

УДК 591.478.7+598.293.1

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МИКРОСТРУКТУРЫ ПОКРОВНЫХ ПЕРЬЕВ В СИСТЕМАТИКЕ САКСАУЛЬНЫХ СОЕК (Aves, Corvidae: *Podoces*, *Eupodoces*)

© 2023 г. О. Ф. Чернова*, @, В. Ю. Ильяшенко*

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

@E-mail: olga.chernova.moscow@gmail.com

Поступила в редакцию 11.08.2022 г.

После доработки 14.12.2022 г.

Принята к публикации 24.02.2023 г.

С помощью сканирующей электронной микроскопии получены новые данные о микроструктуре дефинитивных покровных перьев всех четырех видов саксаульных соек *Podoces pleskei*, *P. panderi*, *Eupodoces hendersoni* и *E. biddulphi* и восьми других видов Corvidae: *Ptilostomus afer*, *Garrulus glandarius*, *Perisoreus infaustus*, *Corvus cornix*, *Cyanopica cyana*, *Nucifraga caryocatactes*, *Pica pica* и *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. Сравнительно-морфологический анализ с привлечением ранее опубликованных данных о микроструктуре маховых перьев этих видов и покровных перьев *Corvus monedula*, *C. frugilegus*, *C. corax* выявил ряд специфических для видов саксаульных соек микроструктур пера и различия между *Podoces* и *Eupodoces*, что подтверждает их родовой статус, возможную родственную близость с *G. glandarius* и *Pt. afer*, а также сохранение анцестральных черт у *P. pleskei*.

Ключевые слова: микроструктура, покровные перья, саксаульные сойки, сканирующая электронная микроскопия, систематика

DOI: 10.31857/S1026347022600704, EDN: TPAPAK

Саксаульные сойки (*Podoces* и *Eupodoces*) – это мелкие врановые (Corvidae) четырех видов, распространенные в аридных и полуаридных пустынях Ирана, Туркмении, Узбекистана, Казахстана, Китая и Монголии. Их систематический статус выясняют на протяжении нескольких десятков лет. Саксаульных соек традиционно относили к одному роду *Podoces*, но на основании того, что у обитающих в Средней Азии саксаульных соек верхние кроющие рулевые перья удлинены и выступают за середину длины хвоста, предложено выделять два подрода (Zarudny, Loudon, 1902). Среднеазиатский подрод *Podoces* включает иранскую – *P. pleskei* Zarudny, 1896 и туркестанскую – *P. panderi* Fischer, 1821, а центрально-азиатский подрод *Eupodoces* – монгольскую – *E. hendersoni* Hume, 1871 и кашгарскую – *E. biddulphi* Hume, 1874 саксаульных соек. Хотя отмечено, что центрально-азиатские сойки отличаются от среднеазиатских наличием черного оперения на голове, темными ногами и отсутствием черного окраса на груди, большинство авторов продолжают включать все четыре вида в один род *Podoces* (del Hoyo, Collar, 2016), сближая их с лесными сойками (*Garrulus*) (Amadon, 1944). Сравнительная морфология некоторых элементов черепа, рисунка и окраса оперения в онтогенезе, формулы крыла, ареалов, местобитаний и их исторической реконструкции показывают, что предковая форма рода *Podoces* вероятно

была наиболее генерализованной, происходила от древних представителей врановых и ближе к лесным сойкам (*Garrulus*) и кушкам (*Perisoreus*), чем к представителям других сравниваемых рецентных видов Палеарктики. Наиболее анцестральными признаками обладает группа *Podoces*, а в пределах этой группы – *P. pleskei* (Козлова, 1975). Размеры соек из этих двух групп значительно различаются. Длина тела *P. pleskei* равна 24 см, масса 85–90 г, *P. pandery* соответственно 25 см и 86–96 г, а *E. hendersoni* – 28 см и 104–140 г и *E. biddulphi* – 26.7–31.2 см, масса самцов 134–141 г, а самок – 120–132 г (del Hoyo, Collar, 2016), т.е. центрально-азиатские саксаульные сойки крупнее среднеазиатских. Вышеперечисленные признаки и недавно установленные существенные различия в характере телодвижений, особенностях вокализации, конструкции гнезд, эмбриональном птерилолизе птенцов подтверждают возможность разделения саксаульных соек на более высокие таксономические ранги с выделением рода среднеазиатских (*Podoces* Fischer, 1821) и рода центрально-азиатских (*Eupodoces* Zarudny, 1896) саксаульных соек (Ильяшенко и др., 2018; Ilyashenko, 2018; Oraev *et al.*, 2019).

Изучение микроструктуры первостепенного махового пера разных видов врановых (туркестанская саксаульная сойка, кушка *Perisoreus in-*

faustus L., 1758, лесная сойка *Garrulus glandarius* L., 1758, голубая сорока *Cyanopica cyanus* Pallas, 1776, сорока *Pica pica* L., 1758, кедровка *Nucifraga caryocatactes* L., 1758, галка *Corvus monedula* L., 1758, грач *Corvus frugilegus* L., 1758, серая ворона *Corvus cornix* L., 1758 и ворон *Corvus corax* L., 1758) свидетельствует, что в целом, разнообразие микро-структуры пера этого типа у них невелико (Фадеева, Чернова, 2011; Силаева и др., 2012). Выявленные характеристики не являются уникальными и встречаются у представителей других таксонов, однако при комплексном подходе, они достаточно информативны в аспекте таксономической диагностики и биологической экспертизы. Так, сама конфигурация симметрично прикрепленных к стержню пера боронок первого порядка – *rami*, (далее – бороночки I) специфична на уровне не только семейства, но и вида, и, безусловно, имеет диагностическое значение. Информативно строение кутикулы боронок I и, прежде всего, орнамент поверхности кутикулы: форма и рельеф ее клеток, структура боронок второго порядка – *radii* (далее – бороночки II) пуховой части пера, диагностическими признаками которой являются конфигурация апикального края этого сегмента, а также специальные выросты (ворсинки) базальной клетки бороночки II.

Предложенный нами сравнительный электронно-микроскопический метод исследования особенностей микро-структуры пера позволяет не только эффективно диагностировать виды по этим перьям и их фрагментам, но и в перспективе выявлять специфические черты, на формирование которых оказал влияние комплекс эколого-морфологических адаптаций компенсаторного типа, а также эволюционная близость или разобщенность таксонов разного ранга (Чернова и др., 2006; Фадеева, Чернова, 2011). Сравнительный анализ микро-структуры покровных перьев саксаульных соек до сих пор не проводили, хотя вполне ожидаемо, что именно детали тонкого строения пера могли бы подтвердить или опровергнуть предложенное разделение саксаульных соек на два рода, определить степень усложнения микро-структуры пера у представителей разных родов, а также выявить родственные связи этих родов с другими представителями врановых.

Цель нашей работы состоит в определении родовых признаков и видовой специфики микро-структуры покровных перьев представителей двух родов саксаульных соек, и родственного отношения этих родов с другими родами врановых, с использованием как оригинальных, так и ранее опубликованных данных (Чернова, 2005; Чернова и др., 2009; Фадеева, Чернова, 2011; Силаева и др., 2012).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

С помощью сканирующей электронной микроскопии изучили в сравнительном аспекте микро-структуру покровных перьев из грудной птерилии (*pterylae pectoralis*) у всех четырех видов саксаульных соек, приняв за основу их разделение на два рода – среднеазиатский род *Podoces* (туркестанская саксаульная сойка *P. panderi panderi* и иранская саксаульная сойка *P. pleskei*), и центрально-азиатский род *Eupodoces* (монгольская саксаульная сойка *E. hendersoni* и кашгарская саксаульная сойка *E. biddulphi*). Материал получен в Научно-исследовательском зоологическом музее Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова и в Зоологическом институте РАН. Поскольку исследования микро-структуры покровных перьев у врановых ранее проводили в ограниченном объеме (Фадеева, Чернова, 2011), а имеются довольно полные сведения об их перво-степенных маховых перьях (Шарафутдинова, Валуйев, 2009; Фадеева, Чернова, 2001; Силаева и др., 2012), то для выполнения сравнительно-морфологического исследования мы не только сравнили маховые и покровные перья, но и специально изучили покровные перья из грудной птерилии некоторых других представителей семейства врановых (серая ворона, голубая сорока, лесная сойка, кедровка, кукушка, сорока, клушица и черная сорока *Ptilostomus afer* Linnaeus, 1766). Используемая терминология соответствует общепринятой (Chandler, 1916; Rutschke, 1960; Davies, 1970; Lucas, Stettenheim, 1972; Baumel, 1979; King, McLelland, 1985; Brom, 1986; Чернова и др., 2006; Dove, Koch, 2010). Внешний вид перьев соек получен с помощью сканирующего устройства EPSON PERFECTION 2580 PHOTO с разрешением 300 dpi.

