

## ПУХОВЫЕ НАРЯДЫ ПТЕНЦОВ ГУСЕОБРАЗНЫХ ПТИЦ

**В. Ю. Ильяшенко**

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия

### ВВЕДЕНИЕ

Описание птенцов гусеобразных птиц обычно ограничивают краткими комментариями: в эмбриональном наряде у подавляющего большинства представителей отряда вентральная сторона белая, серая или желтая, дорзальная – коричневая или черная с контрастными парами симметрично расположенных белых или желтых пятен на передней части спины и у основания бедер. Его сменяет ювенильный наряд, трудно отличимый от наряда взрослых самок. Эмбриональный наряд представлен эмбриональными перьями (некоторые авторы используют термин «эмбриональный пух»), выталкиваемыми позднее ювенильными и контурными или пуховыми перьями или пухом.

Иногда отмечают, что примерно в четырехнедельном возрасте или, в терминологии полевых биологов – у птенцов, достигших половины размера взрослых птиц, пуховой наряд ещё сохраняется, но окраска его блёклая, рисунок неясный. При этом одни исследователи полагают, что изменение окраски связано с износом или выцветанием эмбрионального пера, другие отмечают разреживание эмбрионального пера за счет роста ювенильных пуховых и контурных перьев. Подобного рода описания малоинформативны, противоречивы и во многих случаях ошибочны. И. А. Нейфельдт (1970) отмечает, что специального пристального исследования заслуживает первичный наряд уток, который образован скорее эмбриональным пером, нежели настоящим пухом.

### ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Прежде чем перейти к рассмотрению фактического материала, кратко остановимся на принципиальных особенностях строения пуха, пера, их генераций, возрастных нарядов и используемой терминологии, поскольку разные авторы под одними и теми же терминами подразумевают не тождественные образования.

Контурное перо (*pennae contoure*) – наиболее сложно устроенная конструкция. Она состоит из погруженного в фолликулярную перьевую сумку очина (*calamus*), переходящего при выходе из кожи в ствол (*scapus*), на верхнем конце которого находится отверстие (*umbilicus superior*). Выше этого отверстия ствол переходит в гибкий непрозрачный стержень (*rachis*), а у многих групп птиц – в дополнительное перо (*hypopennae*) или дополнительный (пупочный) пух (*hypoplumae*). По бокам стержня расположено опахало (*vexillum*), верхнюю плотную часть которого называют контурной

(*pars pennacea*), нижнюю – пуховой (*pars plumacea*). Контурная часть опахала состоит из прикрепленных к стержню боронок первого порядка (*rami*), от которых ответвляются бородки второго порядка (*radii*), снабженные крючочками (*hamuli*), обеспечивающими сцепление смежных боронок первого порядка. Пуховая часть опахала рассучена из-за отсутствия крючочков. У полупуховых перьев (*semitplumae*) пуховая часть опахала занимает не менее половины стержня, у пуховых (*pennoplumae*) опахало полностью пуховое, так как бородки второго порядка лишены крючочков. У пуха (*plumae*) стержень практически отсутствует, либо его размеры – длина и толщина – не превышают размеров боронок первого порядка и все они прикреплены непосредственно к рудиментарному стволу, а в крайнем варианте – к стволу или очину. Существует полный набор переходных форм между этими категориями пера, а также выделяют ещё и нитевидные и кисточковые перья, порошок пух и щетинки. В постнатальном онтогенезе первую генерацию перьевого покрова могут составлять эмбриональный пух (*neoptile plumae*) и (или) эмбриональное перо (*n. pennae*). При последующем вытеснении эмбрионального пуха его очин иногда самопроизвольно распадается на составные части таким образом, что каждая бородка первого порядка становится непосредственным продолжением соответствующей бородки следующей генерации пуха или пера. Основание эмбрионального пера никогда не распадается, поскольку его очин является продолжением стержня следующего пера. Формально эмбриональное перо следовало бы идентифицировать как эмбриональное пуховое перо, поскольку оно не имеет в своей структуре крючочков. Часто бородки второго порядка на таких перьях и пухе могут располагаться только в нижних отделах боронок первого порядка или вообще отсутствовать, отчего покровы в наружной своей части приобретают волосовидность и шелковистый блеск.

Вторую генерацию представляет промежуточный сегмент – мезоптильный пух (*mesoptile plumae*), бородки первого порядка которого являются продолжением таких боронок эмбрионального пуха и одновременно предшественником боронок ювенильного пуха (*juvinoptile plumae*) и (или) ювенильного пера (*j. pennae*). Ювенильное перо сменяет имматурное (= переходное, незрелое, первое зимнее) перо (*immatureoptile pennae*). Их может быть несколько генераций, например, у самцов гаг. Последующими генерациями являются дефинитивные пух (*teleoptile plumae*) и перья (*t. pennae*).

