БИОЛОГИЯ

Е.О. Фадеева,
В.Г. Бабенко

Особенности микроструктуры дефинитивного контурного пера четырех видов врановых (Corvidae)

Проведено сравнительное электронно-микроскопическое исследование тонкого строения дефинитивного контурного пера врановых с использованием сканирующего электронного микроскопа. Представленные оригинальные результаты изучения микроструктуры пера голубой сороки (C*yanopica cyanus*) саксаульной сойки (*Podoces panderi*), клушицы (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) и черной вороны (*Corvus corone*) позволяют сделать вывод о том, что у каждого из исследованных видов врановых наряду с традиционными элементами архитектоники контурного пера имеется ряд видоспецифических микроструктурных характеристик, имеющих важное таксономическое значение.

Ключевые слова: врановые; электронно-микроскопическое исследование; дефинитивное контурное перо; микроструктура пера.

Врановые (Corvidae) — разнообразные по величине и облику птицы, населяющие самые различные природные зоны, — от арктических побережий до тропических лесов, — широко освоившие антропогенные ландшафты.

Разнообразие, повсеместное распространение врановых птиц, формирование у них целого ряда уникальных эколого-поведенческих адаптаций к изменившимся условиям существования закономерно обусловили широко развернувшееся несколько десятилетий назад изучение экологии, фауны и населения врановых. Появился ряд фундаментальных работ, посвященных экологии врановых птиц в антропогенных ландшафтах. При этом практически неизученным остается строение микроструктуры перьев врановых, несмотря на то, что исследование в данном направлении позволяет не только

эффективно диагностировать виды по перьям и их фрагментам, но и выявлять специфические элементы пера, возможно, имеющие адаптивный характер, что позволит в дальнейшем расширить представление о сложных механизмах возникновения эколого-морфологических адаптаций и внесет вклад в обоснование современной схемы морфологической радиации структуры пера.

В настоящей работе представлены результаты сравнительного электронно-микроскопического исследования тонкого строения дефинитивного контурного пера четырех видов Corvidae: голубой сороки (C*yanopica cyanus*), саксаульной сойки (*Podoces panderi*), клушицы (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) и черной вороны (*Corvus corone*), что является продолжением нашего исследования по выявлению основных видоспецифических характеристик архитектоники пера врановых [2; 3; 6].

Вышеперечисленные четыре вида врановых значительно различаются по своим эколого-биологическим характеристикам. Так, **голубая сорока** (род Голубые сороки Cyanopica) — средних размеров, заметно меньше и изящнее обыкновенной сороки. В окраске наиболее примечателен сизовато-голубой цвет длинного хвоста и крыльев (рис. 1).

Рис. 1. Голубая сорока (C*yanopica cyanus*). Фото В.Г. Бабенко

Голубая сорока — оседлая и кочующая птица. Населяет лиственные леса и кустарниковые заросли по речным долинам, редколесьям, встречается и в антропогенных мозаичных ландшафтах, включая городские парки. Полет ныряющий, с чередованием взмахов крыльев разной интенсивности.

Саксаульная сойка (род Пустынные сойки Podoces) — величиной со скворца. Это наиболее мелкий представитель врановых. Оседлая птица. В наибольшей степени приспособилась к наземному образу жизни в пустынях. Бегает очень быстро, иногда при беге помогает себе взмахами крыльев. Летает неохотно, порхающим полетом и лишь на короткие расстояния. Предпочитает держаться в грядовых и барханных песках, закрепленных кустарником.

Клушица (род Альпийские галки Pyrrhocorax) — средних размеров птица с блестящим черным оперением. Населяет горные районы. Оседлая птица. Предпочитает безлесные горы и предгорья с вертикальными скалистыми стенками. Очень хорошо летает. Способна парить и совершать сложные фигуры в воздухе.

Черная ворона (род Вороны Corvus) внешне похожа на серую ворону, но отличается от нее сплошной черной окраской оперения. Оседлая и кочующая птица. Предпочитает лесные опушки, рощи, заросли речных долин.

В настоящее время биология вышеперечисленных видов, населяющих самые различные природные зоны Евразии, достаточно подробно исследована. Тем не менее в современных работах, приводящих подробные описания отличительных морфологических признаков в строении тела и оперении данных четырех видов, абсолютно отсутствуют сведения об особенностях строения микроструктуры перьевого покрова.