Электроннограммы боронок I и боронок II получены в сканирующем электронном микроскопе JSM 840A (“Jeol”, Япония). Предварительная подготовка препаратов заключалась в очистке перьев в мягком шампуне, обезжиривании и обезвоживании в проводке через спирты с повышающейся концентрацией, приклеивании на специальный столик бесцветным лаком, напылении образцов золотом на установке Edwards S-150A (“Edwards”, Великобритания). Полученные электроннограммы скомпонованы в порядке, указанном в подписях: (1) поперечный срез проксимальной части бороночки I с различимыми дорсальным (*crista dorsalis*) и вентральным (*crista ventralis*) гребнями, сердцевинной и базальной клеткой бороночки II; (2) продольный срез бороночки I для изучения степени развития и строения сердцевинной; (3) орнамент кутикулы бороночки I в месте отхождения пуховых боронок II; (4) узлы и междоузлия бороночки II в ее срединной части. Участки перьев, выбранные для сканирующей электронной микроскопии соответствуют наиболее информатив-

ным в плане таксономической диагностики (Чернова и др., 2006; Силаева и др., 2012). Электронограммы масштабированы и отредактированы с помощью компьютерной программы Adobe Photoshop Elements 11 (США), но изменения касались лишь масштаба, яркости и контраста изображений. Измерения микроструктур пера проводили, используя компьютерную программу TЕСCAN ATLAS (Чехия). За основу описания микроструктуры пера взяты качественные показатели: (1) конфигурация поперечного среза бородки I; (2) строение сердцевинки на поперечном и продольном срезах бородки I; (3) строение кутикулы бородки I: рельеф поверхности кутикулы и конфигурация и ориентация (относительно длинной оси бородки) ее чешуек; (4) конфигурация и распределение узлов в срединном отделе пуховых бородок II; (5) характер и степень разделения апикальной части сегментов пуховой бородки II, форма зубцов узлов и степень отклонения их от основной оси бородки II. Для количественных показателей измерили и вычислили следующие параметры пера и его элементов: (1) площадь опахала (у соек); (2) площадь поперечника бородки I; (3) площадь дорсального и вентрального гребней бородки I; (4) размеры базальной клетки бородки II; (5) толщина сердцевинки относительно толщины бородки I; (6) длина, ширина и площадь узлов, длина и ширина междоузлий бородки II. Измерения выполняли в программе ATLAS (Tescan, Чехия). Число измерений каждого параметра равно пяти ($n = 5$). Полученные данные статистически обработаны в программе STATISTICA 10 (USA). Всего изучено тринадцать покровных перьев, по одному покровному перу из грудной птерилии у четырех видов саксаульных соек и девяти видов других врановых (по одной взрослой особи каждого вида).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Опахало покровного пера из грудной птерилии. У всех изученных видов *Podoces* и *Eupodoces* опахало (*vexillum*) покровного пера неплотное, рассученное и двуцветное – светлая верхняя половина пера и темная нижняя половина развиты сходно (табл. 1). Оттенок светлой части опахала изменяется от практически белого у *P. panderi* до желтоватого у *E. biddulphi*, светло-желтого у *P. pleskei* и *E. hendersoni* (рис. 1). Светлая часть занимает примерно половину или немного больше площади опахала (табл. 1). Наиболее хорошо представлена светлая часть опахала у *P. pleskei* и *E. hendersoni*. Расположение и размеры светлого участка опахала меняются от полного отсутствия (у двух видов) до наличия в верхней части опахала (у большинства видов) или в нижней части опахала (один вид) (табл. 1). Особенности строения имеет мелкое овальное светлое пятно на апикальной части опахала у *N. caryocatactes*. По степени развития до-

полнительного пера (*hypopenna*) сойки разделяются на две группы, и это может служить родовым признаком: у *Eupodoces* проксимальные бородки I опахала многочисленны и очень длинные, а у *Podoces* они развиты слабо (рис. 1) Площадь опахала максимальна у *E. hendersoni*, у которой покровные перья в 2.0–2.8 раза крупнее, чем у других видов (табл. 1). Так, ранжирование этих видов по размерам и массе тела выглядит следующим образом: *E. hendersoni* → *E. biddulphi* → *P. panderi* → *P. pleskei*, чему вполне соответствует уменьшение площади опахала в этом ряду. Соответственно площадь опахала пера *E. hendersoni* статистически достоверно больше, чем у других видов ($p < 0.1$). Из остальных видов достоверны различия между *P. pleskei* и *E. biddulphi* ($p < 0.001$). У *P. pleskei* опахало пера наименьшее, как и размеры этого вида. У других изученных представителей врановых площадь опахала покровных перьев сильно варьирует, однако не превышает 825 мм², наиболее мелкое перо у *Pt. afer* (табл. 1). Площадь поперечника бородки I также сильно изменяется у разных видов и максимальных значений достигает у *P. pyrrhocorax* и *C. cornix*. По этому показателю сходство с саксаульными сойками демонстрируют *G. glandarius*, *P. pica* и *Pt. afer*.

Конфигурация бородки I. Конфигурация бородки I покровных перьев, судя по форме поперечника в ее проксимальной части, сходна у всех видов *Podoces* и *Eupodoces* (рис. 2а). Она незначительно уплощенная, эллипсоидная, с хорошо различимыми гребнями, тянущимися по дорсальной и вентральной сторонам бородки I. Дорсальный гребень бородки I у *E. biddulphi* и *P. pleskei* развит лучше, чем вентральный, у *E. hendersoni* и *P. panderi* площадь гребней на поперечном срезе почти равна (табл. 1, рис. 2а), а максимальна у *P. pleskei*, за счет чего площадь поперечника бородки I наибольшая среди сравниваемых видов, и также отражает видовую специфику, т.е. этот вид обладает наиболее крупной бородкой с высоким гребнем, тянущимся по ее дорсальной стороне. Микроструктура покровных и маховых перьев у других изученных нами видов Corvidae имеет ряд общих черт с *Podoces* и *Eupodoces*. Конфигурация бородки I имеет незначительные топографические различия у одних видов, слабо различается у маховых и покровных перьев, но значительно отличается у других видов. Для большинства видов характерна уплощенная эллипсоидная форма бородки I маховых и покровных перьев с незначительно увеличенным дорсальным гребнем или с невыраженными гребнями, однако у *C. corax* бородка I махового пера с сильным латеральным уплощением и высоким изогнутым вентральным гребнем, т.е. сильно специализирована (Фадеева, Чернова, 2011). Бородка I покровного пера также вытянута, и вентральный гребень выше дорсального. По конфигурации бородки I покровного пера,

Таблица 1. Основные промеры структур покровных перьев из грудной птерилии у изученных видов врановых ($n = 1-5$, $M \pm m$)*

| Вид | Площадь | | | | | | светлой части опахала, % площади всего опахала | поперечник | сердцевина | | дорсальный гребень | вентральный гребень |
|-------------------------|--------------------------|---|---------------|------|--------------|-----------------------|--|----------------|------------------|------|--------------------|---------------------|
| | опахала, мм ² | поперечного среза бородки I, мкм ² | | | | % площади поперечника | | | мкм ² | % | | |
| | | поперечный срез бородки I, мкм ² | | | | | | | | | | |
| <i>P. pleskei</i> | 398.0 ± 4.1 | 828.3 | 355.9 | 42.9 | 186.3 | 105.8 | 59.3 | 828.3 | 355.9 | 42.9 | 186.3 | 105.8 |
| <i>P. panderi</i> | 452.0 ± 211 | 519.5 | 236.6 | 45.5 | 59.4 | 56.54 | 46.9 | 519.5 | 236.6 | 45.5 | 59.4 | 56.54 |
| <i>E. hendersoni</i> | 1130.0 ± 494.3 | 650.8 | 308.9 | 47.5 | 73.3 | 74.2 | 61.7 | 650.8 | 308.9 | 47.5 | 73.3 | 74.2 |
| <i>E. biddulphi</i> | 598.0 ± 6.3 | 528.5 | 99.0 | 18.7 | 176.6 | 123.2 | 54.7 | 528.5 | 99.0 | 18.7 | 176.6 | 123.2 |
| <i>G. glandarius</i> | 657.9 | 686.5 ± 95.8 | 300.6 ± 102.9 | 43.7 | 118.1 ± 4.5 | 141.2 ± 35.5 | 27.1 | 686.5 ± 95.8 | 300.6 ± 102.9 | 43.7 | 118.1 ± 4.5 | 141.2 ± 35.5 |
| <i>P. infaustus</i> | 501.3 | 363.1 | 141.3 | 38.9 | 66.6 | 58.4 | 35.0 | 363.1 | 141.3 | 38.9 | 66.6 | 58.4 |
| <i>C. cyana</i> | 809.4 | 318.7 | 71.0 | 74.1 | 74.1 | 40.4 | 88.9 | 318.7 | 71.0 | 74.1 | 74.1 | 40.4 |
| <i>N. caryocatactes</i> | 488.2 | 346.2 | 78.3 | 22.6 | 67.5 | 62.8 | 8.0 | 346.2 | 78.3 | 22.6 | 67.5 | 62.8 |
| <i>P. pyrrhonorax</i> | 825.3 | 2898.2 ± 244.5 | 1409 ± 0.3 | 48.6 | 378.3 ± 45.4 | 350.9 ± 62.8 | Отсутствует | 2898.2 ± 244.5 | 1409 ± 0.3 | 48.6 | 378.3 ± 45.4 | 350.9 ± 62.8 |
| <i>C. comix</i> | 571.6 | 2530.2 | 1086.9 | 42.9 | 220.8 | 484.9 | 51.8** | 2530.2 | 1086.9 | 42.9 | 220.8 | 484.9 |
| <i>P. pica</i> | 785.2 | 741.2 ± 38.3 | 275.7 ± 40.3 | 37.0 | 104.5 ± 2.8 | 177.6 | 40.6 | 741.2 ± 38.3 | 275.7 ± 40.3 | 37.0 | 104.5 ± 2.8 | 177.6 |
| <i>Pt. afer</i> | 268.6 | 795.6 ± 193.1 | 279. ± 101 | 35.2 | 137.3 ± 27.9 | 88.2 ± 29.4 | Отсутствует | 795.6 ± 193.1 | 279. ± 101 | 35.2 | 137.3 ± 27.9 | 88.2 ± 29.4 |

Примечание. * $M \pm m$ – средняя арифметическая с ошибкой средней арифметической, ** – светлый окрас нижней части опахала.