По характеру последующего вытеснения эмбриональный и мезоптильный пух, замещаемый ювенильным пухом, называют предпух (= первичный или примордиальный пух) (*praeplumulae*); на смену им из той же перьевой сумки вырастает перо – предперо (*praepennae*).

В процессе роста птенца и увеличения поверхности его тела часть мезоптильного пуха и ювенильного пуха и пера вытесняет предшествующие генерации, т. е. вырастает из перьевых сумок, которые уже функционирова-

ли. Их именуют I типом. Другую часть, вырастающую между предшественниками из не функционировавших до этого сумок, обозначают II типом.

Генерацию перьевого покрова, представленную эмбриональным пухом и (или) эмбриональным пером, называют эмбриональной (*neossoptiles*), мезоптильным пухом – мезоптильной (*mesoptiles*), ювенильным пухом и ювенильным пером – ювенильной (*juvenoptiles*), имматурным пером – имматурной (*immatureoptiles*); все последующие генерации, представленные дефинитивным пером и дефинитивным пухом, – дефинитивными (*teleoptiles*).

Наряды у птиц различают по преобладанию в покровах той или иной генерации перьев. Простой наряд состоит из одной генерации, сложный – из нескольких. Последний бывает комплексным – в период между линьками, и промежуточным – в процессе линьки.

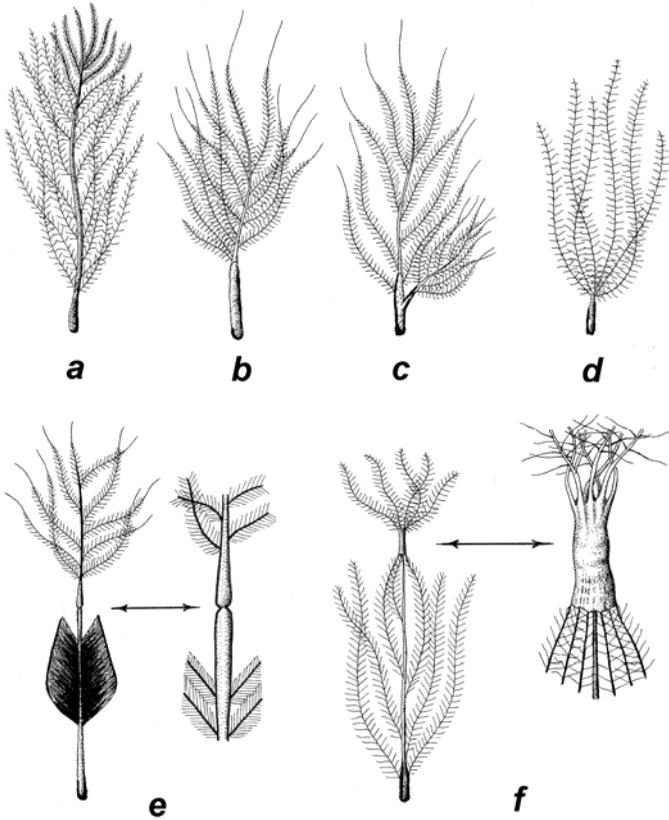
### МАТЕРИАЛ

Материалом для предлагаемой публикации послужило изучение 41 вида фауны России и 22 видов Северной Америки и Южного полушария в Зоологическом музее Московского государственного университета, Берлинском музее естествознания, Орнитологическом институте Ямасины, дичепитомнике ЦНИЛ Главохоты РСФСР, Московском зоопарке и в природе.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Первые ряды, на которых будут располагаться контурные перья, начинают формироваться на спинной и бедренной птерилиях у домашней пекинской утки на седьмой день инкубации. К одиннадцатому дню образуются перьевые сумки. Поступательный рост перьевого сосочка сочетается с прогрессирующей дифференциацией его апикального отдела. Формирование бородок первого порядка начинается с 16–17, стержня – с 19, бородок второго порядка – с 22–24 дня. Закладка и формирование предшественников пуха происходит со значительной задержкой (Hosker, 1936), однако детали этого процесса до сих пор не изучены. Вторая генерация начинает закладываться в тех же перьевых сумках еще до вылупления из яйца (Bornstein, 1911).

Перьевые покровы вылупившихся птенцов двухслойные. Основу составляют эмбриональные перья с хорошо развитым стержнем (Ewart, 1921). У эмбриональных рулевых перьев стержень жесткий. Бородки первого порядка верхней трети опахала снабжены по всей длине часто расположенными короткими бородками второго порядка (рис. 1а). Перья в других частях тела имеют волосовидные окончания (рис. 1б) и могут иметь дополнительное перо (рис. 1с). Нижний слой оперения составляет эмбриональный пух (рис. 1д), размер которого не превышает одной трети – половины эмбрионального пера.



