

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

Г. А. МАШТАЛЕР

ЯВЛЕНИЯ РЕКАПИТУЛЯЦИИ В РАЗВИТИИ ОКРАСКИ ПТИЦ. II

(Представлено академиком Б. А. Келлером 21 V 1940)

Как мы указываем в другой нашей работе, крылья и хвост птиц чаще всего сохраняют бурую, т. е., по нашему мнению, анцестральную окраску, в то время как общий цвет всего остального оперения может резко изменяться. Так, например, апст дает резко различающуюся окраску у таких двух видов, как белый и черный (*Ardea ciconia* и *Ciconia nigra*). Первый, будучи весь белым, имеет черно-бурые крылья, а второй, имея блестяще-черную окраску, также сохраняет матовый черно-бурый цвет маховых перьев. Подобное явление наблюдается у скворцов. У этого рода (*Sturnus*) многие орнитологи признают 7 самостоятельных видов, различающихся между собой оперением головы, горла, спины. Например, у *S. unicolor* горло и верх головы зеленые, спина зеленая с пурпуровым блеском, за исключением маховых крыла, остающихся бурыми с черными краями и концами и рулевых—в основном пепельно-бурого цвета. Почти тождественная окраска крыльев и хвоста сохраняется у всех остальных 6 видов скворцов. Так, например, у *S. vulgaris* маховые и рулевые серо-бурые с черными краями. Подобную же картину дают кречеты—исландский и норвежский, из которых первый имеет бурую окраску, а второй—сизую. Цвет же крыльев и в первом и во втором случае остается бурым. Аналогичное наблюдается у некоторых ястребов и у луней (полевой, степной, луговой), у которых окраска сверху пепельно-серая, нижняя сторона почти белая, а крылья бурые.

Анцестральный характер бурой окраски крыльев и частично хвоста в особенности хорошо виден на тех видах птиц, которые имеют пышно раскрашенное оперение. Так, например, большая райская птица (*Paradisaea apoda*) при всей яркости своего оперения имеет бурые крылья и хвост, причем такую же сплошную бурую окраску имеет все оперение самки. Королевская райская птица (*Cicinnurus regius*), пестрящая яркими красными и зелеными цветами, все же сохраняет коричневый тон маховых и оливково-бурый рулевых перьев. Это же характерно для нектарниц, многих колибри и других. Из более знакомых нам птиц эта закономерность хорошо выражена у различных фазанов и у павлина. У первых маховые и рулевые перья обычно бурые, а у второго светлоорехово-бурого цвета. Число подобных примеров можно было бы значительно увеличить. Во всех этих случаях самка чаще всего бывает похожей на молодых особей, что доказывает, что яркая расцветка оперения птиц имеет прогрессивный

и, следовательно, вторичный характер и, наоборот, бурая окраска крыльев и хвоста является анцестральной. Следовательно, в тех случаях, когда бурая окраска распространяется на все тело птицы, у нас есть основания считать этот вид или подвид наиболее древним, исходным для других, уклоняющихся в развитии окраски в различном направлении (в сторону побеления, почернения, либо в сторону приобретения сизого тона). Наоборот, формы, у которых птенцовый наряд ничем существенным не отличается от взрослых особей, с правом должны признаваться нами за наиболее древние. Конечно, эта большая или меньшая видовая древность имеет относительный характер. Она не может быть мерилom геологической давности родов, семейств и отрядов, а может быть лишь использована в качестве материала, выясняющего филогенетические взаимоотношения между родственными видами и разновидностями.

Яркий пример рекапитуляции в развитии окраски дают чайки. Наряд пухового птенца обыкновенной чайки (*Larus ridibundus*) глинисто-бурый, с темными пестринами на верхней стороне. Оперение молодой птицы также в основном бурого цвета (с светлыми краями перьев). После первой весенней линьки на спине, шее, голове, окраска птицы уже значительно напоминает таковую взрослой, хотя еще кроющие крыла и большие маховые имеют немало бурых пятен, и, наконец, после последующих линек развивается наряд взрослой чайки белого цвета с сизыми перьями на спине и черно-бурыми пятнами на концах маховых. Подобный цикл развития окраски проходят другие чайки (сизая, трехпалая, малая). Вообще данное явление очень распространено в группе чаек.

