

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

МОСКВА

УДК 591.128.4–845 : 532.64

© 1996 г. Г.Н. КОСТИНА, В.Е. СОКОЛОВ, Е.В. РОМАНЕНКО, Т.Н. СИДОРОВА,
В.А. ТАРЧЕВСКАЯ, О.Ф. ЧЕРНОВА

ГИДРОФОБНОСТЬ СТРУКТУР ПЕРА ПИНГВИНОВ (AVES, SPHENISCIFORMES)

Описаны результаты изучения смачиваемости отдельных элементов оперения шести видов пингвинов, полученные с использованием измерения величины краевого угла смачивания на фотоотпечатках.

Исследовано шесть категорий перьев: контурные и пуховые перья спины, контурные и пуховые перья живота, а также перья крыла и хвоста, по расположению сходные с маховыми и рулевыми перьями других птиц. Проведено более 9 тыс. измерений. Обнаружено, что у всех категорий перьев бородки I порядка смачиваются лучше, чем радиальные лучи. Обезжиривание практически не влияет на характер смачивания.

Пингвины – высокоспециализированные морские птицы, обитатели в основном наиболее суровых климатических зон Земли. Пингвины плавают быстрее и ныряют глубже других птиц, охотясь на подвижную добычу (крыль, рыба, кальмары). Пингвины могут подолгу находиться в открытом море и мигрируют на значительные расстояния. Условия обитания пингвинов и их биология предъявляют жесткие требования ко всем системам органов этих птиц, в том числе и к кожно-перьевому покрову, который, помимо выполнения таких функций, как защитная, гидродинамическая и др., играет важную роль в теплозащите тела, обладая термоизоляционными и гидрофобными свойствами.

Доказано, что теплопроводность наружных покровов пингвинов ниже таковой у других видов птиц с аналогичной массой тела (Гаврилов, 1977). Видоспецифичность теплоизоляционных свойств оперения птиц подтверждается сравнением симпатрических и аллопатрических видов (на примере чаек, уток, чистиковых), что свидетельствует о существовании различных путей адаптации к холоду (Данилов, 1965).

Морфология оперения пингвинов детально изучена (Chandler, 1916; Rutschke, 1965; Штефан, 1977). Она имеет целый ряд черт, отличных от таковых оперения других птиц:

– максимальная среди птиц густота оперения. Например, число перьев на 1 см² поверхности тела у пингвина папуа *Pygoscelis papua* составляет 48 (пересчет по Lowe, 1933), в то время как у черношейной поганки (*Podiceps nigricollis*) – также отличного ныряльщика – лишь 29 шт./см² (Бородулина, 1963). Известно, что у плавающих птиц хорошо развиты птерилии, а у летающих – аптерии (Бородулина, 1964). У пингвинов имеется лишь одна антерия между клоакой и средней частью живота (см. Штефан, 1977);

– сильная дифференциация оперения и равномерное распределение по телу перьев всех категорий – контурных, пуховых, нитевидных. Нитевидные и весьма многочисленные на теле пуховые перья отсутствуют только на чрезвычайно специализированных крыльях пингвинов;

– различная мобильность верхнего и нижнего ярусов оперения тела. Более тонкий

верхний ярус, состоящий из апикальных отделов опахал контурных перьев, динамично меняет свою толщину при внешнем воздействии, а нижний ярус, состоящий из базальных частей контурных перьев, дополнительных опахал, пуховых и нитевидных перьев, не изменяет свою толщину и плотность, так как базальные отделы вертикально стоящих стержней препятствуют этому;

- сильная рассученность опахал контурных перьев;
- хорошее развитие сердцевинных клеток стержня пера, заполненных воздухом;
- неплотное прилегание оперения к поверхности тела за счет кривизны перьевых стержней.

Все эти особенности оперения пингвинов способствуют сохранению при нырянии внутри оперения воздушного слоя, который в комплексе с другими адаптивными структурами и физиологическими механизмами (размеры и конфигурация тела, подкожный жир, теплопродукция и терморегуляция и т.д.) помогает избегать переохлаждения организма.

Вероятно, важную роль в теплоизоляции играет также гидрофобность перьев. Известно, что у хороших ныряльщиков оперение намокает меньше, чем у ненапряющихся птиц: вес тела при намокании увеличивается на 1% и 6% соответственно (Mahoney, 1984). Однако, по некоторым данным, гидрофобность оперения пингвинов не очень высока (Rijke, 1970). Вероятно, это свидетельствует о том, что существующие представления о роли гидрофобности оперения носят фрагментарный характер и нуждаются в уточнении. В связи с этим цель настоящей работы состояла в определении степени гидрофобности структур перьев разных категорий и ее роли в сохранении воздушной прослойки оперения как одного из факторов теплозащиты у пингвинов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования послужили шесть видов пингвинов: адели (*Pygoscelis adelia*), папуа (*P. papua*), антарктический (*P. antarctica*), хохлатый (*Eudyptes crestatus*), Магелланов (*Spheniscus magellanicus*), очковый (*S. demersus*). Пробы перьев разных категорий (перья крыла, хвостовые, контурные перья спины и живота, пуховые спины, пуховые живота) взяты в ноябре 1987 г. у 12 взрослых особей, содержащихся в морском аквариуме г. Клайпеда (Литва).

В нашей работе были применены морфологические, гистохимические, электронно-микроскопические и биофизические методы исследования. Результаты биофизических работ статистически обработаны. Выборки приведены в таблице.