**Рис. 1.** Варианты эмбриональных перьев и пуха (верхний ряд) и взаимосвязи эмбрионального пера с ювенильным контурным (внизу слева) и эмбрионального пуха с ювенильным пуховым пером (внизу справа).

**Fig. 1.** Variants of neoptile feathers and down (upper line) and relationships between neoptile feathers and juvenile contour feathers (lower line, left) and neoptile down with juvenile down feathers (lower line, right).

Эмбриональный пух у гусеобразных является предшественником ювенильного пуха и ювенильного пухового пера. Однако он бывает предшественником и контурного пера, например, третьестепенных маховых. Очины эмбриональных перьев на туловище, шее и голове, а также эмбрионального пуха представляют собой цилиндр, заполненный «душкой» пера – надетыми друг на друга колпачками ссохшегося перьевого сосочка. Дистальные окон-

чания бородок первого порядка ювенильных пуховых перьев и пуха заключены в оболочку цилиндрического основания очина эмбрионального пуха и заканчиваются в «душке» (рис. 1*f*). Очины эмбриональных рулевых перьев у некоторых видов булавовидные и соединены непосредственно с вершинами такой же формы ювенильных перьев (рис. 1*e*). У домашней белой пекинской утки этот очин схож строением с описанным выше очинем эмбрионального пуха и пухового пера, но значительно больше его по размерам и может достигать 5 мм (Lucas, Stettenheim, 1972).

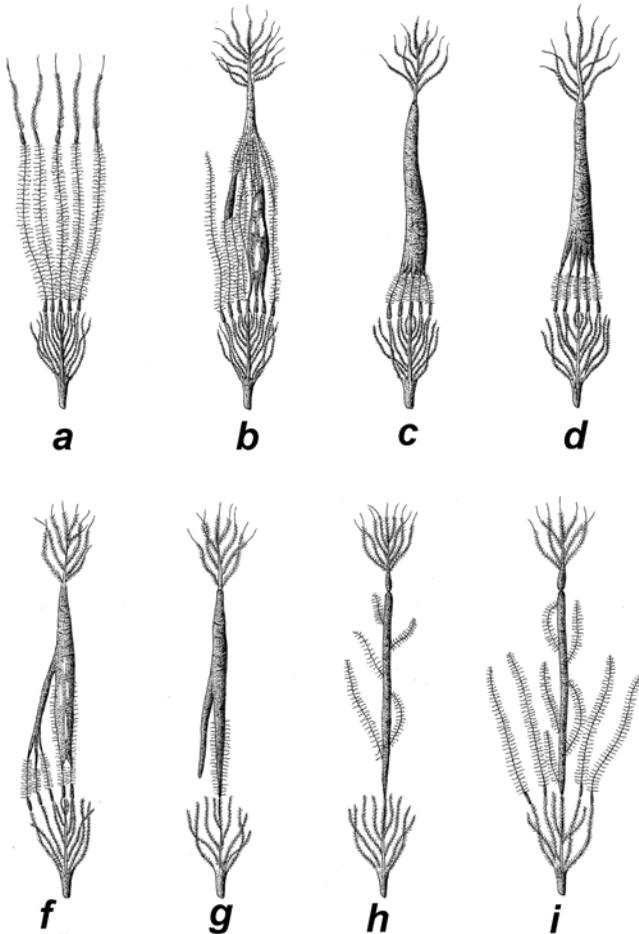
Некоторые исследователи описывают у гусеобразных мезоптильную генерацию на перьях крыла, хвоста, а иногда и туловища. Этот сегмент представлен бородками первого порядка, часто лишенными бородок второго порядка, часть из которых сращены в два перфорированных тяжа (анастомозы). Верхние концы являются продолжением цилиндрического очина эмбрионального пера. Строение собственного очина полностью соответствует очину эмбрионального пуха (Ewart, 1921, Lucas, Stettenheim, 1972).

Оригинальные исследования показали, что мезоптиль у гусеобразных представлен большим числом вариаций (Ильяшенко, 1990). Конструкция мезоптиля может отличаться на разных участках тела даже у одного представителя отряда гусеобразных. Подробному рассмотрению строения мезоптиля у изученных на этот предмет видов будет посвящена специальная публикация. Ниже рассмотрим лишь характерные черты строения с указанием, у каких таксономических групп и на каких участках покровов он встречается.

Прежде всего, необходимо отметить, что мезоптиль отсутствует в качестве предшественника ювенильного пуха и ювенильного пухового пера.

