной части покровного пера обыкновенной сажки

С дистальной стороны опахала длинные и довольно прямые лучи образуют плотный ровный решётчатый слой, который получается при перекрещивании пуховых лучей одной бородки с соседними пуховыми лучами. Плотная решётка из упругих пуховых лучей препятствует проникновению песчинок вглубь оперения, а главное, предохраняет тело птицы от ожогов от раскалённый песок. Дистальные концы бородок перекрываются соседними перьями (рис. 5).

---

<sup>5</sup> Измерено вместе с апикальными лучами.



**Рис. 5.** Примерная схема расположения пуховых лучей на покровных перьях брюшной птерилии обыкновенной саджи.

Обозначения: 1 — стержень пера; 2 — бородки с лучами; пунктирная линия — граница длинных перекрывающихся медиальных и проксимальных лучей

### **Соотношение длин вершинных первостепенных маховых перьев и крыла**

Мы исследовали соотношение длины вершинных ПМ и длины крыла с целью выявления определенных закономерностей этого показателя и их значения для идентификации вида.

**Куруобразные.** У исследованных видов имеется 10 ПМ. Мы измеряли первое первостепенное маховое, которое по размеру не намного отличается от остальных ПМ и однозначно выполняет функцию махового. Хотя оно может быть поименовано как ПМ1, при этом предполагается наличие abortивного пера (рис. П-1.1; 3.1; 5.1).

При морфометрии по возможности нужно учитывать момент линьки, так как с увеличением возраста перьев длина крыла, хвоста, т.е. составляющих их перьев значительно уменьшается в результате изнашивания. У самок в период гнездования перья изнашиваются больше, чем у самцов (Flinks, Salewski, 2012).

**Рябчик.** По данным Мерца (März, 1969) самым длинным маховым пером является ПМ3 или ПМ4, что частично подтверждено нашими данными (табл. 2).

**Таблица 2.** Морфометрия крыла и вершинного первостепенного махового пера Курообразных и Голубеобразных  
(составлено по собственным и литературным данным)

Вид / № особи, пол	Категория пера	Длина, см				
		пера (ствола) вершинного ПМ		крыла		
		особи	Среднее значение (из: März, 1969)	особи*	Среднее значение по данным разных авторов	
<b>Рябчик</b>						
№ 1, ♂	ПМ5	14,19	ПМ3 ПМ4	14,0	16,9	♂ – 16,8; ♀ – 16,7 (Ильичёв, Флинт, 1987)
№ 2, ♂	ПМ5	14,23				
№ 3, ?	ПМ5	14,13				
№ 4, ?	ПМ5	13,84				
№ 5, ?	ПМ4	14,03				
№ 6, ?	ПМ5	13,56				
<b>Глухарь</b>						
№ 1, ♀	ПМ4	26,76	ПМ4	♂ – 34,0 ♀ – 26,0	39,0	♂ – 40,0–45,0 (Брем, 1894) ♂ – 37,3–42,2 ♀ – 30,7–31,5 (Дементьев, Гладков, 1952)
№ 2, ♂	ПМ5	33,33				
№ 3, ?	ПМ5	32,97				
№ 4, ?	ПМ5	26,33				
<b>Белая куропатка</b>						
№ 1, ♂	ПМ5	17,56	Данные отсутствуют			♂ – 21,2 ♀ – 20,0 (Ильичёв, Флинт, 1987)
№ 2, ♀	ПМ5	16,29				
№ 3, ?	ПМ5	17,77				
№ 4, ?	ПМ5	16,60				
<b>Тетерев</b>						
№ 1, ♂	ПМ5	21,17	ПМ4	♂ – 22,0– 23,0 ♀ – 19,0	23,7	♂ – 25,7–29,6 ♀ – 21,9–25,4 (Ильичёв, Флинт, 1987)
№ 2, ♀	ПМ5	19,71				
№ 3, ♂	ПМ5	21,44				
№ 4, ♀	ПМ4	19,52				
№ 5, ♂	ПМ4	22,60				
№ 6, ♀	ПМ5	19,65				
№ 7, ♀	ПМ4	19,80				
№ 8, ♀	ПМ5	19,66				
<b>Перепел</b>						
№ 1, ♂	ПМ3	8,88	ПМ3	8,5–8,7	10,5	♂ – 10,6–11,4 ♀ – 10,8–11,6 (Ильичёв, Флинт, 1987). 10,0–10,5 (Валуев, 2008)
№ 2, ♀		9,27				
№ 3, ?		8,70				
№ 4, ?		9,11				

\* — Измерения сделаны П.Г. Полежанкиной.

Серая куропатка						
№ 1, ♀	ПМ5	13,79			16,7	♂ – 16,1 ♀ – 15,6 (Ильичёв, Флинт, 1987)  ♀♀ из РБ – 16,8 (Валуев, 2008)
№ 2, ♂	ПМ5	13,75			16,3	
№ 3, ♀	ПМ5	13,75			16,8	
№ 4, ?	ПМ5	12,83			–	
№ 5, ?	ПМ5	13,63			–	
№ 6, ?	ПМ5	13,48			–	
№ 7, ?	ПМ5	13,51	ПМ5	13,0	–	
№ 8, ♀	ПМ5	13,52			15,6	
№ 9, ♀	ПМ5	14,15				
№ 10, ?	ПМ5	13,29			15,1	
№ 11, ♀	ПМ5	13,65			15,0	
№ 12, ♀	ПМ5	13,41			–	
№ 13, ♀	ПМ5	13,57			–	
№ 14, ?	ПМ5	13,57			–	
Сизый голубь						
№1	ПМ3	18,93			–	♂ – 22,7; ♀ – 21,9 (Ильичёв, Флинт, 1987)
№ 2, ♂	ПМ3	18,82			22,1	
№ 3, ♂	ПМ3	19,80			24,0	
№ 4, ♀	ПМ3	17,95			21,1	
№ 5, ♀	ПМ3	20,20			24,5	
№ 6, ♂	ПМ4	19,74			23,8	
№ 7, ♂	ПМ4= ПМ3	20,00			23,3	
№ 8, ♀	ПМ3	18,77			23,3	
№ 9, ?	ПМ3	19,09			–	
№ 10, ?, juv.	ПМ4	16,95	ПМ3	18,0– 19,7	–	
№ 11, ?	ПМ3	19,12			–	
№ 12, ?	ПМ3	19,38			–	
№ 13, ?	ПМ3	18,69			–	
№ 14, ♂	ПМ3	18,95			–	
№ 15, ?	ПМ3	19,27			–	
№ 16, ?	ПМ3	20,30			–	
№ 17, ?	ПМ3	18,55			–	
№ 18, ♀	ПМ3	18,47			–	
№ 19, ?	ПМ3	19,03			–	
№ 20, ♀	ПМ3	18,86	–			
№ 21, ♂	ПМ3	19,05	–			
№ 22, ?	ПМ3	18,48	–			

У исследованных нами особей рябчика самым длинным является ПМ5 со средним значением 14 см. Только в одном случае вершинным оказалось ПМ4 такой же длины. Во всех случаях самым длинным ПМ является перо длиной около 14 см. Длина ПМ уменьшается от ПМ5 к ПМ3. Разница между



ПМ5 и ПМ4 составляет от 0,3 до 0,7 см, а между ПМ4 и ПМ3 может достигать до 1,7 см. В случае, когда ПМ4 оказывается вершинным пером, оно превышает ПМ5 на 0,5 см.

Длина ПМ, определенная другими авторами (Ильичёв, Флинт, 1987) сходна с нашими промерами с учётом принятого этими авторами метода нумерации ПМ — от карпальной области крыла к наружному краю (центробежный подсчёт): ПМ7 соответствует ПМ4, а ПМ6 — ПМ5. В соответствии с этим формула крыла для большинства особей:  $2<3<4<5>6>7$ . Для одного случая:  $2<3<4>5>6>7$ .

Глухарь. Данные по форме крыла (Ильичёв, Флинт, 1987) соответствуют нашим данным: формула крыла для самцов:  $2<3<4<5>6>7$  и для самок:  $2<3<4>5>6>7$ .

Белая куропатка. По нашим данным (табл. 2) самым длинным ПМ однозначно является ПМ5. Формула крыла  $2<3<4<5>6>7$ .

Тетерев. По нашим данным в пяти случаях из восьми независимо от пола самым длинным является ПМ5, в трёх случаях — ПМ4 со средним значением 20,6 см (табл. 2). Длина вершинного ПМ данного вида значительно варьирует. У самцов вершинное ПМ превосходит таковое самок, однако не у всех этим пером является ПМ5, у одного самца — это ПМ4. У самки тетерева вершинное ПМ не намного короче крыла, у самца разница между длиной крыла и вершинным ПМ значительно больше (табл. 2). По нашим данным формула крыла:  $2<3<4<5>6>7$  или  $2<3<4>5>6>7$ .

Перепел. Самым длинным однозначно является ПМ3 (März, 1969; Ильичёв, Флинт, 1987; наши данные). Длина крыла у самцов и самок практически совпадает (табл. 2; Ильичёв, Флинт, 1987). По нашим данным формула крыла  $2<3>4>5>6>7$ .

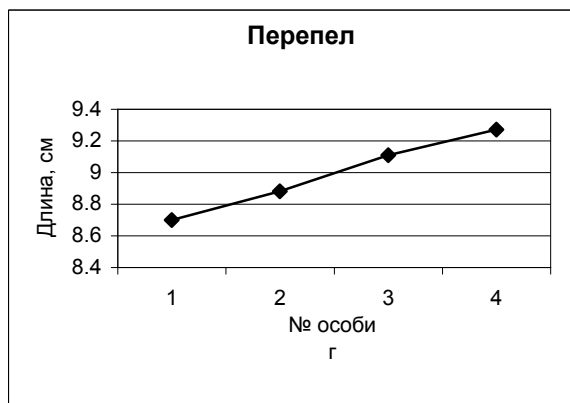
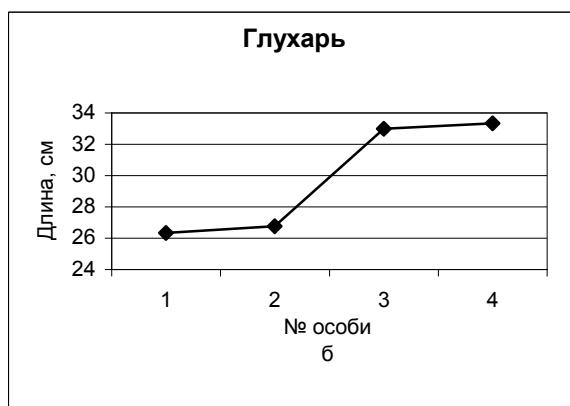
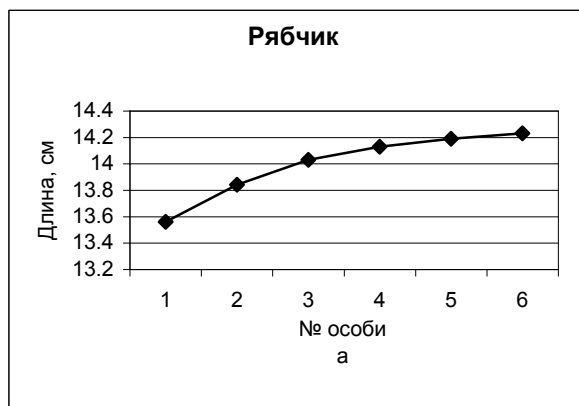
Серая куропатка. В качестве вершины крыла этого вида Брем (1894) рассматривает сразу три ПМ — 3, 4 и 5. По нашим данным, это ПМ5 со средней длиной 13,3 см. Средняя длина крыла исследованных особей составляет

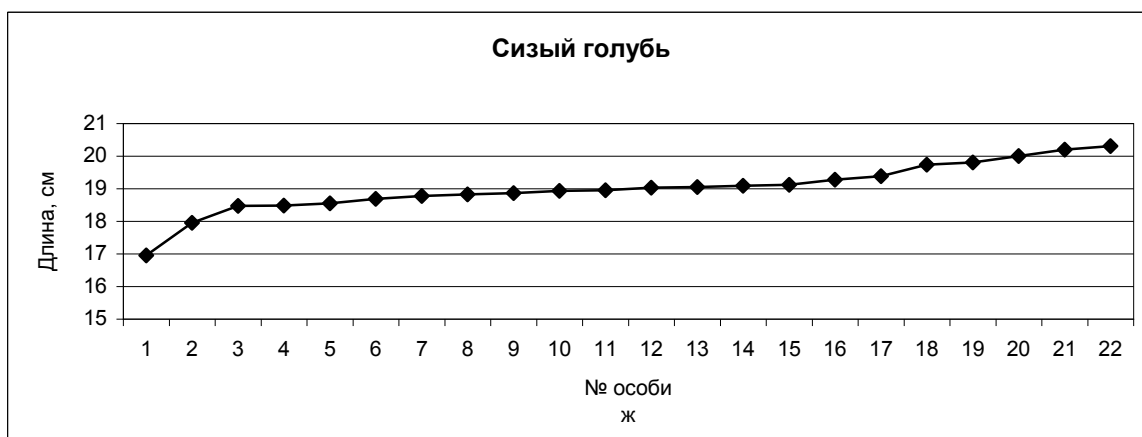
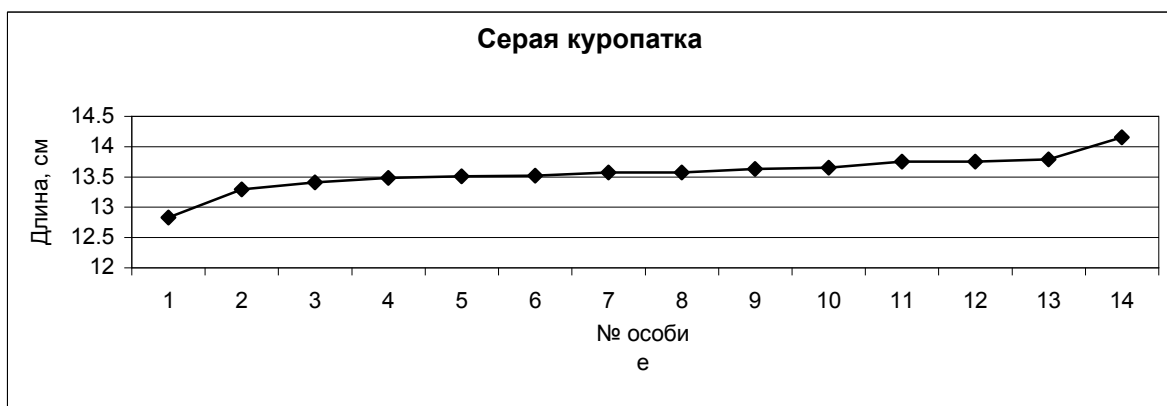
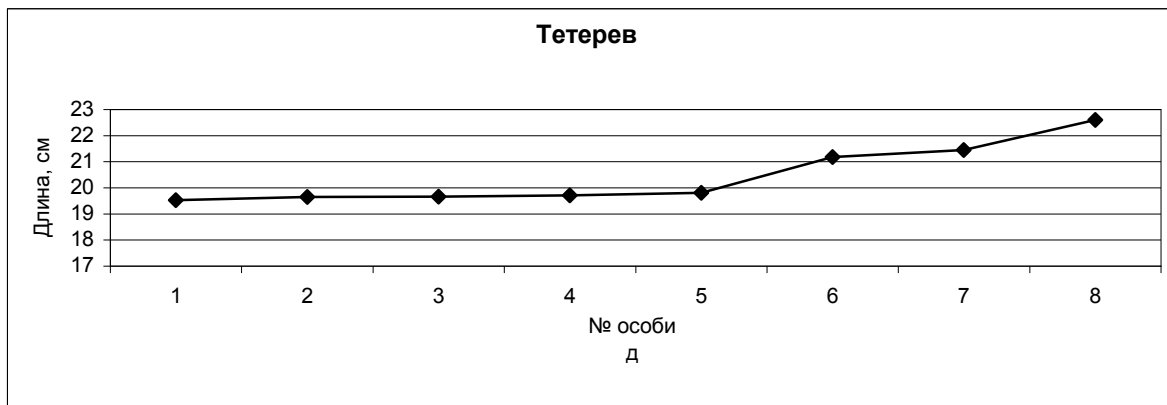
15,9 см. Длина крыла самок — 16 см (табл. 2). По нашим данным формула крыла:  $2 < 3 < 4 < 5 > 6 > 7$ .

Обыкновенный турач. Длина крыла турача — 16 см (Брем, 1894). Средняя длина крыла самцов 17,25 см, а самок — 16,88 см (Ильичёв, Флинт, 1987).

Обыкновенный фазан. Средняя длина крыла самцов 25,35 см, самок — 22,61 см (Ильичёв, Флинт, 1987). Формула крыла  $4 > 5 > 3 > 6 > 2 > 7 > 1$ .

У всех видов Курообразных колебания в длине вершинных ПМ высоки, однако у отдельных видов они, напротив, длина отличается незначительно. Например, у серой куропатки и тетерева. У первой из довольно большого числа измеренных особей только две по данному параметру выпадают из общего ряда (рис. бд, е). У глухаря и белой куропатки выделяется две группы, сильно различающиеся между собой по длине вершинных перьев (рис. бб, в), у всех особей рябчика и перепела перья значительно варьируют по длине (рис. ба, г).





**Рис. 6.** Вариабельность длины вершинного махового пера у Курообразных и Голубеобразных

**Голубеобразные.** У Голубеобразных 11 маховых перьев с учётом первого абортивного пера, которое нами не измерялось. Относительно наиболее длинного ПМ нами полностью подтверждены данные ранних авторов (табл. 2).

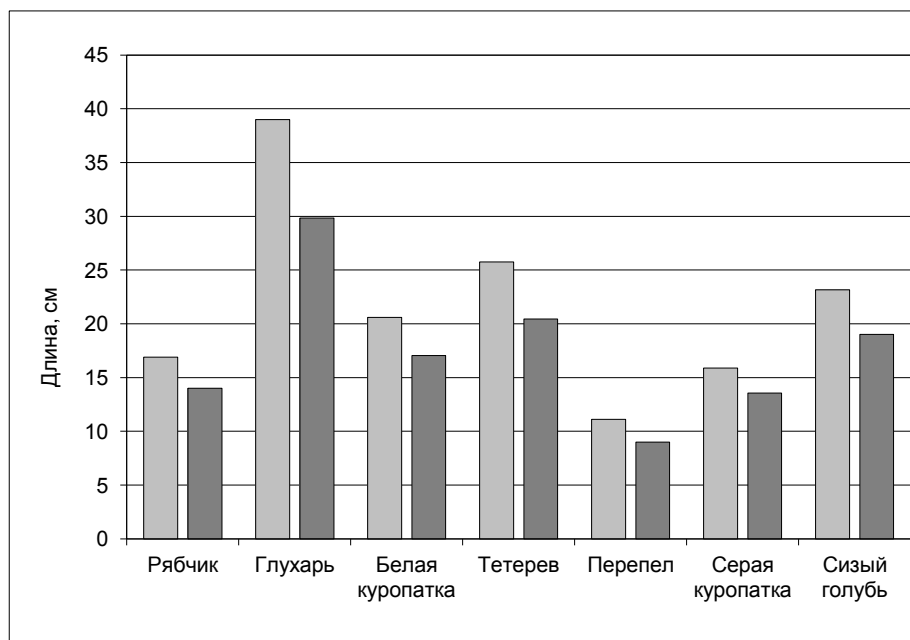
Как видно из графика (рис. 6ж) длина наиболее длинного ПМ сизого голубя варьирует в небольших пределах. Вершиной крыла является ПМ3.

Однако один самец с Зилаирского плато (Республика Башкортостан) имеет наиболее длинное ПМ4, у другого самца из той же местности ПМ4 равно ПМ3. У молодого самца, найденного в Москве, ПМ4 — вершинное перо.

У исследованных особей данного вида наблюдается увеличение длины от ПМ5 к ПМ3. Между ПМ5 и ПМ4 разница около 1 см, дальше увеличение более плавное: ПМ4 короче ПМ3 на 0,2–0,5 см. Формула крыла: 1<2<3>4>5>6>7. Средняя длина ПМ3 исследованных нами самцов составляет 19,39 см, самок — 18,85 см. Средняя длина крыла соответственно равна 23,5 и 22,9 см.

У самок сизого голубя ПМ относительно меньше, чем у самцов. Возможно, статистическая обработка гораздо большей выборки позволит выявить определённую закономерность соотносительных и абсолютных размеров вершинного пера и длины крыла в зависимости от пола птицы.

Соотношение длин вершинного ПМ и крыла у Курообразных и сизого голубя примерно одинаково у всех изученных видов (рис. 7).



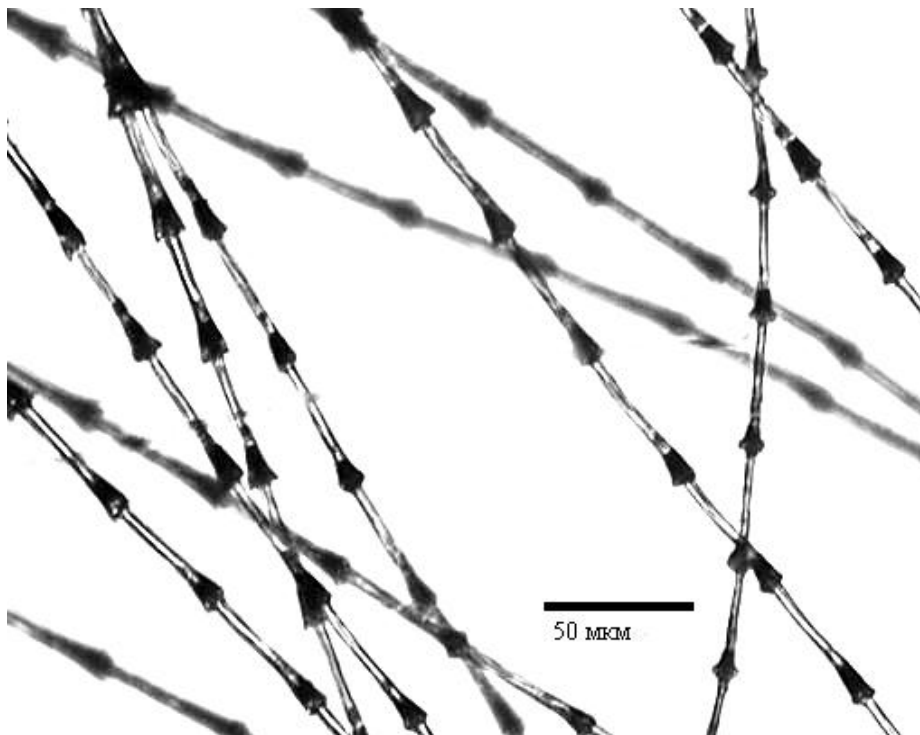
**Рис. 7.** Отношение вершинного ПМ к длине крыла.

Обозначение. Длина крыла — светло-серый столбец; длина ПМ — тёмно-серый столбец. Соотношения рассчитывали с использованием, как литературных (Ильичёв, Флинт, 1987), так и оригинальных данных.

