

ОСОБЕННОСТИ МИКРОСТРУКТУРЫ ПЕРВОСТЕПЕННЫХ МАХОВЫХ ПЕРЬЕВ ВРАНОВЫХ (*Corvidae*)

О. Ф. Чернова, Е. О. Фадеева

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, alekto@aha.ru

Врановые (*Corvidae*) — разнообразные по величине и облику птицы, населяющие самые различные природные зоны от арктических побережий до тропических лесов и широко освоившие антропогенные ландшафты. Учитывая большой интерес к таксономически важным элементам морфологии перьевого покрова и прежде всего тонкого строения дефинитивных перьев врановых, многие представители которых являются самолётоопасными видами, мы подробно исследовали ряд видоспецифических особенностей микроструктуры контурного пера у представителей данного таксона с применением сканирующего электронного микроскопа (SEM), что до сих пор в полной мере не проводилось.

В настоящем исследовании проведен сравнительный качественный анализ микроструктуры первостепенных маховых перьев десяти видов врановых: кукушка (*Perisoreus infaustus*), сойка (*Garrulus glandarius*), голубая сорока (*Cyanopica cyanus*), сорока (*Pica pica*), саксаульная сойка (*Podoces panderi*), кедровка (*Nucifraga caryocatactes*), галка (*Corvus monedula*), грач (*C. frugilegus*), серая ворона (*C. cornix*) и ворон (*C. corax*).

Названия видов и систематический порядок приведены по Степаняну (2003). Употребляемая терминология соответствует предложенной нами ранее (Чернова и др., 2006). Материалом для работы послужили перья, собранные Е. О. Фадеевой в ходе полевых исследований, а также любезно предоставленные В. Г. Бабенко (Московский педагогический государственный университет) и А. Б. Савинецким (ИПЭЭ РАН) из личных орнитологических коллекционных фондов.

За основу описания микроструктуры пера были взяты качественные показатели: конфигурация поперечного среза бородки I (бородки первого порядка), строение сердцевины на поперечном и продольном срезах бородки I, строение кутикулы бородки I: рельеф кутикулярной поверхности, форма и ориентация (относительно длинной оси бородки) кутикулярных клеток; форма узлов в проксимальном отделе пуховых бородок II (бородок второго порядка): характер и степень расчлененности апикальной части сегментов, форма зубцов и степень отклонения их от основной оси пуховой бородки. На уровне SEM доказаны возможности применения перечисленных качественных паттернов в целях таксономической идентификации видов, а также для осуществления биологической экспертизы (Чернова, 2005; Чернова и др., 2006, 2009; Чернова, Фадеева, 2009; Фадеева, Чернова, 2011).

Препараты бородок I и бородок II контурной и пуховой частей опахала первостепенных маховых перьев изготавливали по общепринятой, многократно апробированной методике (Чернова и др., 2006). Подготовленные препараты напыляли золотом методом ионного напыления на установке Edwards S-150A (Великобритания), просматривали и фотографировали на SEM JEOL-840A (Япония), при ускоряющем напряжении 10 кВ.

Конфигурация поперечного среза. Уплощенная форма поперечного среза нижней трети бородки I контурной части опахала пера отмечена у большинства исследованных нами видов врановых (*P. infaustus*, *C. cyanus*, *P. pica*, *C. monedula*, *C. frugilegus*, *C. corax*). Реже встречаются ланцетовидная форма (*P. panderi*, *N. caryocatactes*) и эллипсовидная — с достаточно выпуклыми центральными боковыми поверхностями (*G. glandarius*). Характерна слабая выраженность вентрального и дорсального (*G. glandarius*, *C. cyanus*, *P. panderi*, *N. caryocatactes*, *C. monedula*, *C. frugilegus*), при этом у *C. cyanus* дорсальный гребень значительно утолщен. У некоторых видов вентральный гребень хорошо выражен

и его высота превышает таковую дорсального гребня (*P. infaustus*, *P. pica*, *C. corax*), причем у *C. corax* вентральный гребень отличается значительной удлинённостью.

