

# ДРЕВНЕНЁБНЫЕ ПТИЦЫ

ОЧЕРКИ ФИЛОГАНИИ, СИСТЕМАТИКИ, БИОЛОГИИ,  
МОРФОЛОГИИ И ХОЗЯЙСТВЕННОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
Учреждение Российской Академии наук  
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова

Научно-исследовательский зоологический музей  
Московского Государственного университета им. М.В. Ломоносова

Программа Президиума РАН «Биологическое разнообразие»

**ДРЕВНЕНЁБНЫЕ ПТИЦЫ**  
**(очерки филогении, систематики, биологии,**  
**морфологии и хозяйственного использования)**



**Москва**  
**2010**

ББК  
УДК 598.5

**Древненёбные птицы** (очерки филогении, систематики, биологии, морфологии и хозяйственного использования). Под ред. О.Ф. Черновой и Е.А. Коблика. М.: Т-во научных изданий КМК. 2010. 212 с.

Монография представляет собой сводку о разных сторонах биологии рецентных и субрецентных древненёбных птиц — страусообразных и тинамуобразных. Она включает сведения о филогении, систематике, биологии и исторически сложившимся отношении человека к этим птицам; оригинальные данные и сравнительный анализ тонкого строения кожно-перьевого покрова представителей обоих отрядов; описание товарно-технологических свойств перьев и шкур африканского страуса с рекомендацией использования последних в качестве нового кожевенного сырья; хозяйственное использование страусообразных с оригинальными данными о методике инкубации яиц и выращивании молодняка африканского страуса. На основе собственных данных и анализа литературных источников предлагается система палеогнат и представлена гипотеза о путях диверсификации перьев в филогенезе птиц.

Для орнитологов, систематиков, морфологов, гистологов и практиков страусоводства.

Илл. 58. Табл. 24. Библ. 225 + Приложение на 25 с.

Рецензенты: Э.И. Воробьева  
Е.В. Рогачёва  
В.Г. Бабенко

*Работа выполнена при поддержке программы грантов Президента РФ для ведущих научных школ (проект № НШ-2210.2008.4) и Программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие»*

ISBN 978-5-87317-635-9

© ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2010

© О.Ф. Чернова, Е.А. Коблик,  
текст, иллюстрации, 2010

© Товарищество научных изданий КМК, 2010

# СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	4
ЧАСТЬ 1. Систематика, филогения и эволюция древненёбных птиц .....	6
История систематики палеогнат (Е.А. Коблик) .....	6
Представления о филогенетических связях палеогнат (Е.А. Коблик) .....	13
Эволюция и диверсификация палеогнат: вероятный сценарий (Е.А. Коблик) .....	19
Социальные системы палеогнат как исходное состояние для класса птиц в целом (Е.Н. Панов) .....	47
Система рецентных и субрецентных палеогнат (Е.А. Коблик) .....	51
ЧАСТЬ 2. Особенности строения кожно-перьевого покрова палеогнат ...	59
Материал и методы .....	59
Наряды и структура оперения птенцов древненёбных птиц (В.Ю. Ильяшенко) .....	65
Микроструктура и архитектоника перьев взрослых птиц и птенцов (О.Ф. Чернова, Е.О. Фадеева, В.Ю. Ильяшенко) .....	78
Микроструктура кожи эму и африканского страуса (А.Б. Киладзе, О.Ф. Чернова) .....	93
Некоторые особенности товарно-технологических свойств перьев, шкур и подкожного жира африканского страуса (А.Б. Киладзе) ..	119
ЧАСТЬ 3. Отношение человека к древненёбным птицам:	
история и современность .....	134
Страус и родственные ему виды в искусстве и религии: от мифов до гербов (А.Б. Киладзе, Е.А. Коблик, В.С. Шишкин) .....	134
История истребления палеогнат и перспективы их охраны (Е.А. Коблик) .....	146
Этапы развития страусоводства (А.Б. Киладзе) .....	156
Особенности содержания и разведения страусообразных в неволе (О.И. Роздина) .....	166
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	197
Литература .....	202
ПРИЛОЖЕНИЕ. Атлас электронограмм перьев древненёбных птиц (О.Ф. Чернова, Е.О. Фадеева, Т.Н. Целикова)	

## ВВЕДЕНИЕ

Страусообразные и тинамуобразные — два рецентных отряда древненёбных птиц, реликтовая группа, обособившаяся от основного филогенетического ствола класса птиц не позднее начала мелового периода. Между страусообразными и тинамуобразными прослеживаются родственные связи, поэтому их выделяют в инфракласс *Palaeornithes*. Эти птицы сочетают в своей организации архаичные признаки, исчезнувшие в более продвинутых таксонах птиц, с чертами крайней специализации, и поэтому изучение этих видов представляет несомненный теоретический и практический интерес. Именно они выбраны нами в качестве объектов исследования, целью которого служит систематизация накопленных сведений о разных сторонах их биологии, с особым акцентом на вопросах филогении, систематики, морфологии кожно-перьевого покрова и хозяйственного использования.

Монография представляет собой коллективный труд специалистов в разных областях зоологии. Она состоит из трех частей.

Часть 1 содержит историю развития систематики палеогнат, представления об их филогении, эволюции и диверсификации, и предлагаемую систему рецентных и субрецентных древненёбных птиц. Кроме того, в ней освещены вопросы социальной организации этих птиц и место их социальных систем среди таковых в классе птиц в целом.

Часть 2 включает оригинальные данные о тонком строении кожно-перьевого покрова представителей обоих отрядов. Всего изучено 6 видов страусообразных и 15 тинамуобразных из 12 родов и 5 семейств. В этой главе подробно описаны изученный материал и примененные методики морфологического исследования, дана макроморфология и архитектоника перьев взрослых птиц и птенцов, микроструктура кожи эму (по литературным данным) и африканского страуса (оригинальные данные). Проведенный сравнительно-морфологический анализ архитектоники перьев древненёбных птиц с определением своеобразия строения перьев *Casuarii* позволил выдвинуть гипотезу о путях диверсификации тонкого строения пера в филогенезе птиц и подтвердить обособленность казуаров. Поскольку в настоящее время страусоводство развивается очень интенсивно, в части 2 впервые приведены оригинальные данные о товарно-технологических характеристиках перьев и шкур африканского страуса и даны рекомендации к использованию

последних в качестве кожевенного сырья. Иллюстративный материал этой главы дополняется Приложением, в котором собраны электронограммы тонкой структуры перьев. В подрисуночных подписях бородки первого порядка обозначены как *BI*, а бородки второго порядка — *BII*.

Часть 3 посвящена различным аспектам взаимоотношений древненёбных птиц и человека. В ней приведены сведения о роли страусообразных и их родственников в искусстве и фольклоре, начиная с древнейших времен; прослеживает драматическую историю истребления их человеком и последующих мер по охране и восстановлению сохранившихся популяций. Особое внимание уделено вопросам хозяйственного использования страусообразных и основным этапам развития страусоводства. Помимо обзора литературных данных, глава содержит оригинальные данные об инкубации яиц и выращивании молодняка африканского страуса, эму и нанду в условиях Подмосковья.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы грантов Президента РФ для ведущих научных школ (проект № НШ-2210.2008.4) и Программы Президиума Российской академии наук «Биологическое разнообразие».

Авторы признательны П.С. Томковичу (Научно-исследовательский зоологический музей Московского Государственного университета им. М.В. Ломоносова) за помощь в сборе материала и Е.Н. Курочкину (Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН) за обсуждение отдельных глав книги.

# ЧАСТЬ 1

## Систематика, филогения и эволюция древненёбных птиц

### История систематики палеогнат

Хотя страусы, эму, казуары, нанду, судя по наскальным рисункам, были известны человеку ещё с доисторических времён, представления об их родственных отношениях между собой и с другими пернатыми много раз пересматривали. Некоторые таксономические вопросы, связанные с группой палеогнат, не имеют однозначного решения и поныне.

В ранних классификациях животных, начиная от трудов Аристотеля и кончая сводками непосредственных предшественников Линнея, птиц группировали в основном по образу жизни и кормовым предпочтениям, отраженным во внешних морфологических признаках. Таким образом, классифицировали жизненные формы пернатых, а не их реальные филумы. Карл Линней (Carl Linné), также не избежал подобного подхода, по крайней мере, по отношению к представителям класса Aves. В «каноническом» 10-м издании «Системы природы» (*Systema Naturae*), вышедшем в 1758 г., все известные ему птицы были разбиты на 6 отрядов, 65 родов и 554 вида. При этом африканский страус, обыкновенный нанду и шлемоносный казуар были объединены в роде *Struthio* Linnaeus, 1758 и помещены в отряд Gralle — голенастые, включавший также 12 родов летающих, по большей части длинноногих и длинношеих птиц — аистов, цапель, фламинго, журавлей, дроф, пастушковых, куликов. Тинаму в эту систему включены не были.

Некоторые разделы в ранних зоологических системах представляли собой «мусорные корзины», куда помещали животных, не укладывающихся в общепринятые группы. В качестве курьёзного примера можно привести группу «птиц средней природы» Улисса Альдрованди (XVI век), объединявшую страусов (нелетающих птиц) с летучими мышами (летающими млекопитающими).

У Жана-Батиста Ламарка (Jean-Baptiste Lamarck) в «Философии зоологии» (*Philosophie de zoologique*, 1809) страусоподобные птицы (здесь и далее: термин «страусоподобные» не имеет таксономической нагрузки, в отличие от «страусобразные») оказались в одном отряде с куриными и дрофами. Хотя Ламарк был крупнейшим эволюционистом додарвиновского периода, его классификация птиц не отражала представлений о родственных связях внутри выделенных групп и между ними, а была, как и у Линнея, «прикладным инструментом», где объекты сгруппированы на основании чисто внешних признаков, для удобства исследователя.

С развитием сравнительной анатомии птиц исследователи всё большее значение стали придавать остеологии, строению внутренних органов. Зоолог Блазиус Меррем (Blasius Merrem) в 1813 г. впервые ввел группу *Ratitae* (бескилевые), объединившую известных к тому времени страусоподобных птиц. Основой для такого решения послужило отсутствие киля на грудине страусоподобных, в противоположность прочим летающим и нелетающим птицам. На протяжении всего XIX века многие ученые считали, что страусы и киви отделились от общего ствола пернатых ещё до обретения последними полёта, а отсутствие киля — это первичное состояние для птиц. В настоящее время этот признак считается вторичным для страусоподобных — найдены их летающие килевые представители, жившие в палеогене, а редукция киля (к которому, как известно, прикрепляются грудные мышцы, обеспечивающие взмахи крыльями) произошла в процессе отказа от полёта предков современных *Ratitae*. Вполне вероятно также, что редукция киля происходила независимо у летающих предков разных групп страусоподобных птиц. Ряд исследований, доказывающих, что тинаму находятся в более тесном родстве с некоторыми группами бескилевых, чем с другими, окончательно лишают термин таксономического смысла. Тем не менее, таксономическое обозначение Бескилевые (*Ratitae*) иногда используется и сейчас применительно к страусообразным в широком смысле.

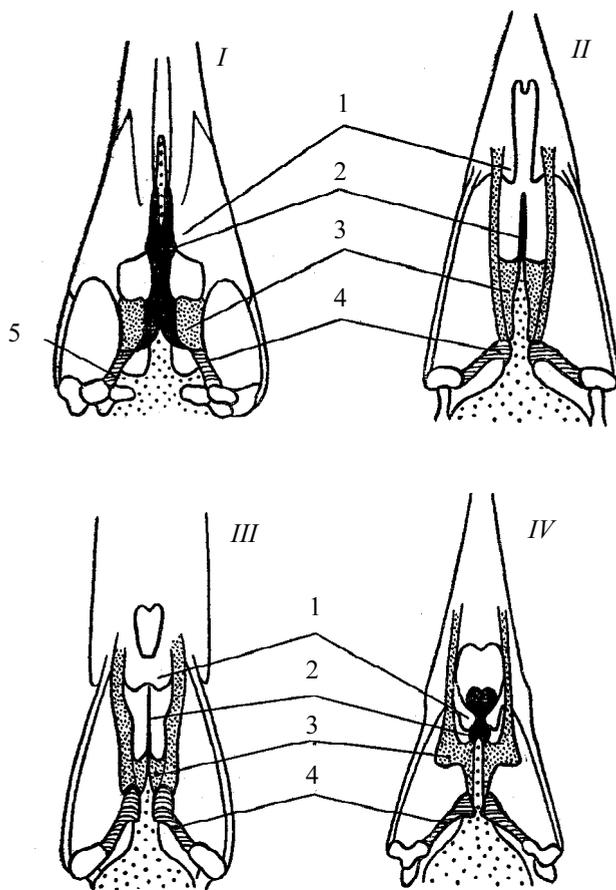
В 1829 г. Христиан Нитцш (Christian Nitzsch) в работе «Изучение общей сонной артерии птиц» (*Observationes de Avium arteria carotide communi*), посвященной достаточно частной проблеме, противопоставил страусоподобных всем остальным птицам, обозначив два таксона надотрядного уровня — *Aves carinatae* (килевые птицы) и *Aves ratitae* (бескилевые птицы). Интересно, что в более поздней работе «Система птерилогрфии» (*System der Pterylographie*, 1840), Нитцш отказывается от такого противопоставления. Он создает для всех страусоподобных отряд *Currentes* – бегающие, располагающийся между отрядами *Gallinaceae* (Куриные) и *Grallae* (Болотные птицы). Тинаму же оказались в семействе Сорных кур (*Cripturidae*), отряда Куриных.

Эрнст Геккель (Ernst Haeckel) в «Общей морфологии организмов» (*Generelle Morphologie der Organismen*, 1866) впервые разделил страусоподобных на несколько отрядов. В отряд *Saurophalli* (трёхпалые страусы) вошли нанду, эму, казуары и краксы из куриных. Отряд *Aptrygia* (бескрылые) объединил новозеландских бескилевых — киви и моа. Отряд *Struthiocameli* (двупалые страусы) был представлен африканским страусом. Трёхпалых страусов Геккель счёл базальной группой веерохвостых птиц, давшей начало остальным отрядам птиц с выводковым типом развития (а через куриных и голубей — также отрядам с гнездовым (птенцовым) типом развития).

Томас Гексли (Thomas Huxley) в монографии «О классификации птиц и о таксономическом значении изменений в строении костного нёба в этом клас-

се» (On the classification of birds, and on the taxonomic value of the modification of certain of the cranial bones observable in that Class, 1867) впервые выделил важнейший морфологический признак, отличающий страусоподобных и тинаму от всех других птиц. Этим признаком оказалось строение костного нёба.

Строение костного нёба бескилевых (страусов в широком смысле) и тинаму примитивно по сравнению с другими птицами: оно неподвижно сочленено с другими костями черепа, что делает возможными только простые хватательные движения и затрудняет сложные манипуляции ротового аппарата, открывающие для других птиц широкие возможности кормовой специализации. Такой тип нёба был назван Гексли дромеогнатическим (рис. 1.1).



**Рис. 1.1.** Схема типов костного нёба птиц (из: Карташев, 1974). *I* — дромеогнатический (нанду); *II* — схизогнатический (курица); *III* — десмогнатический (утка); *IV* — эгитогнатический (ворона): 1 — нёбные отростки верхнечелюстных костей, 2 — сошник, 3 — нёбные кости, 4 — крыловидные кости, 5 — базиптеригоидное сочленение

Общие черты этого типа таковы: нёбные и крыловидные кости неподвижно (без сустава) соединяются друг с другом, хорошо развиты базиптеригонидные сочленения (отсутствующие во взрослом состоянии у большинства других птиц). Передний конец крупного сошника обычно сливается с нёбными отростками верхнечелюстных костей, задний конец сошника расщеплён и его расходящиеся концы соединяются с нёбными и крыловидными костями, отделяя их от клювовидного отростка (Карташев, 1974).

В трёх других типах нёба, выделенных Гексли для современных птиц (схиzogнатический, десмогнатический и эгитогнатический) сочленение нёбных и крыловидных костей может скользить вдоль клювовидного отростка парасфеноида, обеспечивая подвижность костного нёба относительно продольной оси черепа (рис. 1.1).

В отличие от редуцированного кия грудины, по строению которого только *Ratitae* отделяются от всех прочих птиц, неподвижное нёбо — действительно архаичный, первичный признак, имеющий высокую таксономическую значимость. Он надёжно отделяет *Ratitae* + тинаму от прочих современных пернатых. Птиц с неподвижным костным нёбом в настоящее время чаще называют палеогнатами, а не дромеогнатами (*Palaeognathae* — древнечелюстные, древненёбные), птиц же с подвижным нёбом — неогнатами (*Neognathae* — новочелюстные, новонёбные). Термин «палеогнаты» впервые ввёл Вильям Пайкрафт (William Plane Pycraft) в 1901 г., он же объединил всех птиц с дромеогнатическим типом нёба в надотряд *Palaeognathae*, противопоставив его новонёбным птицам. Пайкрафт считал этот надотряд сборным, полифилетическим.

Несмотря на то, что Гексли “нащупал” действительно первичное отличие страусов и тинаму от прочих птиц, он придал ему меньшее таксономическое значение, чем это принято ныне, поскольку отдавал приоритет наличию или отсутствию кия в качестве более важного критерия. Равноценными крупными группами ранга отряда (по нынешним критериям — подкласса, инфракласса) он считал *Saururae* (ящерохвостые птицы, представленные вымершим археоптериксом, не имевшим грудины), *Ratitae* (бескилевые, в трактовке Нитцша) и *Carinatae* (килегрудые птицы).

Через *Saururae* всех представителей класса *Aves* нередко напрямую выводят от хищных тероподных динозавров, однако многие данные говорят о том, что ящерохвостые – тупиковая ветвь оперённых летающих рептилий, весьма далекая от настоящих (веерохвостых) птиц и вымершая вместе с динозаврами на рубеже мела и кайнозоя (Курочкин, 2009).

В составе бескилевых Гексли выделяет пять групп ранга подотряда — страусов, нанду, эму, казуаров, киви — все с дромеогнатическим типом нёба. В составе килегрудых птиц в основе деления на подотряды лежит строение

нёба, а первый подотряд *Dromaeognathae* составило семейство тинаму, остальные три подотряда — *Schizognathae*, *Desmognathae*, *Aegithognathae* включали птиц с соответствующим типом нёба. В отношении неогнат система Гексли не оправдала себя — использование лишь одного произвольно взятого признака в качестве единственного таксономического критерия высокого ранга привело к искусственному объединению или дроблению естественных эволюционных групп птиц.

Следующий важный этап в создании естественной системы класса птиц, который характеризовался взвешенным применением в качестве критериев множества морфологических признаков, ознаменовали таксономические построения Ганса Гадова (*Hans Gadow*) и Макса Фюрбрингера (*Max Fürbringer*). В системе Гадова (*Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Vögel. Systematischer Theil*, 1893) *Ratitae* уже не представляют таксона, равноценного *Saururae* (*Archaeornithes* в трактовке Гадова), а включены в качестве надотряда в подкласс настоящих птиц *Neornithes*, противопоставляемый подклассу древних птиц *Archaeornithes*. Ситуация внутри *Ratitae*, так же как и положение тинаму в составе *Carinatae* (правда, в ранге самостоятельного отряда *Tinamiformes*), не претерпела существенных изменений по сравнению с системой Гексли.

У Фюрбрингера (*Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel*, 1888) страусы и тинаму также включены в состав подкласса веерохвостых птиц *Ornithurae* (= *Neornithes* в трактовке Гадова), противопоставленного ящерохвостым *Saururae*, однако разделения на килевых и бескилевых не проводится. Перечень отрядов веерохвостых открывает *Struthionithes* (африканские страусы), за ним идут отряды *Rheornithes* (американские страусы — нанду), *Hippolectryornithes* (австралийские страусы — эму и казуары) и «промежуточный» отряд *Aeryornithes* (вымершие эпиорнисы). Затем следуют несколько «основных» и «промежуточных» отрядов водных, околородных и хищных птиц. Лишь в середине системы помещен отряд *Alectornithes* (курообразные) с подотрядами *Apterygiformes* (киви), *Crypturiformes* (тинаму) и *Galliformes* (куриные, включая гоацина). Таким образом, в системе Фюрбрингера подчеркиваются представления о полифилии как бескилевых, так и палеогнат в целом, а также предполагаются более тесные родственные связи не только тинаму, но и киви, с курообразными (имеющими киль на груди и схиногнатический тип нёба). Учитывая тщательность проработки Фюрбрингером морфологических признаков, понятно, что речь идет не только о внешнем сходстве тинаму и куриных.

В значительно более подробной, чем у Гадова и Фюрбрингера, системе Эрвина Штресеманна (*Erwin Stresemann*, последняя редакция: *The Status of Avian Systematics and Its Unsolved Problems*, 1959) порядок перечисления отрядов веерохвостых птиц также начинается с *Struthionones* (африканские страусы), далее следуют *Rheae* (нанду), *Casuarii* (казуары + эму), *Aeryornithes* (эпиорнисы), *Apteryges* (киви + моа), затем, как переходное звено к «курообраз-

ным», *Crypturi* (тинаму) и группа отрядов «курообразных» *Galli* (куриные), *Opisthocomi* (гоацины), *Turnices* (трёхпёрстки).

Система Александра Уэтмора (Alexander Wetmore, последняя редакция: *A Classification for the Birds on the World*, 1960) во многом объединила и усовершенствовала классификации Гадова и Фюрбрингера, став «вершиной» морфологической систематики птиц. Подкласс *Neornithes* здесь открывается двумя надотрядами меловых зубастых птиц, далее следует надотряд *Impennes* — плавающие, с единственным отрядом *Sphenisciformes* (пингинообразные), за ним — надотряд *Neognathae* — новонёбные или типичные птицы. Последний надотряд включает 29 отрядов рецентных и вымерших птиц, в том числе всех страусовых и тинаму, то есть палеогнат! Таксоны *Ratitae* и *Palaeognathae* вообще не используются Уэтмором, но именно отрядами, составлявшими эти группировки в других классификациях он (видимо следуя традиции) открывает перечень *Neognathae*:

*Struthioniformes* (страусообразные в узком смысле, 1 семейство),

*Rheiformes* (нандуобразные, 1 семейство),

*Casuariiformes* (казуарообразные, 2 семейства),

*Aepyornithiformes* (эпиорнисообразные, 1 субрецентное семейство),

*Dinornithiformes* (моаобразные, 1 субрецентное семейство),

*Apterygiformes* (кивиобразные, 1 семейство)

*Tinamiformes* (тинамуобразные, 1 семейство).

Далее следуют 7 отрядов водоплавающих, околородных и хищных птиц и только потом идут *Galliformes* (курообразные).

С точки зрения современных знаний о морфологии и филогении птиц включение 7 перечисленных отрядов палеогнат в надотряд неогнат, точно так же, как и обособление пингинов (имеющих подвижное костное нёбо схизогнатического типа) и их противопоставление этой расширенной группе «неогнат» выглядит нонсенсом. В ранних редакциях своей системы Уэтмор сближал пингинов с гагарами и поганками, но под влиянием Л. Стейнегера (Leonard Stejneger), Михаила Александровича Мензбира и П. Лоу (Persi R. Lowe), изменил первоначальную точку зрения. Упомянутых морфологов и систематиков ввели в заблуждение псевдопримитивные морфологические признаки этой группы, приобретённые вторично в результате глубокого приспособления к водному образу жизни и отказа от полёта. У птиц эволюция таксона, сопровождающаяся отказом от полёта, как правило, приводит к педоморфозу — сохранению тех или иных ювенильных признаков во взрослом состоянии. Педоморфоз “консервирует” атавизмы вроде неслившихся костей цевки или фабрициевой сумки, отражается на пропорциях тела, структуре и окраске оперения. Всё это часто приводило к неоправданному завышению систематиками ранга педоморфного таксона по отношению к ближайшим «непедоморфным» родственникам. Сказанное относится не только к пингинам, но и к дронтам (происходят от одной из групп голубей, ранг

семейства явно завышен), пастушковым (от родового ранга для ряда нелетающих форм сейчас отказались).

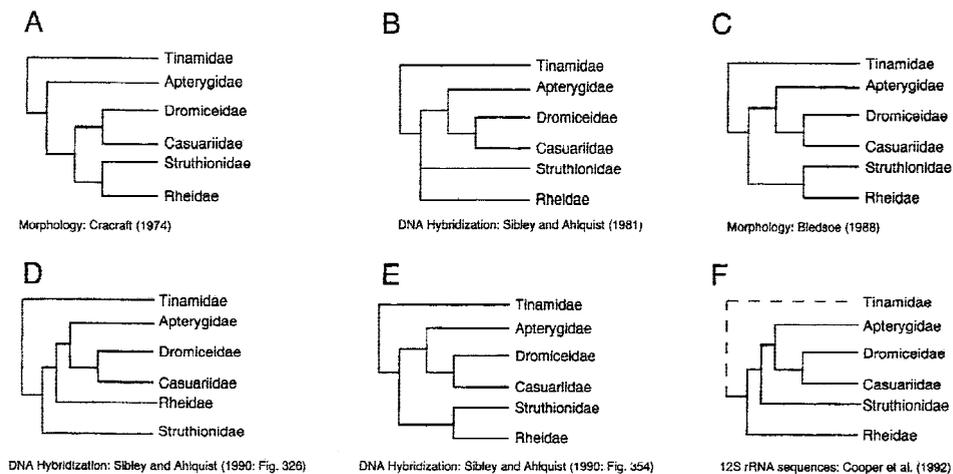
Страусообразные в широком смысле также демонстрируют разнообразные состояния педоморфной организации, что в немалой степени способствовало утверждению взглядов об обособленности разных групп *Ratitae* и лишь конвергентном характере сходства между ними. В этой связи придание Уэтмором отрядного ранга почти всем семействам страусов вполне объяснимо. Но по какой-то причине он игнорировал строение нёба в качестве таксономического критерия, разделяющего истинных *Neognathae*, с одной стороны и страусоподобных + тинаму, с другой. Кстати, высказывалась также мысль, что неподвижное нёбо страусоподобных — тоже педоморфный признак, приобретённый вторично (Feduccia, 1980; Olson, 1985). Однако трудно объяснить причины такого регресса (в отличие от утраты кия, изменений в поясе передних конечностей), наличие же сходного типа нёба у тинаму и палеонтологические находки разнообразных летающих палеогнат из мезозоя свидетельствуют против такой предполагаемой реверсии развития. Детальные исследования челюстного аппарата палеогнат, как биомеханической конструкции (Дзержинский, 1983) позволили однозначно определить морфобиологическую специфику палеогнатизма и его место в картине эволюционных преобразований птичьего черепа.

К сожалению, упомянутые ошибочные решения Уэтмора были широко приняты в научной и в учебной литературе (напр., Карташев, 1974), и до недавнего времени фигурировали во многих таксономических сводках.

Система Уэтмора была модернизирована в современных «традиционных» классификациях, в основе которых по-прежнему лежали морфологические критерии, но были учтены также многие данные бурно развивающихся с 1980-х гг. молекулярных филогенетических исследований, а также применены методы кладистики. Надотряд *Impennes* упразднили, поскольку было доказано, что пингвины произошли от летающих морских птиц, близких к трубконосым и составляют монофилетическую кладу с буревестникообразными и гагарами (напр., Sibley, Ahlquist, 1990). Перечень рецентных отрядов снова стали открывать палеогнаты: бескилевые, помещённые в единственный отряд страусообразных (*Struthioniformes sensu lato*) и тинамуобразные (*Tinamiformes*) (Morony, Bock, Farrand, 1975; Howard, Moore, 1984; del Hoyo, Elliott, Sargatal, 1992; и др.). «Уэтморские» отряды страусоподобных в большинстве новых систем получили ранг подотрядов внутри *Struthioniformes sensu lato*. В самых последних по времени системах (напр. Dickinson, 2003) тинамуобразных стали помещать перед страусообразными птицами, открывая этим отрядом перечень рецентных птиц. Резон в этом есть — «псевдоархаичные» страусообразные на самом деле более изменены морфологически (отказ от полёта, педоморфоз, гигантизм) по сравнению с тинаму, очевидно сохранивших в большей мере облик и экологические черты, присущие предкам, общим для них и для страусообразных.

## Представления о филогенетических связях палеогнат

Монофилия современных палеогнат относительно прочих рецентных групп птиц сейчас доказывается как морфологическими, так и молекулярно-генетическими методами (Kurochkin, 1995). Этот факт позволяет объединить Struthioniformes и Tinamiformes в рамках инфракласса Palaeognathae или Palaeornithes. А вот птицы с подвижным костным нёбом, вероятно, парафилетичны по своему происхождению, хотя нет сомнений, что они – потомки палеогнат, во всяком случае, проходили в своей эволюции «палеогнатную» стадию. В современной фауне палеогнаты представлены реликтовыми наземными, нелетающими (бескилевые) и плохо летающими (тинаму) формами с дромеогнатическим типом нёба. Многочисленные палеонтологические находки второй половины XX в. свидетельствуют, что к архаичным палеогнатам (но не обязательно к дромеогнатам!) относились и некоторые мезозойские веерохвостые птицы. Ещё в конце мезозоя две группы птиц, происходящих от разных палеогнатных предков, независимо друг от друга модернизировались, в частности приобрели подвижное нёбо и ещё несколько прогрессивных черт. Одну из этих групп составили современные отряды курообразных (Galliformes) и гусеобразных (Anseriformes), а также, по всей вероятности, вымерший отряд Gastornithiformes, представленный преимущественно очень крупными нелетающими формами. Эти три отряда в настоящее время выделяют в надотрядную группу Galloanserae, иногда же этой группе придают ранг инфракласса Paraneornithes. Ранг другого инфракласса — Neoaaves (или Neornithes в более низком ранге и узком объёме, чем у Уэтмора) предлагают придать группе, объединяющей все прочие отряды неогнат (включая и пингвинов). Согласно большинству «традиционных» и молекулярных трактовок филогении веерохвостых птиц, палеогнаты — внешняя группа по отношению к Neognathae (сестринским ветвям Galloanserae и Neoaaves) (напр., Livezey, Zusi, 2001; van Tuinen et al., 2006; Ericson et al., 2006; Ericson, 2008). По некоторым же молекулярно-генетическим данным (напр., Prager, Wilson, 1980; Sibley, Ahlquist, 1990), сестринские группы составляют, наоборот, Palaeognathae и Galloanserae, а «настоящие» Neoaaves (=Neornithes) представляют собой внешнюю группу к этой общей кладе. В пользу последнего решения говорит и ряд исследований, не связанных напрямую ни с молекулярной генетикой, ни с «классической» морфологией. Эти исследования обнаружили удивительную общность курообразных и тинаму, в частности, по составу протеинов яичного белка, химическому составу восков копчиковой железы, фауне паразитов и др. (Sibley, Ahlquist, 1972; Jacob, Hoerschelmann, 1985 и др.). Есть также точка зрения, постулирующая, что наиболее «внешняя» группа современных птиц — «псевдонеогнаты» куро-гусеобразные, отделившиеся от общего ствола ещё до разделения стра-

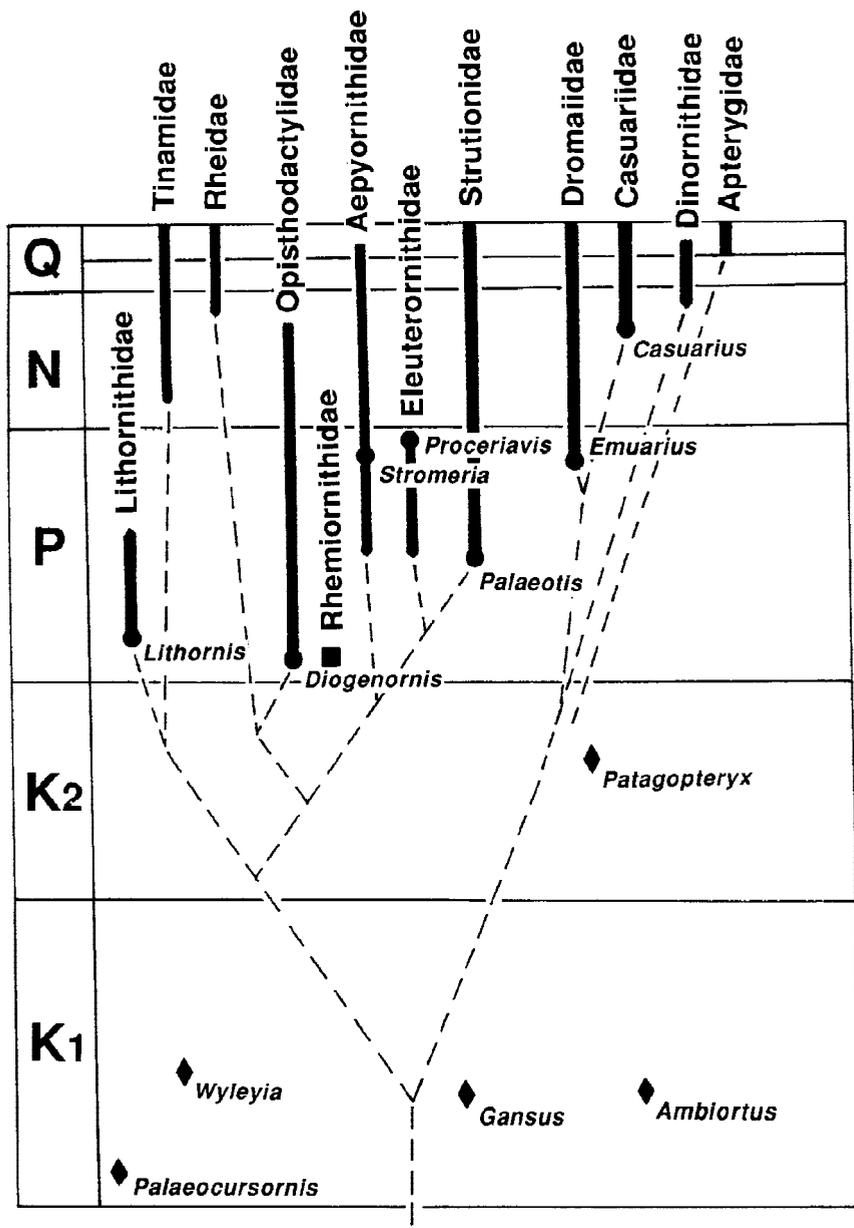


**Рис. 1.2.** Шесть гипотез родственных связей современных палеогнат. (из: Lee, Feinstein, Cracraft, 1997)

усоподобных палеогнат и настоящих неогнат (Cooper, Penny, 1997). Следует сказать (и это будет видно из дальнейшего текста), что «разной» филогенетических трактовок в молекулярных системах порой очень велик и, очевидно, сильно зависит от избранного генетического материала, применяемых биохимических и математических методик, способов построения кладограмм.

Ситуация с родственными связями внутри современных палеогнат ещё менее определена (Lee et al., 1997). Здесь также имеет место конфликт морфологических и молекулярных трактовок (рис. 1.2), который в дальнейшем усугубился конфликтом внутри этих последних. Не слишком помогают палеонтологические данные. Несмотря на явно мезозойский возраст группы, самые ранние ископаемые остатки страусообразных датируются началом палеогена, а тинаму — началом неогена (здесь и далее датировки по: Kurochkin, 1995). Пока не удастся установить степень родства достаточно разнообразных, но очень разрозненных раннемеловых (*Palaeocursornis*, *Wyleya*, *Gansus*, *Ambiortus*) и позднемеловых (*Patagopteryx*) палеогнат, с ветвью, ведущей к современным бескилевым и тинаму (рис. 1.3).

Не подвергаются сомнению, пожалуй, лишь близкие родственные связи австрало-новогвинейских родов. Казуарам и эму традиционно придается ранг семейств соответственно Casuariidae и Dromaiidae (=Dromiceidae). Эти сестринские группы, образующие таксон Casuarii (ныне чаще всего трактуемый как подотряд) разделились предположительно в позднем палеогене, около 30 млн. лет назад. Древние Dromaiidae известны, начиная с позднего палеогена (олигоценый австралийский *Emuarius*), Casuariidae — только с позднего неогена.



**Рис. 1.3.** Предполагаемая филогения палеогнат, показанная на геологической шкале времени (из: Kurochkin, 1995). Сплошные линии — подтвержденные находками семейства; пунктир — предполагаемые родственные связи; кружки — ранние кайнозойские представители групп; квадрат — семейство без установленных родственных связей; ромбы — изолированные роды мезозойских палеогнат. К<sub>1</sub> — ранний мел; К<sub>2</sub> — поздний мел; P — палеоген; N — неоген; Q — четвертичный период

Чаще всего сестринским таксоном к *Casuarii* считают *Arterygidae* (киви или бескрылых), хотя морфологически киви резко отличаются от прочих современных бескилевых и в ряде «немолекулярных» систем их считают внешней группой ко всем остальным таксонам страусообразных (напр., Stascraft, 1974a; Stascraft et al., 2004). Эколого-морфологическое своеобразие киви легко объяснимо с позиций aberrантной эволюции этой группы в специфических островных условиях (частичное замещение экологической ниши ночных насекомоядных млекопитающих). Однако обособленность киви подтверждается и некоторыми молекулярными исследованиями (Lee et al., 1997; Harshman, 2007).

С другой стороны, с киви сближают других новозеландских эндемиков — моа (семейство *Dinornithidae*). Родство киви и моа считается в целом доказанным морфологическими и молекулярными методами, однако степень расхождения между этими филумами представляется более значительной, чем между казуарами и эму. Это отражено в разбросе таксономических трактовок — от объединения обоих семейств (следуя Штреземанну) в один подотряд *Arteryges* (или *Dinornithes*) до разделения их на отрядном (в трактовке Уэтмора) уровне. Существуют и альтернативные точки зрения; согласно одной из них моа противопоставляются общей группе киви—эму—казуаров, согласно другой — наоборот, моа сближаются с австрало-новогвинейскими таксонами, а киви представляют собой лишь внешнюю группу к ним (см. обзор А. Купера: Cooper, 1997). По признакам посткраниального скелета *Dinornithidae* представляют собой внешнюю группу по отношению ко всем остальным рецентным и субрецентным страусоподобным птицам (Bledsoe, 1988). Предположительно обособление австрало-новогвинейской и новозеландской ветвей от единой предковой линии (назовём её австралазийской) произошло на рубеже мела и кайнозоя (около 65 млн. лет назад). Разделение киви и моа часть исследователей относят к этому же времени (рис. 1.3), по другим гипотезам оно произошло лишь немногим раньше разделения эму и казуаров (в интервале 30–35 млн. лет назад). Ископаемые остатки киви датируются лишь четвертичным периодом, моа известны с конца неогена.

Настоящих (африканских) страусов и южноамериканских нанду тоже часто считают сестринскими группами (рис. 1.2), особенно по посткраниальным признакам (Bledsoe, 1988). Правда, в некоторых системах, основанных на разных молекулярных признаках, статус внешней группы к остальным рецентным страусообразным придавали то *Struthionidae*, то *Rheidae*, при этом — чаще последним (Cooper et al, 1992; Lee et al., 1997; Cubo, 2003). По всему комплексу признаков страусы и нанду выглядят разошедшимися гораздо дальше, чем австралазийские таксоны. В составе *Struthioniformes sensu lato* страусам придают ранг подотряда *Struthiones*, с единственным современным семейством. Если считать некрупного *Palaeothis* (буквально — «древняя дрофа») из эоцена Германии ранним представителем *Struthionidae*, возраст

этого семейства восходит к середине палеогена — примерно 50–45 млн. лет. Были описаны несколько родов неогеновых страусов — *Diamantornis*, *Namornis*, *Psammornis*, впрочем, их реальность порой подвергается сомнениям (Mourer-Chauviré et al., 1996b), а последний род порой относят к эпиорнитидам. Наиболее близким к Struthionidae и, вероятно, входящим в тот же подотряд, считают ископаемое семейство Eleutherornithidae, известное из эоцена Швейцарии (*Eleutherornis*) и олигоцена Англии (*Proceriavis*). Дискутируется отношение к этому подотряду также Rhemiornithidae из раннего палеоцена Франции. Из субрецентных групп традиционно сближают с Struthiones афро-мадагаскарских эпиорнисов (семейство Aepyornithidae), хотя по посткраниальным признакам они выглядят внешней группой по отношению к страусам + нанду (Bledsoe, 1988). Ранние эпиорнитиды известны из эоцена и олигоцена Северной Африки (роды *Eremopezus*, *Stromeria*), поздние гигантские формы (собственно *Aepyornis*, буквально — «надптица») сохранились в качестве реликтов на Мадагаскаре до XVII века. Эпиорнитид, которых считали самостоятельным отрядом бескилевых (в узкой трактовке — Aepyornithiformes), при расширенной трактовке отряда страусообразных обычно выделяют в подотряд Aepyornithes, реже включают в Struthiones.

Нанду (семейство Rheidae) вместе с ископаемым семейством Opisthodactylidae обычно обособляют на уровне подотряда Rheae (в узкой трактовке — отряда Rheiformes), ограниченного в распространении Южной Америкой. Собственно Rheidae известны только начиная с позднего неогена (ископаемый род *Heterorhea* датируется временем около 5 млн. лет назад), их сестринская группа Opisthodactylidae (роды *Diogenornis*, *Opisthodactylus*) просуществовала около 55–60 млн. лет — с раннего палеоцена до позднего миоцена. Время расхождения этих двух семейств предположительно относят к концу позднего мела, около 70 млн. лет назад. Разделение Rheae и Struthiones + Aepyornithes в этом случае датируют серединой позднего мела, а разделение афро-американской и австралазийской линий палеогнат — даже серединой раннего мела, т.е. более 100 млн. лет назад (рис. 1.3).

Главная интрига последних лет — положение тинаму относительно других рецентных и субрецентных палеогнат. В большинстве морфологических и молекулярных классификаций тинаму считают внешней группой к остальным палеогнатам (рис. 1.2) и традиционно придают им ранг отряда. Вместе с тем высказывались и мнения о более тесном родстве двух южноамериканских семейств — нанду и тинаму, вплоть до предложений объединить их в один отряд (Rheiformes или Tinamiformes), противопоставленный остальным палеогнатам. А согласно результатам ряда недавних исследований тинаму буквально “встраиваются” внутрь древа бескилевых, сближаясь либо с афро-американской, либо с австралазийской линией (напр., Kurochkin, 1995; Hackett et al., 2008). Таким образом, Struthioniformes sensu lato оказываются парафилетическими относительно Tinamiformes. Обычно тинаму

считают автохтонами и эндемиками южноамериканского континента. Действительно, рецентное семейство Tinamidae известно только с территории Южной Америки, начиная с раннего-среднего миоцена (примерно 15–20 млн. лет назад). А вот их сестринская группа — семейство Lithornithidae (роды *Lithornis*, *Paracathartes*, *Pseudocrypturus*) найдена в палеоцене-эоцене Северной Америки и Англии (в диапазоне 60–40 млн. лет назад) (Houde, 1988). Отметим, что в этот период восток Северной Америки и Европа представляли собой единую сушу. Таким образом, в палеогене этот отряд был распространен шире, чем сейчас, так что вопрос о родине отряда остается открытым (исходя из наиболее древних находок, это может быть даже Европа). Расхождение Tinamidae и Lithornithidae относят к концу мелового периода (рис. 1.3), хотя по палеобиогеографическим реконструкциям (Каландадзе, Раутиан, 1992), это событие могло произойти не позднее середины раннего мела. Расхождение тинамуобразных с другими палеогнатами может быть датировано в широком интервале: середина раннего – начало позднего мела.

Подводя итог истории систематики палеогнат и представлений об их филогенетических связях, следует констатировать, что хотя вопрос о монофилии всех рецентных и субрецентных палеогнат выглядит решенным, две другие крупные проблемы макросистематики птиц в настоящее время не имеют однозначного решения.

1. Представляют ли собой современные палеогнаты внешнюю группу по отношению ко всем другим современным птицам или они являются сестринской группой к Galloanserae и составляют с ней общую кладу, отдельную от истинных неогнат?

2. Представляют ли собой тинаму внешнюю группу по отношению к прочим палеогнатам или они встраиваются «внутрь» общего древа страусообразных? В последнем случае Struthioniformes sensu lato должны быть признаны парафилетическим таксоном, а всю систематику палеогнат следует коренным образом пересмотреть.

## Эволюция и диверсификация палеогнат: вероятный сценарий

Итак, несмотря на отсутствие ископаемых остатков, морфологи, палеонтологи, генетики относят существование общего предка современных палеогнат к середине-концу раннемелового периода, т.е. к эпохе расцвета динозавров. Вопрос о том, где появились предки нынешних палеогнат, пока остается открытым. Долгое время бытовала так называемая «страусовая гипотеза», согласно которой общий нелетающий предок страусоподобных птиц населял южный суперматерик Гондвану, ещё до её раскола на Южную Америку, Африку, Антарктиду, Австралию, Индостан (Cracraft, 1974a, b, 1976). Согласно этой гипотезе нелетающие палеогнаты не расселялись через моря и океаны, а просто “разъехались” на соответствующих материковых блоках, дав начало соответствующим ветвям в Южной Америке, Африке и Австралии. Вполне вероятно, что свои ветви палеогнат эволюционировали также в Антарктиде и Индостане, просто пока они до сих пор не найдены в ископаемом виде. Присутствие настоящих страусов в Азии с неогена вплоть до исторического времени с точки зрения этой гипотезы было вполне объяснимо — нелетающие страусы расселились из Африки в Азию через сухопутный мост, возникший не ранее миоцена. Однако находки палеогеновых летающих страусоподобных в Европе, трудности с объяснением вселения киви и моа на океанический архипелаг — Новую Зеландию (связи которого с Гондваной до сих пор дискуссионны), включение летающих тинаму и североамериканских литорнисов в единое древо палеогнат, все это привело к краху рассматриваемой гипотезы.

Самое же главное — Гондвана начала раскалываться на отдельные литосферные плиты задолго до описываемого времени — ещё в средней юре. К концу раннего мела исчезает сухопутная связь Южной Америки с Северной Америкой и Антарктидой, так что вторая половина мелового периода характеризуется наибольшей за всю историю раздробленностью и изоляцией материковых плит (Каландадзе, Раутиан, 1992). На какой из них появился общий предок нынешних палеогнат — неясно. И конечно, если он имел меловой возраст, то наверняка был способен к полету, иначе заселение практически всех материков его потомками совершенно необъяснимо, даже если учесть, что морские преграды в южном полушарии тогда были менее широки, чем в позднем кайнозое. Принимая концепцию нелетающего предка, мы должны отнести его существование, по меньшей мере, к юрскому времени. Придется допустить также, что нелетающие палеогнаты обитали в Австралии ещё до середины раннего мела, поскольку позднее эта часть суши была полностью изолирована (фактически до конца неогена).

Как мог выглядеть этот гипотетический общий предок? Каковы были его анатомические черты, биологические особенности и экологические предпочтения?

Как считает большинство исследователей, из современных палеогнат, тинаму в наибольшей степени сохранили анцестральные черты. Помимо тинаму, ряд других групп птиц, предположительно близких к палеогнатам — курообразные, паламедеи, трёхпёрстки — имеют вполне выраженный облик индейки, курицы, куропатки, перепёлки. Трёхпёрсток считают представителями то отряда журавлеобразных, то ржанкообразных, однако по некоторым морфологическим и молекулярным (напр., Sibley, Ahlquist, 1990), это ответвление ствола веерохвостых было следующим после такового для Palaeognathae и Galloanserae. «Куроподобность» предполагается (или уже доказана) и для вымерших литорнисов, ранних моа, некоторых гусеобразных и журавлеобразных. Иными словами, неспециализированный куриный «архетип» вполне вероятен как базовый этап эволюции веерохвостых птиц.

Исходя из этого предположения, «архетипически» предок страусов и тинаму напоминал куриную птицу (или тинаму), имел вполне развитый скелет крыла, киль на груди, таз открытого типа, недлинные четырехпалые ноги, недлинный клюв генерализованного строения. В связи со способностью летать, его перья, скорее всего, были «нормальные» нерассученные, присутствовали аптерии, была копчиковая железа или пудретки. Из архаичных черт для него можно предположить примитивную формулу мышц ноги (формула Гаррода); наличие сложно устроенного пениса, «выворачивающегося» из клоаки при половом возбуждении; рамфотеку (роговую оболочку клюва), состоящую не из сплошного чехла, а из нескольких щитков. Отметим, что некоторые из перечисленных признаков встречаются не только у современных палеогнат, но и в других группах птиц.

И, несомненно, архаичной была конструкция челюстного аппарата этого общего предка страусов и тинаму. Кстати, по деталям строения нёба современные палеогнаты различаются между собой. У тинаму нёбные кости соприкасаются по средней линии, хорошо развиты базиптеригоидные отростки. У киви базиптеригоидные отростки тоже хорошо развиты, а сошник срастается с нёбными и крыловидными костями, не соединяясь с нёбными отростками верхнечелюстных костей. У страусов сошник смещён вперёд и соединяется только с нёбными отростками верхнечелюстных костей, нёбные кости палочковидные и прилегают к средней части крыловидных костей. У нанду сошник, напротив, смещён назад и соединяется как с нёбными, так и с крыловидными костями, задние части нёбных костей расширены. У казуаров и эму сошник ещё более мощный и срастается с крупными нёбными отростками верхнечелюстных костей. Было ли нёбо предка похоже на нёбо современных тинаму, или имело другое строение — пока остается на уровне предположений.

По аналогии с тинаму и куриными птицами, гипотетический предок хорошо ходил и бегал, прибегая к полёту главным образом в случае опасности. Он вёл преимущественно наземный образ жизни, и был неспециализиро-

ванным собирателем плодов, семян и беспозвоночных в лесных и саванно-подобных ландшафтах (напомним, что открытых травянистых пространств, типа лугов и степей в мелу ещё не было).

Для системы размножения предковой формы, очевидно, была характерна одновременная полигиния у самцов и последовательная полиандрия у самок, возможно с реверсией половых и родительских ролей (самки токуют, соперничают за самцов; самцы осуществляют насиживание кладок и заботу о выводках). Архаизм и примитивность такой системы вполне аргументировано доказаны (Панов, 1983). Эта система типична для большинства современных видов тинаму, в значительной мере сохранилась у эму и казуаров (хотя токуют самцы). В ходе эволюции птиц такая система трансформируется в «традиционную» полигинию (с вариациями в виде миксогамии и промискуитета), либо напрямую в моногамию. У типичных «гаремных» полигамов — нанду и африканских страусов реверсии половых ролей нет, но именно самец осуществляет заботу о потомстве (у африканского страуса — делит обязанности с «главной» самкой гарема). У моногамных видов тинаму и моногамных киви заботится о потомстве также самец (у киви — порой и самка). Интересно, что у тинаму, киви, казуаров и моа половой диморфизм в размерах (иногда и в окраске) обратный, у африканского страуса и нанду — прямой, у эму — нейтральный (у эпиорнисов — не выяснен).

В связи с этим нелишне вспомнить, что реверсия родительских ролей характерна и для представителей ещё двух предположительно близких к палеогнатам групп птиц — сорных кур и трёхпёрсток, причем у последних она сопровождается обратным половым диморфизмом и последовательной полиандрией — в точности как у тинаму. Впрочем, такое же явление характерно и для ряда представителей ржанкообразных (яканы, цветные бекасы, плавунчики, некоторые зуйки и песчаники) — группы, весьма далекой от палеогнат.

Ещё одна биологическая черта, общая для тинаму и сорных кур (и, вероятно, присутствовавшая у предка страусов и тинаму), — необычайная «скороспелость» птенцов. Они вылупляются с зачатками маховых и рулевых перьев, летают с недельного возраста, а спустя ещё две недели почти неотличимы от взрослых.

Опираясь на разнообразные литературные источники по ископаемым, субрецентным и рецентным палеогнатам, мы приводим ниже наиболее вероятную реконструкцию эволюционной истории различных ветвей этой группы.

### **Тинаму и литорнитиды**

Почти несомненным выглядит предположение (хотя оно и не подтверждено фактами), что начало радиации палеогнат и их расселение по континентам и островам происходило ещё на стадии летающего «куроподобного» предка.

Похоже, что южноамериканские тинаму сохранили архаичную жизненную форму до современной эпохи, не выходя за пределы изначальной экологической ниши. Они и сейчас — неспециализированные собиратели, размером от перепела до курицы (15–49 см, 43–2080 г). За исключением нёба дромеогнатического типа и наличия у самцов пениса, все основные морфологические признаки тинаму характерны для летающих птиц. Но летают тинаму плохо, о чём говорит слабо развитая грудная мускулатура, ненасыщенная кровеносными сосудами. Поэтому мясо тинаму очень белое, даже белее, чем у куриных, а сердце — совсем крохотное (0.2% массы птицы). Крылья короткие, округлые, хвост практически незаметен — мягкие рулевые скрыты удлинёнными перьями надхвостья, что дало второе название отряду — скрытохвосты (*Crypturii*). Ноги, напротив, сильные, куриного типа, задний палец развит слабо или отсутствует. Окраска покровительственного типа, обычно с многочисленными пестринами, поперечной рябью, мелким струйчатым рисунком по буроватому, сероватому или охристому фону, реже почти однотонная. Ноги, клюв, радужина неярко. У некоторых видов при взлёте бросаются в глаза яркие рыжие поля на крыльях (напр., краснокрылый тинаму *Rhynchotus rufescens*). У хохлатых тинаму (род *Eudromia*) развит острый хохолок. Окраска самцов и самок в целом сходна, самки немного ярче (Кокшайский, 1990; Cabot, 1992).

Рацион тинаму состоит из достаточно разнообразной растительной (семена, ягоды, вегетативные части растений) и животной (беспозвоночные, мелкие позвоночные) пищи. При кормёжке тинаму разгребают лесную подстилку и почву не ногами, как куриные птицы, а только клювом. В связи с преимущественной растительностью, зоб, желудок и слепые кишки хорошо развиты и объёмисты. Живут в лесах разного типа, саваннах, кустарниковых зарослях, степях, в горы поднимаются до 4000 м. Оседлы, ведут преимущественно сумеречный или ночной образ жизни, очень скрытны. Встречаются поодиночке, стайка тинаму — это наверняка нераспавшийся выводок. Только хохлатые тинаму, обитающие в наиболее открытых аридных биотопах, образуют небольшие стаи. Вспугнутые, шумно взлетают, но почти сразу же садятся и переходят на бег, бегущая птица вытягивает шею вперёд, как эму или нанду. Чаще же при опасности затаиваются, вытянувшись столбиком, распластавшись на земле, или спрятавшись в неглубокие норы и ниши. Некоторые виды (например, представители рода больших тинаму *Tinamus*) ночуют и скрываются от опасности не на земле, а на деревьях.

Немногие тинаму моногамны и имеют равное соотношение самцов и самок. У полигамных видов число самок бывает иногда в 4 раза меньше, чем самцов, и именно самкам свойственно брачное поведение — токование с распушенными крыльями и хвостами, пение. Голоса многих тинаму очень красивы — это набор звучных минорных свистов и трелей. Название «тинаму» предположительно происходит от слова «инамбу» на одном из североарген-

тинских диалектов языка гуарани, передающего крик краснокрылого тинаму. У полигамных видов самец занимает и охраняет гнездовой участок, строит примитивное гнездо, а самки, кочуя по участкам самцов, откладывают яйца (обычно по одному в каждое гнездо). Каждая самка откладывает от 1 до 6–10 яиц, крупных, блестящих и ярко окрашенных в зелёные, синие, красноватые тона. По структуре скорлупы яйца тинаму не похожи на яйца никаких других групп птиц. Самец насиживает коллективную кладку в течение 16–20 дней. Временно покидая гнездо для кормёжки, птица накрывает яркие яйца растительной ветошью, чтобы не демаскировать кладку. У некоторых видов за один сезон размножения бывает две кладки. Птенцы тинаму покрыты пёстрым пухом. Физиологической зрелости птенцы достигают уже в 2–3 месяца, но обычно начинают размножаться к концу первого года жизни. Очевидно, средние сроки жизни невелики — популяции тинаму более чем наполовину состоят из молодых птиц (Кокшайский, 1990; Cabot, 1992).

Видимо, благодаря своим небольшим размерам и оппортунистической жизненной стратегии, тинаму, в противоположность прочим палеогнатам, сохранили относительно высокое таксономическое разнообразие и не стали реликтовой вымирающей группой.

В семействе насчитывают 9 родов с примерно 47 современными видами, группируемых в подсемейства Tinaminae и Rhynchotinae — лесных и степных тинаму. Описано до 14 вымерших видов.

В течение большей части своей истории тинаму, очевидно, не встречали серьезной конкуренции со стороны курообразных. Представители автохтонного южноамериканского семейства краковых (Cracidae) отличны от тинаму по размерам и экологической специфике. А зубчатоклювые перепела (Odontophoridae), весьма сходные с тинаму экологически и по размерам, вселились из Центральной в Южную Америку только в ходе восстановления связи между двумя континентами (т.е. не ранее 5–7 млн. лет назад), и не продвинулись к югу дальше Боливии и Бразилии. В этот же период и тинаму расселились из Южной Америки на север — в Центральную Америку. Ныне они населяют западное полушарие от юга Мексики до юга Патагонии, но отсутствуют (за исключением акклиматизированных человеком) на островах. Сохранение тинаму в Южной Америке и их дальнейший частичный «обмен» с курообразными полностью укладываются в представления о «великолепной изоляции» и «великом американском обмене» Джорджа Гейлорда Симпсона (Симпсон, 1983).

Палеогеновые североамериканско-европейские литорнитиды, очевидно, эволюционировали в пределах той же жизненной формы, что и тинаму, но, в отличие от них, возможно, просто проиграли конкуренцию с представителями Galliformes, весьма разнообразными на северных материках.

### Страусоподобные палеогнаты и конвергентные им группы птиц

Большинство ветвей палеогнат пошло по пути постепенного увеличения размеров с отказом от полёта и редукцией крыльев. Судя как по палеонтологическим, так и морфологическим данным эти эволюционные процессы независимо, в разное время и с разной скоростью шли в разных группах. Очевидно, это было связано с внедрением палеогнат в новую трофическую нишу крупных растительноядных животных, а также с освоением многими из них открытых или полуоткрытых пространств типа лугов, прерий, степей, формирующихся на разных материках с начала олигоцена (Флеров, Беляева и др., 1974). К этому же времени относят и начало бурной радиации копытных современного облика, причем преимущественно травоядных, а не листоядных форм. Опережающими темпами стала увеличиваться длина ног (основного средства передвижения) и, соответственно, шеи. «Куроподобность» сменилась «дрофоподобностью», а затем и «страусоподобностью».

Формы палеогнат размером с индейку или дрофу, очевидно, ещё были способны к полету, но после преодоления рубежа 15–17 кг уже не могли подняться в воздух. Ограничения на дальнейшее увеличение размеров были сняты. При наличии достаточной кормовой базы гигантизм для нелетающих форм оказался выгодным, в том числе и как средство ухода от прессы хищников (по крайней мере, для страусоподобных, эволюционирующих в материковых экосистемах). Отказ от полета, сопровождаемый гигантизмом, сильно сказался на морфологии и физиологии страусоподобных. Появились те самые «псевдопримитивные» и педоморфные признаки, о которых шла речь выше.