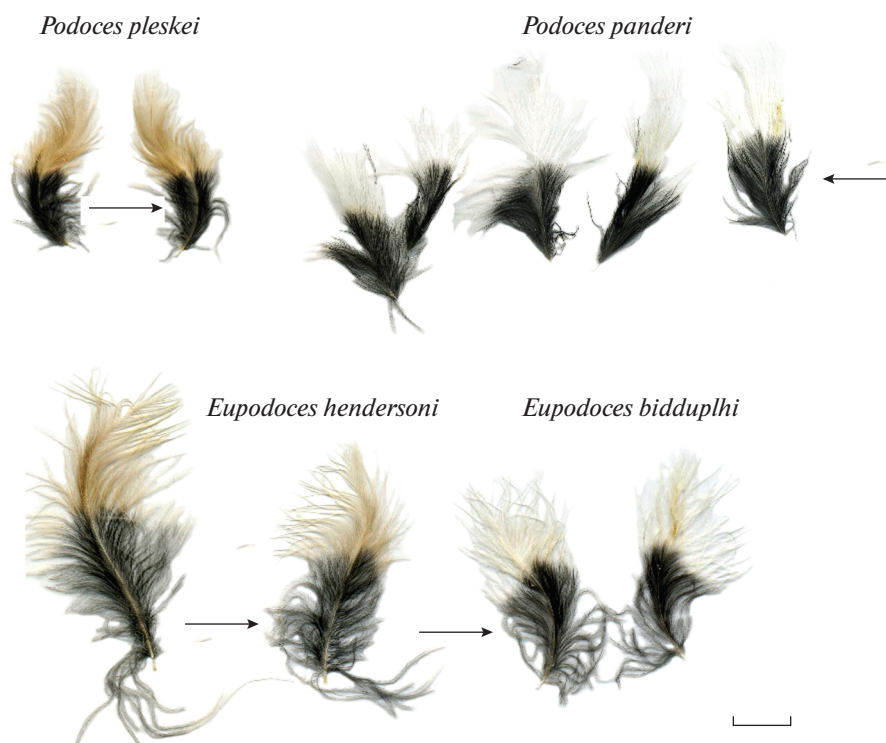


Рис. 1. Покровные перья из грудной птерилии саксаульных соек *Podoces* и *Eupodoces*. Места взятия проб для сканирующей электронной микроскопии указаны стрелками. Сканированное изображение. Масштаб 1 см.

изученные виды можно разделить на две группы (рис. 3, 4, 5): (1) уплощенная эллипсоидная конфигурация поперечника бородки I у *G. glandarius*, *C. cyana*, *P. pyrrhonorax*, *P. pica* и *Pt. afer* сходна с таковой у *Podoces* и *Eupodoces*; (2) у *P. infaustus*, *N. caryocatactes* и *C. cornix* бородка I имеет поперечный слабо- или сильно выраженный S-образный изгиб в верхней трети на уровне отхождения бородок II, что свидетельствует о присутствии неглубоких продольных бороздок в этом месте. У покровных перьев изученных нами врановых по середине дорсальной и вентральной сторон нижней трети бородки I проходит по одному гребню, которые обычно незначительно приподняты над поверхностью бородки, причем они могут иметь как сходную высоту и площадь, так и различаться (табл. 1). Например, вентральной гребень выше и больше дорсального у *C. cornix*, *P. infaustus*, *P. pica*. У *P. pyrrhonorax* гребни развиты сходно, а у *G. glandarius* и *Pt. afer*, как и у *Podoces* и *E. biddulphi*, — более высокий дорсальный гребень. Таким образом, конфигурация бородки I покровных перьев наиболее сходна у *Podoces* и *E. biddulphi* с таковой у *G. glandarius* и *Pt. afer*.

Архитектоника сердцевин бородки I. Степень развития сердцевин, размеры и компоновка составляющих ее полостей и перегородок различны у разных видов *Podoces* и *Eupodoces*, а у *E. hendersoni* и полости заметно крупнее (площадь сердце-

винных полостей на продольном срезе бородки I составляет 130.1 ± 16.5 мкм² против 91.2 ± 6.5 – 57.7 ± 15.6 мкм² у других видов); у *E. biddulphi* сердцевина развита очень слабо (табл. 1, рис. 2б). Очевидно, что степень развития сердцевин и размеры ее полостей специфичны для вида. На продольных срезах сердцевина одно-двухрядная, состоит из полиморфных прямоугольных полостей разного размера. На поперечных срезах в сердцевинном тяже уменьшаются от трех (*Eupodoces*) до четырех (*Podoces*) сердцевинных полостей. Перегородки полостей покрыты мелкими перфорациями и имеют многочисленные волосовидные роговые выросты, а пигментные гранулы не обнаружены (рис. 2а). У других врановых сердцевина двух основных типов: двух-трехрядная ячеистая-сотовая (*G. glandarius*, *P. infaustus*, *C. cornix*, *Pt. afer*) и двухрядная лестничная (*P. pica*, *P. pyrrhonorax*, *C. cyana*, *N. caryocatactes*) (рис. 3, 4, 5). На продольных срезах первая состоит из расположенных тремя поперечными рядами пяти-шестиугольных полостей более-менее одинаковых размеров; вторая — из продольно вытянутых одной-двух полиморфных полостей, лежащих поперек стержня бородки I. По компоновке ячеек сердцевина бородки *P. pyrrhonorax* наиболее похожа на сердцевину *Eupodoces* (рис. 2б, 4). На поперечных срезах число рядов ячеек изменяется от двух (*P. pica*) до одиннадцати (*C. cornix*), а у *G. glandarius* и *Pt. afer* вполне сходно

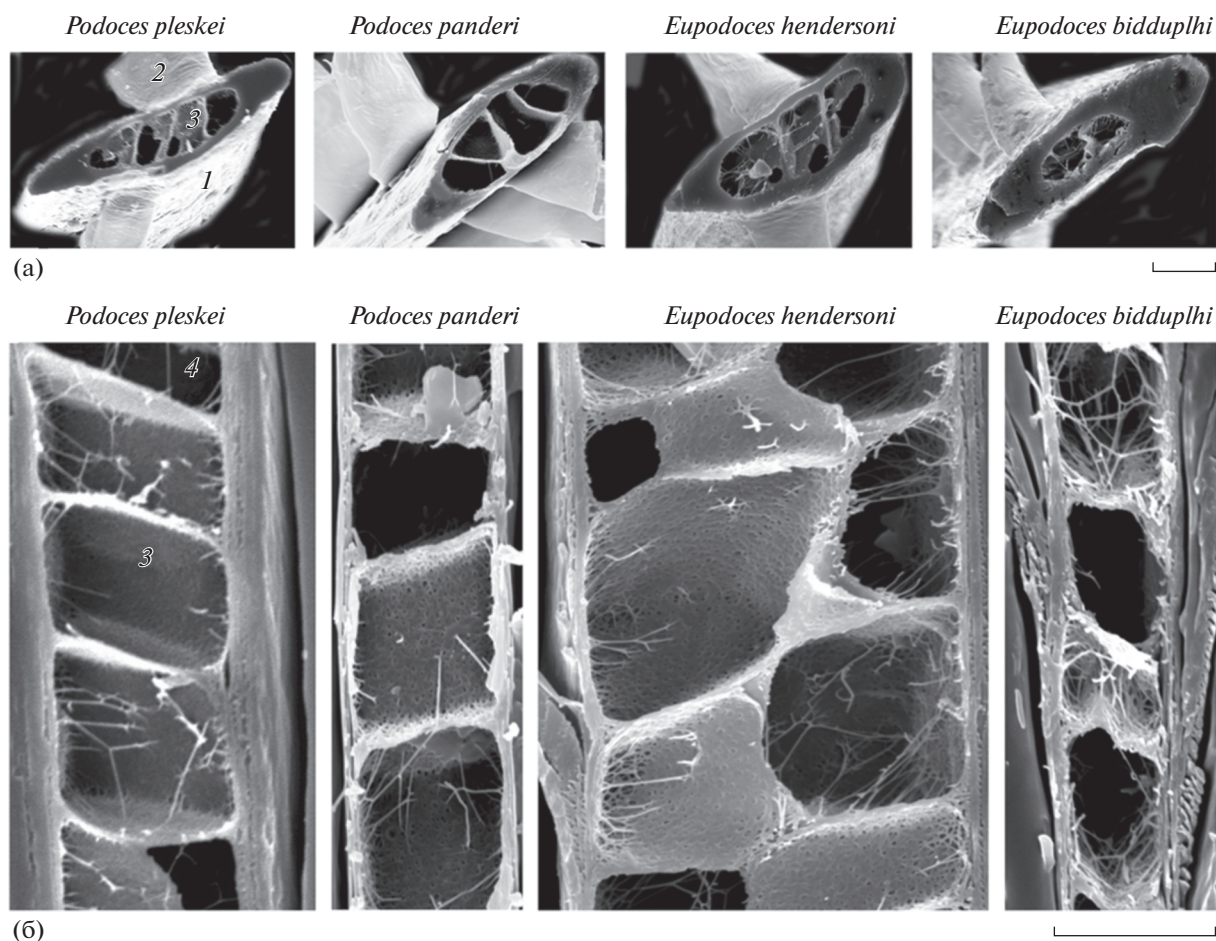


Рис. 2. Микроструктура боронок I покровных перьев из грудной птерилии саксаульных соек *Podoces* и *Eupodoces*. а – поперечные срезы боронок I; б – продольные срезы боронок I. 1 – боронок I, 2 – боронок II, 3 – стенка сердцевинной полости (“клетки”), 4 – полость сердцевинной клетки. Данные сканирующей электронной микроскопии. Масштаб 10 мкм.

с количеством ячеек у *Podoces* и *Eupodoces* (рис. 2а, 3, 4, 5). Перегородки между полостями неравномерной толщины, волнистые и тонкие, с многочисленными перфорациями и складками, а также с палочковидными пигментными гранулами и немногочисленными тонкими роговыми выростами. У покровных перьев грудной птерилии *Podoces* и *Eupodoces*, в отличие от маховых перьев других видов, пигментация крайне слаба, и пигментные гранулы в сердцевине единичны, что также характерно для покровных перьев *G. glandarius* и *P. infaustus*. Таким образом, у разных видов врановых в бородке I маховых и покровных перьев степень развития сердцевинной полости примерно одинакова, площадь ее тяжа занимает чуть меньше половины площади бородки (исключение – слабое развитие сердцевинной полости у *E. biddulphi*). Разнообразие конфигурации сердцевинных полостей и их компоновки невелико, что подтверждает общую закономерность процессов ороговения, проходящих в развивающемся перье, сопровождающихся выпадением

перинуклеарных участков и образованием многочисленных перфораций (Фадеева, Чернова, 2011).