На первом этапе работы было проведено детальное морфологическое описание структуры перьев разных категорий пингвина папуа с целью выявления разницы в их строении для выделения сходных перьев при биофизическом изучении. С помощью сканирующего электронного микроскопа "JSM-50A" под разными увеличениями изучали структуру отделов перьев разных категорий после их обезжиривания. Произведено гистохимическое окрашивание жирового покрытия интактных и обезжиренных перьев пингвина папуа: получены тотальные препараты, окрашенные Суданом III при заливке в желатину. При описании структур перьев мы использовали общепринятую терминологию (см. Lucas, Stettenheim, 1972; Sawyer et al., 1986): стержень пера, опахало, очин, сердцевина, пуховая часть, борода (бородака I порядка), радиальный луч (бородака II порядка).

Методика биофизического изучения смачиваемости наружных покровов растений и животных достаточно разработана. Известно, что гидрофобные свойства поверхности любого объекта определяются так называемым "углом смачивания", или "краевым углом" – углом между поверхностями субстрата и капли: при полном смачивании он равен нулю, а при абсолютном несмачивании – 180° (см. Bigelow et al., 1946; Щербаков, Рязанцев, 1965; Rijke, 1967, 1968; Гегузин, 1977; Elowson, 1984; Романенко, Соколов, 1987). Промеры этого угла проводятся обычно на фотоотпечатках (Щербаков, Рязанцев, 1965; Зимон, 1974; Романенко, Соколов, 1987).

**Значения краевых углов (в градусах) между поверхностями водяных капель
и структур перьев пингинов**

Часть оперения	Категория пера	Структура пера			
		Бородка		Радиальный луч	
		<i>n</i>	<i>M ± m</i>	<i>n</i>	<i>M ± m</i>
Верхний ярус	Хвостовое: интактное обезжиренное	532	56,9 ± 17,4	251	102,2 ± 12,1
		391	51,1 ± 18,0	103	98,3 ± 9,3
	Перо крыла: интактное обезжиренное	336	60,8 ± 15,0	45	107,0 ± 8,2
		368	59,8 ± 17,7	101	101,3 ± 10,0
	Опахало контурного пера спины: интактное обезжиренное	312	64,9 ± 16,1	232	103,2 ± 11,0
		353	60,4 ± 16,0	216	101,0 ± 10,0
	Опахало контурного пера брюха: интактное обезжиренное	218	63,5 ± 26,9	98	103,4 ± 10,0
		201	65,3 ± 18,6	166	102,4 ± 10,1
Все перья верхнего яруса	Интактные	1398	60,7 ± 18,7	626	103,1 ± 11,2
	Обезжиренные	1313	58,2 ± 18,2	586	100,9 ± 9,9
Нижний ярус	Пуховое спины: интактное обезжиренное	192	80,9 ± 11,3	591	113,2 ± 9,5
		153	78,7 ± 9,4	532	112,0 ± 6,6
	Пуховое брюха: интактное обезжиренное	139	86,3 ± 0,5	372	113,3 ± 8,3
		176	77,6 ± 10,4	570	112,9 ± 6,6
	Пуховая часть контурного пера спины: интактное обезжиренное	268	79,2 ± 14,9	385	113,0 ± 22,2
		200	83,5 ± 10,2	397	112,5 ± 9,1
	Пуховая часть контурного пера брюха: интактное обезжиренное	197	82,1 ± 9,3	416	113,5 ± 7,5
		199	84,0 ± 11,2	338	113,8 ± 9,2
Все перья нижнего яруса	Интактные	796	81,6 ± 12,3	1764	113,2 ± 8,3
	Обезжиренные	728	81,2 ± 10,7	1837	112,7 ± 7,8
Все перья	Интактные	2194	68,3 ± 19,4	2390	110,6 ± 13,2
	Обезжиренные	2041	66,4 ± 19,3	2423	109,9 ± 9,8

В нашей работе применена методика промера краевого угла на фотоотпечатках, разработанная ранее (Романенко, Соколов, 1987). От стержня пера отделяли бородку с отходящими радиальными лучами и растягивали ее на специальной подставке, закрепляя концы пластилином. Под биноклем с фотонасадкой, используя коричневый светофильтр, получали фотоснимки капель дистиллированной воды, нанесенной на бородки перьев с помощью пульверизатора. Мы использовали дистиллированную, а не морскую воду, поскольку ранее было доказано отсутствие разницы в смачиваемости морской и дистиллированной водой (Романенко, Соколов, 1987), а быстрая кристаллизация солей морской воды затрудняет измерение краевых углов. Для контроля изучали обезжиренные перья: их выдерживали в 96°-ном этиловом спирте не менее 2 недель или в смеси – хлороформ : метанол (2 : 1 до 3 суток (Кейтс, 1965)), перенося сразу из растворителя под бинокляр. Краевые углы промеряли транспортом на фотографиях. Всего проведено более 9 тыс. измерений.