## Особенности строения пухового луча

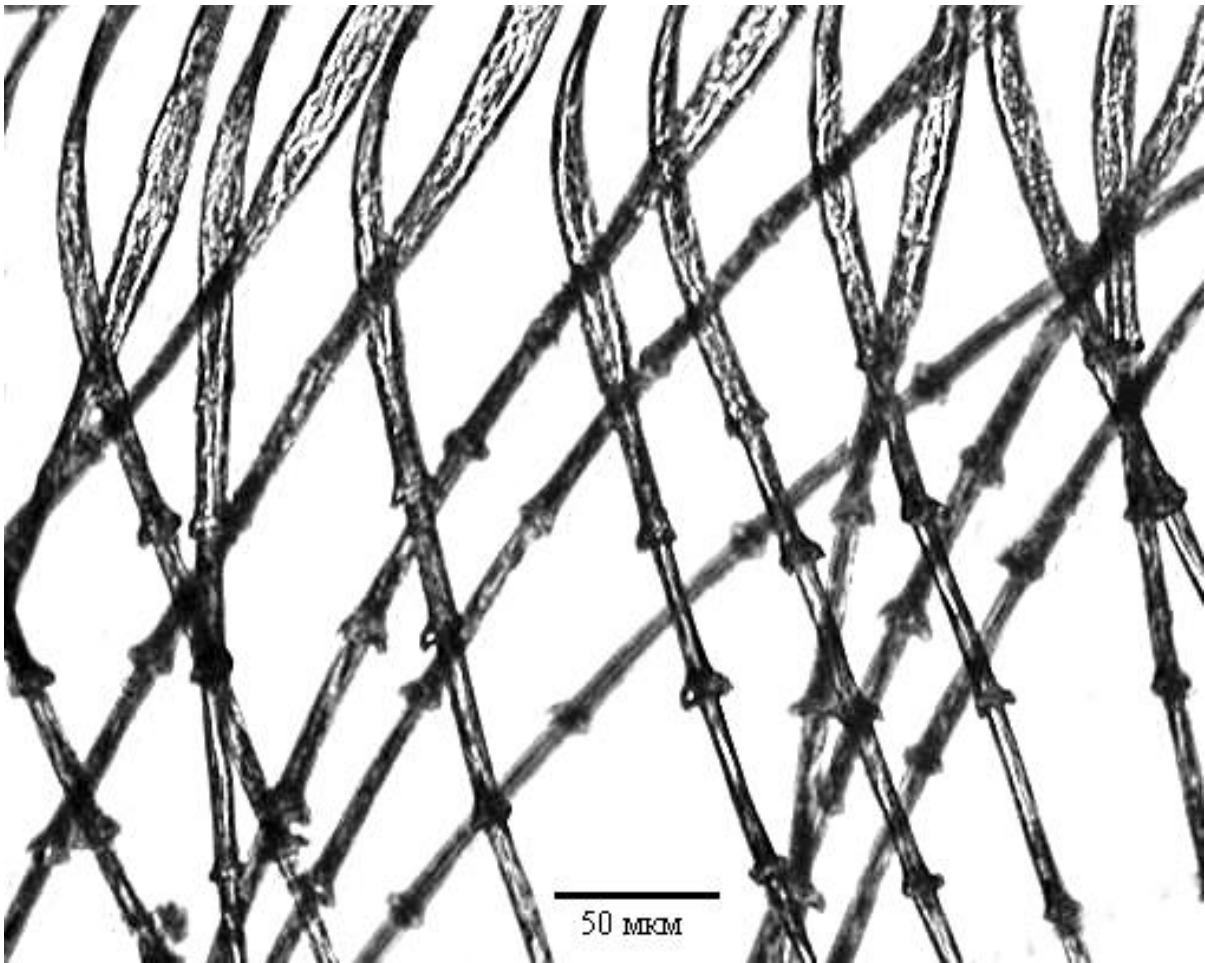
Нами изучены бородки с типичными пуховыми лучами из центра базальной/медиальной пуховой части опахала покровного пера, преимущественно межлопаточного. Одной из наиболее важных структур луча являются узлы — соединительные элементы между клетками луча (Chandler, 1916; Lucas, Stettenheim, 1972). Узлы в основном различаются по форме, размеру, количеству зубцов и плотности расположения на луче.

**Курообразные. Рябчик.** Форма узлов изменяется в разных участках луча. Она бывает *колокольчатой*, *округлой* и *промежуточной*. На одном опахальце в базальной его части имеются длинные колокольчатые и промежуточной формы узлы. Подавляющее большинство колокольчатых узлов в разных частях луча имеют хорошо выраженные зубцы. На узлах промежуточной формы зубцы сглажены и не имеют кольцевидной закругленной формы как округлые узлы (наподобие тора-кольца или бублика). Промежуточные узлы, таким образом, имеют признаки как округлых так и колокольчатых (рис. 8).



**Рис. 8.** Узлы округлые, колокольчатые и промежуточной формы на типичных пуховых лучах рябчика

На другом опахальце в базальной и медиальной его частях узлы в форме бублика (рис. 9). Подавляющее большинство колокольчатых узлов в разных частях луча имеют хорошо выраженные зубцы. Есть сдвоенные узлы — соскользнувшие валики. Лучи в основном заканчиваются расщеплением с двумя, тремя зубцами в конце междоузлия, где должен быть следующий узел, т.е. заканчиваются своеобразным узлом-расщеплением, а не междоузлием.

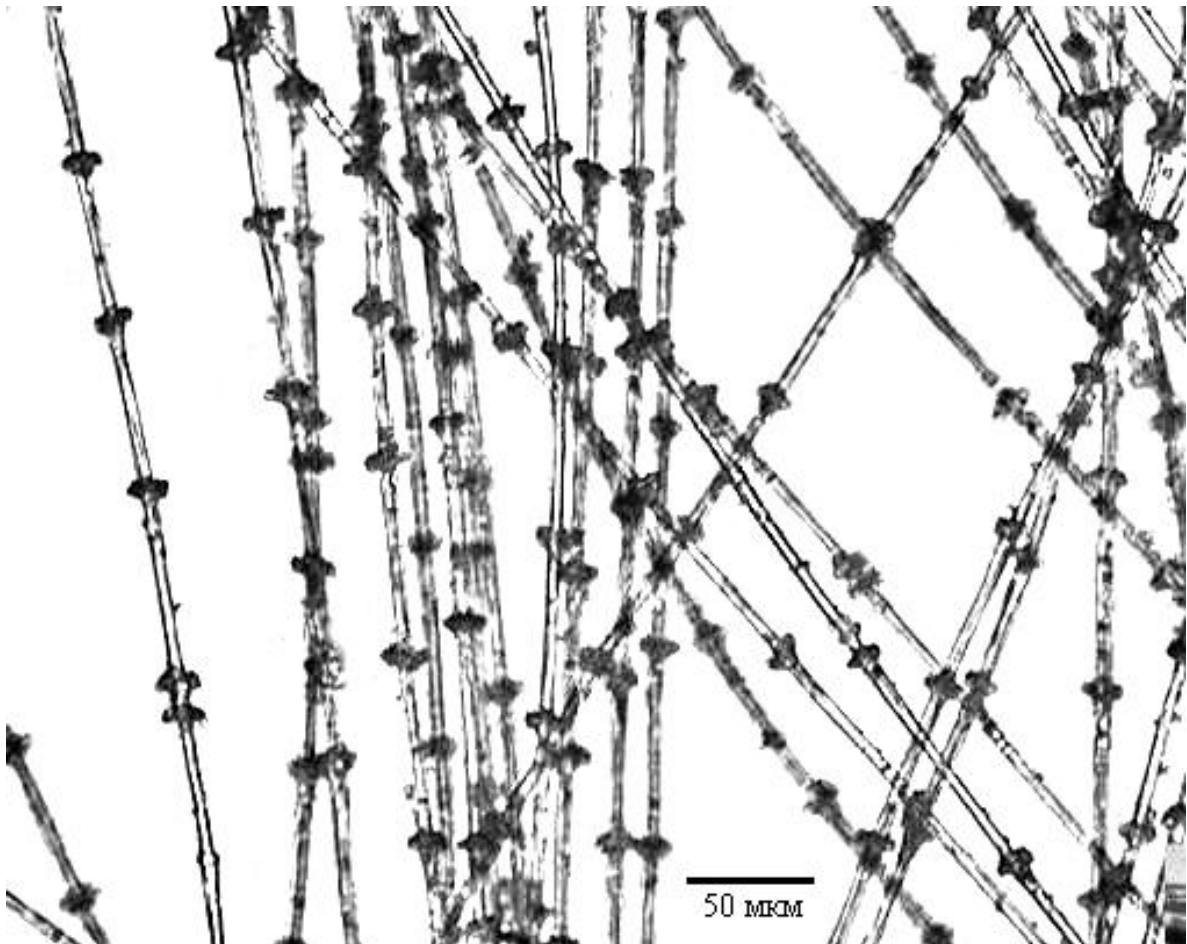


**Рис. 9.** Узлы типичных пуховых лучей глухаря

Глухарь. Узлы округлые и колокольчатые с тремя-четырьмя зубцами. Пигментация узлов неравномерная. Колокольчатые узлы имеют форму тупого треугольника со слегка вытянутым основанием. Округлые узлы короткие и так же, как у других видов, преобладают на одном из опахальцев бородки.

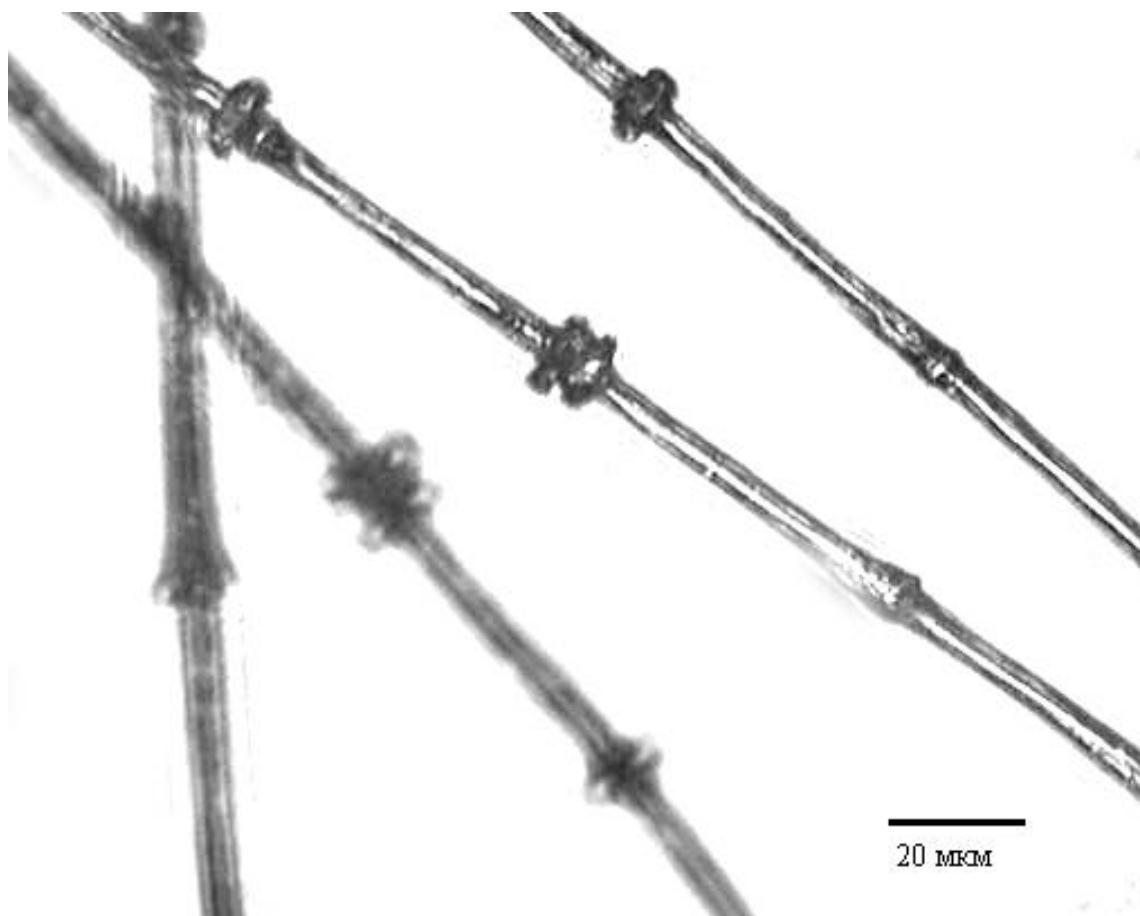
В медиальной части ближе к дистальному концу треугольники узлов вытягиваются и уменьшаются. В самых дистальных концах луча обоих опахалец узлы резко уменьшаются в размере, количество зубцов сокращается до одного. Имеются узлы промежуточной формы со сглаженными зубцами и неширокими валиками. В противоположной части опахальца почти все узлы базальной и медиальной частей луча округлые с разной степенью развития кольца, есть сползшие кольца, но не более трёх. Лучи заканчиваются на узловой клетке.

Белая куропатка. Узлы очень мелкие, есть множественные (до 4–5 соскользнувших колец) округлые узлы, наряду с которыми имеются и колокольчатые треугольные с тремя зубцами. Лучи в основном заканчиваются расщеплением, т.е. узлом (рис. 10).



**Рис. 10.** Узлы типичных пуховых лучей белой куропатки

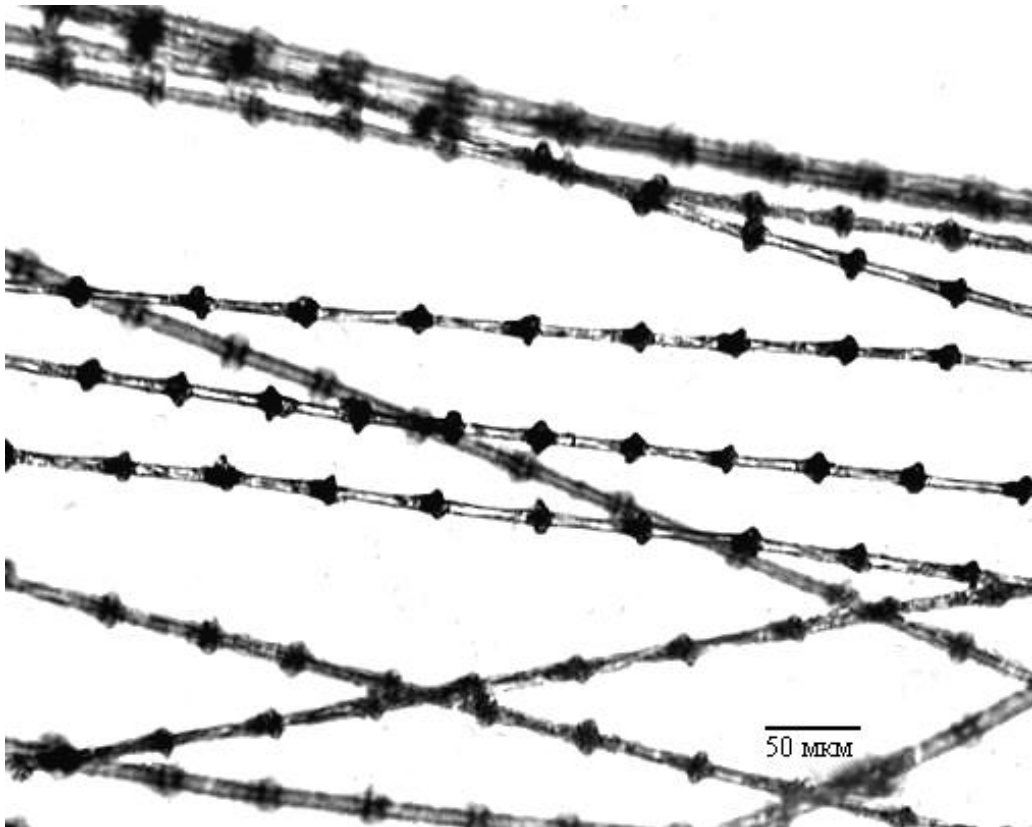
Тетерев. Колокольчатые узлы имеют у этого вида форму тупого треугольника со слегка вытянутым основанием. Округлые узлы короткие и также как у других видов преобладают на одном из опахальцев бородки. В медиальной части ближе к дистальному концу треугольнички узлов вытягиваются и уменьшаются. В самом дистальном конце луча обоих опахалец узлы резко уменьшаются в размере, количество зубцов сокращается до одного. Присутствуют узлы промежуточной формы со сглаженными зубцами и неширокими валиками. В противоположной части опахальца почти все узлы базальной и медиальной частей округлые с разной степенью развития валика, есть сползшие вдоль луча кольца, но не более трёх в одной части луча (рис. 11). Узлы расположены равномерно по всей длине луча, который заканчивается узлом.



**Рис. 11.** Множественные узлы типичных пуховых лучей тетерева

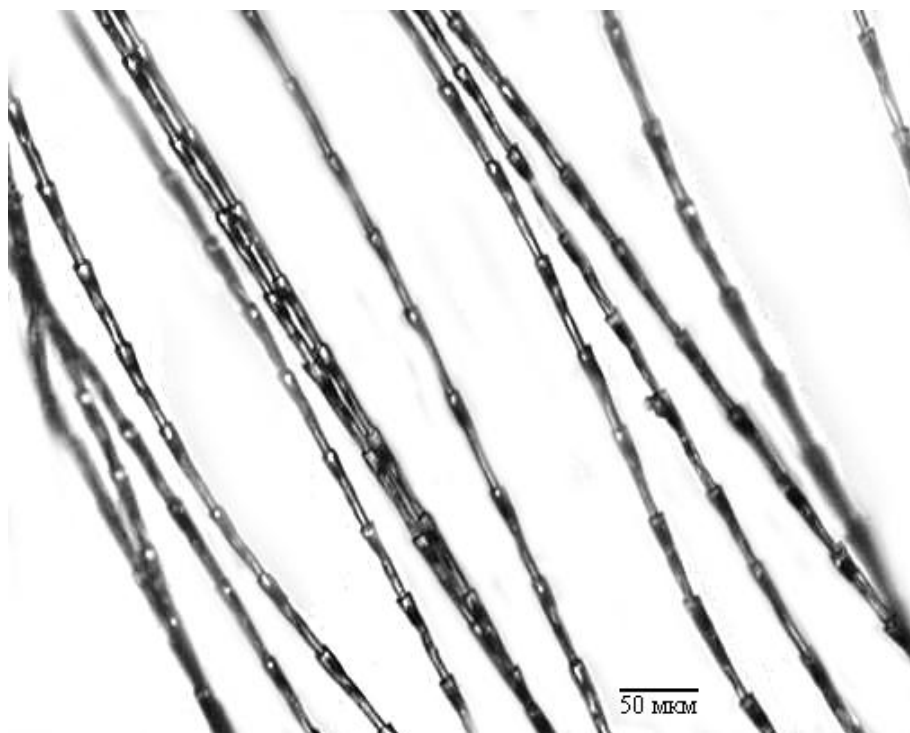


Перепел. Округлые узлы короткие с широкими валиками; колокольчатые — компактные, зубцы нечётко выражены, встречаются узлы промежуточной формы. Узлы пигментированы по центру, междуузлия — частично. Узлы расположены равномерно по всей длине луча. Плотность узлов высокая (рис. 12).



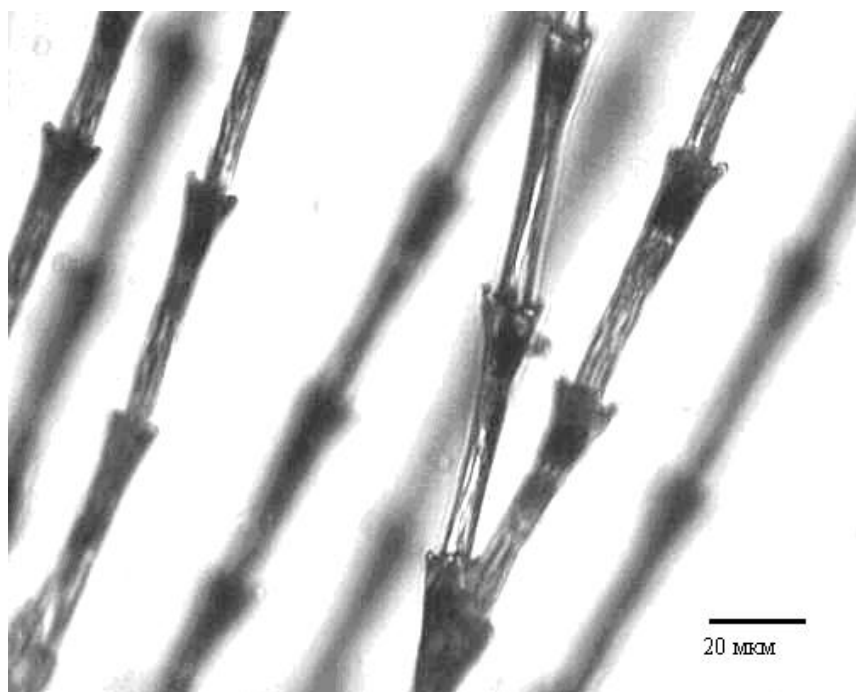
**Рис. 12.** Узлы типичных пуховых лучей перепела

Серая куропатка. У этого вида высокая плотность узлов. В базальной части луча узлы чётко выраженной колокольчатой формы в медиальной части зубцы сглаживаются и узлы приобретают вазообразную форму, но есть и колокольчатые узлы с острыми, направленными параллельно междуузлиям зубцами. Типичных для отряда округлых узлов немного. Множественных узлов из двойных колец крайне мало. Зубцы узлов (2–3) прозрачные, только середина узла пигментирована. Частично пигментированы междуузлия. Лучи заканчиваются преимущественно узлами (рис. 13).



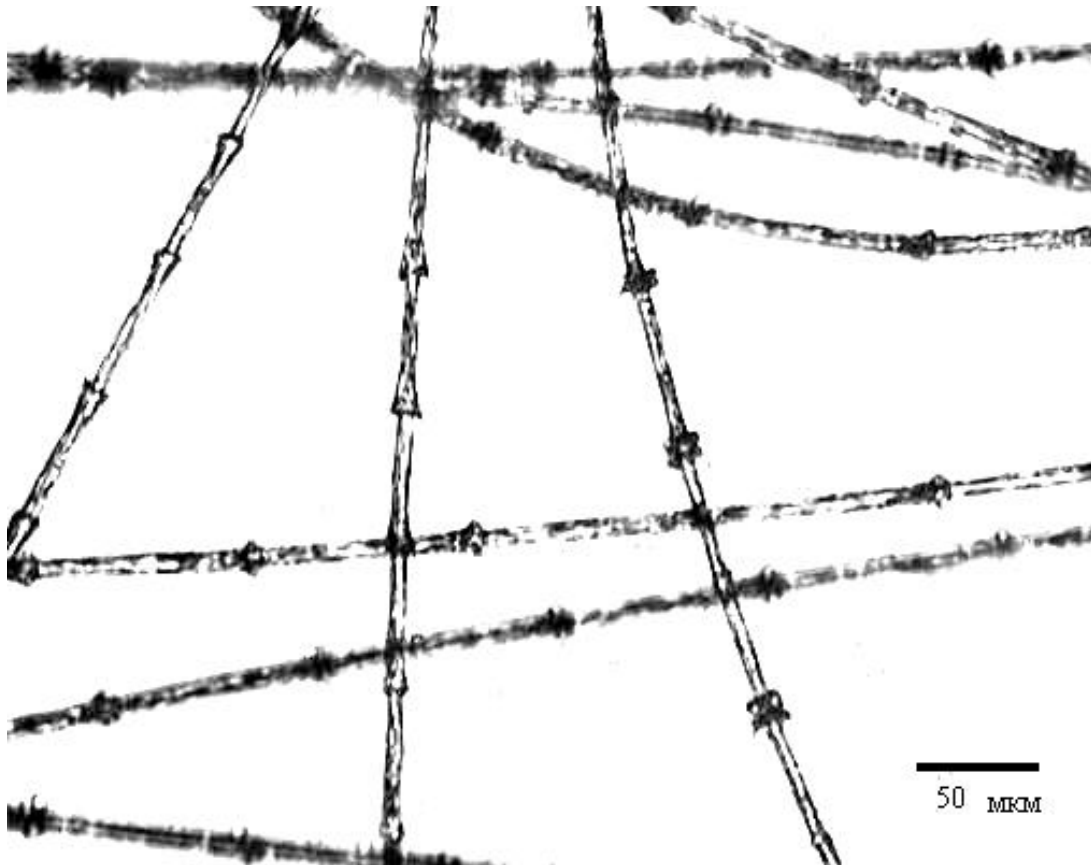
**Рис. 13.** Узлы типичных пуховых лучей серой куропатки

Обыкновенный турач. Треугольные узлы с 3–4 зубцами (рис. 14). Есть округлые узлы, но сползших колец не обнаружено. На концах лучей узловые расщепления.