Орнамент кутикулы боронок I. Кутикула боронок I покровного пера состоит из веретеновидных слабо извитых продольных жгутов, и роговые чешуйки здесь не обнаружены у *Podoces* и *E. biddulphi*, но у *E. hendersoni* в основаниях боронок II они различимы (рис. 6а, 6б). Чешуйки вытянуты вдоль боронок, имеют неправильную форму и волнистый апикальный край. Их поверхность образована хаотично переплетающимися довольно тонкими роговыми жгутами. У *E. hendersoni* высота такой чешуйки достигает 28.3 мкм, а максимальная ширина – 9.19 мкм. Площадь чешуйки составляет 210.99 мкм². Таким образом, чешуйки кутикулы специфичны для *E. hendersoni*. В отличие от маховых перьев врановых (Фадеева, Чернова, 2011) у покровных перьев других изученных видов, как и у *Podoces* и *Eupodoces*, в основании боронок I в месте отхождения пуховых боронок II чешуйки кутикулы не различимы или единичны, и не имеют

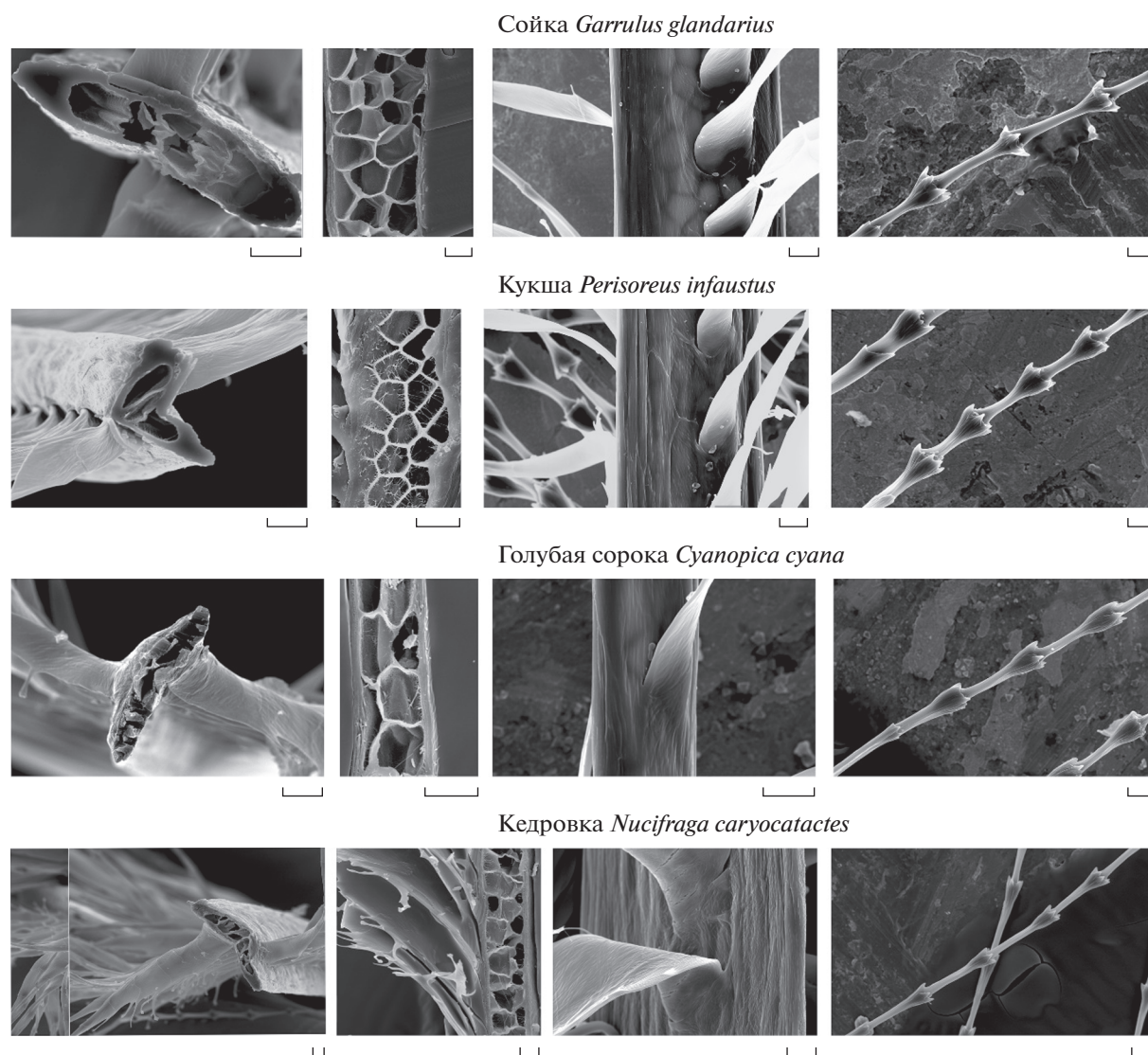


Рис. 3. Микроструктура боронок покровных перьев из грудной птерилии четырех видов врановых (Corvidae). Слева направо: поперечный срез боронок I; сердцевина на продольном срезе; кутикула боронок I и базальные клетки боронок II; узлы и междоузлия боронок II. Данные сканирующей электронной микроскопии. Масштаб 10 мкм.

четких границ (*C. cornix*, *P. pica*, *P. infaustus*) (рис. 4). Сама кутикула фибриллярная, состоит из продольно вытянутых роговых жгутов разной толщины, иногда связанными поперечными жгутами (*P. infaustus*, *Pt. afer*) (рис. 3, 5) или образующими ромбовидное переплетение (*P. pyrrhocorax*) (рис. 4). У маховых перьев, в отличие от покровных, кутикула хорошо выражена, мозаична, так как чешуйки располагаются встык (Фадеева, Чернова, 2011). Форма и ориентация (относительно продольной оси боронок I) чешуек махового пера сильно варьирует у разных видов. У *P. panderi* чешуйки имеют довольно редко встречающуюся округлую форму (обычно пяти-, шестиугольная), что сходно с таковой у чешуек *P. infaustus*. Отметим, что у всех исследованных видов, за исключением *P. panderi*, края

чешуек кутикулы махового пера утолщенные и напоминают валики, вследствие чего границы между клетками хорошо различимы (Фадеева, Чернова, 2011). Особенно отчетливо заметны валики у чешуек махового пера у *P. infaustus*, *G. glandarius*, *C. cornix* и *C. corax*, а у *C. monedula* имеется очень характерный валик по периферии клетки (Фадеева, Чернова, 2011). Отсутствие мозаичной кутикулы у покровного пера *P. panderi* свидетельствует в пользу возможно менее эволюционно продвинутого статуса этого вида, а наличие их у махового пера сближает этот вид с *P. infaustus*. Очевидно, что общая структура кутикулы покровного пера у всех видов и в обеих категориях перьев (покровных и маховых) сходна у всех врановых. Кутикула представляет собой фибриллярную структуру, состоит из изви-

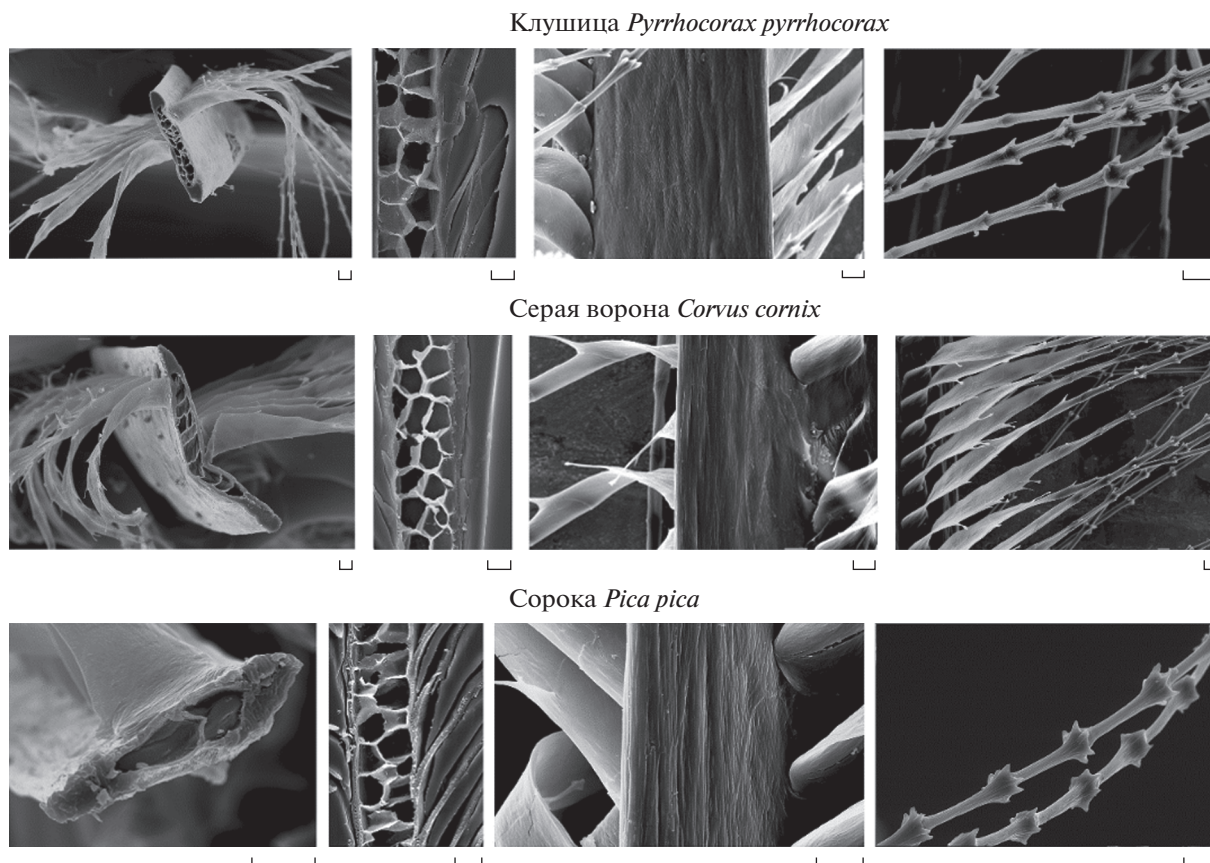


Рис. 4. Микроструктура боронок покровных перьев из грудной птерилии трех видов врановых (Corvidae). Слева направо: поперечный срез бородки I; сердцевина на продольном срезе; кутикула бородки I и базальные клетки боронок II; узлы и междоузлия боронок II. Данные сканирующей электронной микроскопии. Масштаб 10 мкм.