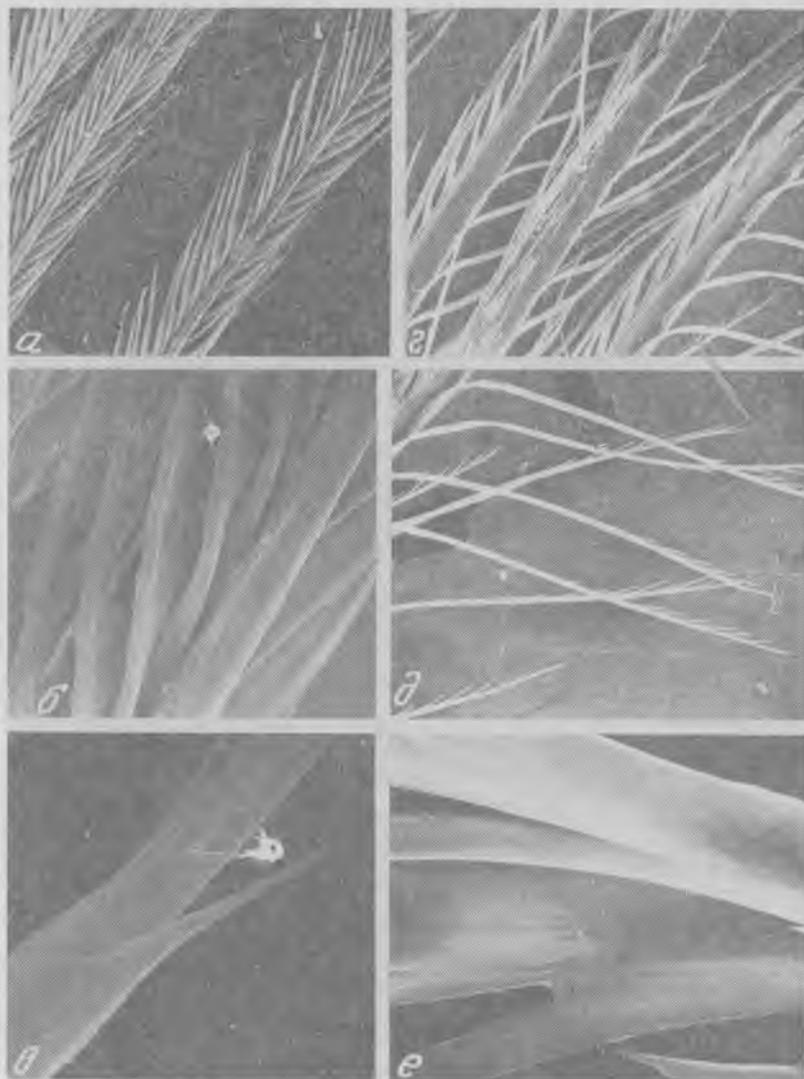


Рис. 1. Строение перьев верхнего яруса оперения пингвина папуа *Pygoscelis papua*: а-в – перо крыла, опахало, ув. $\times 100$; 600; 7000; з-е – контурное перо брюха, опахало, ув. $\times 100$; 100; 3000

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Морфологическое исследование подтвердило двухъярусное строение оперения пингвинов и позволило сгруппировать перья в две группы – назовем их "перья верхнего яруса" и "перья нижнего яруса". В первую группу входят перья крыла, хвостовые и верхняя часть опахал контурных перьев, а во вторую – пуховые перья и пуховая часть контурных перьев. Строение перьев обеих групп различается: перья верхнего яруса (рис. 1) имеют утолщенные бородки и слабо развитые радиальные лучи, которые особенно редки и коротки на вершине пера; перья нижнего яруса (рис. 2) состоят из гибких длинных бородок с многочисленными тонкими и длинными радиальными лучами. Радиальные лучи перьев обеих групп имеют членистое строение и часто снабжены крючковидными отростками. Сама поверхность бородок и радиальных лучей довольно гладкая, лишена выростов, бугорков, шипов и других выступающих



Рис. 2. Строение перьев нижнего яруса оперения пингвина папуа *Pygoscelis papua*: а-в – пуховое перо брюха, ув. $\times 100$; 3000; г-е – пуховая часть контурного пера спины, ув. $\times 100$; 1000

над поверхностью структур, лишь редкие продольные неглубокие бороздки тянутся вдоль длинной оси бородак и радиальных лучей перьев верхнего яруса (рис. 1, е). Кроме того, на бородаках имеются правильно расположенные пазухи отходящих от них радиальных лучей (рис. 1, в; 2, е), что создает структуру, внешне аналогичную узлам и междоузлиям растений; чем больше радиальных лучей, тем сильнее изрезан стержень бородаки.

Распределение и форма водяных капель различны на бородаках и радиальных лучах (рис. 3), а также на перьях обеих сравниваемых групп, что отражается на величине краевого угла. Видовые различия в смачиваемости перьев оказались несущественными, поэтому данные были статистически обработаны для всех рассматриваемых видов вместе. Различия в степени гидрофобности бородак и радиальных лучей статистически достоверны (таблица). На бородаках средняя величина краевых углов

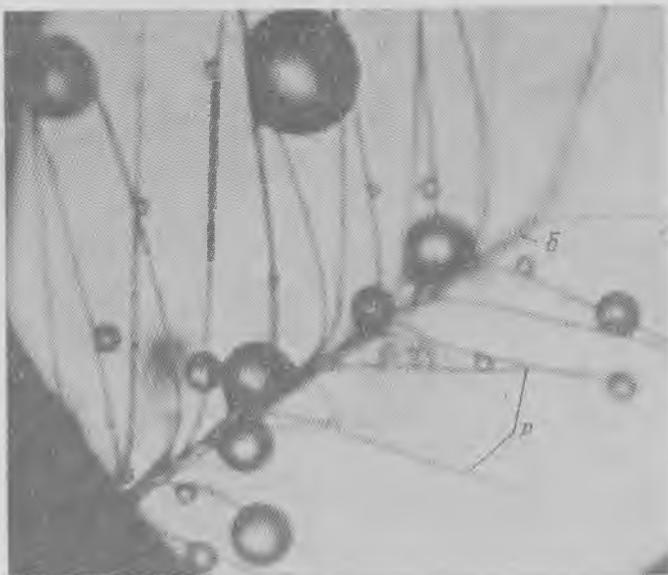


Рис. 3. Расположение и форма водяных капель на бородке (б) и радиальном луче (р) пухового пера хохлатого пингвина *Eudyptes crestatum*

водяных капель составляет 66° , в то время как на радиальных лучах – около 110° . Эта существенная разница прослеживается у перьев всех категорий и выражена ярче, чем различия в гидрофобности сравниваемых бородок или сравниваемых радиальных лучей перьев верхнего и нижнего ярусов. Так, разница средних значений краевых углов капель на бородках перьев нижнего (82° ; $\text{lim} = 70\text{--}94^\circ$) и верхнего (61° ; $\text{lim} = 31\text{--}81^\circ$) ярусов составляет лишь 20° (против 44° разницы значений краевых углов капель на бородках и радиальных лучах), а различие в гидрофобности радиальных лучей перьев разных ярусов еще меньше (лишь 10°).