Крайне редко, например, у некоторых представителей речных уток, на третьестепенных маховых мезоптиль не содержит стержня. Сегмент состоит только из бородок и отвечает требованиям, предъявляемым к понятию «пух» (рис. 2*a*). Именно его следует называть мезоптильным пухом (*m. plumae*). Стержень мезоптильного сегмента у некоторых гусеобразных может крепиться основанием к стержню ювенильного пера, а дистальным концом продолжаться в очин эмбрионального пера. От стержня попарно или поочередно отходят мезоптильные бородки первого порядка (рис. 2*h*). Таким образом, по морфологическим критериям такой сегмент подпадает под термин «перо», и его предлагается называть мезоптильным пером (*m. pennae*).

На маховых и больших кроющих маховых перьях у речных уток и гусей часть коротких бородок крепится к стержню, крупные же периферические бородки являются продолжением бородок первого порядка ювенильного пера (рис. 2*i*). Такой сегмент сочетает в себе признаки мезоптильного пера и мезоптильного пуха. Терминологически его предложено обозначить мезоптильным полупуховым пером (*m. pennoplumae*).



**Рис. 2.** Разнообразие сегментов мезоптиля. Объяснения см. в тексте.  
**Fig. 2.** Diversity of mesoptile segments. Explanations in the text.

В передней части туловища мезоптиль отсутствует. Обычно за него некоторые исследователи принимают удлиненные чехлы очинцов эмбриональных перьев, к которым прикреплены бородки ювенильных перьев. Однако в направлении к каудальной части тела эти чехлы увеличиваются в размерах, их базальные части расщепляются и соединяются с бородками ювенильного пера мезоптильным сегментом (рис. 2 *c, d*). На маховых у лебедей и маховых и плечевых перьях у нырковых уток сегмент мезоптиля состоит из трех частей. Одна часть бородок непосредственно соединяет бородки ювенильного пера с очинцом эмбрионального, бородки каждой из двух других частей

часто лишены бородок второго порядка и сращены в средней части в виде глянцевого перфорированных анастомозов (рис. 2b). Так же выглядит этот сегмент и у некоторых видов нырковых и земляных уток, лебедей, гусей, казарок и крохалей на рулевых перьях. У других представителей этих таксонов сегмент мезоптиля рулевых перьев представлен центральным перфорированным тяжем, по краю нижней части которого расположены редкие бородки второго порядка, и узким дополнительным тяжем (рис. 2f). У ряда видов дополнительный тяж на верхних и нижних кроющих рулевых перьев после окончания формирования отслаивается от нижней части центрального и лишен бородок второго порядка (рис. 2g).

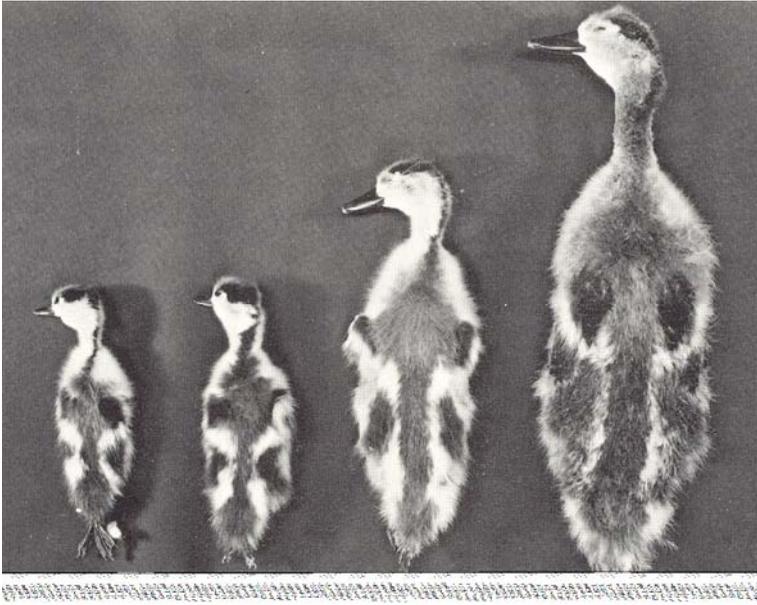
По характеру последовательности смены генераций перьевых покровов мезоптиль у этого отряда птиц вытесняет эмбриональное перо, крайне редко эмбриональный пух и является предшественником контурного ювенильного пера, т. е. представлен *praepennae* I типа. Мезоптиль, развивающийся из не функционировавших до этого перьевых сумок (II тип), а также являющийся предшественником ювенильного пухового пера и ювенильного пуха (*praepulmulae*), у гусеобразных не обнаружен.