У взрослых птиц стала сохраняться «птенцовая» фабрициева сумка в виде аналога мочевого пузыря (накопление мочи в пузыре невозможно для летающих птиц, моча и экскременты выводятся у них совместно; страусообразные же вернулись к отдельному выведению мочи и экскрементов). Перья приобрели рассученные симметричные опахала или стали волосовидными, аптерии и копчиковая железа исчезли. Кости постепенно теряли пневматичность и скелет становился всё более тяжелым. Поскольку не стало нужды крепить объемистую летательную мускулатуру, грудина утратила киль и стала плоской. Кости крыла (особенно кисти) стали уплощенными и укороченными, вилочка редуцировалась, лопатка и коракоид срослись. Интересно, что у форм, изначально эволюционировавших в открытых пространствах на материках (нанду, африканские страусы) крылья оказались редуцированными меньше, чем у страусоподобных, эволюционировавших в лесных (главным образом островных) экосистемах. Это связано с сохранением роли крыльев в качестве «рулей направления» при быстром беге. Эму, вышедшие из лесов в открытые пространства уже с сильно редуцированными крыльями, этого преимущества оказались лишены.

Скелет таза и задних конечностей страусоподобных птиц, наоборот, стал чрезвычайно мощным и прочным. У подавляющего большинства современных птиц таз открытый — его половинки снизу разомкнуты, чтобы дать возможность самке откладывать крупные яйца. Однако такое строение таза ослабляет его прочность, столь важную при быстром беге или поддержании значительной массы тела. Крупные бегающие представители страусообразных по понятным причинам восстановили замкнутый таз (причем тремя разными способами), но «вынуждены» из-за этого нести относительно мелкие яйца (1.5% массы взрослой птицы у страусов, эму, казуаров). Ещё одна общая тенденция, характерная для страусоподобных — сокращение числа пальцев задней конечности. Уменьшение числа функционирующих пальцев — признак хороших бегунов (наиболее наглядны примеры среди парно- и непарнокопытных млекопитающих: бегемот и газель, тапир и лошадь). С позиций биомеханики уменьшение площади точки опоры на субстрат ведёт к упрощению мускульных усилий в фазе отрыва ноги от субстрата и соответственно, сокращению этой фазы. Опистодактилиды, элеутеродактилиды, киви, моа имеют ещё четырехпалые ноги, хотя их задний палец уже в значительной степени редуцирован. Нанду, эму, казуары и эпиорнисы остались трехпалыми, а поздние настоящие страусы сократили число пальцев до двух (исчез II, внутренний палец).

Итак, не будучи связанными ограничениями в массе тела, необходимыми для полёта, большинство форм страусоподобных палеогнат фактически превратились в «крупных травоядных» птичьего мира, перейдя при этом к групповому образу жизни. В Южной Америке, Евразии и Африке они конкурировали с копытными, а в Австралии, Новой Зеландии и на Мадагаскаре, где крупные растительноядные млекопитающие были редки или отсутствовали, замещали их.

Не только палеогнаты образовывали гигантские страусоподобные формы. Эту нишу заполняли и некоторые другие птицы. Пальму первенства в гигантизме сейчас отдают австралийским дроморнитидам михирангам (семейство *Dromornithidae*, буквально — «птицы-бегуны») (Фентон, Фентон, 1997). Описано не менее 8 видов михирангов из 5-6 родов. Они известны, начиная с позднего олигоцена, возможно, некоторые эоценовые находки также принадлежат этой группе. Одни обитали в лесах и были относительно коротконогими, другие, подобно эму, освоили открытые пространства. Размеры ранних форм сопоставимы с таковыми у казуаров (*Barawertornis tedfordi* предположительно весил 80–95 кг), более поздние по величине превосходили страуса (рост *Geniornis newtoni* и *Bullockornis planei* оценивается в 2–2.5 м, масса — 220–240 кг), некоторые же стали самыми крупными птицами планеты (миоценовый *Dromornis stirtoni*, вероятно, достигал роста 3.6 м и весил до 600 кг). Позднемиоценовые михиранги *Ibandornis lawsoni* и *I. woodburnei*, сходные по размерам со страусом, бегали лучше, чем эму, о чём

говорит строение их ног, приближающееся к таковому у африканского страуса — внутренний палец почти исчез, остальные два несли копытообразные когтевые фаланги. *Geniornis newtoni* дожил до появления в Австралии человека (не позднее 30 тыс. лет назад), его изображения сохранились в наскальных рисунках аборигенов, наряду с изображениями эму. Долгое время дроморнисов считали группой, близкой к эму и казуарам и относили к подотряду *Casuarii*. Однако некоторые детали строения черепа указывают скорее на родство с курообразными птицами. Сейчас выяснилось, что дроморнисы — группа, производная от гусеобразных (на это указывает, в частности, строение квадратной кости), а их сходство со страусоподобными палеогнатами — результат конвергенции (Feduccia, 1999). Михиранги получили неформальное прозвище «демонические утки», учитывая то обстоятельство, что клюв некоторых из них (например, среднемиоценового *Bullockornis*) был высоким и секироподобным. Поэтому предполагается, что они могли питаться падалью, а не растительными кормами, или даже были активными хищниками.

В плейстоцене в Австралии возникли гигантские сорные куры *Progura*, а на Новой Каледонии уже в историческое время вымерли сорные куры *Sylviornis*, метрового роста, вероятно весившие более 30 кг. Наряду со страусоподобностью (а точнее — «казуароподобностью»), сильвиорнисы демонстрируют набор педоморфных признаков, из-за которых их порой переносят из семейства Megarodidae в самостоятельное семейство.

Крупные нелетающие формы страусинового облика были известны и у журавлеобразных. Особенно выделяются журавли семейства *Ergilornithidae*, известные из Центральной Азии начиная с эоцена. Они имели крайне редуцированный скелет крыльев и лишь по 2 пальца на ногах — свидетельство их прекрасных качеств бегунов. Некоторые миоценовые формы этих журавлей достигали размеров эму (Курочкин, 1981).

Другая ископаемая группа журавлеобразных — форорациды (*Phorusracidae* и близкие семейства подотряда *Carinatae*) — также включала в себя гигантские бегающие формы ростом до 2.5 м (по некоторым экстраполяциям — до 3 м). Однако эти птицы заняли другую нишу, а, именно, активных наземных хищников. Эта ниша оказалась слабо заполнена млекопитающими в изолированной на протяжении почти всего кайнозоя Южной Америке, и её активно осваивали птицы (включая «американских грифов» — катартид) и рептилии (крупные наземные крокодилы). Гигантские формы фороракосов обладали огромной головой и мощным крючковатым клювом, череп крупнейшего из них (*Kelenken*) достигает в длину 70 см. Фактически, форорациды стали кайнозойским аналогом мезозойских двуногих динозавров-теропод. В Южной Америке эта группа известна, начиная с палеоцена, её расцвет пришелся на олигоцен-миоцен. После недавней ревизии (Alvarenga, Höfling, 2003) в семействе выделяют до 5 подсемейств, 14 родов

и около 18 видов. Фороракиды найдены и в Антарктиде, а *Titanus walleri*, живший на рубеже плиоцена и плейстоцена, после восстановления сухопутной связи между материками оказался даже в Северной Америке.

Дискутируются экологические и трофические связи ещё одной группы гигантских ископаемых птиц — гасторнисов (прежнее название — диатримы), населявших в палеоцене и эоцене Евразию и Северную Америку. Обычно их выделяют в самостоятельный отряд *Gastornithiformes* (= *Diatrymiformes*), который считают родственным либо журавлеобразным, либо гусеобразным. Имея большую голову с высоким «секироподобным» клювом, эти птицы ростом до 2 м были сходны с фороракидами, и для них предполагали активное хищничество. С другой стороны, скелет задних конечностей указывал на гравипортальность («тяжелоходность») гасторнисов, поэтому сейчас склоняются к гипотезе, что крупный «псевдохищный» клюв был нужен птицам для разделки падали, либо выкапывания каких-то клубней и корневищ. Выделяют до 4-х родов и около 10 видов гасторнисов и их родственников. Хотя гасторнитиды и фороракиды имеют много общих морфологических черт со страусоподобными птицами, обусловленных гигантскими размерами и отказом от полёта, их экологическая ниша в любом случае была отличной от ниши последних.

Расцвет страусоподобных палеогнат пришёлся на конец палеогена-неоген, когда на разных материках и островах существовало не менее 10 семейств этой группы (Kurochkin, 1995). Вместе с тем, экологическая ниша, к которой были адаптированы эти птицы, оказалась достаточно узкой. Не будучи способны её расширить из-за морфологических и физиологических ограничений, палеогнаты проиграли в конкуренции с другими наземными позвоночными и, в конце концов, оказались в эволюционном тупике. Возможно, главную роль здесь сыграла элементарная «несообразительность», неспособность изменять стратегию поведения в новых обстоятельствах. Гигантизм в сочетании с относительно примитивной кормодобывающей стратегией и весьма генерализованной экологической нишей привел к диспропорции размеров тела и головного мозга страусоподобных. Фактически они превратились в «динозавров» с огромным корпусом и крохотной головкой (у современного африканского страуса размер мозга — самый маленький по отношению к размерам тела среди всех пернатых). На настоящий день страусообразные (включая киви) представлены лишь 10–13 видами, группируемыми в 5–6 родов, которые представляют собой реликты пяти семейств.

### Настоящие страусы

Самую обширную историческую область распространения имели собственно страусовые, или африканские страусы. Да и сейчас ареал единственного сохранившегося представителя этого семейства превосходит площа-

дью ареал любого другого семейства Struthioniformes. Судя по палеонтологическим находкам (элеутеродактилиды, эоценовый *Palaeotis weigelti*, первоначально описанный, как дрофа), ранние представители этой ветви эволюционировали (а возможно и возникли) в Европе, а в Африку вселились не раньше олигоцена, с образованием сухопутной связи между этими частями суши. В Европе страусы (как и элеутеродактилусы) вымерли, в Африке же, ещё не обладавшей в то время богатой фауной крупных четвероногих травоядных и крупных хищников, продолжили свою эволюцию. С образованием непосредственной сухопутной связи Африки с Азией (Каландадзе, Раутиан, 1992), на этот континент начали активно мигрировать млекопитающие с северных материков. Страусы смогли выдержать конкуренцию с копытными и пресс хищников, продолжая увеличиваться в размерах, приспосабливаясь к обитанию в более засушливых открытых местообитаниях (вплоть до пустынь), эволюционируя в сторону приспособления к быстрому бегу и питанию наиболее грубыми растительными кормами. Эти приспособления оказались настолько удачными, что в позднем кайнозое страусы распространились из Африки в Евразию. Ископаемые остатки нескольких видов страусовых встречаются на огромных территориях Старого Света от Европы до Сибири, Китая, Индии. Первый представитель современного рода *Struthio* известен по костным остаткам из нижнего миоцена Намибии (Южн. Африка) (Mourer-Chauviré et al., 1996b). В верхнем миоцене двупалые *Struthio* найдены в Тунисе и Молдавии (Курочкин, Лунгу, 1970; Vickers Rich, 1972). Из Африки и Азии описаны десятки видов этого рода, последовательно сменявших друг друга на протяжении плиоцена и плейстоцена. Некоторые поздние азиатские формы страусов (*Struthio asiaticus*) входили в состав «гиппарионовых фаун», пережили ледниковый период и были истреблены человеком в голоцене. Сохранились сведения о существовании страусов в Китае еще в 1 тысячелетии до н.э. (Бурчак-Абрамович, 1953). Североафриканский *Psammornis rothschildi*, по некоторым данным, также вымер уже в историческое время.

Современный африканский страус (*Struthio camelus*) — самая крупная из рецентных птиц — её рост достигает от 1.8 (самки) до 2.7 (самцы) м, при массе соответственно от 70 до 150 кг. Он развивает скорость бега свыше 50 км/ч (по непроверенным сведениям до 70 км/ч), в течение получаса способен бежать с крейсерской скоростью 30 км/ч. Во время бега делает шаги до 4–5 м, с разбега может преодолевать препятствия высотой до 1.5 м. Таз замкнутый, лобковые кости образуют прочный симфиз. Оба сохранившихся пальца ноги укорочены и утолщены, внутренний (он же средний, или III у четырехпалых птиц) несёт уплощенный копытообразный коготь, а более короткий наружный обычно вообще лишен когтя (Карташев, 1974; Folch, 1992).

Для смены курса во время бега страус активно пользуется крыльями, меняя направление в сторону выставленного в качестве «парашюта» крыла. В

связи с этим крылья страусов редуцированы в меньшей степени, чем у других нелетающих палеогнат (за исключением более маневренного в беге нанду), кисть и предплечье суммарно короче плеча. В наименьшей степени редуцирован и хвост — сохранился маленький пигостиль из четырех слившихся позвонков, вполне развиты рулевые. Примечательно самое большое количество маховых (до 36–39 на каждом крыле) и рулевых (50–60) перьев, использующихся также в виде украшения во время брачных игр. Напомним, что у большинства летающих птиц по 18–20 маховых и 12 рулевых перьев. Для поддержания оперения в порядке страусы регулярно принимают пылевые ванны, ежегодная линька растянута на несколько месяцев.

В отличие от других страусообразных, голень африканского страуса (часто ошибочно называемая бедром) не оперена, несомненно, в целях лучшей теплоотдачи. Шея и голова покрыты пуховидными и волосовидными перьями, сквозь которые просвечивает кожа. На груди есть участок голой утолщенной кожи (грудная мозоль), на который птица опирается, лёжа на земле. Всё это свидетельствует о глубоком приспособлении страусов к сухому жаркому климату саванн, полупустынь и пустынь. В то же время, как показывает опыт страусоводства в умеренных широтах, страусы оказываются вполне устойчивыми к холодам и даже морозам. И при наличии тёплых помещений птицы в зимний период много времени проводят в неотапливаемых вольерах и даже “купаются” в снегу. А ещё около 20–10 тыс. лет назад страусы были характерным элементом фауны южных окраин тундростепей или «мамонтowych прерий» — широко распространенного на севере Евразии перигляциального ландшафта, характеризующегося жарким сухим летом и очень морозной, но малоснежной зимой. Резкий континентальный климат типичен также для центральноазиатских степей и полупустынь, в которых страусы жили ещё в историческое время.

Благодаря прекрасному зрению страусы издали замечают опасность. Большую часть черепа заполняют огромные (больше человеческих) глазные яблоки, обеспечивающие практически циркулярный обзор. Верхнее веко несёт густые жёсткие длинные ресницы, вероятно, играющие роль солнечного козырька. Длинная и более гибкая, чем у любых других птиц шея также помогает страусам обеспечивать широту обзора (а, следовательно, и безопасность), кроме того, она способна на самые разнообразные движения (возможно, компенсируя при кормёжке неподвижность нёба). Ночью страусы дремлют, улегшись на землю и выпрямив шею, но 1–4 раза за ночь в течение от 1 до 16 минут они погружаются в глубокий сон, вытянув шею по земле.

Примечательно, что сочетание острого зрения со скоростными качествами делает взрослых страусов практически неуязвимыми для хищников. За всю историю наблюдений зафиксированы лишь единичные случаи успешной охоты львов на страусов. Успех охоты львов на жирафов, буйволов, носорогов и даже слонов на порядок выше. Жертвами хищников чаще стано-

вятся страусята, еще не способные долго бежать с высокой скоростью, хотя и для них зафиксированы рывки до 50 км/ч. Хорошо развит у страусов и слух, широкий слуховой проход, направленный назад прикрыт пучком перьев, образующим подобие ушной раковины.

Страусы всеядны, питаются самыми разнообразными растительными и животными кормами, часто очень грубыми и малокалорийными, могут глотать крупные объекты благодаря широкому разрезу рта. В рационе страусов присутствуют семена, сочные плоды, разнообразные вегетативные части растений, корневища, саранча, термиты, мелкие ящерицы и черепахи, птенцы, грызуны. Клюв, покрытый отдельными щитками рамфотеки, расширен и уплощен сверху вниз, имеет закругленную вершину, что в целом характерно для страусообразных, собирающих кормовые объекты с земли. В то же время, благодаря длинной шее страус может дотягиваться до кормовых объектов в кронах деревьев, недоступных конкурентам. В связи с характером питания пищевод очень растяжим, железистый желудок объёмистый, мускульный — очень мощный, выстланный толстой кутикулой; между этими отделами желудка находится расширение, выполняющее функцию зоба. Перетирать грубый корм в желудке страусу помогают проглоченные камни. Кишечник достигает длины 14–15 м, превышая длину тела в 20 раз; сильно развиты слепые кишки, в которых идёт переваривание целлюлозы за счёт деятельности бактерий (аналог желудка жвачных копытных). Кормёжка занимает большую часть светового дня, в поисках пищи страусы иногда преодолевают до 40 км в сутки. Страус способен долго обходиться без воды, однако, если есть возможность, ежедневно посещает водопои и помногу пьёт.

Страусы обычно держатся небольшими полигамными группами (один самец, несколько самок), но иногда объединяются в стада по 50 и более особей. Часто страусы пасутся вместе с зебрами, антилопами, играя, благодаря росту и прекрасному зрению, роль своеобразных сторожей в стадах копытных. От врагов защищаются ударами мощных ног, способными переломать рёбра человеку и даже льву.

У африканского страуса резко выражен половой диморфизм: самка однотонная, бурая, самец чёрный, с белыми маховыми и рулевыми перьями. Самцы заметно крупнее самок. В брачный сезон самцы токуют — присев на землю, принимают разнообразные позы, машут крыльями, мотая головой и изгибая шею. При этом они издают громкие рокочущие звуки, раздувая пищевод как резонатор. Воздух сначала направляется из лёгких и трахеи в ротовую полость, а затем птица с сомкнутым клювом направляет его в пищевод. В результате раздаётся глухое, но слышное издали четырехсложное уханье или рокот — «бу-бу-бух-хуу». Почему-то многие путешественники XVIII–XIX вв. сравнивают голос страуса с рыком льва, хотя скорее он похож на уханье филинов или крупных птиц-носорогов. Иногда самцы устраивают нечто вроде ритуализованных драк с соперниками или погонь. Самки тоже

участвуют в брачных играх, исполняя подобие брачного танца самца (Folch, 1992; Лизафр, Шеризи, 1996).

В период гнездования семья страусов держится на ограниченном участке площадью от 50 до 800 м<sup>2</sup>. Участок охраняется самцом и «старшей» самкой, вокруг на несколько километров простирается «буферная зона». Удаленность участков друг от друга примерно соответствует максимальному расстоянию, на которое слышны брачные сигналы самца. Начало периода размножения растянуто на 2–5 месяцев (чаще с октября по февраль), при благоприятных условиях в году возможны два цикла гнездования (Лизафр, Шеризи, 1996).

Самки одной семейной группы откладывают яйца в общее гнездо — углубление в почве диаметром до 3 м, окружённое земляным валиком. Место для гнезда выбирает самец, он же сооружает углубление и валик. Одно гнездо может служить несколько лет. Интервал между откладкой яйца одной самкой обычно составляет полтора-два дня. Яйца желтовато-белые, блестящие, самые мелкие в птичьем мире относительно размеров птицы (1.5% массы самки). Вместе с тем абсолютный размер и вес яйца — наибольший среди современных птиц — до 1.6 кг, что сопоставимо с 24–30 куриными яйцами. Чтобы сварить такое яйцо вкрутую требуется не менее двух часов. Благодаря очень прочной скорлупе (до 1/6 массы яйца) яйца страусов почти недоступны для хищников, а кладка легко выдерживает огромную наседку (одно яйцо может выдержать вес взрослого человека). В столь крупном яйце основная проблема зародыша — дыхание, поэтому поры скорлупы очень велики, занимают на поверхности яйца в десять раз большую площадь, чем у куриного. Каждая пора ветвится и выходит на поверхность «пучками» отверстий, благодаря которым очень легко опознать скорлупу яиц страусов даже в ископаемом состоянии. Крупные поры не только облегчают газообмен, но и позволяют птенцам взламывать толстую скорлупу при вылуплении (этот трудоёмкий процесс иногда занимает более суток).

«Старшая» самка группы откладывает обычно 5–10 яиц, остальные — по 2–5. Число яиц в общей кладке может достигать 60–80, но только 20–25 из них попадают под тело наседки. Раньше думали, что такая ситуация создавалась в результате диспропорции полов — самцов уничтожали из-за перьев, а самок был переизбыток. Однако полигамия и избыток яиц в гнезде — нормальное явление для страусов. Самки по очереди насиживают общую кладку днём, самец — ночью, часто в насиживании принимает участие только «старшая» самка. Инкубация длится 6–7 недель. Основная проблема, стоящая перед птицами днём, — не согреть яйца, а предохранять их от перегрева и обезвоживания на солнце. Допустимы перепады температуры между 35 и 42 °С (Карташев, 1974; Folch, 1992).

Вылупление птенцов может длиться несколько дней, поскольку яйца откладываются самками с интервалами. Всё это время выводок проводит в

гнезде, птенцы не питаются, но восполняют потраченную энергию за счёт остатков содержимого желточных мешков, постепенно втягивающихся в брюшину. Уже в яйцах птенцы начинают переключаться между собой и с родителями, эти сигналы несколько синхронизируют вылупление. По некоторым сведениям, в качестве корма для птенцов в первые дни используется содержимое ненасиженных яиц, находившихся на периферии гнезда. Дождавшись вылупления последних птенцов, самец и «старшая» самка уводят выводок от гнезда. Нередко они разделяют выводок, и каждый партнер водит свою часть. Иногда бывает и обратная ситуация: несколько выводков объединяются вместе, образуя «детский сад» до 100–300 птенцов с несколькими «воспитателями». Часто в заботе об объединенных выводках участвуют и гнездовые помощники – холостые самцы и самки. В возрасте нескольких дней птенцы начинают использовать подножный корм. К 5 мес. они приобретают самочий наряд, а к 6–8 мес. достигают размеров взрослых птиц. Половозрелости страусы достигают в 3–4 года. В неволе некоторые особи доживали до 30–70 лет (Folch, 1992).

В настоящее время ареал африканского страуса распался на два изолированных участка. Северный участок тянется по южным окраинам Сахары и зоне Сахеля от Мавритании и Сенегала к побережью Красного моря и Индийского океана, спускаясь на юг до Уганды и Танзании. Южный охватывает юго-запад Африки. На остальной части исторического ареала вида — Сахара, Ближний Восток, юг Восточной и восток Южной Африки страус ныне истреблен человеком. Выделяют до 6 подвидов, различающихся главным образом окраской неоперённых частей тела. Номинативный подвид *S. c. camelus* обитает в Сахеле и на востоке Сахары, восточноафриканский *S. c. massaicus* населяет юг Кении и Танзанию. У самцов этих подвидов шея, голова и ноги красноватые (особенно яркие, кирпично-красные в брачный период), самки имеют светло-бурую окраску. Полностью истребленный человеком ближневосточный *S. c. syriacus* (обитал от Сирии до Ирана и центральной Аравии) имел более бледные неоперённые участки. Самцы изолированного южноафриканского подвида *S. c. australis* характеризуется красными клювом и щитками на цевке, серовато-голубыми головой, шей и ногами, рыжеватыми, а не белыми, рулевыми. Самка этого подвида в наибольшей степени похожа на самца – у неё очень тёмное оперение и беловатые маховые перья. Именно этот подвид считается самым многочисленным на сегодняшний день. Форму *molybdophanes*, обитающую в Сомали и на большей части Кении, сейчас нередко считают самостоятельным видом — сомалийским страусом. Окраской неоперённых частей тела, более тёмной окраской самок она сходна с южноафриканским подвидом, но в отличие от всех прочих географических рас оба пола имеют светло-серую, а не тёмно-карюю радужину глаз. Сомалийский страус аллопатричен с масайским страусом, образует менее крупные семейные группы,

предпочитает кустарниковые местообитания. Тем не менее, интродуцированные в национальный парк Найроби птицы гибридизируют с масайским страусом, что вызывает сомнения в видовом статусе этой формы (Лизафр, Шеризи, 1996).

### Эпиорнисы

Судя по дискуссионным раннекайнозойским находкам из Северной Африки и с Канарских островов (разрозненные обломки костей и скорлупа яиц<sup>1</sup> эпиорнитиды, в отличие от настоящих страусов, вполне могли быть автохтонами африканского континента. О ранних африканских представителях группы практически ничего не известно. Предположительно, они вымерли на континенте, не выдержав среднекайнозойской экспансии копытных и хищников. Однако они сохранились на изолированном, как минимум, с начала кайнозоя Мадагаскаре почти до наших дней. Из позднего кайнозоя этого острова описано не менее 15 видов, относившихся к 4 родам. В настоящее время признается валидность 4 видов рода *Aepyornis* и 3 видов рода *Mullerornis*. Эволюция эпиорнитид шла по другому сценарию, чем у страусов. Фактически они оказались в «тепличных» условиях. Кормовая база позволяла беспрепятственно увеличиваться в размерах. В хорошо увлажненных продуктивных биотопах острова были доступны самые разнообразные корма — как травянистые растения, так и листва, сочные плоды. Эпиорнисы, не испытывая пресса хищников и особой конкуренции с другими растительноядными животными Мадагаскара, быстро вышли в самый крупный размерный класс «мегафауны».

Поздние эпиорнисы (например, субрецентный *Aepyornis maximus*) представляли собой настоящих «птиц-слонов» на сравнительно коротких толстых трёхпалых ногах. Замкнутый в районе лобковых костей таз был очень широким, цевка — широкой и уплощенной, скелет крыла — сильно редуцированным (крыло, скорее всего, не было видно снаружи). Клюв был менее уплощенным, чем у страусов и нанду, с довольно высоким коньком. Интересно, что у эпиорнисов сильнее, чем у других страусоподобных, была выражена пневматичность бедра и, видимо, тел позвонков. Несколько мельче упомянутого гигантского эпиорниса, насколько можно судить по ископаемым костям, были *A. hildebrandti*, *A. medius*, *A. gracilis*, а также представители рода *Mullerornis*. Возможно, по аналогии с моа, виды разного размерного класса могут оказаться самцами и самками одного вида.

Бегать эти существа практически не умели, т.е. были гравипортальными. Их масса оценивается в 400–500 кг. Считается, что они могли весить 400–600

---

<sup>1</sup> Большие сомнения вызывают также приписываемые эпиорнитидам находки из Бразилии.

кг при росте около 3 м. Сходный сценарий эволюции предполагают для других островных изолятов — моа. Интересно, что при сходных размерах взрослых птиц, яйца эпиорнисов были в 4 раза крупнее яиц крупных поздних моа и достигали длины 34 см, 89 см в окружности и массы 7–9 кг (возможно, и 12 кг). По объёму среднее яйцо было равно 7 страусиным или 183 куриным. Скорлупа цвета слоновой кости была необычайно толстой — до 3 см, вес одной полной кладки достигал 300 кг (как и у страусов, в одно гнездо откладывали яйца несколько самок). В некоторых окаменевших яйцах были найдены скелеты эмбрионов. Считается, что эпиорнисы жили небольшими группами «га-ремного» типа. Относительно строения перьевого покрова, его окраски, степени развития полового диморфизма, других биологических и экологических особенностей эпиорнисов догадки ученых сильно расходятся.

Вполне вероятно, что к моменту колонизации Мадагаскара человеком эпиорнисы уже были угасающей группой. Естественной причиной вымирания, очевидно, была постепенная аридизация острова и сокращение кормовой базы гигантов. В результате сведения тропических лесов и прямого преследования человеком последние представители группы вымерли к середине XVII века, возможно, отдельные особи сохранились в глухих болотистых уголках острова и дольше (Карташев, 1974; Fuller, 2002).

### Нанду

Южноамериканские страусообразные никогда не достигали очень крупных размеров. Очевидно, опистодактилиды жили ещё в относительно закрытых лесистых биотопах и вряд ли были хорошими бегунами (о чем свидетельствует наличие заднего пальца). Более поздние нанду эволюционировали в открытых пространствах. Вероятно, их становление происходило в более прохладном климате и в условиях менее жесткого пресса хищников и конкурентов, чем у африканских палеогнат. Нанду утратили пигостиль, у них редуцировались рулевые перья. Голова, шея, голень сохранили нормальное оперение, в отличие от африканского страуса. Крылья нанду выглядят короче, чем у последнего — 12 первостепенных и 16 второстепенных маховых перьев скрыты под более длинными кроющими. Однако скелет крыла редуцирован в наименьшей степени — кисть и предплечье в сумме несколько длиннее плеча, сохраняются все карпальные кости, I палец заканчивается коготком. Лобковые кости не соединяются друг с другом, таз замкнут за счет симфиза седалищных костей. Задний палец ноги полностью исчез, когти передних пальцев притуплены (Карташев, 1974; Folch, 1992).

Питаются нанду преимущественно мягкой растительной пищей (побегами растений, мелкими плодами, семенами), в связи с этим их мускульный желудок слабее, чем у страусов, выстлан менее мощной кутикулой. Кишечник превышает длину тела в 8 раз, слепые кишки очень длинные и по объё-

му почти равны остальному кишечнику. В нижней гортани есть трахео-бронхиальные мышцы, отсутствующие у страусов, казуаров, эму. Гулкие звуки, издаваемые токующим нанду, слышны на большом расстоянии, собственно и название «нанду» — звукоподражательное.

Нанду значительно мельче настоящих страусов. Рост обыкновенного нанду (*Rhea americana*) — до 170 см, масса — до 28 кг; дарвинов нанду (*Pterocnemia pennata*) весит 15–20 кг при росте до 160 см. Самцы несколько крупнее самок. Будучи относительно лёгкими, нанду превосходят африканского страуса в средней скорости бега — до 60 км/ч. В отличие от прямолинейного бега страусов, бег нанду значительно более маневренный, зигзагообразный. При резких поворотах птица, как и африканский страус, помогает себе крыльями, как бы “рулит” ими.

Нанду полигамны, в брачный период с самцом держится до 5–7 самок. Токуя, самец садится на подогнутые ноги, запрокидывает голову, взмахивает крыльями. В общую гнездовую ямку, вырытую самцом, самки откладывают от 15 до 30 (как исключение — до 80) желтоватых или белых (у дарвинова нанду — зеленоватых) яиц. Масса яйца — до 700 г (3–4% массы самки). Насиживает и водит выводок только самец. Инкубация длится 5–6 недель, но нередко осуществляется лишь по ночам, днём птица кормится поблизости, прикрыв кладку растительной ветошью. Есть сведения, что маленькие птенцы, неспособные к долгим переходам, время от времени путешествуют на спине отца. В возрасте 5–6 месяцев молодые достигают размера взрослых, половозрелыми становятся в 2–3 года (Карташев, 1974; Folch, 1992).

Два современных вида нанду относят к монотипическим родам, иногда объединяя в один — *Rhea*. Обыкновенный, или северный нанду обитает в саваннах, редколесьях и пампе от северо-восточной и южной Бразилии до центральной Аргентины. Имеет почти однотонное, серовато-бурое оперение, в нижней части шеи самца развит широкий чёрный ошейник. Выделяют до 5 подвидов. У дарвинова нанду (он же малый, длинноклювый) полового диморфизма в окраске нет, светлые кончики перьев образуют «рябь» на буром фоне, верхняя часть цевки спереди оперена. Этот вид обитает в сухих степях Патагонии (интродуцирован и на Огненной Земле), изолированные участки ареала есть в Андах Боливии и прилегающих стран (пояс пуны — высокогорных степей на высоте 3000–4000 м). Выделяют 3 подвида, горные формы *garleppi* и *tarapacensis* порой считают самостоятельным видом (или видами). Пожалуй, дарвинов нанду — самый приспособленный к холодному климату реценстный представитель страусообразных (Кокшайский, 1990; Folch, 1992).

### Казуары и эму

У представителей австралийской ветви страусоподобных палеогнат крылья оказались редуцированными настолько, что практически не видны

снаружи. Суммарная длина кисти и предплечья у казуаров и эму равна длине плеча, а у киви и моа — даже короче его. Первый палец кисти полностью редуцирован, во взрослом состоянии все карпальные и метакарпальные кости сливаются вместе.

Таз у эму и казуаров объемистый и широкий, его замкнутость обеспечивается сращением концов как седалищных, так и подвздошных костей. Бедро укорочено, цевка резко превышает его длину. На ноге сохраняются три направленных вперёд пальца с нормально развитыми когтями. У казуаров внутренний палец вооружён длинным (до 10 см), прямым и острым когтем-кинжалом, используемым для защиты от врагов. Рулевые перья полностью редуцированы, нет и пигостиля. Фабрициева сумка у взрослых редуцируется и не выполняет роли мочевого пузыря. Для всех современных видов характерна полиандрия.

Эволюция австрало-новогвинейских палеогнат, скорее всего, долгое время происходила в относительно гумидных лесистых местообитаниях. Казуаровые в большей мере сохранили присущие их общим с эму предкам консервативные черты. По сравнению с нанду, страусами и эму они выглядят приземистыми — с массивным телом и относительно короткими ногами и шейей. Рост казуаров варьирует от 1 до 1.5 м (на уровне спины — 0.8–1 м), масса — от 17 до 58 кг (в неволе до 85 кг). Самки заметно крупнее самцов и могут быть на треть тяжелее.

В отличие от большинства страусообразных, казуары населяют тропические леса с густым подлеском, реже — кустарниковые заросли или влажные саванны. Вне брачного периода они ведут преимущественно одиночный образ жизни. Они менее подвижны, чем страусоподобные птицы открытых пространств, не могут считаться хорошими бегунами, но умеют неплохо плавать. Питаются опавшими мясистыми плодами, грибами, поедают мелких животных, по некоторым данным — даже рыбу. Клюв казуаров сжат с боков, а не сплюснут сверху вниз, как у страуса, нанду и эму, что свидетельствует о меньшей доле подбираемых с земли кормовых объектов. Питание относительно мягким и калорийным кормом наложило отпечаток на пищеварительную систему: мускульный желудок небольшой, с менее мощными стенками, чем у других страусообразных, кишечник всего в 3–4 раза длиннее тела, слепые кишки развиты слабо. Фактически казуары представляют собой самых крупных растительноядных животных Новой Гвинеи — её современную «мегафауну».

Покровное оперение казуаров блестяще-чёрное, напоминает волосы млекопитающих, перья имеют добавочный стержень, по длине не уступающий основному. Из оперения крыла снаружи заметны 6–7 видоизменённых маховых перьев — похожих на толстые иглы дикобраза, длиной до 50 см. Половой диморфизм в окраске отсутствует. Голые, ярко окрашенные голова и шея, серёжки и разной формы полый тонкостенный роговой «шлем» на го-

лове придают казуарам характерный облик и позволяют им различать в полумраке леса особей своего вида. Иногда считают, что шлем предохраняет голову птицы от ран, когда она пробирается сквозь колючие заросли. Скорее всего, главное назначение шлема — служить резонатором при звуковой коммуникации, роль которой в закрытых лесных биотопах достаточно велика по сравнению с визуальной.

Биология казуаров, в связи с их скрытностью, изучена недостаточно. Гарема у казуаров нет, для самок характерна последовательная полиандрия. Во время брачных игр самец издаёт низкое ворчание и глухой рёв. Самка откладывает в гнездо из опавших листьев 3–5 светло- или тёмно-зелёных, сравнительно небольших яиц с грубозернистой скорлупой. Инкубация длится 7 недель, насиживает и водит выводок самец (возможно, иногда в насиживании участвует самка). Половозрелость наступает после 2 лет, но взрослый наряд птицы приобретают лишь в 3 года. Молодые особи — светло-коричневые, со слабо выраженным шлемом. В неволе казуары живут до 40 лет (Карташев, 1974; Folch, 1992).

Сохранилось три современных вида казуаров, различающихся главным образом размерами, формой серёжек и шлема, окраской неоперённых участков шеи и головы. Все они относятся к роду *Casuaris*, и частично симпатричны (хотя в основном викарируют) на Новой Гвинее и прилегающих островах. Относительно подвидовой систематики казуаров мнения сильно расходятся, чаще виды считают монотипичными, иногда же выделяют внутри каждого вида от 6 до 8 географических форм, незначительно различающихся деталями окраски. Шлемоносный казуар (*C. casuaris*) — самое тяжелое после африканского страуса современное пернатое — помимо Новой Гвинеи распространён на полуострове Кейп-Йорк (северо-восток Австралии). Для него характерны высокий, немного скошенный назад шлем и длинная парная серёжка на передней стороне шеи. Несколько выше его, но легче оранжевошейный казуар (*C. unappendicularis*), распространённый преимущественно на севере и западе Новой Гвинеи. Его шлем в виде трёхгранной пирамиды скошен спереди, на шее развита одна короткая сережка, а красные участки на шее и затылке порой бывают желто-оранжевыми (форма «*aurantiacus*»). Мурук, или карликовый казуар (*C. bennetti*), отличающийся небольшими размерами и слабо развитым шлемом и серёжками, предпочитает горные, а не равнинные леса, чаще встречается в центральных районах Новой Гвинеи. Из верхнего олигоцена, миоцена и плиоцена Австралии описано несколько видов казуаров. Таким образом, в кайнозой они были более широко распространены на Австралийском континенте, однако далекая зашедшая аридизация климата постепенно оттеснила их на северную периферию австралазийского региона.

По сравнению с казуарами эму выглядят молодой, недавно эволюционировавшей группой. Предки эму, подобно казуарам, тоже были лесными

птицами, и лишь с возрастанием засушливости климата Австралии освоили открытые аридные биотопы и перешли на более грубые корма, приобретя частичное конвергентное сходство со страусами и нанду. Пропорционально увеличилась длина ног и шеи, клюв стал уплощенным сверху вниз, как у нанду и страусов, а не сжатым с боков, как у казуаров. По степени приспособления к перевариванию грубых кормов (преимущественно вегетативных частей растений и твёрдых семян) желудочно-кишечный тракт эму сопоставим с таковым нанду (кишечник в 7–8 раз длиннее тела). В то же время сильно редуцировавшиеся ещё на «лесной» стадии крылья, «утопленные» в покровном оперении не могут играть роль рулей направления во время быстрого бега. Правда, в отличие от казуаров эму сохранили остатки ключиц. Эму — худшие бегуны, чем страусы и нанду, их максимальная скорость — до 48 км/ч. Бегущие птицы держат голову и шею почти горизонтально. Как и казуары, эму умеют неплохо плавать. Эволюционируя в открытых пространствах, эму конкурировали из млекопитающих с крупными кенгуру (в том числе и превосходящими размерами современные виды), а из птиц — с дроморнисами. Пресс же сумчатых хищников, скорее всего, был минимальным, поскольку быстро бегущих форм среди них не было.

Рост современного австралийского эму (*Dromaius novaehollandiae*) достигает 170 см, масса — 30–55 кг. Оперение буровато-серое, похоже на мех млекопитающих; также как у казуаров, каждое перо имеет добавочный стержень. Голова и шея оперены за исключением голого синеватого участка в области уха, у самцов голые также горло и бока шеи (единственное проявление полового диморфизма). У молодых эму вся голова и передняя часть шеи покрыты черноватым оперением. Из-за густого покровного оперения тело эму кажется более длинным, а шея — более толстой, чем у страусов и нанду.

Вне сезона размножения эму держатся группами до нескольких десятков птиц. Брачный крик самца, как и у большинства страусообразных — гулкие звуки, напоминающие рёв, однако оба пола часто издают и сухой дробный треск, напоминающий барабанный раскат. Как и у большинства страусообразных (кроме нанду), трахео-бронхиальные мышцы в нижней гортани отсутствуют, но на трахее расположен вырост, наполняемый воздухом и служащий резонатором (Карташев, 1974; Folch, 1992).

Самец строит на земле гнездо в виде платформы из веток, листьев и травы, он же насиживает кладку и водит выводок. В кладке обычно 8–10 (редко до 25) яиц массой по 500–650 г, с грубозернистой скорлупой, цвет которой в процессе насиживания меняется с тёмно-зелёного до чёрно-фиолетового. Инкубация длится 8 недель, самец насиживает очень плотно, всё это время не ест и теряет до трети массы. Эму становятся половозрелыми после двух лет жизни, могут жить свыше 10 лет, по крайней мере, в неволе (Folch, 1992).

В настоящее время единственный рецентный вид эму (с двумя подвидами) распространен почти по всему Австралийскому матерiku, преимущественно в степях и кустарниковых пустынях. Не позднее плейстоцена эму заселили и острова у южного побережья континента и образовали там мелкие формы, очевидно в связи с недостатком кормовых ресурсов. Обычно страусообразные, наоборот, склонны образовывать самые крупные формы именно на островах (поздние эпиорнисы, моа). Три островных формы размером с дрофу были истреблены человеком в первой половине XIX в. Ранее они считались подвидами материкового эму. Сейчас статус подвида признают за тасманийским *D. n. dimenensis*, два остальных чаще трактуют как самостоятельные виды — чёрный эму (*D. ater*) с о. Кинг и малый эму (*D. baudinianus*) с о. Кенгуру. Судя по сохранившимся чучелам, рост малого эму (на уровне макушки) составлял 116 см, рост черного эму — 86 см (Krumbigel, 1966). Из отложений верхнего олигоцена Австралии описан род *Emuarius*, из миоцена и плиоцена материка — два ископаемых вида *Dromaius*, а из плейстоцена их известно несколько, следовательно, в прошлом эта группа отличалась большим разнообразием, чем ныне.

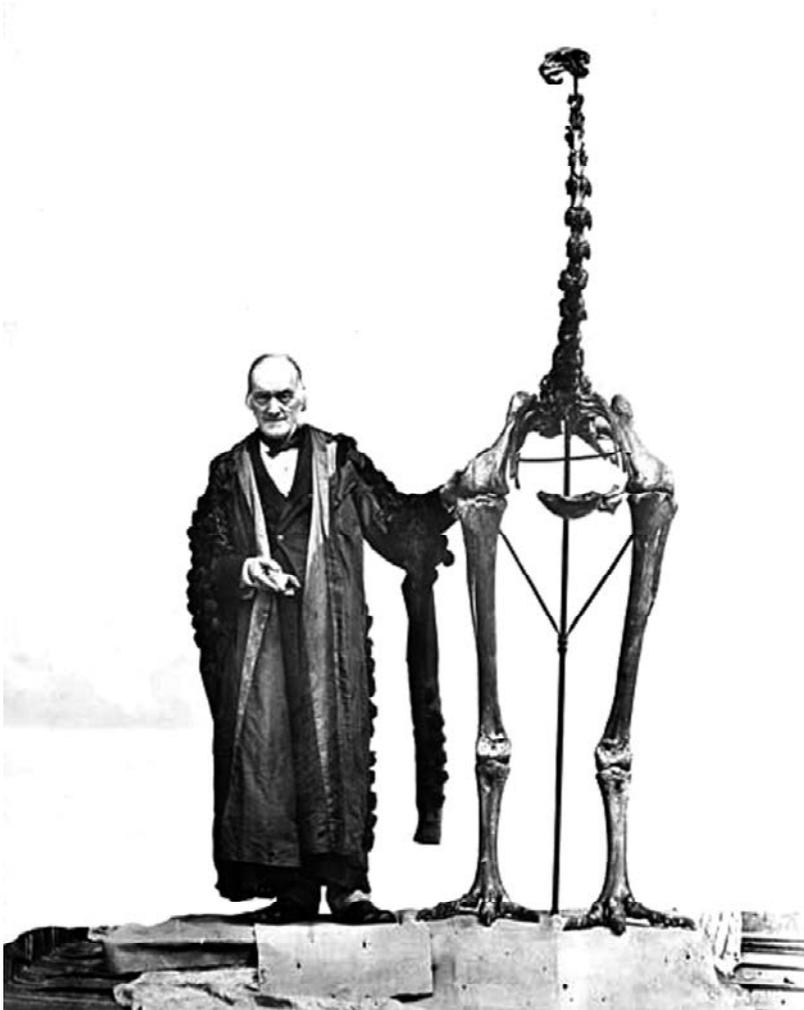
### Моа и киви

Ранние этапы эволюции новозеландских палеогнат полностью скрыты от нас. Некоторые массивы новозеландской суши, очевидно, входили в состав Гондваны или её частей, но эта связь прервалась не позднее 80 млн. лет назад. Более вероятно, что летающие предки киви и моа могли попасть на архипелаг в самом конце мела или начале палеоцена; возможно через Австралию, или через Антарктиду. Следует учесть, что в результате морской трансгрессии в конце палеогена (37–20 млн. лет назад, практически весь олигоцен и начало миоцена) площадь Новой Зеландии резко сократилась и в этот период она представляла собой несколько разрозненных островков. В геноме киви и других древних фаунистических элементов островов отчетливо прослеживается эффект «бутылочного горлышка» — резкого сокращения генетического разнообразия (Соорег, Соорег, 1995). Однако новозеландские палеогнаты успешно преодолели олигоценый кризис, а их расцвет пришелся на более поздние эпохи.

Самые ранние находки динорнитид датируются плиоценом (3–4 млн. лет назад, о. Южный), хотя есть дискуссионные миоценовые находки, датированные временем 10–20 млн. лет назад. Ранние моа были невелики, ростом до метра, сравнительно коротконоги и, вероятно, напоминали огромных бесхвостых куропаток. Уже на этой стадии скелет их крыла очень сильно редуцировался. Слившиеся лопатка и коракоид были очень малы и не образовывали суставной впадины для плеча (Карташев, 1974). Снаружи крыло, очевидно, было незаметно. Пигостиль был редуцирован, маховые и рулевые

перья, вероятно, отсутствовали. Но из-за неполноты палеонтологической летописи заключать обо всем разнообразии моа того времени на основании только этих материалов было бы опрометчиво.

Плейстоценовые формы динорнитид имели уже страусоподобный облик, достигали роста 3.0–3.7 м и массы до 300–400 кг (*Dinornis giganteus*), за что и получили название «динорнисы» (*Dinornithes*) — «ужасные птицы», по аналогии с динозаврами — «ужасными ящерицами» (рис. 1.4). «Моа» же — маорийское название этих птиц. Следы одного из видов [*Pachyornis* (*Euryapteryx*) *elephantopus*, буквально «толстоптицы (широкобескрыла) сло-



**Рис. 1.4.** Знаменитый британский палеонтолог, морфолог и систематик XIX в. Ричард Оуэн, описавший несколько видов и родов динорнитид, рядом со скелетом одного из поздних моа

ноногой»] имели более 20 см в длину. Известно не менее 9 видов моа, которых обычно разносят по 5–6 родам — *Dinornis*, *Pachyornis*, *Anomalopteryx*, *Megalapteryx*, *Euryapteryx*, *Emeus*, составляющим семейство Dinornithidae sensu lato (но иногда все роды, за исключением типового *Dinornis*, относят к самостоятельному семейству лесных моа — Anomalopterygidae) (Cracraft, 1976). Возможно, некоторые из описанных в свое время близких видов на самом деле являлись самцами и самками одного вида, причем последние были значительно крупнее. Это предполагается в частности для пар *Euryapteryx curtus*/*E. exilis*, *Emeus huttonii*/*E. crassus*, *Pachyornis septentrionalis*/*P. tappini*, *Dinornis struthioides*/*D. giganteus*. Исходя из разницы в размерах и пропорциях костей последней пары, масса самок оценивается в 250–300 кг, масса самцов — всего лишь до 85 кг! Вероятно это самый резкий половой диморфизм в размерах, когда-либо зафиксированный у птиц. Не ясны также взаимоотношения южных и северных форм *Dinornis*, возможно это лишь разные «временные стадии» двух-трёх аллопатричных видов. Не исключено, что все описанные виды этого рода на самом деле конспецифичны.

Несмотря на устрашающее научное название, динорнитиды были исключительно растительноядными птицами. Большинство видов питались листьями и побегами деревьев и жили в лесах, подобно казуарам. Клюв у них был высоким, с острыми режущими краями и крючком на конце, приспособленным к срезанию побегов. Некоторые виды обитали в открытых пространствах и питались вегетативными частями и семенами травянистых растений. В отличие от быстроногих страусов и нанду, большинство крупных моа были гравипортальными птицами с широким бочкообразным туловищем, массивным замкнутым тазом и толстыми «слоновьиными» ногами, цевка которых по длине сильно уступала голени. Похожее сложение демонстрировали поздние эпиорнисы, очевидно занимавшие сходные экологические ниши. На ноге большинства видов сохранялось все четыре пальца, однако возникло и несколько грациозных длинноногих трёхпалых форм (Cracraft, 1976).

В пору своего расцвета моа были весьма многочисленными и представляли собой мегафауну островов.

Напомним, что наземные млекопитающие, которые могли бы составить трофическую конкуренцию моа, неизвестны для Новой Зеландии на протяжении всей её истории.

Фактически эти птицы формировали биоту архипелага на протяжении всего плейстоцена и большей части голоцена, поддерживая своим выпасом (подобно стадам копытных) травянистые сообщества, прореживая лесной подрост. Разнося семена растений, прошедшие через их пищеварительный тракт, они способствовали и возобновлению леса.

В большинстве районов единовременно обитало по несколько видов, занимавших разные экологические ниши. На острове Южном плейстоценово-голоценовая фауна моа была несколько богаче. Наиболее широкое распространение здесь имел *Dinornis robustus*. Вместе с *Anomalopteryx didiformis* он населял влажные нотофагусовые леса на западных склонах Южных Альп, встречался и в «дождевой тени», в сухих лесах на восточных склонах гор, вместе с *Pachyornis elephantopus*, *Emeus crassus* и *Euryapteryx gravis*, наконец, составлял субальпийскую фауну с *Megalapteryx didinus* и редким *Pachyornis australis*. Локальные ареалы были у *Megalapteryx benhami*, *Euryapteryx geranoides*, и *Dinornis giganteus*. Дождевые западные леса Северного острова населял тот же *Anomalopteryx didiformis*, вместе с местным видом *Dinornis novaezealandiae*. С Южного острова на юг Северного проник также *Euryapteryx gravis*, предпочитавший здесь открытые луга вдоль береговой линии. Сухих лесов и кустарниковых местообитаний придерживались северные эндемики *Euryapteryx curtus* и *Pachyornis mappini*. В отсутствие наземных хищников численность моа регулировал огромный орёл Хааста (*Harpagornis moorei*). Его происходящий из Австралии предок эволюционировал параллельно с моа, постепенно увеличиваясь в размерах. Конечно, орёл нападал в основном на птенцов и молодняк, либо на некрупные виды моа. Предполагают, что этот хищник вымер в XV веке, вслед за падением численности и уменьшением разнообразия моа (<http://en.wikipedia.org/wiki/Moa>).

В долине Пирамид на о. Южный известны захоронения костей моа, где на каждом гектаре размещены, по крайней мере, 1700 скелетов птиц. Подчас кости ног этих скелетов стоят вертикально в жидкой черной грязи, очевидно, в том положении, в котором птицы увязли в трясине. Рядом находятся кучки камней-гастролитов, накопившихся в верхнем отделе желудка (Фентон, Фентон, 1997). Известны и ископаемые яйца нескольких видов моа — сравнительно небольшие, длиной до 24 см и массой примерно 2.5–3 кг. Скорлупа яиц малого лесного моа была голубовато-зелёной. Возможные социальные аспекты жизни моа, система их брачных и репродуктивных отношений не изучены. Судя по палинологическому анализу гнездовых платформ, моа размножались в конце весны — начале лета. Исходя из строения трахеи, сохранившейся в фоссилизированном состоянии у некоторых форм, динорнитиды были способны издавать очень громкие трубные звуки. Есть спорные данные, что у моа был необычайно долгий период онтогенеза — птицы становились взрослыми только в 10–12 лет и достигали полных размеров к 15 годам.

Причины угасания моа, начавшегося ещё до появления в Новой Зеландии человека, до конца не ясны. Очевидно, произошла трансформация ландшафтов, сократившая их трофические ниши. Тому виной часто считают активизировавшуюся вулканическую деятельность, но не исключено, что

кризис биоты случился «изнутри» — в результате деструктивного пресса, оказываемого на растительность слишком размножившимися гигантскими птицами (иными словами — «перевыпаса»).

До колонизации архипелага предками маори (примерно 1000 лет назад) дожили, как минимум, три вида динорнитид. Численность этих видов была ещё достаточно высокой, но за 5–6 веков они были практически истреблены человеком, поскольку другой крупной сухопутной дичи на островах не было. Большой моа (*Dinornis torosus*=*maximus*), достигавший почти двухметровой высоты, дожил на Северном острове, по рассказам маори, примерно до 1670 г. Чуть раньше на Южном острове были истреблены последние экземпляры полутора–двухметрового южного моа (*Euryapteryx gravis*). Дольше других сохранялся малый лесной моа (*Megalapteryx didinus*), достигавший роста 110 см. В пещерах и грязевых отложениях найдены мумифицированные остатки трех экземпляров этого вида. Частично сохранившиеся мускулатура, кожа, перьевой покров, содержимое желудка позволяют с достаточной точностью восстановить облик и трофическую базу птиц (рис. 1.5). Перья у малого лесного моа достигали максимальной длины 23 см и имели два стержня, как у эму и казуаров. Окраска оперения варьировала от коричневой и каштановой с белыми и чёрными пестринами, до полностью белой. Голова и большая часть шеи были голыми, а цевка — оперённой до пальцев. Известны также окаменевшие мускулы ног и фрагменты кожи для *Dinornis robustus*, *Emeus crassus*, *Pachyornis elephantopus*. По некоторым, весьма сомнительным данным последних малых лесных моа видели на о. Южный в 1868 г., хотя для всех трех субрецентных видов рубежом истребления обычно считают XVI в. (Fuller, 2002).

Другие новозеландские палеогнаты — киви, или бескрылы — дожили до наших дней. В ископаемом состоянии они известны только начиная с плейстоцена, и представлены формами, очень сходными с рецентными видами. Некоторые ископаемые киви были заметно крупнее современных. Несколько



Рис. 1.5. Мумифицированная голова малого лесного моа (*Megalapteryx didinus*)

фоссилизированных костей, найденных на островах Чатем к востоку от Новой Зеландии, также приписывают представителю рода *Apteryx*, однако в этом случае совершенно непонятно, как нелетающая птица попала на этот океанический архипелаг, никогда не соединявшийся с другой сушей.

По многим признакам киви стоят особняком среди палеогнат и вообще среди птиц. Как и тинаму, киви не пошли по пути «гигантизма», избрав в полном смысле «аберрантный» для птиц путь эволюционных преобразований. Образом жизни и рядом внешних черт они похожи скорее на насекомоядных млекопитающих. Это объясняется выходом киви в соответствующую экологическую нишу, не занятую на островах Новой Зеландии аборигенными наземными млекопитающими.

В отличие от остальных страусообразных, у киви есть копчиковая железа, а длинный и узкий таз не сращён в области лобковых костей. Открытость таза спереди позволяет самкам нести необычайно крупные яйца. Скелет крыла очень сильно редуцирован, кисть и предплечье в два раза короче плеча, локтевой сустав неподвижен. Снаружи крыло совершенно не заметно. Есть пигостиль из двух-трех позвонков. Мускульный желудок слабый, но кишечник длинный, с развитыми слепыми кишками. Фабрициева сумка у взрослых редуцируется (Карташев, 1974).

Рост современных киви всего 35–55 см, длина от кончика клюва до хвоста — 35–65 см, масса 1–3.5 кг. Самки в полтора-два раза крупнее самцов и более длинноклювые. Туловище массивное, мешкообразное, шея не удлинена, голова маленькая, с длинным, тонким, чуть изогнутым книзу клювом. Толстые короткие ноги с рудиментарным задним и хорошо развитыми тремя передними пальцами широко расставлены, отчего при ходьбе птица переваливается с боку на бок. Перья не несут дополнительных опахал. Покровное оперение волосовидное, бурого или серого цвета (у двух видов с волнистой «рябью»). Полового диморфизма в окраске нет. Маховые перья короткие, снаружи не видны, рулевых нет (Карташев, 1974; Folch, 1992).

В связи с ночным наземным образом жизни и характером питания (зондирует лесную подстилку и почву в поисках беспозвоночных), из органов чувств киви на первое место вышли обоняние и осязание, как у млекопитающих. Глаза подверглись сильной редукции (единственный случай в классе птиц), диаметр глазного яблока всего 8 мм. У остальных страусообразных зрение играет ведущую роль, глаза очень велики по отношению к размерам черепа. Ноздри у киви открываются на конце клюва, что облегчает поиск корма в почве и лесной подстилке, сильно развиты обонятельные полости в основании клюва и обонятельные доли мозга. Сами птицы также имеют устойчивый, довольно сильный запах и хеморецепция, очевидно, играет значительную роль в коммуникации особей. Вокруг клюва растут длинные осязательные волосовидные перья, выполняющие функцию,

сходную с тактильной функцией вибрисс млекопитающих. Предположительно, киви «приобрели» длинный клюв сравнительно недавно, поскольку их язык остался коротким, что неудобно при зондировании. Скорее всего, их предок походил на ранних моа, т.е. был вполне «куроподобным», с относительно коротким клювом, достаточно развитыми глазами и оппортунистическим рационом.

Все современные киви ведут скрытный сумеречный и ночной образ жизни в сырых затенённых высокоствольных лесах с густым подлеском, мягкой почвой и развитой подстилкой. Светлое время суток птицы проводят, забившись в чащу кустарников или неглубокие норы, вырытые при помощи клюва. Питаются червями, наземными моллюсками, насекомыми, иногда выходят на берег океана в поисках ракообразных, обитающих в иле и песке приливо-отливной зоны (Folch, 1992).

Киви моногамны, встречаются поодиночке, или парами, территориальны. Крик самца — звонкий посвист «ки-ви» (отсюда маорийское название птицы, ставшее общеупотребительным), самка отвечает ему хриплым «кёрр, кёрр». В плоское гнездо среди камней, устроенное самцом, самка откладывает одно, редко два огромных продолговатых белых яйца до 15 см длиной, с толстой скорлупой. Интервал между откладкой первого и второго яйца может составлять до 30 дней, что неудивительно, учитывая размеры яиц. Масса яйца бурого киви — около 450 г, что составляет до 20% массы самки, в случае откладки двух яиц, кладка будет лишь на треть легче насиживающего её самца. У малого пятнистого киви единственное яйцо достигает 25% массы самки, это рекорд относительных размеров яйца среди птиц в целом. Инкубация необычайно долгая — 10–11 недель, насиживает только самец. Около недели птенец проводит в гнезде, «питаясь» содержимым желточного мешка, затем переходит на подножный корм, следуя за родителями. Если в кладке два яйца, птенцы вылупляются со значительным интервалом, и старшего, очевидно, уводит самка, пока самец продолжает насиживание второго яйца. В этом случае родители водят птенцов отдельно. Половая зрелость наступает на третий-пятый годы жизни, в природе максимальный срок жизни 15–20 лет, в неволе — до 22 лет (Folch, 1992).

В современной фауне сохранился только род *Apteryx* с тремя-четырьмя видами, очень сходными по экологии и биологии. Не имея средств защиты от интродуцированных человеком наземных хищников (включая кошек и собак), все они стали редкими и имеют крайне фрагментарное распространение. Более обычен бурый киви или токоека (*A. australis*, 3 подвида), его подвид с Северного острова, на основании молекулярных данных сейчас порой выделяют в самостоятельный вид — северный бурый киви (*A. mantelli*). Сравнительно короткоклювый малый пятнистый киви (*A. oweni*) сохранился на мелких островках у побережья Новой Зеландии. Большой пятнистый киви (*A. haastii*) обитает на северо-западе Южного острова. Оба вида пятни-

стых киви считаются монотипичными, хотя ныне вымершего малого пятнистого киви с о. Северный иногда выделяют в подвид *iredalei* (Folch, 1992; Dickinson, 2003).

## Социальные системы палеогнат как исходное состояние для класса птиц в целом

В современной социобиологии существует явная тенденция рассматривать идеализированные феноменологические и функциональные ряды, вектор развития которых задан априорно. Явно или неявно предполагается, что эволюция биосоциальности идет в сторону увеличения размеров групп и, соответственно, приводит к усложнению их внутренней структуры. Рассмотрим эту традиционную точку зрения на одном примере, пытаясь противопоставить ей возможность иных трактовок.