Верхний ярус оперения. Гидрофобные свойства бородок перьев хвоста, перьев крыла и опахал контурных перьев невысоки: средние значения краевых углов сильно варьируют, но не превышают 90° (таблица). Например, у хвостовых перьев – в среднем $56,9^\circ$, у перьев крыла – $60,8^\circ$, у контурных – от $63,5^\circ$ до $64,9^\circ$. На радиальных лучах средние значения краевых углов превышают 90° и варьируют от $102,2^\circ$ до 107° .

Нижний ярус оперения. Средние значения краевых углов водяных капель на пуховой части контурных перьев и на пуховых перьях сходны: на бородках они изменяются у первых от $79,2$ до $82,1^\circ$, а у вторых – от $80,9$ до $86,3^\circ$; на радиальных лучах – одинаковы ($113,0\text{--}113,5^\circ$; таблица).

Таким образом, гидрофобные свойства ярче проявляются у перьев нижнего "пухового" яруса оперения пингвинов, чем у перьев верхнего "контурного" яруса, и у радиальных лучей они существенно лучше, чем у бородок.

Гистохимические данные подтверждают существование обильной жировой смазки перьев нижнего яруса и ее незначительность на перьях верхнего яруса. Наиболее интенсивно окрашиваются на нейтральные жиры пуховые перья, причем распределение жира неодинаково на разных участках пухового пера. На дистальных наружных концах бородок и радиальных лучей довольно часто встречаются крупные округлые или неправильной формы массы – "глыбы" жира размером $79 \times 34\text{--}169 \times 226$ мкм; на проксимальных внутренних концах бородок и радиальных лучей – многочисленные, но редко разбросанные (на расстоянии $22\text{--}34$ мкм при диаметре боро-

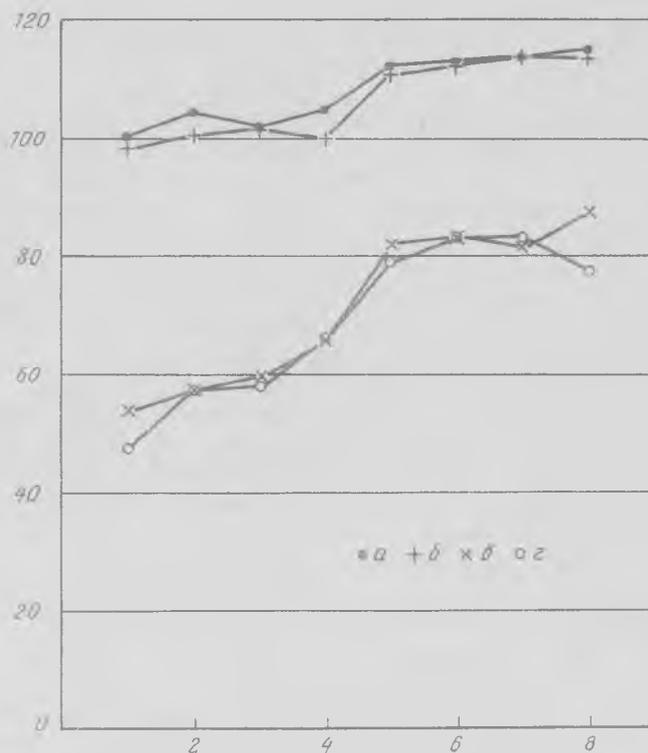


Рис. 4. Гидрофобность структур перьев пингвинов: *a* – интактная бородка, *б* – обезжиренная бородка, *в* – интактный радиальный луч, *г* – обезжиренный радиальный луч. По оси ординат – средние значения краевых углов (в градусах). По оси абсцисс – категории перьев: 1–4 – верхний ярус оперения (хвостовое перо, перо крыла, опахало контурного пера спины, опахало контурного пера живота); 5–8 – нижний ярус оперения (пуховое перо спины, пуховая часть контурного пера спины, пуховая часть контурного пера живота, пуховое перо живота)

док 6–11 мкм) небольшие округлые или овальные "глыбки" или капли размером 0,5×0,5–17×17 мкм. Кроме них встречаются пластовидные жировые покрытия (длиной 34–45 мкм вдоль стержня), обычно на дорсальной (обращенной вовнутрь пера) поверхности бородки, а также в пазухах оснований радиальных лучей. На перьях верхнего яруса жировые "глыбы" не встречаются. На бородках и радиальных лучах плотных опахал довольно равномерно (на расстоянии 22–27 мкм при диаметре бородки 34 мкм) располагаются редкие жировые капли диаметром 56–79 мкм. Кроме них имеются многочисленные редко разбросанные очень мелкие капли (диаметром не более 0,5 мкм), особенно многочисленные в рассученной части опахала. Контрольные препараты обезжиренных перьев лишены жировой смазки, окрашивающейся Суданом III. Однако сравнение обезжиренных перьев с интактными показывает лишь незначительное уменьшение средних значений краевых углов (таблица; рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Существует точка зрения, что немаловажную роль в обеспечении гидрофобности оперения (как и волосяного покрова млекопитающих) играет их жировая смазка секретом кожных желез (Law, 1929; см. Jacob, Ziswiler, 1982). По мнению ряда авторов, водные птицы не могут выжить в природе без копчиковой железы (Elder, 1954), секретом которой при помощи клюва они смазывают свои перья.