Строение сердцевинны бородки I. Сопоставление архитектоники сердцевинны на поперечном и продольном срезах основания бородок I исследованных видов врановых позволило выделить ряд структурных особенностей конфигурации воздухоносных сердцевинных полостей и рельефа их стенок (табл. 1). Помимо представленных в таблице признаков, существенным дополнением к комплексной характеристике сердцевинны может служить наличие или отсутствие пигментных гранул на перегородках сердцевинных полостей. Не обнаружены пигментные гранулы на стенках полостей у *C. cyanus*, *P. pica* и *P. panderi*, хотя у последнего вида пигментные гранулы отсутствуют только в полостях бородок I участка опахала пера белого цвета. У *G. glandarius* пигментные гранулы отсутствуют в сердцевинных полостях только на поперечном срезе бородки. Редкие вкрапления пигментных гранул наблюдаются в полостях сердцевинны на поперечном и продольном срезах у *C. monedula* и *P. infaustus* (очень редкие вкрапления). У *G. glandarius* на продольном срезе встречаются лишь единичные вкрапления пигментных гранул. У *N. caryocatactes* редкие гранулы пигмента равномерно распределены на перегородках полостей, что видно на поперечном и продольном срезах. Многочисленны и равномерно распределены пигментные гранулы у *P. panderi* и *C. corax* (на поперечном и продольном срезах).

Структура кутикулярной поверхности бородки I отчетливо различима на латеральных сторонах дорсального и вентрального гребней, но поскольку орнамент кутикулярной поверхности значительно меняется в разных участках бородки, для сравнительного анализа разных видов птиц, нами выбран конкретный участок кутикулярной поверхности, а именно основание бородки I.

Практически у всех исследованных нами видов врановых, за исключением *P. panderi*, края кутикулярных клеток утолщенные и валиковидные вследствие чего границы между клетками хорошо различимы. Особенно высокие края клеток у *P. infaustus*, *G. glandarius*, *C. cornix* и *C. corax*, а у *C. monedula* имеется характерный бортик по периферии клетки. Клетки у большинства видов четко выраженной пяти-, шестиугольной формы (*C. cyanus*, *P. panderi*, *C. monedula*, *C. frugilegus*, *C. cornix*, *C. corax*) или четырех–шести угольной формы (*P. infaustus*, *G. glandarius*). Поверхность клеток кутикулы у одних видов имеет сглаженный волокнистый рельеф (*P. pica*, *P. panderi*, *C. monedula*, *C. frugilegus*, *C. corax*), у других — ворсистый. Последний образован совокупностью волокон и низких игольчатых выростов кутикулы: редкие или единичные выросты (*P. infaustus*, *N. caryocatactes*, *C. cornix*), отдельные скопления выростов (*C. cyanus*), многочисленные кутикулярные выросты, равномерно покрывающие поверхность клеток *G. glandarius*.

Структура пуховых бородок. Выявленные нами основные качественные характеристики микроструктуры пуховых бородок II контурных перьев врановых представлены в таблице 2. В целом, структура пуховых бородок II у исследованных нами видов врановых достаточно обычна для птиц: бородки имеют расширенное основание, состоящее из одной базальной клетки и сегментированный отдел — перышко, сформированный чередующимися узлами и междуузлиями. При этом хорошо выражены удлиненная ремневидная форма базальной клетки, фибриллярная исчерченность кутикулы, относительное расширение и конфигурация узлов. Однако имеется ряд видоспецифических черт. Так, выросты, характерные для базальных клеток пуховых бородок покровных перьев большинства исследованных видов врановых, достаточно редко встречаются у других видов птиц и обнаружены нами лишь у представителей дятловых (*Picidae*, *Piciformes*) и удодовых (*Upupidae*, *Upupiformes*) (Чернова и др., 2009; Фадеева, Чернова, 2011).

Анализ полученных нами данных о тонком строении пера врановых свидетельствует, что в целом, разнообразие архитектоники пера у них невелико. Однако выявленные характеристики достаточно информативны в аспекте таксономической диагностики. Так, сама конфигурация бородки I специфична на уровне не только семейства, но и вида, и, безусловно, имеет диагностическое значение. К тому же, представление о ней можно легко составить по конфигурации поперечного среза основания бородки I. Информативно строение кутикулы бородок I и, прежде всего, орнамент поверхности кутикулы: форма и рельеф ее клеток. Диагностическим признаком может служить и архитектоника сердцевины, о которой можно судить, сопоставив форму полостей и перегородок на поперечном и продольном срезах бородки I, например, четкие видовые различия в конфигурации воздухоносных полостей. В структуре бородок II пуховой части контурного пера диагностическими признаками являются, прежде всего, конфигурация апикального края сегмента, а также специальные выросты базальной клетки.