Хотя вопрос о критериях «сложности» социальной системы нигде специально не обсуждается, интуитивно можно считать сложными так называемые «полигинно-полиандрические» системы репродукции у птиц (Wittenberger, 1979). Если, следуя этому автору, взять в качестве эталона «просто организованных» систем территориальность в сочетании с «серийной» моногамией, то способы репродукции у таких видов, как нанду (*Rhea americana*) и некоторых тинаму (Tinamiformes), действительно представляются необъяснимо усложненными.

Так, у нанду в начале периода размножения большие стаи самок распадаются на группы из 2–15 особей. Среди самцов формируется порядок ранжирования. Выделяются доминантные самцы, каждый из которых присоединяется к группе самок и формирует собственный гарем. Самец строит гнездо, и все самки откладывают яйца на его край. После этого самец закатывает яйца в гнездо, прогоняет от него самок и начинает насиживать. Изгнанные самки переходят к другому самцу, и каждая их группа последовательно взаимодействует с 10–12 самцами. Участие в яйцекладке одновременно многих особей, вынужденных синхронизировать свою активность, неизбежно влечет за собой определенные элементы дезорганизации. Из-за асинхронности яйцекладки в начале каждого цикла гнезда с яйцами слишком рано несущихся самок часто бывают брошены. Самец нередко бросает инкубируемую кладку, содержащую несколько десятков (до 50) яиц, если хотя бы одно из них портится от жары и «взрывается». От высокой температуры гибнет много поздних кладок, которые самец должен время от времени покидать при уходе на кормежку. Конкуренция самцов на почве обладания уже готовыми кладками не может не приводить к дополнительной гибели яиц (Bruning, 1973; Бевольская, 1976).

У африканского страуса самцы-обладатели гаремов территориальны. Рассредоточения участков поддерживается своеобразной вокализацией самцов, напоминающей уханье филина. При воспроизведении этих звуков резонатором служит раздуваемый струей воздуха пищевод (см. предыдущий раздел; см. фото на обложке). Весьма своеобразно также брачное и агонистическое поведение африканского страуса (рис. 1.6, вклейка).

Как полагает Орайенс (Orians, 1978), отношения, наблюдаемые у страусоподобных, могли развиться из моногамной системы с равным распределением родительских обязанностей. Отказ самок от ухода за потомством квалифицируется как «дезертирование» (Trivers, 1972; Wittenberger, 1979), которому в эволюции должно было предшествовать типичное для большинства птиц родительское поведение самок.

Однако можно представить себе совсем иной путь становления полигинно-полиандрических систем, предположив, что начальным этапом явился такой тип репродукции, который мы находим у примитивных курообразных из семейства Megarodidae. У них наблюдаются все типы переходов от полного отсутствия заботы о потомстве (отложенные яйца развиваются под действием неорганических источников тепла — роды *Megacephalon* и *Eulipoa*) до специализированного ухода за кладкой со стороны одного лишь самца, регулирующего температуру в куче растительного мусора, куда самка периодически откладывает новые яйца (*Leipoa ocellata* из полупустынь Австралии). Вполне очевидно, что такая стратегия наиболее близка к исходному, «рептильному» типу взаимоотношений полов и минимальной заботы о потомстве.

Таким образом, «реверсия» половых ролей, имеющая естественным следствием системы, свойственные нанду и тинаму, может быть первичным, а не вторичным явлением у птиц. Насиживание кладок самцами характерно для всех современных страусов и тинаму (в том числе и моногамных), а также для киви *Apteryx*. Как известно, тинаму и страусоподобные — это наиболее древние и примитивные из всех ныне живущих птиц. Тинаму морфологически наиболее близки к нанду, а киви — к казуарам (Карташев, 1974). Таким образом, преимущественная роль самца в уходе за потомством (гнездо-строение, насиживание, вождение выводка) — черта, несомненно, общая для предковых форм той филогенетической ветви птиц, к которым относятся куриные, журавлеобразные и куликообразные. Заметим, что в этих и только в этих группах описаны различные формы полиандрии, в основе которой как раз и лежит преимущественная забота самца о потомстве.

Все это совершенно не учитывается в многочисленных попытках вывести полиандрические и полигинно-полиандрические системы из моногамно-территориальных. В работах такого плана конкретные биологические данные подменяются формальной апелляцией к соотношению платы и выигрыша при использовании животными тех или иных индивидуальных стратегий (Graul et al., 1977; Orians, 1978; Wittenberger, 1979 и др.). Отсюда — неизбежный порочный круг в объяснениях и полная растерянность перед невозможностью понять причины наиболее важных особенностей анализируемых систем (см. Wittenberger, 1979, с. 306–307).

В рассматриваемом нами случае эволюционный ход событий гипотетически может быть описан следующим образом. Первая стадия — самка

откладывает яйца, самец заботится о них. Вторая стадия — забота самца о потомстве сохраняется, но в гнездо откладываются яйца несколько самок, сразу же покидающих коммунальную кладку. Самки могут переходить затем к другим самцам, как у нанду и у некоторых видов тинаму (*Crypturellus boucardi*, *Nothoprocta cineracens*), но самки могут и оставаться с самцом, осуществляя тот или иной вклад в инкубацию, как у африканского страуса *Struthio camelus* (Frame, 1978) (рис. 1.7; 1.8, вклейка) или тинаму *Nothocercus bonapartei* (Schafer, 1954). Частный случай — самки не объединяются в группы и держатся поодиночке. При этом самка может переходить от одного самца к другому (тинаму *Crypturellus variegatus* — Beebe, 1925) или же оставаться с самцом у гнезда (эму, казуары). Учитывая отсутствие резких граней между моногамией и полигинией (на что указывает широкая распространенность у птиц факультативной полигинии), легко представить себе постепенную эволюцию от чрезмерно усложненных полигинно-полиандрических систем с их высокими энергетическими затратами в сторону энергетически более выгодных территориально-моногамных отношений.

Если верны предположения, что полигинно-полиандрические системы были исходно свойственны всем страусоподобным птицам (включая эпиорнисов и моа) или большинству из них, и если этот тип отношений действительно энергетически невыгоден, то указанные обстоятельства могли способствовать эволюционному угасанию этой группы. Сейчас известно примерно 45–60 ископаемых видов из 6 подотрядов страусоподобных и только 10 рецентных (примерно 10–15%). При исключительной редкости полигинно-полиандрических видов в классе Aves абсолютно доминирует моногамия (Crook, 1965). Это веский довод в пользу ее селективных преимуществ (Lack, 1978) над всевозможными полиандрическими системами, многие из которых, как мы полагаем, подвергаются постепенной элиминации.

Можно было бы возразить, что если вид обладает неким типом социальной системы, который был выгоден в прошлом, но оказался менее пригодным в сегодняшних условиях, то это не обязательно должно вести к вымиранию вида, если ему достаточно сменить мало эффективную стратегию на более эффективную. Однако ряд фактов показывает, что сложившаяся система обладает высокой консервативностью. Так называемая одновременная полиандрия — система не менее экзотическая, чем описанный тип полигинно-полиандрических связей. Она встречается по существу только у наиболее древних Куликовых, в семействе якановых (*Jacanidae*), включающем всего лишь семь видов, пять из которых относятся к монотипическим родам. При этом полиандрия описана у азиатских (*Metopidius indicus*, *Hydrophasianus chirurgus*), африканского (*Actophilornis africana*) и американских (*Jacana jacana*, *J. spinosa*) видов (Jenni, 1974). Предполагается, что часть видов моногамны (хотя и у них забота о потомстве может быть прерогативой одного лишь самца).

Трудно представить себе конвергентное развитие столь необычной системы репродукции. Проще допустить, что эта «сложная» система первична для якан, тогда как моногамия вторична. Аналогичную картину мы видим в примитивном семействе, обычно относимом к журавлеобразным — у трехперсток (*Turnicidae*, 3 рода, 15 видов)<sup>2</sup>. Вероятно, у большинства видов, населяющих Азию, Африку, Южную Европу и Австралию, имеет место полиандрия, но не одновременная, как у якан, а последовательная. При этом, по крайней мере у некоторых видов, самки собираются на коллективные тока, посещаемые самцами (*Turnix tanki blanfordi* — Панов, 1973). Самцы насиживают кладку и заботятся о выводке, самки не принимают участия в уходе за потомством.

Таким образом, мы видим, что в классе птиц наиболее необычные (интуитивно воспринимаемые как «сложные») системы репродукции встречаются в немногих, наиболее древних и примитивных отрядах, подотрядах и семействах. Эти таксоны, несмотря на их высокий иерархический ранг, включают в себя, как правило, небольшое число видов: от одного в подотряде африканских страусов до 15 в отряде трехперсток. Единственное исключение — отряд тинаму с 47 рецентными видами. Тот факт, что виды с ревертированными половыми ролями составляют не более 2–3% от общего числа видов птиц, может указывать на невысокую конкурентоспособность всевозможных полиандрических систем по сравнению с территориальной моногамией. Итак, можно предположить, что эволюция социальности у птиц могла идти в направлении от сложных ячеек, включающих более двух размножающихся особей (полигинно-полиандрическая система, территориальность с одновременной полиандрией) к структурно упрощенным (территориальная моногамия) (см. подробнее — Панов, 1982).

---

<sup>2</sup> По другим данным (напр. Sibley, Monroe, 1990; Степанян, 2003) трехперстки — самостоятельный отряд *Tarniciformes*.

## Система рецентных и субрецентных палеогнат\*

### Инфракласс PALAEORNITHES

#### Отряд TINAMIFORMES – ТИНАМУОБРАЗНЫЕ

Сближается с бескилевыми (Ratites, Struthioniformes sensu lato), возможно должен быть включен в него в ранге подотряда.

Семейство TINAMIDAE – Тинаму, Скрытохвостые

#### Подсемейство Tinaminae

Род *TINAMUS* Hermann, 1783 — Большие тинаму, лесные тинаму

*Tinamus tao* Temminck, 1815 — **Тао, серый тинаму**

Амазония от С Колумбии до В Боливии, 4 подвида

*Tinamus solitarius* Vieillot, 1819 — **Тинаму-отшельник**

В и Ю Бразилия, СВ Аргентина, ЮВ Парагвай, 2 подвида

*Tinamus osgoodi* Conover, 1949 — **Чёрный тинаму**

Ю Колумбия, Ю Перу, фрагментарно, 2 подвида

*Tinamus major* J.F. Gmelin, 1789 — **Большой тинаму**

Ц и Ю Америка от Ю Мексики до Боливии, Ц Перу, Ц Бразилии,

12 подвидов

*Tinamus guttatus* Pelzeln, 1863 — **Белогорлый тинаму**

Амазония, монотипичен

Род *NOTHOCERCUS* Bonaparte, 1856 — Трёхпалые тинаму,

тинаму-ноточеркусы

*Nothocercus bonapartei* G.R. Gray, 1867 — **Горный трёхпалый тинаму**

Коста-Рика, Панама, 3 Венесуэла, 3 Колумбия, Эквадор, С Перу,

5 подвидов

*Nothocercus julius* Bonaparte, 1854 — **Рыжегрудый трёхпалый тинаму**

Анды Колумбии, Венесуэлы, Эквадора, Перу, монотипичен

*Nothocercus nigrocapillus* G.R. Gray, 1867 — **Капюшоновый трёхпалый**

**тинаму**

Анды Перу, Боливии, 2 подвида

---

\* *Примечание:* Система палеогнат приведена по: del Hoyo, Elliott, Saqgratal, 1992; Dickinson, 2003, с незначительными изменениями и включением субрецентных таксонов. В скобках после названия рода или вида приводятся наиболее употребительные младшие синонимы, а также названия, обозначающие данный таксон в более «дробительских» или более «объединительских» трактовках.

Род *CRYPTURELLUS* Braboume & Chubb, 1914 — Скрытохвосты, настоящие тинаму

*Crypturellus berlepschi* Rothschild, 1897 — **Скрытохвост Берлепша**  
(*C. cinereus*)

3 Колумбия, С Эквадор, монотипичен

*Crypturellus cinereus* J.F. Gmelin, 1789 — **Серый скрытохвост**

Амазония от Гвианы до Боливии, монотипичен

*Crypturellus soui* Hermann, 1783 — **Малый скрытохвост**

Ц и Ю Америка от Ю Мексики до В Бразилии, Ц Боливии, 14 подвидов

*Crypturellus pтаритепуи* Zimmer & Phelps, 1945 — **Скрытохвост тепуи,**

**венесуэльский скрытохвост**

ЮВ Венесуэла, монотипичен

*Crypturellus obsoletus* Temminck, 1815 — **Каштановый скрытохвост**  
(вкл. *C. traylori*)

Ю Америка от Венесуэлы до С Аргентины, фрагментарно, до 9 подвидов

*Crypturellus undulatus* Temminck, 1815 — **Волнистый скрытохвост**

Ю Америка от Ю Венесуэлы до С Аргентины, 6 подвидов

*Crypturellus transfasciatus* P.L. Sclater & Salvin, 1878 — **Тусклый скры-**

**тохвост, светлобровый скрытохвост**

3 Эквадор, СЗ Перу, монотипичен

*Crypturellus strigulosus* Temminck, 1815 — **Красногорлый скрытохвост,**

**бразильский скрытохвост**

Ю Амазония, монотипичен

*Crypturellus boucardi* P.L. Sclater, 1860 — **Аспидногрудый скрытохвост**

Ц Америка от Ю Мексики до Коста-Рики, 2 подвида

*Crypturellus kerriae* Chapman, 1915 — **Скрытохвост чоко**

(*C. boucardi*)

ЮВ Панама, СЗ Колумбия, монотипичен

*Crypturellus erythropus* Pelzeln, 1863 — **Красноногий скрытохвост**

(*C. boucardi*)

Венесуэла, С Колумбия, Гвиана, СВ Бразилия, до 7 подвидов

*Crypturellus saltuarius* Wetmore, 1950 — **Магдаленский скрытохвост**

(*C. erythropus*)

р. Магдалена, С Колумбия (истреблён к 1950 г), монотипичен

*Crypturellus noctivagus* Wied, 1820 — **Желтоногий скрытохвост**

В Бразилия, 2 подвида

*Crypturellus duidae* J.T. Zimmer, 1938 — **Сероногий скрытохвост**

(*C. noctivagus*)

В Колумбия, Ю Венесуэла, монотипичен

*Crypturellus atropicillus* Tschudi, 1844 — **Черношапочный скрытохвост**

(*C. noctivagus*)

ЮВ Перу, С Боливия, 2 подвида

*Crypturellus cinnamomeus* Lesson, 1842 — **Кустарниковый скрытохвост**

Ц Америка от В и З Мексики до Коста-Рики, 9 подвидов

*Crypturellus variegatus* J.F. Gmelin, 1789 — **Красногрудый скрытохвост**

Амазония, В Бразилия, монотипичен

*Crypturellus brevirostris* Pelzeln, 1863 — **Ржавчатый скрытохвост**

З Амазония, Гвиана, монотипичен

*Crypturellus bartletti* P.L. Sclater & Salvin, 1873 — **Скрытохвост Барлетта**

(*C. brevirostris*)

ЮЗ Амазония (Перу, Боливия), монотипичен

*Crypturellus parvirostris* Wagler, 1827 — **Короткоклювый скрытохвост**

Ю Амазония, Бразилия, С Аргентина, монотипичен

*Crypturellus casiquiare* Chapman, 1929 — **Полосатый скрытохвост**

С Амазония (В Колумбия, Ю Венесуэла), монотипичен

*Crypturellus tataupa* Temminck, 1815 — **Скрытохвост татаупа**

В Бразилия, Перу, Ю Амазония, Боливия, С Аргентина, Парагвай, 4 подвида

### Подсемейство Rhynchotinae

Род *RHYNCHOTUS* Spix, 1825 — **Краснокрылые тинаму**

*Rhynchotus rufescens* Temminck, 1815 — **Краснокрылый тинаму**

От Ю Амазонии, СВ Бразилии до З Боливии и Ц Аргентины, 4 подвида

Род *NOTHOPROCTA* P.L. Sclater & Salvin, 1873 — **Горные тинаму**

(*Notura*)

*Nothoprocta taczanowskii* P.L. Sclater & Salvin, 1875 — **Тинаму Тачановского**

Анды Ц и ЮВ Перу, монотипичен

*Nothoprocta kalinowskii* Berlepsch & Stolzmann, 1901 — **Перуанский тинаму**

(*N. ornata*)

Анды С и Ю Перу, фрагментарно (возможно истреблён), монотипичен

*Nothoprocta ornata* G.R. Gray, 1867 — **Украшенный тинаму**

Анды от Ц Перу до СЗ Аргентины, до 5 подвидов

*Nothoprocta perdicaria* Kittlitz, 1830 — **Чилийский тинаму**

Анды Чили (интр. о. Пасхи), 2 подвида

*Nothoprocta cinerascens* Burmeister, 1860 — **Пампасный тинаму**

(*N. perdicaria*)

От Ю Боливии и С Парагвая до Ц Аргентины, 2 подвида

*Nothoprocta pentlandii* G.R. Gray, 1867 — **Андский тинаму**

(*N. perdicaria*)

Анды и В предгорья от Ю Эквадора до Боливии и Ц Аргентины, 7 подви-  
дов

*Nothoprocta curvirostris* P.L. Sclater & Salvin, 1873 — **Кривоклювый ти-  
наму**

Анды Эквадора и Перу, 2 подвида

Род *NOTHURA* Wagler, 1827 — Тинаму-нотуры, бесхвостые тинаму

*Nothura boraquira* Spix, 1825 — **Белобрюхая нотура**

СВ Бразилия, В Боливия, Парагвай, монотипичен

*Nothura minor* Spix, 1825 — **Малая нотура**

Ю Бразилия, монотипичен

*Nothura darwinii* G.R. Gray, 1867 — **Нотура Дарвина**

(*N. maculosa*)

Предгорья Анд от Ю Перу до Ц Аргентины, 5 подвигов

*Nothura maculosa* Temminck, 1815 — **Пятнистая нотура**

В и Ю Бразилия, Боливия, Парагвай, Аргентина, 8 подвигов

*Nothura chacoensis* Conover, 1937 — **Чакская нотура**

(*N. maculosa*)

Парагвай, С Аргентина, монотипичен

Род *TAONISCUS* Gloger, 1842 — Карликовые тинаму

*Taoniscus nanus* Temminck, 1815 – **Карликовый тинаму**

ЮВ Бразилия, СВ Аргентина, монотипичен

Род *EUDROMIA* I. Geoffroy Saint-Hilarie, 1832 — Хохлатые тинаму

*Eudromia elegans* I. Geoffroy Saint-Hilarie, 1832 — **Хохлатый тинаму**

С-Ю Аргентина, Ю Чили, до 10 подвигов

*Eudromia formosa* Lillo, 1905 — **Великолепный тинаму**

(*E. elegans*)

С Аргентина, монотипичен

Род *TINAMOTIS* Vigors, 1837 — Степные тинаму, патагонские тинаму

*Tinamotis pentlandii* Vigors, 1837 – **Тинаму пуны**

Анды Перу, Боливии, С Аргентины, С Чили, монотипичен

*Tinamotis ingoufi* Oustalet, 1890 — **Патагонский тинаму**

(*T. pentlandii*)

Ю Аргентина, Ю Чили, монотипичен

### **Отряд STRUTHIONIFORMES - СТРАУСООБРАЗНЫЕ**

В узкой трактовке включает только семейство Struthionidae, в широкой — объединяет всех современных палеогнат, кроме тинаму, совпадая, таким образом, по объёму с группой бескилевых (Ratitae) старых классификаций.

Struthioniformes sensu lato разделяется на 2–6 подотрядов и 6–8 рецентных и субрецентных семейств. Возможно представляет собой парафилетический таксон.

### Подотряд Struthiones

Включает единственное рецентное семейство. В молекулярных классификациях подотряд Struthioni обычно объединяет Struthionidae и Rheidae.

Семейство STRUTHIONIDAE — Страусовые

Род *STRUTHIO* Linnaeus, 1758 — Африканские страусы

*Struthio camelus* Linnaeus, 1758 — **Африканский страус** (вкл. **сомалийский страус**)

(вкл. *S. molybdophanes*)

Африка к Ю от Сахары, фрагментарно (С Африка, ЮЗ Азия – истреблён в XX в.), до 5 подвидов

### Подотряд Aepyornithes

Включает единственное субрецентное семейство.

Семейство AEPYORNITHIDAE — Эпиорнисовые

Сближается с Struthionidae (вплоть до включения в подотряд Struthiones)

Род *AEPYORNIS* Geoffroy Saint-Hilarie, 1851 — Эпиорнисы

*Aepyornis maximus* Geoffroy Saint-Hilarie, 1851 — **Мадагаскарский эпиорнис**

Мадагаскар (истреблён к XVI в.), монотипичен?

### Подотряд Rheae

Иногда трактуется как отряд Rheiformes с единственным семейством.

Семейство RHEIDAE — Нанду

Сближается либо с Struthionidae (вплоть до включения в подотряд Struthioni), либо с Tinamiformes (в этом случае Rheae должны быть исключены из Struthioniformes).

Род *RHEA* Brisson, 1760 — Нанду

*Rhea americana* Linnaeus, 1758 — **Обыкновенный нанду, большой нанду, северный нанду**

Ю Америка от В Бразилии до В Боливии, Ц и В Аргентины, 5 подвидов

Род *PTEROCHNEMIA* G. R. Gray, 1871 — Дарвиновы нанду  
(*Rhea*)

***Pterochnemia pennata*** d'Orbigny, 1834 — Дарвинов нанду, малый нанду, длинноклювый нанду (вкл. горный нанду, нанду пуны)

(вкл. *P. garleppi*, *P. tarapacensis*)

Патагония, Анды от Ю Перу до С Чили, Аргентины, 3 подвида

### Подотряд Casuarii

Иногда трактуется как отряд Casuariiformes с двумя семействами. В молекулярных классификациях обычно противопоставляется подотряду Struthioni и включает все семейства отряда, не входящие в Struthioni.

Семейство CASUARIIDAE — Казуаровые

Род *CASUARIUS* Brisson, 1760 — Казуары

***Casuarius casuarius*** Linnaeus, 1758 — Шлемоносный казуар, обыкновенный казуар, южный казуар

(вкл. *C. bicarunculatus*)

Новая Гвинея, о-ва, Серам, Ару, СВ Австралия, до 8 подвигов

***Casuarius bennetti*** Gould, 1858 — Казуар-мурук

Новая Гвинея, о. Новая Британия, до 7 подвигов

***Casuarius unappendiculatus*** Blyth, 1860 — Оранжевошейный казуар, однолопастный казуар

С Новой Гвинеи, о-ва Япен, Салавати, до 6 подвигов

Семейство DROMAIIDAE — Эму

В молекулярных классификациях иногда считается подсемейством семейства Casuariidae

Род *DROMAIUS* Vieillot, 1816 — Эму

***Dromaius novaehollandiae*** Latham, 1790 — Эму (вкл. тасманийский эму)

(вкл. *D. n. dimenensis*)

Австралия (Тасмания — истреблен в XIX в.), до 3 подвигов

***Dromaius ater*** Vieillot, 1817 — Чёрный эму

(=*D. minor*) (*D. novaehollandiae*)

О. Кинг (истреблен в XIX в.), монотипичен

***Dromaius baudinianus*** S. Parker, 1984 — Малый эму

(=*D. diemenianus*) (*D. novaehollandiae*)

О. Кенгуру (истреблен в XIX в.), монотипичен

### Подотряд Dinornithes

Иногда трактуется как отряд Dinornithiformes с 1-2 семействами и 6 рода-

ми, представители 3 из которых дожили до исторического времени. Порой группу включают в подотряд Apteryges, либо противопоставляют ему.

Семейство DINORNITHIDAE — Моа, Динорнисовые

Большую часть (5 из 6) родов иногда помещают в самостоятельное семейство Anomalopterygidae – Лесных моа

### Подсемейство Dinornithinae

Род *DINORNIS* Owen, 1842 — Большие моа

(= *Palapteryx*)

*Dinornis torosus* Hutton, 1891 — **Большой моа, стройный моа**

(= *D. strenuus*, *Palapteryx plenus*)

Новая Зеландия (истреблён к XVI в.), монотипичен?

### Подсемейство Anomalopteryginae

Род *EURYAPTERYX* Haast, 1874 — Ширококлювые моа

(*Emeus*)

*Euryapteryx gravis* (Owen, 1870) — **Южный моа, большой ширококлювый моа**

(= *Emeus gravipes*, *Emeus parkeri*)

Новая Зеландия, о. Южный (истреблён к XVI в.), монотипичен?

Род *MEGALAPTERYX* Haast, 1885 — Лесные моа

*Megalapteryx didinus* (Owen, 1883) — **Малый лесной моа**

(= *M. hectori*, *M. tenuipes*, *M. hamiltoni*)

Новая Зеландия, о. Южный (истреблён к XVI в.), монотипичен?

### Подотряд Apteryges

Иногда трактуется как отряд Aptygiiformes с единственным рецентным семейством. Порой в подотряд включают также группу Dinornithes, либо сближают Apteryges с Casuarii, противопоставляя Dinornithes.

Семейство APTERYGIDAE — Киви, Бескрылые

Род *APTERYX* Shaw, 1813 — Киви, бескрылы

*Apteryx australis* Shaw, 1813 — **Бурый киви (вкл. северный бурый киви)**

(вкл. *Apteryx mantelli*)

Новая Зеландия, о-ва Южный Северный, Стюарт, фрагментарно, 4 подвида

*Apteryx oweni* Gould, 1847 — **Малый пятнистый киви, малый серый киви**

Новая Зеландия, фрагментарно, до двух подвидов

*Apteryx haastii* Potts, 1872 — **Большой пятнистый киви, большой серый киви**

Новая Зеландия, о. С. Южный, фрагментарно, монотипичен.

## **ЧАСТЬ 2**

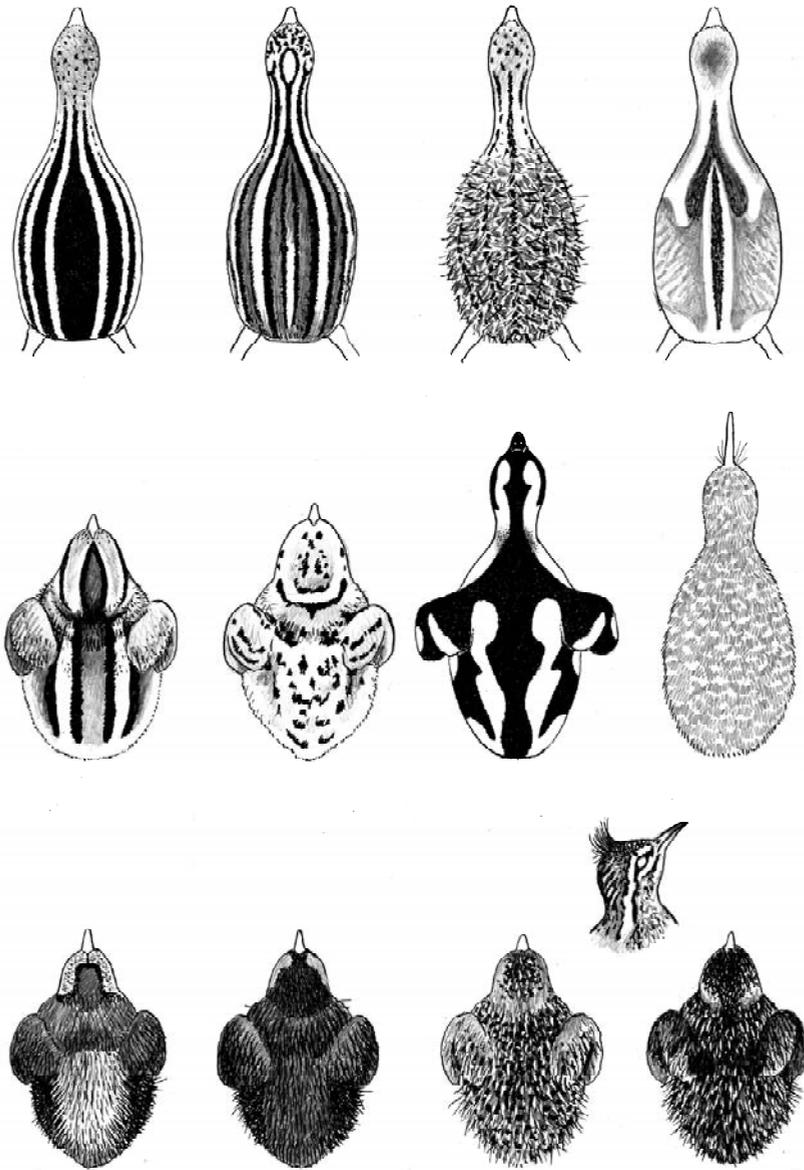
### **Особенности строения кожно-перьевого покрова палеогнат**

Как известно, летающие птицы имеют тонкую и эластичную кожу, способствующую осуществлению полета (Stettenheim, 2000). Ее строение описано у многих видов летающих птиц, выявлены видоспецифические и адаптивные черты. Особенности строения кожи связаны с видом и возрастом птицы, а также имеют топографическую специализацию. Можно было бы ожидать, что строение кожи нелетающих птиц, таких как страусообразные, должно значительно отличаться от такового у летающих птиц. Вместе с тем, кожа страусообразных изучена лишь у некоторых видов, например, у эму (Weir, Lunam, 2004) и африканского страуса (Menon et al., 1996). Предпринято изучение оформления пучков коллагена у страуса (Lange, 1929) и эму (Bezuidenhout, 1999; Weir, Lunam, 2004). Перья страусообразных изучены недостаточно, особенно на микроскопическом уровне. Имеются описания лишь некоторых деталей микроструктуры бородок перьев африканского страуса, эму, киви в сравнении с таковыми у других нелетающих и летающих птиц (в том числе у хохлатого тинаму *Eudromia elegans*), в частности, отмечается отсутствие плотного сцепления бородок с помощью крючочков (McGowan, 1989).

Цель данной работы состоит в восполнении пробела в знаниях о коже и перьях древненёбных птиц — страусообразных и тинамуобразных, с применением сравнительно-морфологического анализа для выявления сходства и различия между этими птицами. Были поставлены следующие задачи: 1) описать макроморфологию и архитектуру перьев представителей обоих отрядов, как у взрослых особей, так и у птенцов; 2) изучить кожу африканского страуса: представить морфометрические показатели основных ее компарментов; создать топологическую модель архитектуры коллагеновой стромы кожи; выявить особенности строения эпидермиса на основе морфометрии и корреляционно-регрессионных взаимоотношений между основными слоями эпидермиса, а также количественного расчета степени уплощения корнеоцитов (оба метода применяются в гистологии впервые); представить описание и топологические особенности мереи кожи африканского страуса; определить товарно-технологические свойства шкур африканского страуса как нового вида кожевенного сырья.

### **Материал и методы**

Изучали перьевые наряды разновозрастных птенцов представителей разных видов тинамуобразных и страусообразных (см. перечисление ви-



**Рис. 2.1.** Птенцы древненёбных птиц и представителей близких к ним групп. Верхний ряд, слева направо — казуар, эму, африканский страус, нанду. Средний ряд — джунглевая курица, луговой тетерев, куриный гусь, киви. Нижний ряд — лесные тинаму: большой тинаму, малый скрытохвост; степные тинаму: чилийский тинаму, кривоклювый тинаму, голова хохлатого тинаму. Рис. Е.А. Коблика — прорисовка фотографий, выполненных В.Ю. Ильяшенко

**Таблица 1**  
Перечень изученных видов древнеённых птиц

Таксон	Пол, возраст	Число особей	Тип изученного пера, другие структуры	Число изученных перьев
<b>PALAEORNITHES Struthioniformes Страусообразные</b>				
<i>Struthio camelus</i> Африканский страус	Самец, <i>ad.</i>	7	Дефинитивное покрывное; дефинитивное маховое; мокросолоная шкура, кожный покров шеи, спины, брюха и плечевой части крыла	11
	Самка, <i>ad.</i>	5	Мокросолоная шкура (5 самок), кожный покров шеи, спины, плечевой части крыла (2 самки)	
	Пол неизвестен, <i>juv.</i> , ≈45 сут.	1	Эмбриональный пух ( <i>neoptile plumulae</i> ), мезоптильное перо <i>mesoptile pennae</i> с плечевой птерилии	1
<i>Rhea americana</i> Обыкновенный нанду	Самец, <i>ad.</i>	1	Дефинитивное покрывное	2
<i>Dromaius novaehollandiae</i> Эму	Самец, <i>ad.</i>	3	Дефинитивное покрывное	3
	Пол неизвестен, <i>pull./juv.</i> , ≈10 сут.	1	Эмбриональное перо <i>neoptile pennae</i> и мезоптильное перо <i>mesoptile pennae</i> с плечевой птерилии	1
<i>Casuaris casuaris</i> Шлемоносный казуар	Самец, <i>ad.</i>	2	Дефинитивное покрывное перо	2
	Пол неизвестен, <i>ad.</i>	2	Дефинитивное покрывное перо	2
Бурый киви <i>Apteryx australis</i>	Пол неизвестен, <i>pull.</i> , ≈1 сут.	1	Ювенильное перо <i>juvenile pennae</i> с плечевой птерилии	1
	Пол неизвестен, <i>ad.</i>	1	Ювенильное перо <i>juvenile pennae</i> с плечевой птерилии	1

Таблица 1. Окончание

Таксон	Пол, возраст	Число особей	Тип изученного пера, другие структуры	Число изученных перьев
<b>Tinamiformes Тинамуобразные</b>				
<i>Crypturellus parvirostris</i> Короткоклювый скрытохвост	Пол неизвестен, <i>ad.</i>	1	Дефинитивное покровное перо	1
<i>Nothura maculosa</i> Пятнистая нотура	То же	1	То же	1
<i>Rhynchotus rufescens</i> Краснокрылый тинаму	Пол неизвестен, <i>juv.</i> , ≈20 сут.	1	Эмбриональное перо <i>neoptile remota</i> с плечевой птерилии	1

дов в соответствующем разделе). Всего описано 38 особей из коллекций Британского музея естественной истории (г. Тринг, Великобритания), Смитсонского института (г. Вашингтон, США), Американского музея естественной истории (г. Нью-Йорк, США) и Зоологического музея МГУ. Для сравнения описали птенцов нескольких видов близкородственных палеогнатам групп (рис. 2.1).

В световом микроскопе и сканирующем электронном микроскопе (JEOL 840 A, Япония) изучали архитектуру перьев взрослых особей и птенцов ряда видов страусообразных и тинамуобразных (табл. 1).

Ее сравнивали с перьями 99 других видов птиц (представляющих 16 отрядов) из созданной нами базы данных (Чернова, 2005; Чернова и др., 2006, 2009).

Материал получен из Зоологического музея МГУ и Московского зоопарка. Применяли обычную препаративную технику для подготовки перьев к просмотру в световом и сканирующем электронном микроскопах (Чернова и др., 2006). Электронограммы получали с поперечного среза стержня и бородки первого порядка (далее бородка I) и с латеральной стороны стержня и бородки I в месте отхождения от нее бородок второго порядка (бородка II). Они приводятся в Приложении, в тексте даются ссылки: эл. 1, эл. 2 и т.д.

Материал для исследования технологических свойств перьев африканского страуса предоставлен ООО «Русский страус» (Серпуховский р-н Московской обл., дер. Старые Кузьменки). Изучено пять белых маховых перьев (п

= 5), полученных с первого ряда крыла двухлетнего самца. Внешний вид перьев определяли органолептически. Массу перьев определяли на электронных лабораторных весах марки «Асом JW-1» (Южная Корея) с точностью до 0.01 г. Линейные параметры ствола, стержня, очина и опахала измеряли с помощью измерительной ленты с точностью до 0.1 см. Градусную меру угла между стержнем и бородками I — с помощью транспортира с точностью до 1°. Радиус кривизны опахальной части пера определяли по методике, изложенной в специальном руководстве (Гасанова, 1998). Способы расчета других вновь вводимых коэффициентов, дополняющих технологическую характеристику перьев, сведены в таблицу 8, а необходимые параметры представлены на рисунке 2.14. Поверхностную плотность опахала вычисляли косвенным путем с учетом линейной плотности пера и длины очина.

Материалом для гистологического изучения послужили образцы кожи пяти двухлетних самцов и двух взрослых самок африканского страуса, выращенных в условиях ООО «Русский страус». Пробы кожи брали с плечевого отдела крыла (далее — крыло), а также с шеи, спины и брюха, фиксировали в 10% нейтральном формалине, заливали в парафин и окрашивали срезы по методу Ван-Гизона (Микроскопическая техника, 1996). Микроструктуру кожного покрова изучали при помощи цифрового микроскопа марки «Webbers Digital Microscope» (Тайвань) с программным обеспечением Deep View G50s, позволяющим анализировать препараты с разрешающей способностью от 10 до 600 крат. Морфометрические промеры делали при помощи окуляр-микрометра марки «МОВ-1-15х». Для определения топологии перьевых фолликулов изучали дубленную и окрашенную кожу спины взрослого самца африканского страуса. Ее сканировали с помощью принтера PIXMA MP210 (CANON INC. 2007), используя программное обеспечение MP Navigator EX, основанное на оптическом распознавании символов, с разрешением 300 dpi. Для измерения диаметра перьевых фолликулов использовали специальные методики, применяемые для волосяных фолликулов (Диомидова и др., 1960). Расстояние между перьевыми фолликулами и их диаметры определяли с помощью миллиметровой линейки с точностью до 1 мм. Углы измеряли транспортиром с точностью до 1°. Цифровые данные обрабатывали методами дескриптивной статистики (Лакин, 1990), а также с использованием корреляционно-регрессионного анализа, применяя компьютерную программу STATISTICA 6, разработанную компанией StatSoft (USA) (Халафян, 2008).

Материал для исследования технологических свойств шкур африканского страуса также предоставлен ООО «Русский страус». Изучены мокросолевые шкуры (засоленные «врасстил»), полученные от пяти двухлетних особей обоих полов. Внешний вид кожевенного сырья изучали с помощью органолептических методов, кроме того, изучали такие показатели, как коли-

чество перьевых фолликулов на 1 дм<sup>2</sup>, расстояние между ними и их поперечные диаметры. Для определения густоты перьевого покрова был создан планшет с вырезанным квадратом, сторона которого равна 10 см. Планшет располагали на поверхности шкуры, и проводили прямой подсчет фолликулов.

Перед исследованием товарно-технологических свойств сырья шкуры кондиционировали в соответствии с ГОСТ 938.14-70 «Кожа. Метод кондиционирования пробы» (2003). Массу измеряли на напольных весах марки «Laica PS1017T» (Италия). Площадь определяли по методу суммирования квадратов (Хлудеев, 1986). Массу единицы площади (г/дм<sup>2</sup>) находили расчетным путем, по отношению массы шкуры к ее площади. Толщину шкуры определяли с помощью толщиномера марки «ТР-50-250-1» (Россия). Температуру сваривания определяли по ГОСТ 938.25-73 «Кожа. Метод определения температуры сваривания». Величину рН хлоркаалиевой вытяжки — по ГОСТ 938.8-69 «Кожа. Метод определения величины рН хлоркаалиевой вытяжки». Разрывное напряжение и коэффициент равномерности определяли по ГОСТ 938.11-69 «Кожа. Метод испытания на растяжение» (2003). Данные обрабатывали методами дескриптивной статистики, а также с использованием корреляционно-регрессионного анализа, применив программу STATISTICA 6, разработанную компанией StatSoft (США) (Халафян, 2008). Для оценки полового диморфизма свойств кожи ввели специальный индекс, который рассчитывали по формуле:

$$K_{\text{♂-♀}} = \frac{[C_i^> - C_i^<] \cdot 100}{C_i^>},$$

где  $K$  — индекс полового диморфизма, %;

$C_i^>$  — большее значение  $i$ -го свойства в системе «самцы – самки»;

$C_i^<$  — меньшее значение  $i$ -го свойства в системе «самцы – самки».

Влагосодержание шкур взрослых самца и самки африканского страуса определяли гравиметрическим методом по ГОСТ 938.1-67 «Кожа. Метод определения содержания влаги». Перед определением влаги образцы шкур подсушили на воздухе до воздушно-сухого состояния. Содержание несвязанных жировых веществ определяли экстракцией в аппарате Зайченко по ГОСТ 938.5-68 «Кожа. Метод определения содержания веществ, экстрагируемых органическими растворителями».

## **Наряды и структура оперения птенцов древненёбных птиц**

Наружные покровы, в том числе пуховые и перьевые, весьма пластичны и ярко отражают адаптации животных к условиям обитания, а также адаптивную радиацию таксонов в процессе филогенеза. Принимая во внимание возможное полифилетическое происхождение оперенных существ, т.е. несколько эволюционных попыток древних рептилий выйти на новый ароморфный путь развития, следует, очевидно, согласиться с тем, что одним из прорывов стало приобретение гомойотермии — постоянной температуры тела, обеспеченной, не в последнюю очередь, термоизоляционными качествами внешних покровов. При этом пухообразные структуры способствовали терморегуляции, а перообразные — освоению воздушной и водной среды обитания. Возможно, в том числе и поэтому, предки современных птиц имели эволюционное продолжение, поскольку прежде чем перейти к активному полету или плаванию, основательно утеплились. Не вызывает сомнений, что выводковый тип развития, который характерен и для древненёбных, первичен в истории птиц. К моменту вылупления такие птенцы приобретают гомойотермию, перьевые покровы и слух у них развиты, глаза открыты, птенцы покидают гнездо через короткое время. Птенцы большинства видов птиц с выводковым типом постнатального развития способны самостоятельно питаться, а некоторые вовсе обходятся без родителей и ведут самостоятельный образ жизни.

Особенности внешней морфологии птенцов и ее адаптивное значение остаются малоизученной областью орнитологии. До настоящего времени даже в обобщающих монографиях и фундаментальных сводках, терминологически четко не дифференцированы пух и перо птенцов, генерации пуха и перьев, пуховые наряды. Как правило, в них содержатся неверные толкования структуры и последовательности смены нарядов в онтогенезе, хотя продолжают дискуссии о значении возрастных нарядов в экологических адаптациях, а также о возможности их использования в филогенетических построениях (Ильяшенко, 2006).

Следует особо подчеркнуть, что некоторые дериваты кожи сохраняются на теле птенцов лишь несколько дней, и получить материал по ним достаточно трудно из-за скрытного образа жизни большинства видов птиц в гнездовой период. Они могут отличаться простотой строения («примитивностью») и не встречаться у взрослых особей, т.е. быть утерянными последними в процессе эволюции таксона. Либо, наоборот, эти черты являются новоприобретениями в результате действия разнообразных факторов — ограниченности жизненного пространства, темпов становления терморегуляции и развития тела, адаптации к субстрату и т.д.

В большой мере это относится и к птенцам древненёбных птиц. Данные о структуре оперения, рисунке нарядов, генерациях и строении перьевых

покровов птенцов остаются изученными весьма поверхностно, а некоторые элементы еще не описаны.

### Птериозис

Обычно у птенцов выводковых птиц аптерии слабо развиты, а у некоторых таксономических групп они покрыты эмбриональным пухом (*neoptile plumulae*) или эмбриональным пером (*neoptile pennaе*) — предшественником мезоптильного (*mesoptile*) или ювенильного (*juvenile*) пуха или пера.

Очевидно, что оперенные и опушенные ящероподобные предки птиц не имели аптерий вовсе. Это обстоятельство дало основание многим исследователям предполагать, что нелетающие птицы — страусы и пингвины, отделились от общего ствола пернатых ещё до обретения ими полёта. В настоящее время редукцию аптерий считают вторичным признаком. Более того, у взрослых пингвинов описана грудинная аптерия (*apteria sternale*) (латинские названия птериозиса приведены по: Lucas, 1979), расположенная между клоакой и средней частью груди (Studer, 1878). Она достигает 10 см длины и 1 см ширины у большого толстоклювого пингвина (Штефан, 1977). Мы обнаружили ее и у однодневных птенцов пингвина Гумбольдта.

У взрослых древненёбных птиц аптерии известны у тинаму, а у африканского страуса имеются обширный лишенный перьев участок голой кожи на голени и грудинная аптерия, занимающая переднюю часть груди. На нее птица опирается, когда лежит на почве. Птериозис птенцов страусоподобных птиц, как и птенцов киви, не описан. Мы осмотрели однодневных птенцов эму. Обнаружены следующие аптерии: развитая грудинная аптерия, узкие межлопаточная (*apteria interscapulare*) и дорзальная крестцовая (*apteria pelvicum medianum*) аптерии; слабо развитые короткие лопаточные аптерии (*apteria scapulare*) смыкаются с обширными боковыми аптериями туловища (*apteria truncata laterale*) и аптериями нижней стороны крыльев (*apteria alaria ventralia*). На верхней стороне крыльев над сочленением плеча и локтя расположена аптерия (*apteria cubitale*), характерная для всех птиц. Этими участками крыльев птенец упирается в стенки яйца. По-видимому, аптерии будут обнаружены и у других птенцов страусоподобных птиц. С возрастом аптерии, кроме грудинной, зарастают перьями. Таким образом, отсутствие аптерий у взрослых птиц этой группы, несомненно, является псевдопримитивным морфологическим признаком, приобретённым вторично в результате отказа от полёта. Птериозис взрослых тинаму аналогичен таковому куриных, в частности, домашней курицы (Nitzsh, 1840). Пуховые перья расположены в пределах птерилий.

### Возрастные наряды

Систематизация нарядов и применение соответствующей терминологии зависят от поставленных задач и выбранных для этих целей признаков. Одни авторы основываются на окраске оперения и сезонах года, другие — на промежутках между линьками. В соответствии с генезисом покровов, выделяют несколько последовательных возрастных нарядов — эмбриональный (neossoptiles), мезоптильный (mesoptiles), ювенильный (juveniles), имматурный (immatures) и дефинитивный (teleoptiles). Описание птенцовых нарядов древненёбных птиц достаточно условно, поскольку рост и замещение генераций перьевых структур, вплоть до дефинитивной, идут практически непрерывно. В этой связи, объективно, значительную часть времени птенцы носят скорее «промежуточные» наряды.

Рисунок птенцовых нарядов выводковых птиц разных таксономических групп, в отличие от взрослых нарядов, особенно самцов, бывает весьма схожим, что иногда истолковывается как указание на степень филогенетических взаимоотношений между таксонами. Однако необходимо иметь в виду, что эволюция нарядов птенцов имеет собственную морфологическую направленность, обусловленную, в первую очередь, спецификой адаптаций к окружающей среде в критический период первых дней и месяцев жизни. Внешнее сходство птенцов неродственных таксонов показывает лишь использование ими аналогичных решений проблемы обеспечения защитных качеств внешних покровов, позволяющих сливаться с фоном и рельефом субстрата. В одних случаях существует большая неоднородность рисунка нарядов у близкородственных таксонов, в других — наряды птенцов демонстрируют морфологическую конвергенцию и параллелизм между таксонами, связанными весьма дальним родством или вообще неродственных.

Несмотря на давний интерес к палеогнатам сведения об их птенцовых нарядах имеют весьма общий характер. Как правило, указывают, что птенцы киви покрыты шерстеподобным коричневым или пятнистым оперением, похожим на таковое взрослых. Для пуховых нарядов казуаров, эму и нанду отмечают, что на голове у них имеются темные пятна или полосы, а на спине белые и темные полосы, верхняя часть туловища африканского страуса пестрая, а у птенцов тинаму пестрая вся верхняя сторона тела.

### Рисунок эмбрионального наряда

Следуя одной из распространенных версий, что наиболее архаичным и примитивным является полосатый рисунок оперения, начнем описание эмбриональных нарядов со страусоподобных птиц (рис. 2.1).

Наиболее яркие и контрастные черные и белые полосы характерны для казуара. На верхней стороне туловища и шеи расположена широкая черная полоса, по бокам от нее две более узкие. Еще две полосы протянуты от основания крыльев вдоль бедер. Таким образом, на верхней стороне туловища пять ярких черных полос чередуются с белыми. На наружной поверхности голени также имеются по две черных полосы. Грудь, нижняя сторона шеи и голова испещрены темными пятнами. Голова яркая, желтовато-оранжевого цвета.

Рисунок наряда птенцов эму, в принципе, похож на таковой казуара, но менее контрастен. Бурые полосы и верхний край белых полос окаймлены буровато-черным цветом, внутри срединной полосы в крестцовом отделе расположена узкая белая полоска. Срединная темная полоса распространяется на голову, где на темени образует кольцо, а боковые полосы разветвляются у заднего края глазниц. На остальной части головы и нижней части шеи беспорядочно разбросаны крупные пятна на белом фоне. На нижней стороне и по бокам шеи тянутся две довольно широкие черные полосы.

Отметим удивительное сходство рисунка наряда казуара и эму с представителями узкоспециализированного отряда поганкообразных (*Podicipediformes*). Верхняя часть туловища и шея у них тоже полосатые, а на голове бывают и полосы и пятна. Расположение темных и светлых полос на спине у птенцов поганок обусловлено не только далеко зашедшей редуцией аптерий, но, главным образом, необходимостью маскировки среди длинных стеблей и листьев надводной растительности. Таким образом, эти две группы прекрасно иллюстрируют пример морфологической конвергенции в нарядах птенцов филогенетически далеко неродственных групп птиц.

У африканского страуса окраска туловища черно-белая пятнистая, определяемая структурой эмбрионального пуха. Внешне этот наряд весьма напоминает игольный покров ежей, и это уникальное явление в классе птиц. Забегая вперед, отметим, однако, что и у одного вида тинаму, имеется «ворсистая» структура эмбрионального наряда. При внимательном осмотре птенцов африканского страуса пять прерывистых черных полос различимы на верхней стороне туловища. Три из них хорошо выделяются на бежевом фоне шеи. На верхней стороне головы и нижней стороне шеи развиты темные пятна. Лоб и темя светло-коричневого цвета.

Рисунок эмбрионального наряда нанду принципиально отличается от других страусоподобных птиц. Создается впечатление, что у этих птенцов хорошо развиты аптерии и, возможно, дальнейшие исследования подтвердят это предположение. Во всяком случае, рисунок наряда, как и у большинства птиц с выводковым типом развития, отражает топографию птерилогизиса и может быть описан на его основе с использованием соответствующей терминологии. Узкая темно-бурая полоса расположена на белом фоне вдоль

спинной (pterylae spinales) и крестцовой (pt. pelvica) птерилий. Такого же цвета верхнешейная (pt. cervicalis dorsalis) и лопаточные (pt. scapularis lateralis) птерилии, образующие фигуру в форме скобы на светлом фоне в переднем отделе туловища. Обширные бедренные (pt. femoralis) птерилии светло-коричневого цвета с немногочисленными мелкими темными и более развитыми светлыми пятнами. Затылок светло-коричневый, остальные части головы, шеи и низ тела светло-кремового цвета.

У птенцов киви эмбриональная генерация перьев, соответственно и эмбриональный наряд, отсутствует. Птенцы вылупляются, по-видимому, сразу в ювенильном наряде. Причины этого обстоятельства будут обсуждены ниже.

Особенности рисунка эмбрионального наряда птенцов обширного семейства тинаму (Tinamidae), в целом подтверждают деление его на две группы. Мы осмотрели птенцов семи видов подсемейства лесных (Tinaminae) и пяти видов степных (Rhynchotinae) тинаму. Рамфотека (роговая оболочка клюва) птенцов состоит не из сплошного чехла, а из нескольких щитков, как и у других древненёбных птиц, в отличие от других птиц (Parkes, Clark, 1966). Птенцы имеют довольно развитые аптерии. Эмбриональные перья на верхнешейной птерилии длиннее, чем на голове и спине. Они образуют выделяющийся, так называемый, «зашеек» (грива, загривок). Эта особенность придает птенцам расчлененную комковатую форму.

В подсемействе лесных тинаму изучили покровы птенцов трех родов: *Tinamus* — серого тинаму, тинаму-отшельника, трех подвигов большого тинаму, белогорлого тинаму, *Nothocercus* — рыжегрудого трёхпалого тинаму и *Crypturellus* — малого скрытохвоста и скрытохвоста татаупа. У всех «зашеек» коричневый, у некоторых с очень мелкими редкими светлыми и темными пятнами. Рисунок и строение перьевых покровов головы и верхней части туловища не имеют аналогов у других птиц. На темени и затылке короткие эмбриональные перья блестящие и имеют «вельветовую» текстуру. Черные пятна, полосы или узоры расположены обычно на коричневом фоне, иногда окаймленном черным цветом. Передняя и нижняя части головы — светлые с черными пятнами. У большинства видов от заднего края глазниц, через ухо к основанию челюстного сустава тянется черная полоса. Межлопаточные (pt. interscapularis), спинная (pt. spinales) и крестцовая птерилии обычно представлены короткими эмбриональными перьями, образующими своеобразное плато с шелковистым покровом от золотистого до коричневого цветов. По этому фону рассредоточен белый или темный мелкий крап. У некоторых видов плато оторочено удлиненными перьями. Бедренные птерилии, с гораздо более длинными эмбриональными перьями, темно-коричневого или почти черного цвета. Грудь светло-коричневая, брюхо белое или кремовое.

Птенцы подсемейства степных тинаму принципиально отличаются от лесных тинаму. Голова и туловище равномерно покрыты длинными эмбриональными перьями, на зашееке они длиннее, светло-коричневого цвета. У

краснокрылого тинаму (род *Rhynchotus*), и пятнистой нотуры (род *Nothura*), на верхней стороне головы выделяются три полосы. Иногда они образуют оконтуренную шапочку со срединной коричневой полосой, тянущейся от лба к затылку. Такие же одна-две полосы расположены по бокам головы. У хохлатого тинаму (род *Eudromia*), птенец, как и взрослые птицы, имеет хохолок, а от середины верхней части глазницы к шее тянется белая полоса. Верхняя сторона туловища ворсистая, за счет удлиненных лишенных бородак второго порядка вершин некоторых перьев и испещрена белыми и черными пятнами. У чилийского и кривоклювого тинаму (род *Nothoprocta*), шапочка образована крупными темными пятнами, а зашеек и спина, кроме ворсинок, испещрены заостренными узкими белыми полосками, образованными перьями с белыми опахалами. По коричневому фону разбросаны темные пятна. Низ тела светло-коричневого цвета.

### Рисунок постэмбриональных нарядов

У казуаров, эму, африканского страуса мезоптильный наряд однотонный светло- или темно-бурого цвета. У нанду он более контрастный и цвет перьев на птерилиях хорошо различим. Развивается постепенно, заменяя эмбриональный наряд, и сохраняется до возраста около года. За ним следует ювенильный наряд, практически соответствующий взрослому (окончательному, дефинитивному), но светлее. Птицы носят его до двух- трехлетнего возраста.

У киви смена птенцовых нарядов не изучена. Как отмечено выше, эмбриональный наряд полностью утрачен, что является проявлением гетерохронии — одновременности прохождения основных стадий онтогенетического развития, в данном случае — выпадение одного или двух последовательных нарядов. Связано это с длительным эмбриональным развитием. Период инкубации длится около 2.5 месяцев, а после вылупления птенец, размером в четверть взрослой самки, еще около недели проводит в норе или нише, используя питательные вещества желточного мешка.

Аналогичная особенность у птиц с выводковым типом развития отмечена только у большеногих (сорных) кур (Megapodidae). Их натальный период также очень длительный, мезоптильное оперение формируется на последних стадиях эмбриогенеза, и сразу после вылупления птенцы ведут самостоятельный образ жизни.

Перьевой покров птенцов киви «шерстевидный» бурого цвета у бурого киви и серый с волнистой «рябью» у малого и большого пятнистых киви. Рисунок рябого наряда обуславливают чередующиеся на перьях полосы бурого и серого цвета, как и у взрослых киви этих видов. Общий тон светлее, чем у взрослых птиц.

Сходство структуры перьев и окраски нарядов с взрослыми птицами, а также скорость постнатального развития, позволяют предполагать, что у них отсутствует и мезоптильная генерация перьев, а значит и соответствующий наряд. Таким образом, у киви ювенильный наряд, очевидно, является первым птенцовым нарядом.

У тинаму птенцы развиваются очень быстро, как у некоторых курообразных и трехперстковых. К концу первой недели они уже способны летать, а к месячному возрасту мелкие формы достигают размеров взрослых особей. Смена нарядов четко не разделена и по времени накладывается одна на другую. В трех-пятидневном возрасте маховые мезоптильные перья полностью разворачиваются, а у месячных птенцов — начинают меняться на ювенильные. К недельному возрасту мезоптильная генерация полностью замещает эмбриональные кроющие маховых перьев, а еще через несколько дней — и туловища. Через одну–две недели ювенильные перья отрастают на туловище, а после этого и на голове. К месячному возрасту рябой мезоптильный наряд меняется на ювенильный, который почти неотличим от взрослого. У тинаму гетерохрония проявляется в наложении сроков смены последовательных нарядов.

Имматурный наряд у древненёбных птиц мы не обнаружили. Возможно, это связано с недостаточным объемом исследованного материала.

### Макроструктура птенцовых перьев и пуха

Формирующие птенцовые наряды пух и пуховидное перо не изучены у подавляющего числа рецентных видов птиц мировой фауны. В опубликованных описаниях внешних покровов многие характеристики зачастую остаются поверхностными, неточными, спорными или просто неверными. Особенно это касается, так называемых, «вторых» и «третьих» птенцовых нарядов.

Выделяют четыре последовательные возрастные генерации пуха — эмбриональную, мезоптильную, ювенильную и дефинитивную. У ряда таксонов эмбриональная и мезоптильная генерации представлены пером, т.е. в структуре присутствует стержень пера. В ювенильной и дефинитивной генерациях существует, как правило, полный переход между пухом и пером. Иногда присутствует и дополнительный (побочный) стержень. Тем не менее, птенцов с пуховидными перьями, также как и вылупляющихся голыми, принято называть пуховичками, а их наряды — пуховыми.

Первый пуховой наряд у одних таксономических групп представлен эмбриональной генерацией, у других, вылупляющихся голыми, — ювенильной. У ряда птиц второй пуховой наряд может составлять мезоптильная генерация, у других — ювенильная. То есть с формальной точки зрения ювенильная генерация пуха (пуховидного пера), может образовывать как первый, так

и второй, и третий пуховые наряды. Таким образом, указание на порядковый номер наряда, без ссылок на образующие его генерации пуха (пуховидного пера), создают существенную путаницу.

Эмбриональный пух (пуховидное перо) практически полностью формируется во время пребывания зародыша в яйце. В постэмбриогенезе он выталкивается либо мезоптильным пухом (пуховидным пером), либо ювенильным пуховидным пером. Мезоптильный пух (пуховидное перо) и ювенильные перья могут вырастать и между предшествующими структурами.

Число генераций перьевых покровов у птенцов разных систематических групп птиц существенно различается в зависимости от эволюции таксона, размеров тела, скорости постэмбрионального развития, условий обитания и взаимоотношений с родителями.

Страусоподобные птицы и тинаму имеют полный набор возрастных генераций. Вылупляются они покрытые эмбриональной генерацией, которая замещается впоследствии мезоптильными, а далее — ювенильными и дефинитивными перьями (рис. 2.2). Киви, в связи с длительностью натального периода развития, утратили эмбриональную и мезоптильную генерации и вылупляются сразу в ювенильном пере, что уникально среди птиц.