Вследствие малых размеров – от 1 до 5–7 мм длиной, изреженности (отрастает до хорошо заметных размеров только на крупных контурных перьях крыла, хвоста и иногда плеча), а также быстрого «поглощения» активно отрастающим ювенильным пуховым пером, мезоптильная генерация не образует самостоятельный мезоптильный наряд у этой группы птиц.

Второй пуховой наряд гусеобразных начинает формироваться в недельном возрасте, когда контрастный рисунок с шелковистым блеском эмбрионального наряда размывается и блекнет в результате появления среди эмбрионального пера ювенильных пуховых перьев. Далее в течение месяца, пока медленно развивающиеся контурные перья на голове, шее, плечах и вентральной стороне туловища не прикроют пуховые перья, птенцы гусеобразных носят ювенильный пуховой наряд (Фирсова, 1975) (рис. 3). Это сложный промежуточный наряд, поскольку в основе своей он представлен ювенильными пуховыми перьями разных стадий формирования, в том числе из не функционировавших до этого перьевых сумок (II тип), прикрываемыми по мере роста эмбриональные перья, мезоптильные сегменты и начинающие развиваться контурные ювенильные перья. У разных представителей отряда, в зависимости, главным образом, от размеров взрослой особи, с 25–40-дневного возраста основу наружной поверхности покрова составляют опахала контурных перьев. С этого времени наряд называют первым перьевым.

При сравнительном анализе эмбриональных нарядов птенцов гусеобразных обращает на себя внимание большое сходство типов их окраски. Её основу составляют тёмный верх головы, чёрная полоса, проходящая от основания клюва через глаз к затылку, светлая щека, иногда с темной поло-

сой, по одному – трем светлым пятнам на крыльях, а также светлая ventральная часть тела с выдающимися сбоку бёдер на тёмный верх туловища светлыми полями и одному – двум светлыми пятнами на боках туловища.



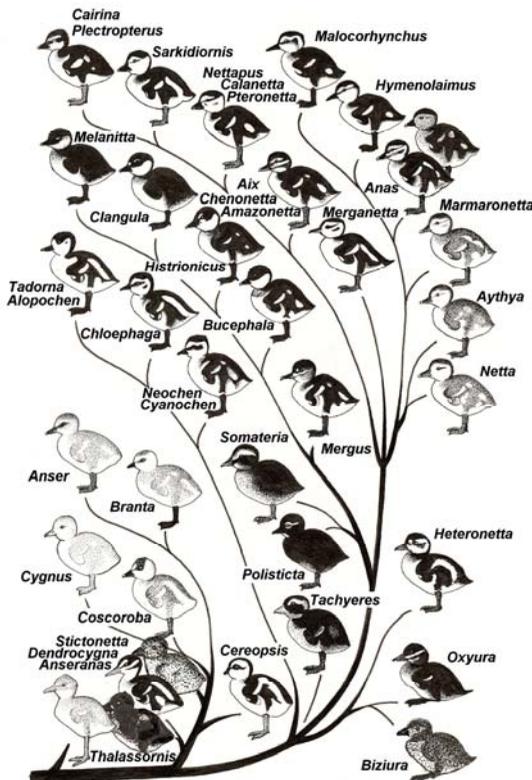
**Рис. 3.** Стадии развития пуховых нарядов у австралийской пеганки (*Tadorna tadornoides*) (фото из: Riggert, 1977). Объяснения см. в тексте.

**Fig. 3.** Stages of development of down plumages in Mountain Duck (*Tadorna tadornoides*) (photo from Riggert, 1977). Explanations in the text.

Эти элементы могут быть обнаружены у видов большинства триб семейства, но их редукция или слияние носят независимый характер в надродовых таксонах. В отличие от высокой вариабельности нарядов взрослых гусеобразных, главным образом, самцов, птенцы внутри каждой из триб весьма схожи. Тем не менее, эмбриональные наряды дают мало информации о прямых филогенетических взаимоотношениях между видами, но могут отражать связи между родами, трибами и позволяют, по мнению некоторых авторов (Fjeldsa, 1977), проследивать эволюцию этих нарядов.

Сходство или различие эмбриональных нарядов на уровне таксонов высокого ранга вряд ли демонстрируют эволюционные связи, поскольку выявляют не прямых потомков друг друга, а сформировавшиеся конечные формы боковых ветвей родословного дерева (Матвеев, 1932). Необходимо иметь в виду и то, что эволюция нарядов птенцов имеет собственную морфологическую направленность, обусловленную, прежде всего, спецификой адаптации к условиям обитания, в том числе поведением родителей и самих птенцов.