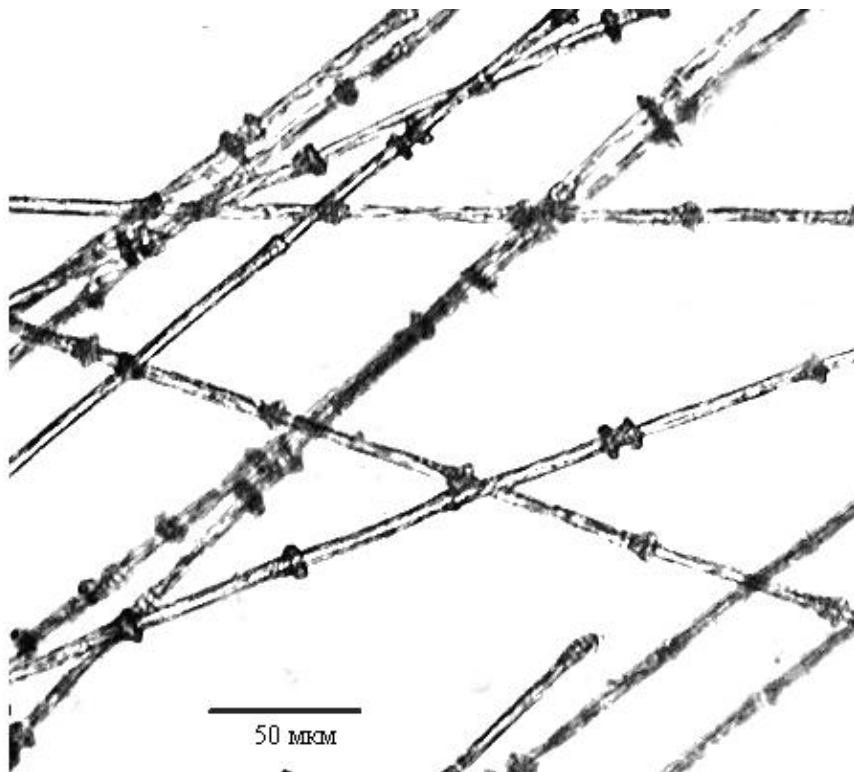
**Рис. 14.** Узлы типичных пуховых лучей обыкновенного турача

Обыкновенный фазан. В базальной части луча узлы округлые, в медиальной — колокольчатые с 3–4 зубцами. Округлые узлы очень короткие. Ближе к апикальной части колокольчатые узлы становятся короткими со слабо выраженными зубцами. В апикальной части зубцы удлиняются, узлы теряют пигмент, становясь почти прозрачными, междоузлия становятся короче, мелкие узлы почти сливаются с междоузлиями. Соскользнувших колец не более двух в одном месте луча. Узлы луча, взятого из противоположного опахальца бородки, почти во всех частях луча округлые или промежуточной формы. Только в самом апикальном конце видны 2–3 колокольчатых узла. На концах лучей узловые расщепления (рис. 15).



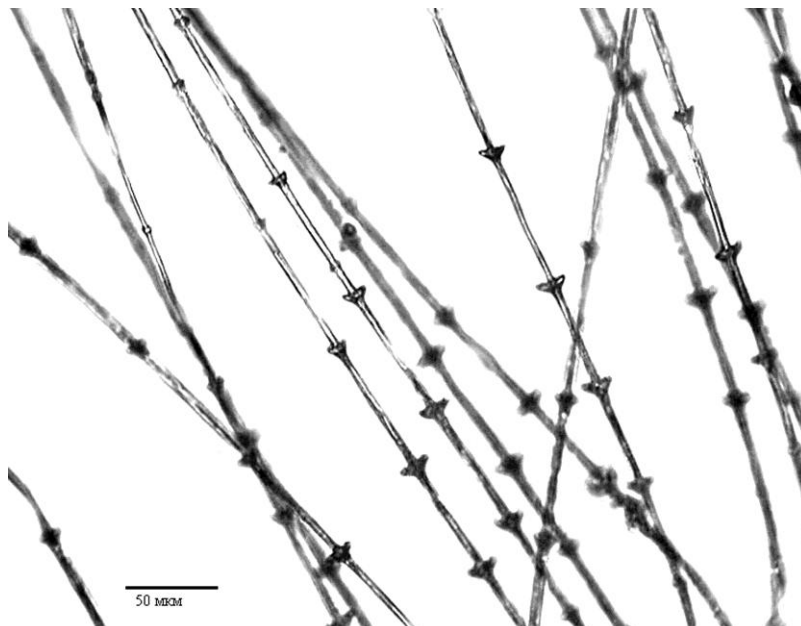
**Рис. 15.** Узлы типичных пуховых лучей обыкновенного фазана

Домашняя курица. Узлы мелкие, округлые и треугольные с 3–4 зубцами. Имеются узлы промежуточной формы. Из множественных узлов — только двойные. На концах лучей узловые расщепления (рис. 16).



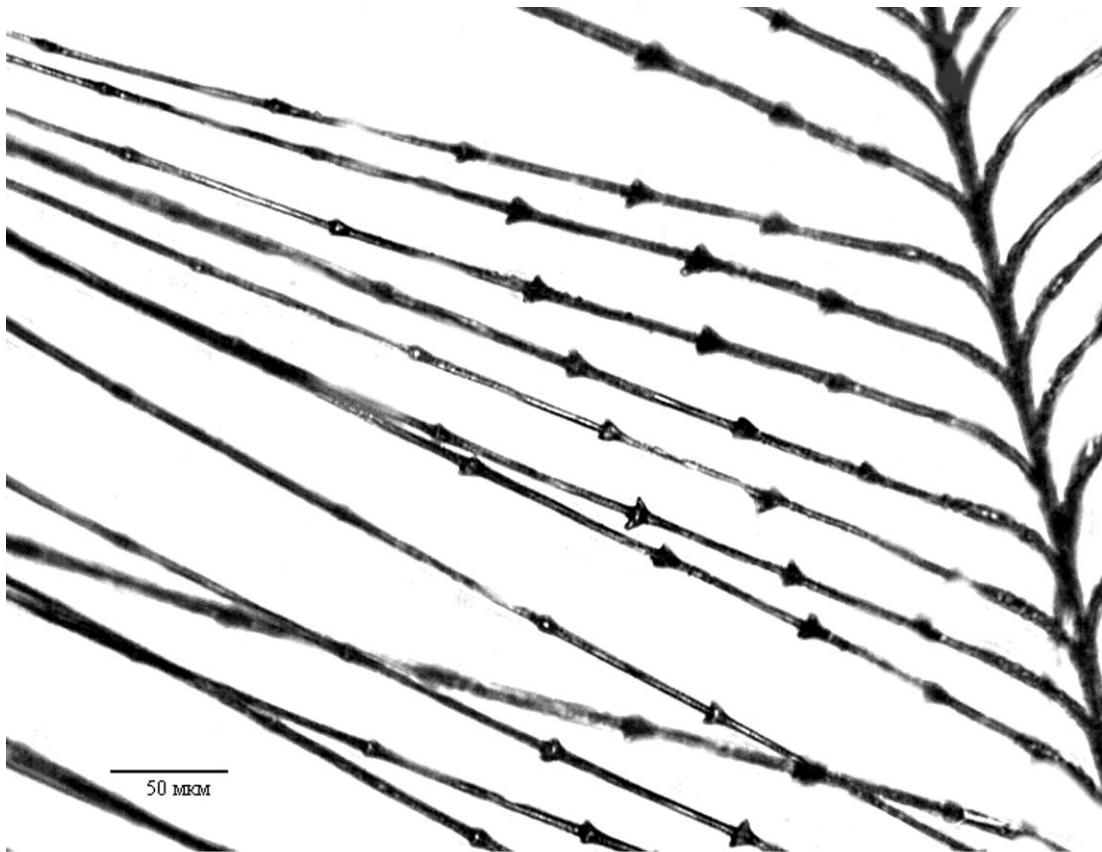
**Рис. 16.** Узлы типичных пуховых лучей домашней курицы

**Голубеобразные.** Как и у Курообразных, у Голубеобразных просматривались бородки с типичными пуховыми лучами из центра пуховой части опахала. У всех изученных видов на стержне пухового луча под прямым углом располагаются крупные вздутые четырёхлопастные узлы (рис. 17).



**Рис. 17.** Узлы медиальной части пухового участка опахала кольчатой горлицы

Известно, что по направлению к дистальному концу узлы на пуховых лучах сизого голубя уменьшаются за счет утери зубцов (Lucas, Stettenheim, 1972). И у других изученных нами видов на медиальных и дистальных частях лучей узлы не имеют зубцов. Типичные четырёхлопастные узлы расположены только в базальных и медиальных частях лучей; по направлению к дистальному концу они уменьшаются и выглядят уже как небольшие слегка выпуклые затемнения на более светлых междуузлиях или как небольшие наросты на стержне луча. Сглаженные узлы без лопастей, похожие на таковые куриных промежуточной формы имеются, в частности, у сизого голубя и клинтуха (рис.18).

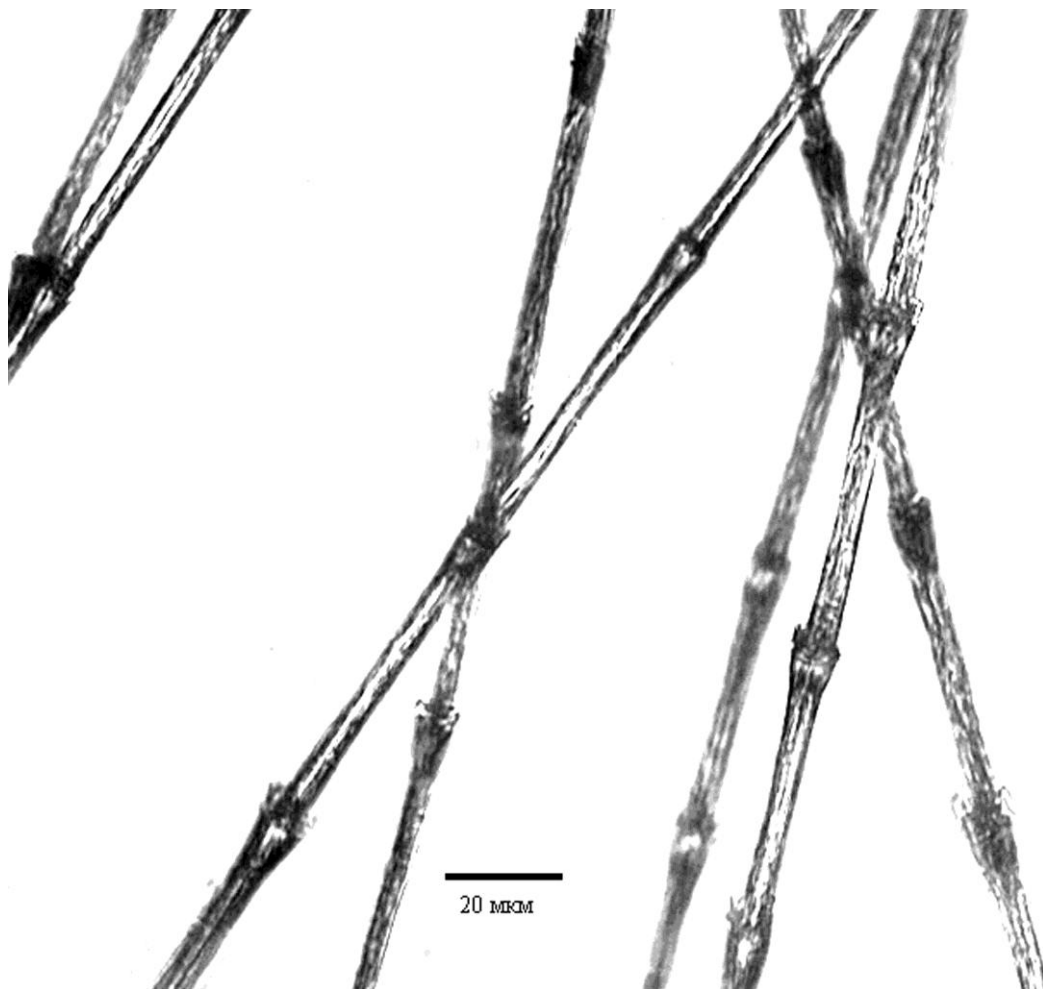


**Рис. 18.** Сглаженные и четырёхлопастные узлы на типичных пуховых лучах клинтуха

С разных сторон бородки имеется разное количество узлов на лучах. У сизого голубя и у вахиря на одной стороне бородки лучи несут от 10 до 12 ти-

пичных узлов в базальной части луча, на другой стороне — всего по 5–6 узлов. У клинтуха лучи одного опахальца несут не более трёх типичных узлов.

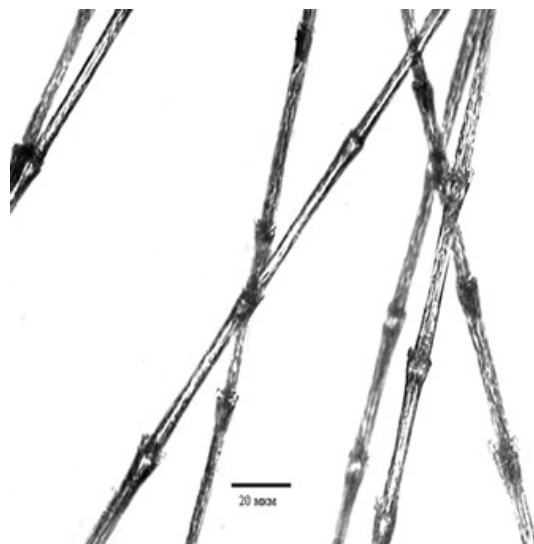
У обыкновенной и кольчатой горлиц, с одной стороны бородки до 15 типичных узлов на пуховом луче, а на другом те же 5–6 (рис. 19).



**Рис. 19.** Типичные пуховые лучи обыкновенной горлицы

У клинтуха лучи одного опахальца несут не более трёх типичных узлов.

**Рябкообразные.** Узлы обыкновенной саджи по форме значительно отличаются от таковых исследованных голубей. Их колокольчатая форма с тремя–четырьмя острыми зубцами скорее напоминает одноимённые узлы Курообразных или Врановых птиц (рис. 20).



**Рис. 20.** Узлы на типичных пуховых лучах обыкновенной саджи

Однако прослеживается полное сходство с голубями по количественному распределению узлов на лучах разных опахалец бородки. На одной стороне опахальца имеется не более 5 типичных узлов в базальной части луча. На другой стороне узлов больше. К дистальному концу луча по обеим сторонам стержня бородки зубцы на узлах сглаживаются, в результате на конце луча вместо узлов имеются лишь небольшие выпуклости. По размеру узлы мельче, чем у голубей. Концы лучей не заканчиваются на узлах, а имеют скруглённые концы, как у голубей.

## **Сравнительно-морфологический анализ структур пера на уровне отрядов**

Как показало наше исследование, наибольший интерес для сравнительно-морфологического анализа представляют такие структуры пера, как узлы пуховых лучей и некоторые морфометрические характеристики, например, плотность расположения пуховых лучей на проксимальной части покровного пера, а также их длина.

## Узлы пуховых лучей

Наши данные подтверждают богатое разнообразие конфигурации узлов пуховых лучей перьев птиц. Для Курообразных и некоторых других таксонов птиц характерны округлые узлы, которые не имеют зубцов, но приобретают кольцеобразную или валикообразную форму. Такие узлы-кольца могут отрываться и скользить по лучу, скапливаясь в одном месте и образуя множественные узлы (Brom, 1986, 1991; Lucas, Stettenheim, 1972). Скопления более двух таких узлов встречаются редко, так как для этого кольца должны были соскользнуть одновременно с нескольких соседних узловых оснований. А пустое сочленение узла, с которого соскочил валик, хорошо различимо. Соскользнувшие валики видимо постепенно разрушаются. У исследованных нами видов Курообразных имеются также узлы, приближающиеся по форме к округлым: зубцы на таких узлах сглажены, но не полностью отсутствуют; это промежуточные узлы между округлыми и колокольчатыми; узлы с нешироким валиком, типичным для круглых узлов, и довольно длинным основанием, характерным для колокольчатых узлов. Узлы промежуточной формы обнаружены у всех изученных видов.

Возможно, округлые узлы получаются в результате стачивания или обламывания крупных зубцов, расположенных перпендикулярно оси луча. На данном этапе исследования трудно точно определить последовательность стадий развития узлов.

Можно предположить, что у длинных колокольчатых узлов по мере их развития зубцы увеличиваются, всё больше отклоняясь от стержня луча, затем в результате обламывания или истирания верхняя поверхность узла превращается в валик-кольцо, который со временем утрачивает соединение с основанием узла и соскальзывает. Основание узла при этом укорачивается, так как у преобладающего большинства округлых узлов основание короткое (его длину мы определяем по степени пигментации).

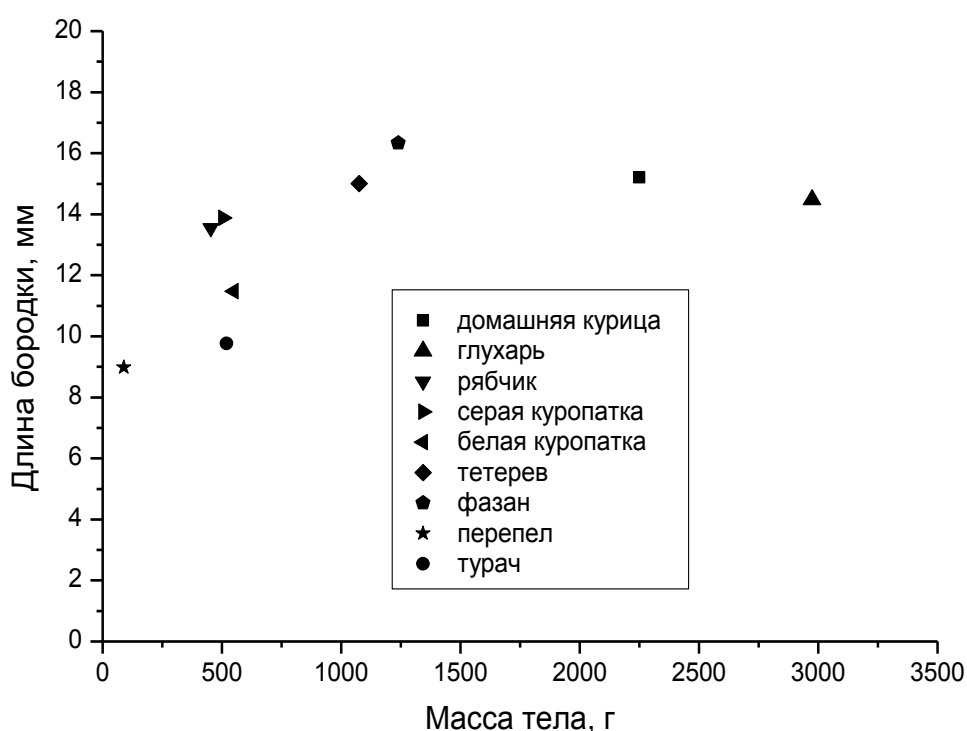


Округлые узлы встречаются в базальной и медиальной частях луча (Lucas, Stettenheim, 1972; Brom, 1986, 1991; Prast, Shamoun, Bierhuizen, 1996), что соответствует и нашим данным. Имеются различия в расположении узлов в зависимости от опахальца бородки. Одно опахальце может иметь узлы типично округлые и промежуточной формы, а другое той же бородки на тех же участках лучей — колокольчатые узлы. Заметим при этом, что и у голубей на медиальных участках луча, в частности, у сизого голубя и клинтуха есть сглаженные узлы без лопастей, похожие на таковые куриных промежуточной формы. Обыкновенная саджа из отряда Рябкообразных по указанным признакам значительно отличается от изученных нами представителей Голубеобразных, что вполне закономерно и свидетельствует об отсутствии её близкого родства с данным отрядом (Ильичёв, 1993).

Функциональная значимость узлов разнообразных размеров и конфигурации (например, с зубцами в форме заострённых лопастей, расположенных перпендикулярно к междоузлию у Голубеобразных, а также округлых узлов, типичных для Курообразных) заключается, вероятно, в необходимости создания определённого люфта между структурами пера. Такой люфт служит для сохранения воздушной прослойки в вертикальной и горизонтальной плоскостях опахала, образуемых лучами. Он смягчает трение поверхностей микроструктурных элементов пера и одновременно позволяет оперению “дышать” и сохранять тепло. В дистальных частях лучей этот люфт не так важен, так как потребность в термоизоляции здесь мала. Кроме того, можно предположить, что присутствие округлых узлов способствует более лёгкому движению луча вокруг собственной оси, а оно явно предусмотрено природой, так как у луча имеется гибкое длинное основание (базальная клетка), которое всегда повернуто, по крайней мере, на  $45^{\circ}$  –  $90^{\circ}$ . Определение «кольцотор» предполагает вращение.

## Длина и плотность пуховых бородок проксимальной части покровного пера

**Курообразные.** По нашим данным разница в длине бородок покровного пера не обнаружена у представителей семейств Тетеревиных и Фазановых. Наименьшей длиной пуховой бородки отличается перепел (кстати, самая маленькая птица среди изученных видов данного отряда), а у остальных видов бородки очень длинные. Перепел — единственный строго перелётный вид из изученных видов. Наличие у турача относительно коротких пуховых бородок можно объяснить тем, что этот вид обитает в тёплых краях и не нуждается в хорошей термоизоляции (рис. 21).



**Рис. 21.** Зависимость длины бородки базальной части пера от массы тела. Курообразные

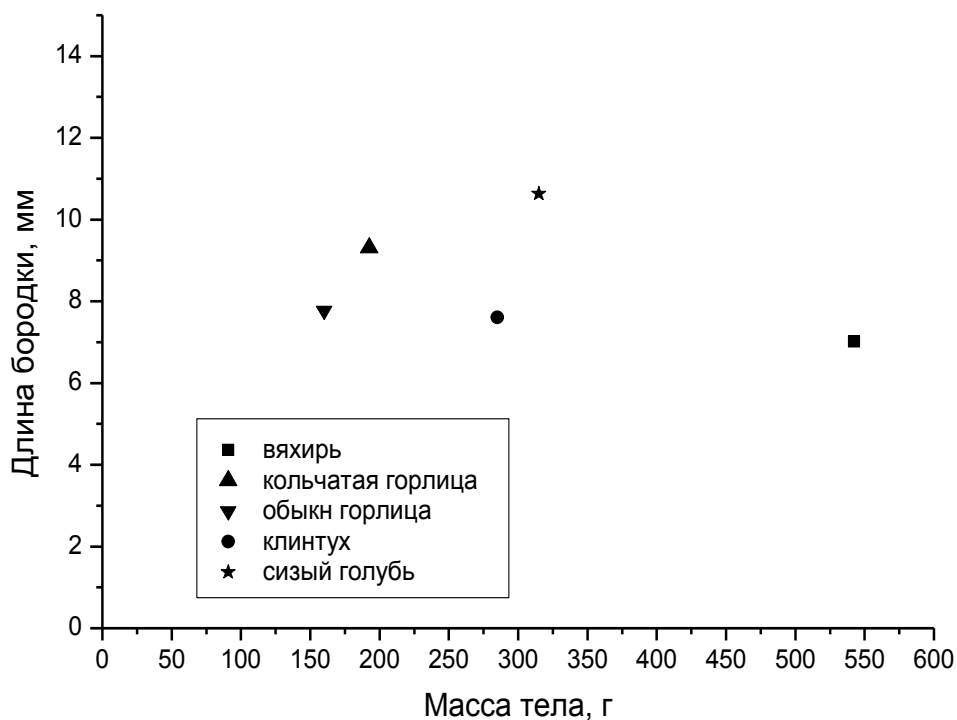
Соотношения длины бородки и массы птицы показали прямо пропорциональную зависимость между этими величинами. Птицы с большой массой, такие как глухарь и домашняя курица, выпадают из общей схемы. У последних длины пуховых бородок примерно одинаковы и не варьируют так сильно по сравнению с более мелкими видами (рис. 21). Видимо, существуют определённые лимиты варьирования размеров перьевых структур, в частно-

сти для пуховых бородок, и структуры пера могут изменяться лишь в определённых пределах. У птиц среднего размера этот показатель значительно варьирует, и даже удаётся проследить прямо пропорциональную зависимость между массой тела и длиной пуховых бородок.

У серой куропатки мы подсчитали плотность пуховых бородок в пуховых базальных частях опахал межлопаточного пера, а также в медиальных и апикальных контурных частях опахал. Выяснилось, что плотность бородок заметно выше в базальных частях: 3,4 во внутреннем опахале и 3,8 — в наружном. В медиальных частях она несколько ниже: 2,9 и 3,2, соответственно. Самая низкая плотность в апикальных контурных частях опахал: 2,1 и 1,9, соответственно.