Эмбриональные перьевые структуры у палеогнат отличаются от таковых у других птиц. Среди представителей древненёбных только у африканского страуса эмбриональный наряд представлен структурой, отвечающей критериям пуха (*neoptile plumulae*) — бородки первого порядка (далее — бородки I) прикреплены непосредственно к очину, т.е. отсутствует стержень. Строение этого пуха уникально. Среди 16 бородок I обычного строения, имеющих бородки второго порядка (бородки II), расположены еще три более длинные, уплощенные, широкие, жесткие, с глянцевой поверхностью, «стеблевидные» бородки, лишённые бородок II. Именно они придают иглистый «ежеподобный» внешний облик птенцу. Стеблевидные бородки могут быть черного или белого цвета, либо только одна из них черная или белая, либо пестрая, либо рыжая (рис. 2.3, вклейка). Очевидно, общая окраска наряда и структура пухового покрова служат маскировкой птенцам в травянистых сообществах саванн в критические первые дни и недели их жизни. «Стеблевидные» бородки I весьма схожи с короткими узкими листьями злаков, в разреженном покрове которых гнездятся африканские страусы. Расчлененный рисунок наряда подчеркивает специфическая конструкция такого пуха. Макростроение мезоптильных, ювенильных и дефинитивных перьев аналогично. Дополнительный стержень отсутствует, опахало узкое, бородки II имеются лишь в нижней части опахала. Физические характеристики мезоптильных и ювенильных перьев проще, чем дефинитивных. Стержни и опахала у них менее упруги. Опахала более разрежены.

У птенцов казуаров, эму, нанду и тинаму эмбриональный наряд представлен эмбриональным пером (*neoptile pennae*) — имеется стержень. Очин эм-

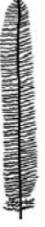
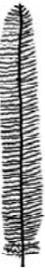
Возрастные генерации перьевых структур	Группы древненёбных птиц			
	Тинаму	Казуары и эму	Африканский страус	Киви
Эмбриональная				
Мезоптильная				
Ювенильная				
Дефинитивная				

Рис. 2.2. Принципиальная схема смены возрастных генераций перьев древненёбных птиц

брионального пера выталкивается стержнем основного пера мезоптильной генерации, очин мезоптильного пера выталкивается стержнем основного пера ювенильной генерации, и т.д. То есть дополнительное перо не соединено с очинном пера предшествующей генерации, что противоречит представлениям Ewart (1921). У казуаров и эму дополнительные перья отсутствуют в эмбриональной генерации, у нанду — во всех возрастных генерациях.

У киви дополнительное перо во всех нарядах отсутствует. Попутно отметим, что в верхних участках опахала, вдоль стержня и бородок I, птенцы и взрослые птицы наносят секрет копчиковой железы, который имеет вид гроздевидных тяжей белесого цвета. По-видимому, основное их назначение не только, или не столько, в косметическом уходе за оперением, а, главным образом, в увеличении площади источника специфического запаха киви, предположительно используемого этими птицами в качестве средства химической коммуникации.

Эмбриональные перья тинаму также не имеют аналогов. У лесных тинаму основной стержень раздваивается в верхней четверти и образует лишённые бородок «рога», отчего поверхность наряда птенца приобретает шелковистый блеск. Дополнительное перо достигает одной трети или половины длины стержня основного пера. У степных тинаму длина дополнительного пера незначительно уступает основному. Оба стержня утолщены и сплющены в дистальных отделах, что придает покровам ворсистый облик. Макроструктура мезоптильного, ювенильного и дефинитивного перьев аналогична, но перья птенцовых нарядов более рыхлые.

Отметим еще одну особенность всех палеогнат. У них, в перьях всех возрастных нарядов, в месте перехода очина в ствол, отсутствует ямка и, соответственно, верхнее отверстие (*umbilicus superior*), открывающее полость очина, в котором расположена «душка» пера.

### **Эволюция птенцовых нарядов, архитектоники эмбриональных перьев и филогения палеогнат**

Обращаясь к филогенетическим связям палеогнат, прежде всего, необходимо еще раз подчеркнуть, что использование птенцовых признаков далеко не всегда приводит к выявлению результатов истинных исторических процессов.

Перьевые покровы птенцов современных видов, как результат длительной эволюции, отражают содержание древних последовательных отрезков филогенеза, на каждом из которых они были адаптированы к конкретным условиям среды, к определенному характеру взаимодействия с внешними объектами. У рецентных форм различия в образе жизни, условиях и характере гнездования наложили глубокий отпечаток на структуру, формирование и функции наружных покровов птенцов. Тем не менее, некоторые из современных взглядов на филогению и систематику палеогнат, изложенных в Части 1, находят свое подтверждение или уточнение.

Подавляющее большинство современных видов птиц с птенцовым типом развития обитает в лесах, кустарниках и иной высокорослой растительности, обеспечивающей защиту птенцов до того, как они покинут гнездо и приобретут способность к полету. Гнездование птиц с выводковым типом развития обычно сопряжено с открытыми местообитаниями.

Принято считать, что предки птиц с выводковым типом развития, в том числе древненёбные, были обитателями саванноподобных ландшафтов с крупными пресноводными озерами и разреженными лесами и, по-видимому, плохо летали. Вторичность утраты полета у страусоподобных птиц подтверждает наличие развитых аптерий в онтогенезе, по крайней мере, у эму.

Яркий полосатый рисунок эмбрионального наряда казуаров — прямая адаптация к обитанию в густых тропических лесах. Примером конвергентного сходства служит окраска и полосатый рисунок эмбрионального наряда многих лесных выводковых птиц, и, особенно, аргуса (род *Argusianus*), яркая желтовато-оранжевая голова и полосатый верх туловища. Напомним, кстати, что аргус — единственный представитель курообразных, у которого, как и у страусоподобных птиц, отсутствует копчиковая железа. Менее контрастный полосатый рисунок эмбрионального наряда эму по сравнению с их родственниками — казуарами, подтверждает гипотезу о сравнительно недавнем, вторичном, выходе этих птиц из лесных местообитаний на лишенные хищников открытые пространства Австралии.

Прослеживается большое сходство эмбрионального наряда нанду с представителями семейства журавлиных (Gruidae). Очевидно, что это сходство — еще один пример параллелизма в становлении рисунков эмбрионального наряда неродственных групп птиц. Охристый, относительно бледный и слабоконтрастный рисунок наряда служит достаточным камуфляжем на мелкодерновинных злаковых пустошах южноамериканских высокогорий и пуны.

Среди страусоподобных птиц наиболее сложный, адаптированный к субстрату, рисунок эмбрионального наряда наблюдается у африканского страуса. По-видимому, это связано с необходимостью для молодых птенцов иметь дополнительную самозащиту от многочисленных, в том числе стайных, хищников в саваннах. Взрослые птицы не могут в полной мере отразить атаку таких хищников от “детского сада”.

Эволюция птенцовых нарядов киви весьма примечательна. Очевидно наземный ночной образ жизни в лесах, отсутствие хищников и особенности онтогенеза привели к практически полной утрате возрастных различий рисунков нарядов.

Рисунок эмбрионального наряда птенцов обширного семейства тинаму, в целом подтверждают разделение его на две группы — подсемейства лесных и степных тинаму. Особенности нарядов обеспечивают скрытность на

субстрате лесных и открытых местообитаний, что отражают и названия подсемейств. В отличие от других палеогнат тинаму имеют выделяющийся «защеек» (гриву, загривок), также хорошо развитый, как и у птенцов курообразных (Galliformes) и многих представителей ржанкообразных (Charadriiformes). Эта особенность придает птенцам расчлененную комковатую форму.

Таким образом, версия об архаичности и примитивности полосатого рисунка, неприемлема для объяснения причин наличия такой окраски покровов у птенцов. Полосатый рисунок характерен для казуаров и эму — птиц, ведущих лесной образ жизни или имеющих лесное происхождение. Весьма сходным образом окрашены курообразные, живущие в лесах и кустарниках, а также трехперстки. На них похожи облигатные обитатели лесов вальдшнепы. Рисунок наряда нанду схож с журавлями, а африканского страуса, и степных тинаму, в принципе соответствует схеме рисунка эмбрионального наряда курообразных открытых пространств — например, уларов и пустынных куропаток. Яркий контрастный рисунок наряда лесных тинаму не имеет аналогов.

Гусеобразные, относительно близкие, как и курообразные, родственники древненёбных птиц, в связи со специфическим образом жизни имеют оригинальный рисунок эмбрионального наряда — темный верх тела с четырьмя симметричными светлыми пятнами по бокам спины. Лишь виды, ведущие преимущественно сухопутный образ жизни, или гнездящиеся далеко от водоемов в разреженном растительном покрове, имеют сложный контрастный рисунок эмбрионального наряда, например, куриные гуси (род *Cereopsis*) и земляные утки (род *Tadorna*). С другой стороны, птенцы лебедей, которых активно защищают родители, практически утратили контрастный рисунок эмбрионального наряда (Ильяшенко, 2004).

Ночной образ жизни в густых лесах и отсутствие естественных врагов обусловили однотонную или рябую окраску птенцов киви, гомологичную взрослым птицам.

Исходя из изложенного, по рисунку эмбрионального наряда палеогнат можно подтвердить только родственные связи казуаров и эму и разделить тинаму на две хорошо обособленные группы.

Значительно больше информации о филогенетических связях дает анализ макростроения перьевых структур. Начнем с того, что только у африканского страуса эмбриональная генерация представлена своеобразным пухом. У других древненёбных птиц, а также курообразных и гусеобразных, включая паламедей, все возрастные генерации внешних покровов — эмбриональная, мезоптильная, ювенильная и дефинитивная, представлены конструкцией, определяемой как перо. У него присутствует стержень, и бородки I

прикреплены поочередно или супротивно по его бокам. Строение пера, в том числе эмбрионального, позволяет с помощью птиломоторной реакции (поднятие и опускание перьев прикрепленными к их очинам мышцами), активно регулировать интенсивность теплообмена тела с внешней средой и водопроницаемость покровов. Изменение размеров зазора между соседними перьями регулирует вентиляцию внешних покровов, что обеспечивает теплоотдачу тела птенца днем и способствует сохранению тепла ночью и в ветреную погоду.

У всех остальных рецентных птиц эмбриональная и мезоптильная генерации, если они имеются, состоят из пуха. У пуха стержень исключительно короткий и бородки I прикрепляются к нему, как правило, радиально. Только у истинно пустынно-степных птиц, дрофиных (*Otididae*), и рябковых (*Pteroclididae*), бородки крепятся к очину веерообразно, создавая аналог опахала.

У казуаров и эму длина дополнительного пера во всех нарядах (в эмбриональном наряде дополнительное перо отсутствует) равна основному, а опахала узкие. Как выглядели эмбриональные и мезоптильные перья (или пух?) у предков киви неизвестно. Но, ювенильная и последующие генерации перьев, как и у африканского страуса и нанду, лишены дополнительного пера. У тинаму архитектоника эмбриональных перьев аналогична таковой у курообразных. Опахало основного пера овальное, дополнительное перо меньшего размера. В последующих нарядах так же, как и курообразных, размеры дополнительного пера увеличиваются.

Это обстоятельство, наличие эмбриональных и мезоптильных перьев, дополняет аргументы об относительной древности, формировании в открытых местообитаниях и филогенетической близости палеогнат и «курогусей» — Galloanserae.

## Микроструктура и архитектоника перьев взрослых птиц и птенцов

Перьевой покров страусообразных имеет характерные особенности (см. также Часть 1). Рулевые перья (и пигостиль) отсутствуют (за исключением африканского страуса), маховые перья сильно редуцированы. У всех страусообразных оперение рыхлое, перья растут по всему телу относительно равномерно, так что у взрослых птиц аптерий нет, но имеются голые или слабо оперенные участки кожи. Отмечено, что перья нелетающих реликтовых видов птиц часто модифицированы, просто устроены и имеют волосовидный вид (McGowan, 1989). Так, у африканского страуса (далее — страус), в отличие от других страусообразных, голень не оперена (возможно, это способствует теплоотдаче), а шея и голова покрыты пуховидными и волосовидными перьями, сквозь которые просвечивает кожа, приобретающая в брачный период яркую окраску (см. фото на обложке). На груди имеется голый участок утолщенной кожи (грудная мозоль), на который птица опирается, когда ложится. Оперение этого страуса рыхлое и курчавое. Строение пера простое: бородки почти не сцеплены друг с другом, поэтому плотных пластинок-опахал не образуется. Дополнительное перо отсутствует. Цвет оперения у взрослого самца чёрный, а перья «хвоста» и крыльев белые. Самка страуса мельче самца и окрашена однообразно — в серовато-бурые тона; перья крыльев и хвоста — грязно-белые.

У нанду голень оперена, оперение серое с разбросанными по туловищу беловатыми пятнами.

У киви перья напоминают густую шерсть. Опахала рыхлые, узкие, однотонно серые или с поперечным рисунком, отчего птицы кажутся рябыми. Дополнительного стержня нет, как и у африканского страуса и нанду.

Если макроморфология перьев эму известна с начала XX в. (Le Sault, 1901), то их микроструктура (тонкая структура) оставалась практически не изученной до наших исследований (Чернова, Фадеева, 2009). Нами было обнаружено своеобразие архитектоники перьев эму и шлемоносного казуара (см. ниже), отсутствующее у других изученных видов птиц, как родственных эму (страус, нанду, киви), так и филогенетически отдаленных, как ведущих сходный образ жизни, так и совершенно иной. У эму и казуаров один перьевого фолликул продуцирует двойное перо: из одного очина выходят два стержня сходной длины (основной и дополнительный стержни), с билатерально симметричным рассученным опахалом; сцепление между бородками отсутствует (Le Sault, 1901). У казуаров на голове и шее имеются участки голый, ярко окрашенной кожи (синей, красной, оранжевой). У эму присутствует голый синеватый участок в области уха, у самцов голые также горло и бока шеи; оперение буровато-серое, похоже на волосистой покров млекопитающих (например, «...оперение эму имеет шерстистый характер»)

(Жизнь животных, 1986). Его покровное перо темно-серое в основании, черное на вершине, с широкой рыжей предвершинной полосой. Причем, изначально перо темное, но затем выгорает на солнце, однако самая вершина пера и его стержень остаются черными. Оперение молодых птиц пятнистое, разнообразной окраски: от почти черной и темной красновато-бурой до светлой серовато-бурой (см. предыдущий раздел). У взрослых птиц пятнистость в оперении исчезает, и окраска буровато-серая. Перья, образующие «хвост» эму не столь мягкие как на туловище. Они жесткие и даже используются птицей для отпугивания хищников, таких как динго.

У представителей тинамуобразных контурные перья с хорошо развитым опахалом и дополнительным пером. В общих чертах они весьма напоминают перья курообразных.

У перьев всех древненёбных птиц обнаружена уникальная особенность — отсутствие в основании стержня ямки и верхнего отверстия (*umbilicus superior*). Дополнительный стержень, если он присутствует, отрастает либо от общего с основным стержнем очина (казуары, эму), либо на вентральной или латеральной частях основного стержня (тинаму).

### Африканский страус

По нашим данным, архитектура покровного пера страуса значительно отличается от таковой летающих птиц (Чернова и др., 2006). Бородки I и II рассучены и не образуют плотное опахало (эл. 1, А). Дополнительное перо отсутствует. Бородки II довольно широкие (до 50  $\mu\text{m}$ ) и постепенно сужаются лишь в месте прикрепления к бородке I, располагаются более или менее симметрично. У бородки I вентральный и дорсальный гребни развиты слабо, последний сильно заужен, и поперечники бородки имеют каплевидную форму (эл. 1, Б, В). Сердцевина отсутствует или фрагментарна (эл. 1, Г). Если сердцевина имеется, то она однорядная лестничная с широкими (до 5–6  $\mu\text{m}$ ) полостями, разделенными тонкими перегородками рыхло переплетающихся тяжей. Стенки полостей испещрены мелкими перфорациями. Кутикула сглажена, однако границы между клетками различимы, равно как и овальные (вытянутые вдоль бородки) перинуклеарные пространства размером 10–12 x 5–8  $\mu\text{m}$  (эл. 1, Д, Е). Рельеф кутикулярных клеток изменяется от сравнительно гладкого до волокнистого, причем клетки с разным рельефом чередуются. Бородки II ланцетовидно заострены на вершинах (эл. 1, Ж), не имеют крючочков и полочек, в срединных и нижних отделах снабжены неутолщенными узлами, апикальные части которых имеют по два боковых заостренных выроста (эл. 1, З). Длина выростов достигает 15  $\mu\text{m}$ .

Строение первостепенного махового пера характеризуется более сильным развитием сердцевины, сходством конфигурации бородки I с таковой у покровного пера (эл. 2, А). Сердцевина фрагментарная, толстостенная (эл. 2,

Б; 3, А, Б). Стенки полостей сильно перфорированы. Корковый слой имеет многочисленные трещины. Кутикулярные клетки образуют мозаичный рельеф (эл. 3, В, Г). Они более округлые (диаметром 25–30  $\mu\text{m}$ ), чем у покровного пера; неровные границы между клетками хорошо различимы, как и округлые (диаметром 7–8  $\mu\text{m}$ ) перинуклеарные пространства; рельеф поверхности кутикулярных клеток в виде хаотичной вязи коротких волокон. Бородки II длинные игловидные и тонкие, без узлов и с игловидной вершиной (эл. 3, Д).

Архитектоника перьев взрослых особей страуса значительно отличается от таковой летающих птиц, прежде всего отсутствием хорошо развитой сердцевинки, которая у последних занимает большую часть боронок I, а также слабым развитием гребней боронок I и рассученным опахальцем. Кроме того, у страуса не обнаружена ворсистая кутикула, свойственная перьям подавляющего большинства летающих птиц. Видимо, это объясняется наземным образом жизни страуса, перьевой покров которого служит не для полета, а для механической защиты и термоизоляции.

**У птенца** африканского страуса эмбриональный пух содержит кроме обычных боронок I еще три «стеблевидных» боронок (рис. 2.2; 2.3, вклейка). Эти боронок I, узкие в основании и имеют здесь почти правильную цилиндрическую форму (эл. 4, А); в проксимальном отделе от них отходят боронок II, но затем сильно расширяются и уплощаются, а, кроме того, одна сторона выроста вогнута наподобие корытца, а другая — незначительно выпнута (поперечники в этом месте имеют своеобразную выпукло-вогнутую серповидную форму) (эл. 4, Б). Стеблевидные боронок неоптиля имеют довольно хорошо развитую губчатую сердцевину (эл. 4, А–В), которая занимает практически всю внутреннюю часть боронок. Вероятно, такая структура сердцевинки повышает их механические свойства. Строение кутикулы этих боронок также необычно. На боковых сторонах боронок имеются кластеры коротких листовидных кутикулярных чешуек (эл. 5, А, Б). Эти чешуйки «топорщатся» — значительно отходят от поверхности боронок, и в месте отхождения чешуйки от боронок образуется небольшая полость. Возможно это рудименты боронок II.

В основании боронок I имеют цилиндрическую форму, но немного сплюснуты с боковых сторон в месте отхождения боронок II (эл. 6, А); выше их поперечник становится каплевидным (эл. 6, Б). Степень развития сердцевинки также меняется вдоль боронок I: сердцевина довольно хорошо развита в основании боронок (35–39% толщины боронок), но фрагментарна в верхних отделах боронок I (сравните эл. 6, А и 6, Б). Боронок II лентовидные, без заметных выростов (эл. 6, Г).

Строение боронок II мезоптильного пера такое же, как и у взрослых особей и в проксимальной части неоптиля. Они лентовидные, с зауженным основанием, без выростов, слабо извитые. Однако на дистальных участках

бородок II довольно длинные пальцевидные выросты, которые, впрочем, не похожи на крючочки (эл. 6, В).

### Обыкновенный нанду

Строение дефинитивных перьев нанду похоже на таковое перьев африканского страуса. Оно также лишено дополнительного стержня, но менее рыхлое и опахало уже.

Бородки I покровного пера имеют особенное строение (эл. 7). Их верхняя часть лишена бородок II, булавовидно расширена по сравнению с нижними частями бородки (соответственно 23 и 17–20  $\mu\text{m}$ ) и уплощена (эл. 7, А–В). Бородки II короткие, игловидные, постепенно укорачивающиеся по направлению к вершине бородки I. Поверхность кутикулы довольно гладкая; границы между удлинненными и вытянутыми вдоль длинной оси бородки I кутикулярными клетками не выражены. Бородка I первостепенного махового пера покрыта кутикулярными клетками с различимыми границами и перинуклеарными впадинами (эл. 7, Г). Поперечник бородки I имеет каплевидную форму (эл. 7, Д). Вентральный и дорсальный гребни выражены слабо и имеют закругленную и немного загнутую форму. Сердцевина развита слабо (составляет до 50% толщины бородки), фрагментарная на поперечном, и сплошная на продольном срезах, представлена ячейми разной формы и размеров, разделенных толстыми перегородками (эл. 7, Е, Ж). Расположение ячеей неупорядоченное, сетчатое. Внутренние стенки ячеей сильно перфорированы, и каркас ячеей образован ажурной вязью из коротких и толстых тяжей. Корковый слой имеет однородную структуру.

### Эму

Дефинитивное перо эму снабжено дополнительным стержнем равной длины с основным (рис. 2.2). Бородки I в значительной степени снабжены бородками II, расположенными чаще, чем у казуаров.

При изучении в световом микроскопе нами обнаружено, что у эму бородки II разъединены широкими промежутками и не сцепляются (эл. 8, А), так как лишены «крючочков» и «полочек», что и придает перьям эму волосовидный облик. У большинства птиц бородки II сомкнуты и образуют плотное опахало, благодаря сцеплению их крючочков с полочками соседних бородок (Чернова и др., 2006). Кроме того, если рассматривать вентральную поверхность опахала пера эму, то на латеральных сторонах, как стержня пера, так и всех бородок I, отчетливо различим сложный довольно правильный сетчато-ямчатый рельеф, который в виде непрерывного тяжа тянется вдоль всего стержня и бородок до самого их заостренного кончика (эл. 8; 9, Б–Г) (Чернова, Фадеева, 2009). Ничего подобного в перьях других птиц (в том

числе у африканского страуса и нанду) мы не встречали, равно как и упоминаний в литературе. В сканирующем электронном микроскопе удалось выяснить строение этой структуры.

Как и у других птиц, перо эму образовано тремя слоями — кутикулой, корой и сердцевинной. Кутикулярные клетки неразличимы, даже в местах отхождения бородки I от стержня пера (обычного месторасположения кутикулярных клеток у птиц) (эл. 9, Б), что отличает перо эму от перьев большинства видов летающих птиц и африканского страуса, у которого кутикулярные клетки имеют округлую форму и отчетливо выраженное перинуклеарное пространство. Поверхность кутикулы гладкая, и выросты кутикулы, придающие ей ворсистый рельеф, характерный для перьев большинства видов летающих птиц, отсутствуют (как и у нелетающего страуса).

Гладкая и ворсистая кутикула найдена нами у многих видов неогнат, вне зависимости от их таксономического статуса, летных характеристик или образа жизни (Чернова, 2005; Чернова и др., 2006). Фронтальная наружная поверхность кутикулярных клеток первого типа, как правило, гладкая, сетчатая, бугорчатая или бугорчато-перфорированная, а поверхность клеток второго типа, обычно, ворсистая. Гладкая кутикула встречается у всех изученных видов птиц. Сетчатая структура образована переплетением тонких (0.2–0.3  $\mu\text{m}$ ) извитых фибрилл. Сетчатая или ребристая кутикула характерна для *Apus apus* (ребра вытянуты вдоль длинной оси клетки), *Nucifraga caryocatactes*, *Corvus corax*, *C. frugilegus*, *C. monedula*, *C. cornix*, *Lyrurus tetrix*, *Perdix perdix*, *Vanellus vanellus* (хаотичное переплетение), *Falco vespertinus* (сетчато-пористая). У *Anser cygnoides* поверхность кутикулярных клеток пористая. Встречается бугорчатая и бугорчато-перфорированная кутикула. Бугорки могут заканчиваться игловидными короткими выростами. Иногда на гладкой поверхности кутикулярных клеток располагаются редкие мелкие игловидные выросты, т.е. имеется переход от гладких клеток к ворсистым. Последние, покрытые выростами толщиной до 0.5  $\mu\text{m}$ , образуют сплошное покрытие боковой поверхности бородки I-го порядка. На продольном срезе бородки выросты выглядят как бахрома, которая, выступая на 1–7  $\mu\text{m}$  над ее поверхностью, вероятно, может колыхаться в разных направлениях. Во всяком случае, при рассмотрении фронтальной поверхности видно, что выросты направлены в разные стороны хаотично. Форма выростов и их плотность сходна у многих видов. Как правило, в проксимальной части вырост разделен на два-три «корешка», а его дистальная часть заострена.

Рельефная кутикула обнаружена нами у самых различных видов, относящихся к разным биологическим формам и таксонам. Ворсистая кутикула найдена у всех видов *Gruidae* (выросты с разделенными проксимальными отделами), *Columba livia* (выросты с неразделенными проксимальными отделами), *Nucifraga caryocatactes* (редкие короткие «иголки»), *Lyrurus tetrix*, *Gallinago gallinago*, *Buteo buteo*, *Pernis apivorus* (очень густое ворсистое покрытие длиной 2  $\mu\text{m}$ ), *Milvus migrans* (как у *P. apivorus*, но ворсинки сложной

конфигурации и очень толстые — 2–5  $\mu\text{m}$ , с закругленной вершиной), *Haliaeetus albicilla* и *Falco tinnunculus*. У *Cygnus cygnus* выросты имеют сложную звездчатую форму. Вероятно, сложный рельеф кутикулы увеличивает поверхность пера, облегчает перьевой покров и улучшает его термоизоляционные свойства за счет задержания инертного воздуха между структурами поверхности. Возможно, его основная функция — препятствовать слипанию опахала при его намокании или механическом сжатии. Участие этих структур в улучшение аэродинамических свойств перьевого покрова представляется сомнительным, хотя имеются предположения о роли рассеченной поверхности в снижении турбулентности при полете.

Отсутствие ворсистой кутикулы у древнеобитавших птиц может свидетельствовать как о большей древности и «примитивности» гладкой кутикулы по сравнению с ворсистой, так и об определенной аэродинамической роли ворсистой кутикулы у летающих птиц.

Корковый слой неутолщенный, однородной структуры, сильнее развит на дорсальном и вентральном гребнях, тянущихся по соответствующим сторонам бородки I. Бородки II отходят от бородки I на границе дорсального гребня, ниже которого и тянется сетчатая структура (эл. 9, Б–Г). Здесь обе латеральные поверхности стержня пера и бородки I испещрены многочисленными пазухами–впячиваниями, проникающими с поверхности в корковый слой почти до самой границы сердцевинки (эл. 9, Г). Общее строение этого образования сравнимо со строением сердцевинки (см. ниже), однако полости пазух имеют гладкие стенки, выстланные кутикулой, т.е. они образовались путем инвагинации наружных слоев пера, а не за счет сердцевинки. Округлые или овальные пазухи упорядоченно смыкаются в «розетки» по 5–13 штук в каждой, разделены широкими или узкими перегородками, образуют решетчатую (или крупнопористую) структуру. Размеры пазух сильно варьируют, например их ширина (вдоль длинной оси поперечника бородки I) изменяется от 9 до 18  $\mu\text{m}$ . Некоторые из пазух внедряются в корковый слой перпендикулярно его поверхности на глубину 6–8  $\mu\text{m}$  (на половину толщины коркового слоя); другие входят в корковый слой под углом 45°, и их глубина в 3 раза больше (18  $\mu\text{m}$ ). Таким образом, относительный объем полостей всей этой пористой массы довольно велик. В пазухах не обнаруживаются ни пигментные гранулы, ни микроорганизмы. Однако многие из них заполнены мелкими частицами, возможно, отслоившимися чешуйками кутикулы.

Экскурс в очерки биологии эму позволяет предполагать, что такое строение перьев может способствовать попаданию воды в эти пазухи — эму, как и казуары, несмотря на обитание в засушливых степях, имеют доступ к воде, прекрасно плавают, даже переплывают крупные реки, и имеют склонность плескаться в воде. В настоящее время они освоили антропогенный ландшафт с искусственными водоемами. В основе успешного освоения эму аридных зон ле-

жат иные механизмы физиологической адаптации, нежели у других обитающих здесь позвоночных, в частности, сумчатых. Так, предполагается, что способность взрослых птиц долгое время обходиться без воды в сложных условиях жаркого летнего сезона обусловлена характерной для эму значительной длиной кишечника (в 7–8 раз больше длины тела и гораздо длиннее, чем у казуаров). При интенсивной дневной активности, эму потребляет воду всего один раз (реже 2 раза) в течение всего жаркого дня летом, однако при этом поглощает за один прием частыми глотками значительное количество воды (Dawson et al., 1984; Maloney, Dawson, 1995). Кроме того, отмечено, что гидрофобные свойства перьев эму низки по сравнению с перьями других птиц, что, видимо, не препятствует проникновению воды в пазухи (с гидрофобного пера капли воды просто скатываются). Низкая гидрофобность пера эму, возможно, объясняется (помимо каких-то особенных биохимических свойств самого кератина) отсутствием у эму копчиковой железы (как и у других видов страусообразных, кроме киви). Биологическая роль секрета копчиковой железы у других птиц многообразна, в том числе он служит для ухода за оперением и повышения его гидрофобности (копчиковая железа особенно сильно развита у водоплавающих птиц) (Lucas, Stettenheim, 1972; Соколов, Чернова, 1994). Возможно, что масса отслоившихся частиц кутикулы, скапливающихся в пазухах, служит для ухода за оперением. Дорсальное расположение этой структуры, вертикальная сомкнутость перьевого покрова, (когда опахала нижних перьев прикрыты сверху опахалами верхних перьев, как «крышкой», а борожки I способны смыкаться) и ее значительная площадь делают возможным абсорбцию как воды, так и кератиновой «пудры» (аналогично перьям, рассыпающимся в «пудру» на пудретках цапель, у некоторых видов попугаев и голубеобразных). По нашим данным, сложный рельеф кутикулы (например, складчато-ребристая кутикула волос некоторых тропических грызунов (Чернова, 2006; Чернова, Целикова, 2004) способствует депонированию влаги с последующим ее испарением под воздействием прямых солнечных лучей, что повышает эффективность терморегуляторных процессов.

Граница между корой и сердцевинной неровная. Как и у других изученных птиц, у эму сердцевинный слой стержня и борожки I хорошо развит (эл. 9, Д–Ж). В центре поперечника борожки I ширина сердцевинного тяжа на поперечном срезе борожки достигает  $9 \pm 1 \text{ }\mu\text{m}$ , что составляет примерно треть ширины борожки I (остальное занято корой). Сердцевинный тяж, следуя конфигурации поперечника борожки I, незначительно расширяется в центральных участках отчетливо выраженных дорзального и вентрального гребней, тянущихся вдоль борожки I (соответственно  $11 \pm 0.5 \text{ }\mu\text{m}$ , 35% толщины борожки I и  $23 \pm 0.2 \text{ }\mu\text{m}$ , 65%), и постепенно сужается к вершинам гребней, которые заполнены лишь корковым слоем. Сердцевинные полости неправильной формы и лежат хаотично, что отличает их от обычного для перьев птиц одно- и многорядного лестничного или ячеистого расположения полостей. Размеры полостей сильно варьируют — от  $3 \times 8$  до  $9 \times 17 \text{ }\mu\text{m}$ . Перегородки

между полостями утолщены до 1–2  $\mu\text{m}$ , а в местах прикрепления их стенок к коре — до 3.5  $\mu\text{m}$ .

Сравнение перьев эму и африканского страуса свидетельствует о значительной редукции сердцевины у второго вида: она фрагментарная, толсто-стенная, с мелкими и неглубокими полостями. Это можно связать с отсутствием необходимости облегчения покровов для полета и теплозащиты, и, напротив, с укреплением структуры оперения, противостоящей механическому воздействию на перо при быстром и маневренном беге, обитании в кустарниках и «купании» в песке. У эму, сердцевина пера, вероятно, все же участвует в улучшении термоизоляционных свойств оперения, так как это обитатель открытых пространств, с дневной активностью, длительное время пребывающий на солнце и даже прикрывающий (самцы) оперением кладку яиц и свой выводок птенцов. Этому же служит определенная окраска перьев, в частности, черный цвет вершин перьев и стержня (Le Sault, 1901). Существенное увеличение общей площади воздухоносных полостей с инертным воздухом за счет дополнительного сетчато-ямчатого рельефа дорсальной поверхности пера, вероятно, может вносить определенный вклад в термоизоляционные свойства оперения эму, который нуждается в защите организма от солнечной радиации. Эму активны в течение всего дня, несмотря на испепеляющее воздействие солнечных лучей, и лишь изредка прячутся в тени деревьев (Dawson et al., 1984; Maloney, Dawson, 1995).

У некоторых видов птиц выявлены адаптивные черты строения перьев (Stettenheim, 1976, 2000), но эму не входит в их число. Нами впервые показано, что перья эму имеют уникальную специализированную структуру, образующую сетчато-ямчатый рельеф на вентральной поверхности опахала и покрывающую латеральные стороны всего стержня и бородок I. Эта структура образует сплошное губчатое поле на вентральной поверхности перьевого покрова. Она, вероятно, имеет адаптивное значение и служит для: 1) ухода за оперением (увлажнение, присыпка кератиновой «пудрой»); 2) улучшения термоизоляционных свойств покровов у этого вида — обитателя засушливых степей Австралии (за счет увеличения воздушной прослойки в оперении и рассеивания солнечных лучей); 3) запасаения влаги в оперении во время купания для повышения эффективности водного обмена — ее испарение при нагревании особи на солнце не в ущерб организму. Поскольку, в отличие от африканского страуса, для эму не характерно рытье и обсыпание песком, вряд ли полости служат для сбора песка, пыли, земли и т.д., хотя сам внешний вид оперения предполагает, что оно чем-то «присыпано» (отсутствует блеск, и тусклое оперение имеет вид свалявшейся шерсти).

Вершина эмбрионального пера птенцов эму представлена раздвоенными в виде «рогов» бородами I (см. предыдущий раздел). Бородки II на них отсутствуют (рис. 2.2). Каждая из этих двух бородок почти правильной цилиндрической формы, содержат хорошо развитую сердцевину, которая несколько истончается к вершине бородки (эл. 10, А, Б). В основании сердце-

вина занимает 80% толщины бородки против 50% в основании. Сердцевина губчатая; ее более крупные полости (шириной до 8  $\mu\text{m}$ ) имеют сильно перфорированные стенки (эл. 10, Г). Кутикула выроста гладкая с различимыми границами между клетками и ямками перинуклеарных областей (эл. 10, Д). В некоторых местах на ней различимы правильно расположенные ямки (эл. 10, В). В нижней части эмбрионального пера, в области соединения с мезоптильным пером, бородка I имеет каплевидный поперечник (эл. 11, А). Сердцевина развита слабо. Бородки II узкие, с нерасширенными узлами, различающимися лишь благодаря одностороннему довольно длинному и острому выросту-зазубрине (эл. 11, Б).

Бородка I мезоптильного пера уплощенная с боковых сторон, со слабо развитой сердцевинной. Здесь обнаружена ямчатая структура, тянущаяся по латеральной стороне. Она образована отдельными углублениями (длиной 10–25  $\mu\text{m}$ ), которые могут иметь сложное строение (эл. 12). Безусловно, это более простой вариант сложной сетчато-ямчатой структуры, обнаруженной на дефинитивных перьях взрослых особей. Она напоминает сходную структуру, обнаруженную нами у взрослых особей шлемоносного казуара (см. ниже). Узлы бородок II снабжены одним зубовидным выростом, который сильно отходит от поверхности бородки (эл. 11, Г–Е).

### Шлемоносный казуар

Дефинитивное перо состоит из двух стержней длиной около 30 см и более. Бородки I расположены редко. Бородки II имеются только в основании пера, образуя довольно рыхлую пуховую часть опахала (рис. 2.2).

Как и у эму на латеральной стороне бородки I из нижней части опахала покровного пера обнаружены тянущиеся несколькими рядами отверстия ниже места прикрепления бородок II (эл. 13, А–Г). В отличие от таковых у эму, эти пазухи имеют простую удлиненную форму и относительно гладкие края. Они не образуют сложной сетчато-ямчатой текстуры, располагаются, не сливаясь, а чередуясь одна с другой. Эти перфорации глубоко проникают в корковый слой и почти достигают сердцевинной (эл. 13, В, Г). На электронограмме 13, Г отчетливо различима пазуха–впадина, вдающаяся в корковый слой под углом 90° к поверхности бородки и почти достигающая сердцевинного слоя. Глубина пазухи составляет 14  $\mu\text{m}$  при толщине коркового слоя в этом участке 17  $\mu\text{m}$ . Длина этих пазух изменяется от 14 до 36  $\mu\text{m}$ . В некоторых пазухах различимо однородное содержимое, затыкающее пазуху наподобие пробки (эл. 13, Б). Поверхность бородки I сглаженная; едва заметны продолговатые углубления — остатки перинуклеарных областей кутикулярных клеток. Поперечник бородки I овальной формы, с закругленными и утолщенными гребнями. Корковый слой, заметно преобладающий в вершинах гребней, имеет слоистую структуру (эл. 13, Г). Сердцевина развита довольно

сильно, составляет до 60–70% толщины бородки (эл. 13, В–Д). Она образована толстостенными довольно крупными (размером 8–9 x 5–7  $\mu\text{m}$ ) полостями, форма которых меняется от округлой до удлинённой. На продольном срезе бородки полости располагаются в два ряда. Каркас стенок сердцевинных полостей образован ажурным переплетением коротких нитей. Бородки II простой ремневидной формы, без выростов (эл. 13, Д).

### Бурый киви

Дефинитивное перо бурого киви не имеет дополнительного стержня. Опахало рыхлое, на вершине и латеральных участках опахала отсутствуют бородки II (рис. 2.2).

Структуры, подобные таковым у эму и казуара, нами не обнаружены. Однако строение покровного пера киви тоже своеобразно. Душка пера, характерная для других птиц, практически отсутствует (рис. 2.4, А, вклейка). Стержень почти по всей длине заполнен гроздевидными вытянутыми сильно пигментированными сердцевинными «клетками», которые собраны в тяжи неправильной формы (рис. 2.4, Б, вклейка). Вдоль стержня и бородок I на вершине опахала расположены вытянутые гроздья белесого цвета, по-видимому, секрета копчиковой железы, а также углубления неправильной формы с темным содержимым (рис. 2.4, В, вклейка). (Возможно, эти вещества участвуют в создании характерного сильного запаха киви.) Бородки I покровного пера снабжены многочисленными бородками II, не сомкнутыми в плотное опахало — крючочки и полочки на бородках II не развиты (эл. 14, А), и покровное перо рассучено. Поперечник бородки I овальной формы с закругленными гребнями. Корковый слой однородный, а сердцевина совершенно отсутствует. В области отхождения бородок II с обеих сторон бородки I проходит неглубокая бороздка, тянущаяся вдоль бородки I (эл. 14, Б). Строение бородок II напоминает таковое у бородок II пуховой части покровного пера других видов птиц: имеется расширенная и уплощенная базальная клетка, лишенная каких-либо выростов; бороздка имеет сужение и перегиб выше дистального конца базальной клетки; достаточно отчетливы узлы и междоузлия кутикулы (эл. 14, В). В проксимальной части бородок II, благодаря тянущемуся вдоль бородки I ряду прозрачных базальных клеток сходной высоты (но не смыкающихся), образуется невысокий ярус опахальца (высотой не более 1/40 высоты бородки II). Верхний отдел базальной клетки резко переходит в перегиб бородки II. Проксимальные отделы бородок II не смыкаются, а широко веерообразно расходятся. Кутикула узлов и междоузлий имеет слабо ребристую поверхность. Длина междоузлий постоянна и составляет 17  $\mu\text{m}$ , а ширина — 7–9  $\mu\text{m}$ . Междоузлие незначительно расширяется в области узла, но сам узел не увеличен. Свободный конец узла снабжен 4–5 некрупными короткими (высотой примерно 2  $\mu\text{m}$ ) зубчиками треугольной формы.

Как отмечалось выше, киви утратили эмбриональную и мезоптильную генерации. Ювенильное перо слабо отличается от дефинитивного, оно более рыхлое. Бородки I на вершине ювенильного пера в основании (снабженном бородками II) уплощенные (эл. 15, Б), к апикальному концу (лишенному бородок II) они почти правильной цилиндрической формы (эл. 15, А). Сердцевина среднеразвита в основании (39–70% толщины бородки) и истончается на вершине (не более 40%), причем, в последнем случае, она располагается асимметрично — сдвинута к одной из сторон (эл. 15, А). На бородке I имеются abortивные бородки II (эл. 15, В). Они плотно прилегают к бородке I, имеют толщину 5–7  $\mu\text{m}$ , располагаются упорядоченно, но не по спирали. Интересно, что сходные бородки были обнаружены нами у птенцов журавлей (Чернова и др., 2006).

Например, у птенца даурского журавля *Grus vipio* (Gruiformes) расположение бородок II на бородке I варьирует в пухе разных категорий: они располагаются поочередно от начала до вершины бородки I вокруг ее оси; поочередно с двух сторон бородки I; супротивно по бокам вдоль всей длины бородки I.

У птенцов журавлей, в отличие от тинамуобразных, бородки I полностью лишены сердцевин, но имеют ребристую наружную поверхность, что, вероятно, служит для укрепления этой структуры.

Бородки I нижней части рассученного опахала эмбрионального пера птенца киви уплощенные с латеральных сторон, со слабо развитой сердцевинной (эл. 16, А). Кутикула бородок I гладкая, без различимых клеток и перинуклеарных впадин (эл. 16, Б). Бородки II имеют ремневидную базальную клетку, ось которой поворачивает на 90° в середине клетки (эл. 16, В). Базальная клетка выростов не имеет. Узлы бородок II не расширены, короткие, снабжены тремя – четырьмя короткими зубчиками (эл. 16, В; 17, Б, врезка). Длина междоузлий составляет 20–22  $\mu\text{m}$ , а максимальная ширина узла равна 10  $\mu\text{m}$ , что лишь немного превышает ширину междоузлия.

Хорошо известно, что у взрослых птиц растущие во время линьки пеньки контурных перьев покрыты многослойными кутикулярными футлярами. Они способствуют сохранению влаги в пульпе формирующегося пера и защите еще не ороговевших частей опахала от механических повреждений. Сформированный на последних стадиях эмбриогенеза неоптиль также заключен в футляр — неокутикулу (neocuticula), который препятствует намоканию перьевых структур в яйце. Именно он придает шерстистый облик покровам только что вылупившихся птенцов. Неокутикула быстро разрушается после обсыхания птенца, освобождая разворачивающийся эмбриональный пух или эмбриональное перо. Обычно, в том числе и у страусоподобных птиц и у тинаму, неокутикула представляет собой тонкую прозрачную однослойную мембрану. У киви неокутикула, в отличие от других птиц, многослойная (эл.

16, А). Удалось исследовать роговой чехлик, покрывающий перо (эл. 17, А). Здесь клетки неразличимы, роговое вещество имеет слоистую структуру, причем слои очень широкие, без видимых границ между ними, хотя щели имеются. Только у большеногих кур она еще толще и жестче, поскольку покрывает развитые мезоптильные перья и предохраняет их от физических воздействий при продвижении птенца наружу гнездовой кучи (Ильяшенко, 2006).

### Короткоклювый скрытохвост

Характерная отличительная черта перьев тинаму — широкий, плоский стержень основного пера (рис. 2.5, А, вклейка). Эта уплощенная часть превышает половину длины пера и может достигать 3 мм в ширину. Она имеет вогнутый поперечный профиль и содержит три-пять бугорков на внутренней стороне (рис. 2.5, Б, вклейка). Образующие опахало бородки тонкие, но очень часто расположены, так, что плотное опахало почти не отличается по структуре от пуховидной части пера.

Опахало в срединной части имеет необычный сетчатый вид, а бородки II «граблеобразно» согнуты и цепляются за уплотненный тяж соседней бородки. Строение бородок I отличается в верхней и нижней частях опахала. В нижней части опахала бородки уплощены с латеральных сторон, имеют узкие слегка загнутые гребни (эл. 18, А). Сердцевина однорядная, состоит из тонкостенных воздухоносных полостей; она занимает 75% поперечника среза и 56% от его длины. Полости сердцевинки округлые, широкие (диаметром до 8–10  $\mu\text{m}$ ), имеют складчатые стенки. Перегородки между полостями слегка извитые и неравномерно утолщены (эл. 18, Б, В). Бородки верхней части опахала не столь уплощенные и гораздо толще таковых в нижней части опахала (30  $\mu\text{m}$  против 13  $\mu\text{m}$ ) (эл. 18, Г). Гребни хорошо развиты, утолщенные и немного загнутые. Полости сердцевинки крупные (шириной до 10  $\mu\text{m}$ ), и их складчатые стенки покрыты многочисленными мелкими перфорациями (эл. 18, Д). Здесь сердцевина двухрядная с крупными овальными или немного уплощенными полостями, занимает 86.5% поперечника среза и 71.8% его длины. Редкие палочковидные пигментные гранулы лежат на стенках полостей. Корковый слой однородный, полностью заполняет бородку в вершинах гребней. Волокнистая поверхность кутикулы сглаженная; волокна вытянуты вдоль бородки; кутикулярные клетки удлиненные ромбовидные с четкими валиковидными границами (эл. 18, Б). В нижней части бородки I сердцевина двухрядная, занимает 81% толщины бородки; край опахальца имеет вид валика, образованного сросшимися вершинами проксимальных бородок II (эл. 18, Е, Ж). Бородки II имеют сильно расширенную ремневидную базальную часть (сходно с базаль-

ной клеткой пухового пера) и зауженную верхнюю часть. Они срастаются в дистальной части, образуя своеобразный довольно плотный валик (эл. 18, Е, Ж). Именно за этот валик зацепляются крюпочки соседнего опахальца (эл. 19, А, Б), образуя редкую сетчатую структуру опахала пера. Форма и размеры крючков необычны: они имеют широкое основание, затем поворот оси на 90°; затем «ножка» крючка постепенно расширяется и формирует треугольное расширение, заканчивающееся небольшим, но сильно загнутым крючком (эл. 19, Б). В подопухальцевой части бородки не сомкнуты, не имеют крючков, но формируют специфическую структуру проксимальной части опахала в непосредственной близости от стержня пера. В средней части опахала строение опахальца напоминает таковое у пухового пера (эл. 18, З, И), бородки рассучены и имеют хорошо развитые узлы и междоузлия (эл. 20). Основание бородки II представлено базальной клеткой, поворачивающейся в нижней трети или посередине на 90°; узлы четырехлопастные, резко отграничены от междоузлия; междоузлия короткие, слегка расширены перед узлом; ширина узла (17.9  $\mu\text{m}$ ) значительно превышает ширину междоузлия (4.3  $\mu\text{m}$ ). В верхней части опахала крюпочки редкие, обычного строения, а узлы не расширены и имеют два-три коротких острых выроста (эл. 21).

### Пятнистая нотура

У взрослой птицы строение покровного пера напоминает таковое у короткоклювого скрытохвоста. Опахало также имеет редко сетчатую структуру в срединной части, так как здесь крюпочки бородок II цепляются за валик, образованный бородками II соседнего опахальца (эл. 22, В–Ж) (см. подробнее в подрисуночных подписях). В верхней части опахала бородка I немного расширена, а ее гребни выражены плохо (эл. 22, А). Сердцевина состоит из тонкостенных, не имеющих определенной формы (на поперечном срезе) или правильных четырехугольных (на продольном срезе) ячеек. Стенки ячеек тонкие, складчатые, с редкими и мелкими перфорациями; на них лежат кластеры палочковидных пигментных гранул (эл. 23). Корковый слой однородный, хорошо развит.

### Краснокрылый тинаму

Вершина эмбрионального пера птенцов краснокрылого тинаму представлена раздвоенными в виде «рогов» бородками I. Бородки II на них отсутствуют. Каждая из этих двух бородок имеет трехгранный поперечник (эл. 24, А), причем две стороны уплощены, а одна (с утолщенным корковым слоем) немного выпуклая. Вырост заполнен крупноячеистой сердцевинной. Диаметр полостей достигает 15–20  $\mu\text{m}$ . Перегородки тонкие, слабоизвитые.

Стенки полостей содержат многочисленные мелкие перфорации. Кутикула этих выростов с различимыми границами вытянутых клеток (эл. 24, В).

Другие бородки I уплощены слабо, имеют зауженный гребень (эл. 25, А, Б). Сердцевина развита умеренно, состоит (на поперечном срезе) из нескольких крупных полостей. Бородки II с дважды перекрученной (в верхней трети и/или нижней трети) базальной клеткой (эл. 25, Д). Узлы развиты слабо, не расширены, лишь немного толще междуузлия. На апикальных концах имеются три-четыре выроста-вздутия (эл. 25, В–Д).

### **Сравнительный анализ**

Сравнение архитектуры пера изученных видов показывает черты сходства и отличий между ними. У взрослых особей кутикула бородок I обычно сглаженная, иногда с вязью толстых сильно извитых волокон, располагающихся вдоль длинной оси клетки (покровное перо) или вокруг перинуклеарного пространства (маховое перо), состоит из удлинённых или округлых клеток с хорошо различимыми границами и соответственно эллипсоидным (покровное перо) или округлым (маховое перо) перинуклеарным пространством (страус, нанду). Она может быть совершенно сглаженной, без заметных клеточных границ или перинуклеарных областей (у взрослого эму, но не у птенца, а также у казуара и киви). У птенцов кутикула также сглаженная, но у неоптиля птенца страуса имеются различные клетки, а также боковые мелкие выросты кутикулярных чешуек. У птенца эму кутикула более отчетливо выражена, вполне сходна с таковой у взрослого страуса — граница между клетками и перинуклеарные пространства различимы и даже сходных размеров. Корковый слой бородок I, как правило, хорошо развит, слоистый или плотный, довольно однородный.

Сердцевина развита по-разному у разных видов и птиц разного возраста. У взрослого страуса и его птенца она практически отсутствует или фрагментарная, толстостенная, состоит из мелких ячеек с пористыми стенками и внутренним каркасом. В то же время в специализированных выростах неоптиля птенца сердцевина развита очень сильно, занимает практически всю толщину бородок, имеет губчатую структуру. У нанду степень развития сердцевины лишь незначительно больше таковой у страуса, а сердцевина толстостенная и губчатая. Еще сильнее развита сердцевина у эму, как в стержне пера (плотная губчатая, без широких полостей, с хаотичным расположением плотных роговых дисков), так и в бородках I — она одно-двухрядная, состоит из крупных полостей. Как и у страуса, в специализированных выростах неоптиля птенца эму сердцевина развита очень сильно; здесь она мелкоячеистая, губчатая, в то время как в нижних частях неоптия и мезоптиле сердцевина развита не лучше, чем у взрослых особей. Перо каузара отличаются четко организованной двурядной сердцевиной, состоящей из сходных по размерам и конфигурации ячеек, разделенных утолщенными перегородками.

У птенца киви сердцевина ювенильного пера развита неплохо, имеет обычную губчатую структуру.

Строение боронок II также имеет видовые особенности. У африканского страуса бородам II присуща лентовидная или ремневидная форма, базальная клетка, узлы и междоузлия развиты лишь на самых дистальных отделах, где все же имеются игловидные выросты. У нанду бородачки короткие и также лишены узлов. У эму ремневидная бородачка II может иметь один поворот в нижней трети, у казуара этот поворот отсутствует, а сами бородачки более узкие, чем у эму. У птенца эму узлы слабо выражены, имеют вид небольших зубурин, лежащих только с одной стороны бородачки II. У киви различима короткая и утолщенная базальная клетка бородачки II, которая не имеет поворота; а сами бородачки имеют довольно обычное строение — хотя узлы не расширены, но снабжены зубчиками, а междоузлия довольно короткие. У птенца киви имеются многочисленные abortивные бородачки II.

Сглаженность кутикулы (особенно у эму), отсутствие отчетливых «узлов», а также роговых выростов на кутикулярных чешуях («ворсистая» кутикула), вкупе со слабым развитием сердцевин и гребней боронок I (характерных для подавляющего большинства видов неогнат), — черты упрощенного строения перьев. Эти черты можно связать с отсутствием необходимости облегчения покровов для полета и теплозащиты, и, напротив, с укреплением структуры оперения, противостоящей механическому воздействию на перо при быстром и маневренном беге, обитанию в кустарниках и «купании» в песке. Возможно, у эму и казуара, при отсутствии хорошо развитой сердцевин, термоизоляционные свойства пера восполняются за счет сетчато-ямчатого рельефа поверхности боронок I и стержня, который заполнен воздухом и своеобразной «пудрой» из роговых чешуек.

Архитектоника перьев тинамунообразных более сходна с таковой у других летающих птиц, что проявляется в относительно хорошем развитии однодвурядной или ячеистой сердцевин, которая содержит крупные полости со складчатыми и перфорированными утолщенными стенками. Причем, сердцевина хорошо развита и имеет упорядоченное ячеистое строение и у птенцов. Однако кутикула — сглаженная, со слабо различимыми клетками и без выраженного рельефа. Бородачки срединного участка опахала отличаются хорошо различимой расширенной и короткой базальной клеткой, не имеющей поворотов, а также, как указывалось выше, смыканием дистальных отделов в сплошной «жгут». Бородачки II рассученной части опахала также вполне сходны с таковыми у других летающих птиц. Узлы и междоузлия хорошо различимы, базальная клетка узкая и имеет поворот, а узел состоит из трех-четырёх выростов, лежащих под углом  $90^\circ$  к длинной оси бородачки. (Вообще, конфигурация узлов пера тинамуобразных сильно напоминает узлы кряквы *Anas platyrhynchos*, *Anseriformes*.) У птенца тинаму узлы не сформированы и имеют лишь небольшие вздутия на апикальном краю.

## Микроструктура кожи эму и африканского страуса

Кожный покров является эктосоматическим органом, поэтому его адаптивные возможности крайне лабильны и многовариантны. Изучение эпидермиса рецентных видов птиц актуально в различных аспектах, например, позволяет обсуждать эволюционный сценарий морфологической трансформации, поскольку происхождение птиц связывают с рептилеобразными предками.

Эпидермис, как самый поверхностный и функционально важный слой кожного покрова, выполняет, наряду со многими другими функциями, защиту организма от потерь влаги и производит придатки и железы, играющие специфическую биологическую роль (Чернова, 2008а, б). Эпидермис птиц, в отличие от такового пресмыкающихся, характеризуется несколько упрощенным строением. Его поверхностный роговой слой (*stratum corneum*) менее развит, чем у пресмыкающихся, а нижний герминативный (пролиферирующий) слой состоит из нескольких пластов клеток — *stratum basale*, *str. intermedium*, *str. transitivum* (Stettenheim, 2000; Homberger, Silva, 2000). Эпидермис является структурой, производящей фибриллярные белки-кератины гетерогенной природы:  $\alpha$ -кератин (так называемый «мягкий кератин») образует структуры эпидермиса, а  $\beta$ -кератин («твердый кератин»), формирует вместе с  $\alpha$ -кератином кожные дериваты, такие как чешуи и перья (Prin, Dhouailly, 2004; Yu *et al.*, 2004). Установлено, что толщина филаментов  $\alpha$ -кератина составляет 70–80 Å, а  $\beta$ -кератина — около 30 Å (Saxena R.K., Saxena S., 2008). Эпидермис кожи птиц, по мере формирования гомойотермии в их эволюции, выработал адаптивные морфологические «ответы». Так, его утолщение и кератинизация вкпе с присутствием липидных включений в различных слоях эпидермиса у многих птиц (Menon *et al.*, 1996; Menon G.K., Menon J., 2000) обеспечивают уменьшение потерь влаги через кожу (Williams, Tieleman, 2000; Groff *et al.*, 2007). Себокератиноциты — структуры, которые служат примером совмещения железистой и опорной функций в одной клетке. Они обнаружены только у птиц. Эпидермис служит модельным объектом для изучения пролиферативного потенциала стволовых клеток базального слоя (Жучков, 2007), а принципы морфо-генетической концепции о возникновении кожных придатков и желез, раскрывающие молекулярные механизмы их морфогенеза, определяют в настоящее время приоритетные направления исследований наружных покровов (Chuong *et al.*, 2000; Чернова, 2008а, б). Эпидермису отводят решающую роль в формировании придатков кожного покрова — волос, желез, чешуи и перьев. Полагают, что формирование дериватов начинается однотипно — в эпидермисе возникают утолщения (плакоды), под которыми конденсируются клетки мезенхимы. Далее происходит либо выпячивание, либо впячивание эпидермиса, что определяет программу того или иного биологического шаблона (паттерна), формирующего макроскопическую организацию последующего морфогенеза (Sengel, 1976, 1978; Чернова, 2009). Упорядоченность зачатков кожных структур в виде регулярных реше-

ток (например, гексагональное расположение перьевых фолликулов) объясняют наличием «полей ингибирования» вокруг каждого зачатка (Meinhardt, 2008). При этом в «сфере влияния» сформировавшейся эпидермальной плакаты возникновение другого зачатка подавляется вследствие тангенциальных натяжений (Белинцев, 1991).

## Эму

Строение эпидермиса и дермы кожи эму вполне сходны с таковыми у других птиц. Однако «уникальной чертой», по мнению авторов (Weir, Lunam, 2004), служат значительные скопления жировых капель в базальном слое эпидермиса.

Вместе с тем, как указывалось нами выше, у птиц распространено такое явление как совмещение кератинизации и секреторной деятельности в специальных клетках эпидермиса — себокератиноцитах, производящих липидный секрет (Соколов, Чернова, 1994). Причем липоидные гранулы продуцируются эндогенно клетками самого эпидермиса, а не переходят в него из дермы, как первоначально считали некоторые авторы (Lucas, 1968, 1980). Это заблуждение не удивительно, так как дерма птиц содержит значительное количество жировых клеток. Липогенез имеет видовые и топографические особенности. Если у эму липидные капли появляются в базальном слое, то у некоторых других видов (например, у фазанов) мелкие липидные капли появляются только в *stratum intermedium*.

Известно, что у взрослых особей аиста индийского клювача (*Mycteria (=Ibis) leucocephala*) — обитателя открытых пространств, проводящих много времени под воздействием прямых солнечных лучей, характерна вторичная потеря перьев на темени и формирование здесь «нео-аптерий» (Shan et al., 1977; Menon et al., 1979). В этой коже многочисленные липидные капли накапливаются во всех слоях эпидермиса (продуцируются клетками *str. intermedium*). Причем, богатые кислыми липидами клетки *str. transitivum* лежат между базальными клетками и роговым слоем, содержащими нейтральные липиды. У всех изученных птиц реакция липидов изменяется от кислой в нижнем транзитном слое до нейтральной в верхнем транзитном и роговом слоях (Shah, Menon, 1972). По-видимому, большое количество липидов в базальных клетках, как у эму, так и у индийского клювача, образует своеобразный «экран» — защиту от ультрафиолетовых лучей, что крайне важно для этих птиц. Кроме того, каротиноиды, растворенные в липидах, окрашивают головы аистов, что важно для визуальной коммуникации этого вида (Menon et al., 1987). Сходные структуры найдены и у черноголового ибиса (*Threskiornis melanocephalus*). Также и у казуаров и эму на голове и шее имеются участки неоперенной и даже ярко окрашенной (у казуаров) кожи, а присутствие в коже липидов позволяет предполагать и сходные с эпидермисом ибисов функции.