Учитывая большой интерес к таксономически важным элементам морфологии перьевого покрова птиц и тонкого строения дефинитивных перьев в частности, мы подробно исследовали ряд видоспецифических особенностей микроструктуры контурного пера вышеназванных четырех видов врановых с помощью сканирующего электронного микроскопа SEM JEOL-840A (Япония), чего до сих пор в полной мере не проводилось.

Материалом для работы послужили первостепенные маховые перья взрослых особей исследуемых видов врановых из личного коллекционного фонда В.Г. Бабенко, а также собранные авторами в ходе полевых исследований на территории Иле-Алатауского государственного национального природного парка (Казахстан, Алматинская область).

Использовали наиболее информативные фрагменты пера — бородки первого порядка (далее — бородки I) и бородки второго порядка (далее — бородки II) контурной и пуховой частей опахала первостепенного махового пера. Препараты бородок были приготовлены стандартным, многократно апробированным нами методом [1–6], подробное описание которого дано нами ранее [4; 5].

Подготовленные препараты напыляли золотом методом ионного напыления в условиях вакуума на установке Edwards S-150A (Великобритания), просматривали и фотографировали с применением электронного микроскопа SEM, при ускоряющем напряжении 15 кВ.

В целом изготовлено 208 препаратов бородок контурной и пуховой частей опахала первостепенного махового пера голубой сороки, саксаульной сойки, клушицы и черной вороны, на основании которых сделано и проанализировано 805 электронных микрофотографий (электросканограмм).

Анализ полученных электросканограмм позволил подробно исследовать особенности микроструктуры контурного пера вышеуказанных четырех видов врановых и выявить ряд видоспецифических компартментов, в комплексе своем достаточно информативных с точки зрения таксономической диагностики.

За основу описания микроструктуры пера были взяты следующие качественные показатели: в контурной части опахала — конфигурация поперечного среза бородки I, 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; в пуховой части опахала пера — форма узлов в проксимальном отделе бородок II (далее — пуховые бородки): характер и степень расчлененности апикальной части сегментов, форма зубцов и степень отклонения их от основной оси пуховой бородки. Эффективность применения перечисленных качественных паттернов с использованием SEM в целях таксономической идентификации видов доказана нами в предыдущих работах [1; 4].

Форма поперечного среза. У исследуемых представителей Corvidae конфигурация поперечного среза бородки I значительно варьирует по направлению от основания бородки — места прикрепления данной бородки к стержню пера (подопахальцевая и последующая базальная части) — к ее вершине (дистальная часть).

Так, поперечный срез в основании бородки I (подопахальцевая часть) имеет очень узкую удлиненную форму за счет сильного уплощения бородки с боковых сторон; асимметричность в расположении дистального и проксимального выступов выражена незначительно; сердцевина на поперечном срезе подопахальцевой части бородки отсутствует; корковый слой, полностью заполняющий внутреннюю часть бородки, имеет однородную структуру. В базальной части бородки ширина среза несколько увеличивается, однако по-прежнему сохраняется уплощенная форма среза. Дорсальный и вентральный гребни выражены незначительно, вентральный гребень отличается слегка изогнутой серповидной формой (рис. 2). У голубой сороки дорсальный гребень значительно утолщен, что отличает ее от других исследованных нами видов врановых.

Конфигурация поперечного среза вышележащих участков бородки I (медиальная и дистальная части) претерпевает значительные изменения. Длина уменьшается, увеличивается ширина, за счет чего форма бородки I на поперечном срезе приобретает округлые очертания.

В дистальной части бородки окончательно формируется ее округлая форма на поперечном срезе (рис. 3).

Сердцевина на поперечном срезе бородки I, начиная с базальной части и на всем последующем протяжении, хорошо развита, почти полностью заполняя внутреннюю часть бородки. Лишь у саксаульной сойки сердцевина в основании базальной части (проксимальный участок) развита слабо и носит фрагментарный характер.