Строение копчиковой железы изучено у многих видов птиц, в том числе и у пингвинов; исследовали и секрет железы (см. Lucas, Stettenheim, 1972; Jacob, 1976, 1978;

Jacob, Ziswiler, 1982). В его состав входят воска и жирные кислоты, которые гидрофобны (у пингвинов – см. Jacob, 1976), но экспериментально это не подтверждено (Adam, 1956; Moilliet, 1963).

Вместе с тем существует масса данных, подвергающих этот взгляд сомнению. Во-первых, это не подтверждается современными представлениями о биохимических свойствах кератина перьев (см. Sawyer et al., 1986), ориентация молекул которого придает им гидрофобные свойства (Rutschke, 1965; см. Jacob, Ziswiler, 1982; Gregg et al., 1984; Gregg, Rogers, 1986).

Само строение пера также способствует его гидрофобности (Law, 1929; Adam, 1958; Ducky, 1985). В целой серии работ на водоплавающих птицах показано, что, например, строение контурных перьев обеспечивает несмачиваемость покровов, независимо от смазки секретом копчиковой железы (Бородулина, 1961, 1963). Известно, что удаление железы не влияет на состояние оперения у голубей и еще у 14 видов птиц (Bolliger, Varga, 1961); очищенные от жира перья остаются несмачиваемыми даже через 6 недель после гландэктомии. Специальные исследования, проведенные на морских котиках *Callorhinus ursinus* (Романенко, Соколов, 1987), также свидетельствуют об отсутствии влияния жировой смазки на гидрофобность волосяного покрова у этих морских млекопитающих.

Копчиковая железа у пингвинов хорошо развита. Например, у *Spheniscus demersus* ее масса составляет 0,26% массы тела, что приближается к максимальным известным значениям (0,28% у *Sterna sandvicensis*, 0,29% у *Fratercula arctica*) (Kennedy, 1971). У трех видов пингвинов (*Pygoscelis adeliae*, *P. papua* и *P. antarctica*), так же как и у кур, морских уток и дельфинов, обнаружены многочисленные межклеточные эпидермальные и внеклеточные дермальные жировые капли, которые, возможно, функционально замещают отсутствующие у птиц и китообразных обычные сальные железы, внося определенный вклад и в усиление гидрофобности покровов (Stromberg et al., 1990). Имеются сведения о различном составе и разной функциональной значимости этих двух различных по происхождению типов липидных отложений на перьях.

Известно, что большое влияние на смачиваемость оказывает также текстура поверхности объекта: шероховатость, ворсистость и микрорельеф способствуют повышению ее гидрофобности. Соотношение шероховатости поверхности и ее смачиваемости математически смоделировано (соотношение смачиваемости гладкой и шероховатой поверхностей – формула Венцеля – Дерягина – см. Абрамзон, 1982). Примером использования этого эффекта могут служить сосочковидные выросты восковидной поверхности практически несмачиваемых листьев некоторых растений (Гегузин, 1977; Абрамзон, 1982, 1991), мозаика кутикулярных чешуй пуховых волос некоторых морских млекопитающих (Романенко, Соколов, 1987), ориентация и взаимное расположение стержней, бородок и радиальных лучей перьев птиц (Elowson, 1984), переплетение нитей в текстильных тканях (Rijke, 1967, 1968). В последнем случае показано, что чем больше расстояние между переплетающимися нитями, тем больше гидрофобность ткани, однако экстраполирование этого закона применительно к оперению птиц не выдерживает проверки (Elowson, 1984). Кроме того, обнаружено, что у птиц определенная ориентация бородок, образованных промежуточными между бородками перьев, связана с улучшением аэродинамических свойств (Шестакова, 1953, 1956; Бородулина, Благодосклон, 1966).

Проведенное нами гистохимическое исследование подтвердило существование обильной жировой смазки на перьях нижнего яруса и ее незначительность на перьях верхнего яруса. По нашим данным, бородки перьев у пингвинов пересечены многочисленными равномерно расположенными пазухами отходящих от них радиальных лучей. Эти пазухи аналогичны кутикулярным чешуям волос млекопитающих (см. Романенко, Соколов, 1987, рис. 2), и, сходно с таковыми, в них скапливается жировой секрет. Вместе с тем наши результаты по определению смачиваемости обезжиренных перьев пингвинов подтверждают мнение о незначительности прямого влияния жировой смазки на степень гидрофобности перьев птиц и волос млекопитающих (см.,

например, экспериментальные исследования – Романенко, Соколов, 1987; Ивлев, 1990). Однако не исключено, что жировая смазка необходима для "косметического ухода" за роговыми образованиями с целью придания им эластичности, что немаловажно для обеспечения их функционирования. Замечено, например, что интенсивность смазывания оперения секретом железы увеличивается в период линьки у *Pygoscelis adeliae* (Penney, 1967). Эластичность стержней, бородок и радиальных лучей играет существенную роль в нормальном функционировании оперения пингвинов (см. Штефан, 1977). Кроме того, известна защитная роль жировой смазки, предотвращающей или сдерживающей паразитарную инвазию (обзор: Соколов, Чернова, 1994).

Как показало электронно-микроскопическое исследование, микрорельеф поверхности перьевых структур у пингвинов практически отсутствует, и, следовательно, такое повышающее гидрофобность свойство, как шероховатость, не используется пингвинами. Напротив, гладкие дорсальные поверхности стержней и бородок верхнего яруса, тесно смыкаясь, образуют единую пластину с гладкой поверхностью, что способствует улучшению гидродинамических свойств оперения пингвинов (Rutschke, 1965), а также обеспечивает образование пленки поверхностного натяжения воды, препятствующей дальнейшему проникновению воды в глубь покровов (Бородулина, 1961, 1963). Сходная пленка образуется и на шерсти водных млекопитающих, и нарушение ее целостности (например, при загрязнении поверхности волос) приводит к намочанию и гибели зверьков (Романенко, Соколов, 1987; Ивлев, 1990). Проблема загрязнения покровов водоплавающих птиц и водных млекопитающих приобретает в настоящее время важное значение в связи с усиливающимся загрязнением окружающей среды, ставящим под угрозу существование целого ряда видов животных и птиц. Перспективными представляются исследования влияния загрязнения морей на функционирование перьевого покрова морских птиц, и пингвины в этом плане могут послужить хорошим объектом дальнейших исследований.