У эму существенная разница в плотности коллагена в разных слоях дермы отсутствует, однако диаметр его пучков значительно меньше в поверхностном слое (*str. superficiale*), чем в более глубоком *str. compactum*. Сильно развита подкожная клетчатка (*str. laxum*), содержащая много жировых клеток, что, возможно, служит адаптацией для поддержания крупных перьевых фолликулов и самих перьев, а также уменьшает теплопотери при низких температурах среды. Показаны половые отличия в строении эпидермиса эму: у самцов кожа мощнее, чем у самок — толще эпидермис и *str. compactum* дермы, но у самок коллаген более плотный в обоих слоях дермы (Weir, Lunam, 2004).

Изучено строение кожи спины, крестца и области крыла самок ( $n = 4$ ) и самцов ( $n = 4$ ) в возрасте 18 месяцев, из одного стада (ферма в Кейте, Южная Австралия) (табл. 2) (Weir, Lunam, 2004). Причем, обнаружено, что топографические различия в строении кожи отсутствуют. (Далее приведено описание кожи крыла.) Толщина кожи значительно отличается у разных особей — от 1.7 до 4.2 мм.

Эпидермис имеет тонкий, не содержащий различимых клеток, роговой слой, толщина которого изменяется от 1 до 14  $\mu\text{m}$  ( $7.1 \pm 6.8 \mu\text{m}$ ) (табл. 2).

**Таблица 2.** Толщина различных слоев кожи взрослых особей ( $N = 4$ ) эму *Dromaius novaehollandiae* (Struthioniformes)\*  
(с сокращениями по: Weir, Lunam, 2004)

Слои кожи	Слои эпидермиса и слои дермы	Толщина, ( $M \pm \sigma$ ), $\mu\text{m}$ ( $n = 24$ )		Относительная толщина, ( $M \pm \sigma$ ), % общей толщины кожи ( $n = 24$ )	
		Самцы	Самки	Самцы	Самки
Эпидермис	<i>Stratum corneum</i>	$7.7 \pm 5.7$	$6.5 \pm 7.8$	$0.25 \pm 0.18$	$0.22 \pm 0.26$
	<i>Str. malpighii</i>	$16.8 \pm 7.0$	$10.6 \pm 7.0$	$0.54 \pm 0.22$	$0.35 \pm 0.23$
Дерма	<i>Str. superficiale</i>	$40 \pm 15.7$	$30 \pm 11.1$	$1.28 \pm 0.50$	$1.00 \pm 0.35$
	<i>Str. compactum</i>	$492 \pm 100.7$	$419.2 \pm 78.4$	$15.77 \pm 3.23$	$13.88 \pm 2.60$
	<i>Str. laxum</i>	$2446.2 \pm 1131.9$	$2454.8 \pm 1133.1$	$78.40 \pm 36.28$	$81.26 \pm 37.57$
	<i>Lamina elastica</i>	$117.6 \pm 54$	$100 \pm 47.3$	$3.77 \pm 1.73$	$3.31 \pm 1.57$

\*Примечание:  $n$  — количество промеров;  $M \pm \delta$  — средняя арифметическая простая со средним квадратическим отклонением.

Мальпигиев слой составляет 0.4% толщины всего эпидермиса. Он состоит из трех-пяти слоев клеток, которые образуют два морфологически различных слоя. Эпидермальные клетки присутствуют либо в *stratum intermedium* либо в *str. basale*. Первый слой — толстый, состоит из двух-четырёх рядов клеток, причем поверхностные клетки уплощенные. Средний диаметр этих уплощенных клеток равен 2.7  $\mu\text{m}$ . Глубже расположенные полигональные клетки гораздо крупнее (диаметром 4.75  $\mu\text{m}$ ) с эозинофильной цитоплазмой и крупным (4  $\mu\text{m}$ ) ядром. Характерной особенностью этого слоя служит присутствие бледно окрашенной области (толщиной 0.5–1.4  $\mu\text{m}$ ), содержащей нежную исчерченность, разделяющую соседние полигональные клетки. Второй, базальный, слой состоит из одного ряда кубических клеток (диаметром 4.5  $\mu\text{m}$ ), содержащих овальное ядро. Гистохимическим методом (окраска жирным красным О) выявлены липидные включения, которые имеются во всех клеточных слоях эпидермиса. Сферические липидные гранулы (диаметром до 0.5  $\mu\text{m}$ ) в основном располагаются в цитоплазме большинства клеток базального слоя. Напротив, полигональные клетки *str. intermedium* содержат единичные липидные гранулы. Уплощенные же клетки этого слоя содержат многочисленные липидные гранулы, которые отличаются крупными размерами (до 1  $\mu\text{m}$ ) и более темной окраской. Роговой слой также окрашивается на липиды.

Дерма толщиной 1.4–3.9 мм ( $3.0 \pm 1.0$  мм) состоит из трех хорошо различимых слоев, от поверхностного до глубокого: *str. superficiale*, *str. profundum* и *lamina elastica*. В свою очередь, *str. profundum* содержит *str. compactum* и *str. laxum* (классификация слоев по: Clark, 1993).

*Str. superficiale* представляет собой тонкий ( $35 \pm 14.3$   $\mu\text{m}$ ) плотный слой соединительной ткани, залегающий под эпидермисом, который занимает до 1% общей толщины кожи (табл. 2). Здесь пучки коллагеновых волокон идут в основном параллельно поверхности кожи. Их толщина равна  $2.5 \pm 0.4$   $\mu\text{m}$ . Многочисленные капилляры, единичные артерии, вены и артериолы пронизывают этот слой.

*Str. compactum* достигает толщины в 450  $\mu\text{m}$  или 15% общей толщины кожи (табл. 3.2). Пучки коллагеновых волокон значительно утолщаются ( $6.4 \pm 0.5$   $\mu\text{m}$ ;  $P = 0.001$ ), но плотность коллагена не изменяется ( $P = 0.315$ ). Однако, ориентация пучков коллагеновых волокон здесь разнообразнее: они идут в трех направлениях. Большинство пучков вытянуто вдоль эпидермиса, и их слои перекрываются под прямым углом. Соотношение продольно и поперечно ориентированных пучков коллагеновых волокон, наслаивающихся друг на друга, имеет примерно одинаковое процентное представление, при этом оно не изменяется в зависимости от глубины дермы. Вертикальные пучки коллагеновых волокон носят спорадический характер в пределах *str. superficiale* и *str. compactum*, однако их процент увеличивается с глубиной, что демонстрирует найденная зависимость (рис. 4, по: Weir, Lunam, 2004).

Кроме того, имеются поперечные пучки, а некоторые идут перпендикулярно поверхности эпидермиса (Weir, Lunam, 2004).

В этом слое имеются и эластические волокна, составляющие 1.5% общей массы соединительной ткани. Слой хорошо васкуляризован и иннервирован.

*Str. laxum* составляет основу кожи (2.5 мм или 80% толщины кожи) (табл. 2). Он состоит в основном из жировой ткани, ассоциированной с кровеносными сосудами, нервами, перьевыми фолликулами и их гладкой мускулатурой (*musculus pennarum*).

*Lamina elastica* подстилает этот слой, имеет толщину 110  $\mu\text{m}$ , что составляет 3.5% толщины кожи (табл. 2). Отличительной чертой этого слоя служат многочисленные эластические волокна, идущие параллельно друг другу между пучками коллагеновых волокон.

Выявлены половые отличия в степени развития слоев кожи (табл. 2). Мальпигиев слой эпидермиса ( $P = 0.024$ ) и *str. compactum* ( $P = 0.04$ ) сильнее развиты у самцов, чем у самок, хотя относительная толщина этих слоев сходна у обоих полов. У самок в *str. superficiale* и *str. compactum* плотность коллагена больше, чем у самцов ( $P = 0.04$ ). Процент вертикально ориентированных пучков коллагеновых волокон ( $P = 0.741$ ), процент вытянутых горизонтально пучков коллагеновых волокон ( $P = 0.311$ ) и процент перпендикулярно ориентированных пучков ( $P = 0.056$ ), а также плотность эластических волокон ( $P = 0.161$ ) сходны у обоих полов.

Сравнение строения кожи эму с таковым у африканского страуса и летающих птиц показывает гистологическое сходство всех слоев и структур кожи. Это, прежде всего, присутствие себокератиноцитов. Эму отличается от страуса и летающих птиц тем, что липидные гранулы не широко распространены по всем слоям кожи, а сконцентрированы в базальном слое. Кроме того, себокератиноциты эму неоднородны, в поверхностных слоях они крупнее и имеют другой состав, чем в базальном слое. Такие же различия себокератиноцитов описаны у цыплят домашней курицы (Lucas, Stettenheim, 1972). Функциональное значение себокератиноцитов неоднократно обсуждалось (Соколов, Чернова, 1994; Menon et al., 1996; Menon, Menon, 2000). Они участвуют в антимикробной защите кожи, создании экрана против ультрафиолетового облучения, контроле потерь влаги. Вероятно, различия в составе этих липидных гранул отражают адаптацию птиц к различным условиям обитания, а особенности распределения липидов у страуса и эму могли развиваться в ответ на различные пути эволюции этих видов под воздействием жаркого климата и разной степени доступа к воде.

У многих видов летающих птиц в определенных участках кожи развиты дермальные сосочки. У страуса в коже шеи обнаружены дермальные сосочки на границе между эпидермисом и дермой, заполненные коллагеном (Lange,

1929; Bezuidenhout, 1999). Однако такие сосочки не обнаружены в коже спины, крестца и крыла эму (Weir, Lunam, 2004), но имеются в коже пальцев ног эму (Lunam, Glatz, 2000). Поскольку дермальные сосочки всегда развиваются в коже, подверженной большой механической нагрузке, их отсутствие в коже крыльев, вкупе с относительно небольшим количеством коллагеновых волокон, ориентированных перпендикулярно эпидермису, предполагает, что эта кожа не подвергается большим механическим нагрузкам.

Сравнение гистологии и степени развития различных слоев дермы кожи эму в целом демонстрирует их сходство с таковыми у летающих птиц. У эму интенсивная васкуляризация поверхностных слоев дермы может обеспечивать терморегуляторную роль оперенной кожи. Распределение и ориентация пучков коллагеновых волокон также сходно с таковым у страуса (Lange, 1929, 1931) и других видов птиц. Сходное количество пучков коллагена вытянутых вдоль и поперек длинной оси тела предполагает, что эта кожа сравнительно устойчива к растяжению в обоих направлениях. Перемежающиеся под сходным углом слои по-разному ориентированных пучков коллагеновых волокон известны в коже многих позвоночных и, вероятно, обеспечивают ее крепость, позволяющую коже быть упругой без сморщивания.

Наиболее впечатляющей чертой строения кожи взрослых особей эму является присутствие толстого *str. laxum*, содержащего жировую ткань. Этот слой жира важен для поддержания относительно крупных перьев, которые залегают глубоко в дермальном слое. Кроме того, эта жировая ткань, вероятно, действует как несжимающаяся ткань, делающая невозможным движение перьевой сумки внутри дермы. Подкожный жир эму, безусловно, участвует в терморегуляторных процессах, предохраняя птиц от минусовых температур. Сильное развитие этого жирового слоя, вероятно, также связано с потерей способности эму к полету, что позволило значительно увеличить общую толщину кожи.

Помимо жировой клетчатки, эму имеют еще один слой — *lamina elastica*, который развит далеко не у всех птиц. Вероятно, этот слой, растягиваясь и сжимаясь, позволяет жировой клетчатке демпфировать в ответ на движение перьев.

В настоящее время жир эму широко используется в косметологии и медицине, так как представляет собой натуральный и эффективный увлажнитель, способствующий регенерации кожи. Он быстро впитывается, не оставляя жирных следов. Этот жир способствует заживлению ожогов различной степени тяжести, снижает интенсивность болей, вызванных артритом, мышечным перенапряжением, воспалением суставов, обладает антигрибковой активностью. Он не содержит аллергенов, не имеет запаха и очень экономичен в использовании. Австралийские аборигены издавна используют этот жир. Все перечисленные свойства этого нейтрального жира эму связаны с его химическим составом: он состоит на 70% из ненасыщенных жирных кислот,

основной из которых является олеиновая кислота, а линолевая и линоленовая жирные кислоты составляют 20% жира ([http://en.wikipedia.org/wiki/Emu\\_oil](http://en.wikipedia.org/wiki/Emu_oil)). Медицинские препараты и косметические товары, созданные на основе жира эму довольно дорогостоящие. Например, 60-мл флакон с дозатором жира эму стоит примерно USD 30. Создан препарат EMUOL — стимулятор роста волос.

У 3–16-дн. птенцов эму структура кожи вполне сходна с таковой у взрослых особей (Weir, Lunam, 2006). В этой коже обнаружены семь различных субпопуляций нервных окончаний, которые располагаются в дермальном слое, возле кровеносных капилляров, мышц перьев, и в перьевых фолликулах. В эпидермисе нервные окончания не обнаружены. Детальное иммуногистохимическое изучение этих нервных окончаний показало, что у эму их химический состав (особенно телец Хербста) отличается от такового у летающих птиц, что, по мнению авторов, служит подтверждением обособленности нелетающих птиц.

### Африканский страус

Морфологические исследования дермального слоя кожи страуса имеют многолетнюю историю, однако немногочисленны (Lange, 1929, 1931; Bezuidenhout, 1999). Вместе с тем, изучение морфологии кожного покрова страуса, успешно разводимого в неволе (в том числе и в России), связано не только с решением фундаментальных задач сравнительной морфологии, но и с хозяйственным использованием этого вида.

Все это требует постановки новых исследований, дополняющих гистологическую картину организации кориума в контексте эволюционно-адаптационных представлений с целью выявления морфологических признаков, трансформирующихся в эволюционном ряду амниот.

Проблема топологического анализа дермы птиц в гистологической практике ставится нами впервые. Исследования описательного характера, подкрепленные морфометрическим анализом, позволяют выявить характер приспособлений страуса как нелетающей птицы к условиям внешней среды. Построение примерной топологической картины укладки пучков коллагеновых волокон дермы имеет не только фундаментальное значение, раскрывая структурную организацию дермы, но и практическое значение, так как кожа страуса используется в кожевенной промышленности (Киладзе, 2008; Киладзе, Сухина, 2008). В связи с прикладным аспектом, нами предпринято изучение строения поверхности выделанной и обработанной кожи страуса. Ценность выделанной кожи для кожевенной промышленности обусловлена главным образом высокими эстетическими свойствами ее естественной поверхности, называемой *мереей*, которая у страуса очень красива. Именно поэтому изделия из кожи страуса пользуются повышенным спросом у

потребителей. Шкура страуса имеет так называемую «бриллиантовую» зону (Киладзе, 2008), несущую перьевые фолликулы, которые и придают ей нетривиальную фактуру. Вместе с тем, детальный анализ топологии поверхности мери страуса до сих пор не проводился, что придает научную новизну настоящему исследованию.

**Толщина кожи, ее строение и топографические особенности.** Толщина кожи значительно различается у разных видов птиц, и у страуса она сравнима с толщиной кожи домашних гусей (табл. 3). Она характеризуется топографической изменчивостью. Так, по нашим данным, кожа брюха у сухопутных птиц, к которым относят страуса, существенно тоньше кожи на спине. У водоплавающих птиц, напротив, более толстая кожа покрывает брюхо (Вракин, Сидорова, 1984).

Кожа имеет утолщенный эпидермис и хорошо развитую дерму, а также подкожную жировую клетчатку или мышечный слой (см. ниже). Как и у других видов птиц, в эпидермисе страуса различимы два слоя: роговой и герминативный.

Строение кожи страуса имеет определенные топографические отличия, например, в исследованной нами коже шеи, спины, бока тела, а также плечевого отдела крыла. Причем, межполовые различия общей схемы строения кожи разных топографических участков нами не обнаружены, за исключением относительного развития некоторых гистологических структур (по данным морфометрического анализа).

**Кожа шеи** тонкая, сильнее пигментирована у самцов, чем у самок. Основу эпидермиса образует роговой слой, в несколько раз превосходящий по толщине герминативный слой (рис. 2.6; 2.7, вклейка). Роговой слой представляет собой наслоение уплощенных корнеоцитов; количество их рядов не менее 20, а на некоторых участках — до 40–60. Герминативный слой тонкий с хорошо различимыми кератиноцитами округлой или овальной формы.

Дерма условно подразделяется на два слоя — более гомогенный поверхностный, не имеющий четкого рисунка и ориентации пучков коллагеновых

**Таблица 3.** Толщина кожи некоторых видов птиц по данным разных авторов

Вид	Толщина кожи, $\mu\text{m}$	Источник
Африканский страус	1800 666.70–3038.15	Lunam, Weir, 2006 Наши данные
Эму	500	Weir, Lunam, 2004
Домашняя курица	310–2380	Вракин, Сидорова, 1984
Домашний гусь	1570–2800	Вракин, Сидорова, 1984

волокон, и глубокий, образованный горизонтально-волнистой вязью пучков коллагеновых волокон.

В толще дермы лежат перьевые фолликулы, кровеносные сосуды и меланоциты, сгруппированные в крупные кластеры в поверхностной части дермы. Перьевые фолликулы многочисленные, погружены в соединительнотканную капсулу (рис. 2.6, Б, вклейка), располагаются под острым углом (примерно  $15^\circ$ ) к поверхности кожи (рис. 2.7, Б, вклейка). Поперечник перьевого фолликула округлый, а на продольном срезе фолликул имеет грушевидную форму. Стенки фолликула состоят из герминативного и рогового слоев эпидермиса, эпидермального воротничка, а также стенки полой части пера и соединительнотканной пульпы.

Подкожная жировая клетчатка отсутствует. На некоторых участках кожи самок можно обнаружить подкожную мускулатуру.

**Кожа спины** в несколько раз толще кожи шеи (рис. 2.8; 2.9, вклейка). Она имеет хорошо развитые дерму и подкожную жировую клетчатку. На световом уровне в эпидермисе также различаются лишь два основных слоя — тонкий герминативный и толстый многорядный роговой. Дерма образует основную часть кожи. Ее поверхностный слой тесно примыкает к эпидермису. В глубоком слое архитектура пучков коллагеновых волокон характеризуется трехмерностью: продольно-поперечные пучки, располагающиеся послойно, периодически прошиваются более толстыми перпендикулярными пучками. Густота перьевых фолликулов и степень пигментации кожи здесь существенно меньше, чем в шейном отделе, однако если фолликулы все же встречаются, то глубоко вдаются в толщу дермы. Подкожная клетчатка представляет собой массу жировых клеток, разделенных тонкими соединительнотканными перегородками, формирующими сетчатый рисунок. У самок также хорошо развит мышечный слой.

**Кожа бока** тела в целом сходна с кожей спины (рис. 2.10; 2.11, вклейка), но, поскольку она была взята из области боковой аптерии, перьевых фолликулов мы здесь не обнаружили. Имеются незначительные межполовые различия в структуре глубокого слоя дермы. У самцов организация пучков коллагеновых волокон более массивная, чем у самок. У них количество продольно-поперечных пучков коллагеновых волокон существенно меньше, чем у самок, для которых характерен более «нежный» узор дермы, сформированный более тонкими продольно-поперечными пучками. Таких тонких пучков у самок больше на единицу площади, чем у самцов. Подкожно-жировой слой, помимо жировых клеток, включает отдельные пучки подкожной мускулатуры у самок.

**Кожа плечевого отдела крыла** имеет настолько хорошо развитый роговой слой эпидермиса, что на некоторых участках его толщина сопоставима с толщиной дермы (рис. 2.11, вклейка). Дерму трудно подразделить на слои, ибо она имеет вид неравномерной соединительнотканной пластины с гори-

зонтально-волнистым типом переплетения пучков коллагеновых волокон. Крупные перьевые фолликулы формируют впадины, образуя “изрытый” рельеф поверхности кожи. Подкожная жировая клетчатка развита очень сильно.

По нашим данным, уровень морфологической дифференциации дермы страуса существенно скромнее, чем у других хозяйственно полезных птиц. Например, дерма домашней птицы — гетерогенное в гистологическом отношении образование, сформированное четырьмя слоями — поверхностным (*stratum superficiale*), плотным (*str. compactum*), рыхлым (*str. laxum*), эластичным (*str. elastica*) (Lucas, Stettenheim, 1972). У страуса же хорошо различимы лишь поверхностный и глубокий слои. Помимо сложно переплетающихся пучков коллагеновых волокон, погруженных в однородный матрикс, в дермальном слое находятся перьевые фолликулы, кровеносные сосуды и жировые клетки. Средние размеры кровеносных капилляров, формирующих глубокое сосудистое сплетение, —  $20.44 \times 10.44 \mu\text{m}$ . Каждый пучок состоит из параллельно уложенных фибрилл коллагена, погруженных в матрикс. Толщина коллагенового волокна составляет 300 нм (Lunam, Weir, 2006). Содержание эластических волокон в дерме родственного страусу вида — обыкновенного эму, занимает 1.5% (Weir, Lunam, 2004), а в коже домашней курицы — около 1.0% (Bilgen *et al.*, 1999). (Ретикулярные волокна в настоящее время рассматривают как одну из изотропных форм коллагена (Микроскопическая техника, 1996).)

Результаты морфометрического анализа кожного покрова страуса представлены в таблице 4 и свидетельствуют, что толщина кожи существенно зависит от топографического участка. Так, наиболее тонкой кожей покрыты шея и брюхо, а спина и бок — более толстой. У самцов кожа шеи тоньше, чем у самок, а кожа спины и бока, напротив, толще.

Кожа шеи самцов имеет следующие морфометрические характеристики: 1) соотношение эпидермиса и дермы составляет 29.10 : 70.90% (толщины кожи); 2) то же герминативного и рогового слоев эпидермиса — 4.98 : 95.02%; 3) соотношение поверхностного и глубокого слоев дермы — 11.00 : 89.00%; 4) отношение толщин пучков коллагеновых волокон поверхностного слоя к таковой глубокого слоя равно 1.00 : 3.42; 5) отношение ширины к длине перьевого фолликула в среднем составляет 1.00 : 3.84.

Кожа шеи самок несколько отличается от таковой кожи самца по ряду морфометрических критериев: 1) соотношение эпидермиса, дермы и мышечного слоя составляет 25.08 : 56.46 : 18.46%, соответственно; 2) то же герминативного и рогового слоев эпидермиса равно 4.99 : 95.01%; 3) соотношение поверхностного и глубокого слоев дермы — 11.98 : 88.02%; 4) отношение толщин пучков коллагеновых волокон поверхностного слоя к таковой глубокого слоя 1.00 : 3.96; 5) отношение ширины к длине перьевого фолликула в среднем составляет 1.00 : 3.80.





Максимальный индекс полового диморфизма характерен для общей толщины кожи, а минимальный — для ширины перьевого фолликула.

Те же параметры для кожи спины самцов выглядят следующим образом: 1) соотношение эпидермиса, дермы и подкожной клетчатки составляет 1.78 : 59.48 : 38.74%; 2) соотношение герминативного и рогового слоев эпидермиса равно 8.48 : 91.52%; 3) соотношение поверхностного и глубокого слоев дермы — 4.11 : 95.89%; 4) отношение толщин пучков коллагеновых волокон поверхностного слоя дермы к продольным пучкам глубокого слоя дермы равно 1.00 : 3.94; 5) толщины продольных, поперечных и перпендикулярных пучков коллагеновых волокон глубокого слоя дермы соотносятся как 1.00 : 2.02 : 4.76.

У самок в коже спины: 1) соотношение эпидермиса, дермы и мышечного слоя составляет 3.43 : 67.61 : 28.96%; 2) то же герминативного и рогового слоев эпидермиса равно 10.21 : 89.79%; 3) соотношение поверхностного и глубокого слоев дермы — 4.53 : 95.47%; 4) отношение толщин пучков коллагеновых волокон поверхностного слоя дермы к продольным пучкам глубокого слоя дермы равно 1.00 : 4.21; 5) толщины продольных, поперечных и перпендикулярных пучков коллагеновых волокон глубокого слоя дермы соотносятся как 1.00 : 2.54 : 6.45. Максимальный индекс полового диморфизма также характерен для общей толщины кожи, а минимальный — для поперечных пучков коллагеновых волокон глубокого слоя дермы.

Те же характеристики для кожи боковой области равны соответственно: 1) 1.58 : 52.91 : 45.51% у самцов и 0.67 : 54.04 : 45.29% у самок; 2) 9.73 : 90.27% у самцов и 70.57 : 29.43% у самок; 3) 2.95 : 97.05% у самцов и 2.70 : 97.30% у самок; 4) 1.00 : 5.18 у самцов и 1.00 : 4.40 у самок; 5) 1.00 : 1.90 : 3.53 у самцов и 1.00 : 2.22 : 4.02 у самок. Максимальный индекс полового диморфизма характерен для толщины рогового слоя эпидермиса, а минимальный — для толщины дермы.

Кожа брюха самца характеризуется следующими морфометрическими данными: 1) соотношение эпидермиса и дермы составляет 4.20 : 95.80%; 2) соотношение герминативного и рогового слоев эпидермиса равно 49.49 : 50.51%; 3) толщины продольных и перпендикулярных пучков коллагеновых волокон глубокого слоя дермы соотносятся как 1.00 : 1.58.

### Строение отдельных слоев кожи

**Эпидермис.** Поверхность эпидермиса африканского страуса покрыта хлопьевидными округлыми роговыми чешуйками диаметром 30–35  $\mu\text{m}$  (Lunam, Weir, 2006). Причем, поверхность роговой чешуйки не гладкая, а снабжена мелкими или глубокими перфорациями диаметром от 1 до 5  $\mu\text{m}$ . По нашим данным, эпидермис страуса имеет хорошо развитые герминативный и роговой слои (рис. 2.6–2.11, вклейка). Первый образован либо одним слоем ба-

зальных клеток, либо двумя-тремя слоями базофильных кератиноцитов округлой формы, часто содержащих кератогиалиновые гранулы. Он резко переходит в роговой слой без признаков промежуточной дифференциации клеток. Роговой слой образован тонкими плоскими корнеоцитами, топология которых характеризуется волнообразным характером организации с весьма широкой амплитудой «укладки». Корнеоциты либо плотно примыкают друг к другу, образуя агрегации, либо расположены на определенном расстоянии, формируя ячеистую структуру. В некоторых случаях агрегации роговых чешуек находятся на значительных расстояниях друг от друга и разделены пустотами. Количество наслоений в «укладке» корнеоцитов в роговом слое у самцов несколько меньше, чем у самок. Тем не менее, их количество варьирует в очень широких пределах (от 6–10 до 60 и более), в среднем составляя порядка 20 наслоений.

Сопоставляя этот показатель с таковым для рогового слоя эпидермиса эму, необходимо указать, что, судя по литературным данным (Weir, Lunam, 2004), количество наслоений корнеоцитов не превышает 12, что примерно в 2 раза меньше, чем у страуса.

**Таблица 5.** Морфометрия структур эпидермиса кожи шеи взрослых особей африканского страуса *Struthio camelus* \* (Struthioniformes) ( $\mu\text{m}$ ,  $n = 30$ ,  $p < 0.05$ )

Параметр		Самцы (N = 2)			Самки (N = 2)		
		M ± m	± σ	Cv, %	M ± m	± σ	Cv, %
Толщина эпидермиса, герминативного слоя и рогового слоя	эпидермиса	79.75 ± 10.09	55.28	69.32	143.54 ± 9.72	53.27	37.11
	герминативного слоя	7.92 ± 0.56	3.10	39.14	6.30 ± 0.46	2.51	39.84
	рогового слоя	71.77 ± 10.20	55.89	77.87	137.19 ± 9.81	53.73	39.16
Диаметр кератиноцитов		3.49 ± 0.15	0.80	22.92	3.20 ± 0.16	0.88	27.50
Толщина корнеоцитов		0.96 ± 0.04	0.21	21.88	0.93 ± 0.04	0.19	20.43
Индекс уплощения корнеоцитов, %		377.79 ± 18.56	101.66	26.91	355.46 ± 21.08	115.46	32.48

\* *Примечание:* обозначения как в таблице 4.

Половые различия строения эпидермиса выявлены в коже шеи: толщина эпидермиса в 2 раза больше у самок, чем у самцов и, в основном, за счет разрастания рогового слоя (табл. 5).

Абсолютная толщина герминативного слоя сходна у обоих полов (хотя при  $p < 0.05$  достоверная разница между промерами слоев обнаружена), но его относительная толщина (по соотношению слоев) у самцов примерно в 2.3 раза превышает таковую у самок. Если у самок соотношение герминативного и рогового слоев равно 4.39 : 95.61%, то у самцов соответственно 9.93 : 90.07% в пользу рогового слоя.

Мы предлагаем данные соотношения использовать как объективный критерий степени кератинизации эпидермиса. Очевидно, что степень кератинизации тем существеннее, чем сильнее развит роговой слой. В нашем случае процессы кератинизации эпидермиса проходят интенсивнее у самок, чем у самцов: при сопоставлении относительных параметров рогового слоя у самцов и самок разница в показателях составила 5.54%. Коэффициент вариации морфометрических показателей демонстрирует, что толщина рогового слоя менее постоянна, чем толщина герминативного. Клеточные элементы эпидермиса характеризуются более стабильным представлением по показателю вариации по сравнению с параметрами слоев. Все биометрические данные носят достоверный характер при заданном уровне значимости ( $p < 0.05$ ).

Для оценки степени уплощения эпидермальных клеток нами введен специальный показатель — индекс уплощения корнеоцитов, который можно рассчитать по следующему простому соотношению:

$$K_{flattening} = \frac{KC_{SG}}{KC_{SC}} \cdot 100,$$

где  $K_{flattening}$  — индекс уплощения корнеоцитов, %;

$KC_{SG}$  — диаметр кератиноцитов герминативного слоя эпидермиса,  $\mu\text{m}$ ;

$KC_{CG}$  — толщина корнеоцитов рогового слоя эпидермиса,  $\mu\text{m}$ .

Очевидно, что индекс уплощения корнеоцитов всегда будет превышать 100%, так как размеры кератиноцитов герминативного слоя существенно больше размеров корнеоцитов рогового слоя, однако степень этого уплощения может показывать особенности кератинизации у разных видов и жизненных форм (в том числе не только у птиц). Результаты расчета индекса, применительно к эпидермису африканского страуса, свидетельствуют об уплощении корнеоцитов в 3–4 раза по сравнению с кератиноцитами (табл. 5). Эпидермис эму характеризуется примерно таким же характером уплощения корнеоцитов (Weir, Lunam, 2004).

Корреляционно-регрессионный анализ параметров толщины основных слоев эпидермиса африканского страуса показал ряд интересных взаимосвязей (рис. 2.12, А, Б).

Так, наблюдается прямая положительная корреляционная связь между толщиной рогового слоя и общей толщиной эпидермиса, т.е. общая толщина эпидермиса увеличивается за счет рогового слоя: его толщина на 99.70% определяет утолщение всего эпидермиса у самцов ( $r \pm m = 0.9985 \pm 0.0000$ ) и на 99.80% — у самок ( $r \pm m = 0.9990 \pm 0.0000$ ).

Что касается герминативного слоя, то здесь обнаружена отрицательная взаимосвязь между его толщиной и толщиной всего эпидермиса как у самцов ( $r \pm m = -0.2312 \pm 0.2189$ ), так и у самок ( $r \pm m = -0.1610 \pm 0.3955$ ). Найденная связь указывает на снижение одного из параметров при увеличении другого, однако данная зависимость не имеет достоверного коэффициента корреляции при заданном уровне значимости. В свете полученных результатов мы не можем в полной мере утверждать о существенном влиянии герминативного слоя на общую толщину эпидермиса.

Зависимость между степенью развития герминативного и рогового слоев также носит средний отрицательный характер, причем у самцов ( $r \pm m = -0.2840 \pm 0.1282$ ) она носит более достоверный характер, чем у самок ( $r \pm m = -0.2051 \pm 0.2770$ ). Интерпретация найденной зависимости следующая: с утолщением рогового слоя герминативный слой становится тоньше, и, наоборот.

Обсуждая корреляционно-регрессионную взаимосвязь в рамках индекса уплощения корнеоцитов (табл. 6; рис. 2.13, А, Б), необходимо указать, что чем больше диаметр кератиноцитов, тем выше значение индекса. Толщина корнеоцитов и одноименный индекс, напротив, имеют средний отрицательный характер взаимосвязи, говорящий о том, что с увеличением толщины корнеоцитов индекс будет снижаться, при этом снижение морфометрических параметров корнеоцитов будет провоцировать рост значения индекса.

В контексте проведенного статистического анализа можно говорить о компенсирующей роли эпидермальных слоев, что, по-видимому, служит физиологической основой морфологических адаптаций кожного покрова страуса. Так как роговой слой возникает в процессе пролиферации и дифференциации клеток герминативного слоя, найденные зависимости указывают на морфофункциональную сопряженность этих слоев и существование динамического равновесия между ними в ограничительных рамках собственной эпидермису толщины.

Таким образом, мощное развитие рогового слоя эпидермиса страуса, вероятно, носит адаптивный характер, способствующий защите организма птицы от экстремальных условий внешней среды и предотвращающий потерю влаги через покровы. Полагаем, что к морфологическим критериям эпидермиса, указывающим на структурные перестройки эволюционно-адапционного характера, можно отнести такие показатели, как соотношение слоев эпидермиса, параметры единичных клеток и архитектуру кожного эпителия. Именно по этим критериям можно судить о характере адаптивной пластичности видов, выявлять топографические, возрастные и поло-

**Таблица 6.** Матрица факторов, оказывающих влияние на индекс уплощения корнеоцитов в эпидермисе шеи взрослых особей африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes) ( $n = 30$ )

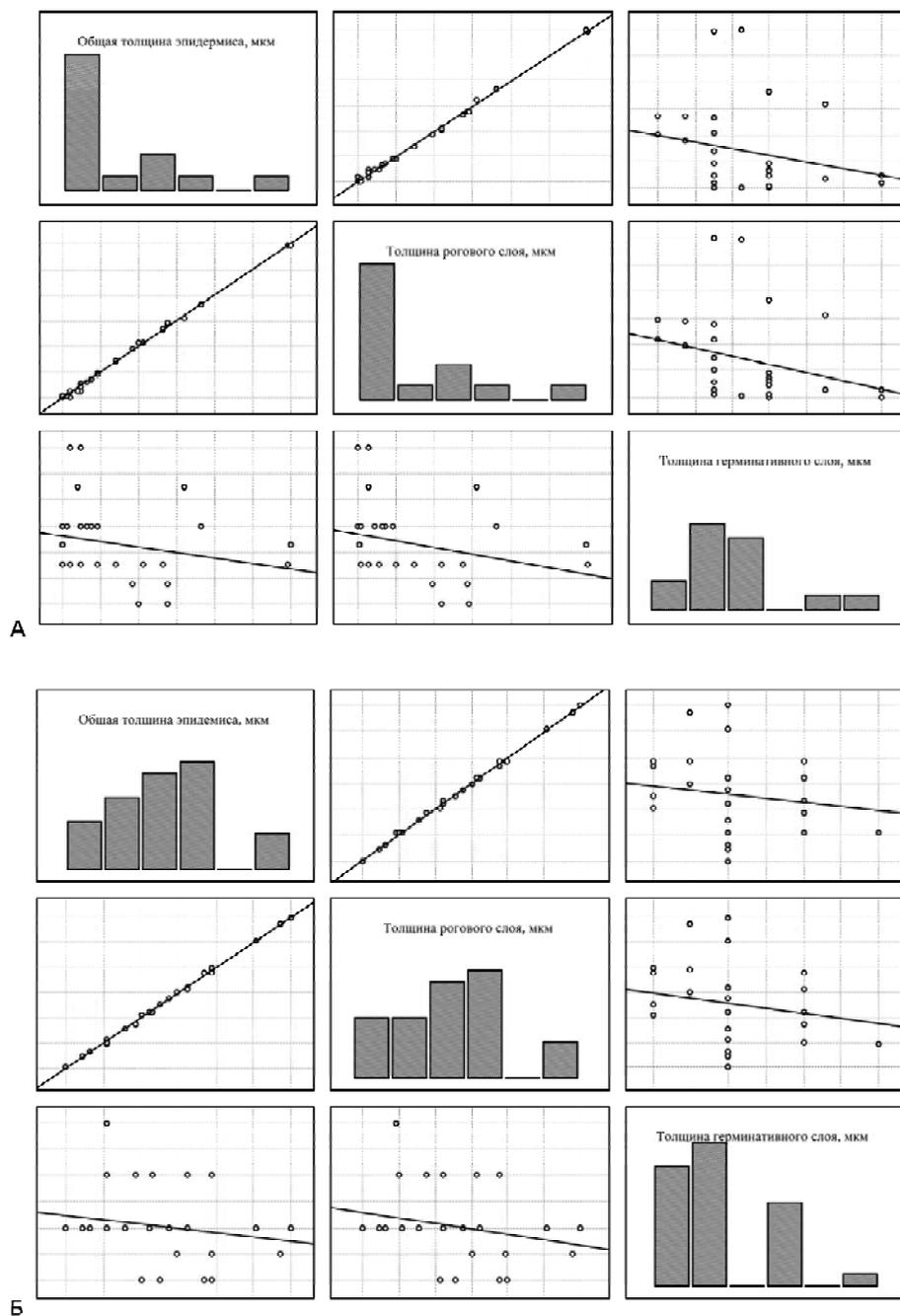
Свойства	Самцы			Самки		
	Диаметр кератиноцитов, $\mu\text{m}$	Толщина корнеоцитов, $\mu\text{m}$	Индекс уплощения корнеоцитов, %	Диаметр кератиноцитов, $\mu\text{m}$	Толщина корнеоцитов, $\mu\text{m}$	Индекс уплощения корнеоцитов, %
Диаметр кератиноцитов, $\mu\text{m}$	—	<i>0.2462 ± 0.1897</i>	0.6211 ± 0.0002	—	<i>0.1247 ± 0.5116</i>	0.7493 ± 0.0000
Толщина корнеоцитов, $\mu\text{m}$	—	—	– 0.5834 ± 0.0007	—	—	– 0.5402 ± 0.0021
Индекс уплощения корнеоцитов, %	—	—	—	—	—	—

\* *Примечание:* Коэффициенты корреляции, выделенные курсивом, носят недостоверный характер.

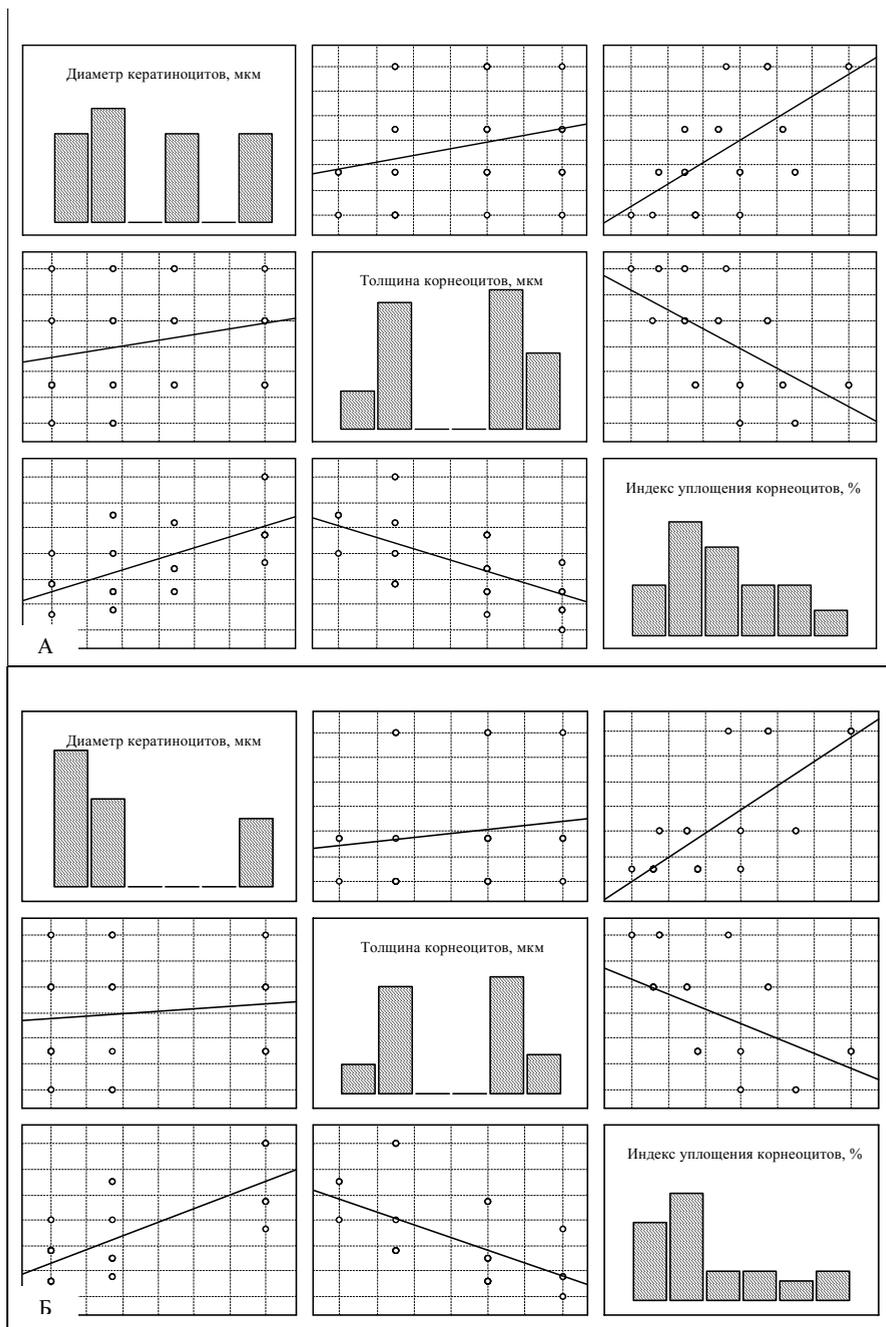
вые различия, а также проводить другие реконструкции сравнительно-гистологического плана.

Предлагаемый метод сравнительно-морфологических исследований эпидермиса позвоночных путем введения адекватных морфометрических показателей может использоваться в современной эволюционной и структурной гистологии, что позволит раскрыть ряд важных корреляционных отношений и подтвердить или опровергнуть ведущую роль рогового слоя в механизмах адаптационного характера. Предложенный индекс уплощения корнеоцитов целесообразно использовать в сравнительной морфологии эпидермиса амниот для создания ранжированного ряда в эволюционном ряду форм.

**Дерма.** По нашим данным, дерма африканского страуса, представляет собой массив плотной ткани и состоит из двух слоев — поверхностного и глубокого (рис. 2.6–2.11). Поверхностный слой дермы образован тонкими пучками коллагеновых волокон, расположенных в продольно-поперечном направлении по отношению к поверхности эпидермиса. Плотность укладки весьма компактная. В этом слое также располагаются поверхностные сосудистое и нервное сплетения, и пигментные клетки. Дерма, располагаясь между эпидермисом и подкожной клетчаткой, занимает основную толщину кожи,



**Рис. 2.12.** Матрица взаимосвязи между основными гистологическими структурами эпидермиса шеи взрослых особей африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes) ( $n = 30$ ): А — самцы; Б — самки



**Рис. 2.13.** Матрица взаимосвязи между морфометрическими параметрами клеточных структур эпидермиса (область шеи) и индексом уплощения корнеоцитов: А — самца; Б — самки. Взрослые особи африканского страуса *Struthio camelus* (*Struthioniformes*) ( $n = 30$ )

представляя собой плотную неоформленную соединительную ткань, образованную главным образом межклеточным веществом, содержащим коллагеновые, эластические и ретикулярные волокна. Коллагеновые волокна преобладают в комплексе волокнутого матрикса кожи страуса и образованы преимущественно коллагеном I и III типов. Архитектоника глубокого слоя дермы характеризуется специфической трехмерной укладкой мощных пучков коллагеновых волокон, формируя слоистую продольно-поперечную структуру, которая периодически прошивается перпендикулярными пучками коллагеновых волокон. Эти перпендикулярные пучки коллагеновых волокон, располагаясь обычно в верхней части глубокого слоя дермы, древовидно ветвятся. Остальная часть глубокого слоя состоит только из продольно и поперечно ориентированных пучков коллагеновых волокон.

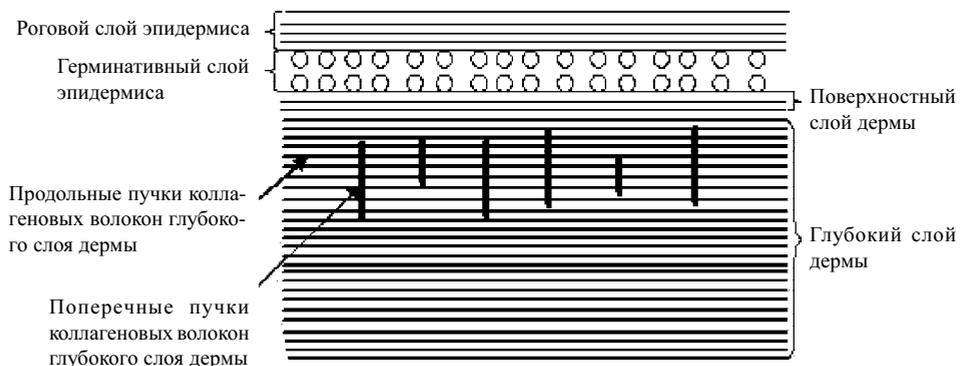
Очевидно, что в дермальном слое страуса формируется своеобразный тип переплетения коллагеновых волокон, который и придает всему кожному покрову высокие прочностные свойства, обеспечивая реализацию функции соединительной ткани. Необходимо отметить, что такой характер архитектоники характерен только для спины, боковой области и брюха. Кожа шеи, напротив, имеет преимущественно горизонтально-волнистую вязь, образованную продольными пучками коллагеновых волокон.

Определенные соотношения толщин продольных, поперечных и перпендикулярных пучков коллагеновых волокон глубокого слоя дермы формируют особый соединительнотканый каркас, выдерживающий существенную биомеханическую нагрузку.

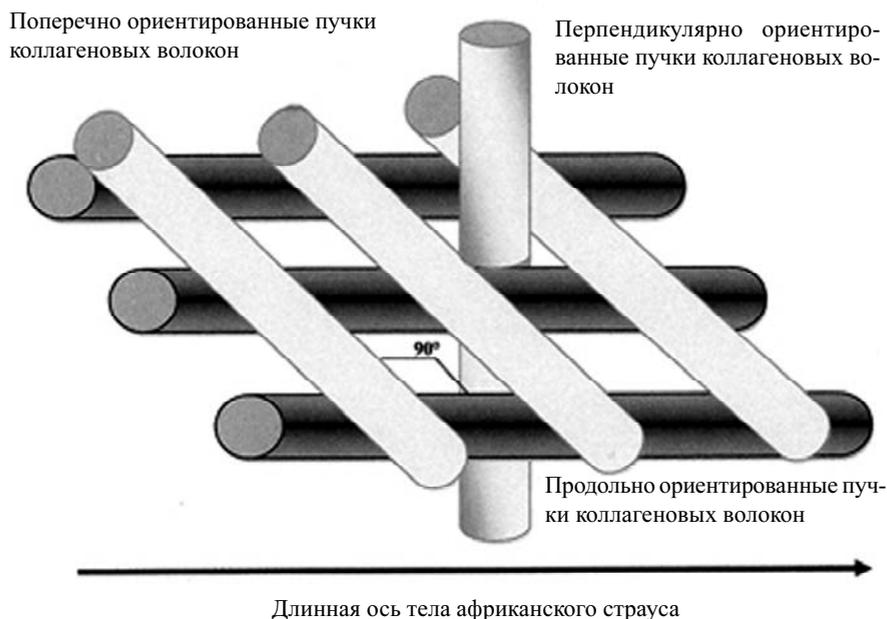
Таким образом, по своей архитектонике дерма страуса схожа с поверхностным (*str. superficiale*) и плотным (*str. compactum*) слоями дермы эму (Weir, Lunam, 2004).

Архитектоника слоев, образованных пучками коллагеновых волокон напоминает структуру клееной фанеры (как, например, в эласмоидной чешуе рыб (Чернова, Дгебуадзе, 2009)): пласты пучков располагаются под углом 90° друг к другу. Именно такая слоистая ортогональная структура обеспечивает высокие механические свойства различных структур, будь то кожа копытных (Соколов и др., 1984), страусов или чешуя рыб.

На основе морфометрического анализа представилась возможность создать топологическую схему расположения пучков коллагеновых волокон в дермальном слое кожи страуса с сохранением соотношений толщин продольно, поперечно и перпендикулярно ориентированных пучков коллагеновых волокон. Пространственный характер расположения пучков коллагеновых волокон в дермальном слое можно представить схематично (рис. 2.14; 2.15). Такой подход целесообразно использовать в сравнительной морфологии в аспекте теории распознавания образов, наиболее частным методом которого является кластерный анализ — практическая основа таксономии.



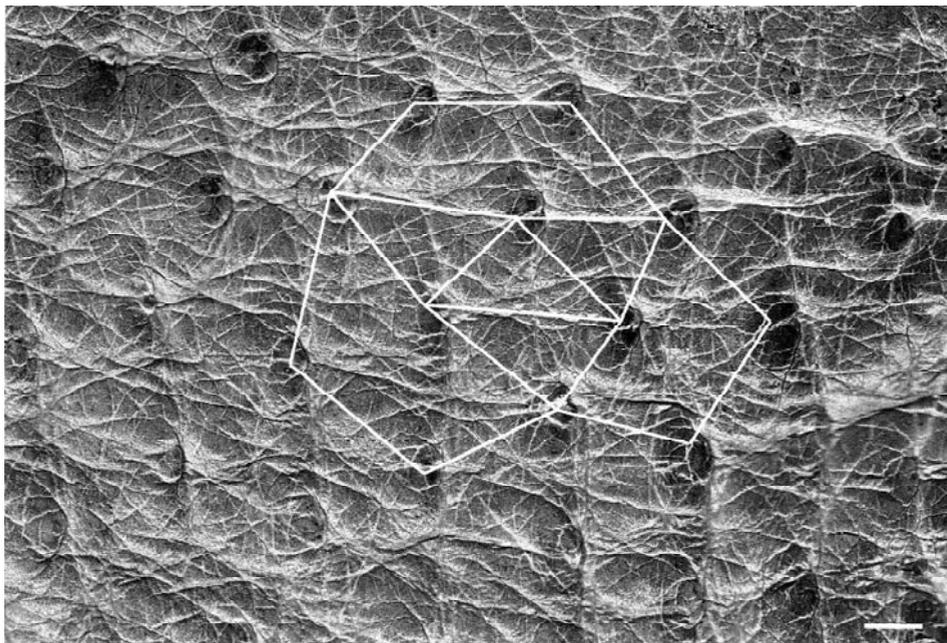
**Рис. 2.14.** Топология архитектоники коллагеновой стромы кожного покрова взрослого самца африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes)



**Рис. 2.15.** Трехмерное расположение пучков коллагеновых волокон дермы взрослого самца африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes). Продольно и поперечно ориентированные слои располагаются ортогонально по отношению друг к другу, формируя ламеллярную структуру дермы

Сравнивая архитектуру дермы страуса с таковой у других сухопутных птиц, например, домашней курицы (Киладзе, 2008), необходимо остановиться более подробно на сопоставлении основных морфологических структур коллагеновой стромы. Так, по нашим данным, кориум домашней курицы, по сравнению с дермой страуса, представляет собой весьма тонкий слой плотной неоформленной соединительной ткани, имеющей складчатую структуру и неоднородный рельеф. Поверхностный слой дермы несет сплошной пигментный «поясок», образованный скоплением меланоцитов, конфигурация которого в точности повторяет структурный рисунок всей дермы. При этом условная граница поверхностного и глубокого слоев проходит на уровне залегания пояска. Пучки коллагеновых волокон поверхностного слоя упакованы достаточно рыхло, образуют горизонтально-волнистое переплетение. У страуса этот четкий ориентир разделения слоев отсутствует, и граница между слоями, как указывалось выше, установлена по другим морфологическим признакам. Однако поверхностный слой его дермы имеет схожую структуру с таковым у домашней курицы. Организация же глубокого слоя дермы курицы характеризуется более плотной вязью пучков коллагеновых волокон, которые также ориентированы в горизонтальном направлении и образуют множество волнообразных агрегаций, тянущихся параллельно. Как видно из приведенного описания, дерма домашней курицы лишена поперечных (перпендикулярных поверхности кожи) пучков коллагеновых волокон, и ее коллагеновая строма не образует «фанерной» структуры, как это имеет место у страуса. В этом состоит принципиальное отличие в тонкой архитектуре коллагеновой стромы кожи сравниваемых видов птиц.

**Поверхность мерей.** Мерея кожи спины африканского страуса неоднородна (рис. 2.16). Рельеф ее поверхности можно охарактеризовать как паутинообразный с периодическими кратерообразными углублениями — перьевыми фолликулами. Паутинообразные структуры представляют собой густую сеть из хаотично переплетающихся пучков коллагеновых волокон. Поперечники перьевых фолликулов в основном эллипсоидные, однако, встречаются округлые и овальные фолликулы. По нашим данным, их диаметр варьирует незначительно, составляя в среднем 2000–3000  $\mu\text{m}$ , что не совпадает с данными литературы (диаметр перьевых фолликулов, располагающихся в глубоком слое дермы, варьируют от 50 до 500  $\mu\text{m}$  (Lunam, Weir, 2006)) и, следовательно, они лежат более разрозненно, чем в поверхностной дерме. Это, вероятно, связано не только с увеличением диаметра поверхностных участков фолликула или даже поверхностной кожной воронки, из которой выходит перо, но и с особенностями изменения кожи под воздействием технологических процессов обработки. Макрорельеф представлен совокупностью перьевых фолликулов, собранных в гексагональные «решетки», что и формирует естественный узор поверхности. Конечно, воображаемые шестиугольники (рис. 2.16) не назовешь абсолютно «правильными», т.е. их гео-



**Рис. 2.16.** Панорамная реплика поверхности мереи дубленой кожи спины взрослого самца африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes). Гексагональные решетки из перьевых фолликулов обозначены белым цветом. Ув.  $\times 3$ . Масштаб: 3 мм

метрия не идеальна, так как длина сторон и величина углов варьируют. Тем не менее, их форма весьма узнаваема, а сумма всех углов равна  $180^\circ (n - 2) = 180^\circ (6 - 2) = 720^\circ$ , где  $n$  — количество вершин. Градусная мера углов воображаемых шестиугольников имеет среднюю изменчивость, при этом средняя величина угла равна  $120 \pm 4^\circ$  (табл. 7).

Известно, что поля голой кожи (так называемые «поля ингибирования») между зачатками дериватов — центров морфологической активации, возникают под воздействием определенных биофизических механизмов (тангенциальных натяжений), препятствующих формированию эпидермальной плакаты именно в этих местах (Белинцев, 1991; Meinhardt, 2008). Это — так называемая модель Гирера-Мейнхардта (Gierer-Meinhardt model), предложенная авторами в 1972 г. (Meinhardt, 2008), сводящаяся к использованию нелинейных дифференциальных уравнений типа реакция-диффузия. С помощью этой модели можно объяснять разницу в активности меланоцитов, благодаря чему возникает пятнистая окраска кожи позвоночных и волос млекопитающих (Мазуров, 2007, 2008).

Измерение расстояния между перьевыми фолликулами может дать представление о размерах «поля ингибирования», свойственного именно страусу (табл. 7).

**Таблица 7.** Топология перьевых фолликулов (гексагональных решеток) на поверхности кожи спины взрослого самца африканского страуса *Struthio camelus*\* (Struthioniformes)

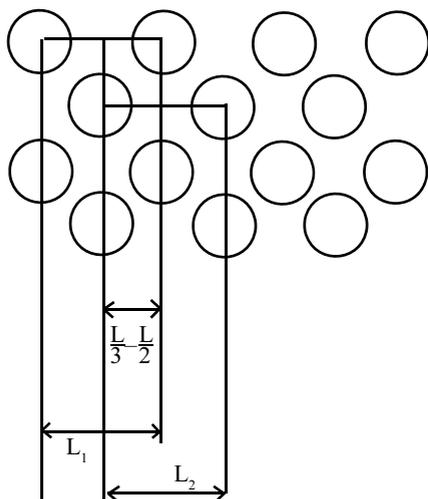
Статистические показатели	Расстояние между фолликулами, мм ( $n = 30$ )	Величина угла между фолликулами, градусы ( $n = 18$ )
$M \pm m^*$	$12.1 \pm 0.3$	$120 \pm 4$
$Lim$	10.0 – 15.0	90 – 150
$\pm \sigma$	1.6	16
$Cv, \%$	13.2	13

\* *Примечание:* обозначения как в таблице 4.

Расстояние между фолликулами варьирует в средних пределах, судя по показателю коэффициента вариации, немного превышающему 10%-ный рубеж (табл. 7). Очевидно, что расстояние между фолликулами на другом участке тела будет отличаться, что связано с топографической изменчивостью. Также вариативность линейных параметров может быть связана с половой, возрастной и географической изменчивостью. Этот вопрос требует дальнейшего уточнения.

Перьевые фолликулы в соседних рядах расположены со смещением по отношению друг к другу примерно на  $1/3$ – $1/2$  расстояния между соседними фолликулами в ряду, что, по-видимому, и формирует гексагональную решетку (рис. 2.17).

Такое расположение перьевых фолликулов, вероятно, вообще присуще птицам. Например, по нашим данным, топология расположения перьевых фолликулов на поверхности кожного покрова домашнего гуся *Anser anser var. dom.* (Anseriformes) имеет гексагональный или тетрагональный харак-

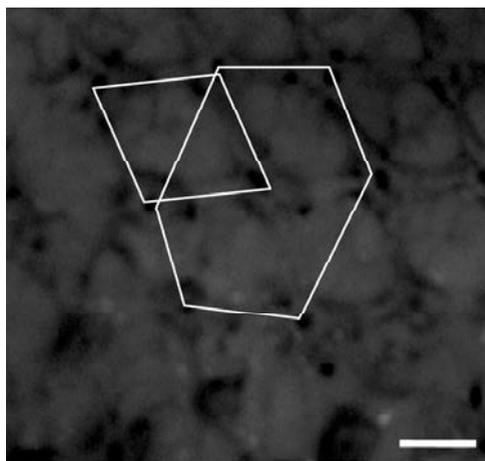


**Рис. 2.17.** Топологическая модель расположения перьевых фолликулов, формирующих гексагональную решетку на поверхности мери кожи спины взрослого самца африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes):  $L_1$  — расстояние между перьевыми фолликулами первого ряда;  $L_2$  — расстояние между перьевыми фолликулами следующего ряда;  $L/3 - L/2$  — величина смещения между соседними рядами перьевых фолликулов

тер (рис. 2.18), при этом расстояние между перьевыми фолликулами существенно варьирует в зависимости от топографического участка (табл. 8), но густота фолликулов, например на спине, в два раза больше, чем у африканского страуса.