У всех четырех исследованных видов Corvidae сердцевина имеет ячеистую, однорядную в основании базальной части, структуру. Далее, на всем протяжении бородки, сердцевина остается однорядной у саксаульной сойки; у голубой сороки сердцевинный тяж приобретает одно-двухрядное строение; у клушицы и черной вороны — двух-трехрядную структуру.

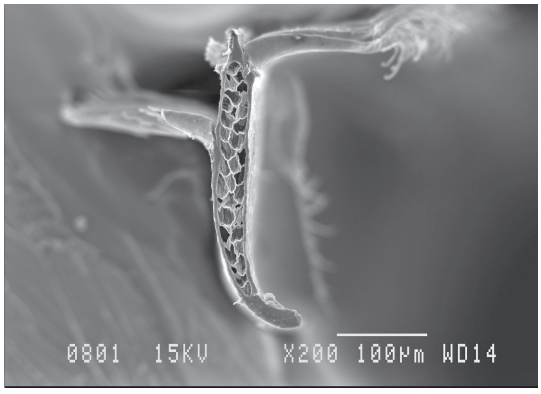

Рис. 2. Электросканограмма поперечного среза базального участка бородки первого порядка контурной части опахала первостепенного махового пера клушицы (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*). Сканирующий электронный микроскоп (JEOL-840A), ув. × 200

Рис. 3. Электросканограмма поперечного среза дистального участка бородки первого порядка контурной части опахала первостепенного махового пера голубой сороки (*Cyanopica cyanus*). Сканирующий электронный микроскоп (JEOL-840A), ув. × 1100

Форма сердцевинных полостей варьирует: от более округлых, с ровными краями стенок (у саксаульной сойки и черной вороны), до продольно вытянутых ячей, с волнистыми краями (у клушицы). У голубой сороки в структуре сердцевинного тяжа наряду с округлыми полостями отмечено наличие уплощенных сердцевинных ячей со слабоволнистыми стенками.

В каркасе воздухоносных полостей у всех четырех исследованных видов отмечены тонкие нитчатые выросты в проксимальном участке базальной части бородки, а также гранулы пигмента, в большом количестве встречающиеся практически на всем протяжении бородки I у клушицы и черной вороны, редко встречающиеся у саксаульной сойки и практически отсутствующие у голубой сороки.

Сердцевина на продольном срезе также характеризуется наличием нитей в каркасе полостей и пигментными гранулами на стенках сердцевинных полостей (за исключением голубой сороки), а также некоторым разнообразием формы сердцевинных полостей: округлые у голубой сороки, клушицы (рис. 4) и черной вороны; совокупность округлых и продолговатых, с преобладанием последних — у саксаульной сойки (рис. 5).

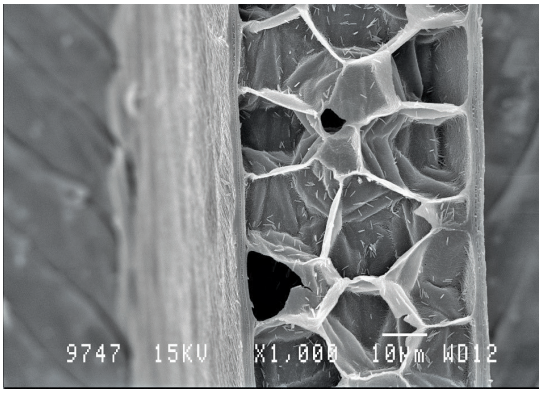

Рис. 4. Электросканограмма сердцевины на продольном срезе базальной части бородки первого порядка контурной части опахала первостепенного махового пера клушицы (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*). Сканирующий электронный микроскоп (JEOL-840A), ув. × 1000

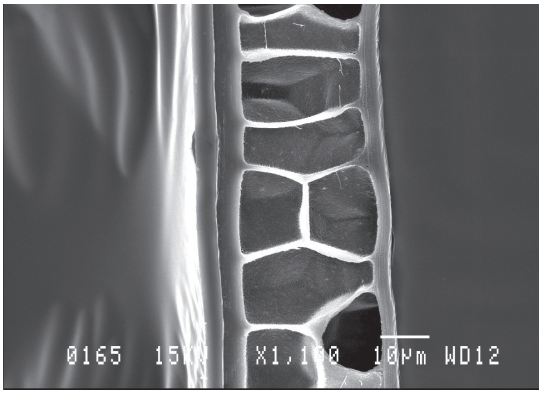

Рис. 5. Электросканограмма сердцевины на продольном срезе базальной части бородки первого порядка контурной части опахала первостепенного махового пера саксаульной сойки (*Podoces panderi*). Сканирующий электронный микроскоп (JEOL-840A), ув. × 1100