тых роговых тяжей разной толщины, тянущихся вдоль бородки I и иногда образующих ромбовидное переплетение и короткие выросты либо имеет чешуйчатое строение и мозаичный орнамент.

Строение базальной клетки пуховой бородки II и ее ворсинок. У покровных перьев *Podoces* и *Eupodoces* базальная клетка бородки II крупная, ремневидная, имеет два поворота оси на 180° , один в нижней трети проксимальной части и второй — перед переходом в перышко (*pennulum*), состоит из четырех кольцевидных чешуек кутикулы, размеры которых значительно увеличиваются от основания до места перехода в перышко (рис. 6в, 6г). У *E. biddulphi* эти промеры для чешуйки базальной клетки равны соответственно 41.75 и 18.65 мкм, а площадь — 603.45 мкм². Площадь базальной клетки максимальна у *E. hendersoni*, составляет 1035.5 ± 64.3 мкм² и минимальна у *P. pleskei* — 606.2 ± 109.5 мкм². Она статистически достоверно ($p < 0.1$) различается у *E. hendersoni* и *P. pleskei*, а также у *P. panderi* (781.3 ± 109.5 мкм²) и *E. biddulphi* (718 ± 173 мкм²). Таким образом, степень развития базальной клетки определяет размеры основания бородки II и максимальна у

крупной сойки *E. hendersoni*, по сравнению с самой мелкой сойкой *P. pleskei*, т.е. видоспецифична. На боковых апикальных краях базальной клетки имеются многочисленные ворсинки (*villi*), которые представляют собой полиморфные выросты ее кутикулы. Конфигурация ворсинок изменяется от шиповидной и грибовидной, до удлиненной раздвоенной и заканчивающейся дисковидным утолщением (рис. 6в, 6г). Наиболее длинные (29.6 ± 8.1 мкм), разнообразные по конфигурации (вплоть до раздвоенных) и многочисленные ворсинки (до пяти на одной базальной клетке) отмечены у *E. hendersoni*. Слабее они развиты у *P. panderi* (по одной—четыре на базальной клетке, высотой до 8 мкм). По-видимому, степень развития и конфигурация ворсинок относятся к видоспецифичным признакам. У других изученных видов врановых базальная клетка также ремневидная. У покровного пера она крупная и в проксимальной части повернута на 180° (рис. 3, 4, 5). Ее нижние чешуйки обычно имеют по одному-два зубчатому выросту на апикальном крае, а ворсинки наиболее многочисленны у *S. cornix* (рис. 4). Также ворсинки разной конфигурации обнаружены на прокси-

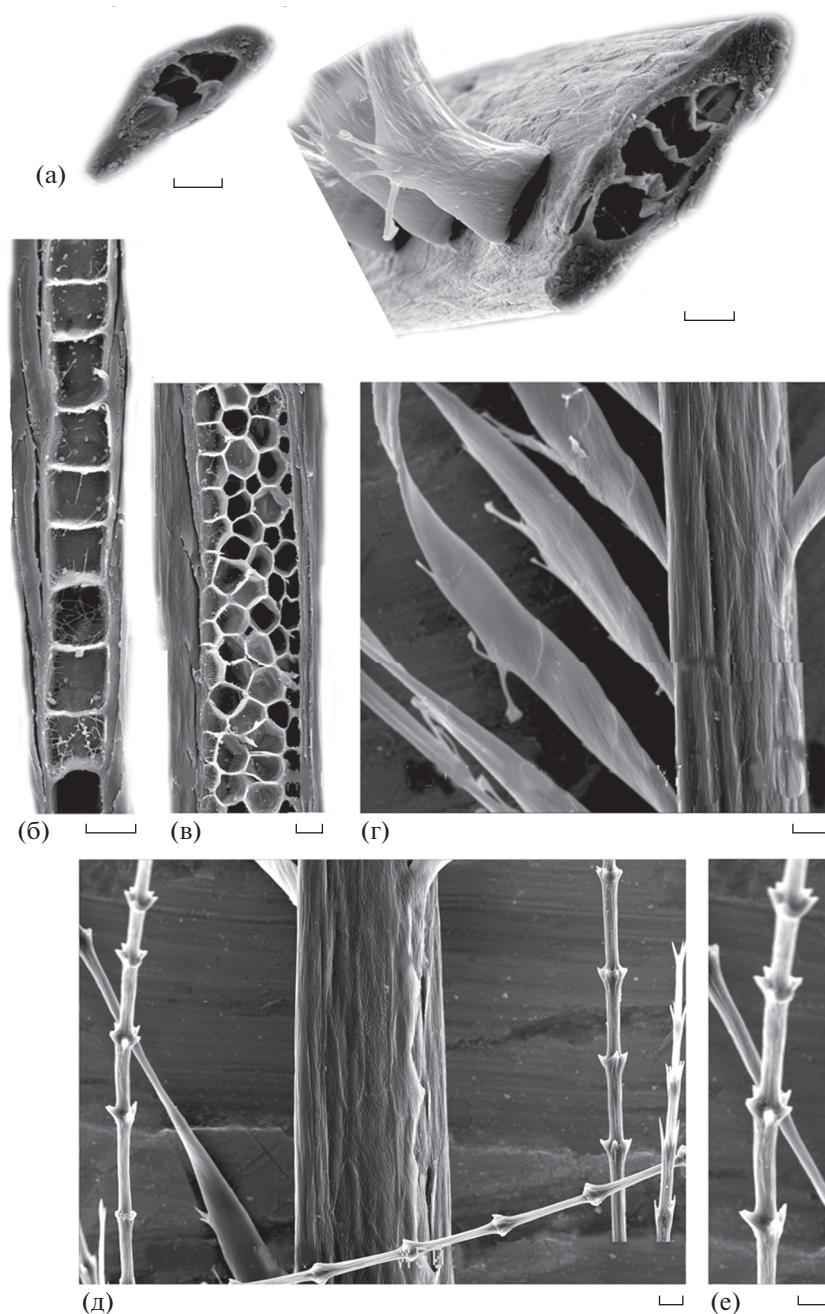
Черная сорока *Ptilostomus afer*

Рис. 5. Микроструктура боронок I и II покровного пера из грудной птерилии черной сороки *Ptilostomus afer*. а – поперечные срезы боронок I; б – продольный срез нижней части боронок I; в – то же в середине боронок I; г – кутикула боронок I и базальные клетки боронок II с ворсинками; д – то же и боронок II с узлами и междоузлиями; е – узлы и междоузлия боронок II. Данные сканирующей электронной микроскопии. Масштаб 10 мкм.

мальных чешуйках на вентральной поверхности боронок II у *N. caryocatactes* (рис. 3) и *Pt. afer* (рис. 5). Базальные клетки боронок II пуховой части махового пера не содержат выростов, однако у большинства этих же видов базальные клетки пуховых боронок II покровного пера могут иметь один (*C. cyaneus*, *P. pica*, *C. monedula*, *C. corax*) или два

(*G. glandarius*, *P. panderi*) выроста (Фадеева, Чернова, 2011). Известно, что наличие ворсинок на базальной клетке таксономически значимо (Brom, 1986, 1990; Dove, 2000). Например, они имеются у всех Воробьинообразных и Дятлообразных, а вот количество ворсинок, их конфигурация и размеры могут быть специфичными на уровне рода или ви-

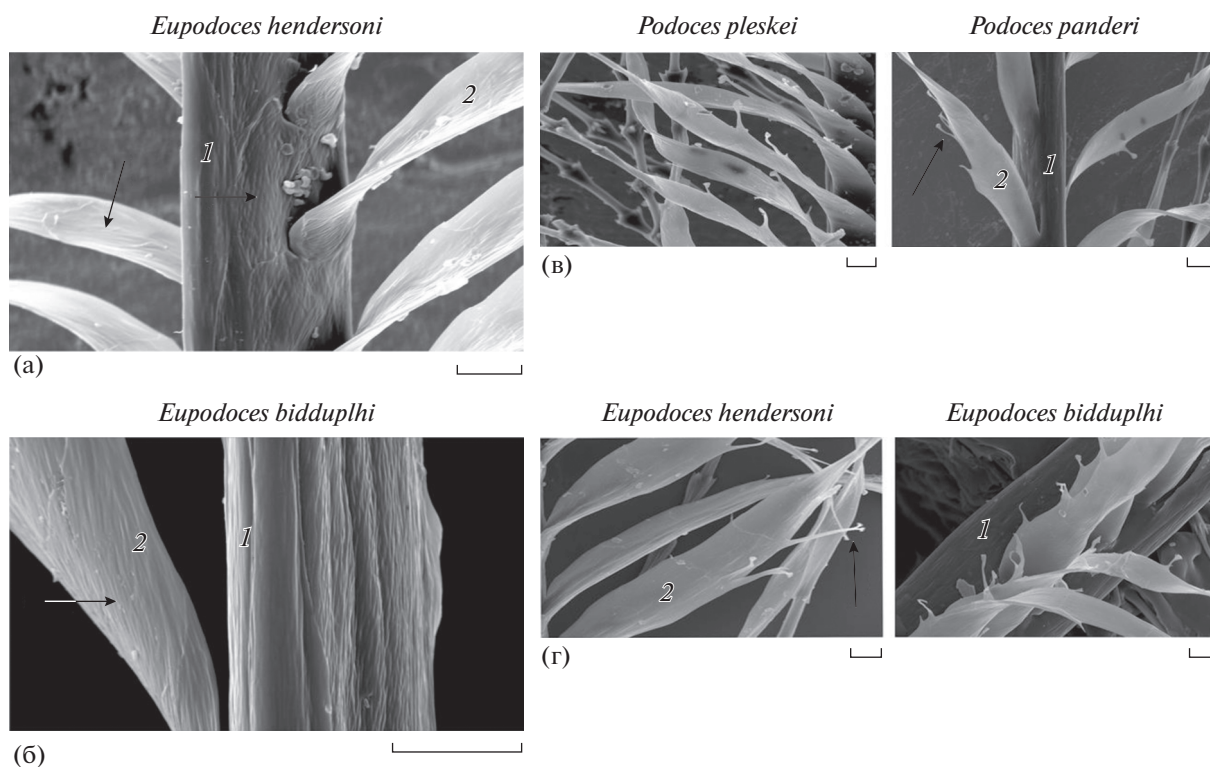


Рис. 6. Микроструктура кутикулы бородки I (1), бородки II (2) из грудной птерилии *Eupodoces* (а, б) и базальной клетки бородок II покровного пера из грудной птерилии *Podoces* и *Eupodoces* (в, г). Чешуйки кутикулы и ворсинки указаны стрелками. Обозначения как на рис. 5. Данные сканирующей электронной микроскопии. Масштаб 10 мкм.