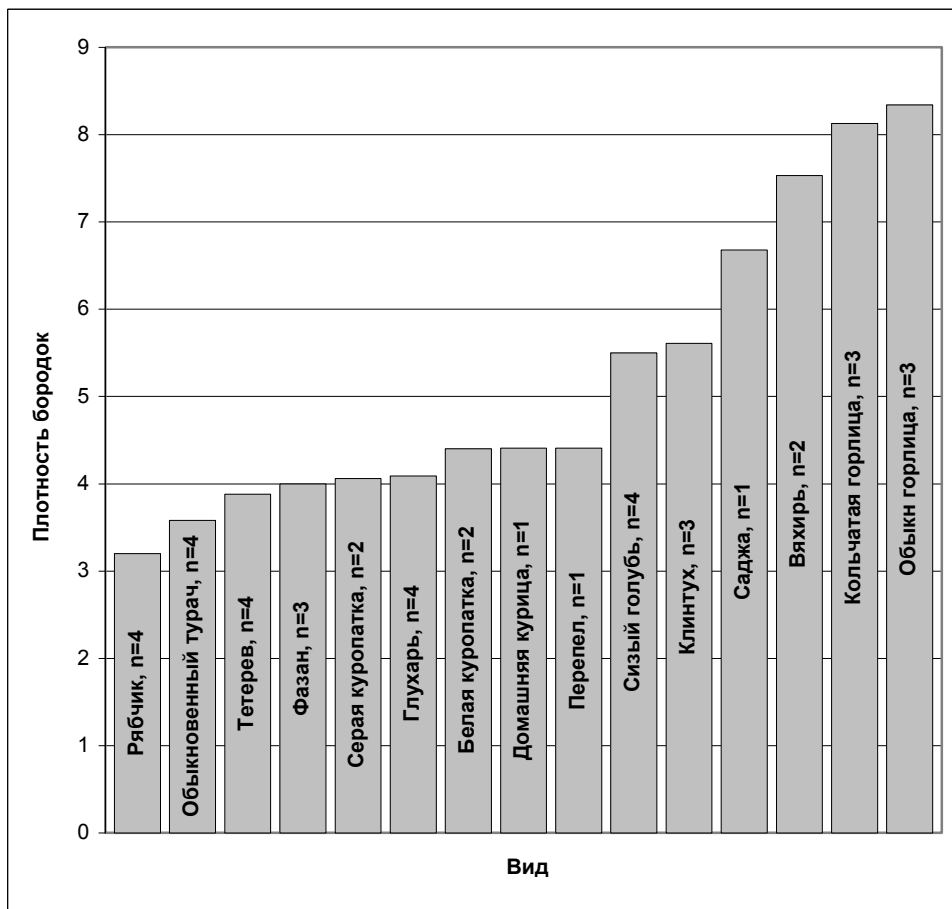
В контурных медиальных и апикальных частях опахал разных перьев у белой куропатки насчитали 23,8 контурных бородок (для сравнения, у сизого голубя — 28,5). При этом число контурных лучей соответственно — 23,2 и 30,6 (Яблоков, Валецкий, 1972). Получается, что число контурных лучей примерно соответствует числу контурных бородок.

**Голубеобразные.** У голубей какой-либо зависимости между названными признаками мы не выявили (рис. 22).



**Рис. 22.** Соотношение длины бородки базальной части пера и массы тела. Голубеобразные

Бородки голубей короче, чем таковые Курообразных. Однако пуховые структуры у них отлично развиты. Так, по данным Т.И. Бородулиной пуховая структура вяхиря сопоставима с таковой водоплавающих птиц, необходимой им при контакте с водой. Пуховая часть покровного пера спинной птерилии вяхиря занимает 71,6% общей длины пера. Плотность пуховых бородок высокая — 62 на 1 см (Бородулина, 1964). По нашим данным плотность бородок у вяхиря даже несколько выше, но она не является максимальной для Голубиных (рис. 23).



**Рис. 23.** Плотность пуховых бородок ( $n=10$ ) изученных видов Курообразных, Голубеобразных и Рябкообразных.

Плотность бородок — количество бородок на 1 мм стержня пера

Большинство межлопаточных и спинных перьев вяхиря и сизого голубя являются полупуховыми. При этом плотность пуховых бородок сизого голубя наименьшая среди Голубиных, в то время как длина их максимальна, видимо, небольшая плотность компенсируется длиной бородок. Сизый го-

лубь — оседлый вид и обитает зачастую в суровых условиях, нуждаясь в качественной термоизоляции (рис. 22, 23).

Обратное соотношение у перепела: при наименьшей длине бородки, как уже было сказано, у этого вида самая большая плотность бородок по сравнению с другими Курообразными, плотность бородок которых слабо варьирует (рис. 21, 23).

Наибольшей плотностью пуховых бородок обладает обыкновенная горлица; при этом бородки этого вида не отличаются большой длиной (рис. 22, 23). В базальных частях стержня на протяжении примерно 1,5 мм от его основания плотность бородок у некоторых видов возрастает, например, у кольчатой горлицы, что даёт дополнительное утепление участков в непосредственной близости от тела. Плотность бородок Курообразных в среднем ниже на 2,87 единиц, чем у Голубеобразных (рис. 23).

## Особенности некоторых структур пера

Проведённое нами исследование позволило выявить некоторые характерные особенности структур пера у изученных отрядов.

Для Голубеобразных это следующие черты микроструктуры.

- Перообразные структуры покровных и некоторых кроющих перьев в проксимальной части опахал имеют форму бутылки с узким горлом.
- Обнаружены перья с вертикальным делением на контурную и пуховую части.
- Лучи заканчиваются закруглением, и чаще всего именно в том месте, где по расчёту длины междоузлия оно должно заканчиваться<sup>6</sup>.

---

<sup>6</sup> У некоторых особей, в особенности принадлежащих к синантропным видам, как, например, сизый голубь, оперение сильно обтрёпывается, и лучи обламываются, поэтому бывает довольно сложно определить истинную длину луча. В таких случаях мы руководствуемся определённой средней длиной луча и степенью его истончённости, типичной для данного вида.

- Узлы расположены неравномерно по длине луча, они имеются только в базальных и медиальных частях луча. Их количество варьирует также в зависимости от стороны опахальца бородки.

- На дистальных концах лучей узлы вообще не развиты.

- Лучи очень сильно истончаются в дистальных концах, возможно в связи с большей длиной луча.

Курообразные также имеют характерные черты микроструктурного строения пера.

- Перообразные структуры покровных и некоторых кроющих перьев в проксимальной части опахал имеют форму конуса с расширением к дистальной части.

- Перья имеют типичное расположение пуховых и контурных структур: дистальная и/или медиальная часть контурная, а проксимальная и/или медиальная — пуховая.

- Лучи часто заканчиваются подобным узлу расщеплением (но не закруглением, как у Голубеобразных) преимущественно там, где по закону пропорций должен следовать очередной узел.

- Длина луча в определённой степени имеет прямо пропорциональную зависимость от массы тела мелких и средних по размерам Курообразных.

- Узлы расположены равномерно по всей длине луча.

- На дистальных концах лучей узлы несколько уменьшаются, но остаются хорошо различимыми.

Далее приведены характерные черты микроструктурного строения пера Рябкообразных на примере межлопаточного пера обыкновенной саджи.

- Лучи часто заканчиваются закруглениями, как у голубей.

- Узлы имеют колокольчатую форму с тремя–четырьмя острыми зубцами, напоминая одноимённые узлы Курообразных или Врановых птиц.

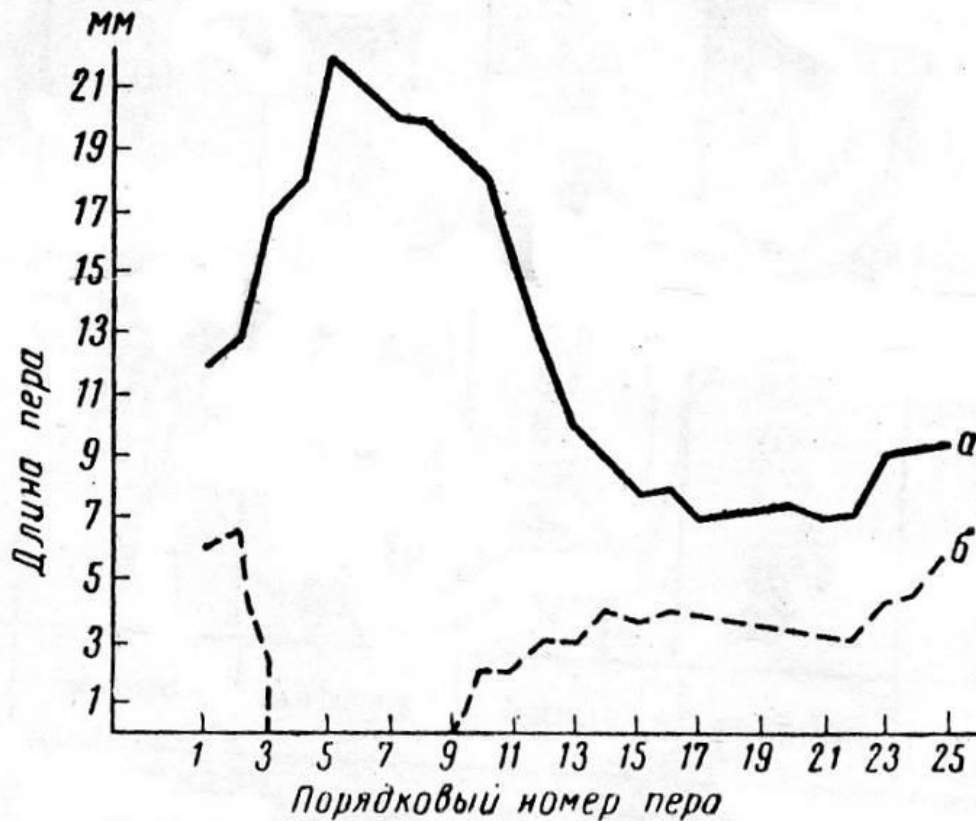
- Узлы расположены неравномерно по длине луча, они имеются только в базальных и медиальных частях луча; по направлению к дистальному концу они уменьшаются и выглядят как небольшие наросты.
- Количество узлов варьирует в зависимости от опахальца бородачки, как и у Голубеобразных.
- По размеру узлы мельче, чем у Голубеобразных.

## Дополнительное перо Курообразных

В этой главе мы рассмотрим малоизученную структуру птерилогизиса птицы — *дополнительное перо* (ДП) на примере трёх представителей отряда Курообразных: домашней курицы (рис. II-6.1–6.4), серой куропатки и рябчика с учётом распределения перьев по птерилиям. Исследовали около 30–35 птерилий каждого вида; из птерилий головы — только затылок. ДП — одна из наиболее важных макроструктурных характеристик оперения птиц, в частности, Курообразных. Эта структура состоит из оси, или *дополнительного стержня* (ДС), и отходящих от него с каждой стороны бородачок. ДС располагается как медианная проекция стержня основного пера (ОП). В отличие от основного стержня, который формируется внутри очина основного пера, ДС непосредственно прикрепляется к *краевому ободу верхнего отверстия*, которое находится на вентральной стороне ствола пера и служит границей между очинком и стержнем. ДП — полностью пуховая структура, за исключением перьев казуаров и эму (Lucas, Stettenheim, 1972), а также ушных птерилий: у рябчика, в частности, дистальные части ДП могут быть контурными и нести крючочки, но при этом контурные бородачки ДП не скреплены. ДП на ушных птерилиях по размеру может быть больше ОП, хотя в остальных птерилиях ДП мельче ОП.

Дополнительное перо в ушной птерилии интенсифицирует акустическую функцию, делая звукоулавливающую стенку более жёсткой и плотной,

что необходимо для заднеушного отдела птерилогизиса птиц, ухо которых устроено по рефракторному типу, как, например, у рябчика. На рисунке 24 показано как связаны между собой размеры ОП и ДП в ушном птерилогизисе (Ильичёв, 1962).



**Рис. 24.** Взаимоотношение длин основного и дополнительного перьев ушной птерилии рябчика: *a* — основное перо; *б* — дополнительное перо.

Счёт перьев начат с передненижнего угла и далее по часовой стрелке (по: Ильичёв, 1962; с изменениями)

Бородки ДП образуют симметричные опахала. Оба пера — основное и дополнительное, составляют перьевую пару (Силаева, 2011, 2011а). Такое обозначение напрашивается само собой, так как дополнительное перо структурно рассматривалось как вынесенная «тень» соответствующего основного пера, т.е. оно сходно морфологически не со всем основным пером, а только с его частью, против которой оно расположено (Ильичёв, 1962).



С дополнительным пером обычно соседствует несколько бородок *лучночного пуха* (ПП), они не имеют единого стержня и отходят прямо от обода верхнего отверстия, образуя бахрому. На некоторых бородках ПП может быть намечен ДС. Лукас и Стеттенхайм (Lucas, Stettenheim, 1972) рассматривают несколько типов ПП в зависимости от характера отхождения его бородок от обода верхнего отверстия, определяя всю структуру как ДП. Мы предлагаем считать дополнительным только перо с дополнительным стержнем.

С помощью оригинальной программы PteroMetr2<sup>7</sup> измерена площадь и длина ДП и ОП для 60 перьев серой куропатки (19 птерилий), 53 — домашней курицы (18 птерилий) и 33 — рябчика (17 птерилий). Перья сканировали с разрешением 600 dpi, не отделяя ДП от ОП. Длину ОП измеряли от нижнего отверстия, т.е. от самой проксимальной точки пера до конца наиболее длинной дистальной бородки. Длину ДП измеряли от верхнего отверстия до конца наиболее длинной дистальной бородки. Контур пера обводили вручную в рамках программы PteroMetr2.

Удалось установить, что ДП имеется на одних птерилиях и отсутствует на других; и соседние перья с ДП и без него могут чередоваться. Закономерность этого чередования мы пока не можем объяснить.

У исследованных видов перьевые пары присутствуют преимущественно в покровных перьях, однако они частично имеются в некоторых кроющих перьях, например, в малых верхних кроющих второстепенных маховых.

Перьевые пары обнаружены в следующих птерилиях домашней курицы (табл. 3).

---

<sup>7</sup> Разработчик В. А. Никулин.

**Таблица 3.** Вариативные значения перьевых пар домашней курицы

Птерилия	Часть перьевой пары	Вариации параметров частей перьевой пары, <i>lim.</i>	
		Длина, см	Площадь, см <sup>2</sup>
Бедро	ОП	6,013–12,536	20,921–58,459
	ДП	3,087–5,209	4,610–7,031
Брюхо	ОП	8,998–10,790	24,849–37,727
	ДП	3,576–4,464	3,163–5,099
Голенной сустав (внешняя часть)	ОП	3,289–4,066	5,528–8,958
	ДП	1,480–2,181	0,962–1,651
Грудь	ОП	7,844–8,510	20,590–22,733
	ДП	3,389–3,597	3,177–3,728
Затылок	ОП	1,863–2,263	1,495–1,956
	ДП	1,033–1,107	0,381–0,450
Крестец	ОП	9,144–9,448	26,749–29,270
	ДП	3,717–4,129	3,890–4,560
Малые верхние кроющие второстепенных маховых	ОП	6,417–7,827	16,100–20,590
	ДП	2,515–2,638	2,623–2,970
Межлопаточные	ОП	4,884–7,807	14,481–22,586
	ДП	3,345–3,491	4,328–4,706
Плечо	ОП	6,437–6,782	16,828–18,803
	ДП	2,268–2,609	2,074–2,453
Подмышечные	ОП	8,965–9,368	21,572–32,022
	ДП	3,119–4,099	2,822–6,429
Подхвостье	ОП	7,229–9,712	19,939–40,335
	ДП	3,269–3,621	3,366–4,048
Верх передней летательной перепонки	ОП	5,673–7,001	13,755–18,503
	ДП	1,933–2,632	2,107–2,754
Средние верхние кроющие второстепенных маховых	ОП	7,843–9,440	19,876–26,013
	ДП	1,863–2,573	1,937–3,108
Спина	ОП	8,274–8,772	20,628–23,801
	ДП	3,688–3,995	4,605–5,371
Хвост (верхние кроющие)	ОП	11,226–13,630	30,414–45,596
	ДП	2,415–2,972	1,934–2,408
Хвост (нижние кроющие)	ОП	10,229–11,368	42,902–54,450
	ДП	3,166–4,040	3,280–4,712
Шея (вентральная часть)	ОП	7,419–7,471	21,344–23,190
	ДП	3,136–3,160	2,788–4,403
Шея (дорзальная часть)	ОП	8,374–8,478	20,664–25,773
	ДП	1,332–2,579	0,486–2,372

Перьевые пары обнаружены в следующих птерилиях серой куропатки (табл. 4).

**Таблица 4.** Вариативные значения перьевых пар серой куропатки

Птерилия	Часть перьевой пары	Вариации параметров частей перьевой пары, lim.	
		Длина, см	Длина, см
Большие верхние кроющие второстепенных маховых	ОП	4,607–5,263	5,526–8,767
	ДП	2,703–2,895	2,042–2,551
Бедро	ОП	3,610–5,406	5,726–10,774
	ДП	2,761–3,857	1,991–3,623
Брюхо	ОП	6,018–8,861	7,928–17,249
	ДП	3,947–5,634	4,429–7,521
Голенной сустав (внешняя часть)	ОП	2,274–2,466	2,701–3,203
	ДП	1,288–1,410	0,517–0,688
Грудь	ОП	3,991–5,964	7,716–12,693
	ДП	2,767–3,697	2,332–4,297
Затылок	ОП	1,337–1,619	0,669–0,929
	ДП	1,048–1,283	0,200–0,451
Крестец	ОП	5,041–5,129	8,301–9,683
	ДП	3,306–3,761	3,374–3,591
Малые верхние кроющие второстепенных маховых	ОП	3,008–3,450	3,738–4,022
	ДП	1,841–1,972	1,228–1,439
Межлопаточные	ОП	3,291–4,142	6,691–8,832
	ДП	2,168–2,867	1,895–2,406
Плечо	ОП	3,293–4,599	5,182–8,630
	ДП	2,002–2,979	1,689–2,721
Подмышечные	ОП	3,813–4,290	8,449–9,741
	ДП	2,828–3,043	2,698–2,920
Подхвостье	ОП	2,984–6,178	5,922–19,523
	ДП	2,227–3,428	1,707–4,140
Верх передней летательной перепонки	ОП	1,634–2,609	1,369–3,146
	ДП	0,816–1,260	0,472–0,818
Средние верхние кроющие второстепенных маховых	ОП	3,462–4,058	4,966–5,674
	ДП	2,071–2,363	1,613–2,361
Спина	ОП	3,756–3,984	5,081–5,936
	ДП	2,494–2,999	1,934–2,649
Хвост (верхние кроющие)	ОП	5,260–7,798	12,785–16,123
	ДП	2,274–2,809	1,719–3,480
Хвост (нижние кроющие)	ОП	5,007–5,007	13,719–13,719
	ДП	3,216–3,216	3,359–3,359
Шея (вентральная часть)	ОП	2,446–3,793	3,774–7,400
	ДП	1,612–2,704	1,072–2,727
Шея (дорзальная часть)	ОП	2,282–3,420	2,019–6,903
	ДП	1,067–2,731	0,265–2,100

У рябчика перьевые пары не выявлены в рулевых и маховых перьях, подмышечных, голенных и почти всех кроющих крыла, за исключением малых и средних кроющих ВМ. В большинстве случаев перья этих птерилий снабжены пупочным пухом.

Дополнительными перьями обладают контурные и полупуховые перья, в меньшей степени — пуховые. У серой куропатки контурные перья с ДП отмечены на 13 птерилиях. Полупуховые перья с ДП имеются на нижних кроющих хвоста, данные перья сочетаются с контурными на птерилиях брюха, бедра и затылка. Перья всех трёх типов присутствуют на поствентральной птерилии. У рябчика 7 птерилий с контурными перьями, несущими ДП. Полупуховые с ДП имеются на бедре, груди, крестце, спине и тазу. С контурными перьями с ДП сочетаются полупуховые верхние кроющие перья хвоста. Нижние кроющие хвоста — это в основном полупуховые и пуховые перья. Пуховые перья с ДП присутствуют на брюшной и поствентральной птерилиях. Перья всех типов имеются на вентральной шейной птерилии. У курицы 8 птерилий с контурными перьями, обладающими ДП. Также как у рябчика, у курицы 5 птерилий с полупуховыми перьями с ДП, однако птерилии не полностью совпадают: плечо, малые верхние кроющие ВМ, спина, поясница, нижние кроющие хвоста. Полупуховые с ДП сочетаются с контурными на двух птерилиях — брюшной и тазовой. Полупуховые и пуховые — на бедренной, межлопаточной и поствентральной птерилиях. Перья всех трех типов с ДП имеются на подмышечной птерилии. На голенной птерилии серой куропатки и курицы обнаружены только контурные перья с ДП. При передвижении по земле перья данного типа лучше защищают голени от механических повреждений. При этом опахало ОП у серой куропатки почти полностью рассучено.

У серой куропатки ДП верхних перьев передней летательной перепонки, несмотря на вышесказанное о вынесенной «тени», по форме очень напоминают уменьшенную копию ОП. Общей особенностью вентральной части

шейной птерилии серой куропатки и курицы является наличие перообразных отростков нескольких типов, с ДС и без него: 1 — ДП, 2 — ДП + ПП, 3 — ПП, 4 — голый ДС без бородок, 5 — нет отростков. При этом на шейной птерилии имеется довольно много таких вариативных перьевых пар. Возможно, такое разнообразие типично для этих видов курообразных.

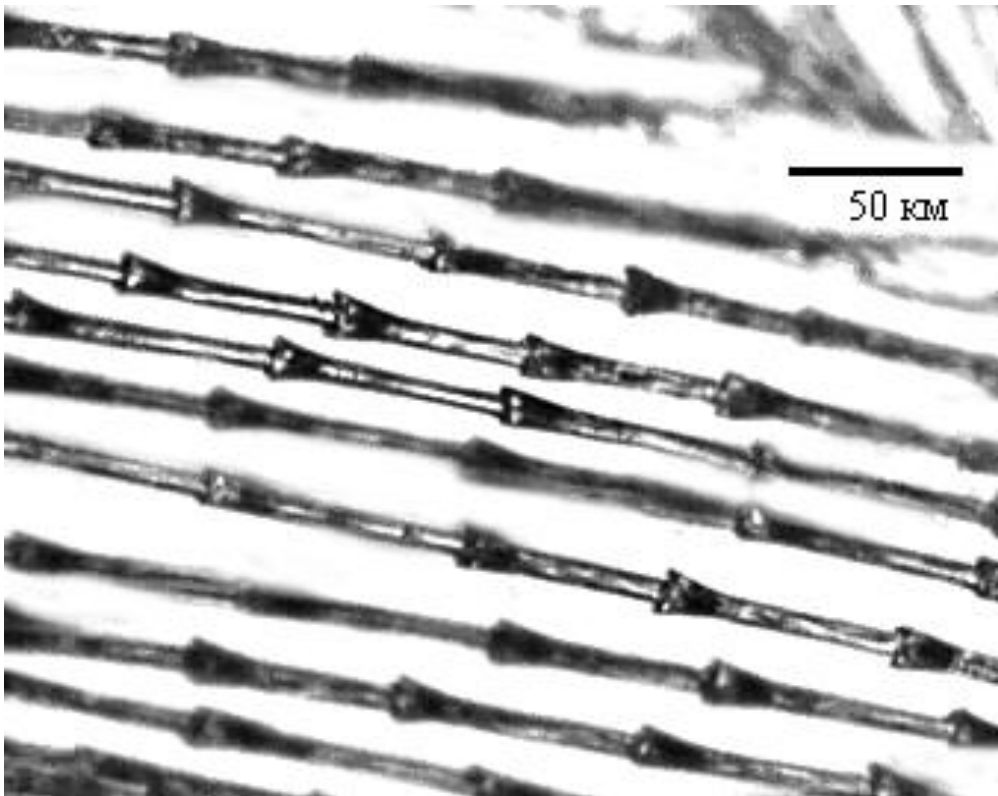
ДП всех исследованных видов одинакового тёмно-серого цвета на всех птерилиях, за исключением некоторых ДП нижних кроющих хвоста рябчика, дистальные бородки которых почти полностью рыжего цвета.