Структура кутикулярной поверхности бородки I отчетливо просматривается на всей площади обеих боковых поверхностей вентрального гребня. При этом орнамент рельефа кутикулярной поверхности претерпевает заметные изменения по направлению от основания бородки к ее вершине. Кроме того, отмечены различия в конфигурации кутикулярных клеток каждой боковой

поверхности вентрального гребня (дистальной и проксимальной). Вследствие вышеизложенного, для сравнительного анализа нами был выбран конкретный участок кутикулярной поверхности — дистальная сторона базальной части бородки I.

У большинства исследованных видов врановых клетки кутикулы округлые, четко выраженной пяти-шестиугольной формы; у голубой сороки — удлиненные. Края кутикулярных клеток утолщенные, вследствие чего границы между клетками хорошо различимы. Особенно высокие края клеток кутикулы у голубой сороки, клушицы и черной вороны (рис. 6). Поверхность клеток кутикулы у большинства исследованных видов имеет сглаженный волокнистый рельеф. При этом у клушицы и черной вороны в рельефе кутикулярной поверхности отмечено рыхлое переплетение волокон (рис. 6), у саксаульной сойки — достаточно плотное; кроме того, у саксаульной сойки на поверхности отдельных кутикулярных клеток заметны перинуклеарные области. Кутикулярная поверхность бородки I у голубой сороки отличается ворсистым рельефом, образованным совокупностью волокон и отдельными скоплениями низких игольчатых выростов кутикулы.

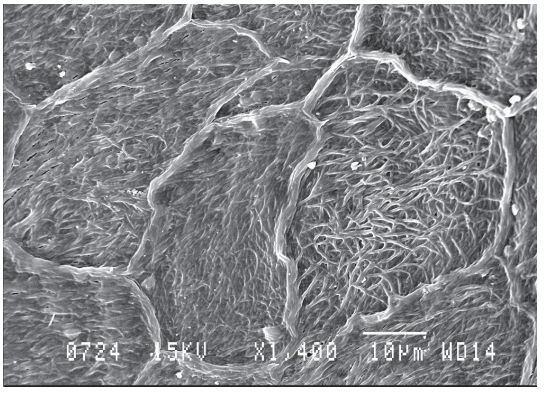

Рис. 6. Электросканограмма кутикулярной поверхности бородки первого порядка контурной части опахала первостепенного махового пера черной вороны (*Corvus corone*). Сканирующий электронный микроскоп (JEOL-840A), ув. × 1400

Структура пуховых бородок. Пуховые бородки имеют типичное для врановых строение: расширенное основание, состоящее из удлиненных, ремневидных базальных клеток и перышко — сегментированный отдел, сформированный чередующимися узлами и междоузлиями (рис. 7).

Таксономически значимой особенностью в структуре базальных клеток является наличие специфических выростов-ворсинок базальной клетки — виллисов [2; 3; 6]. У изученных нами видов врановых, за исключением саксаульной сойки, базальные клетки бородок II пуховой части первостепенных маховых перьев не содержат выростов, однако наличие виллисов отмечено в структуре базальных клеток пуховых бородок покровных перьев всех четырех исследованных видов (рис. 8).

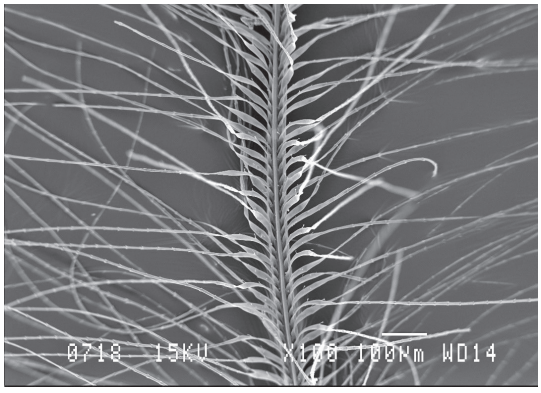

Рис. 7. Электросканограмма тонкого строения
пуховой части опахала покровного пера черной вороны (Corvus corone):
бородка первого порядка и отходящие от нее в обе стороны бородки второго порядка.
Сканирующий электронный микроскоп (JEOL-840A), ув. × 100