Указанные нами филогенетические направления в развитии окраски (побеление, потемнение, развитие сизого и яркого эпигамного оперения) повторяются в онтогенетическом развитии птиц. Случаи рекапитуляции очень часты именно в этих группах. Но и в других семействах птиц, где распространен сизый или серый цвет, также можно наблюдать бурую окраску у молодых организмов. Так, например, рекапитуляция очень хорошо выражена у кукушки, у которой взрослая птица имеет оперение пепельно-серого цвета, а молодой кукушонок — темно-бурое, с ржавыми полосами и пятнами. Из хищных серый и сизый цвет распространен у кречета исландского, чеглока, кобчика, балабана, луней и др. У всех них молодые формы отличаются ржаво-бурым цветом. Из аистовых такая смена бурого оперения на серое хорошо выражена у кваквы (*Nycticorax griseus*), у которой она заканчивается на четвертом году жизни птицы.

Не менее резко окраска взрослых рекапитулируется ювенальными формами у альбиотических или меланистических видов. К первым относятся пеликан (в молодом возрасте его наряд бурого и серого цвета), стерх или белый журавль (молодые — рыжеватые), белая сова (в молодом возрасте сплошь усеяна бурыми пятнами). Сова становится снежно-белой только через несколько лет (хотя эти бурые пятна неоднократно проглядывают у нее и в этом возрасте). У птиц, у которых филогенетическое побеление оперения находится только в начале процесса, рекапитуляция выражена слабее, но все же и здесь ювенальные формы обычно имеют бурую окраску. Так, например, стервятник в взрослом возрасте белого цвета с бело-желтой шеей и грудью, молодые же однообразно темнобурые. Это же относится к орлану-белохвосту и многим другим.

Развитие меланизма также повторяется в онтогенезе. Например, оперение черного жаворонка (*Alauda tatarica*) однотонно-черное, а молодых темнобурое с пятнами; альпийская галка (*Pyrrhocorax alpinus*) во взрослом возрасте имеет блестяще-черный наряд, оперение же молодых черно-бурое; жаворонок черный также в молодом возрасте имеет окраску серо-бурого цвета и только со временем приобретает взрослый наряд. Чистик атланти-

ческий (*Cerpphus grylle*) в брачном наряде бархатисто-черного цвета (за исключением белого зеркальца), наряд же молодого серо-бурый с пятнами; синьга (*Fuligula nigra*) и турпан (*Fuligula fusca*) в брачном наряде интенсивно-черные (последний с зеркальцем), молодые же имеют темно-бурый цвет, и т. д.

Как уже говорилось выше, в тех случаях, когда взрослые формы сохраняют анцестральную окраску, в онтогенезе рекапитуляции не наблюдается. Так, например, окраска молодой выпи (*Botaurus stellaris*) совершенно сходна с окраской самца, а у малой выпи (*B. minutus*)—с окраской самки. Взрослый канюк мохноногий сибирский (*Archibuteo pallidus*) по своей окраске не отличается от молодого и в свою очередь похож на молодых особей другого вида (*A. lagopus*); взрослая форма балобана также почти не отличается от молодой; некоторые виды луней (например, лунь болотный) тоже почти не изменяют окраски с возрастом, в то время как другие виды этого рода (самцы) приобретают с возрастом сизую или серую окраску на спинной стороне.