Некоторые отличия перьевых пар курицы и серой куропатки касаются преимущественно крыловых птерилий. У курицы в отличие от серой куропатки частично сформирован ДС в маргинальных перьях крыла и нижних перьях передней крыловой перепонки, а также в средних верхних кроющих ПМ. В средних верхних кроющих ВМ дополнительный стержень выражен крайне редко. У серой куропатки верхние перья передней крыловой перепонки часто вообще не имеют никаких намёков на ДП или пупочный пух. Малые верхние кроющие ВМ серой куропатки снабжены очень тонким ДС. На большинстве птерилий домашней курицы ДП по сравнению с ОП непропорционально мелкое и узкое. Перья рябчика по перечисленным параметрам близки к таковым серой куропатки. Общее количество птерилий, имеющих перьевые пары, примерно одинаково у всех исследованных видов. Птерилии всех трёх видов в подавляющем большинстве перекрываются.

Длина ДП у серой куропатки составляет в среднем 67% длины ОП, площадь ДП — примерно 33% от площади ОП. Длина ДП у домашней курицы в среднем занимает 36% длины ОП, площадь ДП — около 12% от площади ОП. Длина ДП у рябчика равняется в среднем 68% длины ОП, площадь ДП — примерно 36% от площади ОП. По данным Лукаса и Стеттенхайма длина ДП по отношению к ОП у кур породы Белый Леггорн составляет на грудной и брюшной птерилиях около 70% (Lucas, Stettenheim, 1972), по нашим данным это соотношение у кур Орловской породы — не более 40%.

ДП увеличивает терморегуляторные свойства перьевой пары. Это мнение разделяют многие исследователи (Miller, 1924; Stresemann, 1927–1934; Дементьев, 1940; Ziswiler, 1962; Ильичёв, Карташов, Шилов, 1982; и др.). Известно, что у тетеревиных куропаток имеются сезонные вариации в размере ДП.

Подробный анализ микроструктуры ДП Курообразных нами не проведён. Однако замечено, что в ДП серой куропатки кольцевые узлы отсутствуют, имеются только колокольчатые и узлы промежуточной формы. Узлы несколько меньше по размеру и более короткие междуузлия (рис. 25).



**Рис. 25.** Узлы пуховых лучей дополнительного пера серой куропатки

Структура ДП у птиц, принадлежащих к разным таксонам, имеет мозаичное распространение; выявление закономерностей её появления или отсутствия — дело будущего.

Сопоставим структуру ДП с недавно открытой нами *клиновидной структурой* (КС) (Силаева, Ильичёв, Чернова, Фадеева, 2010; Силаева,

Гуменюк, Ильичёв, 2010, 2010а; Силаева, Ильичёв, Чернова, 2011). КС — пуховая структура клиновидной формы, образованная участками бородок с модифицированными пуховыми лучами с удлинёнными опахальцами (МЛ). КС расположена в медиальных перовых частях опахал по обеим сторонам стержня. МЛ заполняют область клина или образуют его границы. МЛ превосходят по длине пуховые лучи всех типов на данном пере и отличаются от них своим строением. КС также выполняет функцию термоизоляции, представляя собой пуховую вставку в контурное перо. Клиновидной структурой, как и ДП, снабжены преимущественно покровные перья тела птицы: шеи, груди, брюха, спины и поясницы, т.е. части тела, которым особенно необходима термоизоляция. ДП и КС как параллельные структуры присутствуют на одних и тех же птерилиях, за исключением кроющих перьев крыла, на которых КС не встречается. КС таким образом можно определить как облегчённое ДП. Нами замечено, что ДП и КС не появляются одновременно у представителей одного и того же отряда. КС, например, имеется у Воробьинообразных — семейств Врановых, Трясогузковых, Свиристелевых, Крапивниковых, Славковых, Мухоловковых, Дроздовых и Синицевых. Но у представителей данного отряда нет перьевой пары. Однако она характерна для перьев Курообразных. Таким образом, исходя из имеющихся на сегодняшний момент сведений, можно предположить, что дополнительное перо и клиновидная структура являются альтернативными формами; наличие одной из них исключает появление другой.

Наличие перьевой пары можно использовать в таксономической идентификации в качестве дополнительного признака в общей системе признаков идентификационного ключа. Используя данные вариативных размеров, можно с определённой степенью достоверности выявить птерилию, с которой взято перо.

## Архитектоника перьев

За основу описания архитектуры пера взяты следующие качественные показатели, достаточно информативные в аспекте таксономической диагностики (Чернова, 2005; Чернова и др., 2006; 2009): конфигурация поперечного среза бородки первого порядка (далее бородка I), строение сердцевинки на поперечном и продольных срезах и строение кутикулы бородки I; полиморфность бородок второго порядка (далее бородок II) дистального и проксимального отделов опахальца бородки I, форма узла бородок II пуховой части пера (далее пуховые бородки).

**Конфигурация поперечного среза. Курообразные** (Диск CD-ROM, Приложение IV, эл. 1—16). Форма поперечного среза нижней трети бородки I контурной части опахала пера довольно сильно варьирует у исследованных нами видов за счет, прежде всего, разнообразия таких деталей строения, как степень уплощенности с боковых сторон, форма и соотношение дорсального и вентрального гребней, характер изогнутости.

Уплощенная ланцетовидная форма поперечного среза отмечена у перепела, глухаря и тетерева; эллипсоидная форма с достаточно выпуклыми центральными боковыми поверхностями — у белой куропатки, рябчика, павлина и серой куропатки; при этом у рябчика поперечный срез бородки с зауженной дорсальной частью.

Вентральный и дорсальный гребни слабо выражены у большинства исследованных нами видов. Однако у тетерева вентральный гребень отличается серповидным изгибом, хорошо выражен, его высота превышает таковую дорсального гребня.

Таким образом, у Курообразных по середине дорсальной и вентральной сторон нижней трети бородки I проходит по одному гребню, каждый из которых обычно незначительно приподнят над поверхностью бородки, причём с вентральной стороны гребень более высокий (особенно у тетерева) чем с



дорзальной. Изогнутая серповидная форма вентрального гребня у тетерева свидетельствует о сильном загибании бородки I в области прикрепления к стержню пера.

**Голубеобразные** (эл. 17—20). Полученные данные позволяют сравнить микроструктуру покровного пера Курообразных с особенностями тонкого строения пера изученных нами некоторых представителей отряда Голубеобразных, выявив ряд отличительных характеристик. Так, у сизого голубя и обыкновенной горлицы поперечник основания бородки I удлинён и заужен за счёт сильного уплощения бородки с латеральных сторон; дорзальный и латеральный гребни не выражены. Выявленный у сизого голубя слабый S-образный изгиб контура поперечного среза в зауженной дорзальной части, в области прикрепления к бородке I дистальных и проксимальных бородок II (лучей) свидетельствует о присутствии неглубоких бороздок в этом месте на поверхности бородки I. Отмеченная у Голубеобразных уплощенная ланцетовидная форма поперечного среза, характерна лишь для некоторых представителей Курообразных — перепела, глухаря и тетерева. Зауженная, как у сизого голубя, дорзальная часть поперечного среза бородки I имеется лишь у рябчика, однако без S-образного изгиба, характерного для дорзальной части поперечного среза бородки I у сизого голубя.

**Строение сердцевины бородки I. Курообразные** (эл. 1—16). Сопоставление архитектоники сердцевины на поперечном и продольном срезах основания бородок I позволило выделить ряд структурных особенностей конфигурации воздухоносных сердцевинных полостей и рельефа их стенок.

На поперечных срезах сердцевина смешанная одно-двухрядная и лишь у павлина 3–4-рядная. На продольных срезах она у большинства исследованных видов двухрядная, 2–3-рядная у тетерева и 4–5-рядная у павлина.

Таким образом, по центральной части бородки I тянется сердцевинный тяж, образованный воздухоносными полостями, разделенными перегородка-

ми и оформленными регулярными рядами от одного-двух до пяти и лишь у рябчика полости на продольном срезе лежат хаотично.

Конфигурация полостей на поперечных срезах варьирует от уплощённой вытянутой поперек бородки до округлой. Преобладает сердцевина смешанного типа, образованная чередованием округлых и уплощённых полиморфных полостей. Реже встречается сердцевина, представленная однородной совокупностью полостей продолговатой (у глухаря) или округлой (у павлина) формы. И лишь у рябчика сердцевинные полости не однотипны. На продольных срезах сердцевина отличается преобладанием полостей округлой формы и сходных размеров; реже встречается сердцевина из округлых полостей разной формы и размера (у рябчика). У подавляющего большинства исследованных видов полости имеют неровные очертания на поперечном срезе основания бородки I, за исключением таковых у перепела и белой куропатки. На продольном срезе основания бородки I для всех исследованных видов Курообразных характерны ровные очертания полостей. Рельеф поверхности стенок полостей в разной мере складчатый. На поперечном срезе основания бородки I эта складчатость по-разному выражена у разных видов: сглаженная у перепела; крупно-волнистая у белой куропатки, тетерева и серой куропатки; крупно-складчатая у рябчика и павлина; сильноскладчатая у глухаря. На продольном срезе бородки I преобладает сглаженный рельеф перегородок. И лишь у глухаря и павлина отмечен слабоволнистый рельеф стенок полостей на продольном срезе основания бородки I. Как правило, перегородки покрыты многочисленными мелкими перфорациями вероятно, образующимися вследствие выпадения перинуклеарного пространства в процессе ороговения клеток кутикулы. Для Курообразных характерны крупные перфорации стенок сердцевинных полостей. При этом у рябчика, глухаря и белой куропатки изредка они довольно крупные.

Помимо рассмотренных выше признаков, существенным дополнением к комплексной характеристике сердцевины может служить наличие или от-

сутствие роговых нитей, образующих каркас полостей, а также пигментные гранулы на стенках полостей. На продольном срезе сердцевины обилие нитей каркаса полостей выявлено у белой куропатки, короткие редкие нити — у глухаря. Неравномерное распределение нитей каркаса отмечено у павлина: нити редкие (тонкие нитчатые выросты “сшивают” соседние стенки полостей редкими “стежками”) или образуют густые скопления в отдельных сердцевинных полостях на продольном срезе бородки. Таким образом, для ряда видов Курообразных характерно наличие внутреннего нитчатого каркаса полостей сердцевины на продольных срезах бородок I, степень развития которого различается у данных видов.

У большинства исследованных видов в полостях сердцевины наблюдаются лишь редкие вкрапления пигментных гранул. Более многочисленные пигментные гранулы отмечены у перепела, однако распределение их неравномерно — характерны лишь для отдельных сердцевинных полостей на поперечном срезе. Относительно равномерно распределены пигментные гранулы у павлина на поперечном и продольном срезах.

**Голубеобразные** (эл. 17—20). Сравнение строения сердцевины бородки I Курообразных с таковой у изученных нами представителей Голубеобразных выявило некоторые черты сходства между ними. Так, смешанная одно-двухрядная лестничная сердцевина, преобладающая у Курообразных на поперечном срезе бородки I, отмечена и у сизого голубя, и у обыкновенной горлицы. Характерные для большинства исследованных видов Курообразных особенности строения сердцевины на продольных срезах — двухрядная структура, преобладание однотипной округлой формы и ровные очертания сердцевинных полостей — отмечены также у Голубеобразных. Однако в каркасе сердцевинных полостей Голубеобразных отсутствуют кератиновые нити-выросты, наличие которых встречается в разной степени у некоторых видов Курообразных (глухаря, павлина, белой куропатки). Перфорированность сердцевинных полостей и складчатость их перегородок встречаются и у ис-

следованных видов Голубеобразных, что, видимо, является общей закономерностью процессов кератинизации, проходящих в развивающемся пере и сопровождающихся отпадением перинуклеарного участка, ведущего к образованию перфорации. Тем не менее, у Голубеобразных отсутствуют крупные перфорации, характерные для стенок сердцевинных полостей некоторых видов Курообразных (рябчика, глухаря и белой куропатки).

**Структура поверхности кутикулы. Курообразные** (эл. 1—16). Структура поверхности кутикулы бородки I отчетливо различима на латеральных сторонах дорсального и вентрального гребней, но поскольку орнамент поверхности кутикулы значительно меняется в разных участках бородки, для сравнительного анализа разных видов, нами выбран конкретный участок, а именно основание бородки I. Орнамент поверхности здесь мозаичный (мостовидный), т.е. чешуи располагаются встык. У всех исследованных видов края чешуек утолщённые, вследствие чего границы между ними хорошо различимы. Поверхность чешуек кутикулы у одних видов имеет сглаженный волокнистый рельеф (серая куропатка), у других — ворсистый. Последний образован совокупностью волокон и низких игольчатых выростов кутикулы: редкие или единичные выросты (у белой куропатки), отдельные скопления выростов (у перепела и рябчика), чередование участков с мелким ворсом и сглаженной поверхностью (у глухаря, тетерева и павлина). Мелкий ворс образован многочисленными густо расположенными короткими выростами, придающими поверхности “вельветовую” текстуру. В структуре сглаженной кутикулы у большинства исследованных видов наблюдается достаточно плотное переплетение волокон; рыхлым переплетением волокон отличается кутикула бородок I у тетерева. У павлина в структуре кутикулы бородки I хорошо различимы многочисленные перинуклеарные области. Таким образом, у всех исследованных нами видов Курообразных кутикула основания бородок I состоит из тесно сомкнутых чешуек с хорошо различимыми краями, четко отделяющими чешуйки друг от друга. Характер рельефа (особен-

ности волокнистого переплетения и присутствие игольчатых выростов) не одинаков у разных видов.

**Голубеобразные** (эл. 17—20). Сравнение особенностей орнамента кутикулы бородки I Курообразных с таковыми у изученных нами представителей голубеобразных выявило некоторые черты сходства и различия между ними. Так, для Курообразных характерно разнообразие поверхности клеток кутикулы (гладкая волокнистая кутикула и кутикулярные клетки с ворсистым рельефом). В отличие от Курообразных, у изученных нами представителей голубеобразных рельеф кутикулы однообразен: образован многочисленными густо расположенными короткими кутикулярными выростами, придающими поверхности “вельветовую” текстуру. Вместе с тем, кутикулярные чешуйки основания бородок I у Голубеобразных, так же как и у Курообразных, тесно сомкнуты, с хорошо различимыми краями, четко отделяющими клетки друг от друга.

**Структура пуховых бородок. Курообразные** (эл. 1—16). Структура пуховых бородок исследованных видов достаточно обычна для птиц. Эти бородки имеют расширенное основание, состоящее из одной базальной клетки и сегментированный отдел — пёрышко, сформированный чередующимися узлами и междуузлиями. У всех изученных видов базальные клетки удлинённые, ремневидные, перекручивающиеся у некоторых видов (у белой куропатки) в своей срединной части вдоль вертикальной оси.

Поверхность кутикулы сегментированного отдела (узлов и междуузлий) пуховых бородок имеет фибриллярную исчерченность, выраженную в разной степени: неотчетливую (у перепела), хорошо различимую (у тетерева, серой куропатки и глухаря), отчётливую рельефную (у рябчика и белой куропатки).

Ряд специфических характеристик выявлен при сопоставлении конфигурации узлов в проксимальном отделе пуховых бородок. У всех исследованных видов апикальная часть сегмента расширена и междуузлие плавно

переходит в четко выраженный узел. В проксимальном отделе пуховых бородок покровных перьев исследованных видов преобладает венечная форма узлов (у рябчика, белой куропатки и глухаря), реже встречаются бокаловидная (у серой куропатки и перепела) и колокольчатая (у тетерева).

Кольцевидная форма узлов, характерная для начального участка дистального отдела пуховых бородок покровных перьев Курообразных, не отмечена в рассматриваемом нами проксимальном отделе пуховых бородок исследованных видов. Число зубцов свободного края узла изменяется от трёх (у перепела, серой куропатки и тетерева), трёх-четырёх (у белой куропатки), до четырёх (у глухаря и рябчика). Таким образом, у большинства исследованных нами видов Курообразных конфигурация пуховых бородок отличается расширенными узлами в основном венечной формы и снабженными 3–4 зубцами.

**Голубеобразные** (эл. 17—20). Сравнение особенностей тонкого строения пуховых бородок контурных перьев Курообразных с таковыми у представителей Голубеобразных показало достаточное сходство. В первую очередь, это наличие расширенного основания пуховых бородок, представленного базальной клеткой, а также расширенные апикальные края каждого сегмента (узлы), чередующиеся с междоузлиями в составе сегментированного отдела (пёрышка). При этом следует отметить, что конфигурация апикального края сегмента, выявленная у Голубеобразных — 4-лопастные узлы, резко отграниченные от междоузлия — значительно отличается от таковой у Курообразных и, безусловно, является одной из диагностически значимых составляющих общей характеристики тонкого и микроструктуры Голубеобразных, свидетельствует, что выявленные характеристики достаточно информативны в аспекте таксономической диагностики. Так, сама конфигурация бородки I специфична на уровне не только отряда, но и вида, и, безусловно, имеет диагностическое значение. К тому же, представление о ней можно легко составить по конфигурации поперечного среза основания бородки I. Информатив-

но строение кутикулы бородок I и, прежде всего, орнамент поверхности кутикулы: форма и рельеф её клеток. Диагностическим признаком может служить и архитектура сердцевины, о которой можно судить, сопоставив форму полостей и перегородок на поперечном и продольном срезах бородки I. Сравнение сердцевины у бородки I контурной части пера Курообразных выявило четкие видовые различия в конфигурации воздухоносных полостей. В структуре бородок II пуховой части покровного пера диагностическими признаками являются, прежде всего, конфигурация апикального края сегмента. Полученные нами результаты существенно расширяют потенциальные возможности диагностики пера для целей биологической экспертизы.

## Глава 3

### ФУНКЦИИ ОПЕРЕНИЯ В СВЯЗИ СО СТРОЕНИЕМ ПЕРА

Лётные качества птицы определяются многими факторами. Учитывая данные настоящего исследования, можно предположить, что способность к быстрому полёту определяется также и положением вершинного пера: чем ближе оно к наружному краю крыла, тем большую скорость развивает птица при полёте (табл. 2). Естественно имеет значение и форма покровного пера, которое всегда имеет обтекаемую форму. Считается, что большая плотность боронок и лучей в области контурных участков покровных перьев способствует скоростному полёту (Бородулина, 1964).

У Курообразных дополнительное перо выступает в качестве “подкладочного материала”, придавая оперению аэродинамическую форму (Ziswiler, 1962). Покровное перо по своей природе мультифункционально, и одной из главных функций служит термоизоляция. Качество утепления определяется не в последнюю очередь плотностью пуховых лучей на бороночке, а также длиной бороночки. При удлинении бороночки, даже без повышения плотности пуховых лучей, общее количество лучей будет значительно возрастать.

Макроструктурные сезонные изменения оперения в результате линьки способствуют совершенствованию теплообмена. Так, у тетеревиных птиц, которые постоянно живут в умеренных и высоких широтах, зимний наряд имеет повышенные термоизоляционные свойства за счёт увеличения количества перьев, их длины и более развитой пуховой части. Но кроме этого в зимнем наряде тетеревиных дополнительное перо более длинное и/или хорошо опушённое. К весне вырастают более короткие перья с менее развитым пухом, теплозащита уменьшается также за счёт обнашивания старого оперения.

Пуховая часть оперения за счёт гибкости пуховых боронок и лучей придаёт оперению упругость. У Курообразных плотность и упругость опере-



ния значительно увеличивается за счёт дополнительного пера. Нами не отмечено существенных различий между строением перьевой пары (основного и дополнительного перьев) курицы, серой куропатки и рябчика. Поскольку эти птицы не очень хорошо летают, то возможно дополнительное перо не имеет существенного значения для полёта, кроме упомянутого предположения об аэродинамической форме. Поэтому можно предположить, что основной функцией перьевой пары является термоизоляция, поскольку сдвоенное перо безусловно улучшает теплозащитные свойства перьевого покрова. Учитывая многофункциональность любого образования у птицы в целях жёсткой экономии её массы, естественно предположить, что во всех своих ролевых функциях дополнительное перо интенсифицирует функции основного пера. Предполагается, что в ушном птерилогизисе дополнительное перо выполняет ещё и акустическую функцию. Эта часть перьевой пары делает звукоулавливающую стенку ушной птерилии более жёсткой и плотной (Ильичёв, 1962).

Теплозащите способствует также увеличение плотности пуховых бородок в базальных частях стержня, и увеличение плотности пуховых лучей в базальных частях бородок. Проблема теплозащитных свойств пера обыкновенной саджи (с целью защиты её тела от раскалённого песка) решена как с помощью удвоения слоя бородок на перьях критичных птерилий, так и путём чрезвычайного удлинения лучей. Плотность пуховых бородок и пуховых лучей не только увеличивает теплозащиту, но и улучшает обтекаемость воздухом при полёте.

Пока трудно сказать, чем обусловлено довольно причудливое сочетание контурных и пуховых частей комбинированных бородок в опахалах покровных перьев. Можно предположить, что пропорции пуховой и контурной частей пера и соответственно численное соотношение пуховых, полупуховых и контурных перьев позволяет наиболее оптимально сочетать плотность контурных структур, обеспечивающих функции полёта, с теплом и лёгкостью пуховых участков, улучшающих теплозащиту.

## Глава 4

### ИДЕНТИФИКАЦИОННЫЙ АНАЛИЗ ПО МИКРОСТРУКТУРНЫМ ПРИЗНАКАМ ПУХОВОГО ЛУЧА ПОКРОВНОГО ПЕРА

#### Формирование обучающей выборки

Для формирования обучающей выборки (ОВ) (табл. 5) был использован набор значимых цифровых признаков (табл. 6).