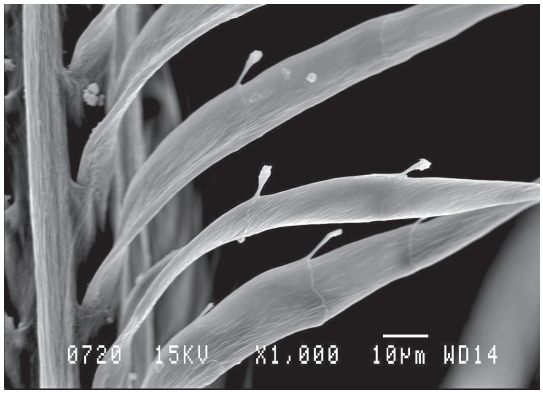

Рис. 8. Электросканограмма тонкого строения
пуховой части опахала покровного пера черной вороны (*Corvus corone*):
базальные клетки пуховой бородки и их специфические выросты — виллисы.
Сканирующий электронный микроскоп (JEOL-840A), ув. × 1000

У всех изученных видов поверхность кутикулы сегментированного отдела (узлов и междоузлий) пуховых бородок покрыта фибриллярной исчерченностью, выраженной в разной степени — неотчетливой (голубая сорока, саксаульная сойка), хорошо различимой (черная ворона), очень рельефной (клушица).

Ряд специфических характеристик выявлен при сопоставлении конфигурации узлов в проксимальном отделе пуховых бородок. У большинства видов апикальная часть сегмента почти не расширена, и междоузлие плавно переходит в узел зубчатой формы (голубая сорока, клушица и черная ворона). И только у саксаульной сойки узлы расширены и отличаются своеобразной бокаловидной формой. Кроме того, у саксаульной сойки в проксимальном отделе пуховых бородок покровных перьев также выявлена нехарактерная для врановых форма узлов — чашеобразная. У большинства видов узлы имеют четыре-пять заостренных зубцов

свободного края (голубая сорока, клушица и черная ворона) (рис. 9). Исключение составляет саксаульная сойка, имеющая пять-шесть зубцов свободного края узла в проксимальном отделе пуховых бородок.

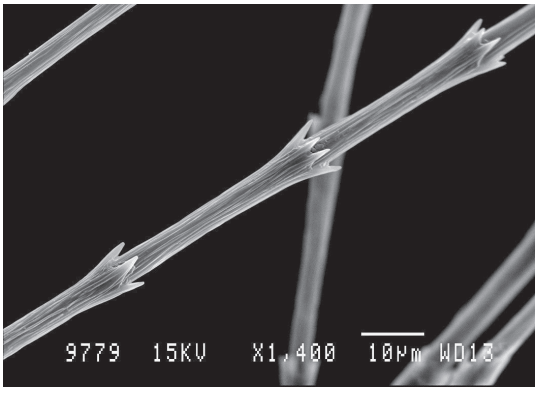

Рис. 9. Электросканограмма тонкого строения пуховой части опахала контурного пера клушицы (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*): конфигурация апикального края сегмента в проксимальном отделе пуховых бородок — узлы зубчатой формы. Сканирующий электронный микроскоп (JEOL-840A), ув. × 1400

Зубцы имеют коническую форму у большинства исследованных видов (саксаульная сойка, клушица и черная ворона), причем у саксаульной сойки короткие заостренные конические зубцы. Иная, шиповидная, форма относительно коротких зубцов отмечена у голубой сороки.

У некоторых видов зубцы незначительно отходят в стороны от продольной оси пуховых бородок (голубая сорока), но у других видов они отклоняются от оси бородки под углом 30° (саксаульная сойка, клушица и черная ворона) (рис. 9).

Таким образом, в результате проведенного нами исследования микроструктуры первостепенного махового пера голубой сороки, саксаульной сойки, клушицы и черной вороны впервые выявлены качественные паттерны, в комплексе своем достаточно информативные с точки зрения таксономической диагностики. Результаты исследования могут быть использованы для определения направленности и динамики сложной радиации морфологических и адаптационных изменений микроструктуры пера в филогенезе птиц.