На родовая систематика семейства сложна, и филогенетические отношения, в зависимости от методов и избранных признаков, остаются дискуссионными в деталях (Поповкина, Поярков, 2002). Располагая изображение птенцов на ветвях одного из вариантов гипотетического эволюционного древа, можно обнаружить, что и этот метод позволяет иллюстрировать родственные связи в семействе (рис. 4). Однако он во многих отношениях весьма субъективен. Картину можно изобразить принципиально иной, удлиняя или перемещая отдельные ветви с одной стороны ствола на другую, не изменяя последовательности прикрепления ветвей к стволу. Манипулируя таким образом, легко добиться эффекта мнимых близкородственных связей у потомков неродственных предков.



**Рис. 4.** Птенцы гусеобразных на филогенетическом древе отряда (по: Fjeldsa, 1977, с изменениями).

**Fig. 4.** Downy Anseriformes on the phylogenetic tree of the order (after Fjeldsa, 1977; modified).

К примеру, общность нарядов темноокрашенных птенцов можно еще больше подчеркнуть, если удлинить ветви уток-пароходов (*Tachyerini*) и гаг (*Polysticta, Somateria*) и расположить их птенцов на периферии кроны рядом с турпанами (*Melanitta*). Объяснение однотипности окраски можно найти в сходстве местообитания птенцов – морское побережье. Сходство контрастной окраски птенцов куриных гусей (*Cereopsis*) и земляных уток (*Tadornini*) легко объяснить аналогичным преимущественно сухопутным образом жизни в разреженном растительном покрове. В трибе савок (*Oxyurini*) резко выделяются птенцы черноголовой древесной утки (*Heteronetta*) (рис. 5), имеющие рисунок с желтыми пятнами, как у блестящих (*Cairini*) и речных (*Anatini*) уток, к тому же с уникальной для отряда черной вертикальной полосой, идущей от глаза к темени. Столь развитая криптическая окраска необходима птенцам этого облигатного паразита, поскольку они ведут самостоятельный образ жизни в прибрежной растительности сразу же после оставления гнезд хозяев – преимущественно лысух.



**Рис. 5.** Два птенца черноголовой древесной утки (*Heteronetta atricapilla*) и три птенца савки (*Oxyura* sp.) (фото предоставлено В. Hughes).

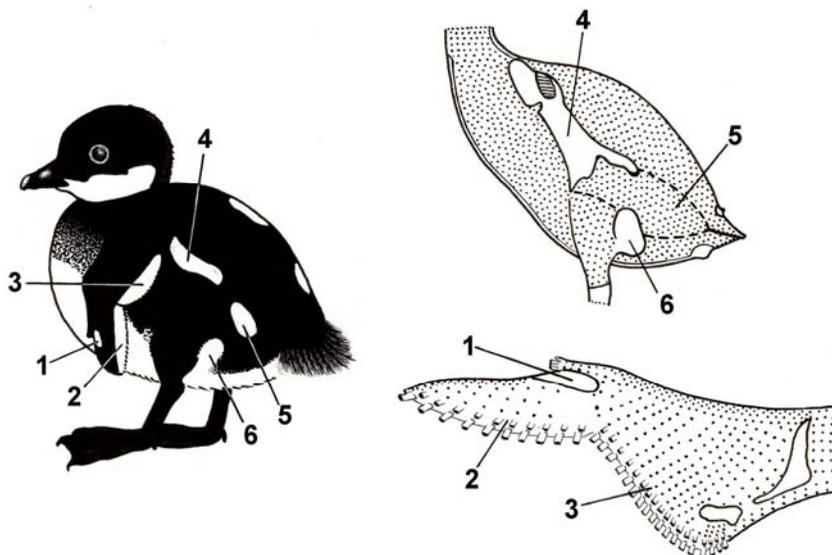
**Fig. 5.** Two downy Black-headed Ducks (*Heteronetta atricapilla*) and three downy *Oxyura* sp. (photo was kindly provided by B. Hughes).

Крупные моногамные представители отряда, некоторые из которых имеют шипы на крыльях, активно защищают потомство от хищников. Возможно поэтому птенцы представителей семейства паламедеевых (*Anchimiidae*), подсемейства полулапчатых гусей (*Anseranatinae*), а также трибы гусей, казарок, лебедей и коскороб (*Anserini*) подсемейства гусиных (*Anserinae*) светлого, серого или желтого цвета с плохо выраженным чуть более темным рисунком. Крайними вариантами отсутствия необходимости иметь защитную окраску являются птенцы большинства пород введенных в сельскохозяйственную культуру птиц – гусей, уток, кур.