да, и по этому показателю *Podoces* и *Eupodoces* сближаются с *Pt. afer* и *N. caryocatactes*.

Узлы и междоузлия пуховых бородок II. Поверхность кутикулы бородок II покровного пера имеет продольную фибриллярную исчерченность, которая отчетливо различима у *Podoces* (кроме *P. panderi*) и *Eupodoces*: хорошо различимая ребристость плотная как на узлах, так и на междоузлиях (рис. 7). У маховых и покровных перьев других представителей врановых поверхность кутикулы узлов и междоузлий пуховых бородок II также имеет фибриллярную ребристость, выраженную в разной степени у разных видов и у перьев разных типов. Она может быть неотчетливой и неплотной (*C. cyana*, *P. panderi*, *C. monedula*, *C. frugilegus*), хорошо различимой плотной (*P. pyrrhacorax*, *P. pica*, *C. corax*, *C. cornix*, *Pt. afer*), очень рельефной у махового пера (*P. infaustus*, *G. glandarius*), но неплотной и неотчетливой у покровного пера (*G. glandarius*, *P. pyrrhacorax*, *C. cyana*, *N. caryocatactes*) (Фадеева, Чернова, 2011). По-видимому, степень развития ребристости бородки II значительно варьирует в перьях разных птерилий у одного вида и не может служить достоверным видовым признаком. Узлы имеют вполне сходное расположение на бородках II и размеры у всех четырех видов саксальных соек (табл. 2, рис. 7). Однако у *Podoces*

обычно узлы имеют колокольчатую и чашевидную (*P. panderi*) форму, и их апикальные зубчики плотнее прилегают к бородке II, в то время как у *Eupodoces* зубчики узлов сильно оттопырены, и сам узел уплощен и “раскрыт”, более похож на тарелку, чем на чашку. Различия в длине узлов статистически достоверны между *P. pleskei* и *P. panderi* ($p = 0.01$; $n = 5$), и между *P. panderi* и *E. hendersoni* ($p = 0.04$). Площадь узла статистически достоверно отличается у *P. pleskei* от *E. bidduphi* ($p = 0.02$; $n = 3$) и *E. hendersoni* ($p = 0.001$; $n = 3$), а также отличается у *P. panderi* от обоих видов *Eupodoces* (соответственно $p = 0.017$; $n = 3$ и $p = 0.0079$; $n = 3$). Длина междоузлий сходна у обоих видов *Eupodoces*, у *Podoces* она наибольшая у *P. panderi*, а наиболее утолщенные междоузлия характерны для *E. bidduphi* (табл. 2). Количество узлов составляет 3–5 у всех видов, а их высота наибольшая у *P. pleskei*. Видимо, размеры и конфигурация узлов отражают не только видовую, но и родовую специфику строения бородок II покровных перьев саксальных соек. Пуховые бородки II покровного пера других изученных видов врановых также характеризуются плотным расположением мелких колокольчатых узлов за счет укороченных междоузлий (табл. 2). Как и у *Podoces* и *Eupodoces* узлы снабжены тремя–пятью мелкими зубчика-

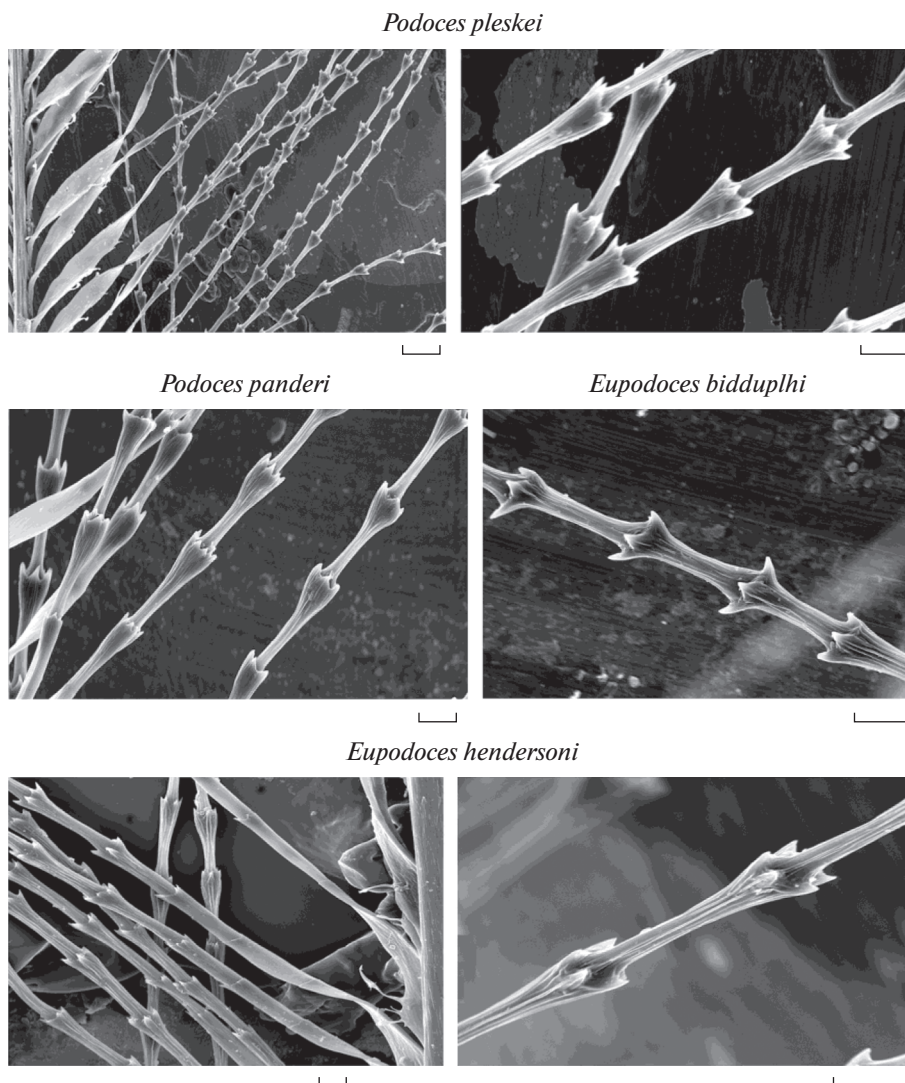


Рис. 7. Микроструктура узлов кутикулы бородок II покровного пера из грудной птерилии *Podoces* и *Eupodoces*. Данные сканирующей электронной микроскопии. Масштаб 10 мкм.

ми сходной длины у разных видов. Из всех видов только *G. glandarius*, *P. pyrrhocorax*, *P. pica* и *Pt. afer* имеют широко “раскрытые” узлы, как у *Eupodoces*. Кроме того, у *P. panderi* отмечена бокаловидная форма узлов пуховых бородок II махового пера (Фадеева, Чернова, 2011). У большинства других видов апикальная часть сегмента слабо расширена, и междуузлие плавно переходит в узел (рис. 3, 4, 5). У *G. glandarius* узел пуховых бородок II махового пера практически не выражен (Фадеева, Чернова, 2011), хотя у покровного пера он заметен за счет более тонких междуузлий (рис. 3), что демонстрирует вариабельность этого признака в перьях разных категорий (маховые, пуховые) и предполагает, что сравнительные исследования необходимо проводить на перьях одной категории и из сходных птерилий у сравниваемых видов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В середине прошлого века полагали, что архитектура пера не может помочь таксономическим исследованиям. Исторически сложилось так, что основным направлением в изучении микроструктуры перьевого покрова птиц стала идентификация таксонов разного ранга, что было и остается крайне важной практической задачей орнитологии, в том числе экологической, авиационной, а также палеозоологии, криминалистики и филогенетических исследований (см. обзоры: Силаева и др., 2013, 2015, 2018; Силаева, Чернова, 2021). В настоящее время предложено, помимо светооптической микроскопии, применять сканирующую электронную микроскопию для описания и измерения микроструктур пера и показаны возможности использования архитектуры пера для решения таксономических задач: по орнаменту кутикулы, форме и