Таблица 5. Структура обучающей выборки

№	Отряд	Семейство	Род	Вид
1	Воробьинообразные	Врановые	<i>Garrulus</i>	Сойка
			<i>Nucifraga</i>	Кедровка
			<i>Pica</i>	Сорока
			<i>Corvus</i>	Галка Грач Ворон Серая ворона
		Ткачиковые	<i>Passer</i>	Домовой воробей
		Вьюрковые	<i>Acanthis</i>	Обыкновенная чечётка
		Поползневые	<i>Sitta</i>	Обыкновенный поползень
		Овсянковые	<i>Emberiza</i>	Обыкновенная овсянка
		Трясогузковые	<i>Motacilla</i>	Белая трясогузка
		Дроздовые	<i>Turdus</i>	Рябинник Певчий дрозд
2	Курообразные	Фазановые	<i>Perdix</i>	Серая куропатка
			<i>Coturnix</i>	Перепел
			<i>Phasianus</i>	Обыкновенный фазан
			<i>Francolinus</i>	Обыкновенный турач
			<i>Gallus</i>	Домашняя курица
		Тетеревиные	<i>Tetrastes</i>	Рябчик
			<i>Lagopus</i>	Белая куропатка
			<i>Lyrurus</i>	Тетерев
	<i>Tetrao</i>	Глухарь		
3	Голубеобразные	Голубиные	<i>Columba</i>	Сизый голубь
				Клинтух
				Вяхирь
		<i>Streptopelia</i>	Обыкновенная горлица Кольчатая горлица	
4	Дятлообразные	Дятловые	<i>Dendrocopus</i>	Белоспинный дятел Большой пестрый дятел
			<i>Picus</i>	Седой дятел

**Таблица 6.** Фрагмент обучающей выборки с  
численными характеристиками признаков

№ п/п	Сегментация				Измеряемый параметр (признак)					
	Вид	Род	Семейство	Отряд	$r_{узн}$	$l_{межд}$	$w_{межд}$	$l_{узн}$	$w_{узн}$	$l_{луча}$
1	1,1	1,1	1,1	1,1	23,6	41,80	4,51	9,95	11,06	1,04
2	1,2	1,2	1,2	1,2	23,4	50,44	3,64	9,36	12,41	1,14
3	1,3	1,3	1,3	1,3	23,2	44,39	3,80	10,23	9,56	1,00
4	1,4	1,4	1,4	1,4	23,3	40,91	3,13	9,61	11,47	1,05
5	1,5	1,5	1,5	1,5	23,9	40,82	4,19	9,72	10,17	1,42
6	1,6	1,6	1,6	1,6	23,8	41,84	4,42	11,94	9,88	1,35
7	1,7	1,7	1,7	1,7	24,4	47,85	3,80	7,55	10,63	1,50
8	1,8	1,8	1,8	1,8	23,7	41,72	4,00	12,52	11,18	1,32
9	1,9	1,9	1,9	1,9	21,7	43,66	3,54	11,27	9,88	1,36
10	1,10	1,10	1,10	1,10	23,7	45,78	3,19	12,81	12,28	1,40
11	1,11	1,11	1,11	1,11	26,8	38,57	4,42	11,49	8,88	1,64
12	1,12	1,12	1,12	1,12	24,2	45,00	3,95	14,25	10,25	1,57
13	1,13	1,13	1,13	1,13	24,5	42,46	3,64	15,03	9,88	1,75
14	1,14	1,14	1,14	1,14	25,9	39,05	4,00	15,00	10,70	1,68
15	1,15	1,15	1,15	1,15	24,8	38,37	3,19	12,88	7,91	1,55
16	1,16	1,16	1,16	1,16	25,1	41,08	2,80	15,13	8,00	1,53
17	1,17	1,17	1,17	1,17	25,4	40,32	2,65	15,44	8,50	1,65
18	1,18	1,18	1,18	1,18	26,5	37,12	3,13	14,64	8,41	1,20
19	1,19	1,19	1,19	1,19	25,7	39,50	2,58	14,14	7,32	1,80
20	1,20	1,20	1,20	1,20	26,7	41,92	3,54	15,97	7,07	1,54
21	1,21	1,21	1,21	1,21	32,5	32,36	2,68	12,62	9,93	1,49
22	1,22	1,22	1,22	1,22	31,2	28,02	3,26	12,18	8,40	1,56
23	1,23	1,23	1,23	1,23	31,1	32,96	2,94	11,74	7,80	1,65
24	1,24	1,24	1,24	1,24	30,8	30,58	2,88	11,61	8,65	1,54
25	1,25	1,25	1,25	1,25	32,0	34,18	3,21	13,27	8,61	1,55
26	1,26	1,26	1,26	1,26	27,6	33,40	2,83	12,05	8,00	1,59
27	1,27	1,27	1,27	1,27	29,4	32,62	3,45	9,75	10,83	1,53
28	1,28	1,28	1,28	1,28	28,8	35,44	3,18	9,13	12,89	1,71

1603	28,53	19,53	11,143	4,143	25,3	40,26	2,80	12,58	6,99	1,72
1604	28,54	19,54	11,144	4,144	26,5	38,29	3,64	14,54	5,90	1,28
1605	28,55	19,55	11,145	4,145	27,5	36,98	3,37	14,91	7,55	1,35
1606	28,56	19,56	11,146	4,146	27,1	38,89	2,25	15,26	7,29	1,33
1607	28,57	19,57	11,147	4,147	27,7	37,69	3,54	13,88	7,13	1,40
1608	28,58	19,58	11,148	4,148	28,2	35,87	3,13	14,59	6,64	1,58
1609	28,59	19,59	11,149	4,149	23,7	38,94	3,64	14,43	6,73	1,59
1610	28,60	19,60	11,150	4,150	25,8	40,53	3,80	13,72	6,99	1,48

На примере фрагмента ОВ с численными характеристиками признаков (табл. 6) проиллюстрируем подходы к работе с ней. В первом столбце указан порядковый номер строки. Раздел «Сегментация» указывает на различные способы сегментации данных, где целая часть числа со второго по пятый столбец — номер распознаваемого класса, а дробная часть — порядковый номер вектора<sup>8</sup> в классе распознавания. В зависимости от решаемой задачи, полученные признаки могут быть сгруппированы (сегментированы) по разным таксонам.

Такая структура данных позволяет вести автоматический учёт распознаваемых классов. Сами же классы могут быть сформированы по отрядам, семействам, родам или видам.

Одной из особенностей анализа материала является тот факт, что до тех пор, пока выборка не будет сформирована, невозможно однозначно определить, позволят ли выбранные нами признаки решить задачу идентификации с приемлемым качеством. Совершенно очевидно, что распознавание высших малочисленных таксонов (в нашей выборке всего четыре отряда) и распознавание низших таксонов, содержащих максимальное количество распознаваемых единиц (в случае с видом, например, это — особи) будет совершенно различным.

Другими словами, сложность заключается в том, вначале мы формируем выборку, затем производим замеры информативности<sup>9</sup>, и только после этого мы можем более или менее однозначно судить о том, годятся ли эти признаки для решения поставленной задачи. Кроме того, одни выбранные нами признаки могут оказаться информативными для классов<sup>10</sup>, сформированных по отрядам, другие информативны для классов, сформированных по

---

<sup>8</sup> Вектор – это элемент линейного пространства.

<sup>9</sup> Информативность — способность признака принимать одни значения на элементах одного класса и совершенно различные на элементах другого класса.

<sup>10</sup> Класс в данном случае — математическое понятие множества элементов, объединённых общими свойствами.

родам или видам, а могут и вообще оказаться малопригодными для решения поставленной задачи. Выбор же других признаков взамен неинформативных представляет существенную сложность, так как связан с высокой трудоёмкостью сбора материала и потому значительно растянут во времени.

Итак, проведём анализ имеющейся у нас на настоящий момент ОВ и определим степень информативности признаков для различных классов.

### Общий анализ обучающей выборки

При анализе ОВ необходимо определиться с исходными данными и их нормировкой. Данные, заданные в количественной шкале, подлежат обычно центрированию и нормировке. Иногда удобно сдвинуть все точки данных на один и тот же вектор таким образом, чтобы центр «облака» (группировки) оказался в начале координат. Далее следует собственно нормировка, то есть деление всех значений признаков на определённое число таким образом, чтобы значения признаков попадали в сопоставимые по величине интервалы. В качестве такого числа обычно выбирается один из характерных масштабов.

В многомерном облаке данных существует несколько масштабов. Во-первых, это квадратный корень из общей дисперсии «облака», называемый *среднеквадратичным отклонением*:

$$\sigma = \sqrt{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (X_i - \bar{X})^2}, \quad \bar{X} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N X_i \quad (1)$$

Напомним, что здесь и далее большими буквами  $X_i$  обозначаются вектора данных, а маленькими —  $x_{ij}$ :  $j$ -ая компонента  $i$ -го вектора.

В случае, если выборка подчинена нормальному закону распределения, то в шаре с радиусом  $s$  должно находиться около двух третей от числа точек данных. Данное условие является необходимым, но недостаточным.

Такой радиус определяется по формуле 2.

$$R = \max_{i=1..N} \|X_i - \bar{X}\| \quad (2)$$

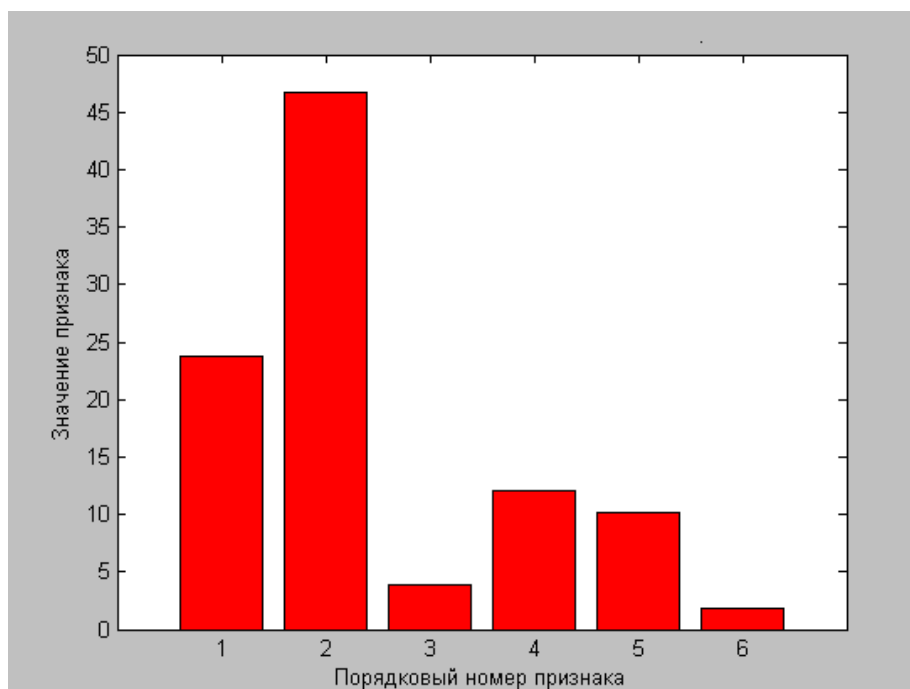
Существует масштаб, характеризующий максимальный разброс в облаке данных, поэтому нормировка всех признаков на  $R$  приводит к тому, что всё облако данных оказывается заключённым в шар единичного радиуса. Если в качестве масштаба выбраны  $s$  или  $R$ , то соответствующие формулы преобразования (нормировки на «единичную дисперсию» и на «единичный шар») имеют вид:

$$\bar{X}_i = \frac{X_i - \bar{X}}{\sigma}, \quad \bar{x}_{ij} = \frac{x_{ij} - \bar{x}_j}{R_j} \quad (3)$$

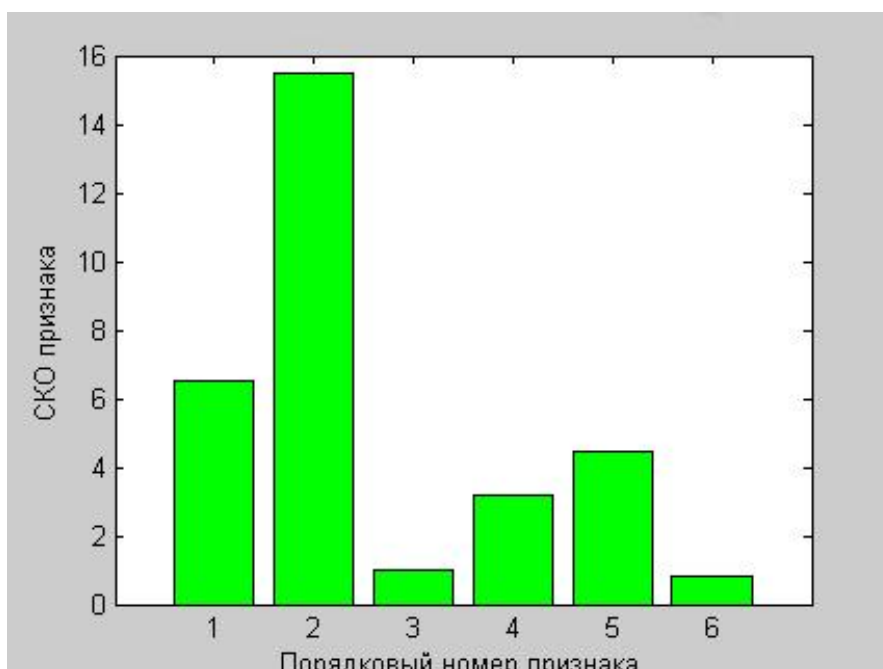
где  $\bar{X}_i, X_i$  – новые и старые значения векторов признаков.

Эти нормировки не являются «изотропными», то есть они сжимают облако данных в некоторых направлениях сильнее, в некоторых — меньше, что в определённых случаях является желательным, а в других нарушает структуру данных (взаимных расстояний). Такая нормировка фактически эквивалентна выбору взвешенной евклидовой метрики, которая в дальнейшем нами будет использована.

Используя вторую часть формулы (1), посчитаем вектор средних значений для каждого из шести признаков ОБ и визуализируем их на рисунках 26 и 27 визуализируем среднеквадратичное отклонение средних значений.

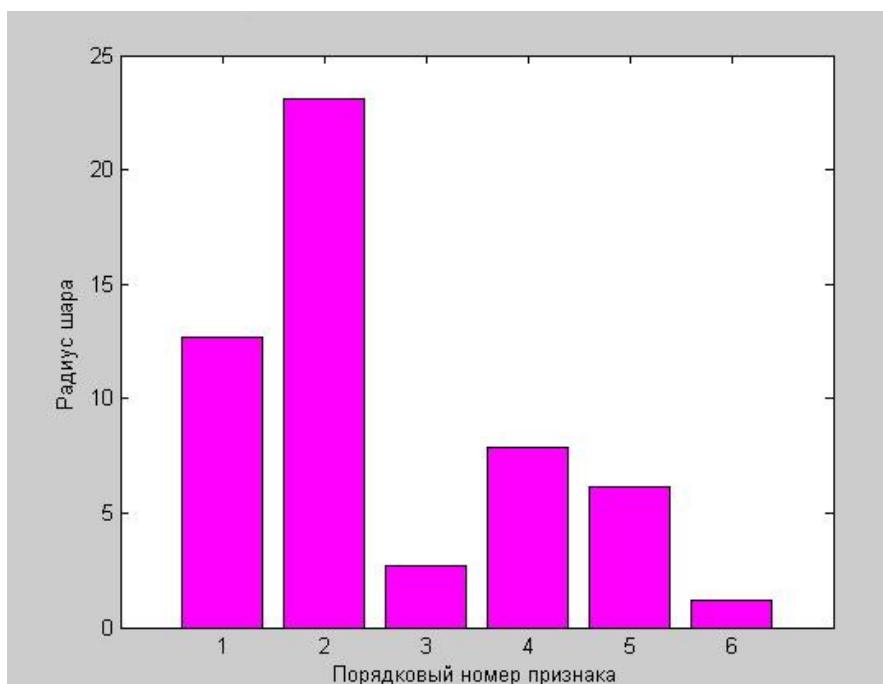


**Рис. 26.** Средние значения по каждому признаку на искомой обучающей выборке



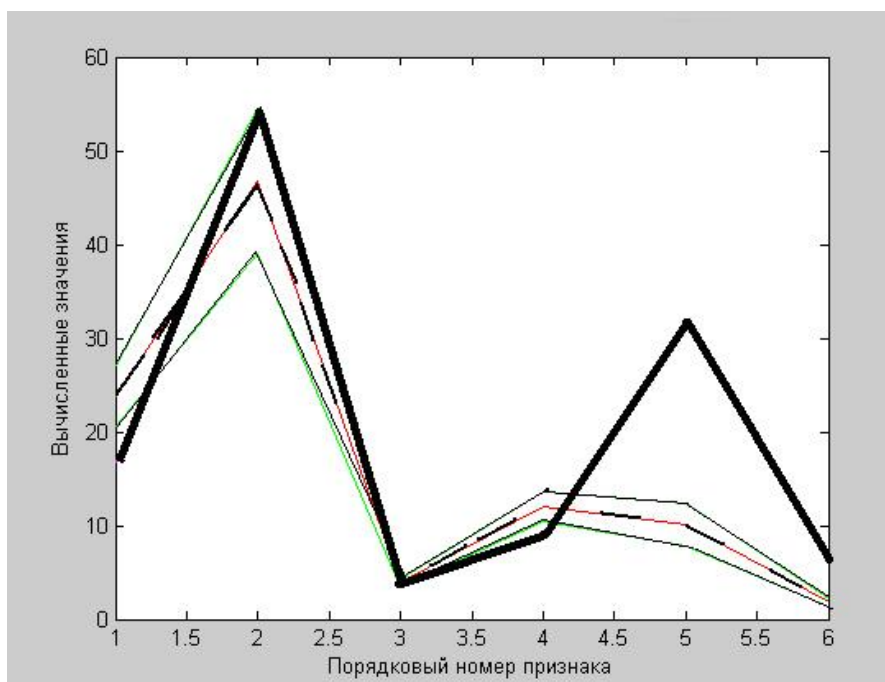
**Рис. 27.** Среднеквадратичные отклонения по каждому признаку

Посчитаем максимальный радиус для каждого признака, используя формулу (3). Результаты расчётов радиуса максимального шара для каждого признака приведены на рисунке 28.



**Рис. 28.** Радиусы шара для каждого признака

Для наглядного восприятия картины совместим все расчётные параметры на одном графике и отобразим их на рисунке 29.



**Рис. 29.** Визуализация расчётных параметров для обучающей выборки  
*Обозначения:* средние значения признаков — штриховая линия, интервал стандартных отклонений — тонкая линия, радиус шара — толстая линия

Имея расчётные характеристики выборки, определим, подчиняются ли наши признаки нормальному закону распределения. Для чего рассчитаем процент значений признаков, попавших внутрь поверхности шара с радиусом  $R$ , где значение  $R$  для каждого признака выбрано своё; выборка же представлена 1610 векторами-признаками, где количество признаков равно шести. Полученные результаты сведём в таблицу 7.

**Таблица 7.** Значения признаков во внутренней поверхности шара

№ признака	Число значений признаков внутри шара	Процент значений признаков внутри шара
1	40	2,48%
2	11	0,68%
3	170	10,56%
4	157	9,75%
5	128	7,95%
6	388	24,09%



Анализ результатов, приведённых в таблице 7, указывает на то, что ни один из выбранных нами признаков не превысил 63%-го барьера. Это свидетельствует о том, что необходимое условие проверки гипотезы исходных данных ОВ на подчинение нормальному закону распределения, не выполнено. Поэтому хорошо отработанные Байесовские методы классификации для такого рода данных малопригодны. Попробуем применить другие методы.

### Анализ обучающей выборки с учётом сегментации данных

Обучающая выборка может быть исследована с учётом сегментации, где в качестве сегментов могут выступать отряды, семейства, рода и виды. В этом случае интерес представляют структурные различия в выборке, получаемые с учётом её сегментации.

Ниже приведены таблицы со средним значением вектора для всей обучающей выборки и для каждого признака с учётом сегментации по отрядам (табл. 8), семействам (табл. 9), родам (табл.10) и видам (табл.11).

**Таблица 8.** Средние значения признаков по всей обучающей выборке и по отрядам

		Измеряемый параметр (признак)					
		$\rho_{\text{узн}}$	$l_{\text{межд}}$	$w_{\text{межд}}$	$l_{\text{узн}}$	$w_{\text{узн}}$	$l_{\text{луча}}$
Среднее по ОВ		23,73853	46,84986	3,879426	12,05456	9,392778	1,824531
По отрядам	1	27,60712	37,16144	3,53827	12,99275	7,442034	1,283674
	2	17,77353	58,77847	4,7868	11,3312	9,460633	2,685167
	3	16,09579	69,61061	4,305214	8,649714	16,66154	2,859893
	4	26,98133	37,99053	3,294067	14,29033	7,263133	1,379667

**Таблица 9.** Средние значения признаков  
по всей обучающей выборке и по семействам

		Измеряемый параметр (признак)					
		$\rho_{узн}$	$l_{межд}$	$w_{межд}$	$l_{узн}$	$w_{узн}$	$l_{луча}$
Среднее по ОБ		23,73853	46,84986	3,879426	12,05456	9,392778	1,824531
По семействам	1	25,65454	40,11738	3,896269	10,70346	8,364846	1,487615
	2	30,714	32,7942	3,032	12,8586	6,8398	0,9078
	3	34,3975	29,79563	2,98175	15,6015	7,181375	0,91975
	4	34,45571	28,85829	2,657	15,27229	7,258143	0,911286
	5	29,74622	32,85622	3,446222	13,082	7,571333	1,104778
	6	26,27714	38,84729	2,996143	13,18543	5,579857	1,121857
	7	24,7563	40,45685	3,851889	13,77844	7,229519	1,462852
	8	21,43391	48,80836	5,036636	11,839	9,621636	2,433636
	9	15,65437	64,55063	4,642158	11,03721	9,367421	2,830789
	10	16,09579	69,61061	4,305214	8,649714	16,66154	2,859893
	11	26,98133	37,99053	3,294067	14,29033	7,263133	1,379667

**Таблица 10.** Средние значения признаков  
по всей обучающей выборке и по родам

		Измеряемый параметр (признак)					
		$\rho_{узн}$	$l_{межд}$	$w_{межд}$	$l_{узн}$	$w_{узн}$	$l_{луча}$
Среднее по ОБ		23,73853	46,84986	3,879426	12,05456	9,392778	1,824531
По родам	1	26,462	40,1088	3,6354	12,3712	9,2894	1,5444
	2	28,88333	35,80533	3,886667	12,482	8,407333	1,489333
	3	32,608	32,2245	3,0755	13,229	7,5295	0,9925
	4	23,92763	41,91519	4,082188	9,533125	8,172375	1,531438
	5	30,714	32,7942	3,032	12,8586	6,8398	0,9078
	6	34,3975	29,79563	2,98175	15,6015	7,181375	0,91975
	7	34,45571	28,85829	2,657	15,27229	7,258143	0,911286
	8	29,74622	32,85622	3,446222	13,082	7,571333	1,104778

	9	26,27714	38,84729	2,996143	13,18543	5,579857	1,121857
	10	24,7563	40,45685	3,851889	13,77844	7,229519	1,462852
	11	20,69614	48,18343	4,648857	9,776429	9,282714	2,229714
	12	22,725	49,902	5,71525	15,4485	10,21475	2,7905
	13	20,0515	50,1745	4,3385	11,53433	9,356167	2,413667
	14	14,05925	69,24813	4,478	11,227	8,568875	2,869625
	15	12,93	74,286	5,2692	10,137	10,6586	3,2692
	16	15,4786	70,6212	4,14915	8,66665	16,61	2,9426
	17	17,63875	67,08413	4,695375	8,607375	16,79038	2,653125
	18	27,10222	38,36978	3,508778	13,98133	7,492889	1,414778
	19	26,8	37,42167	2,972	14,75383	6,9185	1,327

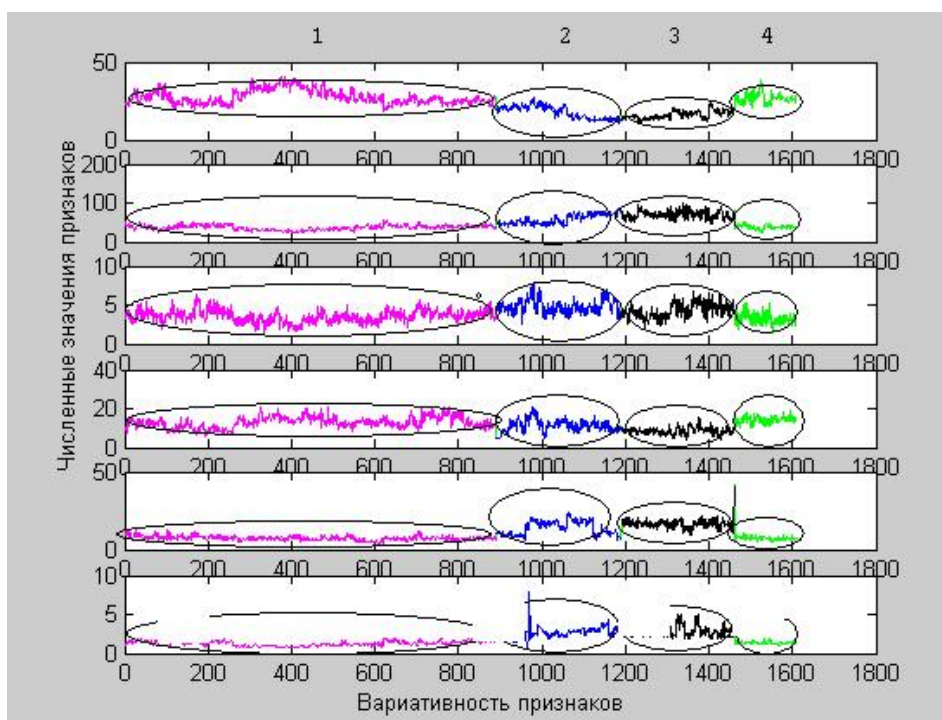
**Таблица 11.** Средние значения признаков по всей обучающей выборке и по видам

		Измеряемый параметр (признак)					
		$\rho_{\text{узл}}$	$l_{\text{межд}}$	$w_{\text{межд}}$	$l_{\text{узл}}$	$w_{\text{узл}}$	$l_{\text{луча}}$
Среднее по ОВ		23,73853	46,84986	3,879426	12,05456	9,392778	1,824531
По видам	1	26,462	40,1088	3,6354	12,3712	9,2894	1,5444
	2	28,88333	35,80533	3,886667	12,482	8,407333	1,489333
	3	32,608	32,2245	3,0755	13,229	7,5295	0,9925
	4	27,39	35,996	3,644	8,4	9,965	0,929
	5	24,5502	40,7348	3,7358	10,7946	7,8192	1,7962
	6	22,90433	43,61033	4,572667	9,545667	9,235333	1,566667
	7	23,42686	42,87743	4,182	8,788571	7,713	1,413286
	8	30,714	32,7942	3,032	12,8586	6,8398	0,9078
	9	34,3975	29,79563	2,98175	15,6015	7,181375	0,91975
	10	34,45571	28,85829	2,657	15,27229	7,258143	0,911286
	11	29,74622	32,85622	3,446222	13,082	7,571333	1,104778
	12	26,27714	38,84729	2,996143	13,18543	5,579857	1,121857
	13	23,205	43,21767	3,738167	11,955	6,935833	1,5325
	14	25,15154	39,235	3,903538	15,79608	7,394385	1,346231
	15	25,2775	40,37175	3,85325	11,86738	7,181875	1,600125