Литература

1. *Бабенко В.Г., Фадеева Е.О.* Особенности тонкого строения пера курообразных (Galliformes) в контексте проблемы таксономической идентификации птиц // Вестник МГПУ. Вестник МГПУ. Серия «Естественные науки». 2015. № 1 (17). С. 40–46.

2. *Фадеева Е.О.* Особенности тонкого строения дефинитивного контурного пера врановых (Corvidae) // Экология, эволюция и систематика животных: материалы Международной научно-практической конференции. Рязань: НП «Голос губернии», 2012. С. 383–384.

3. *Фадеева Е.О.* Особенности микроструктуры первостепенного махового пера галки (Corvus monedula) // Вестник МГПУ. Серия «Естественные науки». 2015. № 1 (17). С. 47–52.

4. *Фадеева Е.О.* Диагностические возможности контурного пера птиц на основе его микроструктуры // Вестник МГПУ. Серия «Естественные науки». 2015. № 4 (20). С. 67–77.

5. *Фадеева Е.О.* Видоспецифические особенности тонкого строения дефинитивного контурного пера обыкновенной сипухи (Tyto alba Scopoli, 1769) // Вестник МГПУ. Серия «Естественные науки». 2015. № 4 (20). С. 78–84.

6. *Фадеева Е.О., Бабенко В.Г.* Архитектоника дефинитивного контурного пера Врановых (Corvidae) // Врановые птицы Северной Евразии. Омск: Полиграфический центр. 2010. С. 143–146.

Literatura

1. *Babenko V.G., Fadeeva E.O.* Osobennosti tonkogo stroeniya pera kuroobrazny'x (Galliformes) v kontekste problemy' taksonomicheskoj identifikacii pticz // Vestnik MGPU. Vestnik MGPU. Seriya «Estestvenny'e nauki». 2015. № 1 (17). S. 40–46.

2. *Fadeeva E.O.* Osobennosti tonkogo stroeniya definitivnogo konturnogo pera vranovy'x (Corvidae) // E'kologiya, e'volyuciya i sistematika zhivotny'x: materialy' Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoj konferencii. Ryazan': NP «Golos gubernii», 2012. S. 383–384.

3. *Fadeeva E.O.* Osobennosti mikrostruktury' pervostepennogo maxovogo pera galki (Corvus monedula) // Vestnik MGPU. Seriya «Estestvenny'e nauki». 2015. № 1 (17). S. 47–52.

4. *Fadeeva E.O.* Diagnosticheskie vozmozhnosti konturnogo pera pticz na osnove ego mikrostruktury' // Vestnik MGPU. Seriya «Estestvenny'e nauki». 2015. № 4 (20). S. 67–77.

5. *Fadeeva E.O.* Vidospecificheskie osobennosti tonkogo stroeniya definitivnogo konturnogo pera oby'knovennoj sipuxi (Tyto alba Scopoli, 1769) // Vestnik MGPU. Seriya «Estestvenny'e nauki». 2015. № 4 (20). S. 78–84.

6. *Fadeeva E.O., Babenko V.G.* Arxitektonika definitivnogo konturnogo pera Vranovy'x (Corvidae) // Vranovy'e pticzy' Severnoj Evrazii. Omsk: Poligraficheskij centr, 2010. S. 143–146.

E.O. Fadeeva,
V.G. Babenko

Peculiarities of Microstructure of the Definitive Contour Feather of the Four Species of Crow Family (Corvidae)

The authors conducted the comparative electron microscope research of the fine structure of the definitive contour feather of crow family (Corvidae) with the use of scanning electron microscope. Original results on the research of feather microstructure of the blue magpie (*Cyanopica cyanus*), saksaul jay (*Podoces panderi*), chough (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*), black crow (*Corvus coron*), presented by the authors, allow us to draw a conclusion that each of the studied species of crow family along with traditional elements of architectonics of contour feathers has several species-specific microstructural patterns which have the important taxonomic significance.

Keywords: crow family; electron microscopic research; definitive contour feather; feather microstructure.