Пингвины являются прекрасным объектом для изучения проблемы соотношения различных функций, в данном случае в первую очередь гидродинамической и термоизоляционной. Некоторые авторы вообще придерживаются гипотезы о том, что эволюция оперения птиц шла по пути отбора наиболее гидрофобной структуры (Cassie, Baxter, 1944; Dyck, 1985). Однако сравнение гидрофобных свойств перьевых структур у Spheniscidae с таковыми у представителей других отрядов и семейств птиц, а также сопоставление исторической древности этих таксонов выявляют, что возникшие 40 млн. лет назад (эоцен-олигоцен) пингвины имеют более низкую гидрофобность перьев по сравнению как с более древними (например, Rallidae, Scolopacidae, Gaviidae), так и с более молодыми (например, Pelecanidae, Hydrobatidae) таксонами птиц (Rijke, 1970). Возможно, в процессе филогенеза пингвинов усиление гидродинамической функции их оперения происходило за счет уменьшения гидрофобных свойств структурных единиц оперения или даже самого кератина пера, но компенсировалось морфологической дифференциацией и повышением густоты оперения.

Корреляцию между усилением гидродинамических свойств оперения в ущерб его гидрофобности демонстрирует сравнение контурных перьев туловища с перьями крыла и хвостовыми перьями пингвинов. По нашим данным, гидрофобность бородок хвостовых перьев очень невелика – краевой угол в среднем составляет лишь $56,9 \pm 17,4^\circ$, что минимально среди изученных перьев. Незначительно больше краевой угол у бородок перьев крыла – $60,8 \pm 15,0^\circ$, что ниже, чем у бородок опахала контурных перьев спины и брюха – $64,9 \pm 16,1^\circ$ и $63,5 \pm 26,9^\circ$ соответственно (таблица). Вместе с тем для радиальных лучей краевой угол у перьев крыла – $107,0 \pm 8,2^\circ$, у хвостовых перьев – $102,2 \pm 12,1^\circ$, что сходно со значениями краевых углов капель на радиальных лучах контурных перьев туловища. Элементы нижнего яруса оперения на крыльях и хвосте практически отсутствуют, но целый ряд морфологических приспособлений, например тесное смыкание гладких стержней перьев в единую пластину, позволяет избежать промокания этих чрезвычайно подвижных частей тела пингвинов.

Следует подчеркнуть, однако, что вывод о более слабой защищенности от воздействия низких температур подвижных частей тела пингвинов (крыльев и хвоста) по сравнению с туловищем, нуждающимся в лучшей теплоизоляции для охраны жизненно важных внутренних органов, неправомерен: защита от переохлаждения в разных участках тела пингвина обеспечивается динамичной системой корреляций строения перьевого покрова (где недостаток гидрофобности крупных структур пера дополняется их усилением у мелких глубоких структур) и других механизмов терморегуляции (например, более значительное отложение жира на туловище, чем на крыльях, большая выработка тепловой мышечной энергии при работе крыльями и т.д.).

Относительно слабые водоотталкивающие свойства структур пера пингвинов восполняются особенностями строения как самого пера, так и всего оперения в целом. Сильная дифференциация, упорядоченное расположение перьев правильными рядами и двухъярусность оперения, особенно ярко выраженные на туловище, препятствуют проникновению воды, и здесь мы находим конвергентное сходство с волосатым покровом северного морского котика (*Callorhinus ursinus*), у которого остевые волосы образуют своеобразный барьер проникновению воды к коже (Романенко, Соколов, 1987). Интересно, что стержни перьев верхнего яруса пингвинов (Штефан, 1970, рис. 40 на с. 87), так же как и остевые волосы котика (Романенко, Соколов, 1987, рис. 3 на с. 992), изогнуты и покрывают подпушь, а плотное соединение бородак кроющих перьев, как и остей в волосяном покрове котика, создает капиллярную систему, препятствующую проникновению воды в глубь подпуши. Второй важнейший фактор – многочисленность, удлиненность и, вероятно, крючковидная изогнутость дистальных участков радиальных лучей перьев нижнего яруса. Детальное морфологическое исследование показало, что "Апикальные части опахал контурных перьев образуют под давлением воды слой, сквозь который вода не может проникать. Под этим слоем у ныряющего пингвина между прямыми стержнями контурных перьев, базальных пуховых отрезков опахал и многочисленных пуховых перьев остается заполненный воздухом теплоизоляционный слой" (цит. по Штефан, 1977). К сожалению, сведения о толщине оперения и ее изменениях в зависимости от разных факторов (мышечная регуляция толщины покрова, ее изменения при плавании на воде и под водой, при разных скоростях плавания, при разном водяном давлении, при пребывании на суше, на ветру и т.д.) у пингвинов отсутствуют, хотя известен объем воздушной прослойки при погружении в воду у некоторых видов водоплавающих птиц (Бородулина, 1964), а также мобильность толщины волосяного покрова и объема воздушной прослойки, ее роль в терморегуляторных процессах и предотвращении намкания шерсти у млекопитающих и оперения у птиц (см. Comparative physiology of termoregulation, 1977; Ивлев, 1985, 1990, 1991; Иванова, 1986; Кокшайский, 1988; Савицкий, 1990).