16	20,69614	48,18343	4,648857	9,776429	9,282714	2,229714
17	22,725	49,902	5,71525	15,4485	10,21475	2,7905
18	20,0515	50,1745	4,3385	11,53433	9,356167	2,413667
19	14,05925	69,24813	4,478	11,227	8,568875	2,869625
20	12,93	74,286	5,2692	10,137	10,6586	3,2692
21	14,26564	69,056	3,649818	8,224	16,93518	2,680909
22	16,76	69,648	4,7335	7,585	15,98	2,6215
23	17,01857	73,35886	4,766857	9,671286	16,279	3,445571
24	17,0675	65,73725	4,81875	9,0335	17,6715	2,67125
25	18,21	68,431	4,572	8,18125	15,90925	2,635
26	28,01286	37,53171	3,484714	14,27071	7,584143	1,381286
27	23,915	41,303	3,593	12,9685	7,1735	1,532
28	26,8	37,42167	2,972	14,75383	6,9185	1,327

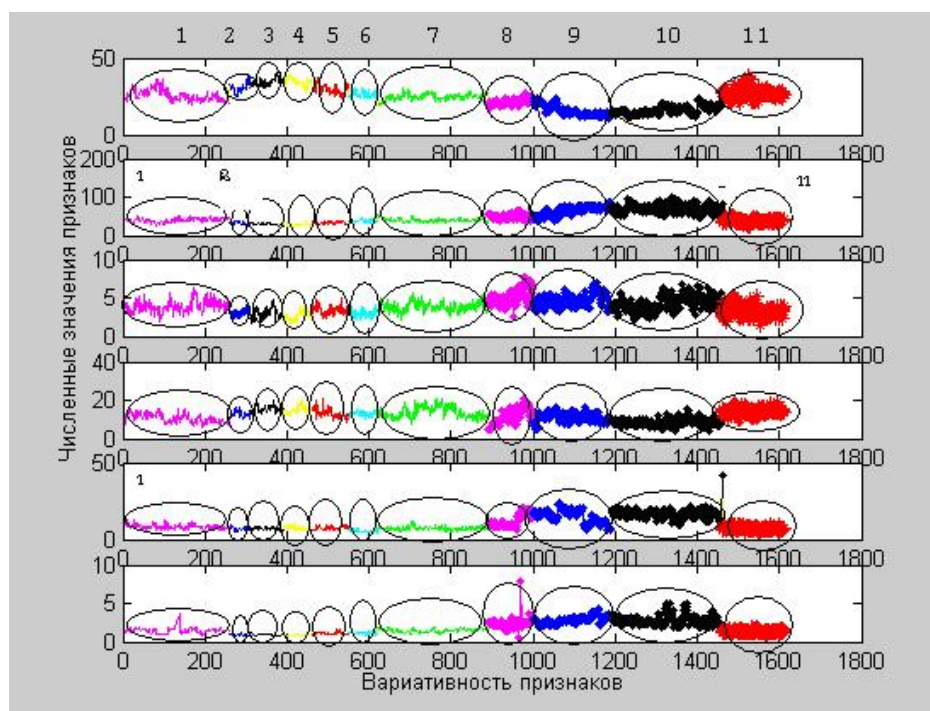
Таким образом, мы получили идеальные параметры луча, моделирование которого представило бы интерес для морфологии пера и других дисциплин. Это идеальный луч для пера птиц исследуемых четырёх отрядов, и соответственно мы получили идеальные лучи для каждого таксона более низкого ранга. К параметрам средних значений стремятся реальные пуховые лучи (табл. 8–11).

Целесообразно заметить, что интересующие нас признаки характеризуются не только средними значениями всех параметров, но и дисперсией. С этой целью каждый из шести признаков мы сегментировали по отрядам и семействам и визуализировали их на рисунках 30–31. Аналогично, можно было визуализировать результаты сегментации признаков по родам и видам, однако из-за значительного количества сегментов возникают определённые сложности с их визуализацией.



**Рис. 30.** Вариативность признаков P1÷P6 с сегментацией по отрядам.

*Обозначения:* Воробьинообразные — 1, Курообразные — 2,  
Голубеобразные — 3, Дятлообразные — 4



**Рис. 31.** Вариативность признаков P1÷P6 с сегментацией по семействам

*Обозначения:* врановые — 1, ткачиковые — 2, вьюрковые — 3,  
поползневые — 4, овсянковые — 5, трясогузковые — 6, дроздовые — 7, фа-  
зановые — 8, тетеревиные — 9, голубиные — 10, дятловые — 11

## Оценка информативности признаков

Прежде чем произвести оценку информативности<sup>11</sup> признаков, попробуем понять, что это даст? Информативность признака показывает нам, насколько удачно были выбраны микроструктурные признаки пера для идентификации птиц по разным таксонам. В основе информативности лежит однофакторный дисперсионный анализ.

Расчёт информативности производится по формуле (4).

$$I_{pk} = \frac{Q_m}{Q_v} = \frac{\sum_{k=1}^m (\bar{X}_k - \bar{X})^2 * nk}{\sum_{k=1}^m * \sum_{i=1}^n (X_{ik} - \bar{X})^2} \quad (4)$$

где,  $Q_m$  — межгрупповое рассеяние;

$Q_v$  — внутригрупповое рассеяние.

Максимальное значение информативности, равное единице, предполагает, что все выбранные нами классы отличаются друг от друга по одному анализируемому признаку. Оценим информативность признаков по отрядам.

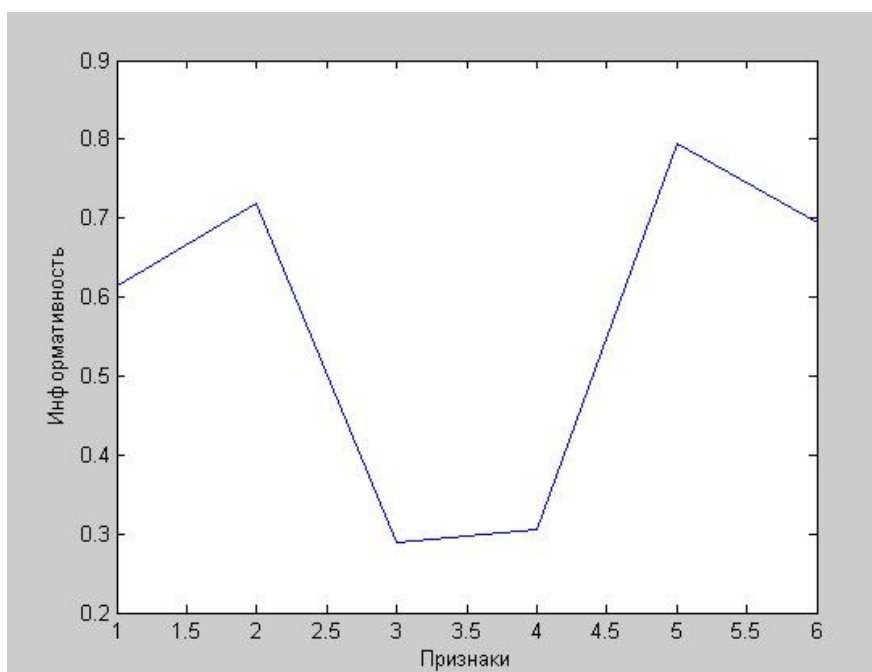
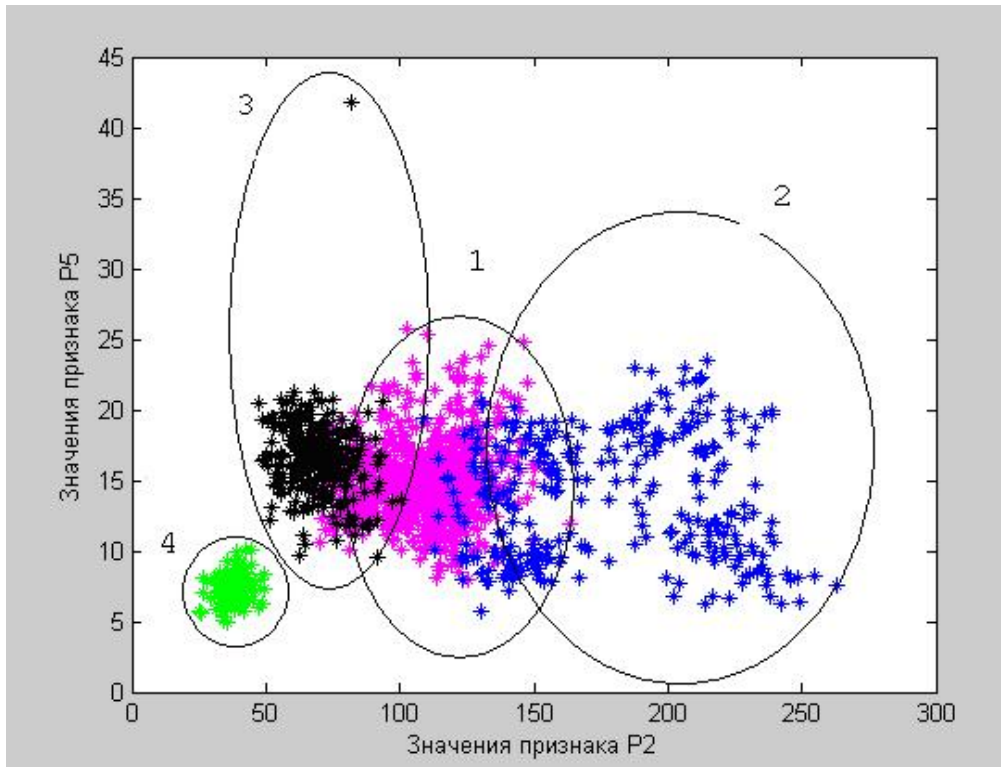


Рис. 32. Информативность признаков по отрядам птиц

<sup>11</sup> Под информативностью признака мы понимаем его способность принимать одни величины на элементах одного класса и совершенно различные на элементах других классов (Вараксин, Куренков, Лебедев, 2003).

Полученная информативность признаков для отрядов указывает на то, что наиболее информативными признаками, способными различать выборку по отрядам является 2 и 5-ый, их информативность соответственно равна 0,73 и 0,78 (рис. 32). Чтобы убедиться в этом, визуализируем данные выборки в пространстве признаков P2 и P5 (рис. 33).



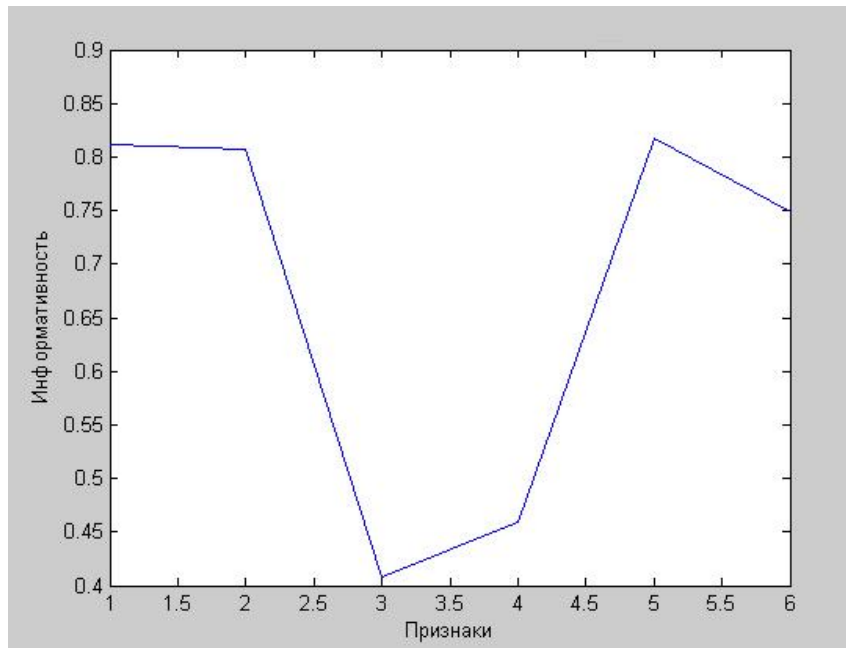
**Рис. 33.** Визуализация данных по отрядам в пространстве признаков P2 и P5.

*Обозначения:* Воробьинообразные — 1, Курообразные — 2,  
Голубеобразные — 3, Дятлообразные — 4

Визуализация данных в пространстве признаков P1 и P2 показывает, что кластеры, соответствующие четырём отрядам, группируются, однако не могут быть отделены друг от друга, кроме четвёртого кластера. Нужно отметить, что и плотность каждого из кластеров существенно различается. Так третий и первый кластеры — более плотные, а второй разрежен и вероятно образует два кластера.

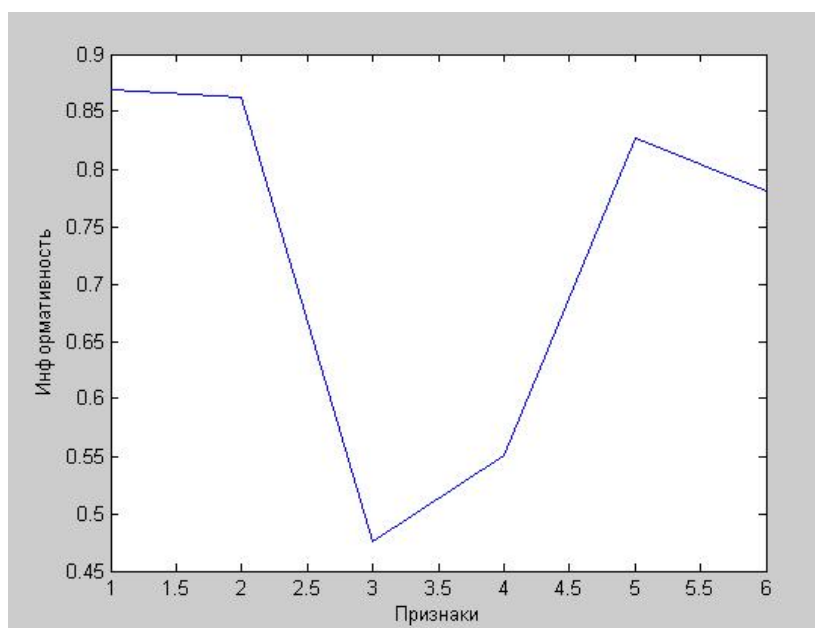
Информативность признаков по семействам указывает на то, что наиболее информативными признаками, способными различать выборку по семействам, являются 1 и 5-ый признаки; их информативность равна 0,83 и

0,82, соответственно. Нужно заметить, что признак P2 также имеет высокую информативность при разделении выборки по семействам (рис. 34).



**Рис. 34.** Информативность признаков по семействам птиц

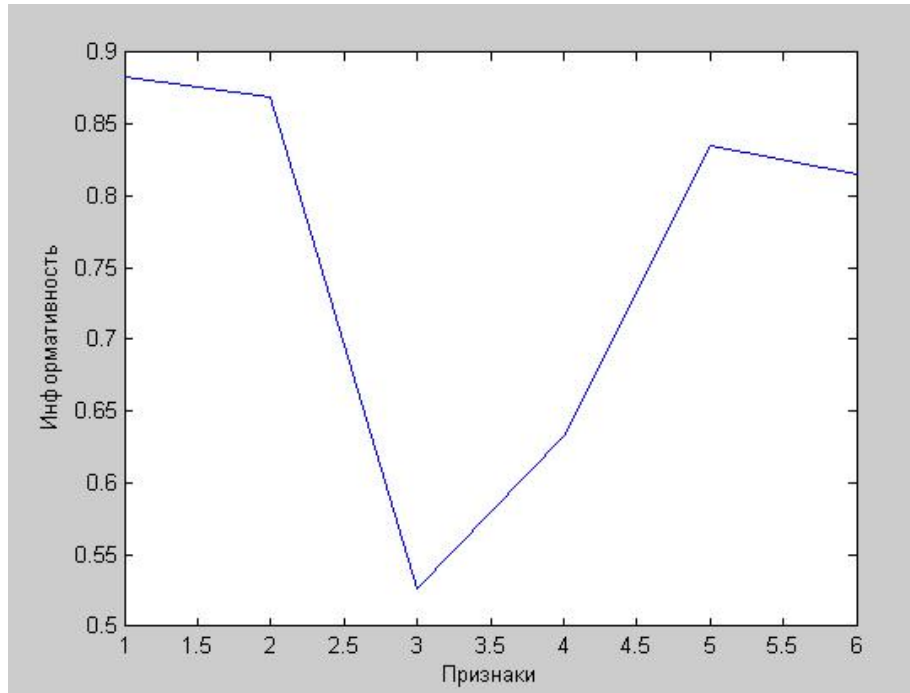
Информативность признаков по родам указывает на то, что наиболее информативными признаками, способными различать выборку по родам, являются первый и второй признаки; их информативность равна 0,87 и 0,86, соответственно. Признак P5 также имеет высокую информативность при разделении выборки по родам (рис. 35).



**Рис. 35.** Информативность признаков по родам птиц



Информативность признаков по видам указывает на то, что наиболее информативными признаками в данном случае являются первый и второй; их информативность равна 0,88 и 0,86, соответственно. Признак P5, как и в предыдущих случаях, имеет высокую информативность при разделении выборки по видам (рис. 36).



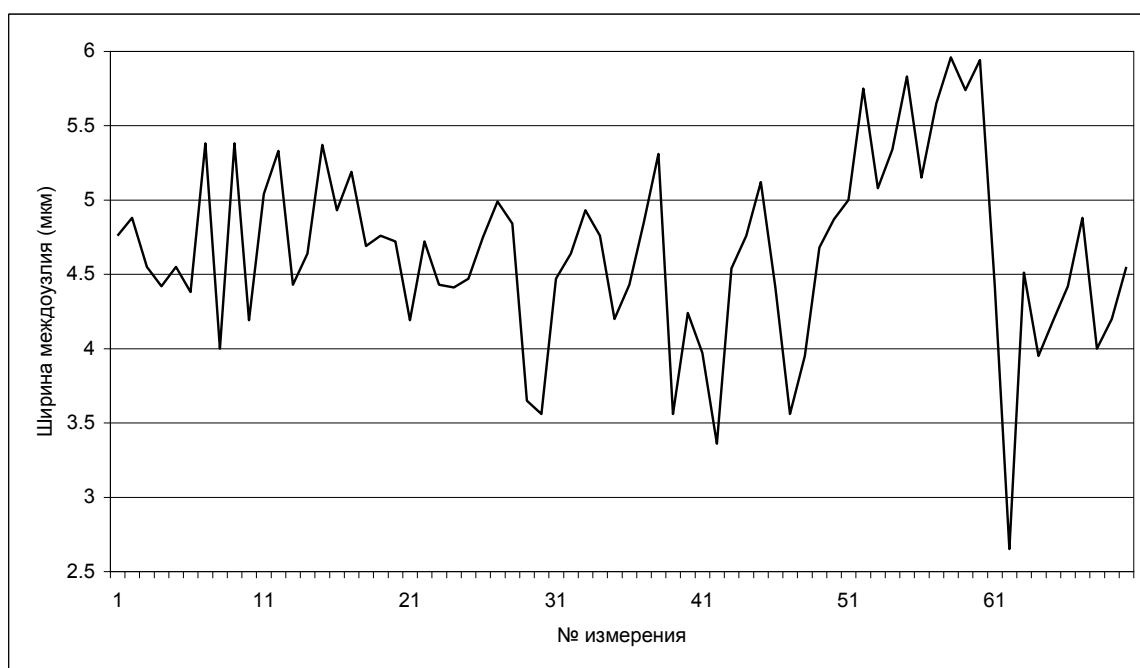
**Рис. 36.** Информативность признаков по видам птиц

Таким образом, используя формальную процедуру расчёта информативности, удалось определить пригодность выбранных нами признаков для решения задачи идентификации по отрядам, семействам, родам и видам. Наиболее информативными оказались признаки (перечислены в порядке убывания): первый, второй, пятый.

Формально получается, что признаки P3 (ширина междуузлия) и P4 (длина узла) выбраны неудачно и в идеале их следует заменить на другие признаки или вообще обойтись без мало информативных признаков. Однако, как уже было сказано, техническая процедура замены признаков очень трудоёмка, кроме того, для данной выборки мы использовали все значимые количественные микроструктурные признаки луча.

Попробуем понять причины неинформативности признаков, возможно, они связаны с размахом колебаний их значений. Мы построили график коле-

баний значений всех шести признаков в зависимости от каждого измерения, каждой особи, положив в основу ОВ с полными количественными данными измерений. Мы видим, насколько стабильным остаётся признак Р3. Это самый неинформативный признак — ширина междуузлия почти не варьирует, сохраняя стабильность даже в разных отрядах (рис. 34–36). Исключением является серая куропатка, в микроструктуре которой колебания ширины междуузлия довольно существенны по сравнению с колебаниями внутри всех исследованных четырёх отрядов (рис. 37).



**Рис. 37.** Колебания значений признака Р3 (ширины междуузлия) серой куропатки ( $n=7$ ).

*Примечание:* общее количество измерений — 70 (по 10 на каждую особь)

Шириной междуузлия, по сути, является ширина луча, т.е. его толщина, которая связана с гибкостью, плотностью, упругостью и прочностью луча одновременно. Признак ширины междуузлия представляет интерес в силу своей относительной стабильности для филогенетически далёких видов. Эта проблема ждёт своего исследователя.

Признак Р4 (длина узла) также на нашем графике не отличается большой вариативностью. Все остальные признаки значительно варьируют, давая

тем самым информацию для различения таксономических групп. Получается, что малая информативность признака в определённой степени зависит и от колебаний значений этого признака<sup>12</sup>.

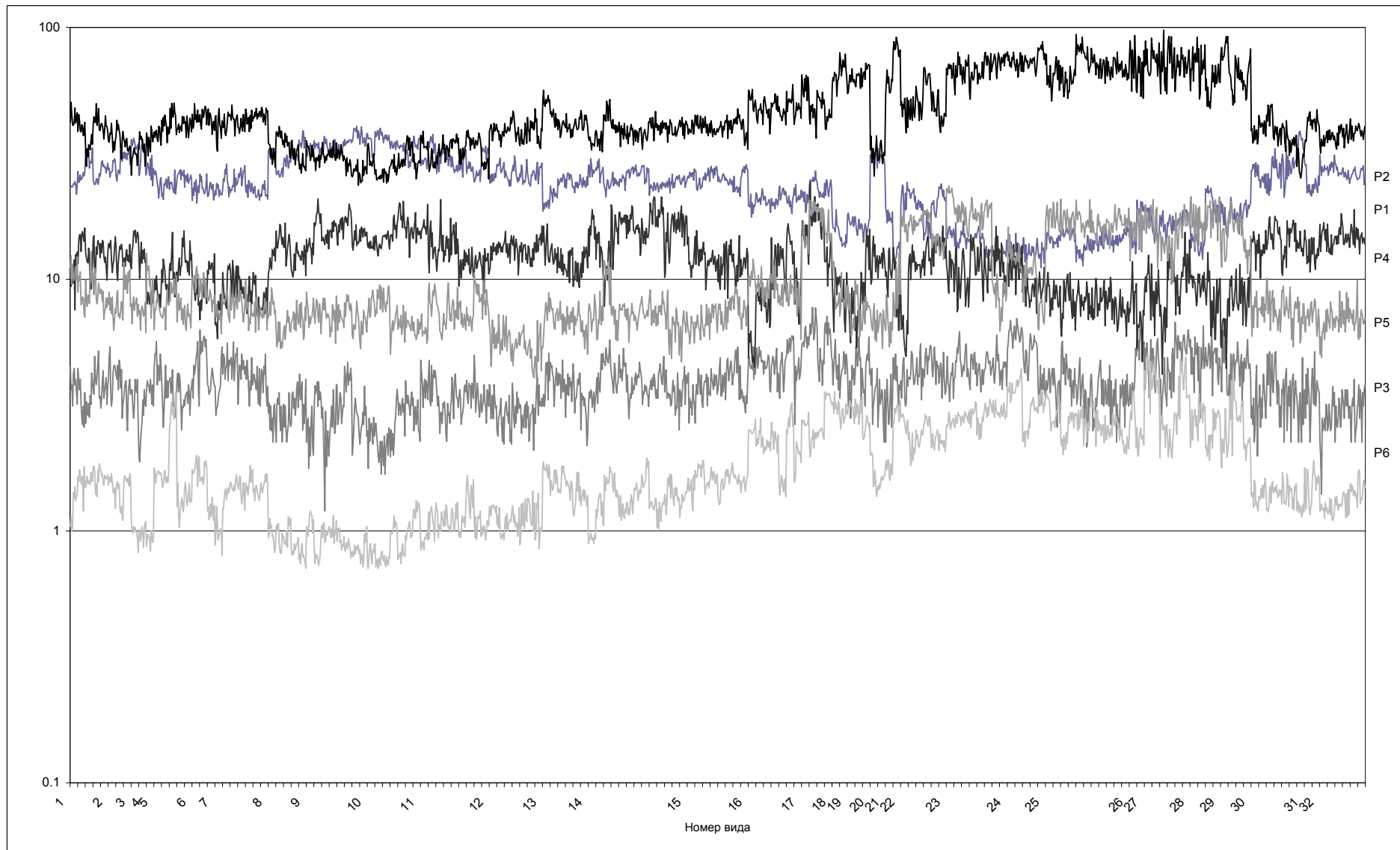
Признак P1 во всех таксонах распознавания имеет высокую информативность. Несколько ниже она в пространстве отрядов, возможно, это связано со слишком большой его вариативностью, которая мешает распознаванию (рис. 33–35).