Таким образом, если филогенетическое древо изображать с птенцами в эмбриональных нарядах и с учетом условий обитания в первые дни существования, получается картина, которая в первую очередь демонстрирует пути адаптаций к окружающей среде в критический период жизни. Учитывая, что представители большинства триб ведут сходный образ гнездовой жизни, их птенцы демонстрируют однотипный характер окраски. Птенцы, уклоняющиеся от «стандарта» своей трибы к нарядам птенцов другой трибы, проявляют аналогичную с неродственной трибой реакцию на воздействие окружающей среды и могут служить примером морфологического параллелизма в эволюции отряда.

Как отмечено выше, обращает на себя внимание сравнительно однотипная окраска нарядов птенцов. Создается впечатление общей матрицы, с которой проработаны детали конфигураций светлых пятен у представителей разных таксонов.

У гусеобразных, включая паламедеевых, птерилии занимают максимальную площадь поверхности тела. Напротив, аптерии выражены слабо, занимают ограниченное пространство и покрыты у взрослых птиц только пухом и пуховыми перьями, как правило, мало пигментированными.



**Рис. 6.** Пуховой птенец (слева) и схема птерилозиса взрослой утки (справа). Объяснения см. в тексте.

**Fig. 6.** Downy duckling (left) and pterylosis scheme for adult duck (right). Explanations in the text.

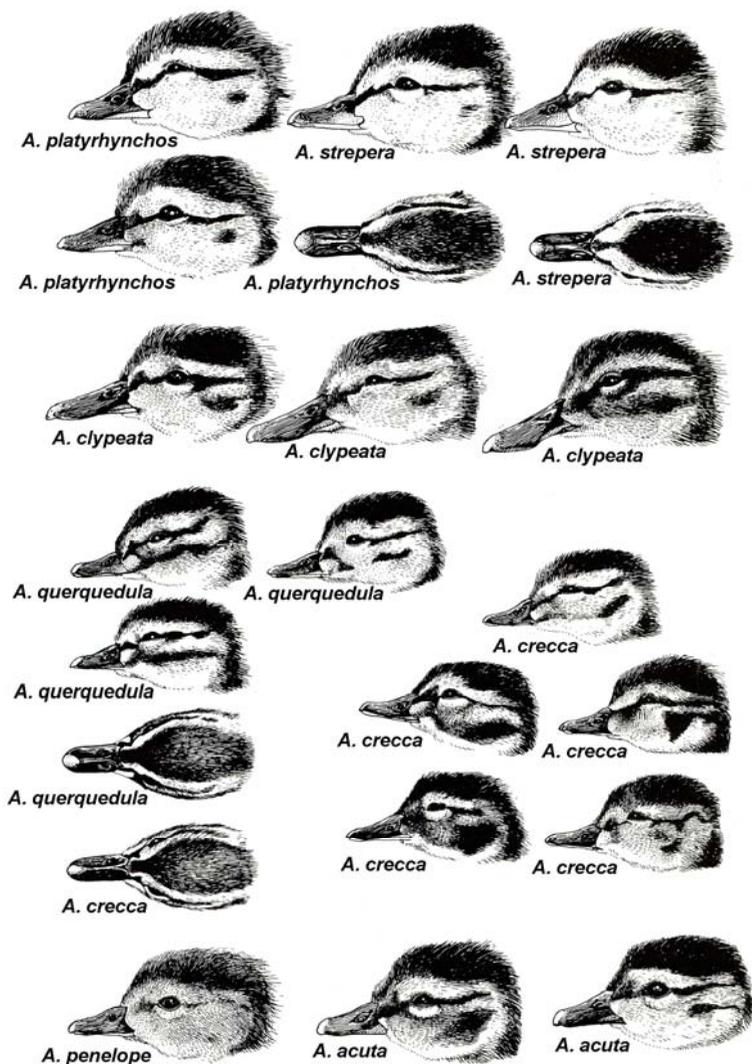


Рис. 7. Примеры индивидуальной вариации окраски головы у птенцов речных уток (по: Fjeldsa, 1977).

Fig. 7. Individual variations in the colour pattern of the head in downy ducklings of dabbling ducks (after Fjeldsa, 1977).

При внимательном рассмотрении оказывается, что пятна на теле птенцов расположены в строго определенных местах (рис. 6). На крыле светлые пятна образованы в пределах верхней аптерии крылышка (*apterium alula superioris*), верхних кроющих первостепенных маховых (*tectrices primariae superiores*) и верхних кроющих второстепенных маховых (*tectrices secundariae superiores*). На верхней стороне и боках туловища пятна проявляются на следующих частях птерилогизиса: верхнее пятно расположено на дорзальном участке боковой аптерии (*apterium corporale laterale*), задние – на дорзальном участке бедренной птерилии (*pterygium femoris*) и последнее – на боковой брюшной аптерии (*apterium abdominale laterale*). Терминология приведена по А. М. Lucas, P. R. Stettenheim (1972). У некоторых представителей отряда первые два пятна сливаются вместе.