Последние данные позволяют с уверенностью связать основные этапы морфогенеза кожных придатков с молекулярно-генетическими механизмами, отвечающими за формирование облика дериватов кожного покрова, их развитие и расположение на теле животного (Чернова, 2008а, б). Также известно, что гексагональное расположение перьев характерно преимущественно для дорсальной и латеральной областей туловища курицы (Davidson, 1983). Сходно и у страуса «бриллиантовая» зона

— птерилия, образованная сгруппированными в шестиугольники перьевыми фолликулами, приходится именно на эти области тела, что подтверждает существование единого механизма закладки дериватов кожи у птиц. В чем же заключается биологический смысл формирования естественной симметрии поверхностного рельефа кожного покрова? Показано, что на разных пте-



**Рис. 2.18.** Поверхность кожного покрова взрослого самца домашнего гуся *Anser anser dom.* (Anseriformes). Хорошо заметна гексагональная решетка, образованная перьевыми фолликулами, обозначенная белым цветом. Четыре фолликула формируют параллелограмм. Поврежденный участок груди, лишенный эпидермиса. Ув.  $\times 3$ . Масштаб: 3.3 мм

**Таблица 8.** Расстояние между перьевыми фолликулами на поверхности кожного покрова взрослых особей домашнего гуся *Anser anser dom.* \* (Anseriformes), мм ( $n = 10$ )

Статистические показатели	Топографические участки			
	Шея	Грудь	Спина	Бедро
$M \pm m^*$	$1.80 \pm 0.12$	$5.10 \pm 0.33$	$6.50 \pm 0.53$	$9.40 \pm 0.48$
<i>Lim</i>	1.00 – 2.00	3.00 – 6.00	5.00 – 9.00	7.00 – 11.00
$\pm \sigma$	0.36	0.99	1.58	1.43
$Cv, \%$	20.00	19.41	24.31	15.21

\*Примечание:  $n$  — количество промеров;  $M \pm m$  — средняя арифметическая простая с ошибкой средней арифметической; *Lim* — лимиты параметра;  $\pm \delta$  — среднее квадратическое отклонение;  $Cv$  — коэффициент вариации.

рилиях курицы имеется разная симметрия расположения перьев (Lucas, Stettenheim, 1972), которая коррелирует с расположением прикрепленных к перьям мышц, и эта система обеспечивает управлением движением перьев, характер которого не одинаков и зависит от топографии птерилии на теле птицы. Само же существование «бриллиантовой птерилии» служит еще одним подтверждением, наряду с обнаружением аптерий у птенцов эму (см. раздел о перьях птенцов), вторичности утраты способности к полету у страуса.

## Некоторые особенности товарно-технологических свойств перьев, шкур и подкожного жира африканского страуса

**Перья.** В настоящее время перья африканского страуса относят лишь к дополнительным видам животного сырья, однако еще в начале прошлого века перьевая продукция страусоводства была главенствующей, обеспечивая основную рентабельность отрасли. Сегодня приоритеты несколько сместились, тем не менее, перья страуса до сих пор продолжают оставаться ведущим сырьем, формирующим широкий ассортимент декоративных изделий (боа, веера, украшения для театрально-карнавальных костюмов, масок, волос) и вспомогательных товаров, используемых в оптике и электронике для очистки от пыли определенных деталей механизмов и оборудования (<http://www.strauskubani.ru/31694.1.html>).

В этой связи технологический анализ страусового пера как товара промышленного назначения актуален и отличается научной новизной, так как исследования подобного рода проведены нами впервые.

Форма махового пера африканского страуса вытянутая; опахало пера достаточно широкое, имеет копьевидную конфигурацию, заостряющуюся к закручивающейся вершине пера (рис. 2.19, вклейка). Наиболее широкая часть опахала приходится на его геометрический центр. Внешняя часть опахала выпуклая, а внутренняя — вогнутая. Ствол существенно изогнут, формируя значительный радиус кривизны, что, однако, не характерно для других сухопутных птиц, у которых в подавляющем большинстве перья имеют плоскую форму. Поперечное сечение основания ствола приближается к кругу, при этом средний его диаметр равен  $3.20 \pm 0.56$  мм ( $n = 5$ ). По мере продвижения к вершине пера стержень истончается практически до сопоставимой толщины бородок I. Опахало образовано расходящимися под постоянным углом бородками I, что внешне создает эффект симметричности.

Опахало пера страуса рассученное; эти перья не имеют плотной зоны, формирующей сплошную пластину, так как бородки II лишены крючочков. Структура пера имеет фрактальную природу, ибо стержень пера подобен бородкам I, а те, в свою очередь, подобны бородкам II, но на другом уровне разрешения (см. эл. 1, А).

Результаты исследований некоторых физических свойств страусового пера представлены в таблице 9.

Масса перьевого сырья характеризуется исключительной легкостью. Так, вес пяти маховых перьев составил 23.70 г, а в среднем масса одного пера меньше 5 г. Процентное соотношение длин стержня и очина, формирующих общую длину ствола, составляет 83.80 и 16.20%, соответственно. Длина стержня более чем в 2.5 раза больше ширины опахала в средней части пера. Наружная часть опахала несколько меньше внутренней, что оказало влияние на показатель коэффициента симметричности, составившего чуть более 80%.

**Таблица 9.** Некоторые физические свойства перьев африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes)\* ( $n = 5$ )

Свойства махового пера	Статистические показатели			
	$M \pm m^*$	<i>Lim</i>	$\pm \sigma$	$C_v, \%$
Масса пера ( $m$ ), г	$4.74 \pm 0.28$	4.13–5.61	0.55	11.60
Длина, см: ствола ( $L = L_1 + L_2$ ) стержня ( $L_1$ ) очина ( $L_2$ )	$7100 \pm 368$ $59.50 \pm 2.61$ $11.50 \pm 1.09$	64.00–82.00 54.00–67.00 9.50–15.00	7.35 5.22 2.18	10.35 8.77 18.96
Ширина, см: опахала ( $H = H_1 + H_2$ ) наружной стороны опахала ( $H_1$ ) внутренней стороны опахала ( $H_2$ )	$25.60 \pm 4.28$ $12.20 \pm 2.42$ $13.40 \pm 2.10$	20.00–40.00 8.00–20.00 8.50–20.00	8.56 4.83 4.20	33.44 39.59 31.34
Градусная мера угла между стержнем и бородками I опахала, градус	$65.00 \pm 3.54$	60.00–75.00	7.07	10.88
Площадь опахала ( $S = L_1 \times H$ ), см <sup>2</sup>	$1555.60 \pm 335.00$	1110.00–2680.00	670.01	43.07
Коэффициент конфигурации опахала ( $K_K = \frac{L_1}{H}$ )	$2.46 \pm 0.25$	1.68–2.95	0.50	20.33
Коэффициент симметричности опахала ( $K_C = \frac{H^{\langle}}{H^{\rangle}} \times 100$ ), %	$80.23 \pm 7.60$	66.67–100.00	15.20	18.95
Радиус кривизны опахальной части пера ( $R = \frac{L_1}{\pi}$ ), см	$18.90 \pm 0,82$	17.20–21.30	1.64	8.68
Линейная плотность пера ( $\rho_L = \frac{m}{L}$ ), г/см	$(6.69 \pm 0.35) \times 10^{-2}$	(5.58–7.40) $\times 10^{-2}$	$0.69 \times 10^{-2}$	10.31
Поверхностная плотность опахала ( $\rho_S = \frac{m - \rho_L L_2}{S}$ ), г/см <sup>2</sup>	$(2.83 \pm 0.46) \times 10^{-3}$	(1.72–3.76) $\times 10^{-3}$	$0.91 \times 10^{-3}$	34.58

\*Примечание:  $n$  — количество промеров;  $M \pm m$  — средняя арифметическая простая с ошибкой средней арифметической; *Lim* — лимиты параметра;  $\pm \sigma$  — среднее квадратическое отклонение;  $C_v$  — коэффициент вариации.

Очевидно, что при существенном радиусе кривизны, которым отличаются страусовые перья, занимаемый объем пера возрастает, что приводит к увеличению пространства, занимаемого товарной массой пера. Это важное обстоятельство необходимо учитывать в практике хранения сырья.

Линейная и поверхностная плотности пера являются производными характеристиками, связывающими гравиметрические и размерно-площадные параметры перьевого сырья. Полагаем, что данные показатели тесно связаны с эргономическими потребительскими свойствами готовых изделий.

Таким образом, приведенный технологический анализ перьевого производства страусоводства позволит рационально организовать заготовительную деятельность и обеспечить получение качественной продукции на всех этапах товародвижения.

**Некоторые механические свойства маховых и покровных перьев африканского страуса.** Механические свойства ствола и боронок перьев определяются как их конфигурацией, так и свойствами кератинов, и эти характеристики сильно варьируют между видами и перьями разных категорий (Purslow, Vincent, 1978; Bonser, 1996). У страусообразных они отличаются от таковых у летающих птиц, что предполагает дивергенцию в эволюции перьев (McGowan, 1989). Считается, что сердцевина слабо влияет на прочность перьевых структур, так как не относится к прочному и компактному кератину. В частности кератины сердцевины имеют низкий показатель прочности — модуль Юнга.

Модуль Юнга (модуль упругости, Young's modulus, modulus of elasticity) — коэффициент, характеризующий сопротивление материала растяжению/сжатию при упругой деформации. Модуль Юнга рассчитывается следующим образом:

$$E = F/S : x/l = Fl : Sx$$

где:  $E$  — собственно модуль упругости в паскалях;  $F$  — сила в ньютонах;  $S$  — площадь, на которую действует сила;  $l$  — длина деформируемого стержня;  $x$  — удлинение/укорочение стержня в результате упругой деформации (в тех же единицах, что и для  $l$ ).

Для перьев этот показатель вычисляется по формуле (Bonser, 2001):

$$E = Pl/tbd, \text{ где}$$

$E$  — собственно модуль Юнга;  $P$  — сила воздействия;  $l$  — длина полости стержня пера (мм);  $t$  — толщина полоски (мм);  $b$  — ширина полоски (мм);  $d$  — удлинение или укорочение полоски (мм). В эксперименте вычленяется сердцевина пера.

Чем больше значение модуля Юнга, тем прочнее материал.

У страуса сравнение прочности стержня и боронок I махового и контурного перьев показало значительные различия (соответственно  $E = 1.71 \pm 0.43$  и  $E = 2.42 \pm 0.45$ ;  $P < 0.01$ ). Эти показатели ниже, чем у перьев летающих птиц (Bonser, Purslow, 1995), у которых средний показатель модуля Юнга

равен 2.5, хотя показатели упругости перьев страуса вполне укладываются в интервалы их значений у разных видов летающих птиц. Надо отметить, что если сердцевина пера не вычленяется перед экспериментом, то значение модуля повышается.

Кутикула и корковый слой структур пера содержат так называемые «твердые» кератины —  $\beta$ -кератины, которые имеют небольшой молекулярный вес и упакованы в щиты. Они обнаружены в стрежне пера и гребнях боронок в перьевых филаментах (Alibardi, 2002; см. Wu et al., 2004; здесь и далее все ссылки даны по: Чернова, 2008а).  $\beta$ -кератины являются продуктами деятельности большого семейства гомологичных генов, которые гомологичны и генам кератинов чешуй пресмыкающихся. Гены кератинов пера птиц вполне могли произойти от гомологичных генов чешуй пресмыкающихся путем единственной делеции (потери участка хромосомы) (Gregg et al., 1984). Общий тип  $\beta$ -кератинов сходен в чешуях птиц и пресмыкающихся, что подтверждается реакцией вторых на антитела к  $\beta$ -кератину чешуй птиц (см. Wu et al., 2004). Применение иммунологических методов исследования выявило сходство между подобными перьям птиц роговыми структурами динозавра *Shuvuuia deserti* и перьями цыпленка, т.е. у этого динозавра имелись  $\beta$ -кератины, характерные для пера рецентных видов птиц (Schweitzer et al., 1999). «Мягкие»  $\alpha$ -кератины присутствуют в перьевом влагалище и гребнях боронок в фолликуле развивающегося пера (Chodankar et al., 2003).

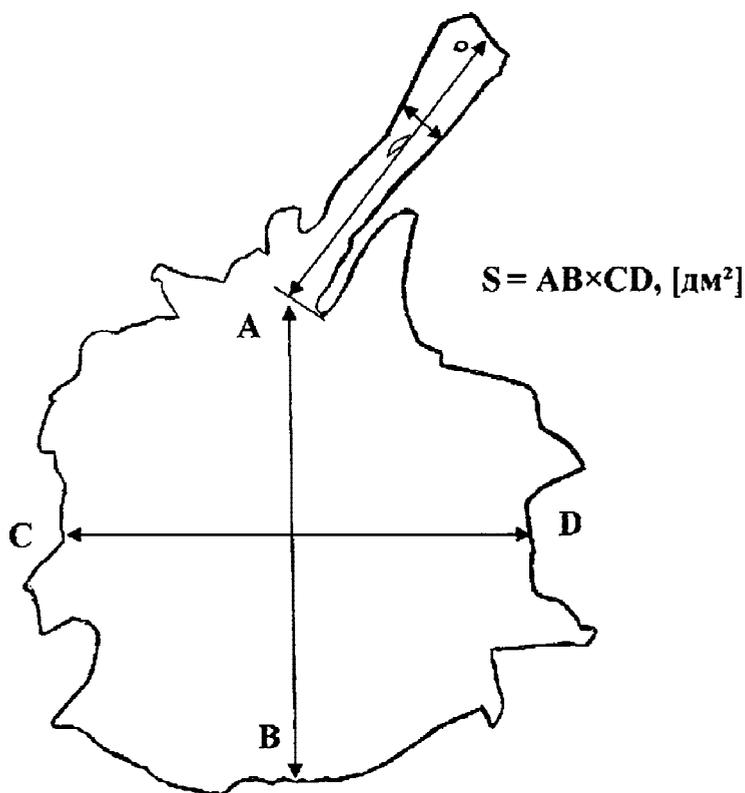
Птицы, вместе с динозаврами, птерозаврами и крокодилами, относятся к группе архозавров (Archosauria), у представителей которой (по крайней мере, современных) утеряно вертикальное послойное распределение  $\alpha$ - и  $\beta$ -кератинов, характерное для чешуйчатых, или лепидозавров (Lepidosauria, в том числе ящерицы, змеи) и способствующее линьке их покровов. В перьях птиц присутствуют еще и специфический для этих структур  $\varphi$ -кератин. Он также найден в подкожных клетках эмбриональных щитковых чешуях аллигаторов, т.е. перьевые кератины гомологичны кератинам эмбрионального эпидермиса аллигаторов (Sawyer et al., 2003а). Линька чешуй лепидозавров и перьев птиц может рассматриваться как конвергентное явление, а перья — как комплексные новообразования, имеющие специфические молекулярные кератины ( $\varphi$ -кератины) и особенности развития (см. подробнее — Чернова, 2008а).

Сходство в упругости пера летающих и нелетающих птиц объясняют сходным биохимическим составом кератинов их перьев (O'Donnell, Inglis, 1987), что подтверждают исследования кератинов пера с помощью рентгеновских лучей (Fraser, MacRae, 1980). Вероятно, кератины пера представляют собой консервативный признак, не подверженный действию естественного отбора, они сходны у видов с различной специализацией, хотя ориентация кератиновых молекул в разных участках стержня пера различна (Astbury, Bell, 1939), что меняет свойства пера независимо от конфигурации его стержня (Bonser, Purslow, 1995).

**Шкуры.** Возможность широкого производственного использования сырья животного происхождения зависит от целого ряда его свойств, в том числе

уникальных, которые и определяют потребительную стоимость полуфабриката и готового изделия из этого сырья. Научное обоснование возможности использования животного сырья для нужд кожевенной промышленности невозможно без изучения товарно-технологических свойств сырья. Шкуры африканского страуса (далее — страуса) включены в сырьевую базу кожевенной промышленности, при этом их переработка уже достигла производственных масштабов. Вместе с тем, товароведческих исследований этого сырья проведено явно недостаточно. Именно поэтому мы поставили перед собой цель изучить основные свойства шкур страуса, и такие исследования проводятся впервые.

Широкое использование шкур страуса в кожевенной промышленности обуславливает актуальность проводимых исследований, формирующих базу для научного обоснования переработки этого относительно нового кожевенного сырья. Кожа страуса необходима для производства разнообразных из-



**Рис. 2.20.** Конфигурация шкуры взрослого самца африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes) и промеры для определения площади: АВ — длина шкуры; CD — ширина шкуры

делий (одежно-галантерейные и обувные изделия), а также таких товаров, где она носит вспомогательный характер (обивка сидений, дверных и приборных панелей автомобилей) (см. Часть 3), способствующий усилению эстетических свойств основного товара за счет вовлечения в композиционную основу изделия поверхности кожи, характеризующейся нетривиальной фактурой лицевой поверхности, называемой, как указывалось выше, мереей.

Мы изучали конфигурацию шкур и поверхность кожи страусов на стадии кожевенного сырья. Слабое освещение этих вопросов в специальной литературе придает нашим исследованиям элементы научной новизны и практической значимости.

Шкура страуса имеет сложную конфигурацию. Ее нижняя часть характеризуется округлыми очертаниями, а периферийные участки выдаются, что затрудняет определение площади, так как необходимо учитывать размеры и этих второстепенных участков, в первую очередь сильно выпирающей шейной части (рис. 2.20). Площадь шкуры определяется путем умножения длины, измеренной по линии хребта, на ее ширину в средней части шкуры. Именно этот участок шкуры характеризуется наиболее уравненным контуром, не имеющим существенных выступов или впадин. Если область шеи сохранена, то необходимо определить площадь и этого участка. Суммарная площадь основного и шейного участков и составит общую площадь шкуры страуса. Во многих случаях необходимо отметить незначительную разницу длины и ширины шкуры страуса; иногда линейные параметры могут совпадать, что до некоторой степени приближает форму шкуры к квадратуре (рис. 2.20).

Лицевая поверхность законсервированной шкуры обычно имеет серый цвет. Перья растут в краниально-каудальном направлении, формируя своеобразные «потoki», ориентированные от головы к хвосту птицы. Перья входят в кожу под острым углом. На мездре сохраняются прирезы мяса и жира, а без них поверхность имеет белесый оттенок.

Как уже указывалось выше, главным топографическим участком с перьевыми фолликулами, является «бриллиантовая» зона, или «корона», занимающая одну из доминирующих (в процентном соотношении) площадей на шкуре страуса (более 1/3 площади). Кроме того, на шкуре имеется гладкий участок без перьевых фолликулов, но со множеством борозд и впадин, а также краевые участки, анатомически относящиеся к областям свободных конечностей (бедро и плечевой отдел крыла), брюху и шее. Краевые участки также содержат воронки перьевых сумок, однако их рельеф уже не столь красив как «бриллиантовая» зона. На описании «бриллиантовой» зоны мы остановимся более подробно.

«Бриллиантовая» зона — это производственное название топографического участка, захватывающего переднюю и заднюю спинные части, при этом ее внешний вид приближается к грушевидной форме, широкая часть которой обращена к крестцу, а более узкая — к передней части спины (рис.

2.21, вклейка). Кожный покров в «бриллиантовой» зоне довольно эластичный. Перьевые фолликулы этой зоны формируют кратерообразный рельеф, дополненный радиальной исчерченностью за счет складок, соединяющих фолликулы. Все это создает кольцевидную структуру, напоминающую годовые кольца сердцевины дерева. Фолликулы располагаются на шкуре гексагонально. Поперечник фолликула имеет округлую или овальную форму, а выглядит он как пузырек или вздутость в месте роста пера. Густота перьевого покрова максимальна в центре шкуры, однако по мере приближения к терминальным участкам она уменьшается — количество перьевых фолликулов сокращается, а расстояние между ними пропорционально увеличивается. Это позволяет выделять центральную и периферийную части «бриллиантовой» зоны (рис. 2.21, вклейка), которые различаются и по морфометрическим показателям (табл. 10), носящим ярко выраженные черты полового диморфизма.

Вероятно, предложенное нами топографическое деление шкур целесообразно учитывать в нормативной документации на это кожевенное сырье.

Микроструктура поверхности кожи страуса различается на разных топографических участках (рис. 2.22, вклейка): в области шеи густо растут мелкие щетинистые перья; гладкий участок (аптерия) с глубокими борозда-

**Таблица 10.** Половой диморфизм некоторых показателей строения «бриллиантовой» зоны кожного покрова взрослых особей африканского страуса\* ( $N = 4$ )

Показатель	Топография «бриллиантовой» зоны			
	Центральная часть		Периферийная часть	
	$M \pm m$	$Cv, \%$	$M \pm m$	$Cv, \%$
Количество перьевых фолликулов на $1 \text{ дм}^2$ ( $n = 5$ ):				
самцы	$30.00 \pm 2.50$	16.70	$24.00 \pm 1.90$	15.80
самки	$62.00 \pm 3.50$	11.30	$26.00 \pm 2.10$	16.10
Расстояние между перьевыми фолликулами, мм ( $n = 10$ ):				
самцы	$14.10 \pm 0,53$	11.35	$17.50 \pm 0.87$	14.86
самки	$11.70 \pm 0.82$	20.94	$18.50 \pm 1.40$	22.70
Диаметр перьевых фолликулов, мм ( $n = 10$ )				
самцы	$1.60 \pm 0.17$	32.50	$3.50 \pm 0.18$	15.14
самки	$1.40 \pm 0.17$	37.14	$3.20 \pm 0.14$	13.13

\*Примечание:  $N$  — число изученных особей;  $n$  — количество промеров;  $M \pm m$  — средняя арифметическая простая с ошибкой средней арифметической;  $Cv$  — коэффициент вариации.

ми, вдающимися в толщу кожи; спинная часть в области птерилии имеет ровную поверхность, а в области аптерии — с многочисленными складками и бороздами.

Надо отметить, что съемка шкур с изученных особей проведена весьма профессионально: на сырье отсутствуют такие серьезные повреждения, как перфорации, разрывы, отсутствие частей. Вместе с тем, можно рекомендовать заготовщикам шкур страуса обратить внимание на улучшение качества мездрения и удаления перьев с кожевенного сырья, так как прирезы мяса и жира классифицируются как утяжелители шкур. Это должно сказаться на их стоимости — в этом случае вводится скидка на массу кожевенного сырья. Удаление перьев также должно проводиться более аккуратно, иначе при этой технологической операции может быть повреждена поверхность уникальной мери.

Некоторые типичные пороки все же обнаружены нами на шкуре страуса (рис. 2.23, вклейка). Мы полагаем, что приведенный материал поможет специалистам более осознанно подойти к решению проблемы первичной обработки и создать систему входного контроля качества нового вида кожевенного сырья.

### **Товарно-технологическая характеристика шкур африканского страуса как нового вида кожевенного сырья**

Результаты исследований основных товарно-технологических свойств шкур африканского страуса представлены в таблице 11.

Шкуры страуса имеют значительную массу, что позволяет использовать данное сырье многопланово. Толщина шкур страуса достаточна, чтобы можно было производить галантерейно-одежную и мебельную кожу, а также кожу для верха обуви. У самок толщина шкуры «бриллиантовой» зоны несколько больше, чем у самцов.

Необходимо учитывать, что нами определена масса «брутто», так как шкура утяжелена за счет прирезей жира. Очевидно, что масса исходного сырья будет оказывать существенное влияние на эргономические показатели готовых изделий, ибо вес материала не должен приносить неудобства человеку при носке того или иного изделия. В этом плане более показательным параметром является масса единицы площади, то есть удельное значение массы, которое меньше у самок, чем у самцов.

Площадь шкуры служит классификационным показателем, так как именно эта характеристика положена в основу сортировки страусового кожевенного полуфабриката. Согласно рекомендациям Всемирной ассоциации страусоводов, в зависимости от площади шкуры полуфабрикат подразделяют на следующие категории: А+ — более 156 дм<sup>2</sup>, А — 130–155; В — 120–129; С — 110–119; D — 80–99 дм<sup>2</sup> (Киладзе, 2008). По нашим данным, шкуры самцов можно отнести к категории А, а самок — к категории С.

**Таблица 11.** Некоторые товарно-технологические свойства шкур африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes)

Свойства	Самцы			Самки			Индекс полового диморфизма, %
	$M \pm m^*$	$\pm \sigma$	$C_v, \%$	$M \pm m$	$\pm \sigma$	$C_v, \%$	
Масса, кг ( $n = 5$ )	$7.70 \pm 0.16$	0.37	4.80	$4.20 \pm 0.23$	0.52	12.38	45.45
Площадь, $\text{дм}^2$ ( $n = 5$ )	$135.84 \pm 2.53$	5.66	4.17	$116.66 \pm 1.11$	2.47	2.12	14.12
Масса единицы площади, $\text{г/дм}^2$ ( $n = 5$ )	$56.74 \pm 1.42$	3.18	5.60	$35.94 \pm 1.63$	3.65	10.16	36.66
Толщина «бриллиантовой» зоны, мм ( $n = 36$ )	$1.65 \pm 0.04$	0.27	16.36	$1.99 \pm 0.07$	0.40	20.10	17.08
Температура сваривания, $^{\circ}\text{C}$ ( $n = 3$ )	$77.00 \pm 1.15$	2.00	2.60	$74.00 \pm 0.58$	1.00	1.35	3.90
pH хлоркалийевой вытяжки ( $n = 3$ )	$5.65 \pm 0.03$	0.05	0.88	$6.25 \pm 0.06$	0.10	1.60	9.60

\*Примечание: обозначения как в таблице 10.

Температура сваривания шкур страуса весьма высока для мокросоленого сырья, так как превышает порог в  $70^{\circ}\text{C}$ . Она отражает степень стабильности межмолекулярных связей коллагена и, в некоторой степени, определяет тактику технологической переработки кожевенного сырья.

Как у самцов, так и у самок шкуры имеют слабокислую среду, о чем свидетельствует рассчитанный показатель pH хлоркалийевой вытяжки. У самок показатель концентрации водородных ионов нейтральнее, чем у самцов, имеющих существенно более подкисленную среду. Кислотная среда препятствует размножению микробов — обитателей кожного покрова, поэтому можно утверждать, что шкуры страуса довольно устойчивы к разрушительному микробиологическому воздействию.

Результаты физико-механических испытаний шкур африканского страуса представлены в таблице 12.

Отсутствие существенной разницы в продольном и поперечном направлениях разрывного напряжения свидетельствует о стабильности гистологической структуры кожного покрова у обоих полов страуса. Как мы указыва-

**Таблица 12.** Разрывное напряжение (МПа) в «бриллиантовой» зоне шкур африканского страуса *Struthio camelus* \* (Struthioniformes)

Направление разрывного напряжения	Самцы			Самки			Индекс полового диморфизма, %
	M ± m	± σ	Cv, %	M ± m	± σ	Cv, %	
Продольное (n = 6)	1.44 ± 0.17	0.41	28.47	1.67 ± 0.34	0.83	50.61	13.77
Поперечное (n = 6)	1.39 ± 0,31	0,77	55.40	1.42 ± 0.19	0.48	33.80	2.11
В среднем по всем образцам шкур (n = 12)	1.41 ± 0.17	0,59	41.84	1.54 ± 0.19	0.66	42.86	8.44
Коэффициент равномерности, % (n = 6)	68.83 ± 6.17	15.11	21.95	76.57 ± 5.60	13.72	17.92	10.11

\*Примечание: обозначения как в таблице 10.

**Таблица 13.** Матрица факторов, оказывающих влияние на разрывное напряжение шкур (n = 12) африканского страуса *Struthio camelus* \* (Struthioniformes)

Свойства	Самцы			Самки		
	Толщина шкуры, мм	Разрывная нагрузка, Н	Разрывное напряжение, МПа	Толщина шкуры, мм	Разрывная нагрузка, Н	Разрывное напряжение, МПа
Толщина шкуры, мм	—	<i>-0.0923 ± 0.7755</i>	<i>-0.5201 ± 0.0830</i>	—	<i>-0.4100 ± 0.1856</i>	<i>-0.7785 ± 0.0029</i>
Разрывная нагрузка, Н	—	—	<i>0.8946 ± 0.0000</i>	—	—	<i>0.8362 ± 0.0007</i>
Разрывное напряжение, МПа	—	—	—	—	—	—

\*Примечание: коэффициенты корреляции, выделенные курсивом, статистически недостоверны.

ли выше, для «бриллиантовой» зоны характерна трехмерная организация пучков коллагеновых волокон. Толщина волокон примерно одинакова во всех трех плоскостях, что и объясняет сходство характера разрывного напряжения в разных направлениях.

Нами установлено, что разрывное напряжение существенным образом зависит от толщины шкуры и разрывной нагрузки (табл. 13).

Как у самцов, так и у самок характер и направление взаимосвязи между представленными свойствами одинаковы, но сила корреляции между ними разная.

Очевидно, что товарно-технологические свойства шкур страуса зависят от половой принадлежности особи. Именно поэтому мы рассчитали «индекс полового диморфизма», который отражает диспропорцию в параметрах того или иного свойства. Наибольшая половая изменчивость (см. табл. 11) свойственна массе, толщине и площади шкуры. Физико-механические свойства (см. табл. 12) не имеют существенных половых различий, о чем свидетельствуют низкие значения индекса.

Приведенный нами анализ основных товарно-технологических свойств шкур страуса позволит выработать стратегию производственного использования нового вида кожевенного сырья.

### **Структурно-химическая характеристика подкожного жира африканского страуса**

Инновационная деятельность современных предприятий все больше основывается на ресурсосберегающих технологиях, что формирует благоприятный экологический фон и приносит ощутимый доход. Так, в результате переработки шкур африканского страуса (далее — страуса) высвобождается большое количество вторичного сырья в виде мездры, которую целесообразно использовать при производстве мездряного клея, кормовой добавки для сельскохозяйственных животных, технического масла и других товаров. Вместе с тем для эффективного использования столь ценного технического сырья необходима научно обоснованная характеристика, базирующаяся на фундаментальных знаниях морфологии и биохимии подкожного жира страуса, которая на данный момент отсутствует, что и определяет научную новизну и актуальность данного исследования.

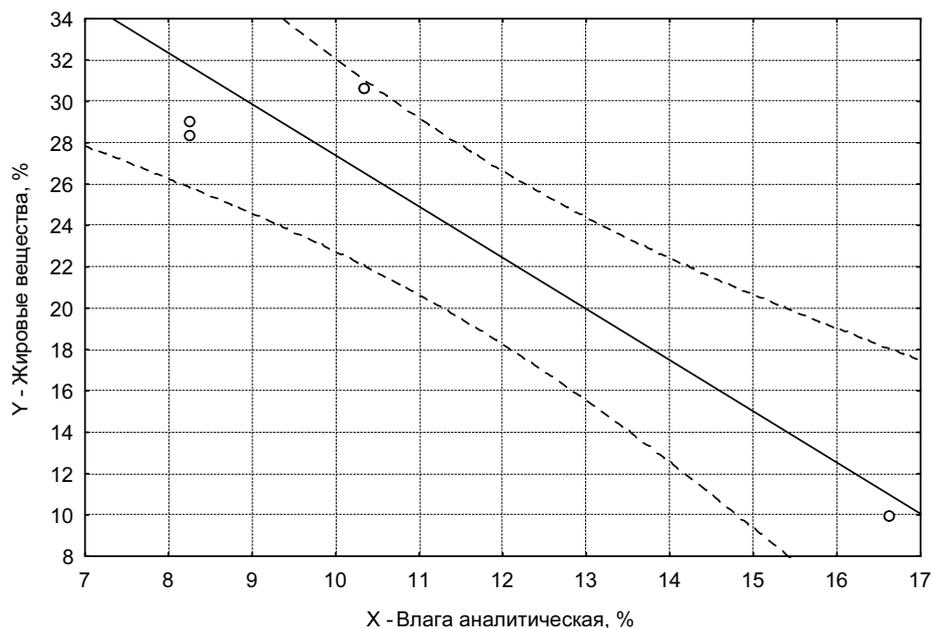
В этой связи цель работы — изучить особенности локализации подкожного жира на разных топографических участках, описать гистологическое строение подкожной клетчатки и определить процентное содержание жира в шкурах страуса.

Топографически жир располагается неоднородно. Его практически нет на шее, однако он присутствует в области краевых участков шкуры. В основном он концентрируется на хребтовой части в виде светло-желтого однородного пласта жировой ткани (рис. 2.24, вклейка). Его толщина может в несколько раз превышать толщину самой шкуры. В толще жировой прослойки спорадически встречаются пучки мышечных волокон. Известно, что шкура страуса несет в среднем 2.99–3.07 кг подкожного жира, при этом массовая

доля мездры составляет 38.09–38.52% от массы кожевенного сырья (Cloete et al., 2006). Столь существенное количество исходного сырья позволит сформировать значительный резерв для производства нового ассортимента товаров специального назначения, что обеспечит рост рентабельности кожевенного предприятия.

В гистологическом плане подкожная клетчатка представляет собой типичную ячеистую сеть тонких соединительнотканых структур, выполняющих опорную функцию для жировых клеток, при этом в ряде случаев подкожная клетчатка имеет гипертрофированное развитие, превышая толщину дермы (рис. 2.25, вклейка).

Химический анализ консервированных шкур страуса показал наличие значительного количества жирового компонента (табл. 14), находящегося на уровне 23.08%, однако полученные данные сопоставимы с содержанием жира в шкуре домашней курицы *Gallus gallus* var. *dom.* (Galliformes), где его количество может достигать 29–50% (Kafri et al., 1985; см. Киладзе, 2007). Установлена высокая отрицательная корреляционная зависимость ( $r \pm m_r = -0.9462 \pm 0.0043$ ) между содержанием влаги и жира (рис. 2.26), что обусловлено естественными гидрофобными свойствами последнего.



**Рис. 2.26.** Система «аналитическая влажность — жировые вещества» в шкуре африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes) ( $n = 6$ )

**Таблица 14.** Относительное содержание жировых веществ (в %%) абсолютно сухого вещества,  $n = 6$ ) в шкуре африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes)

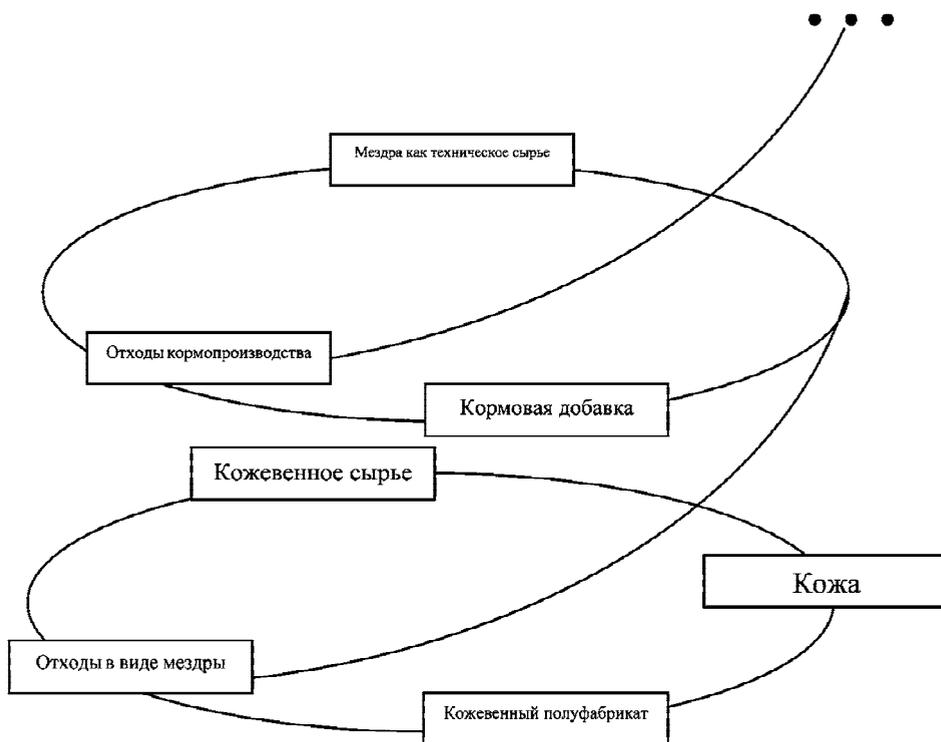
Статистический показатель	Результат, %
$M \pm m, \%$	$23.08 \pm 4.17$
$\pm \sigma, \%$	10.21
<i>Lim</i> , %	9.93 — 30.62
$C_v, \%$	44.24

**Таблица 15.** Качественный и количественный состав жирных кислот абдоминального жира африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes) (по: Frontczak et al., 2008)

Жирные кислоты	Название кислоты	Содержание, %
C 12:0	Додекановая	0.020
C 14:0	Тетрадекановая	0.620
C 15:0	Пентадекановая	0.115
C 16:0	Гексадекановая	24.980
C 17:0	Гептадекановая	0.130
C 18:0	Октадекановая	5.340
C 20:0	Эйкозановая	0.050
	Насыщенные кислоты (НК)	31.255
C 16:1	Цис-9-гексадекаеновая	5.890
C 17:1	Цис-9-гептадекаеновая	0.090
C 18:1	Цис-9-октадекановая	42.760
C 18:1	Транс-9-октадекановая	2.305
C 20:1	Эйкозеновая	0.490
	Мононенасыщенные кислоты (МНК)	51.535
C 18:2	9,12-октадекадиеновая	15.105
C 18:3	6,9,12-октадекатриеновая	1.815
C 20:2	Эйкозодиеновая	0.100
C 20:4	Эйкозатетраеновая	0.120
	Полиненасыщенные кислоты (ПНК)	17.140
Итого	НК	31.255
	МНК	51.535
	ПНК	17.140
Соотношение	МНК : ПНК	3.007

Таким образом, подкожный жир страуса имеет целый спектр ресурсоформирующих предпосылок, обеспечивающих активное внедрение во вторичный цикл переработки.

Однако не только подкожный жир может найти свое применение. Последние исследования показали возможность использования внутреннего жира страуса (Frontczak et al., 2008). Средняя массовая доля абдоминального жира составляет 7% от массы тела птицы (при массе страуса в 55 кг на висцеральный жир приходится 4 кг). Большое количество полиненасыщенных жирных кислот (17.14%) позволяет говорить о пищевой ценности данного жира (табл. 15). В этом плане по содержанию полиненасыщенных жирных кислот внутренний жир сопоставим с внутримышечным. Так, у нанду *Rhea americana* содержание данной композиции жирных кислот в *gastrocnemius pars interna* составляет 29.71% (Romanelli et al., 2008). Широкие перспективы у этого сырья и в косметической промышленности, а также в медицине, так как выявлены косметический и обезболивающий эффекты страусового жира. Из жира страусов получают масло, которое используется в производстве косметических средств (см. Спицин и др., 2007).



**Рис. 2.27.** Схема безотходной технологии кожевенного производства, реализующей систему recycling (на примере мездры и кормовой добавки)

Кроме жира, ценным продуктом является также мясо страуса (составляет 50% массы птицы), которое по своему качественному составу даже превосходит мясо домашней птицы и крупного рогатого скота (Туревич, 2000; Гагарин, 2005). Гистологическое строение скелетных мышц страуса напоминает таковое у свиней и домашней птицы (см. Спицин и др., 2007).

В заключение отметим, что в основе утилизации биогенных отходов должна лежать система «Recycling» (рис. 2.27), обеспечивающая максимально полную реализацию полезности вновь используемого сырья с учетом защиты окружающей среды и принципа безопасности. На сегодняшний день Федеральный закон «Об отходах производства и потребления» (1998) позволяет осуществлять правовой мониторинг в области эффективного использования вторичного сырья, формируя предпосылки к активизации инновационной ресурсосберегающей деятельности.

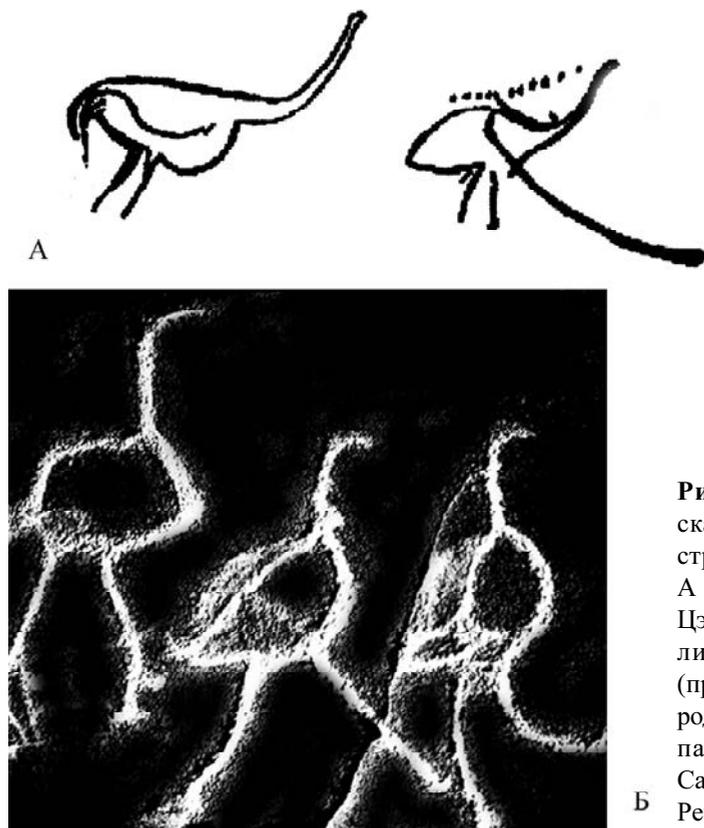
### ЧАСТЬ 3

## Отношение человека к древненёбным птицам: история и современность

### Страус и родственные ему виды в искусстве и религии: от мифов до гербов

История взаимоотношений страусов и других древненёбных птиц с человеком насчитывает не одно тысячелетие. Естественно, гигантские птицы занимали видное место в фольклоре и мифологии аборигенов, их изображения часто встречаются на наскальных рисунках и предметах быта различных племён. В ритуальных танцах и обрядах воспроизводились повадки птиц и сценки охоты на них.

Известны изображения страусоподобных птиц на стенах пещер в Монголии (верхний палеолит, возраст около 20 тыс. лет), например, из монгольской пещеры Хойт-Цэнхэрийн-агуй (рис. 3.1, А), а также на скалах в Южной



**Рис. 3.1.** Древние наскальные изображения страусоподобных птиц: А — из пещеры Хойт-Цэнхэрийн-агуй (Монголия), 15–20 тыс. лет (прорисовка, из: Новгородова, 1989); В — группа бегущих страусов. Сахара, 10 тыс. лет (из: Peterson, 1964)

и Северной Африке, например, группа страусов, выполненная древним художником эпохи мезолита (около 10 тыс. лет тому назад) в Сахаре (рис. 3.1, Б). В Северной Африке наскальные изображения страусов датируются временем 10–5 тыс. лет до н.э., т.е. относятся к эпохам мезолита и неолита (The ostrich..., 1999).

### Африканский страус

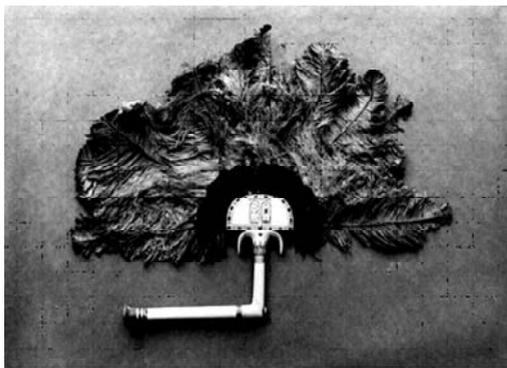
Страусы с древнейших времен были не только объектом охоты. Они становились тотемными животными, персонажами мифов, символами культов. На одном из рисунков эпохи неолита из Северной Африки изображена охота на страуса, что очевидно связано и с культом плодородия, символами которого также являются лук и стрела (Мифы народов мира, 1998). Известно, что в Северной Африке еще в четвертом тысячелетии до н.э. яйца страуса чаще всего использовали в качестве сосудов для воды.

**Древний Египет и Месопотамия.** В древнейших цивилизациях Месопотамии и Египта африканский страус был хорошо известен. Во многих древних литературных источниках страуса называют «ассида» (*Assida*); этому почти мифическому существу приписывали массу сверхъестественных способностей. Были ли страусы одомашненными животными у древних египтян? Очевидно, успешные опыты содержания этих птиц в неволе имели место, что подтверждается неоднократно встречающимися изображениями людей, несущих корзины страусовых яиц в качестве дара-жертвы. В царских захоронениях Шумера (2.6–2 тыс. лет до н.э.) найден ритуальный сосуд в виде золотого страусового яйца. Изображения страусовых яиц и перьев входят в свод египетских иероглифов (The ostrich..., 1999). Еще в додинастический период Древнего Египта страусы фигурируют не только в сценах охот, но и в сценах мирных (возможно ритуальных) взаимоотношений с человеком. Статуя, найденная в захоронении XVIII-ой династии фараонов, изображает царицу Арсиною II, восседающую на страусе (The ostrich..., 1999).

Древние египтяне полагали, что анатомическая симметрия и легкость страусового пера служит основанием для возведения его в ранг символа справедливости и правды (<http://www.oudtshoorninfo.com>).

Напомним, что у других птиц перья характеризуются асимметрией внешнего и внутреннего опахал, что обусловлено требованиями к полету.

Всемирно известный египтолог Говард Картер (1874–1939 гг.) дает следующую характеристику одного из опахал Тутанхамона (рис. 3.2): «...*стоит из 15 белых и 15 коричневых (обрезанных) перьев страуса; монтируются на полусферическую основу из слоновой кости с инкрустацией синих, красных, черных и зеленых пигментов...*» (<http://griffith.ox.ac.uk>). Видимо,



**Рис. 3.2.** Королевское опахало, найденное и описанное Говардом Картером (<http://www.griffith.ox.ac.uk>)

только символом, но и специальным иероглифом древнеегипетской письменности. Более того, Маат — основополагающий принцип египетского миропорядка, от Вселенной до человеческого общества. Судьи считались служителями Маат и носили ее эмблему. В погребальных ритуалах, чрезвычайно развитых в Древнем Египте, Маат не только сама судит и «взвешивает» души умерших, но и передает вместе со страусовым пером эти функции другим богам. На фрагменте из Книги мертвых (рис. 3.3, А, вклейка) страусовыми перьями украшена Маат и ряд других персонажей и объектов. С пером Маат часто изображались бог Шу и богиня Аменти. Два страусовых пера обрамляли по краям одну из тиар Осириса. На многочисленных рисунках, изображающих процессии данников или жертвователей Древнего Египта можно обнаружить людей, несущих страусовые перья и яйца, ведущих живых страусов, на которых надеты ошейники (рис. 3.3, Б, вклейка). На страусов продолжали охотиться, используя облавы, собак и колесницы. В гробнице Тутанхамона (ок. 1355–1337 гг. до н.э.) найдены веера из страусовых перьев. На расширенном золотом навершии ручки одного веера изображена, по-видимому, охота самого фараона на страусов (рис. 3.4, А, вклейка) (<http://www.artprojet.ru>).

Сцены охоты широко представлены и на других артефактах (рис. 3.5, вклейка), которые можно интерпретировать как указание на борьбу между людьми и силами хаоса, символами которого являются дикие животные, в том числе и страусы (<http://www.britishmuseum.org>). В текстах своих деяний, написанных, как правило, от первого лица, ряд ассирийских владык упоминает охоты на страусов. Так, например, ассирийский монарх Ашшурнасирпал II (царствовал в период 883–859 гг. до н.э.) хвастался, что убил 200 страусов (<http://www.britishmuseum.org>). В Ассиро-вавилонских мифах страус выступает демоном-соперником бога-демиурга или царя-героя, пособником темной богини Тиамат (Tiamat) (<http://www.angelfire.com>). Рельефы, отражаю-

устройство и окраска опахал являлись далеко не случайными, а указывали на значение этих символов в понятиях древних египтян об устройстве мира. В богатом египетском пантеоне зооморфных богов пока не обнаружен бог-страус, подобный, например, богу-ибису Тоту. Возможно, это объясняется тем, что страусовое перо стало символом богини справедливости и порядка Маат. Она обычно изображается с пером на голове. Перо стало не

щие эту борьбу известны, и победа на них достается не страусу (Laufer, 1926; История древнего Востока, 1988). На рельефе цилиндрической печати среднеассирийского времени изображена одна из таких сцен (рис. 3.4, Б, вклейка). Скорлупы, найденные в захоронениях Королевского кладбища (рис. 3.6, вклейка) древнего города Ур, вероятно, свидетельствуют о том, что яйца страусов предназначались в пищу мертвым, хотя обычно найденные страусовые яйца не связаны с погребальным ритуалом (<http://www.britishmuseum.org>).

**Древняя Греция и Рим.** Среди атрибутов Крито-микенской культуры обнаружены сосуды, сделанные из страусовых яиц. Время их изготовления — около 3.5 тыс. лет назад. Страусы были известны и в Древней Элладе. Аристотель (384–322 гг. до н.э.) в трактате «О частях животных» отмечает пограничное положение страуса между царствами четвероногих и крылатых: *«Одно он имеет от птицы, другое — от четвероногого животного. Поскольку он не четвероногое, он имеет перья; поскольку не птица, он не взлетает в высоту, и перья его, похожие на волосы, непригодны для летания. Далее, как четвероногое он имеет верхние ресницы, и голова его, как и верхняя часть шеи, — голая, так что ресницы его имеют большие волос; как птица он снизу оперен; и как птица — двуног, а двукопытен — как четвероногое, так как он имеет не пальцы, а копыта. Причина заключается в том, что величину он имеет не птицы, а четвероногого, ибо величина птиц, вообще говоря, должна быть самой малой, так как нелегко, поднявшись вверх, двигать большую массу тела»* (Тигрица и грифон, 2002). Древние греки называли страуса «ливийским воробьём», «арабским воробьём», «воробьём-верблюдом», «птицей-верблюдом». Соответственно легкому комизму этих народных названий страус выступает персонажем греческих пьес (Laufer, 1926).

В сочинениях географов Древней Греции, а позднее в трудах их древнеримских коллег можно найти описание не только самих страусов, но и африканского народа «струтофагов». Так Диодор Сицилийский (1 в. до н.э.) в своей «Исторической библиотеке» пишет *«В южных областях (Эфиопии) живут струтофаги. Водится у них род птицы, чья природа смешана с наземными животными, отчего происходит его прозвище (струтокамелус — «птица-верблюд»)*. По величине оно не уступает самому большому оленю, шея у него длинная, бока же ему природа сотворила круглые и оперенные; головка у него слабая и маленькая, бедра и ноги очень сильные, стопа же притом раздвоена. Оно не может высоко летать из-за своей тяжести, но бежит быстрее всех, едва касаясь земли ногами. Этих животных в стране баснословно много, и варвары измышляют различные способы охоты на них. А так как ловят их в большом количестве, то мясо их употребляют в пищу, а кожу используют для одежды и подстилок...» (История Африки, 1979). Наверное, римского историка не случайно интересовали места, где страусов «баснословно много». Уже в 1 в. до н.э. в Древнем Риме пользовался успе-

хом особый род гладиаторских представлений, так называемые «охоты» («венацио»). Специальные гладиаторы («венаторы») сражались на арене с дикими животными: с хищными, копытными и др. «Участвовали» в венацио и страусы. Количество истребленных птиц за время этих «игр» могло достигать до тысячи.

«Цивилизованный» римлянин, император Коммод (2 в. н.э.), лично любил участвовать в гладиаторских представлениях. Однажды он вызвался стрелять из лука по выпущенным страусам, используя серповидные наконечники стрел, которые срезали головы несчастным птицам (Гончаровский, 2008). На сохранившихся римских мозаиках со сценами венацио можно увидеть и страусов. Для поставки такого количества страусов и других африканских животных надо было наладить не только их отлов, но и содержание, а также транспортировку будущих жертв цирковых представлений. Имеются сведения о содержании и разведении страусов, например, в Карфагене (Волков, 2004).

Для римского императора Гелиогабала (204–222 гг.) мозги, извлеченные из 600 страусов, послужили хорошей закуской во время одного из банкетов. Однако у древних христиан, согласно ветхозаветной догме, мясо страусов считалось «нечистым» (The ostrich..., 1999).

Древнеримский ученый Плиний Старший (23–79 гг.) в своем обширном сочинении «Естественная история» пишет о местообитании, морфологических адаптациях, метаболизме и поведении страуса, причем вся характеристика заключена в следующей небольшой статье: «... найдена в Эфиопии и Африке, и является наибольшей из птиц, будучи выше даже всадника в седле. Ассида не может летать; и крылья свои использует только, чтобы помочь себе при беге. Ноги, которые она использует как оружие, напоминают копыта оленей, будучи расколотыми надвое. Когда ассида бежит от преследователей, то собирает камни ногами и отбрасывает их назад во врага. Имеет замечательную способность переварить все, что глотает. Глупость свою показывает, когда, скрывая голову в кустарнике, думает, что невидима, даже при том, что большое тело ее не скрыто» (The natural history, 1855).

Практически такую же характеристику дает страусу и Исидор Севильский (ок. 560–636 гг.) в своем знаменитом сочинении «Этимологии» — энциклопедии раннего средневековья.

Кстати нелепое поверье, что страус прячет голову в песок при опасности, бытует и в наши дни. Из-за этого страус считается символом недалёковидности, существует расхожее выражение «страусиная политика» — замалчивание важных проблем, ведущее к серьезным кризисам. Поверье возникло при наблюдениях за затаивающимися молодыми птицами, распластывающимися и прижимающимися к земле вытянутую шею. Несмотря на нелепость позы, это весьма действенный способ маскировки. А вот другое популярное выражение

«страусиный желудок» имеет под собой вполне реальную основу — страусы действительно могут глотать и переваривать без особого вреда для себя весьма малосъедобные предметы.

**Средневековье и Новое время.** В китайских хрониках эпохи Тан (VII в. н.э.) страус описывается как «верблюд-птица», привезенная из Тохаристана. Статуи страуса сохранились на погребальных танских стелах (Laufer, 1926). Китайские императоры удивлялись симметрии страусовых яиц и рассматривали их в качестве драгоценного подарка, изображения страусов встречаются по бокам гробниц китайских императоров (<http://www.tonyhill.net>).

В византийской литературе страус — герой басен, птица всеядная, способная глотать железо и растворять его (Тигрица и грифон, 2002). В арабских источниках подчеркиваются эта же фантастическая черта. В арабском мире страусовую кожу использовали для пошива защитных курток, хотя самих птиц считали «глупыми» (The ostrich..., 1999; <http://www.angelfire.com>). Страус выступает то как демоническая птица, то его яйцо признается символом творения, жизни и воскресения. В арабской книге XIV в. весьма реалистично изображен страус, сидящий на яйцах (рис. 3.7, вклейка). Страусовые яйца часто встречаются в исламских мечетях, ибо символизируют веру и терпение (<http://www.angelfire.com>).

В ранних христианских источниках страус иногда причисляется к нечистым животным (с раздвоенным копытом), боязливым, бросающим своих детей — *«Дщерь народа моего стала жестока, подобна страусам в пустыне»* (Флора и фавн, 1998). С другой стороны, страус (*страфил, стратим, стрепеюн, трусь, струфокамил, аитраха* и т.п. в древнеславянских источниках) — «всем птицам мать», символ покаяния. Страус так же обозначает человека, исполняющего заповеди Христа, кроме того — Божью милость, окрыляющую человека (Белова, 1999). Правда, в ветхозаветном писании страус наделяется массой негативных черт, почерпнутых, видимо, из наблюдений его поведения. Вот как описывается поведение страуса в книге Иова: *«Ты ли дал красивые крылья павлину и перья, и пух страусу? Он оставляет яйца свои на земле, и на песке согревает их. И забывает, что нога может раздавить их, и полевой зверь может растоптать их. Он жесток к детям своим, как бы не своим, и не опасается, что труд его будет напрасен, потому что Бог не дал ему мудрости, и не уделил ему смысла. А когда поднимается на высоту, посмеивается коню и всаднику его»* (Библейская энциклопедия, 2005). Тем не менее, у крестоносцев средневековья существовал обычай закладывать яйца страусов в стены церквей, возводимых после возвращения из походов в Европу. Считали, что страусовое яйцо оплодотворено солнцем и символизирует непорочное зачатие (<http://www.laitalia.ru>).

Бестиарии средневековой Европы широко цитируют Библию, указывая на неспособность страуса летать, при этом, полагая, что перья ему даны толь-

ко для видимости, а птицу сравнивают с лицемерами, которые под маской благочестия совершают злодеяния (Травина, 2004). В bestiариях приведены иллюстрации ассиды, причем в некоторых случаях образ этого существа весьма далек от внешнего вида африканского страуса как такового (рис. 3.8, вклейка). Характеристика образа птицы в bestiариях ненамного отличается от уже приведенных выше описаний страуса, не имеющих ничего общего с научным описанием вида: *«Птица, которая имеет крылья, но не умеет летать. Ноги ее подобны верблюжьим либо оканчиваются раздвоенными копытами, как у коровы. Клюв ее настолько прочен, что способна она перевернуть что угодно, даже железо. По восходу звезды Вергилия (Плеяды) кладет яйца в землю, засыпая их песком и оставляя их там под жарким солнцем развиваться самостоятельно»* (Сапковский, 2002).

В Европейском Средневековье африканские страусы, точнее их перья, стали популярны, благодаря развитию геральдики, тесно связанной с эпохой рыцарства. Конечно, страусовыми перьями украшали себя правители и воины Древнего мира (Египет, Нубия, Греция и т.д.), но именно в Средневековье была разработана сложная система символов и эмблем, одной из фигур которой стал страус со своими красивыми перьями. На самом гербовом щите страус встречается сравнительно редко. Геральдический африканский страус изображается довольно похожим на зоологический оригинал. Птица может держать в клюве подкову, ключ или какой-то другой предмет. Символика восходит к древним басням о заглывании страусом раскаленных металлических объектов или могла обозначать осторожность и бдительность, по аналогии с геральдическим журавлем, держащим в лапе камень. В качестве примера изображения страуса на щите приводим современный герб немецкого города Страусберга (земля Бранденбург) (рис. 3.9, вклейка). В XIV в. на гербе Принца Уэльского было изображено три страусовых пера. Герб города Леобена (Австрия) несет изображение страуса, ибо эта птица стала символом горной промышленности, добывающей железную руду (*«ведь страусы способны «переваривать что угодно, даже железо»*) (<http://www.angelfire.com>).

В русской геральдике перья страуса («страусовые перья») довольно частая эмблема шлема. В гербе памятного для отечественной истории рода Мнишек перья есть и в щите и на шлеме (рис. 3.9, Г, вклейка).

Освоение европейцами Африканского континента сопровождалось колонизацией местных племен, расхищением природных богатств. Одной из статей экспорта стали перья африканского страуса, которыми европейские модницы украшали свои шляпы, приобрели популярность и веера из страусовых перьев. Постепенно европейцы начали открывать для себя самобытную культуру африканских народов, их мифологию и фольклор. Любопытно отметить, что в изданных к настоящему времени сборниках мифов, легенд, сказок Африки страус — несчастный герой. В мифах *ишоко* (Танзания) он бог

солнца, демиург-создатель, в том числе научивший народ делать посуду из скорлупы яиц страуса. У *догонов* Мали страус символизирует и свет, и воду. Черное оперение самца — след огня, прохождение через который было одним из испытаний в эпоху сотворения мира и человека. В легендах других племен страус может означать богатое приданное, быть одним из предводителей птиц в битве со зверями. Эфиопы приписывают страусовым яйцам сверхъестественные возможности. На юге Эфиопии принято класть на могилы умерших столько яиц, сколько каждый воин убил врагов. На православные церкви Эфиопии водружают колёса с семью ветвями, оканчивающимися яйцами страуса, каждое из которых символизирует какую-нибудь добродетель. Яйцам приписывается также магическая власть оберега от молнии (Лизафр, Шеризи, 1996).

Пожалуй, чаще, чем у большинства африканских народностей, страус встречается в фольклоре *бушменов*. Эта птица, или божество в ее обличье, дали людям огонь, научили брачным законам (Котляр, 1983). Подброшенное в небо белое страусовое перо стало луною (Иорданский, 1991). С древнейших времен бушмены рисовали на скалах страусов, охоту на них (Амман, 1960), когда охотник имитирует страуса, прикрываясь соответствующим чучелом (рис. 3.10, вклейка).