Таблица 2. Размеры узлов и междоузлий боронок II покровных перьев изученных видов врановых ($n = 3-5$)

| Вид | Узел | | | Междоузлие | | Длина зубчика, мкм |
|-------------------------|-----------------------------|---------------------|---------------------------|------------|-------------|--------------------|
| | длина вдоль боронок II, мкм | ширина поперек, мкм | площадь, мкм ² | длина, мкм | ширина, мкм | |
| <i>P. pleskei</i> | 7.7 ± 1.4 | 8.9 ± 0.7 | 82.4 ± 9.8 | 17.2 ± 1.5 | 3.9 ± 0.7 | 4.8 ± 0.9 |
| <i>P. panderi</i> | 9.5 ± 1.7 | 9.0 ± 0.5 | 71.5 ± 5.8 | 21.5 ± 3.5 | 3.3 ± 0.2 | 3.2 ± 0.3 |
| <i>E. hendersoni</i> | 7.9 ± 1.4 | 7.4 ± 0.6 | 36.8 ± 8.1 | 19.8 ± 2.1 | 3.6 ± 0.4 | 3.9 ± 0.9 |
| <i>E. biddulphi</i> | 5.6 ± 0.4 | 10.5 ± 1.1 | 53.3 ± 3.1 | 19.2 ± 2.3 | 4.4 ± 0.5 | 4.1 ± 0.6 |
| <i>G. glandarius</i> | 10.2 ± 1.6 | 13.1 ± 0.5 | 76.4 ± 18.4 | 20.4 ± 4.9 | 4.5 ± 0.5 | 3.6 ± 0.4 |
| <i>P. infaustus</i> | 10.8 ± 0.9 | 9.5 ± 0.7 | 84.9 ± 10.7 | 14.1 ± 2.0 | 4.7 ± 1.1 | 3.6 ± 0.8 |
| <i>C. cyana</i> | 13.6 ± 1.3 | 8.3 ± 0.6 | 83.2 ± 0.6 | 16.5 ± 0.8 | 3.9 ± 0.4 | 4.1 ± 1.5 |
| <i>N. caryocatactes</i> | 10.8 ± 0.9 | 9.5 ± 0.7 | 84.9 ± 10.7 | 14.1 ± 2.0 | 4.7 ± 1.1 | 3.6 ± 0.8 |
| <i>P. pyrrhocorax</i> | 5.2 ± 1.3 | 9.6 ± 0.7 | 33.0 ± 3.9 | 23.0 ± 5.7 | 4.5 ± 0.6 | 4.3 ± 0.7 |
| <i>C. cornix</i> | 8.3 ± 0.7 | 7.0 ± 1.3 | 47.8 ± 10.3 | 32.9 ± 4.4 | 5.2 ± 0.7 | 4.3 ± 0.4 |
| <i>Pica pica</i> | 9.5 ± 1.2 | 12.3 ± 2.3 | 70.4 ± 13.6 | 19.3 ± 3.0 | 4.0 ± 0.2 | 4.5 ± 0.2 |
| <i>Pt. afer</i> | 8.8 ± 1.8 | 7.8 ± 1.5 | 48.8 ± 9.6 | 28.3 ± 3.2 | 4.8 ± 0.7 | 2.1 ± 0.9 |

рельефу ее чешуек можно различить некоторые таксоны (Reaney *et al.*, 1978; Булыга, 1998; Чернова и др., 2006, 2009). Предприняты попытки определения эволюционных связей разных таксонов по микроструктуре перьев (Dove, 1997). Эти исследования показали наличие качественных и количественных межвидовых различий. Они касаются, прежде всего, морфологии узлов, их количества и цвета, пигментации базального сегмента луча, длины и интенсивности окраски базальной части боронок, длины боронок. По всем количественным признакам выявлены и приведены точные статистические коэффициенты различия. Результаты исследования подтверждают обоснованность использования микроструктур пера для идентификации родственных видов и в том числе применения количественных подходов для таких исследований. При этом отмечено, что для идентификации лучше использовать качественные микроструктурные признаки, чем количественные, так как последние требуют многочисленных и трудоемких измерений и подсчетов. Однако в настоящее время специальные компьютерные программы позволяют брать точные промеры структур (например, не только их линейные размеры, но и площадь на срезах) и статистически их обрабатывать. Исследования этого аспекта проблемы крайне редки, что объясняется в основном трудностями методического порядка, сложностью сбора и обработки материала. У Ржанкообразных выявлены признаки, которые подтверждены статистически как диагностические для систематического анализа, способные обозначить связи между отрядами, подотрядами и частично семействами (Силаева и др., 2018). По мере развития методической базы, в частности, средств скани-

рующей электронной микроскопии становится возможным не только идентифицировать виды, но и определять их таксономический ранг и предполагать вероятную эволюционную общность.

Многие микроструктуры покровного пера из грудной птерилии врановых сходны и формируют специфические для семейства признаки, позволяющие идентифицировать это семейство и отдельные роды (табл. 3). Кроме того, выявляется сходство между представителями разных родов, которое может указывать на родственные связи таксонов. Разные элементы покровного пера имеют нетождественное значение для решения таксономических задач. По такому важному признаку, как размеры и конфигурация узлов пуховой боронок II покровного пера, саксаульные сойки разделяются на две ветви *Podoces* и *Eupodoces*. Наиболее четко выражено сходство разных микроструктур этих соек с *G. glandarius* и *Pt. afer* (табл. 3).

Семейство врановых включает около 130 видов, обычно объединяемых более чем в 25 родов. На основании секвенирования ядерных и митохондриальных генов, в зависимости от числа исследованных видов и применяемых методов, саксаульных соек располагают в филогенетическом древе врановых по-разному. В кладе с саксаульными сойками использовали материал только от монгольской, иногда и кашгарской, соек. Сестринскую пару могут составлять центральноазиатские саксаульные сойки (*Eupodoces*) и африканская черная сорока (*Ptilostomus*). Включение в исследование кустарникового ворона (*Zavattariornis*), обитателя редкостойных акациевых саванн и весьма схожего по поведению и внешней морфологии с саксаульными сойками, указало на их возможное общее про-

Таблица 3. Сходство основных микроструктур бородок покровных перьев из грудной птерилии у представителей разных родов врановых*

| Признак | Роды | | | | | | | | |
|--------------------------------------|------------------|-----------------|--------------------|--------------------|-------------------|------------------|-------------|------------------|---------------|
| | | <i>Garrulus</i> | <i>Ptilostomus</i> | <i>Pyrrhocorax</i> | <i>Perisoreus</i> | <i>Nucifraga</i> | <i>Pica</i> | <i>Cyanopica</i> | <i>Corvus</i> |
| Бородка I | <i>Podoces</i> | + | + | + | | | | | |
| | <i>Eupodoces</i> | + | + | + | | | | | |
| Сердцевина бородки I | <i>Podoces</i> | + | + | | | | | | |
| | <i>Eupodoces</i> | + | + | + | | | | | |
| Перфорации перегородок сердцевины | <i>Podoces</i> | + | + | + | + | + | + | + | + |
| | <i>Eupodoces</i> | + | | + | + | + | + | + | + |
| Пигментные гранулы | <i>Podoces</i> | + | + | | + | | | | |
| | <i>Eupodoces</i> | + | | | + | | | | |
| Базальная клетка бородки II | <i>Podoces</i> | + | + | | + | | | | |
| | <i>Eupodoces</i> | + | + | | + | | | | |
| Ворсинки базальной клетки | <i>Podoces</i> | + | + | + | | + | | | |
| | <i>Eupodoces</i> | + | + | + | | + | | | |
| Орнамент кутикулы | <i>Podoces</i> | + | + | + | + | + | + | + | + |
| | <i>Eupodoces</i> | + | + | + | + | + | + | + | + |
| Узлы и междоузлия бородки II | <i>Podoces</i> | | | | + | + | | | |
| | <i>Eupodoces</i> | + | + | + | | | + | | |

Примечание. * Перечень исследованных видов указан в тексте; сходство микроструктуры пера с *Podoces* или *Eupodoces* обозначено знаком +.

исхождение с парой *Eupodoces* – *Ptilostomus*. Показаны и относительно близкие генетические отношения саксаульных соек с лесными сойками (*Garrulus*) или сороками (*Pica*) (Ericson *et al.*, 2005; Fernando *et al.*, 2017; Jin-Qing Jiang, 2019). Выявлена возможность образования от терминального таксона пары *Garrulus* – *Pica* и политомии из *Zavattariornis* и пары *Eupodoces* – *Ptilostomus* (Jönsson *et al.*, 2016).

По результатам филогенетических исследований, лесных соек (*Garrulus*) и кукш (*Perisoreus*) нельзя считать близкими родственниками, поскольку это противоречит морфологическим данным. Во всех филогенетических исследованиях кукши принадлежат иным кладам. Иногда их сближают с голубыми сороками (*Cyanopica*), но позиции этих родов во взаимоотношениях с другими родами врановых не могут быть строго детерминированы. Необходимо специально подчеркнуть, что клада не имеет реального предка. В узлах кладограммы подразумевается только гипотетический предок. Кладограмма не отражает реальной истории группы и даже может сильно исказить ее, а также в очень малой степени выявляет истинный процесс эволюции. Иерархия сестринских групп, считываемая через объединяющие их узлы, не является ге-

неалогией в строгом смысле слова. Наибольшим предсказательным потенциалом обладают не филогенетические системы, а те, что построены одновременно с учетом родства и сходства (Зеленков, 2012; Расницын, 2020). В ряде филогенетических исследований подтверждаются выводы, основанные на микроструктуре пера, о близкородственных отношениях саксаульных соек с африканской черной сорокой и, вероятно, с лесными сойками. Сближение саксаульных соек на основе морфологии с кукшами (Козлова, 1975), а также сходство микроструктур пера и с некоторыми другими изученными видами врановых следует относить к гомотипии – конструктивному подобию сравниваемых структур, не основанному на родстве (без генетической преемственности таксонов).