Что же касается онтогенетической смены в развитии окраски, в духе Эймера (1881, 1897), согласно которому наиболее древний в филогенетическом отношении рисунок—продольная полосатость—сменяется разбитой окраской, которая в свою очередь заменяется поперечно-полосатой, то у птиц она в общем осуществляется, хотя и с большими исключениями. В отдельных случаях в развитии окраски индивида действительно удается установить известное повторение этапов филогенетического развития. Например, продольная полосатость наблюдается у птенцов эму, нанду, казуара. Однако, например, *Struthio* не обладает этой особенностью, а у киви (*Apteryx mantelli* и *A. australis*) также отсутствует полосатость, а другой вид киви (*A. oweni*) имеет поперечную полосатость (во взрослом возрасте). Птенцы пингвина также, повидимому, принадлежат к древнему виду птиц, однако окраска их однотонно-бурая—цвета медвежат. У других же птиц эта полосатость почти не встречается в птенцовом возрасте. Правда, у многих птиц наблюдается полосатость вторичного характера. Однако она развивается на совершенно новой основе, резко отличаясь от первичной полосатости пуховых птенцов, если такая имеется у данного вида. А именно, если продольная или поперечная полосатость птенцов *Ratitae* зависит от каких-то невыясненных еще физиологических причин, от региональных особенностей кожи и влияния других органов, производящих первичное перо, то эта вторичная полосатость наряду с региональностью кожи обуславливается строением и развитием каждого пера в отдельности. Полосатость этого типа получается в результате накладывающихся друг на друга в целый ряд перьев, имеющих посередине вдоль стержня темную, реже светлую, полосу. Благодаря этому число продольных полос может быть значительно большим, чем в птенцовом наряде плоскогрудых, ибо оно равняется числу рядов полосатых перьев. Кроме того в связи с тем, что полосы на перьях часто имеют форму треугольников, а не прямоугольников, полосатость этого рода отличается большой неправильностью, дающей в целом пятнистую окраску. Такой характер рисунка мы наблюдаем у молодых особей балобана (*Falco saker*), у которых вершинные пятна на перьях нижней стороны сливаются в прерывистые продольные полосы; подобная полосатость на нижней стороне образуется у молодого сапсана (*Falco peregrinus*), перья которого имеют темнобурые стержневые пятна, почти сливающиеся между собою в полосы. Этот же рисунок повторяется у дербника (*Falco aesalon*). У луней (полевого и степного) также образуются правильные, но прерывающиеся полосы на грудной и брюшной стороне. Из аистовых подобная окраска наблюдается у выпи. У выпи обыкновенной они сохраняются во взрослом возрасте,

а у малой—в молодом. В молодом же возрасте продольная полосатость имеется у чепуры желтой, кваквы и многих других. Следовательно, хотя здесь причина полосатости и иная, нежели у плоскогрудых, но все же, как видим, она чаще всего проявляется в молодом возрасте и, если она сохраняется и у взрослых особей, то это чаще всего бывает у таких форм, окраска которых с возрастом мало изменяется. Поэтому и в данном случае продольную полосатость мы можем считать древним типом расцветки. У птиц, так же как и у млекопитающих, наблюдается смена продольной полосатости на поперечную. Эта смена хорошо выражена у ястреба-тетеревятника, затем у канюка большого (*Buteo vulgaris*). Последний в молодом возрасте имеет продольную полосатость, которая у взрослых заменяется поперечной. У ближайшего родственника этого вида, канюка малого (*B. vulpinus*), в молодом возрасте продольные пестрины развиты хорошо, во взрослом же наряде поперечная полосатость, однако, не проявляется. У канюка мохноногого (*Archibuteo lagopus*), у которого молодые особи имеют продольную полосатость, взрослые самцы, сохраняя эту полосатость на шее и части груди, развивают поперечную окраску на брюшной части. Таким образом два обычно развивающихся один из другого типа окраски здесь сохраняются у одного и того же индивида. Такой переход от продольной полосатости (на шее) к поперечной (на брюшной стороне) наблюдается также и у осоеда (в особенности у самки), у ястреба-перепелятника (в особенности у молодого), у поморника среднего, частично у ушастой совы и некоторых других.

Продольная и поперечная полосатость, как видим, чаще всего распространяется на нижней стороне туловища птиц, хотя иногда она захватывает и спинную часть. Так, например, продольная полосатость очень хорошо выражена у перепела, несколько слабее у выпи, у гаршнепа, бекаса, дупеля, у которых на спине проходят обычно три резкие полосы. Эта полосатость у них частично захватывает также и голову. Поперечная полосатость спины наблюдается у степной пустельги (самки), кобчика (самки), куропатки, косача (самки).

Этот путь развития окраски целиком согласуется с выдвинутой нами (1937) теорией эволюции окраски в целом и эволюции приспособлений вообще (1938), заключающейся в том, что физиологически полезные приспособления как более примитивные (палеадаптации) с постепенной эволюцией форм сменяются приспособлениями биологически полезными (ценоадаптации).

Поступило
29 V 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Th. Eimer, Unters. über d. Variieren der Mauereidechse (1881). ² Th. Eimer, Orthogenesis d. Schmetterlinge (1897). ³ Г. М а ш т а л е р, Природа, № 3 (1937). ⁴ Г. М а ш т а л е р, Сов. наука, № 2 (1938).