Сравнение полученных нами данных с немногочисленными в литературе аналогичными промерами показывает, что гидрофобность перьевых структур пингвинов относительно невысока, что в целом подтверждает выводы более ранних исследователей (Rijke, 1970). Вместе с тем показанное нами улучшение гидрофобных свойств перьев по направлению от наружного оперения к коже и внутри пера от грубого наружного (стержень, бородаки) к тонкому внутреннему (радиальные лучи) каркасу представляет собой эффективную систему сохранения теплоизоляционного воздушного слоя, в которой хорошая смачиваемость самого наружного слоя оперения является одним из функциональных элементов.

Этот подход может объяснить сочетание низких гидрофобных свойств структур пера и большой устойчивости всего оперения к проникновению воды, что было показано на примере *S. demersus* (Rijke, 1970). Биофизические эксперименты по изучению проницаемости оперения птиц для воды (под давлением) демонстрируют, что у *S. demersus* оперение начинает намкать при максимальном давлении воды 12 г/см², что в 2–3 раза превышает эти данные для других птиц (*Larus fuscus*, *Atopochen aegyptiacus*, *Ardea cinerea*) (Rijke, 1970).

Детали строения перьевого покрова отличаются у разных видов пингвинов (Штефан, 1977), поэтому было бы логично ожидать существования видовых различий в гидрофобных свойствах как всего перьевого покрова, так и его структурных единиц. Однако, как показали наши исследования структурных единиц пера шести видов, представляющих три разных семейства (*Pygoscelis*, *Eudyptes*, *Epheniscus*) отряда Sphenisciformes, видовые различия в гидрофобности структур пера (бородак, радиальных гучей) отсутствуют, а сравнительное изучение видовых особенностей гидрофобности и теплоизоляционных свойств оперения в целом еще ждет своих исследователей.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований – 93-04-6836.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамзон А.А., 1982. Возьмем за образец лист лотоса // Химия и жизнь. № 11. С. 15–20.–1991. Возвращаясь к лотосу и гусю // Химия и жизнь. № 7. С. 47.
- Бородулина Т.Л., 1961. Характеристика изменчивости контурного оперения у водных птиц // Тр. IV Прибалтийск. орнитол. конф. Рига: Изд-во АН Латв. ССР. С. 353–357.–1963. Морфологические приспособления птиц к водному образу жизни // Орнитология. Вып. 6. С. 456–460.–1964. Строение кроющего оперения птиц в связи с их полетом // Зоол. журн. Т. 43. Вып. 12. С. 1825–1836.
- Бородулина Т.Л., Благосклонов К.Н., 1966. Структура поверхности птичьего крыла и ее возможное отношение к подъемной силе // Механизмы полета и ориентации птиц. М.: Наука. С. 51–63.
- Гаврилов М.В., 1977. Энергетика пингвинов // Адаптации пингвинов. М.: Наука. С. 102–110.
- Гегузин Л.Е., 1977. Капля. М.: Наука. С. 1–176.
- Данилов Н.Н., 1965. Теплоизоляционные свойства перового покрова и адаптации птиц к температурным условиям // Новости орнитологии (Материалы IV Всесоюз. орнитол. конф. 1–7 сент. 1965 г.). Алма-Ата: Изд-во "Наука" КазССР. С. 113–114.
- Зимон А.Д., 1974. Адгезия жидкости и смачивание. М.: Химия. С. 1–414.
- Иванова С.Н., 1986. Количественное изучение поглощения воды волосатым покровом некоторых млекопитающих // Зоол. журн. Т. 65. Вып. 10. С. 1586–1588.
- Ивлев Ю.Ф., 1985. К методике определения воздушного слоя в волосаном покрове млекопитающих, находящихся в воде // Зоол. журн. Т. 64. Вып. 11. С. 1727–1732.–1990. О связи водозащитных свойств волосаного покрова млекопитающих с секрецией сальных желез // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 2. С. 105–113.–1991. Воздушная прослойка и упругость волосаного покрова у плавающих водяных полевок *Arvicola terrestris* (Rodentia). 1. Волосаной покров полуводных животных как механическая система // Зоол. журн. Т. 70. Вып. 1. С. 120–127.
- Кейтс М., 1965. Техника липидологии. М.: Мир. С. 1–322.
- Кокшайский Н.В., 1988. Волосаной покров и адатация к водному образу жизни у млекопитающих // Актуальные проблемы морфологии и экологии высших позвоночных. Ч. 1. М.: Наука. С. 97–158.
- Романенко Е.В., Соколов В.Е., 1987. Смачиваемость волосаного покрова северного морского котика // Докл. АН СССР. Т. 297. № 4. С. 990–995.
- Савицкий В.Е., 1990. Влияние формы, размеров тела и теплоизоляционных свойств шерстяных (пухоперьевых) покровов животных (птиц) на их теплоотдачу // Ставропольск. политехн. ин-т. Ставрополь, 11 с. / Деп. в ВНИТИ 16.11.90, № 5819-И-90.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф., 1994. Кожные железы птиц: морфология, функционирование // Структура, рост и некоторые аспекты гормональной регуляции развития специфических желез. М.: Наука. С. 76–111.
- Щербakov Л.М., Рязанцев П.П., 1965. Об одном методе измерения краевых углов // Поверхностные явления в расплавах. Нальчик: Кабардино-Балкарск. книжн. изд-во. С. 230–234.
- Шестакова Г.С., 1953. Структура поверхности крыла и ее значение для аэродинамики птиц // Тр. Ин-та морфол. животн. АН СССР. Вып. 9. С. 32–58.–1956. К вопросу о механике полета птиц // Зоол. журн. Т. 35. Вып. 7. С. 1043.
- Штефан Б., 1977. Птерилография пингвинов // Адаптации пингвинов. М.: Наука. С. 55–101.
- Adam N.K., 1956. The physics and chemistry of surfaces. Oxford: Clarendon Press. С. 1–284.–1958. Water repellency // Endeavour. V. 17. P. 37–41.
- Bigelow W.C., Pickett D.L., Zisman W.A., 1946. Oleophobic monolayers. I. Films absorbed from solution in non-polar liquids // J. Colloid. Sci. N 1. P. 513–538.
- Bolliger A., Varga D., 1961. Feather lipids / Nature (London). V. 189. P. 1125.