Образ страуса широко эксплуатируется в современном обществе. Например, эту птицу используют в рекламной кампании разных товаров и услуг. Страны Африки выпускают марки с изображением страусов и их яиц, а буквари английского языка часто используют название птицы при объяснении буквы «О» («Ostrich»). В англоязычном мире страус символизирует человека, который «летает в облаках» и отказывается понимать действительность (The ostrich..., 1999).

Об истреблении африканских страусов и о современных успехах их искусственного разведения будет рассказано ниже.

### Эпиорнис

Заселившие о. Мадагаскар не позднее VI в до н.э. *мальгаши* знали об этой «птице-слоне», называли ее «воромпатра» («вурумпатра»). Судя по остаткам костей и яиц со следами обработки человеком, эпиорнисы были важными «поставщиками» хозяйственной утвари у этого народа. Эпиорнисы и их яйца были известны также арабам, посещавшим Мадагаскар в средние века, и послужили прототипом знаменитой птицы Рух и её единственного огромного яйца. Правда, судя по арабским сказкам, в частности циклу о приключениях Синдбада-Морехода, птица Рух прекрасно летала и питалась мясом крупных животных до слона включительно. Из этого можно сделать вывод, что живых эпиорнисов арабы, скорее всего, не видели и были знакомы только с их костями и яйцами. Со временем молва увеличила размеры пернатого

— сказочный Синдбад-Мореход описывал яйцо 50 шагов шириной, а Марко Поло утверждал, что в ставке монгольского Хубилай-хана ему показывали «перья длиной около 20 м» от «птицы Рок, живущей на южной стороне острова Мадагаскар».

Много интересных сведений об эпиорнисе и других нелетающих гигантских птицах содержится на сайте *Vogompatra*. Однако ни там, ни в других источниках по палеонтологии Мадагаскара, нам не удалось найти сведений о «лапе эпиорниса с кольцом индийской цивилизации Мохеджо-Даро, найденной французскими учеными в 1968 году». Упоминания об этом «криптозоологическом» курьёзе имеются в отечественной литературе (напр., Каприелов, 1980) и на сайтах соответствующей тематики (рис. 3.11, вклейка).

### Эму и казуары

Эму — тотемная птица ряда племен австралийских аборигенов, национальная птица государства Австралии. В преданиях аборигенов юго-востока Австралии высшее существо Дарамулун вместе со своей матерью-эму насадили деревья, дали людям законы, научили обряду инициации (Мифы и сказки..., 1965). В других мифах яйцо эму, запущенное в небо, стало солнцем. Птица Диневан (эму) — персонаж сказок аборигенов, враждующая с австралийской дрофой. Эму дали людям брачные установления. Эти птицы фигурируют в традиционном искусстве аборигенов, в наскальных рисунках, магических ритуалах (рис. 3.1, Б). Скорлупа яиц эму, так же как скорлупа страусовых яиц в Африке, используется австралийскими аборигенами в качестве сосудов для воды (но на смену им, как и везде, всё активнее приходят пластиковые бутылки).

С колонизацией континента европейцами эму стали одной из «визитных карточек» Австралии, известных во всём мире. Вместе с гигантским рыжим кенгуру эму фигурирует в гербе страны в качестве геральдического щитодержателя (рис. 3.9, А, вклейка). Изображение «национальной» птицы входит также в герб г. Хобарт (Тасмания), в гербы целого ряда учреждений и организаций (рис. 3.9, вклейка). В годы первой мировой войны двойные перья эму украшали шляпы воинов австралийской легкой кавалерии. «Эму» — одно из ироничных самоназваний австралийцев, это слово часто встречается в современной австралийской топонимике.

У ряда племен Новой Гвинеи тотемной и мифической птицей был казуар. В образе божества Ягила он безуспешно пытался ухаживать за девушкой. За его убийство небо карало людей молнией и громом (Мифы и предания....., 1981). Изображения казуара обнаружилось на индийском рисунке XVI в.

### Моа и киви

В преданиях новозеландских *маори* сохранились не только рассказы о «птице-громадине» Руакапанге, напоминанием о которой остались теперь лишь «кости и скорлупа от гигантских яиц, ... да еще ее крошечный брат киви» (Рид, 1960). В середине XIX в. на приёме у губернатора один из членов делегации маори рассказал об охоте на моа, случившейся 50 лет назад на равнине Ваймате (Южный остров). Птицу окружали и забрасывали копьями со специальными наконечниками. После охоты следовало продолжительное пиршество. Действительно, остатки костей моа встречаются на местах древних кострищ Новой Зеландии. Есть свидетельства о существовании у маори поэмы, где отец учит сына, как охотиться на моа (Гросс, Зданович, 2001). Корень слова «моа» входит у маори в название ряда мест, в состав имен собственных. «Моа» называют кустистую прибрежную траву, напоминающую оперение вымерших гигантов. Слово моамоа обозначает груды мелких камешков, не в память ли о гастролитах удивительных птиц? Изображение реконструированного облика одного из видов моа украшает марки (рис. 3.12, вклейка).

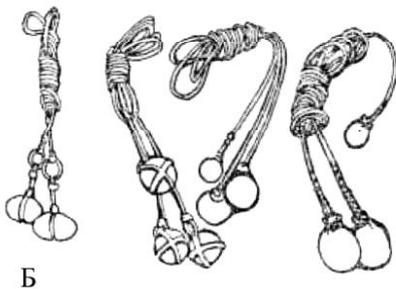
Этимология слова «киви» не ясна. По одной из версий — маорийской — слово имитирует позыв этой птицы. По другой — «киви» происходит от полинезийского названия кроншнепа, тоже длинноклювой птицы, с которой древние переселенцы могли сравнить новозеландского реликта. Маори считали киви младшим родственником моа. Киви покровительствовал бог леса Тане Махута. Эти птицы, наряду с большой белой цаплей, занимали важнейшее место в фольклоре маори, считались тотемами некоторых кланов. Перья киви обладали магической силой и использовались в церемониальных обрядах. Головные уборы из перьев киви разрешалось носить только вождям и старейшинам. Прежде чем отправиться на охоту за киви, маори в ритуальном танце спрашивали разрешение на это у бога лесов, а по окончании охоты приносили богу в жертву сердце киви. В настоящее время киви охраняется маори, на нее не охотятся. В современной Новой Зеландии киви стала национальным символом. Эти птицы вошли, например, в герб г. Окленд (рис. 3.9, В, вклейка). «Киви» называли в Европе новозеландских солдат, иногда — и новозеландский доллар. Сами новозеландцы нередко для краткости именуют себя «киви»; продукция, выпускаемая в этой стране, часто несет соответствующую символику и даже популярный во всём мире плод с «шерстистой» кожурой, назван «киви», возможно, из-за некоторого сходства с перьевым покровом этой птицы.

### Нанду и тинаму

В латинском наименовании рода нанду — Рея (Rhea), многие склонны видеть упоминание о греческой богине Рее. Титанида, дочь Урана и Геи, Рея

стала женой своего брата Кроноса. Ее дети — почти все основные боги олимпийского пантеона: Зевс, Посейдон, Аид, Деметра, Гера, Гестия. В индейской мифологии нанду редкий персонаж. С ним ассоциируют Млечный Путь, нанду связан с мотивом небесной охоты (Березкин, 2002). По другим легендам нанду может озлобиться на преследующих его людей, и тогда из его яиц появятся птенцы, которые превратятся в змей.

С охотой на нанду связаны многие охотничьи обычаи и традиции индейцев льяносов и пампы Южной Америки, в частности использование метательного оружия «болас» — каменных шаров, соединенных кожаными ремнями (рис. 3.13). Уже на стоянках древних обитателей Патагонии (1 тыс. лет до н.э.) находят эти метательные шары (Галин, 1990). Традиции такой охоты сохранились до настоящего времени. Болас перекочевали в испаноязычную культуру, стали неперенным атрибутом скотоводов-гаучо. Разные части организма нанду считаются местным населением целебными и применяются при самых различных заболеваниях. Кстати, такое же поверье бытует и в Австралии по отношению к мясу эму (Folch, 1992).



**Рис. 3.13.** Охота аргентинского гаучо-болеадора на нанду (А) и различные типы болас (Б) (репродукция с картины А. Durand)

Тинаму — нечастые герои фольклора. Согласно легенде колумбийских индейцев *гуахиба* ягуар успешно подманивает тинаму, имитируя их крики, но таким образом в лапы зверю может попасть и обманувшийся охотник. Характерную переключку в сумерках наиболее обычных видов тинаму испаноязычное население Нового Света звукоподражательно воспроизводит следующим образом: волнистый скрытохвост (*Crypturellus undulatus*), устав от одиночества в дремучем лесу, выходит на опушку и зовёт старого друга — «Vamos fazer as pazes?» (Когда же мы снова встретимся?). В ответ, живущий в открытых пространствах краснокрылый тинаму (*Rhynchotus rufescens*), произносит: «Eu, nunca mais!» (Со мной? Никогда!).

## История истребления палеогнат и перспективы их охраны

Практически все палеогнаты в той или иной степени пострадали от преследования со стороны человека. Особенно это касается страусоподобных форм, которые порой являлись единственной крупной дичью в ареале обитания многих народностей Австралии, Новой Зеландии, Новой Гвинеи, Мадагаскара, а, следовательно, — основным поставщиком животного белка. Из-за прессы со стороны первобытных охотников мировая авифауна потеряла к XVI в., как минимум, четыре вида страусообразных, составляющих два подотряда. Эти птицы были описаны учеными уже по захоронениям костей, остаткам кожи и скорлупы. Можно лишь приблизительно реконструировать их внешний облик, черты экологии и биологии. Из-за истребления этих страусообразных в значительной мере оказались нарушены экологические связи биоты тех районов, где они обитали. Это совершенно невосполнимая потеря для биологического разнообразия нашей планеты.

Уже в новое время, после колонизации Америки, Африки, Океании европейцами, было истреблено еще три вида и несколько подвидов палеогнат. Популяции и подвиды еще многих видов сильно сократили численность и ареал, некоторые из них в наши дни находятся на грани уничтожения. При чем вина здесь лежит уже на «цивилизованном белом человеке».

Самая драматическая история истребления, к сожалению реконструированная только по косвенным данным — это история взаимоотношения моа и маори — аборигенного населения Новой Зеландии. Долгое время считалось, что Новую Зеландию в IX–X вв. колонизировали некие загадочные племена *тангатафенуа*, «охотников на моа», возможно имевшие меланезийское происхождение. Полинезийцы же, предки маори, появились на архипелаге три века спустя и довольно быстро вытеснили и истребили «охотников на моа». Такое мнение возникло из разительного несходства культур «охотников на моа» и маори. Однако более тщательные исследования археологов и этнографов, проведенные в последние годы, показали, что «охотники на моа» и маори — один и тот же народ. Весь быт, вся хозяйственная деятельность, культура и религия ранних маори строилась вокруг охоты на моа, что нашло отражение в многочисленных артефактах, найденных на месте древних стоянок.

К XIV в. столь важный пищевой ресурс как моа, стремительно иссяк. Хотя моа ещё встречались на островах в течение нескольких столетий, они стали столь редки, что охота на них уже не оправдывала вложенных средств и усилий. В обществе маори произошел серьёзный кризис, повлекший за собой кардинальную перестройку всей жизни, охотничьих и культурных традиций. После почти полного истребления моа новозеландские леса уже не могли эффективно прокормить разросшееся за годы изобилия моа население, поскольку следующий размерный класс добычи не превышал гуся,

утки или курицы. Поселения людей сместились к береговой линии — возникла необходимость возрождать морское рыболовство, осваивать охоту на ластоногих на лежбищах, сбор съедобных моллюсков на литорали. В рационе маори появились собаки и крысы, прибывшие с их предками из Полинезии. Поскольку наиболее кормные участки побережья оказались в дефиците, между племенами маори начали вспыхивать ожесточенные конфликты, иногда переходящие в войны, длившиеся десятки лет. К этому же времени многие исследователи относят и появление традиций каннибализма у маори, что было вполне оправдано с точки зрения дефицита мясной пищи. Таким образом, к моменту открытия островов европейцами последствия кризиса ещё не были преодолены аборигенным населением. Пожалуй, нигде в мире судьба птиц и судьба специализирующихся в охоте на них людей не переплелись столь тесно.

Конечно, время от времени маори добывали последних моа, очевидно совершая длительные охотничьи экспедиции в глухие уголки, где ещё водились эти птицы. Старики, опрошенные в середине XIX в., вспоминали, как их деды рассказывали им, будто они еще охотились на моа. Они описывали детали, как атакованные моа становились на одну ногу и отбивались другой. Охотничья хитрость заключалась в том, что несколько человек держало птицу в напряжении, отвлекая спереди, а другие подбирались сзади с длинным тяжелым шестом и били по ноге, на которой стоял моа. Маори не только охотились на моа, но и собирали их кладки. Для переноски яиц использовался специальный тканый мешок «кии» или «пои». Как бы то ни было человек пережил вызванный им самим кризис новозеландской биоты, чего нельзя сказать о его жертвах (Fuller, 2002). Все «свидетельства очевидцев» видевших моа, уцелевших до наших дней, не заслуживают доверия.

Почти невозможным оказалось восстановить детали вымирания последних мадагаскарских эпиорнисов. Первая информация о гигантских птицах была приведена в труде французского губернатора острова, адмирала Этьена де Флакура «История Большого острова Мадагаскар», выпущенного в 1658 г. В книге было приведено много фантастических сведений, в том числе и об исполинской птице «воромпатре», до сих пор, по мнению автора, живущей в малонаселённых районах острова. Только в 1840–1851 гг. ученые признали существование легендарной птицы, поскольку в Париж были доставлены зарисовки яиц и их скорлупа. По опросным сведениям птица обитала в непроходимых болотах на плоскогорьях Антсирабе и Бетафо, которые постепенно были осушены местными жителями. Действительно в торфяных трясилах были найдены кости и ископаемые кладки этих птиц, подтверждающие сведения мальгашей. С позиций наших знаний об экологии трудно предположить, что гигантские птицы были действительно хорошо приспособлены для обитания в столь неподходящих биотопах. Скорее всего, человек своей хозяйственной деятельностью и охотой постепенно вы-

теснил их сюда из оптимальных местообитаний — влажных тропических лесов и лесистых саванн. У мальгашей, уже освоивших земледелие и скотоводство, не сохранилось столь богатого охотничьего фольклора как у маори, возможно пресс прямого преследования пернатых гигантов оказался здесь меньшим, чем в Новой Зеландии. Однако антропогенная трансформация ландшафтов, несомненно, положила конец существованию этой ветви палеогнат (Эйвельманс, 1994; Fuller, 2002). Свидетельства о встрече с последними эпиорнисами относятся, вероятно, к 1862 г. (Гросс, Зданович, 2001), однако они подвергаются сомнению серьезными учеными.

Численность африканского страуса на всём огромном историческом ареале вида ещё в средневековье составляла, очевидно, многие тысячи особей. Однако с тех пор область его обитания сократилась до двух изолированных участков в Африке, а численность снизилась на порядок. Хотя точные подсчеты численности страуса никто не проводил, предполагают, что 99% всех страусов сейчас обитают в Африке к югу от экватора. Особенно сильно пострадали от охоты сахарские и азиатские популяции. Арабы обычно устраивали на страусов загонную охоту на сменных верховых лошадях и верблюдах, нагруженных запасами пищи и воды. Сначала выслеживалось крупное стадо, затем оно разбивалось на небольшие группы, при этом один преследователь немного забирая в сторону, старался пустить бег птицы по дуге, остальные же в это время срезали расстояние по прямой. Меняя лошадей и постоянно меняясь ролями, они загоняли страуса обычно уже по прошествии часа. В настоящее же время оказывается гораздо проще загнать страуса на мощном автомобиле-внедорожнике. Именно так сейчас и поступают шейхи сахарских племён.

Народности Южной Африки обычно практиковали пешие охоты, подкрадываясь и подманивая любопытных птиц странными движениями. Нередко охотники сами имитировали страуса, надевая на себя подобие грубого чучела птицы с перьями. До настоящего времени почти все кочевые народы пустынной зоны активно разоряют кладки страусов, используя пустую скорлупу в качестве сосудов для воды, разнообразной посуды и утвари. Каждое яйцо может легко вместить три галлона жидкости.

Страусы, обитавшие на значительной части Азии, исчезли уже в раннем средневековье. В Аравии птицы подвида *syriacus* были истреблены к 1900 г., в Сирии — к 1914 г. Официально этот подвид считается окончательно вымершим к 1941 г., однако, по некоторым данным, последнюю взрослую особь видели в 1966 г. в Иордании, а страусовые кладки находили на территории южного Израиля до 1977 г. Сейчас предпринимаются попытки восстановления численности страусов на Ближнем Востоке. В Израиле в пустыне Негев проводится программа реинтродукции страуса — наиболее близкого к *syriacus* североафриканского подвида *camelus*. Кстати североафриканский подвид также находится в угрожаемом положении. К 1900 г. он исчез в Египте,

Ливии, Алжире, Марокко. В западной части Сахары обитает не более сотни особей. Если не принять серьёзных мер охраны, он может повторить судьбу аравийского подвида. Единственные территории, где страусы находятся в относительной безопасности — это заповедники и национальные парки Восточной и Южной Африки. Однако кочёвки птиц между парками сейчас практически невозможны, и связи между “запертыми” на охраняемых территориях субпопуляциями страусов отсутствуют. Чтобы избежать вырождения в изолированных группах, необходима программа по обмену генофондом, заключающаяся в переселении отловленных птиц в другие парки (Folch, 1992).

В качестве охотничьей дичи страуса неоднократно пытались интродуцировать за пределы Африки и Ближнего Востока. По крайней мере, одна такая попытка окончилась успехом. В 1869 г. партии страусов из Южной Африки (подвид *S. c. australis*) выпускали в природу в Австралии (штаты Виктория, Новый Южный Уэльс, Южная Австралия). Несмотря на интенсивную охоту, популяция страусов выжила в засушливых ландшафтах, сходных с африканскими, а в дальнейшем стала пополняться птицами, сбегавшими со страусиных ферм. В настоящее время в небольшом количестве африканские страусы обитают по всем открытым малонаселенным пространствам Австралии, их популяция имеет смешанное происхождение (подвиды *S. c. australis*, *S. c. camelus* и их гибриды).

Роль крупных страусообразных в жизни народов, в значительной степени сохранивших первобытный уклад, наглядно демонстрируют взаимоотношения папуасов Новой Гвинеи и казуаров.

Выслеживание казуара считается у папуасов одним из наиболее ответственных и сложных занятий, к нему допускаются лишь самые опытные охотники. Такая охота у ряда племён имеет сакральное значение, поскольку казуар считается «праматерью» человека. Она опасна тяжкими увечьями от ударов кинжалообразного когтя внутреннего пальца, способных вспороть живот охотнику или убить собаку на месте. Этот же коготь, насаженный на рукоятку используется аборигенами в качестве оружия (ножей, наконечников копий и стрел), так же как и обколотые с образованием острия и режущих граней трубчатые кости. Из роговых стержней маховых перьев изготавливают иглы. Нередко папуасы приручают молодых птиц, и те живут в деревнях в качестве запаса мяса на «чёрный день». С ними охотно играют дети, подросших птиц помещают в загоны, обнесенные высокой изгородью из кольев (препятствие до 1.5 м в высоту казуар может преодолеть без разбега). Содержат казуаров поодиночке, поскольку неуживчивые агрессивные птицы могут нанести друг другу серьезные травмы когтями. Из-за малоподвижного образа жизни в неволе прирученные казуары сильно жиреют и весят значительно больше диких сородичей. Откормленные казуары являются своеобразной “валютой” в ходе торговых отношений между племенами, за

взрослую ручную птицу можно выменять у соседей несколько свиней, невесту или высокопоставленного пленника (Folch, 1992).

Казуары, очевидно, никогда не были многочисленными птицами, по крайней мере, в историческое время. Два из трёх современных видов получили статус уязвимых в последнем издании Красной книги Международного союза охраны природы (МСОП). Популяция оранжевошейного казуара в 2000 г. оценивалась в 2.5–10 тыс. птиц, популяция шлемоносного казуара — менее 10 тыс. птиц. В настоящее время численность обоих видов падает ускоряющимися темпами. Основная причина — всё усиливающийся охотничий пресс со стороны быстро растущего аборигенного населения Новой Гвинеи, неконтролируемая вырубка первичных равнинных лесов — основного местобитания казуаров. Действенные меры по охране казуаров и их местобитаний предпринимаются пока только в Австралии, но и здесь 14 субпопуляций шлемоносного казуара, насчитывающие около 2 тыс. птиц имеют тенденцию к сокращению (BirdLife International, 2000). Пока неясна ситуация с казуаром-муруком, обитающим в труднодоступных горных лесах, которые ещё не подверглись столь масштабным трансформациям со стороны человека. Возможно, его численность также снижается.

Довольно сложно сейчас восстановить историческую область обитания эму. К моменту колонизации материка европейцами он был достаточно обычен в большинстве открытых ландшафтов Австралии, умеренно страдая от пожаров, засух, нападений динго и охоты аборигенов, которых связывали с эму примерно такие же отношения как папуасов с казуарами. С колонизацией Австралии белыми поселенцами и появлением фермерских хозяйств эму стали рассматривать как вредителя и конкурента. Считалось, что эму топчут посевы, истощают пастбища, отведённые для овец. С обводнением пустынных ландшафтов путем бурения артезианских скважин, поля и пастбища продвинулись вглубь континента. Обретя новую кормовую базу и запасы воды, естественно размножились крупные травоядные материка — эму и гигантские кенгуру. Против «вредителей» стали возводить многокилометровые заборы, ограждающие овечьи пастбища от ещё не освоенных земель. Были предприняты даже военные действия: в 1932 г. австралийское правительство снарядило целую артиллерийскую бригаду под командованием майора на уничтожение популяции эму в Западной Австралии, насчитывающей около 20 тыс. птиц. Вооруженные двумя пулемётами и 10 тыс. патронов, солдаты, в союзе с местными фермерами, рассчитывали прижать птиц к проволочным заборам и поголовно расстрелять. Однако в искусстве маневра и маскировки эму превзошли Королевскую австралийскую артиллерию. За весь поход было убито всего 12 птиц. Этот трагикомический эпизод вошел в историю Австралии под названием «Emu War» (война против эму). Тем не менее, массовое истребление эму продолжалось, за сданных птиц платили премии, только в 1964 г. было уничтожено 14.5 тыс. птиц. К концу

XX в. темпы отстрела постепенно снизились, хотя эму по-прежнему относятся к охотничьим объектам, а их мясо имеет коммерческую стоимость. В ряде районов штатов Виктория, Новый Южный Уэльс и Квинсленд, где эму ранее были истреблены, их успешно реинтродуцировали.

В настоящее время эму обитает практически по всей Австралии, за исключением лесистых районов восточного побережья и совсем безводных пустынь центральной части материка. По результатам учетов 1980-х годов, численность эму только в западной Австралии составляет 100–200 тыс. птиц. На востоке Австралии обитает 525 тыс. птиц. Популяции вида выглядят достаточно стабильными (Folch, 1992).

Более трагично сложилась судьба мелких форм эму, населявших острова у южного побережья Австралии. Уничтожение малого эму на о. Кенгуру началось с первого белого поселенца Флиндерса, оказавшегося на острове в 1802 г. Флиндерс и появившиеся за ним колонисты полностью уничтожили этих птиц к 1836 г., удовлетворяя свои охотничьи инстинкты и заодно освобождая место для овец. Довершили дело степные пожары, также инициированные фермерами. Три экземпляра в 1803 г. были привезены в Лондон и послужили основой для описания этой формы. По сходному сценарию шло истребление чёрного эму на о. Кинг, эта форма также исчезла к середине XIX в. На более крупном, лесистом и гористом о. Тасмания истребление местной формы эму шло чуть дольше. Птиц сначала вытеснили с открытых пространств в лесистую пересеченную местность, мало подходящую для обитания этих птиц. Последние тасманийские эму вымерли около 1865 г. В настоящее время от тасманийского эму в музеях мира сохранилось лишь три чучела. Малый эму представлен несколькими скелетами и двумя чучелами в музеях Турина и Женевы (Krumbigel, 1966). Чёрный эму известен ученым по нескольким костям и чучелу экземпляра, добытого в 1802 г. известным естествоиспытателем Баудином, и ныне находящимся в Парижском музее естественной истории. Вместо истребленного малого эму на о. Кенгуру сейчас живёт популяция «большого» эму, интродуцированного с материка в 1957 г. Он же в 1976 г. был интродуцирован и на о. Мария, также расположенный у южного побережья Австралии (Folch, 1992; BirdLife International, 2000; Fuller, 2002).

В XIX в. с интенсивным освоением открытых ландшафтов Южной Америки численность нанду, очевидно, сократилась на порядок. Их интенсивно истребляли владельцы ранчо, видя в них, как и в случае с эму, конкурентов домашнему скоту. Хотя нанду пока не фигурируют в Красной книге МСОП, их численность в настоящее время продолжает снижаться, и обоим видам присвоен статус близких к угрожаемым (*near-threatened species*). Численность обыкновенного нанду в 1980 г. оценивалась в 50 тыс., некоторые его популяции и подвиды, ставшие редкими, занесены в Красные книги некоторых латиноамериканских стран. В основном этот вид сейчас страдает от

антропогенной трансформации естественных местообитаний, превращенных в пастбища и поля сельскохозяйственных культур. Общая численность дарвинова нанду неизвестна, он вполне обычен в Патагонии (где часто пастется вместе с домашним скотом) и на Огненной Земле (куда был интродуцирован в 1936 г.). Вместе с тем состояние популяций горных подвидов дарвинова нанду внушает тревогу, фактически они близки к вымиранию. Сохранилось предположительно несколько сотен этих птиц, в основном в Андах на севере Аргентины. В Перу в 1983 г. насчитали всего 18 особей, несколько десятков осталось в Чили и Боливии. Основные причины исчезновения горного нанду — спортивная охота на джипах, сбор яиц индейцами *аймара* (Folch, 1992).

К счастью, нанду и эму легко приручаются и одомашниваются, наряду с африканскими страусами они в настоящее время разводятся на фермах по всему миру. Эти страусообразные достаточно неприхотливы, способны выдерживать как жаркую, так и морозную погоду. Методики инкубирования яиц, выращивания птенцов нанду и эму в целом сходны с таковыми для африканского страуса. Однако фермерское разведение эму и нанду в целом менее выгодно, чем африканских страусов — при сходных затратах меньше выход мяса и кожи, перья значительно менее красивы и ценны, идут главным образом на метелки для сбора пыли и прочие «технические» нужды. В Южной Америке прирученных нанду нередко до сих пор используют в качестве своеобразных «пастухов» для овец и гусей — нанду самостоятельно выводят подопечных с фермы на пастбища и приводят их обратно, могут отогнать некрупных хищников, например лис или одичавших собак. Казуаров в условиях фермерских хозяйств не разводят.

На киви периодически охотились маори, впрочем, весьма умеренно, особенно пока хватало моа. Киви легко можно было выследить с собакой, пугая факелами загнать в нору, иногда просто поймать руками или убить палкой. Птиц нередко подманивали ночью, имитируя шорох почвенных беспозвоночных (для этого скребли кусочком дерева по земле) либо подражая характерному брачному свисту самих киви (Folch, 1992).

С колонизацией Новой Зеландии европейцами исчезновение киви пошло более быстрыми темпами. Поскольку эти птицы имеют весьма сильный запах, их интенсивно и успешно выслеживали при помощи собак. Только в 1871 г. один охотник добыл таким способом 2.2 тыс. киви (в основном малого пятнистого). Но главную опасность для киви стали представлять завезенные в Новую Зеландию человеком наземные четвероногие хищники — от собак и лис, нападающих на взрослых, до поссумов, горностаев, кошек и крыс, уничтожавших яйца и молодняк. В результате прямого истребления, беспокойства со стороны туристов, резкого уменьшения площади лесов, численность всех видов киви сильно сократилась. До 94% птенцов не дожи-

вают до второго года жизни, примерно половину из них убивают горностаи, домашние и одичавшие кошки. Известен случай, когда всего одна собака загрызла за 6 недель около 500 бурых киви. Предпринимаются попытки спасти птиц от вымирания, вывозя на острова, лишенные хищников и не посещаемые человеком (Folch, 1992).

Все киви сейчас занесены в Красную книгу МСОП как уязвимые виды, а северный бурый киви (которого нередко считают самостоятельным видом), попал в категорию исчезающих видов. Несмотря на то, что эта форма, по сравнению с сородичами, имеет пока наиболее обширный ареал, охватывающий около 38 тыс. км<sup>2</sup> на Северном острове и более высокую численность (до 35 тыс. по данным 1996 г.), темпы сокращения его популяций выше, а деградация естественных местообитаний идет стремительнее, чем в других местах. Предполагают, что с 1900 г. общие запасы северного бурого киви сократились на 90%, а сплошной естественный ареал распался на семь изолированных участков. Лишь группы птиц, вывезенные на мелкие островки, где отсутствуют хищники и соблюдается строгий охранный режим, относительно стабильны. На о. Литтл Барьер сохранилось до 1 тыс. птиц, несколько меньшее число северных киви обитает на островах Кауау, Поунуи и Капити, правда, на последнем эта форма гибридизирует с завезённым сюда же южным бурым киви. Южный бурый киви сохранился в горном районе Фьордленд на юго-западе Южного острова (номинативный подвид) и на самом южном острове основного архипелага Новой Зеландии — Стюарт (подвид *A. australis lawryi*). На о. Стюарт популяция вида относительно стабильна и составляет до 20 тыс. особей, фьордлендская популяция насчитывает 7 тыс. и сокращается. Общий ареал современного обитания южного бурого киви составляет 9.8 тыс. км<sup>2</sup>.

Большой пятнистый киви в настоящее время обитает на трёх участках северо-запада Южного острова общей площадью 8.5 тыс. км<sup>2</sup>. Он интродуцирован также на о. Литтл Барьер. В 1996 г. его суммарная численность оценивалась в 22 тыс. особей и продолжает снижаться. Малый пятнистый киви ныне исчез на главных островах архипелага и сохранился лишь на пяти небольших, лишенных хищников островках-сателлитах у побережья обоих островов суммарной площадью 31 км<sup>2</sup>. Общая численность вида в 1996 г. была оценена в 1.1 тыс. особей, причем более 90% популяции обитает на о. Капити (у побережья Северного острова), площадью 20 км<sup>2</sup>. На Капити птиц успешно интродуцировали в 1900 г., расселение на другие острова происходило уже с Капити в 1980–1995 гг. Хотя численность этого вида значительно ниже, чем у других, она медленно растёт (примерно на 100 птиц за 10 лет). У других же видов киви она падает примерно на 5.8% в год. Прогнозы на дальнейшее выживание киви на главных островах архипелага весьма неутешительны, поскольку справиться с наземными хищниками на них не представляется возможным (BirdLife International, 2000).

Тинаму, может быть в силу своих некрупных размеров, пострадали от человека меньше других палеогнат. Конечно, численность многих видов в результате охоты сильно сократилась, но в Красную книгу МСОП попали только 8 видов из 48 (т.е. меньше 20%). Полностью вымершим считается магдаленский скрытохвост (*Crypturellus saltuarius*), известный только по типовому экземпляру, добытому в 1943 г. в долине р. Магдалена на севере Колумбии. Часто его считают лишь подвидом красноногого скрытохвоста (*C. erythropus*), широко распространенного на севере Южной Америки. Причины его исчезновения до конца не выяснены, возможно, это охота и деградация местообитаний под воздействием хозяйственной деятельности человека.

Вероятно, вымер или находится в критическом состоянии перуанский тинаму (*Nothoprocta kalinowskii*). Этот вид известен по двум экземплярам, добытым больше века назад — из окрестностей Куско (1894 г.) и с тихоокеанского склона Анд к северо-западу от Куско (1900 г.). Обе находки были сделаны на высотах 3 тыс. и 4.575 тыс. м н.у.м., в горном криволесье и кустарниковых ассоциациях, перемежаемых луговинами. В настоящее время эти ландшафты в значительной степени замещены посевами, пастбищами и густо населены. По самым оптимистичным оценкам популяция вида (если он выжил) составляет меньше 50 особей.

К категории уязвимых относят пять видов отряда — черного тинаму (*Tinamus osgoodi*), тинаму Тачановского (*Nothoprocta taczanowskii*), скрытохвоста чоко (*Crypturellus kerriae*), малую нотуру (*Nothura minor*) и карликового тинаму (*Taoniscus nanus*). Это узкоареальные, как правило, монотипичные формы с мозаичным распространением, часто носящим реликтовый характер. Все они страдают от нерегламентированной охоты и фрагментации и трансформации естественных местообитаний, будь то прибрежные мангровые заросли, равнинный тропический лес или горные степи. В популяциях этих видов по экспертным оценкам насчитывают от 10 тыс. до 1 тыс. особей, численность имеет стойкую тенденцию к снижению. Противоречивы данные о современном состоянии популяций редких и скрытных тинаму-отшельника (*Tinamus solitarius*) и желтоногого скрытохвоста (*Crypturellus noctivagus*). Учитывая, что восточные районы Бразилии, где они обитают, в настоящее время испытывают перенаселение и бум хозяйственной деятельности, эти виды, очевидно, также находятся в угрожаемом положении (Cabot, 1992; BirdLife International, 2000).

Тинаму были и остаются традиционными объектами охоты у различных племен индейцев Южной и Центральной Америки. В амазонской сельве на тинаму обычно охотились, плывя по реке на каноэ и ориентируясь на их голоса. В большинстве стран Латинской Америки они считаются наиболее ценной пернатой дичью. Некоторые обычные виды успешно разводят на охотничьих фермах Америки и Европы наряду с фазанами и куропатками. А

красивые яркие яйца разных видов тинаму очень ценятся коллекционерами птичьих кладок (Cabot, 1992).

Из за вкусного мяса, напоминающего куриное, широко распространённого в Южной Америке краснокрылого тинаму (*Rhynchotus rufescens*) в конце XIX в. акклиматизировали в Англии, Франции, Германии, Венгрии. В Европе возникли размножающиеся популяции этого вида, но без дополнительных завозов они угасли к началу XX века. В Англии последнего тинаму видели в 1901 г. В 1966–1977 гг. краснокрылого, украшенного (*Nothoprocta ornata*) и хохлатого (*Eudromia elegans*) тинаму, пятнистую (*Nothura maculosa*) и дарвинову (*N. darwini*) нотур в качестве охотничьих объектов неоднократно интродуцировали также в США. В 1885 г. чилийский тинаму (*Nothoprocta perdicaria*) был интродуцирован на о. Пасхи в Тихом океане, его популяция здесь сохранилась до настоящего времени, однако страдает от завезенных в 1928 г. грифовых соколов каракар (Cabot, 1992).

## Этапы развития страусоводства

Тысячелетиями красивые маховые и рулевые перья самцов африканского страуса украшали головы африканских вождей, египетских фараонов и других древних властителей, приобретя статус символики монаршей власти. В средние века в Европе из них делали опахала, плюмажи шлемов рыцарей и головных уборов дворянства. В XVIII–начале XX вв. перья шли в основном на украшение дамских шляп и на веера, широко использовались в театральных постановках, шоу и других массовых мероприятиях. Они применялись в прикладном рукоделии, в рыболовстве — для изготовления поплавков, в промышленности — для инструментов.

Чтобы удовлетворить спрос на перья, мясо и кожу африканского страуса, на него издавна охотились по всей области его обитания. Особенно интенсивной, практически истребительной, эта охота стала в XIX–начале XX вв. Естественный ареал и численность африканского страуса стремительно и неуклонно сокращались. Очевидно, его истребление как вида было бы неминуемо, если бы в определенный момент страуса не начали разводить в неволе.

Страусоводство прошло долгий путь своего становления и развития — от бессистемного использования до практически безотходной переработки сырья. Современное страусоводство представляет собой сверхприбыльную отрасль птицеводства, полностью освоившую ресурсный потенциал этих удивительных птиц. Очевидно, что истоки эффективного ведения отрасли уходят своими корнями вглубь истории многих народов и, главным образом, стран африканского континента.

В настоящей главе мы рассмотрим основные исторические этапы формирования страусоводства как отрасли и проследим характер использования страусовой продукции в ретроспективе.

### Успехи страусоводов ЮАР и кризисы отрасли

Впервые предложил разводить страусов в качестве домашней птицы ещё в начале XIX в. знаменитый французский ученый-эволюционист Жоффруа де Сент-Илер. Он основывался на том, что страусов легко приручали и одомашнивали ещё древние египтяне. Правда, первые попытки разведения страусов были неудачными.

Спасительным для страуса как биологического вида явилась эффективная селекционная программа, разработанная и апробированная в Африке. Вообще вся дальнейшая история селекции страусов связана именно с этим континентом. Одна из первых ссылок в заметках ранних путешественников о естественном местообитании страусов в ЮАР относится к 1775 г. (<http://>

[www.kleinkaro.com](http://www.kleinkaro.com); <http://www.iln.org.uk>). Впервые страусов как хозяйственно полезных птиц стали разводить на промышленной основе в 1850 г. на территории ЮАР в г. Оудсхурн (Oudtshoorn) ради пера, которое очень ценилось в Западной Европе и Америке.

Россия также в конце XIX–начале XX вв. поставляла в Западную Европу, главным образом во Францию, разнообразную фантазийную перьевую продукцию. Особенно ценились на Западе такие категории перо-пухового сырья, как лебяжьи, гусиные, куропаточьи, сорочьи шкурки, шкурки гагар, сов и орлов, глухариные грудки, петушиные хвосты и гривки, крыло куропаток, уток и глухарей и др. Предприниматели зарабатывали до 500% от исходной стоимости сырья. Поставщиками данного сырья были Урал, Сибирь, побережье Белого моря, Новая Земля и остров Врангеля (Классен, 1926).

Однако полномасштабная коммерческая деятельность началась уже в 1821 г., когда с мыса Доброй Надежды была экспортирована первая партия страусовых перьев в количестве 1230 кг на сумму R 17338 (R — ранд/рэнд (Rand) — валюта ЮАР). В 1858 г. было экспортировано только 915 кг перьев, но эта партия была оценена уже в R 25316. Стоимость перьев увеличилась почти на 100% (R 14.10/кг в 1821 г. против R 27.68/кг в 1858 г.), что обозначило положительную рентабельность производства перьевой продукции (<http://www.oudtshoorninfo.com>).

Поняв экспортный потенциал страусового перо-пухового сырья, фермеры Оудсхурна начали систематическую работу по domestикации страусов. Для этих целей птицы были размещены на территории больших огороженных участков (рис. 3.14). Поначалу неорганизованная работа, сопровождавшаяся гибелью молодняка, появлением болезней и травм, наносила суще-

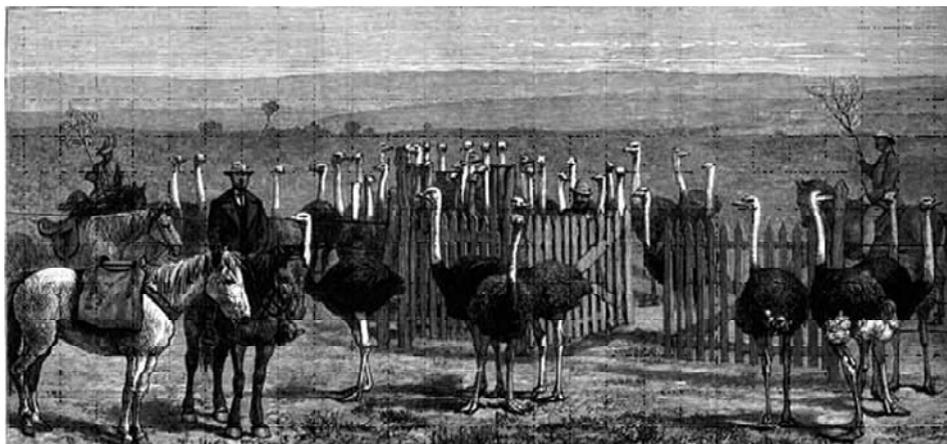
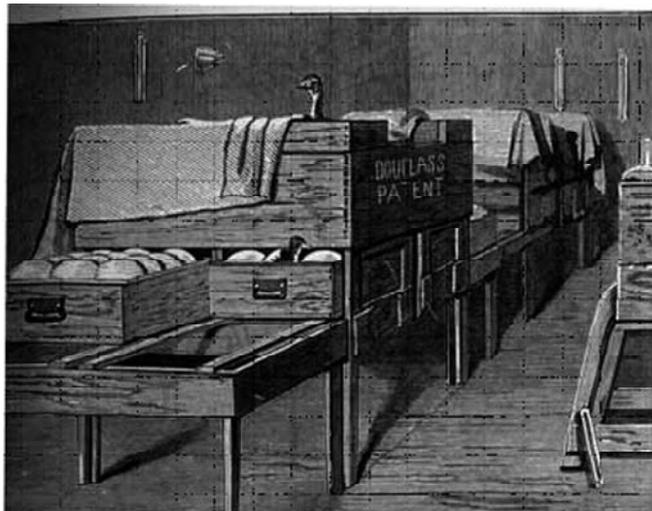


Рис. 3.14. Организация выпаса африканских страусов в ЮАР (<http://www.iln.org.u>)

**Рис. 3.15.** Инкубатор Артура Дугласа (<http://www/iln.org.u>)



ственный урон отрасли. Кроме того, птицы нередко становились жертвами хищников. Однако ситуация улучшилась с изобретением инкубатора (рис. 3.15) для страусовых яиц, который существенно сократил естественные риски и обеспечил расширение производства.

Инкубатор, изобретенный Артуром Дугласом (Arthur Douglass), до сих пор экспонируется в рамках постоянной выставки C.P. Nel Museum, находящегося в Оудсхурне. Музей был объявлен национальным памятником в 1981 г. (<http://www.cpnelmuseum.co.za>).

Это знаменательное событие произошло в 1869 г. Вместе с тем первые неудачи уже не могли остановить набравшую обороты новую отрасль, предоставившую к 1865 г. 8600 кг перьевой продукции, которая была реализована на сумму R 125000 (R 14.53/kg), что было близко по ценовым показателям к 1821 г.

Стоит отметить, что многие зоотехнические инновации были открыты случайно. Так, например, импортная люцерна, засеянная на небольшом участке земли, в скором времени приобрела такую популярность, что ее начали сеять повсеместно. Фермеры заметили, что рацион на основе люцерны положительно сказался на репродуктивных способностях страусов. Количество птиц с 80 голов в 1865 г. увеличилось до 20 тыс. голов в 1875 г.

Основным видом продукции, поставляемой в Европу, были перья (рис. 3.16).

Перья страусов собирают каждые 9 месяцев, обычно вскоре после линьки, пока они ещё не успели обтрепаться и только у особей от 3 до 12 лет. Существуют три различные технологии сбора перьев: обрезание на уровне



**Рис. 3.16.** Склад страусовых перьев (<http://www/iln.org.u>)

кожи (что абсолютно безболезненно для птиц), выщипывание рукой и выдергивание щипцами (*квиллинг*), которые применяются в зависимости от возраста птицы и в определенное время зрелости пера (см. подробно в: Братских и др., 2004).

Наиболее ценные виды перьев относили к фантазийной категории, поэтому основное назначение перьев ограничивалось украшением дамских шляп. Однако из этой категории сырья также производили пуховки (для пудры), «меха» для отделки платьев, костюмов и обуви, головные уборы, веера, опахала, плюмажи, боа, цветы и другие украшения. Из отдельных частей страусового пера также могли производить мундштуки, поплавки, зубочистки, искусственную щетину и другие товары (Классен, 1926). К этому времени перьевая промышленность стала важнейшим сектором южноафриканской экономики. Экспортный потенциал перьевой продукции был настолько высок, что продажа страусовых перьев по экономическим показателям стояла сразу после золота, алмазов и шерсти, занимая почетное четвертое место (<http://www.oudtshoorninfo.com>). К 1882 г. ежегодная емкость перьевого рынка достигла USD 5 млн., уступая только алмазному рынку Кимберлийских алмазных шахт (<http://www.time.com>). Стоимость племенной пары страусов доходила до GBP 1000. Организация торговли в те годы строилась на многоступенчатой основе. Сара Штайн, опираясь на богатые архивные материалы, обнаружила, что торговля перьями в этот период осуществлялась через глобальные товарные цепочки, включая сортировку, экспортно-импортную подготовку, аукционы, оптовую торговлю и, наконец, изготовление изделий для розничной продажи (Stein, 2008). Обсуждая рабочую жизнь молодых женщин и девушек, которые подготавливают перья для продажи,

Штайн указывает на очень низкую заработную плату и антисанитарные условия, при этом обращает внимание, что работницы склонны к туберкулезу из-за частичек пыли и пуха, вдыхаемых во время тяжелого ручного труда. Существенный вклад в развитие перо-пуховой промышленности в Оудсхурне внесла еврейская община (основной контингент жителей — выходцы из Литвы и России), имеющая хорошие коммерческие контакты с партнерами из Лондона, Парижа, Нью-Йорка (<http://www.guardian.co.uk>).

Однако из-за кризисов перепроизводства, которые являлись спутниками раннего капитализма, отрасль с 1885 г. приходит в упадок. Тем не менее, к началу нового столетия, ознаменованного англо-бурской войной (1899–1902 гг.), к страусоводству вновь возник интерес, пик которого пришелся на 1913 г. (<http://www.oudtshoorninfo.com>). В 1906 г. правительством ЮАР с целью защиты национального рынка был введен запрет на экспорт яиц и живых птиц в другие страны (The ostrich..., 1999). Уже тогда была создана мощная туристическая инфраструктура, во многом сохранившаяся и по сей день. В то время возникла мода на такой аттракцион, как катание в повозке, запряженной страусом. В 1911 г. вблизи Тимбукту было выведено стадо черного африканского страуса с наиболее красивыми перьями, ибо именно тогда провели селекционную работу по перьевому признаку (<http://www.tonyhill.net>).

К этому времени стоимость одного фунта (0.454 кг) перьев была сопоставима по стоимости с однокаратным бриллиантом (<http://www.guardian.co.uk>). Дикие спекуляции на перья и землю охватили капскую провинцию; в этот период каждый хотел быть страусоводом. Сара Штайн в одной из своих статей описывает историю одного торговца Исаака Нурика (Isaac Nurick), которому удалось в декабре 1912 г. на аукционных торгах в Лондоне реализовать 1708 перьев, доставленных из Оудсхурна. Основными английскими брокерскими фирмами в этом секторе экономики были «Figgis & Co.» и «Hale & Son» (Stein, 2007). Одна партия перьев на общую сумму GBP 20000, находящаяся на борту «Титаника», так и не была доставлена адресату, ибо, как известно, корабль затонул на пути в Нью-Йорк в ночь с 14 на 15 апреля 1912 г. В 1913 г., перед неизбежным крахом отрасли, цены на перья взлетели до USD 500 за фунт (<http://www.time.com>).

Число ферм постепенно продолжало увеличиваться, в 1875 г. в долине Пети Кару в Южной Африке выращивалось 2.159 тыс. страусов, а к 1914 г. — 110 тыс. особей. Подобные фермы появились в Алжире, на Сицилии, во Флориде, в Ницце, Гамбурге. В 1910 г. Южная Африка экспортировала 370 тыс. кг страусового пера.

Еще во время второго ренессанса отрасли некоторые южноафриканские коммерсанты предрекали новый системный кризис, обусловленный отсутствием диверсификации сельского хозяйства Западной Капской провинции, делающей основной упор на перьевую промышленность. Вместе с тем, большинство предпринимателей отнеслись к этим утверждениям скептически,

веря в незыблемость моды на страусовое перо. Однако, как показало время, меньшинство реалистов было прозорливее, и в 1914 г. отрасль снова оказалась в коллапсе, что связано с развязыванием первой мировой войны (1914–1918 гг.). Как результат — экономика региона была разрушена; большинство фермеров возвратилось к традиционному ведению сельского хозяйства. В этот период цены на перья в одночасье упали более чем наполовину, а 80% фермеров, участвующих в производстве и продаже пера страуса, стали банкротами. Сокрушительный удар по отрасли нанесла и природа. В 1916 г. регион ждала небывалая засуха (<http://kleinkaroo.com>). Кроме того, объективной причиной, вызвавшей отказ от фантазийных перьев у женщин, был научно-технический прогресс, все больше внедрявшийся в повседневную жизнь и обусловивший перемены в женской моде. В начале века в США — основной стране-импортере перьев — появились автомобили, разработанные Генри Фордом (1863–1947 гг.), требующие более демократичного стиля в одежде и, как следствие, отказа от пышных шляп с перьями (<http://www/oudtshoorninfo.com>). Были и некоторые морально-этические причины, обусловившие резкий отказ от страусовых перьев. Во время войны носить головные уборы с перьями стало элементом фривольности, не патриотичности, глупости и вульгарности. Статус перьев низвели до уровня маскарадного костюма (<http://online.wsj.com>).

Кризис отрасли в ЮАР дал толчок к развитию страусоводства в США. К 1921 г. на территории США обитала всего 231 особь африканского страуса. Крупным центром страусоводства в США считают штат Калифорния, где была воссоздана вся сопутствующая инфраструктура, позволяющая разводить страусов в неволе (The ostrich..., 1999). Разведение страусов в ЮАР на много лет отошло на второй план. Если в конце Первой мировой войны популяция одомашненных страусов составляла 314 тыс. голов, то к 1930 г. их количество снизилось до 32 тыс. голов. Последующие десятилетия продукция страусоводческой отрасли характеризовалась минимальным присутствием на товарно-сырьевых рынках мира. К 1940 г. племенное стадо насчитывало уже не более 2 тыс. голов (<http://www/oudtshoorninfo.com>). Вся птица была направлена на убой ради шкур, кожаные изделия из которых к этому времени приобрели определенную популярность, при этом туши страусов скармливали крокодилам.

Перо-пуховое сырье приобрело характер вторичного сырья, что, естественно, связано с законом возвышения потребностей, повлекшим трансформацию потребительной стоимости перьевого сырья и личных нужд людей, а также исторически изживших себя общественных потребностей, которые восполнялись успехами химической промышленности, внедрявшей искусственные волокна в повседневную жизнь человека. Животно-техническое сырье уже не могло в полной мере конкурировать с прогрессом в промышленности, выпускающей товары с заданными свойствами.

### Возрождение и современное развитие страусоводства

13 августа 1945 г. по инициативе 120 фермеров Малого Кару (Klein Karoo) был создан кооператив под названием «Klein Karoo Landboukoöperasie» («KKLK») (The ostrich..., 1999; <http://www.kleinkaroo.com>). В 1947 г. королева Великобритании Елизавета помогла возрождению страусоводства, посетив Оудсхурн, восхваляя перья и публично участвуя в ощипке страуса (<http://www.time.com>).

Со временем возник спрос и на мясную продукцию страусоводства, что послужило открытию первого убойного цеха. Это произошло в сезон 1963–1964 гг. Продажа страусовых шкур началась только в сезон 1969–1970 гг., ибо в это время был открыт первый кожевенный завод по переработке страусового кожевенного сырья. Столкнувшись с проблемой выделки, фермеры обратились за помощью к специалистам из Великобритании, которые поделились прогрессивным опытом окуночных и отделочных операций, что позволило в 1970 г. на территории Малого Кару выпустить первую партию страусовой кожи. Постепенно мода на изделия из кожи страуса охватила всю Западную Европу и Северную Америку (<http://www/oudtshoorninfo.com>).

В настоящее время страусов успешно разводят в 50 странах мира. Продукция страусоводства служит объектом купли-продажи на мировых рынках. Наиболее востребованным товаром является кожевенное сырье, которое широко применяется в производстве. В 1998 г. мировое производство страусовой кожи составило 320 тыс. штук. Примерную емкость рынка можно проследить по мировому поголовью страусов, которое в 90-е годы доминировало в ЮАР и США, составив более 700 тыс. птиц (табл. 16) (MacNamara et al., 2003).

Однако мировое поголовье птиц в 2003 г. несколько снизилось и составило уже не более 500 тыс. птиц, при этом 70% от этого количества приходилось на Южную Африку (The potential for..., 2005).

Стоимость страусовой кожи на мировом рынке существенно зависит от сорта. Если квадратный фут первосортной кожи стоит USD 22, то такое же количество третьесортной кожи стоит USD 19 (MacNamara, 2003).

Структура экспортно-импортных поставок характеризуется превалированием сырья, а также кожевенного полуфабриката. Так, например, емкость австралийского экспортного рынка страусового кожевенного сырья можно оценить в AUD 5.2 млн. Причем основную массу товара (90%) отгружают в виде сырья, 9% — в виде кожевенного полуфабриката «wet-blue» и 1% — это кожа, прошедшая все операции, предусмотренные технологией (табл. 17).

Сегодня многие мировые бренды (Prada, Gucci, Marcela Calvet, Botega Venetta) производят продукцию из кожи страуса, цены на которые доходят

**Таблица 16.** Мировое поголовье страусов в 1995–1996 гг.  
(по: MacNamara et al., 2003)

Государство	Количество голов, тыс.
ЮАР	200 – 250
США	250
Австралия	50
Китай	70
Зимбабве	33
Израиль	25
Намибия	21
Европа (Великобритания, Бельгия, Нидерланды, Франция)	10
Ботсвана	5
Всего	714

до USD 500–5000 за изделие. В настоящее время производят такие товары, как сумки, куртки, в США большой популярностью пользуются ковбойские сапоги, произведенные из страусовой кожи. Крупным потребителем страусовой кожи является и автомобильная промышленность, производящая обивку сидений, а также приборных и дверных панелей (<http://en.wikipedia.org>).

Но и перья не потеряли своей актуальности в современном мире. Как оказалось, они отличаются антистатическими свойствами. Именно поэтому сейчас их используют для очистки экранов мониторов и для изготовления веничков, которыми сметают пыль. Но главное целевое назначение перьев страуса в настоящее время заключается в обеспечении ин-

**Таблица 17.** Основные направления экспортной производственной специализации и географические направления экспорта страусового кожевенного сырья в Австралии (по: MacNamara et al., 2003)

Экспортная производственная специализация		Основные географические направления экспорта	
Степень обработки	Массовая доля, %	Страны-импортеры	Массовая доля, %
Сырье	85–90	Южная Африка	70
Крафт или вет-бло	5–10	Южная Корея	20
Кожа	1–2	Гонконг (Сянган)	10

дустрии моды красивым природным материалом. Крупным заказчиком перьев традиционно остается карнавал в Рио-де-Жанейро. Ежегодной обработке подвергается порядка 350 тыс. кг пера страуса, при этом 80% этого объема приходится на производителей Кляйн Кару. С 1945 г. проходили ежегодные аукционы по продаже пера, однако эта система реализации перьев себя изжила и была прекращена в 1979 г. В настоящее время цена на сырье определяется на основе строгой оценки качества, в основе которой лежит единая схема сортировки и калибровки. Производство оснащено современными механическими сушильными аппаратами, позволяющими достигнуть кондиционной влажности перо-пухового сырья (<http://www.kleinkaroo.com>).

Широкое использование продукции страусоводства мировым птицеводством обусловлено исключительно ценным характером пищевого и технического сырья, которое можно получить от столь экзотических животных. Высокая рентабельность, определенная практически безотходным целевым назначением продукции, сделала эту сферу сверхприбыльной. В настоящее время страус служит «целевым объектом», от которого получают мясо, кожу, яйца, перья, жир, глаза, ресницы, когти, сухожилия, субпродукты. Мировая научная общественность широко изучает проблему данной отрасли, издается ряд специализированных журналов, выпускаемых за рубежом и в России. Во многих странах мира созданы специализированные ассоциации, действия которых координирует Всемирная организация страусоводов (The World Ostrich Association), развивающая основополагающие принципы эффективного разведения и использования страусов, проходят ежегодные конференции, раскрывающие научные достижения в этой области. Таким образом, мы можем с уверенностью сказать о формировании нового законченного сектора птицеводства, обладающего всеми признаками научно-производственной и организационной базы.

Немаловажным подспорьем существования страусовых ферм является их зрелищность, привлекательность для туристов. На многие фермы (в том числе в России) организуются экскурсии, здесь торгуют разнообразными сувенирами из страусоводческой продукции. Поскольку взрослый страус легко выдерживает вес седока, на некоторых фермах устраивают своеобразные «страусиные бега», даже с использованием тотализатора, как на настоящих скачках.

В заключение важно обозначить основные исторические этапы, которые лежат в хозяйственно полезном использовании страусов. Полагаем, что наиболее объективная периодизация должна включать четыре этапа:

I. Период до 1850 г.: бессистемная эксплуатация, когда птиц только использовали, не заботясь об их полноценном воспроизводстве. Этот период наиболее длительный и может быть датирован хронологически от глубокой древности (с первобытно-общинного строя) до середины XIX в.

II. 1850–1914 гг.: формирование селекционной работы, способствующей закреплению хозяйственно-полезных признаков африканского страуса.

III. 1914–1945 гг.: кризис отрасли происходит на фоне индустриального прогресса и двух мировых войн.

IV. 1950-е годы — по настоящее время: возрождение отрасли как высоко-рентабельной системы разведения и использования африканского страуса.

## Особенности содержания и разведения страусообразных в неволе

### Инкубация яиц и выращивание молодняка африканского страуса

В природе самка африканского страуса обычно откладывает 2–10, максимум — 12–18 яиц за сезон размножения, и количество яиц зависит от возраста и ранга самки. Яйца страусов имеют крупные размеры, эллипсоидную форму, а их вершина и основание различаются с трудом (табл. 18). Масса яйца достигает 1.5 кг (иногда — до 1.6 кг), а его объем — 1.3 мл. Оно богато альбумином, желтком. Отличается толстой скорлупой.

Состав яиц африканского страуса заметно отличается от состава яиц других сельскохозяйственных птиц, например, домашних кур (табл. 19). В яйце страуса немного повышено содержание альбумина, в котором хорошо представлен зольный компонент и, конечно, толстая скорлупа яйца страуса составляет почти 20% массы яйца, в то время как у куриного яйца масса скорлупы в 2 раза меньше.

Содержание холестерина и жирных кислот в желтках яиц разных видов сельскохозяйственных птиц также значительно отличается от такового у страуса (табл. 20). Уровень холестерина в яйце страуса низок, а насыщенных жирных кислот — достаточно высок.

**Таблица 18.** Морфометрические показатели яиц ( $n = 50$ ) африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes)

Параметры яйца	$M^* \pm \sigma$
Длинная ось, мм	$155.5 \pm 4.17$
Поперечная ось, мм	$128.7 \pm 3.03$
Окружность на вершине, мм	$44.6 \pm 1.30$
Окружность в обхвате, мм	$40.4 \pm 1.22$
Масса яйца, г	$1522.2 \pm 103.21$
Альбумин, г / % массы яйца	$904.6 \pm 100.14 / 59.4$
Желток, г / % массы яйца	$317.5 \pm 38.26 / 20.8$
Скорлупа, г / % массы яйца	$296.7 \pm 31.29 / 19.5$
Объем яйца, мл	$1346.7 \pm 102.71$

\* *Примечание:*  $n$  — количество промеренных яиц;  $M \pm \delta$  — средняя арифметическая простая со средним квадратическим отклонением.

**Таблица 19.** Состав яиц африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes) и домашней курицы (%% массы яйца)

Вещество	Страус, $n = 1$	Курица, $n = 1$
Альбумин	59.4	58.1
Желток	20.9	31.8
Скорлупа	19.5	10.1
Альбумин		
Вода	88.7	87.9
Общий белок	8.9	10.6
Зола	0.87	0.6
Желток		
Вода	50.9	48.7
Общий белок	15.0	16.6
Общий жир	31.3	32.6
Зола	1.9	1.0

Примечание:  $n$  — число исследованных яиц.