Полученные нами результаты свидетельствуют, что сравнительный анализ тонкого строения определенного набора компартментов дефинитивных перьев врановых существенно расширяет потенциальные возможности диагностики пера для целей биологической экспертизы. Предложенный подход сравнительного электронно-микроскопического исследования особенностей микроструктуры контурного пера позволяет не только эффективно диагностировать виды по перьям и их фрагментам, но и выявлять в будущем специфические черты, на формирование которых оказал влияние комплекс эколого-морфологических адаптаций компенсаторного типа.

Таблица 1. Основные качественные характеристики микроструктуры сердцевинного слоя основания бородок первого порядка первостепенных маховых перьев врановых (*Corvidae*)

Признак	Вид									
	<i>Perisoreus infaustus</i>	<i>Garrulus glandarius</i>	<i>Cyanopica cyanus</i>	<i>Pica pica</i>	<i>Podoces panderi</i>	<i>Nucifraga caryocatactes</i>	<i>Corvus monedula</i>	<i>C. frugilegus</i>	<i>C. cornix</i>	<i>C. corax</i>
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Конфигурация поперечного среза бородки	Латерально уплощенная	Эллипсоидная с выпуклыми боковыми сторонами	Латерально уплощенная		Ланцетовидная		Латерально уплощенная			
Вентральный и дорсальный гребни	Хорошо развиты, вентральный гребень выше дорсального	Слабо развиты		Хорошо развиты, вентральный гребень выше дорсального	Слабо развиты				Хорошо развиты, вентральный гребень выше дорсального и значительно удлинен	
Число поперечных рядов полостей	1–3	2	1–2			2–3	1–2	1	1–2	1–3
Конфигурация полигональных полостей сердцевины: продольный срез бородки	Пяти–шестиугольная, округлая	Пяти–шестиугольная, округлые, уплощенная	Пятиугольная, округлая	Четырехугольная, округлая	Четырех–пятиугольная, округлая, уплощенная	Пятиугольная, округлая	Прямоугольная со сглаженными углами	Четырехугольная, уплощенная	Пятиугольная, округлая	

Признак	Вид									
	<i>Perisoreus infaustus</i>	<i>Garrulus glandarius</i>	<i>Cyanopica cyanus</i>	<i>Pica pica</i>	<i>Podoces panderi</i>	<i>Nucifraga caryocatactes</i>	<i>Corvus monedula</i>	<i>C. frugilegus</i>	<i>C. cornix</i>	<i>C. corax</i>
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Конфигурация полигональных полостей сердцевины: продольный срез бородки; поперечный срез бородки	Четырехугольная	Пятиугольная	Четырехугольная		Овальная	Пятиугольная	Овальная	Четырехугольная		
Рельеф поверхности перегородок между полостями	Имеются многочисленные мелкие перфорации									
	Крупно-складчатый, крупно-волнистый		Слабоволнистый				Крупно-складчатый, слабоволнистый	Крупно-складчатый, крупно-волнистый	Слабоволнистый	
Роговой каркас полостей: поперечный срез бородки	Отсутствует		Неравномерный	Редкий	Неравномерный	Отсутствует	Редкий		Единичные нити	
Роговой каркас полостей: продольный срез бородки	Редкий	Кружевное сплетение	Редкий			То же	Обильный		Редкий	

Таблица 2. Основные качественные характеристики микроструктуры пуховых бородок второго порядка контурных перьев врановых (*Corvidae*)

Признак	Вид									
	<i>Perisoreus infaustus</i>	<i>Garrulus glandarius</i>	<i>Cyanopica cyanus</i>	<i>Pica pica</i>	<i>Podoces panderi</i>	<i>Nucifraga caryocatactes</i>	<i>Corvus monedula</i>	<i>C. frugilegus</i>	<i>C. cornix</i>	<i>C. corax</i>
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Ремневидная базальная клетка	Имеется									
Число выростов на базальной клетке	Отсутствуют	2	1	1	2	Отсутствуют	1	Отсутствуют	1	
Фибриллярная исчерченность перышка	Рельефная		Сильно сглаженная	Сглаженная	Сильно сглаженная				Сглаженная	
Конфигурация узла	Бокаловидный	Не расширенный, плавно переходит в междоузлие			Бокаловидный, чашевидный	Не расширенный, плавно переходит в междоузлие				
Число зубцов на апикальном крае узла	4	5–6	4	4–5	5–6	4	4–5	4	4	4
Форма зубца	Заостренная коническая	Игловидная	Укороченная шиповидная	Заостренная коническая		Заостренная коническая	Незаостренная коническая	Заостренная коническая	Незаостренная коническая	
Величина угла отклонения зубца от бороздки, в градусах	30	Плотно прилегают			30	Плотно прилегают	30	30	45	