Эволюционная направленность формирования различных микроструктур пера остается неизвестной, но, судя по тому, что из *Podoces* у наиболее анцестрального вида *P. pleskei* при мелких размерах этого вида структуры пера (базальная клетка, узлы опахальца) сравнительно крупные, можно предполагать, что их формирование в процессе эволюции саксаульных соек шло по пути измельчания этих дополнительных компартментов кутикулы бородки II.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые с помощью сканирующей электронной микроскопии показано, что (1) микроструктура покровных перьев, как и характер телодвижений, особенности вокализации, конструкция гнезд, эмбриональный птерилогизис птенцов саксаульных соек, имея общее сходство, отражает не только принадлежность к семейству Corvidae, но и родовую, различаясь у *Podoces* и *Eupodoces*; (2) если признать анцестральными черты строения пера *Podoces pleskei*, к которым относятся мелкие размеры перьев, но крупные бородки I с развитым дорсальным гребнем, мелкие базальные клетки бородки II, но крупные чашеобразные узлы на пуховых бородках II, то можно предполагать, что у саксаульных соек в процессе эволюции шло измельчание роговых структур покровного пера; (3) сходство микроструктуры пера и результаты некоторых рядов филогенетических исследований саксаульных соек с представителями родов *Ptilostomus* и *Garrulus* позволяют предполагать близкие родственные связи этих таксонов; (4) метод сканирующей электронной микроскопии структуры пера эффективен не только для выявления диагностических черт строения пера, но и перспективен для понимания уровня родственных отношений таксонов птиц; (5) сканирующая электронная микроскопия дополняет и обогащает исследования перьев на уровне световой микроскопии, которые уже заслужили достойное место в орнитологии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено на оборудовании Центра общего пользования “Инструментальные методы в экологии” ИПЭЭ РАН. Авторы благодарны сотрудникам Научно-исследовательского зоологического музея МГУ и Зоологического Института РАН за помощь в работе с коллекционным материалом, а также Т.Н. Целиковой за техническую помощь.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (№№ 0089-2021-0002, 0089-2021-0004).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы подтверждают отсутствие конфликтов интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все этические стандарты были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Булыга Л.П.* Судебно-биологическое исследование перьев и пуха птиц. Киев: КНИИСЭ, 1998. 37 с.
- Зеленков Н.В.* Кладиственный анализ, эволюция и палеонтология // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. М.: ПИН РАН, 2012. С. 9–25.
- Ильяшенко В.Ю., Ильяшенко Е.И., Гунгаа А., Пурев-Очир Г.* К биологии монгольской саксаульной сойки – *Eupodoces hendersoni* Hume, 1871 // *Selevinia*. 2018. Т. 25. С. 7–15.
- Козлова Е.В.* Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии // Тр. ЗИН АН СССР. 1975. Т. 59. Л. 251 с.
- Расницын А.П.* Философия эволюционной биологии // Журн. общ. биологии. 2020. Т. 81. № 1. С. 54–80.
- Силаева О.Л., Чернова О.Ф.* Современное состояние идентификационной птиологии // Успехи современной биологии. 2021. Т. 141. № 6. С. 1–16. <https://doi.org/10.31857/S0042132421060089>
- Силаева О.Л., Ильичев В.Д., Чернова О.Ф.* Определитель птиц по перу и его фрагментам. Врановые (Corvidae): LapLambert Acad. Publ, 2012. 316 с. + CD. ISBN: 978-3-8473-1403-5.
- Силаева О.Л., Ильичев В.Д., Чернова О.Ф., Вараксин А.Н.* Мультимедийный определитель птиц по перу и его фрагментам. Курообразные (Galliformes), Голубеобразные (Columbiformes), Рябкообразные (Pterocletiformes). М.: ИПЭЭ РАН, 2013. CD-ROM.
- Силаева О.Л., Чернова О.Ф., Вараксин А.Н.* Определитель птиц по перу и его фрагментам. Отряд Гусеобразные (Anseriformes). М.: ИПЭЭ РАН, 2015. CD-ROM.
- Силаева О.Л., Чернова О.Ф., Букреев С.А., Вараксин А.Н.* Определитель птиц по перу и его фрагментам. Отряд Ржанкообразные (Charadriiformes). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 385 с.
- Фадеева Е.О., Чернова О.Ф.* Особенности микроструктуры контурного пера Врановых Corvidae // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 4. С. 436–446.
- Чернова О.Ф.* Полиморфизм архитектоники дефинитивных покровных перьев // Докл. РАН. 2005. Т. 405. № 2. С. 280–285.
- Чернова О.Ф., Ильяшенко В.Ю., Перфилова Т.В.* Архитектоника пера и ее диагностическое значение // Теоретические основы современных методов экспертного исследования. М.: Наука. 2006. 100 с.
- Чернова О.Ф., Перфилова Т.В., Фадеева Е.О., Целикова Т.Н.* Атлас микроструктуры перьев птиц (Библиотека судебного эксперта). М.: Российский Федеральный Центр Судебной Экспертизы, 2009. 172 с.
- Шарафутдинова Т.А., Валув В.А.* Идентификация врановых птиц по первостепенным маховым перьям, оставшимся после попадания птицы в двигатель летательного аппарата // Вестник Оренбургского государственного университета. 2009. № 6 (100). С. 425–426.
- Amadon D.* The genera of Corvidae and their relationships // *American Museum Novitates*. 1944. № 1251. P. 1–21.

- Baumel J.J.* (Ed.) *Nomina anatomica avium*. An annotated anatomical dictionary of birds. London e. c.: Acad. Press, 1979. 637 p.
- Brom T. G.* Microscopic identification of feathers and feather fragments of Palearctic birds // *Bijdragen tot de Dierkunde*. 1986. V. 56. P. 181–204.
- Brom T.G.* Villi and the phyly of Wetmore's order Pici-formes (Aves) // *Zool. J. Linn. Soc.* 1990. V. 98. P. 63–72.
- Chandler A.C.* A study of the structure of feathers with reference to their taxonomic significance // *Univ. of Calif. Publ.* 1916. V. 13. P. 243–446.
- Davies A.* Micromorphology of feathers using the scanning electron microscope // *J. Forensic Sci. Soc.* 1970. V. 10. № 3. P. 165–174.
- del Hoyo J., Collar N.J.* *HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World, Passerines*. Lynx Edicions, Barcelona, 2016. V. 2. 743 p.
- Dove C.J.* Quantification of microscopic feather characters used in the identification of North American plovers // *The Condor*. 1997. V. 99. № 1. P. 47–57.
- Dove C.J.* A discriptive and phylogenetic analysis of plumaceous feather characters in Charadriiformes // *Ornithol. Monographs*, 2000. № 51. 163 p.
- Dove C.J., Koch S.* Microscopy of feathers: A practical guide for forensic feather identification // *Jastee*, 2010. V. 1. № 1. P. 1–61.
- Ericson P.G.P., Jansén A.-L., Johansson U.S., Ekman J.* Inter-generic relationships of the crows, jays, magpies and allied groups (Aves: Corvidae) based on nucleotide sequence data // *J. Avian Biol.* 2005. V. 36. P. 222–234.
- Fernando S.W., Peterson A.T., Shou-Hsien Li.* Reconstructing the geographic origin of the New World jays // *Neotropical Biodiversity*. 2017. V. 3. № 1. P. 80–92.
- Ilyashenko V.Yu.* Taxonomical status of ground jays // *Рус. орнитол. журн.* 2018. Т. 27. Экспресс-выпуск № 1693. P. 5521–5525.
- Jin-Qing Jiang.* Characterization of the complete mitochondrial genome of *Corvus corone orientalis* // *Mitochondrial DNA* 2019. Part B. V. 4. № 2. P. 2102–2103.
- Jönsson K.A., Fabre P.-H., Kennedy J.D., Holt B.G., Borregaard M.K., Rahbek C., Fjeldså J.* A supermatrix phylogeny of corvoid passerine birds (Aves Corvides) // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2016. V. 94. P. 87–94.
- King A.S., McLelland J.* (Eds.) *Form and function in birds*. London: Acad. Press, 1985. V. 3. 522 p.
- Lucas A.M., Stettenheim P.R.* *Avian anatomy. Integument* // *Agricult. Handbook. Forest Serv. U.S. Parts 1, 2*. Washington, D.C.: US Dept. Agricult. U.S., Gov. Print. Office, 1972. 679 p.
- Opaev A., Ilyashenko V., Gungaa A., Ilyashenko E., Purev-Ochir G.* Vocalization of Ground Jays supports their subdivision into two genera: *Podoces* and *Eupodoces* // *Podoces*. 2019. V. 14. № 2. P. 18–27.
- Reaney B. A., Richer S. M., Cunningham W. P.* A preliminary scanning electron microscope study of the minute morphological features of feathers and their taxonomic significance // *Scanning Electron Microscopy*. 1978. V. 1. P. 471–478.
- Rutschke E.* Untersuchungen über Wasserfestigkeit und Struktur des Gefieders von Schwimmvögeln // *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Biologie der Tiere*. 1960. Bd. 87. S. 441–506.
- Zarudny N., Loudon H.* Über Einteilung des genus *Podoces* in subgenera // *Ornithologische Monatsberichte*. 1902. Bd. 10. № 12. P. 185.

The Use of the Microstructure of Coverling Feathers in the Systematics of Ground Jays (Aves, Corvidae: *Podoces*, *Eupodoces*)

O. F. Chernova^{1, #} and V. Yu. Ilyashenko¹

¹ *Severtsov Institute of ecology and evolution, Russian academy of Sciences, Leninskii pr. 33, Moscow, 119071 Russia*

[#]*e-mail: olga.chernova.moscow@gmail.com*

Using scanning electron microscopy, new data on the microstructure of the definitive coverling feathers of all four species of ground jays *Podoces pleskei*, *P. panderi*, *Eupodoces hendersoni* and *E. biddulphi* and eight other species of Corvidae were obtained: *Ptilostomus afer*, *Garrulus glandarius*, *Perisoreus infaustus*, *Corvus cornix*, *Cyanopica cyana*, *Nucifraga caryocatactes*, *Pica pica* and *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. Comparative morphological analysis involving previously published data on the microstructure of the pen-feathers of these species, as well as *Corvus monedula*, *C. frugilegus*, *C. corax*, revealed a number of feather microstructures specific to ground jay species, as well as differences between *Podoces* and *Eupodoces*, which confirms their genus status, possible relationship with *G. glandarius* and *Pt. afer*, as well as the preservation of ancestral features in *P. pleskei*.

Keywords: microstructure, coverling feathers, ground jays, scanning electron microscopy, taxonomy