Признак P4 и P5 характеризуют размеры узла. При этом их информативность довольно сильно различается, это может быть связано с техникой измерения. Ширину узла (P5) гораздо легче измерить, чем его длину (P4), которая измеряется от расширения междоузлия. Начало этого расширения не всегда однозначно определяется. Длина узла тоже не очень удобная для измерения величина, где не всегда однозначно определяются границы. Признак P4 всё же имеет определённую ценность для идентификации видов, поскольку его информативность составляет 0,625 (рис. 36). Признак P2 стабильно информативен, но коррелирован, как будет показано ниже, что мешает его использованию при распознавании. Классический признак P6 отличается стабильной информативностью, хотя и не всегда высокой по сравнению с признаком P5, информативность P6 наиболее высока в пространстве вида (рис. 36).

Признаки P1 и P6 являются классическими, как уже было сказано, они используются в мировой практике идентификации (Brom, 1986, 1991; Prast, Shamoun, Vierhuizen, 1996). Погрешности измерения влекут за собой резкие скачки, нарушающие структуру признака (рис. 38). Использование данного рисунка позволило минимизировать методические ошибки, допущенные в процессе формирования обучающей выборки.

---

<sup>12</sup> Следует, однако, отметить, что вариативность значений признаков не должна выходить за пределы идентификации распознаваемых классов, иначе не возможна классификация.



**Рис. 38.** Вариативность признаков в зависимости от таксономической принадлежности особи птицы

## Оценка корреляции признаков

Следующим очень важным этапом оценки признаков стала оценка их корреляции<sup>13</sup>. Необходимо убедиться в том, насколько выбранные признаки коррелированы между собой. В случае их высокой корреляции совместное использование информативных признаков не позволит нам добиться нужного результата. С целью повышения качества классификации на выбранных нами признаках проверим их на коррелированность между собой (табл. 12)

**Таблица 12.** Матрица корреляции признаков

	P1	P2	P3	P4	P5	P6
P1	1	-	-	-	-	-
P2	-0,88145	1	-	-	-	-
P3	-0,5004	0,467497	1	-	-	-
P4	0,538543	-0,52131	-0,25857	1	-	-
P5	-0,59022	0,686299	0,371621	-0,52509	1	-
P6	-0,791	0,821807	0,549985	-0,46134	0,657404	1

Из таблицы 12 видно, что второй признак (длина междоузлия) высоко коррелирован с первым признаком (плотность узлов) и с шестым (длина луча). Довольно высокая корреляция между первым и шестым признаком. Связь между плотностью узлов и длиной междоузлия ясно просматривается — чем больше плотность узлов, тем меньше длина междоузлия. Не совсем понятна коррелированность между длиной междоузлия и длиной луча. Можем ли мы в этом случае предположить, что увеличение длины луча ведёт к увеличению длины междоузлия?

Связь между плотностью узлов и длиной луча также не очень понятна, так как плотность узлов измеряется на определённом участке луча. Но, видимо, всё-таки существует зависимость между длиной луча и плотностью. Для

---

<sup>13</sup> Под корреляцией (корреляционной зависимостью) подразумевается статистическая взаимосвязь двух или нескольких величин, при которой изменение значения одной величины вызывает изменение значения другой.

подтверждения этой зависимости нужны данные по общему количеству узлов на типичных пуховых лучах разных видов птиц. Понятно, что увеличение длины луча, строго говоря, приведёт к общему увеличению узлов, хотя это можно принять с оговорками, учитывая почти фиксированное количество узлов на лучах исследованных Голубеобразных, а также их вариативность в зависимости от опахальца луча и от участка луча.

Тем не менее, результаты корреляции признаков были получены и, основываясь на них, а также на результатах по информативности признаков, мы приступили к решению задачи идентификации таксона птицы посредством классификации.

### **Определение таксона птицы по микроструктуре пера**

Для создания классификатора с использованием микроструктурных признаков должно быть решено несколько задач.

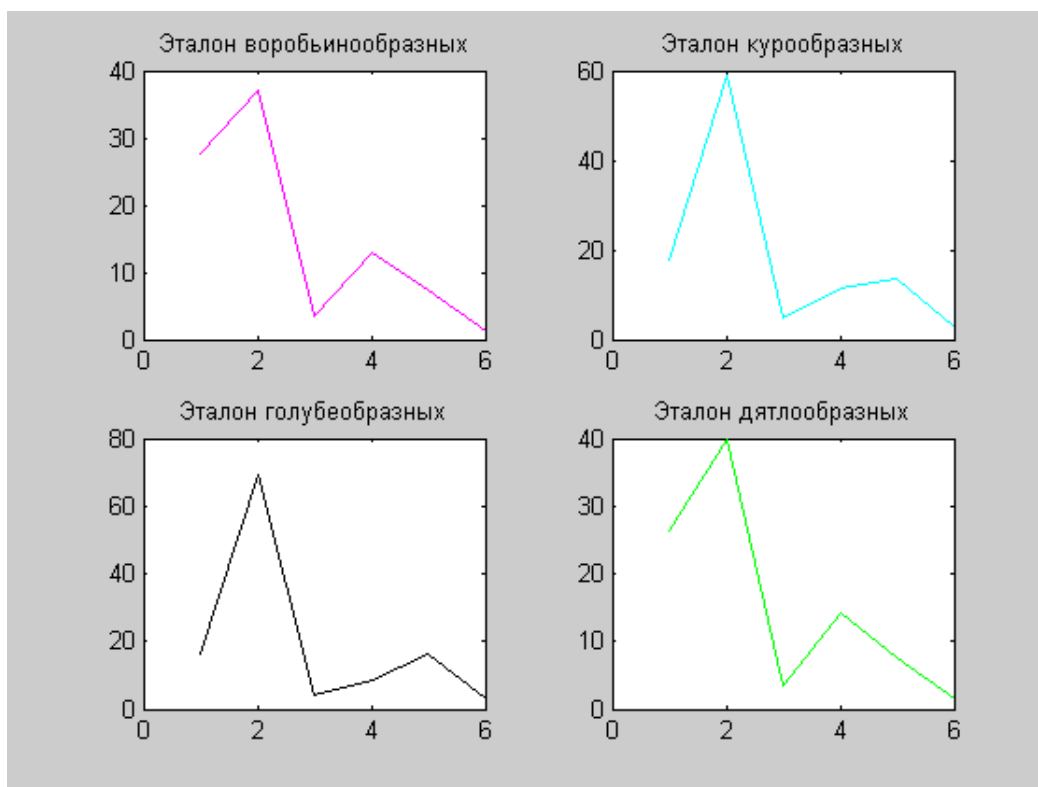
Первая задача состоит в том, чтобы, используя данные обучающей выборки, синтезировать эталоны классов объектов, где под классами объектов понимаются отряды, семейства, роды и виды. Основным требованием, предъявляемым к эталонам, должна быть их способность удерживать информацию о классе распознавания с одной стороны; с другой стороны, количество эталонов, описывающих один класс объектов, должно быть много меньше, чем количество векторов, входящих в обучающую выборку.

Вторая задача заключается в том, чтобы, используя полученные эталоны, добиться наилучшего качества классификации; с этой целью сформирована экзаменационная выборка (ЭВ), данные, которой содержат те же таксоны птиц, различаются только особи, т.е. данные ОВ не совпадают с данными ЭВ только по особям.

Третья задача заключается в необходимости получения численных оценок вероятности классификации в отсутствии представительной стати-

стики частотности<sup>14</sup>, как при получении эталонов с использованием ОВ, так и для оценки вероятности правильной классификации с использованием ЭВ. Очевидно, что при получении численных оценок с использованием ОВ, мы проверяем способность эталонов удерживать информацию о классах. По сути, такая вероятность является верхней границей оценки качества классификации. Сама же процедура классификации, основанная на элементах ЭВ, даёт оценку вероятности правильной идентификации на основе созданного нами классификатора. На численные значения вероятности правильной классификации влияет огромное количество параметров (выбранная мера расстояния, количество и качество эталонов, способ нормировки исходных данных и многое другое), которые в итоге должны быть оптимизированы.

Приступим к решению первой задачи, попробуем получить эталоны с использованием данных, входящих в ОВ и оценим их способность, удерживать информацию о данной выборке с учётом её сегментации (рис. 39).



**Рис. 39.** Архив эталонов по отрядам птиц

<sup>14</sup> В идеале нам потребовалась бы выборка, включающая в себя 30 особей по каждому виду.

Количество классов распознавания будет меняться в зависимости от того, будем ли мы классифицировать по отрядам, семействам, родам или видам. Однако попробуем получить хоть какие-то численные оценки. С этой целью сформируем эталоны как средние значения по отрядам, семействам, родам и видам, затем, используя Эвклидову меру расстояния, приведённую в формуле (4), определим Эвклидово расстояние  $R$  между всеми векторами  $OB$  и эталонами. Используя минимальные расстояния входных векторов к эталонам построим матрицу перепутывания.

$$R(X, Y) = \sqrt{\sum_{i=1}^n (X_i - Y_i)^2} \quad (4)$$

Тогда нормированная матрица перепутывания по отрядам будет иметь вид, приведённый в таблице 13.

**Таблица 13.** Нормированная матрица перепутывания по отрядам

	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>
<i>1</i>	0,62	0,02	0	0,36
<i>2</i>	0,05	0,91	0,02	0,02
<i>3</i>	0	0,06	0,94	0
<i>4</i>	0	0,3	0	0,7

Согласно формуле полной вероятности вероятность правильной классификации по отрядам составила  $P_{отр} = 0,7915$  (все диагональные элементы складываются и делятся на количество классов)

Аналогичный архив эталонов мог быть приведён и для имеющихся 11 семейств, однако, учитывая количество классов, визуализация эталонов была бы затруднительной. Поэтому ограничимся матрицей перепутывания по семействам (табл. 14).



**Таблица 14.** Нормированная матрица перепутывания по семействам птиц

	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>
<i>1</i>	0,63	0,027	0,023	0,008	0,062	0,015	0,108	0,054	0,004	0	0,068
<i>2</i>	0	0,6	0,02	0,06	0,1	0,22	0	0	0	0	0
<i>3</i>	0	0,062	0,513	0,4	0,025	0	0	0	0	0	0
<i>4</i>	0	0,086	0,3	0,586	0,013	0	0	0	0	0	0,015
<i>5</i>	0,067	0,122	0,1	0,033	0,544	0,044	0,012	0	0	0	0,078
<i>6</i>	0,014	0,057	0	0	0,029	0,843	0,029	0	0	0	0,028
<i>7</i>	0,174	0	0,004	0	0,019	0,067	0,515	0,010	0	0	0,211
<i>8</i>	0,136	0	0	0	0	0	0,036	0,764	0,055	0	0,009
<i>9</i>	0,011	0	0	0	0	0	0,016	0,215	0,737	0,021	0
<i>10</i>	0	0	0	0	0	0	0	0,019	0,05	0,93	0
<i>11</i>	0,058	0,007	0,02	0,024	0,06	0,113	0,2	0	0	0	0,518

Согласно формуле полной вероятности вероятность правильной классификации по семействам  $P_{\text{сем}} = 0,65$  Соответственно вероятность правильной классификации по родам  $P_{\text{род}} = 0,63$  и по видам  $P_{\text{вид}} = 0,53$ .

По сути, мы определили верхние границы вероятности правильной классификации по отрядам, семействам, родам и видам. При этом приемлемым качеством обладают только эталоны, используемые для классификации по отрядам, полученная вероятность которых составила 0.8. При этом отметим, что классификации по отрядам, семействам, родам и видам не имеют ошибок второго рода<sup>15</sup>. Ошибки же первого рода, как правило, равномерно распределены по соседним классам, что указывает на перспективы значительного увеличения вероятности правильной классификации по отрядам и семействам. Для проведения работ, направленных на увеличение вероятности правильной классификации по родам и видам с использованием имеющихся признаков, потребуются новые теоретические подходы, как к построению классификатора, так и к способам нормировки и агрегирования многомерных данных.

<sup>15</sup> Под ошибками второго рода понимаются глобальные отнесения входного образа одного класса к другому классу.

Работы, направленные на повышение вероятности правильной таксономической идентификации по микроструктурным признакам на основе методов классификации, будут продолжены. Из-за высокой степени корреляции между первым и вторым, вторым и шестым признаками, возможно, понадобится использование главных компонент. Также целесообразно изучение обучающей выборки с использованием кластерного анализа, где возможно вскрытие её тонкой структуры. Интересно использование иерархической классификации и синтез новых решающих правил.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сделан очередной шаг к созданию автоматического определителя птиц по перу и его фрагментам. Увеличение базы данных по микроструктурным признакам пера, использование новых статистических методов позволило нам значительно продвинуться в нашей работе, было достигнуто распознавание наиболее высших таксонов — отрядов.

В статистической главе настоящего тома Определителя мы привели исследование по данным микроструктуры пера. Предполагается также работа с микроструктурной экзаменационной выборкой, которая сейчас активно пополняется.

В дальнейшем предполагается использовать параллельно и макроструктурную базу данных, которая включает в себя обучающую и экзаменационную выборки по шести признакам, полученным при измерении четырёх первостепенных маховых (со второго по пятое).

Обучающая микроструктурная выборка увеличена за счёт поступления новых данных по сравнению с выборкой, использованной в Первом томе Определителя. Соответственно увеличился объём индивидуальных данных по отдельным особям относительно пола, возраста, популяции. Пока эти данные мало используются, но по мере их накопления они смогут участвовать в разных по тематике исследованиях, в частности, касающихся внутривидовой изменчивости.

В данном томе, как впрочем, и в предыдущем были выявлены качественные и некоторые новые количественные особенности структуры пера исследованных видов. Возможно при дальнейшей работе по созданию автоматического классификатора эти особенности структур, касающихся оперения представителей разных таксонов, будут также учитываться.

Следующий том, скорее всего, мы посвятим отряду Гусеобразных. Представители этого отряда опасны для авиации. Это в большинстве случаев

тяжёлые птицы, да к тому же летающие группами и стаями. До сих пор мы занимались сухопутными видами, теперь впервые собираемся обратиться к водоплавающим птицам, оперение которых имеет характерные черты приспособления к водному образу жизни. Однако наш выбор будет зависеть и от наличия материала по представителям разных семейств, так как ситуацию по сбору материала довольно трудно прогнозировать.

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Бородулина Т.Л.* Строение кроющего оперения птиц в связи с их полётом // Зоол. журн. 1964. Т. 43. № 12. С. 1826–1836.
2. *Брем А.Э.* Жизнь животных. Птицы. Т. 5. С.- Петербург, 1894. 741 с.
3. *Валуев В.А.* Экология птиц Башкортостана (1811-2008 гг.). Уфа: Гилем, 2008. 712 с.
4. *Вараксин А.Н., Куренков Н.И., Лебедев Б.Д.* Метод оценки информативности признаков в задачах обработки многомерных данных // Оборонная техника. 2003. № 10. С. 81–84.
5. *Дементьев Г.П.* (ред.). Руководство по зоологии. М.: АН СССР, 1940. Т. 6. 856 с.
6. *Дементьев Г.П., Гладков Н. А., Исаков Ю.А., Карташёв Н.Н., Кириков С.В., Михеев А.В., Птушенко Е.С.* Птицы Советского Союза. Т.4. М.: Советская наука, 1952. 640 с.
7. *Ильичёв В.Д.* Дополнительные опахала в птерилозисе уха птиц, их строение и функция // ДАН, 1962. Т.144, № 5. С. 1185–1188.
8. *Ильичёв В.Д.* (ред.) Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные, Голубеобразные, Кукушкообразные, СOVOобразные. М.: Наука, 1993. 400 с.
9. *Ильичёв В.Д., Карташов Н.Н, Шилов И.А.* Общая орнитология. М.: Высшая школа, 1982. 464 с.
10. *Ильичёв В.Д., Флинт В.Е.* Птицы СССР. Курообразные, Журавлеобразные. Л.: Наука, 1987. 528 с.
11. *Ильичёв В.Д., Силаева О. Л., Золотарёв С. С., Бирюков В. Я., Нечваль Н.А., Якоби В. Э., Тутков А. С.* Защита самолётов и других объектов от птиц. М.: КМК, 2007. 320 с.
12. *Кошелев А.И., Корзюков А.И., Черничко И.И.* Опыт проведения орнитологических экспертиз в случаях столкновений самолётов с птицами

- // Проблемы биологического повреждения материалов. Экологические аспекты. М.: ИЭМЭЖ, 1988. С. 35–44.
13. *Молодовский А.В.* Эколого-морфологические основы построения стайных птиц в полёте (на примере Волжско-Каспийского региона). Н. Новгород: ННГУ им. Н. И. Лобачевского, 2001. 391 с.
  14. *Пономарёва Н.И.* (ред.) Атлас-определитель видовой принадлежности птиц по их макро- и микроструктурным фрагментам. М.: Воениздат, 1995. 110 с.
  15. *Силаева О.Л.* Функциональное значение дополнительного пера в оперении птицы // В мире научных открытий. № 4(16). 2011. С. 268–278.
  16. *Силаева О.Л.* Роль дополнительного пера в системе оперения птицы // Актуальные проблемы экологии и природопользования: Сб. науч. Тр. Вып 13. М.: РУДН, 2011. Ч.1. С. 191–196.
  17. *Силаева О.Л., Гуменюк Г.В., Ильичёв В.Д.* Структура пера некоторых видов Врановых // В мире научных открытий. 2010. № 2. Ч. 1. С. 44–48.
  18. *Силаева О.Л., Гуменюк Г.В., Ильичёв В.Д.* Новые данные о структуре пера врановых // Материалы Второй международной телеконференции «Фундаментальные науки и практика». 2010. Т. 1. № 3. С. 71–73.
  19. *Силаева О.Л., Ильичёв В.Д., Чернова О.Ф.* Определитель птиц по перу и его фрагментам. Отряд Воробьинообразные (*Passeriformes*) Семейство Врановые (*Corvidae*). Berlin: Lambert Academic Publishing, 2011. 306 с.
  20. *Силаева О.Л., Ильичёв В.Д., Чернова О.Ф., Фадеева Е.О.* Мультимедийный определитель птиц по перу и его фрагментам. Отряд Воробьинообразные (*Passeriformes*). Семейство Врановые (*Corvidae*) / М.: ИПЭЭ РАН, 2010. СД-диск.
  21. *Чернова О.Ф.* Полиморфизм архитектоники дефинитивных покровных перьев // Докл. АН. 2005. Т. 495. № 2. С. 280–285.
  22. *Чернова О.Ф., Ильяшенко В.Ю., Перфилова Т.В.* Архитектоника перьев и её диагностическое значение. М.: Наука, 2006. 98 с.

23. Чернова О.Ф., Перфилова Т.В., Фадеева Е.О., Целикова Т.Н. Атлас микроструктуры перьев птиц. М.: Наука, 2009. 173 с. 163 ил.
24. Яблоков А.В., Валецкий А.В. Изменчивость структур пера и окраски яиц у некоторых птиц // Зоологический журнал. 1972. Т. 51. № 2. С. 248–258.
25. Якоби В.Э. Биологические основы предотвращения столкновений самолётов с птицами. М.: Наука, 1974. 166 с.
26. Brom T.G. Microscopic identification of feathers and feather fragments of Palearctic birds // Bijdragen tot de Dierkunde. 1986. V. 56. P. 181–204.
27. Brom T.G. The diagnostic and phylogenetic significance of feather structures. Published Ph.D. thesis, University of Amsterdam. 1991.
28. Busching W.D. Handbuch der Gefiederkunde europäischer Vögel. Wiesbaden: Aula, 1997. Bd. 1. 400 S.
29. Chandler A.C. A study of the structure of feathers with reference to their taxonomic significance // Univ. of Calif. Publ. 1916. V. 13. P. 243–446.
30. Dove C.J. The identification of bird strike remains // Flying Safety. 2002. № 9. V. 58. P. 5–8.
31. [http://www.faa.gov/airports/airport\\_safety/](http://www.faa.gov/airports/airport_safety/)
32. <http://argus.at.ua/>
33. <http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/9/98/>
34. Flinks H., Salewski V. Quantifying the effect of feather abrasion on wing and tail lengths measurements // J. Ornithol. 2012. № 153. P.1053–1063.
35. Ilyichev V.D., Nechval N.A., Birjukov V.Y. A general statistical approach to identification of bird remains after collision between aircraft and birds // Proc. 20 Meet. BSCE. Helsinki. 1999. P. 169–178.
36. Lucas A.M., Stettenheim P.R. Avian anatomy. Integument. Washington: US Dept. Agricult., 1972. Parts 1, 2. 750 p.
37. März R. Gewöll- und Rupfungskunde. Berlin: Akademie Verlag, 1969. 288 S.
38. Miller W. DeW. Variations in the structure of the aftershaft // Amer. Mus. Nat. Hist. Amer. Mus. Novitates. 1924. V. 140. P. 7.

39. *Prast W., Shamoun J., Bierhuizen B. et al.* BRIS: A computer based bird remains identification system. Further developments // *Birds of Europe*. CD-ROM. Amsterdam: ETI, 1996.
40. *Prast W., Blok M., Roselaar C.S., Schalk P.H.* Digital feathers. Extension of BRIS with macroscopic feather characters // *Inter. Bird Strike Comm.* 1998. V. 24. WP. 11. P. 125–131.
41. *Shamoun J., Yom-Tov Y.* The microstructure of feathers of Israeli birds // *Publ. Tel Aviv Univ.* 1995. 302 p.
42. *Shamoun J., Yom-Tov Y.* Addition to the microstructure of feathers of Israeli Birds. *Publ. Tel Aviv Univ.* 1996. 79 p.
43. *Stresemann E.* Aves. Voegel / *Kuekenthal W., Krumbach T., eds.* // *Handbuch der Zoologie*. Berlin: Walter de Gruyter, 1927–1934. Bd. 7, Pt. 2, 899 S.
44. *Wattel J.* Which bird? // *International Bird Strike Committee.* 2000. V. 25. WP. 11. P. 411–416.
45. *Ziswiler V.* Die Afterfeder der Voegel. Untersuchungen zur Morphogenese und Phylogenese des sogenannten Afterschaftes // *Zool. Jahrb. Abt. F. Anat.* 1962. Bd. 80. S. 245–308.



**ОУП ВПО «Академия труда и социальных отношений»**

---

**Формат А5. Объем 7,5 п.л. Тираж 50 экз. Заказ № 404.**

---

**Типография ИД «АТИСО»  
119454, Москва, ул. Лобачевского, 90  
Тел.: 432-47-45**