- Cassie A.B.D., Baxter S., 1944. Wettability of porous surfaces // *Trans. Faraday Soc.* V. 40. P. 546–551.
- Chandler A.C., 1916. A study of the structure of feathers, with reference to their taxonomic significance // *Univ. Calif. publs Zool.* V. 18. P. 243–446.
- Comparative physiology of thermoregulation. 1977. V. 2. Mammals. N.Y. – London: Acad. Press. P. 1–305.
- Dyck J., 1985. The evolution of feathers // *Zool. Scripta.* V. 14. N 2. P. 137–154.
- Elder W.H., 1954. The oil gland of birds // *Wilson Bull.* V. 66. P. 6–31.
- Elowson A.M., 1984. Spread-wing postures and the water repellency of feathers: a test of Rijke's hypothesis // *The Auk.* V. 101. N 2. P. 371–383.
- Gregg K., Rogers G.S., 1986. Feather keratin: composition, structure and biogenesis // *Biol. Integ. / Eds. J. Bereiter-Hahn, A.G. Matoltsky, K. Sylvia Richards.* N.Y. – Tokyo. V. 2. P. 666–689.
- Gregg K., Wilton S.D., Parry D.A.D., Rogers G.E., 1984. A comparison of genomic coding sequences for feather and scale keratins: structural and evolutionary implications // *European Molecular Biol. Organization. J. N 3.* P. 175–178.
- Jacob J., 1976. Uropigial gland lipids of penquins // *Biochem. Syst. and Ecol.* V. 4. P. 209–213.–1978. Uropigial gland secretions and other feather lipids // *Chemical Zoology / Eds. A.H. Bruch.* N.Y., San-Francisco, London: Acad. Press. P. 165–205.
- Jacob J., Ziswiler V., 1982. The uropigial gland // *Avian biology / Eds. D.S. Farner, J.B. King, K.S. Parkes.* N.Y.– London: Acad. Press. V. 6. P. 199–314.
- Kennedy R.J., 1971. Preen gland weights // *Ibis.* V. 113. P. 369–372.
- Law J.E., 1929. The function of the oil-gland // *Condor.* V. 31. P. 148–156.
- Lowe P.R., 1933. On the primitive characters of the penquins, and their bearing on the phylogeny of birds // *Proc. Zool. Soc. London.* P. 483–538.
- Lukas A.M., Stettenheim P.R., 1972. Avian anatomy. Integument // *Agric. Handb. Forest. Serv. U.S. Part. 2. Chapter 9.* Microscopic structure of skin and derivatives. N 362. P. 612–626.
- Mahoney S.A., 1984. Plumage wettability of aquatic birds // *Auk.* V. 101. V. 1. P. 181–185.
- Moilliet J.L., 1963. Water proofing and water repellency. Amsterdam, London, N.Y.: Elsevier. P. 1–187.
- Penney R.L., 1967. Molt in the Adellie penguin // *Auk.* V. 84. N 1. P. 61–71.
- Rijke A.M., 1967. The water repellency and feather structure of cormorants, *Phalacrocoracidae* // *Ostrich.* V. 38. P. 163–165. –1968. The water repellency and feather structure of cormorants, *Phalacrocoracidae* // *J. Exptl. Biol.* V. 48. P. 185–189.–1970. Wettability and phylogenetic development of feather structure in water birds // *J. Exptl. Biol.* V. 52. N 2. P. 469–479.
- Rutschke E., 1965. Beitrage zur Morphologie der Pinguinfeder // *Z. Morphol. Okol. Tierre.* Bd. 55. S. 835–858.
- Sawyer R.H., Knapp L.W., O'Quin W.M., 1986. Chapter 11. Epidermis, dermis and appendages // *Biol. Integ. / Eds. J. Bereiter-Hahn, A.G. Matoltsky, K. Sylvia Richards.* N.Y.-Tokyo, V. 2. P. 194–238.
- Stromberg M.W., Hinsman E.J., Hullinger R.L., 1990. Dermal extracellular lipid in birds // *J. Morphol.* V. 203. P. 55–68.

Институт проблем
экологии и эволюции
РАН, Москва

Поступила в редакцию
26 декабря 1994 г.

G.N. KOSTINA, V.E. SOKOLOV, E.V. ROMANENKO,
O.F. CHERNOVA, T.N. SIDOROVA, V.A. TARCHEVSKAYA

HYDROPHOBIC CAPACITY OF FEATHER ELEMENTS IN PENGUINS (AVES, SPHENISCIFORMES)

Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

S u m m a r y

Specific differences in wettability of some feather elements (barbs and barbules) are absent in penguins. Barbs are moistened better than barbules in all feather categories. Fat extraction does not affect wetting of plumage elements for all feather categories. At the same time there are differences in wettability between the respective elements of surface and inner plumage layers. The latter is moistened better. The top-most layer of the plumage is best moistened due to it is composed of closely packed barbs of contour feathers without barbules (average contact angle is 60°). Contour feather barbs are moistened and stick together resulting in formation of a tiled cover. Capillary forces draw water into the interbarb gaps thereby plugging the gaps and preventing from air coming out of the deeper plumage layers. A similar effect has been described earlier for the North Sea seal *Callorhinus ursinus* (Romanenko, Sokolov, 1987). The mechanisms, which maintain the air layer when diving, are also similar for these two animal groups that are not closely related taxonomically.