Депигментированные эмбриональные перья, образующие светлые пятна, располагаются только на части этих аптерий и птерилий, либо выходят недалеко за их пределы. Расположение и интенсивность окраски темных или светлых пятен и полос на голове могут сильно отличаться у птенцов одного вида, и даже выводка (рис. 7). Каждый из этих элементов легко описать, определяя участок птерилии, на которой он расположен. Это особенно важно при фенотипических исследованиях. Так или иначе, при характеристике нарядов птенцов и определении места расположения перьев разных генераций наиболее удобным и методически верным является их описание по птерилографическим признакам.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключение кратко подытожим главные результаты изучения постнатальных покровов гусеобразных. Эмбриональный наряд простой, состоит в основном из эмбриональных перьев, иногда имеющих добавочный стержень, и, в меньшей степени, эмбрионального пуха. Мезоптильная генерация представлена весьма разнообразными конструкциями, располагается только на крупных контурных перьях, самостоятельного наряда не образует. Систематического значения архитектоника мезоптиля, по видимому, не имеет, так как одинаковые варианты встречены у представителей неродственных таксонов. Второй пуховой наряд гусеобразных образован преобладающим и развитым ювенильным пуховым пером. Эмбриональные наряды рецентных видов отражают филогенетические связи между родами и, иногда, трибами, а также морфологические адаптации к условиям обитания. Депигментированные пятна эмбрионального наряда расположены преимущественно на аптериях.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Существенную помощь в работе с коллекционными материалами оказали: в Зоомузее МГУ – П. С. Томкович, Берлинском музее естествознания – Ф. Штайнхеймер (F. Steinhaimer), Орнитологическом институте Ямаины –

К. Момозе (K. Momose), дичепитомнике ЦНИЛ Главохоты РСФСР – О. С. Габузов, Московском зоопарке – О. И. Роздина.

А. Б. Поповкина, Н. Д. Поярков и М. Уильямс (M. Williams) содействовали в получении некоторых использованных при подготовке статьи иллюстраций. С. В. Погодин подготовил рисунки. Всем перечисленным коллегам автор весьма признателен.

### ЛИТЕРАТУРА

- Ильяшенко В. Ю. 1990. Генерации перьевых структур гусеобразных (Aves, Anseriformes). – Биологические основы охраны и воспроизводства охотничьих ресурсов. М.: 114–119.
- Матвеев Б. С. 1932. Об эволюции кожных покровов позвоночных путем эмбриональных изменений. – Зоол. журн., 11 (2): 39–54.
- Нейфельдт И. А. 1970. Пуховые птенцы некоторых азиатских птиц. – Труды ЗИН АН СССР, т. 47. Л., Наука: 111–181.
- Поповкина А. Б., Поярков Н. Д. 2002. История исследований филогенетических отношений и построения систем гусеобразных (Anseriformes). – Казарка, 8: 41–74.
- Фирсова Л. В. 1975. Возрастные изменения перьевых структур у неворобьиных птиц. – Орнитологические исследования на Дальнем Востоке (Труды Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР, т. 29). Владивосток: 26–39.
- Bornstein F. 1911. Über Regeneration der Federn und Beziehungen zwischen Federn und Schuppen. – Arch. f. Naturgesch. 1 (Sup. Heft 4): 1–11.
- Ewart J. C. 1921. The nestling feathers of the Mallard, with observation on the composition, origin, and history of feathers. – Zool. Soc. London. Proc.: 609–642.
- Fjeldsa J. 1977. Guide to the Young of European Precocial Birds. – Tisvildeleje: 1–285.
- Hosker A. 1936. Studies on the epidermal structures of birds. – Roy. Soc. London Phil. Trans. (Ser. B), 226: 143–188.
- Lucas A. M., Stettenheim P. R. 1972. Avian Anatomy Integument. Agriculture Handbook. 362. Part I, II. – Washington: 1–750.
- Riggert T. L. 1977. The Biology of the Mountain Duck on Rottnest Island, Western Australia. – Wildlife Monographs, 52: 1–67.

### DOWNY PLUMAGES OF ANSERIFORMES

**V. Yu. Ilyashenko**

Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia; eilyashenko@savingcranes.org

### SUMMARY

The Anseriformes neoptile plumage is comprised of neoptile feathers, which sometimes have aftershafes. Mesoptile segments are diverse and are represented

only by praepennae. Mesoptile plumage is absent. The second downy plumage consists mainly of juvenile down feathers.

Diversity of the neoptile plumage of recent Anseriform downy young reflects, on one hand, phyletic relationships between genera and tribes and, on the other hand, morphological adaptations of birds to particular habitats. The light spots on the plumage have relationships with apteria.