**Таблица 20.** Содержание холестерина и жирных кислот в желтках яиц африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes) и некоторых видов сельскохозяйственных птиц (%% массы яйца,  $n=1$  для всех видов)

Вещество	Страус	Курица	Индеек	Перепел	Утка	Цесарка
Холестерин	1.20	1.5–1.9	2.4	1.28	2.1	1.60
Насыщенные жирные кислоты	43.7	34.5–40.0	36.82	38.7	32.33	47.48
Ненасыщенные жирные кислоты	38.1	46.7–53.4	43.94	45.67	54.88	29.99
Полиненасыщенные жирные кислоты	17.0	4.1–17.2	16.84	14.35	10.68	20.93

Примечание:  $n$  — число исследованных яиц.

Для промышленного производства африканских страусов применяется только искусственная инкубация. При оптимальных условиях содержания и регулярном отборе яиц одна самка за сезон может отложить до 60 или даже 100 яиц (Ваутерс, 1995). В 2005 г. в Подмоскowie (Московская область, Серпуховской район, ферма «Русский страус») максимальное количество яиц — 206 — было отложено четырьмя самками, образующими одну группу, т.е. на одну самку приходилось в среднем 51.5 яйца. И этот максимум был установлен лишь для одной-единственной группы самок. По другим группам и в другие годы результаты были намного скромнее.

### Сбор, сохранение и отбор яиц для инкубации

В естественных условиях страусы начинают насиживать яйца в среднем через 18–25 дней после откладки первого яйца. Эти сроки зависят от того, сколько яиц в общей кладке: если всего два–три, то и насиживание начинается спустя 2–5 дней после откладки первого яйца. Поскольку загрузка инкубатора требует полной партии яиц, то первые собранные яйца (в условиях неволи, как правило, самки несутся во второй половине дня) нужно хранить в течение нескольких дней, пока не наберется достаточное количество яиц. Партию для закладки собирают в течение определенного периода времени. В «Русском страусе» закладка осуществляется раз в неделю, а на ферме «Страфер» (Московская область, г. Орехово-Зуево) — с интервалом в 10 дней. В страусоводческих хозяйствах Польши даже проводились специальные испытания допустимых сроков хранения яиц страусов до их закладки в инкубатор. Срок хранения 10–12 дней никак не ухудшает результаты инкубации, равно как и срок хранения в три недели при температуре 12–15 °С (Горбанчук, 2001). Очевидно, что яйца страусов хорошо защищены от неблагоприятных факторов среды и могут довольно долго храниться. Однако длительное хранение яиц нежелательно, так как приводит к ухудшению их инкубационных качеств.

Для сохранения яиц необходимо соблюдать определенные условия. Яйца не должны соприкасаться друг с другом, а также с поверхностями шкафа для хранения (рис. 3.17, вклейка). Они нуждаются в интенсивной аэрации, поэтому помещение для хранения яиц должно быть хорошо проветриваемым. Оптимальная температура хранения — от 10 до 17 °С. При более высоких температурах начинается развитие эмбрионов, период вылупления птенцов получается более растянутым, что затрудняет технологический процесс их дальнейшего выращивания. В качестве минимальной температуры развития зародыша страуса (так называемый «физиологический ноль») принимается 21 °С.

Свежеснесенные яйца этикетировать, записывая на них дату откладки и номер вольера. (Все записи необходимо делать только простым карандашом.)

Отложенное яйцо покрыто защитной пленкой, которая образуется при его прохождении по яйцеводу самки. Эта пленка предохраняет его от бактериального заражения, поэтому по общепринятым правилам инкубации не рекомендуется мыть яйца до закладки, а можно только очищать поверхность яйца от загрязнений с помощью щетки. Например, *«Вокруг мытья яиц ведутся постоянные дискуссии, поскольку этот процесс может привести к фатальным последствиям. Вымыв яйцо, можно удалить находившиеся на его поверхности бактерии лишь на несколько часов, в то же время это действие разрушает защитную оболочку на яйце. Таким образом, яйцо становится незащищенным от оставшихся бактерий, количество которых*

может даже возрасти и превысить первоначальное» (Балжиков и др., 1999). В 2000 г. мы пытались следовать этим рекомендациям, но в результате в процессе инкубации на 50 инкубируемых яиц приходилось от 4 до 6 тухлых. Вот почему нами разработана собственная система дезинфекции яиц (см. ниже).

Физиологическое состояние самок оказывает значительное влияние на качество инкубационных яиц, например, такие заболевания, как воспаление яичника, при котором возникают различные дефекты яичной скорлупы — шероховатость поверхности, складки и борозды на ней, отсутствие оболочки из муцина (слизистого секрета) или мягкая яичная скорлупа. Известны бактериальные и вирусные инфекции, которые имеют «вертикальный» или «трансовариальный» путь передачи, т.е. возбудители заболевания попадают внутрь яйца еще до формирования скорлупы. Однако, самый распространенный путь инфицирования яиц — внедрение патогенных организмов через поры яйца после того, как оно снесено. Отложенное яйцо имеет температуру тела самки, но довольно быстро охлаждается, что приводит к незначительному уменьшению объема содержимого яйца. Соответственно давление на скорлупу ослабевает, поэтому в яйце создаются области пониженного давления, и через поры в скорлупе в них поступает воздух (загрязненный патогенными организмами), заполняя камеру. В дальнейшем, вместе с развитием эмбриона может происходить и развитие инфекции (Anderson Brown, Robbins, 2002).

По нашим данным, бактериологическое исследование мазка из кишечника погибшего при вылуплении страусенка показало, что этот птенец уже был заражен тремя видами бактерий (*Citrobacter* sp., *Proteus vulgaris*, *Staphylococcus epidermidis*), относящихся к группе условно-патогенных.

Яйца страусов имеют очень крупные поры, особенно над воздушной камерой. Вероятно, именно размеры пор, а также длительный период инкубации делают яйца страусов такими уязвимыми для развития инфекций при инкубации. По нашим данным, яйца часто поражаются не столько бактериальными, сколько грибковыми инфекциями. На внутренней стороне скорлупы могут вырастать колонии грибов, отчетливо заметные даже при овоскопировании (просвечивании яиц в овоскопе). Во время откладки яйца, на него может попасть помёт взрослых птиц, который практически всегда содержит большое количество спор самых разнообразных грибов. Это несколько видов родов *Aspergillus* и *Penicillium* и некоторые другие, которые, являясь сапрофитными, тем не менее, могут вызывать ряд заболеваний. Поскольку прорастание спор этих грибов не требует высокой температуры, то споры могут прорасти внутрь яйца уже в процессе хранения. Именно поэтому, в последние годы мы дезинфицируем яйца сразу после сбора и храним их уже

продезинфицированными. (Желательно, чтобы обслуживающий персонал при работе с яйцами использовал одноразовые перчатки.)

С 2001 г. мы начали проводить обязательную дезинфекцию яиц непосредственно перед закладкой в инкубатор. Количество испорченных яиц снизилось до одного-двух. В качестве дезинфицирующего средства можно использовать любой препарат, рекомендуемый для дезинфекции инкубационного яйца. Мы использовали дезинфицирующий препарат «Виркон С», а также «Вапуссан» и «Септуссин». Раствор дезинфицирующего вещества должен быть примерно на 10 °С теплее яйца, так как это позволяет ему глубже проникать в поры скорлупы.

Несомненно, хорошим способом дезинфекции яиц страусов (с учетом их уязвимости для грибковых инфекций), является фумигация, так как известно, что пары формальдегида смертельны для спор всех видов грибов. Однако широко применять фумигацию не позволяют требования техники безопасности для обслуживающего персонала.

Известно, что облучение инкубационных яиц в процессе хранения мягким ультрафиолетовым светом оказывает не только дезинфицирующее действие, но и повышает количество успешно вылупившихся птенцов и их жизнеспособность. Но при этом нельзя использовать кварцевые лампы с жестким спектром ультрафиолета. Лучше всего подходят эритемные лампы, а также различные лампы типа «Искусственное солнышко» с мягким спектром. Необходимо учитывать, что срок работы этих ламп небольшой, они довольно быстро вырабатывают свой ресурс, спектр их излучения меняется, становится неэффективным. Кроме того, эти лампы вырабатывают довольно много тепловой энергии, поэтому необходимо следить, чтобы хранимые яйца не перегревались. Мы использовали с этой целью эритемную лампу-трубку (выпускаемую заводом в г. Саранск).

Яйца в шкафу должны храниться в горизонтальном положении. Один раз в день необходимо переворачивать яйцо на 180° вдоль его длинной оси. Это делается для того, чтобы желток, который всегда всплывает вверх, не прилеп к скорлупе в процессе хранения. Для определения положения воздушной камеры используют овоскопирование в затемненном помещении.

При отборе яиц необходимо учитывать их массу. Разброс массы яиц значителен — от 1.1 до 2.2 кг. Как правило, для инкубации используют яйца с массой от 1.3 до 1.8 кг. Эти показатели считаются оптимальными. Среди самок, с которыми работали мы, две самки регулярно откладывали яйца массой более 2.0 кг, и хотя эти яйца были оплодотворенными, лишь из одного яйца благополучно вылупился птенец. Два раза были отложены яйца с массой ниже 0.8 кг. Такие яйца не закладывались в инкубатор.

Яйца со значительными нарушениями скорлупы в инкубатор не закладываются. Для инкубации отбирают яйца с гладкой, блестящей скорлупой, но

надо иметь в виду, что не всегда шероховатая скорлупа является признаком плохого качества яйца. Иногда встречаются яйца с перфорациями скорлупы в области над воздушной камерой, которые не являются результатом механического воздействия, а появились как дефект при откладке яйца. Обычно, отломанный кусочек скорлупы, точно совпадающий по размерам и форме с отверстием на скорлупе, лежит на оболочке под скорлупой. Успешная инкубация таких яиц возможна — отверстие в скорлупе заклеивают пластырем или скотчем. То же можно проделывать с яйцами, получившими небольшие повреждения при транспортировке и хранении, и использовать их для успешной инкубации.

### **Методика инкубации яиц**

**Ориентация.** Перед закладкой яйца в инкубатор определяют положение воздушной камеры при овоскопировании и обводят её простым карандашом. В процессе хранения воздушная камера увеличивается и становится более заметной. В большинстве инкубаторов, предназначенных для инкубации страусовых яиц, используется вертикальная загрузка — яйцо устанавливается в специальной ячейке воздушной камеры вертикально. В работающем инкубаторе яйцо находится под углом в  $45^\circ$ . Каждые три часа яйцо переворачивают в другую сторону также на  $45^\circ$ , так что суммарный угол поворота составляет  $90^\circ$ . В большинстве зарубежных инкубаторов для яиц страуса, используется именно такой принцип. Иногда на свежем яйце воздушную камеру найти не удастся. В этом случае яйцо лучше разместить горизонтально, а через несколько дней, когда камера станет более заметной, его нужно поставить вертикально (рис. 3.17, вклейка).

В нашей практике было несколько случаев, когда воздушная камера оказывалась сбоку, равноудалено от обоих концов яйца. В этом случае мы оставляли яйцо инкубироваться в горизонтальном положении до конца инкубации. Как ни странно, все такие яйца были оплодотворенными, и в половине случаев птенцы вылупились благополучно, хотя и при дополнительной помощи оператора.

Хотя наиболее предпочтительной является вертикальная закладка яиц (Горбанчук, 2001), возможна также инкубация и при их горизонтальном размещении. Мы вполне успешно инкубировали яйца страусов в инкубаторах «Грумбах» (Германия), в которых повороты яиц осуществляется за счет вращения валиков. В этом случае, для улучшения развития эмбрионов и повышения вероятности благополучного вылупления, рекомендуется один, а лучше 3 раза в день вручную переворачивать яйцо вдоль длинной оси на  $180^\circ$ . Эти рекомендации — общие для инкубации всех яиц, у которых слабо выра-

жена разница между тупым и острым концами, при горизонтальном типе размещения в инкубаторе.

В некоторых страусоводческих хозяйствах Поволжья успешная инкубация яиц страуса проводится в инкубаторах, произведенных в г. Пятигорск и исходно предназначенных для инкубации более традиционных видов домашней птицы (кур, уток и др.). При этом яйца располагаются горизонтально, и их поворачивают по длинной оси на те же  $90^\circ$  (по  $45^\circ$  в каждую сторону).

**Температура** успешной инкубации яиц страусов колеблется в широких пределах — от  $35.5$  до  $37.7^\circ\text{C}$ . Например, инкубация при температуре  $34.5^\circ\text{C}$  успешно завершилась вылуплением птенца на 57 сут. от начала инкубации. Считается, что для страусов снижение средней температуры инкубации на  $1^\circ\text{C}$  увеличивает продолжительность инкубации на 2–2.5 дня. Мы выбрали в качестве оптимальной температуру  $36.4^\circ\text{C}$ . Именно такая температура рекомендуется в большинстве справочных пособий, а также применяется в таких достаточно крупных страусоводческих хозяйствах как «Страфер», «Агросоюз» (Днепропетровская обл., Украина), «Ферма Павла Чабады» (Словакия). Лучше проводить инкубацию при двух разных температурных режимах. Мы проводили первую половину инкубации при температуре  $36.4^\circ\text{C}$ , а вторую — при  $36.2^\circ\text{C}$ . Это связано с общим для всех яиц свойством — во второй половине инкубации эмбрион выделяет уже довольно много собственного эндогенного тепла, поэтому понижение температуры на несколько десятых градуса не наносит ему вреда, а лишь стимулирует его обмен веществ. (Например, из яйца, ошибочно изъятая из инкубатора на последнем сроке и пролежавшего сутки при комнатной температуре, впоследствии благополучно вылупился птенец.) Эмбрионы страусов имеют крупные размеры и выделяют довольно большое количество тепла. При полной загрузке инкубатора они даже могут существенно поднять температуру даже внутри него.

С целью стимулирования обмена веществ развивающегося эмбриона используют прием кратковременного охлаждения инкубируемых яиц — дверцу инкубатора оставляют открытой на 20–30 мин. В случае кратковременных отключений электричества (до 4 ч), мы просто оставляли двери инкубатора открытыми, так как для всех яиц, а особенно, для страусовых, охлаждение намного менее опасно, чем дефицит кислорода. При этом отсутствие обогрева никак не сказывалось на результатах инкубации. При более длительном нарушении энергоснабжения необходимо включать резервные источники энергии.

**Влажность.** Важным параметром инкубации является относительная влажность. Считается, что идеальная относительная влажность при инкубации яиц страусов составляет 20%. Понятно, что такую влажность поддерживать довольно трудно. Ранней весной, когда из-за низких температур абсолютная влажность воздуха невысока, то, по нашему опыту, нагретый в

инкубаторе воздух имеет относительную влажность 16–20%. С повышением наружной температуры воздуха относительная влажность в инкубаторе начинает расти. Для ее уменьшения в специализированные инкубаторы, предназначенные для яиц страусов, встраивают осушители воздуха, которые, впрочем, эффективны не всегда. Нами оборудовано помещение для инкубации (инкубаторий) кондиционером и осушителем воздуха. Большинство инкубаториев работают в достаточно узком температурном диапазоне — от 17 до 23 °С (оптимально 20–21 °С), поэтому наличие кондиционера в них обязательно. В инкубатории кондиционер изымает часть влаги из воздуха в процессе охлаждения уличного воздуха, а осушитель дополнительно снижает нагрузку на осушитель инкубатора.

Обычно рекомендуют поддерживать относительную влажность на уровне 20%, однако по данным некоторых авторов (Горбанчук, 2000) процент вылупления примерно одинаков при параметрах от 20 до 35% (оптимум — 25–30%), далее же происходит довольно резкое его уменьшение. Мы старались поддерживать относительную влажность на уровне 25%. В любом случае критерием подходящей влажности должна служить потеря массы яйца в процессе инкубации. В идеале, за весь период инкубации яйцо должно потерять 13–15% первоначальной массы, что зависит от размеров яиц и толщины их скорлупы. Яйца с тонкой скорлупой вообще не имеет смысла закладывать, так как они высыхают уже в первые недели инкубации. Если есть возможность использовать два инкубатора для разделения первой и второй половин насиживания, то надо иметь в виду, что вторая половина инкубации лучше проходит не только при немного пониженной (на 0.2–0.4 °С) температуре, но и при несколько повышенной влажности (на 5–10%). При повышенной влажности оболочки под скорлупой становятся более проницаемыми для воздуха, что улучшает газообмен активно растущего эмбриона.

Высокая потребность в вентиляции яиц страусов обусловлена их крупными размерами. При инкубации яйца постоянно выделяют воду и углекислый газ, поэтому необходимо постоянное обновление воздуха. Нормальное содержание кислорода в воздухе составляет 21%, и именно такие условия оптимальны для инкубации яиц. Если концентрация кислорода уменьшается хотя бы на 1%, «выход птенцов» сокращается на 5%. Концентрация углекислого газа 0.03% считается нормальной. При увеличении концентрации до 2% выход птенцов заметно снижается, а при показателях 5% и выше птенцы вообще не вылупляются. По литературным данным, для нормальной инкубации суточный объем заменяемого воздуха должен составлять 6–7 м<sup>3</sup> на одно яйцо. Наши результаты подтверждают правильность этих выводов, и, по нашему мнению, этот параметр является одним из определяющих для успешной инкубации яиц страусов.

**Инкубация яиц других видов страусообразных.** Если для африканских страусов рекомендуемая температура инкубации составляет  $36.4^{\circ}$ , то яйца остальных страусообразных (нанду, эму, казуаров) рекомендуется инкубировать при более высоких температурах — от  $37.0^{\circ}$  до  $37.4^{\circ}$ . Обыкновенных нанду мы вполне успешно инкубировали вместе с яйцами кур и фазанов при температуре  $37.6^{\circ}$ . Соответственно, длительность инкубации напрямую зависит от температуры. Влажность не является строгим параметром. Для эму и нанду она может колебаться в границах 40–50%, для казуаров — 50–60%. Все остальные основные принципы инкубации должны соблюдаться: 1) снижение (на  $0.2\text{--}0.3^{\circ}$ ) температуры во второй половине инкубации по сравнению с первой для избегания опасности перегрева из-за выделения эндогенного тепла растущего эмбриона; 2) высокая влажность — 70% в последние три дня перед вылуплением, для улучшения газопроницаемости подскорлуповых оболочек; 3) поскольку у всех яиц страусообразных неявно выражены различия между тупым и острым концом, то при инкубации в горизонтальном положении яйца необходимо переворачивать на  $180^{\circ}$  один раз в сутки.

**Выбор инкубаторов.** В настоящее время среди наиболее известных фирм, производящих инкубаторы для страусов — «Buckeye» (Великобритания), «Victoria» (Италия), «Grumbach» (Германия), «PasReform» (Нидерланды). Мы имеем опыт работы с инкубаторами трех типов, производимыми разными фирмами — итальянские «Maino», рязанские «Ремилл» (фирма «Ремилл», г. Рязань) и инкубаторы польского производства. Итальянские инкубаторы с маломощными вентиляторами и значительным (до  $2^{\circ}\text{C}$ ) разбросом температуры по объему. Процент вылупления в этих инкубаторах был минимальным — не выше 20% общего количества оплодотворенных яиц. Несколько лучшие результаты получены в рязанских инкубаторах «Ремилл» — до 40–60%. Но рязанские инкубаторы имеют очень маленькие и маломощные вентиляторы, поэтому, когда загрузка превышала треть общей емкости инкубатора, процент вылупляемости заметно снижался. В нашем случае наилучшие результаты были получены в инкубаторах польского производства, которые имеют большой и достаточно мощный вентилятор, который располагается сверху. При половинной и меньшей загрузке инкубатора, процент вывода птенцов стабильно составлял 80–90%. При увеличении загрузки, а особенно при полной загрузке, вылупляемость значительно снижалась, а вылупившиеся птенцы были слабыми, с большими отеками, неизрасходованным белком, в некоторых случаях при вскрытии яиц обнаруживались мертвые эмбрионы, жидкость была окрашена кровью. Более удачные инкубаторы (например, производства Голландии, которые используют на «Ферме Павла Чабады» в Словакии) имеют большой вентилятор, расположенный на задней стенке инкубатора (рис. 3.19, вклейка). Аналогично расположены вентиляторы в промышленных инкубаторах, предназначенных для птицефабрик и на инкубаторах для страусов производства США на ферме «Стра-

фер». Процент вылупления в таких инкубаторах стабильно лежит в границах 70–85% (при соблюдении всех прочих параметров).

**Визуальный контроль инкубации.** У страусов скорлупа яйца не пигментирована, что значительно облегчает контроль развития эмбриона, поэтому инкубацию ведут под визуальным наблюдением, применяя овоскопы как самодельные, так и промышленного производства. Овоскопирование проводят в темной комнате с использованием источника направленного света. Луч света проходит через яйцо, и тень от развивающегося эмбриона хорошо видна на скорлупе. На более мелких яйцах (кур, гусей) хорошо видна сеть развивающихся сосудов, но на яйцах страуса их можно различить лишь в редких случаях (например, если скорлупа тонкая или при особенно мощном, сфокусированном источнике света). Промышленные овоскопы, предназначенные для овоскопирования куриных и гусиных яиц, в данном случае не годятся. Можно использовать устаревшие модели диапроекторов. Они дают сфокусированное боковое освещение, которое лучше всего подходит для получения информации о развитии эмбриона. Использование имевшегося в нашем распоряжении овоскопа польского производства, просвечивающего яйцо снизу, показало, что такой тип просвечивания очень неудобен. До недавнего времени мы вполне успешно пользовались самодельным овоскопом — жестяным ведром с лампочкой накаливания внутри и прорезанным сбоку небольшим отверстием.

Первое овоскопирование проводят через неделю после закладки яиц в инкубатор. На этом этапе выбраковывают все явно неоплодотворенные яйца. (Поскольку яйца страусов приспособлены для длительного хранения, то изъятые яйца без включений и затемнений могут использоваться как пищевой продукт.) Иногда очень темный и массивный желток отбрасывает слишком большую тень, в таком случае невозможно на этом этапе определить, идет ли развитие. (Имеется таблица стадий развития эмбрионов страуса, разработанная Ассоциацией страусоводов Бельгии.) Окончательный отбор неоплодотворенных яиц проводится при просмотре на 14-ый день. Следующий просмотр мы осуществляли лишь при перекалывании яиц в выводковый инкубатор. Некоторые авторы рекомендуют более частое овоскопирование, но мы считаем, что нет смысла лишний раз трогать яйца. Овоскопирование может помочь и для оценки состояния эмбриона в день вылупления. Так, например, когда эмбрион уже пробил подскорлуповую оболочку, то тень от головы и клюва хорошо видна при просвечивании. В этом случае, если происходит задержка вылупления, можно пробить маленькую дырочку в воздушной камере. Если по окончании срока инкубации в воздушной камере при просвечивании не появилась тень головы, но заметна отчетливая выпуклость, то можно предположить неправильное положение эмбриона в яйце.

В конце инкубации яйцо выглядит полностью темным, за исключением светлой воздушной камеры. В этом случае, для определения, жив эмбрион

или нет, надо положить яйцо на ровную поверхность — при охлаждении живой эмбрион начинает поворачиваться в яйце, и яйцо заметно шевелится. Поскольку иногда яйца двигаются очень активно, необходимо исключить их падение.

Другим необходимым условием контроля инкубации яиц служит **регулярное взвешивание**. Первое взвешивание делают при закладке в инкубатор (рис. 3.18, вклейка). Рекомендована различная частота взвешивания — раз в неделю (Балжиков и др., 1999) или 3 раза за инкубацию — на 1-е, 4-е и 28-е сутки развития (Куликов, Боков, 2004). Мы взвешивали яйца 3 раза за инкубацию. В норме яйцо должно потерять 15% первоначальной массы. Оптимум потери массы лежит в пределах от 13 до 17%. При соблюдении рекомендованных режимов температуры и влажности потеря массы не выходит за эти оптимальные границы. В нашей практике был случай успешного вылупления птенца из яйца, потерявшего 9.8% массы. Большие потери массы обычно связаны с дефектами скорлупы.

**Выводковый инкубатор.** В норме птенцы страусов вылупляются на 41–42-й день. За три дня до окончания инкубации, т.е. на 38–39 дни яйца переносят в выводковый инкубатор. Режим инкубации в выводковом шкафу отличается пониженной температурой (на 0.2–0.4 °C) и повышенной влажностью (до 70%). Это увеличивает отдачу тепла практически полностью сформировавшимся эмбрионом и дополнительно улучшает газопроницаемость подскорлуповых оболочек, что способствует лучшему снабжению эмбриона кислородом. В выводковый инкубатор яйца помещают в горизонтальном положении и больше не переворачивают. При полной загрузке выводковой камеры рекомендуется понижение температуры на 0.5 °C или даже на 1.0 °C из-за активного выделения метаболического тепла. На этом этапе по-прежнему очень важна хорошая вентиляция. Сначала птенец пробивает подскорлуповую оболочку в районе воздушной камеры. Некоторое время он дышит воздухом воздушной камеры. В этот момент происходит окончательная остановка кровообращения в подскорлуповых оболочках. Дальше птенцу нужно пробить скорлупу. В отличие от всех других птиц, птенцы страусов не имеют яйцевого зуба, предназначенного для «взламывания» скорлупы. Страусята взламывают скорлупу ногой, которая при правильном положении эмбриона находится над головой. Правильное положение эмбриона в яйце — голова находится под пальцами, верхняя часть клюва прилегает к концу правой ноги. При вылуплении голова перемещается назад, а правая нога — вперед к экваториальной части яйца. Резким ударом правой ноги и с помощью клюва зародыш пробивает скорлупу, при этом иногда образуется большое отверстие, а иногда сразу отделяется большой фрагмент. Продолав полный круг, страусята выламывают «крышку» и некоторое время отдыхают, затем начинают выбираться из яйца. Птенцы, которые вылупились первыми, издают негромкую трель, которая стимулирует всех остальных птен-

цов и синхронизирует вылупление. Эту трель страусята начинают издавать, уже пробившись в воздушную камеру.

В нашей работе мы постоянно сталкиваемся с проблемой неправильного положения эмбриона в яйце: на двадцать «нормальных» яиц приходится 1–2 яйца, в которых эмбрионы занимают неправильное положение:

— эмбрион лежит вдоль длинной оси яйца (правильно), но его клюв направлен в сторону левой ноги;

— эмбрион лежит вдоль длинной оси яйца, но его положение по отношению к правильному отличается на  $180^\circ$  — голова повернута в противоположный от воздушной камеры конец яйца; такое положение встречается почти в половине случаев аномального расположения эмбрионов;

— эмбрион лежит поперек длинной оси яйца, его клюв направлен в сторону воздушной камеры;

— эмбрион лежит поперек длинной оси яйца, его клюв направлен в сторону острого конца яйца.

В отличие от многих других видов птиц, большие размеры страусовых эмбрионов помогают птенцу успешно вылупиться. Даже если происходит небольшая кровопотеря, то это не фатально для птенца. Прежде всего, надо определить, где именно находится клюв птенца. Как правило, сильные птенцы процарапывают клювом подскорлуповую оболочку до скорлупы.

В нашей практике было два случая, когда сильные птенцы, несмотря на «неправильное» положение в яйце, самостоятельно пробивали скорлупу и начинали дышать, но при этом вылупиться самостоятельно они не могли, так как положение ног не позволяло взломать скорлупу по кругу.

Определив местонахождение клюва, снимают скорлупу в этом месте, разрывают подскорлуповую оболочку, чтобы птенец подышал некоторое время (лучше 5–6 ч). После этого, убедившись, что в подскорлуповой оболочке кровь полностью остановилась, осторожно освобождают и «вытягивают» голову и шею птенца из яйца. В таком положении птенца оставляют еще на некоторое время. Как правило, после этого птенец начинает сам активно выбираться из остатков скорлупы, и ему не надо помогать, так как в этот момент происходит окончательное втягивание желточного мешка и замыкание пуповины. Нужно следить, чтобы подскорлуповые оболочки не присохли к телу птенца. Если же после освобождения птенца от яйца, желточный мешок втянут не полностью, то его можно осторожно вправить легкими движениями руки. Но, как правило, такие птенцы обречены.

В нашей практике был случай, когда замыкающее мышечное кольцо пережало небольшой кусочек желточного мешка. К нашему удивлению, этот пте-

нец выжил и благополучно вырос; отсеченную часть регулярно обрабатывали зеленой, она отвалилась через две недели после вылупления.

Птенцы остаются в выводковом инкубаторе до полного высыхания. После этого рекомендуется переводить их в помещение для выращивания. Однако мы оставляли их на одну неделю в специальных вольерах на столах непосредственно в помещении инкубатора. В данных условиях проще поддерживать достаточно высокую температуру, легче дезинфицировать и отслеживать состояние птенцов.

Иногда у только что вылупившихся страусят наблюдается «расползание» ног. Такие птенцы не могут подняться на ноги. Этот дефект описан для ряда других видов с достаточно высокими ногами (журавли, фазаны). Это может быть результатом, как дефектов инкубации, так и дефицита витаминов и минеральных веществ у родительского поголовья. Дефект легко исправляется, достаточно связать птенцу ноги на уровне цевки любой мягкой повязкой — бинтом, лентой и т.п. Страусята с такой повязкой начинают вставать на ноги уже через несколько часов, а через сутки — вполне нормально перемещаться. Повязку снимают через несколько дней.

Температура тела только что вылупившихся птенцов существенно зависит от внешних параметров, однако через несколько часов она стабилизируется и составляет примерно 38.6 °С. В помещении для самых младших температура воздуха должна поддерживаться на уровне 20 °С, но, помимо этого, должны присутствовать локальные источники обогрева. Это — подогреваемые полы, инфракрасные лампы, керамические тепловые лампы, радиаторы и конвекторы, и т.д. Некоторые страусоводы (Куликов, Боков, 2004) указывается на проблему перегрева страусят: *«В отличие от других видов птиц, которые своим поведением показывают условия температурного комфорта, группируясь вокруг источника тепла или удаляясь от него, страусята, очевидно, не обладают такой чувствительностью. Они могут оставаться под источником тепла до тех пор, пока буквально не изжарятся»*. В нашей практике мы такого не наблюдали. Для локального обогрева мы использовали стандартные инфракрасные лампы, применяемые в птицеводстве. Есть мнение, что использование этих ламп может привести к каннибализму у птенцов. Однако за весь период работ мы сталкивались лишь с «ощипыванием», и то нечасто. Следует отметить, что поведение ощипывания спины развито и у взрослых страусов, возможно, как результат скученности и тесноты помещения, а вернее — как реакция на нехватку в рационе каких-либо витаминов, минералов или серосодержащих аминокислот. Такое ощипывание снижается при увеличении времени выгула, а также при введении в корма ветеринарной серы в количестве 1 г на 1 кг комбикорма (Бессарабов, 1988). Страусята очень чувствительны к составу воздуха, поэтому при выращивании больших групп необходимо обязательно наличие принудительной

вентиляции. Птенцы очень чувствительны к концентрации в воздухе аммиака (вплоть до развития конъюнктивита), а также к понижению уровня кислорода.

**Выращивание молодняка других видов страусообразных.** Сразу после вылупления необходимо обработать пуповину птенца. Для этого можно использовать любое поверхностное ранозаживляющее средство — зелёнку, «Кубатол» и др. Птенцы у всех страусообразных выводкового типа, поэтому на второй день после вылупления их уже надо помещать в достаточно большие вольеры, дающие возможность свободного перемещения. Требования такие же, как и при выращивании птенцов африканских страусов, но рацион составляется с учетом видовых особенностей (см. ниже).

### **Выращивание молодняка**

**Требования к помещениям.** Помещение для выращивания молодняка должно быть достаточно большим, чтобы обеспечить определенные физические нагрузки. Следует максимально разнести кормушки и поилки, что вынудит страусят к передвижениям. К внутреннему помещению обязательно должен примыкать выгул (рис. 3.20; 3.21; 3.22, вклейка). Без выгула, лишь в помещении, вырастить полноценных страусят невозможно. Даже поздних осенних птенцов необходимо хотя бы на короткие промежутки времени выгонять на улицу, за исключением дождливых дней, так как дождь опасен для них. Солнечный свет необходим для образования в организме птиц витамина D<sub>3</sub>, даже в пасмурную погоду некоторое количество ультрафиолета все равно доходит до земли. Кроме того, перепад температур между внутренним и наружным помещением способствует интенсификации обменных процессов у страусят. Минимальный размер внутреннего помещения должен соответствовать расчету по 0.25 м<sup>2</sup> на птицу. Поскольку взрослые и молодые страусы передвигаются в основном по периметру загона, мало используя центр, то оптимальна вытянутая форма выгула. Поскольку даже в условиях Подмосковья бывают жаркие дни, на выгулах необходимо предусмотреть навесы и тенты, так как молодые страусы в возрасте до трех месяцев крайне чувствительны к перегреву и могут получить тепловой удар.

При выборе покрытия для пола помещения необходимо: определить оптимальную стоимость закупки и ремонта покрытия; не выбирать скользкое покрытие, на котором переломы и растяжения ног у страусят неизбежны; следить за отсутствием щелей и зазоров на полу (по нашему опыту, если есть возможность засунуть ногу в щель, то страусенок сделает это обязательно); пол не должен быть ничем захламлен, чтобы все случайно попавшие на него опасные предметы (гвозди, щепки, обрывки проволоки и т.д.) были хорошо заметны и вовремя убирались; пол необходимо регулярно мыть и дезинфицировать.

Молодые страусы имеют ряд отличительных особенностей от молодняка других птиц, которые необходимо обязательно учитывать для успешного выращивания.

**Чувствительность к инфекциям и особенности пищеварительной системы.** Взрослые страусы болеют редко. Мы отмечали для взрослых поражения ног, вызванные золотистым стафилококком, а также воспаление яичников невыясненной этиологии. Был также отмечен случай поражения глаз синегнойной палочкой в группе страусов, перенесших стресс, вызванный транспортировкой. В основном же, в большинстве случаев падеж взрослых страусов вызывался травмами (переломами, вывихами и т.д.), в основном, из-за дефектов загонов, иногда из-за повышенной агрессивности других членов группы.

Молодняк примерно до возраста 6–7 мес. очень чувствителен к инфекциям. Мы считаем, что, в первую очередь, это связано с длительным становлением микрофлоры кишечника, которая отличается очень сложным составом по сравнению с другими видами птиц.

В последнее время экспериментально доказано, что страусы переваривают растительные волокна эффективнее, чем любая другая домашняя птица и сравнимы по этому показателю с кроликами и лошадьми. Степень перевариваемости растительного волокна характеризуется показателем нейтрального дивергента волокна (НДВ, в %). Усвояемость НДВ — это процентное соотношение фактически перевариваемого волокна (целлюлозы, лигнина) к потенциально возможным перевариваемым растительным волокнам. У домашней птицы этот показатель составляет 5–6%. Молодые страусы достигают этого показателя к трехнедельному возрасту. У страусов НДВ растет пропорционально росту птицы, достигая 51% в течение первых 10 недель и приближаясь к 60% у взрослых особей. Такой высокий уровень переваривания волокон, кроме страусов, характерен только для жвачных копытных.

Корм проходит от глотки к железистому желудку, где подвергается первоначальной обработке желудочным соком. Потом он попадает в мускульный желудок, где, при помощи мышц, гальки и крупного песка, перетирается. Далее — через двенадцатиперстную кишку, где подвергается воздействию секрета поджелудочной железы. Затем он последовательно попадает в тонкий и толстый кишечник; каловые массы окончательно формируются в прямой кишке. Полный цикл переваривания составляет 40–44 ч.

Безусловно, такой высокий уровень переваривания растительного волокна обеспечивается симбиотическими бактериями, количественный и качественный состав которых определяет иммунный статус страусов, их жизнеспособность и устойчивость к стрессовым воздействиям. В природе и в условиях искусственного выращивания молодые страусы получают набор микро-

организмов от родителей при поедании их помёта. Вообще копрофагия (избирательное поглощение помёта) — это характерная черта всех страусов, в особенности же молодняка. Нами замечено, что при появлении какой-либо инфекции в группе, копрофагия у молодняка резко усиливается, вплоть до полного поедания всего помёта.

Молодые страусята до 3–4 мес. чрезвычайно уязвимы для многих условно-патогенных инфекций (гемолитическая кишечная палочка, стрептококки, стафилококки, клебсиелла, сальмонелла и др.). Для выявления патогенных бактерий необходимо регулярно проводить анализ на дисбактериоз (табл. 21).

Регулярные анализы выявляют такие заболевания, как заражение патогенной кишечной палочкой (табл. 21).

**Таблица 21.** Результаты микробиологического исследования на дисбактериоз кала африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes)

Микрофлора	Норма	Страусы, возраст, дни, * — подкормка лактобифидом			
		3–4	6	15*	108
1	2	3	4	5	6
Патогенные микробы семейства кишечных		Отсутствуют			
Общее количество кишечной палочки	$10^7$	$10^8$	$10^7$	$10^7$	$10^7$
Кишечная палочка со слабовыраженными ферментативными свойствами	До 10%	Отсутств.	12%	Отсутствует	
<i>Escherichia coli</i> Лактозонегативные энтеробактерии	До 5%	90% $10^8$	Отсутствуют		
Гемолизирующая кишечная палочка		Отсутствует			
Кокковые формы	$10^3$ — $10^4$	Отсутств.	$10^7$ <i>Enterococcus</i> 35%	Отсутств.	<i>St. epidermidis</i> — 10% <i>St.</i> гемолиз. коагул. отриц. — 0.1%
Стафилококк гемолизирующий		Отсутствует			
Бифидобактерии	$10^7$ — $10^{10}$	$< 10^7$	$< 10^6$	Отсутств.	$< 10^7$

Таблица 21. Окончание

1	2	3	4	5	6
Молочнокислые микробы	$10^6 — 10^7$	$10^5$	$< 10^5$	То же	$< 10^5$
Микробы <i>Proteus</i> рода		Отсутствуют			
Грибы <i>Candida</i> рода		То же			
Прочие микроорганизмы		То же			
Кокковые формы	$10^3 — 10^4$	То же			
Стафилококк гемолизирующий		То же			
Бифидобактерии	$10^7 — 10^{10}$	$< 10^7$	Отсутств.	$10^5$	То же
Молочнокислые микробы	$10^6 — 10^7$	Отсутствуют			
Микробы <i>Proteus</i> рода		То же			
Грибы <i>Candida</i> рода		То же			
Прочие микроорганизмы		То же			

В многочисленной группе страусов копрофагия может приводить к накоплению патогенных штаммов. При этом симптомы поражения этими инфекциями могут быть совершенно различными — от респираторных (микоплазма, кишечная палочка), диспепсических (кишечная палочка, сальмонелла), до искривления суставов (кишечная палочка). Так, группа молодых страусов, выращиваемая для зверосовхоза «Салтыковский» была инфицирована гемолизирующей кишечной палочкой. Основным симптомом заражения оказалось искривление интертарзальных суставов. После применения соответствующих антибиотиков искривление исправилось полностью.

Применение антибиотиков не только отрицательно влияет на становление нормальной микрофлоры кишечника, но и провоцирует развитие грибковых инфекций. Бактерии и грибы в организме находятся в антагонистических отношениях, подавляя друг друга. Применение антибиотиков нарушает это равновесное состояние, и для грибов благоприятно.

В 2001 г. в карантинной группе маленьких страусят, полученных из Бельгии, были зафиксированы случаи сальмонеллеза. Сальмонеллез — широко распространенная инфекция, которая у молодняка наблюдается в острой форме, а у взрослых птиц протекает в виде латентной инфекции. Заболевание хорошо лечится антибиотиками. Несмотря на то, что мы параллельно давали больным птенцам антигрибковые препараты, у них все-таки в нескольких случаях возник кандидоз (заболевание, вызываемое грибами рода

*Candida*). Грибковые поражения отмечались в ротовой полости, в воздухоносных мешках, а также (что довольно нетипично) на шее.

С целью предотвращения развития этих инфекций повсеместно при разведении страусов используют пробиотики.

Пробиотики — это живые организмы: молочнокислые бактерии, чаще бифидо- и лактобактерии, молочные стрептококки, иногда дрожжи. Микроорганизмы, входящие в состав пробиотиков не патогенны, не токсичны, сохраняют жизнеспособность при прохождении через желудочно-кишечный тракт. К сожалению, громадное большинство современных пробиотиков, используемых в ветеринарии, созданы на основе микрофлоры кишечника человека. Понятно, что это виды, нехарактерные для кишечника животных, а особенно птиц. Однако, живые клетки бифидо- и лактобактерий, содержащиеся в бактериальных препаратах, попадая в кишечник, приживаются там лишь на определенное время. Но, находясь некоторое время в кишечнике, размножаясь и выделяя там метаболиты, они угнетают патогенные и условно-патогенные микроорганизмы и создают благоприятные условия для развития собственной нормальной микрофлоры животного. Процесс заселения собственной микрофлоры длительный и может занимать месяц и более.

Во все специализированные для молодых страусов корма зарубежного производства, обязательно вводят тот или иной пробиотический комплекс. Мы использовали ветеринарные препараты «Лактобифид» и «Иммунобак», производства фирмы «Веда» (Московская обл., г. Протвино). Страусиная ферма «Страфер» предлагает натуральный йогурт с добавками пробиотиков — прогуарт, протексин, лактит. Скармливание любого кисломолочного продукта дает еще и эффект подкисления среды желудка (это особенно актуально для самых маленьких птенцов, у которых среда в желудке нейтральная или слабокислая), что препятствует развитию условно-патогенных и гнилостных бактерий. В таблице 21 показаны результаты исследования кала страусят из двух групп (графы 5 и 6), одна группа получала лактобифид, вторая не получала, и соответственно в первой групп качественный состав бактерий значительно меньше. Вообще, более разнообразная микрофлора желудочно-кишечного тракта страусов соответствует состоянию большей устойчивости к патогенной и условно-патогенной микрофлоре.

Некоторые страусоводы пытались решить этот вопрос при помощи скармливания птенцам помёта взрослых особей. Однако в условиях искусственного содержания этот помёт очень сильно заражен личинками глистов и спорами грибов. Так, при посеве пробы, взятой из середины свежего помёта страуса, мы высеяли четыре вида грибов, в том числе патогенных, таких как черный аспергилл. Некоторые пытались скармливать страусам помёт кроликов. Известно, что в помёте кроликов содержится большое количество бактерий, способных к перевариванию растительных волокон. Однако при

этом всегда остается опасность заражения страусов кокцидиозом, хотя клиническая важность заражения кокцидиями для страусов не доказана. Вместе с тем, кокцидиоз — обычное явление для птенцов эму. В природе для африканских страусов обычными являются бессимптомные лейкоцитозоонозные инфекции.

Есть данные, что положительную роль в пищеварении страусов в природных популяциях играет нематода *Codiostomum struthionis*, которая обитает в слепой кишке птиц.

**Потребность в клетчатке.** С первых же дней жизни страусята испытывают значительную потребность в растительном волокне. Если они не получают его в достаточном количестве, то возможны различные пищевые извращения. Следует отметить, что активное поедание страусятами несъедобной подстилки (песок, опилки) является показателем дискомфорта состояния желудочно-кишечного тракта и даже приводит к летальному исходу (что мы однажды наблюдали). При любых неприятных ощущениях птенцы начинают активно поглощать любые несъедобные материалы.

Практически с первых дней страусятам необходимо давать траву. Идеальным кормом является люцерна (рис. 3.21, вклейка). Высокое содержание каротина и хороший баланс микроэлементов делают люцерну незаменимой для успешного выращивания страусов. Хороший результат дает скармливание страусятам молодой крапивы. На «Ферме Павла Чабалды» в Словакии молодых страусов успешно выращивают, давая им только комбикорм и мелко порубленную люцерну в неограниченном количестве. Для «осенних» страусят очень полезна травяная мука, на изготовление которой также идет люцерна. Для маленьких страусов (до 1.5 мес.) траву желательно немного подсушивать. Стебли должны быть или сочными или мелко нарезанными. Нам известен случай падежа нескольких месячных страусят, которым давали довольно длинные (до 3.5 см) и жесткие стебли люцерны. Этот грубый корм травмировал мускульный желудок птиц, что из-за болевого синдрома привело к остановке перистальтики.

**Ускоренный рост.** При использовании современных высококонцентрированных кормов может происходить излишний набор массы тела страусят. Мы столкнулись с этой проблемой в первый же год работы на ферме «Русский страус». В большинстве рекомендаций по выращиванию молодняка указано, что с первых дней до 2-мес. возраста страусята должны потреблять комбикорм ПК-6, ПК-5 с 22%-ным содержанием протеина, и, это, несмотря на то, что здесь же подчеркивалось, что страусы являются преимущественно травоядными животными. В любой зерновой смеси (пшеница, овес, кукуруза, ячмень и т.д.) содержание протеина не превышает 12%, а в любой травяной смеси оно еще ниже. По нашим данным, у страусят, преимущественно потребляющих комбикорм с уровнем протеина 22%, через некоторое время искривляется сустав одной из ног. Лечение этого недуга антибиотиками не дало ника-

кого результата. При этом птенцы практически весь световой день находились на улице, траву получали в изобилии, погода была солнечной, поэтому заподозрить рахит (дефицит витамина D) было невозможно. Птенцы с искривленными ногами погибли все, так как при увеличении массы тела до определенного момента, когда искривленная нога не в состоянии ее выдерживать, происходит разрыв кожи и тканей в области сустава и даже прорыв головки сустава наружу. Судя по описанию, эта патология сходна с «синдромом скрученной ноги» (Болезни птиц, 1985). Эта болезнь описана для молодых индошек, слишком быстро набравших массу из-за высокого содержания протеина в комбикорме. После того, как мы отказались от кормления молодняка такими комбикормами и перешли к комбикормам с содержанием протеина не более 17%, количество страусят с «синдромом скрученной ноги» сократилось на порядок. Сходным способом была разрешена такая же проблема на ферме «Брянский страус» (личное сообщение сотрудника фермы). По-видимому, скармливание значительного количества травяных кормов и комбикормов с высоким содержанием протеина не принесет вреда лишь в том случае, когда суммарное суточное потребление молодыми страусятами протеина не будет превышать 15–16%. У страусят невысокая потребность в протеине в период выкармливания биологически обоснована, так как, в отличие от других птиц (диких кур, фазанов, журавлей), страусята не потребляют в это время животную пищу (грызунов, насекомых и др.). Это подтверждается наблюдениями в зоопарке «Аскания-Нова» (Бевольская, 2004). Так, отмечено, то птенцы африканского страуса гораздо меньше едят насекомых, чем, например, птенцы обыкновенного нанду. Безусловно, в природе основу рациона молодых страусов составляют растения, и, следовательно, страусята генетически более адаптированы к потреблению большого количества кормов с низким содержанием протеина, но обогащенных растительной клетчаткой. Именно поэтому резкое нарушение сбалансированного корма приводит к болезням обмена веществ, а затем — к нарушениям формирования костно-мышечной системы и гибели птиц.

**Особенности формирования желудочно-кишечного тракта.** Постэмбриональный период развития страусов можно разбить на два этапа. 1) Первый характеризуется интенсивным удлинением кишечника и его слепого отдела. Длительность периода составляет около двух месяцев. В этот временной промежуток птенцы наиболее подвержены различным заболеваниям (табл. 21; графа 4). 2) Второй период характеризуется уменьшением относительной длины кишечника и его слепого отдела вплоть до годовалого возраста и их незначительными изменениями после первого года жизни птицы.

**Потребность в гравии.** Поскольку страусята должны потреблять большое количество растительного корма, то для успешной переработки этого корма им необходим постоянный доступ к гравии. По рекомендации польских страусоводов при переносе страуса из выводкового инкубатора в «ясельный»

вольер мы каждому страусенку вкладывали в клюв 4–5 небольших камешков. Считается, что это стимулирует мускульную деятельность желудка и повышает аппетит.

В нашей практике был случай, когда 10-мес. страус, лишенный по халатности персонала постоянного доступа к гравию, пал в результате «завала желудка» — его желудок был забит сеном, в нем полностью отсутствовали камни, перистальтика кишечника прекратилась. В некоторых источниках описывается схема операции по извлечению содержимого желудка при таких обстоятельствах. Желудок страуса расположен очень удобно для таких операций: при положении на спине — он справа, плотно примыкает к стенке брюшины. К сожалению, у нас не отработана практика анестезии птиц.

Размеры камешков должны соответствовать размерам самой птицы: от мелкого гравия для только что вылупившихся птенцов, до щебенки для взрослых птиц. По мнению некоторых авторов, размер частиц гравия должен составлять половину длины когтя большого пальца ноги птицы.

**Потребность в витаминах.** Все разработки витаминно-минеральных премиксов для страусов основываются на факте более высокой потребности страусят к количеству витаминов, по сравнению с любыми другими видами сельскохозяйственных птиц. По потребности в витамине D<sub>3</sub> (при отсутствии естественной инсоляции) молодые страусы ближе к индюшкам. Если витаминно-минеральные премикс для бройлеров предусматривает 2000 международных единиц (и.е.) на 1 кг корма, то для страусят рекомендуемая концентрация составляет 3000 и.е. Для страусят, выращиваемых зимой без доступа солнца, мы поднимали этот показатель до 4000 (и.е.). Это соответствует концентрациям, рекомендуемым для некоторых линий индюшек.

В нашей практике был случай, когда страусята, содержащиеся на комбикормах для кур-несушек с недостаточным для индюшек и страусов уровнем витамина D<sub>3</sub>, демонстрировали самые настоящие признаки рахита с переломами и деформациями костей осевого скелета.

Экспериментальным путем мы установили, что подкожная инъекция витаминов сразу после вылупления значительно улучшает состояние страусят. В случае затянутого вылупления, инъекцию можно делать подкожно в область шеи даже еще не полностью вылупившемуся страусенку. Это значительно повышает его шансы на благополучное окончание вылупления. Южноафриканские страусоводы инъецируют мультивитамины страусятам при переводе их из инкубатора в брудер (аппарат для выращивания цыплят, выведенных в инкубаторе) (Куликов, Боков, 2004). Мы используем мультивитамины производства фирмы «Баймида» (Ирландия) в дозировке 0.5 мл на особь. Нам пришлось отказаться от внутримышечного введения мульти-

витаминов, чтобы не травмировать мышцы птицы. По нашим данным, подкожное введение мультивитаминов дает такой же, но несколько более замедленный эффект, как и при внутримышечном введении, но без опасности побочных явлений.

**Потребность в воде.** С первых дней жизни страусы пьют воду, зачерпывая её клювом. Эта их особенность определяет соответствующие требования для поилок, а, именно, чтобы поилка имела большую водную поверхность. При обеспечении поилкой большой группы страусят питьевая вода сильно загрязняется ими, и в этой загрязненной воде интенсивно размножаются бактерии. Вот почему питьевую воду необходимо менять не реже двух в день. Обычно у 4–5-мес. страусят наступает период повышенной потребности в воде. В этом возрасте необходимо вводить некоторое ограничение в свободном доступе к воде: страусят поят два раза в день обычным количеством воды, а взамен выпитой воды новая порция не наливается.

**Особенности дефекации и уринации африканского страуса.** Страусообразные отличаются от всех других птиц тем, что выделяют мочу и помёт раздельно: сначала мочеиспускание, потом — дефекация. Моча страусов представляет собой жидкость светло-желтого цвета и содержит около 1% нерастворимой мочевой кислоты. Более вязкая моча является следствием недостатка питьевой воды, иногда она бывает у самок перед началом кладки. В 4-нед. возрасте один птенец потребляет около 1.2 л воды, а в возрасте 12 недель — 2.5 л. Соответственно такому значительному объему потребляемой воды объем мочи также велик, поэтому помещения для страусов любого возраста (кроме самых маленьких) должны предусматривать наклон пола и коллектор для сбора мочи. Это предъявляет определенные требования к покрытию пола. Имеется несколько вариантов подходящего субстрата для покрытия пола. 1) Стружки или опилки хорошо впитывают влагу; желательное применение именно стружки, так как более мелкие опилки могут вызвать развитие конъюнктивита. В силу особенностей кормового поведения, страусята частично поедают такой субстрат, что, при наличии в рационе достаточного количества растительной клетчатки, не представляет угрозы для здоровья птиц. 2) Песок и толстая подстилка из соломы легко пропускают вглубь всю выделенную мочу, а поверхность самого покрытия остается сухой. Однако у песка есть те же недостатки, что и у опилок — страусята съедают часть подстилки, особенно в ответ на любые неприятные ощущения в желудочно-кишечном тракте, вызванные несбалансированным питанием или кишечной инфекцией и дисбактериозом.

Нам неоднократно приходилось вскрывать трупы страусят с признаками энтерита тонкого кишечника. Их желудок и тонкий кишечник содержали большое количество песка. При вскрытии страусят, погибших по другим причинам (например, травмы), без признаков воспалительного заболевания желу-

дочно-кишечного тракта, в желудке и кишечнике песок отсутствовал, хотя эти страусята содержались в тех же условиях, что и те, у которых был обнаружен песок.

Глубокая подстилка из соломы применяется довольно часто в сельском хозяйстве. Весной 2000 г. к нам поступила группа молодых страусов из Молдовы в возрасте 8–10 мес., которые в течение зимнего периода содержались на глубокой подстилке из соломы. Некоторые из этих птиц демонстрировали явные признаки аспергиллеза — глубокого микоза (частое позёвывание, опущенные крылья, плохой аппетит, общее угнетенное состояние). При вскрытии павшего страуса нами обнаружены гранулемы в полости тела, покрытые изнутри зрелым мицелием, а также многочисленные фибриновые узелки («высыпания по типу манной крупы») на легких, стенках воздухоносных мешков и внутри брюшины. Споры грибов рода *Aspergillus*, в том числе и *A. fumigatus* (наиболее частый возбудитель аспергиллеза) широко распространены в природе, всегда встречаются в заплесневелом сене, соломе и т.д. Очевидно, что глубокая подстилка — идеальна для распространения аспергиллеза: большое количество мочи скапливается в гниющем теплом нижнем слое, что способствует росту грибов. 3) Бетонное покрытие легко чистится, моется, дезинфицируется, достаточно дешево, но обладает рядом недостатков: оно долго остается мокрым из-за испражнений страусов. Это чревато падениями и травмами птиц, а для маленьких страусят (до 3 мес.) это покрытие слишком холодное. 4) Покрытия, приподнятые над основным полом, способствующие удалению жидкости — деревянные решетки, резиновые подстилки с отверстиями и др. Основные недостатки таких покрытий — их достаточно большой вес и размеры (что усложняет регулярное мытье и дезинфекцию), а также необходимость регулярного удаления из-под них накапливающихся отходов. 5) Искусственный дерн и коврики достаточно легко мыть и дезинфицировать, однако страусята, в силу особенностей поведения, постоянно треплют концы покрытия, часто открывают и проглатывают его куски. В большинстве случаев ничего страшного не происходит, но при отламывании большого куска пластика может сильно пострадать слизистая желудка и даже произойти закупорка желудка, а если используется покрытие с тканевой основой, то нити могут закупоривать желудок и намотаться на пальцы ног.

Нам пришлось вскрывать труп двухмесячного страусенка, у которого в желудке находился кусок пластикового коврика размером 4.0 × 1.5 см с острыми выступами, который значительно травмировал стенки желудка, вплоть до их эрозии.

**Большой желточный мешок.** У только что вылупившихся страусят в брюшине находится довольно большой желточный мешок, рассасывание

которого в норме занимает от 5 до 7 дней. У большинства других сельскохозяйственных птиц это занимает 1–3 дня. Во многих рекомендациях по выращиванию страусов указывается, что наличие большого желточного мешка требует определенного режима кормления только что вылупившихся страусят: для быстрого и полного рассасывания желточного мешка страусенок должен быть активен и не получать пищу в течение 4–5 дней. Некоторые страусоводы в это время не дают даже воду. В первые годы нашей работы мы не давали страусятам еды в первые три дня после вылупления, но поили их чистой водой (см. Куликов, Боков, 2004). Однако в 2004 г. на ферме «Агросоюз» (Украина, г. Днепропетровск) в личной беседе специалист-консультант из ЮАР сообщил, что кормить страусов надо начинать в первый же день, так как в последующие дни у птенцов происходит угасание рефлекса поиска пищи. Вероятно, именно с этим угасанием связана проблема разработки специальных приемов по привлечению внимания страусят к кормушкам: *«В целях привлечения внимания страусят применяют кормушки и поилки, окраска которых вначале вызывает любопытство, а затем желание потреблять корма. Специальными исследованиями было показано, что страусята предпочитают зеленый или желтовато-зеленый цвет»* (Куликов, Боков, 2004). В нашей практике после 2004 г. не было ни одного случая необходимости дополнительно стимулировать пищевую активность здоровых страусят. Мы давали еду (комбикорм) с первого дня, хотя потребление страусятами еды было чисто символическим, так как общее количество съеденного комбикорма одной особью не превышало 20–30 г. Сразу после вылупления мы подкожно вкалывали страусятам 0.5 мл мультивитаминов, принудительно давали натуральный йогурт, таблетку лактибифида и несколько камешков. На фоне такой терапии у нас ни разу не возникали проблемы с неумением страусов находить и потреблять комбикорм, а также проблемы с не рассосавшимся желудочным мешком. Очевидно, что поступающие из нерассосавшегося желточного мешка питательные вещества снижают аппетит у страусят, который возрастает после полного рассасывания мешка.

Серьезные проблемы с болезнями желточного мешка — желточный омфалит, у нас возникли только один раз в 2001 г. при получении 2–5-дн. страусят из Бельгии. Поставка проходила в начале октября, и страусята довольно долгое время находились в плохо отапливаемом грузовом складе. Через несколько дней после прибытия, начался их падёж. На вскрытии трупов желто-зеленое содержимое желточного мешка имело гнилостный запах. Анализ патологического материала от павших страусов показал наличие гемолизирующей кишечной палочки, сальмонеллы и золотистого стафилококка. После курса антибиотиков падёж прекратился.

Следует отметить, что применение антибиотиков — мера нежелательная, учитывая сложность становления микрофлоры у страусов. Развитие желточ-

**Таблица 22.** Морфометрия наружных половых органов самцов и самок африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes)

Возраст, мес.	Длина, см	
	клитора самки	пениса самца
0–1	0.5–0.8	0.5–0.8
1–2	> 3	> 3
2–0	> 3	< 3
12	> 3	4
16–18	3	25
Свыше 24	3	29–39

ного омфалита происходит в результате заражения желточного мешка бактериями, содержащимися в пищеварительном тракте. Наиболее часто это такие микроорганизмы, как *Escherichia coli*, *Bacillus cereus*, *Proteus vulgaris*, а также стрептококки, энтерококки, псевдомонады и различные виды клостридий. Очевидно, что в норме заражение не происходит, так как нормальные здоровые птенцы обладают собственным иммунитетом, препятствующим заражению, но «транспортный стресс» и переохлаждение провоцируют развитие инфекции.

**Использование приёмных родителей.** В Южной Африке часто практикуется метод выращивания птенцов с приёмными родителями. Проверенная спокойная пара птиц высиживает собственных птенцов, а после их вылупления к выводку добавляют других птенцов (Ваутерс, 1995). Этот способ полностью обеспечивает потребность птенцов в движении, так как в природе птенцы уже в возрасте 2–3 мес. проходят от 8 до 30 км в день.

**Определение пола страусов.** Пол взрослого страуса можно легко определить по оперению (см. Часть 1). У молодых птиц для определения пола необходимо осмотреть половые органы. Пенис виден при мочеиспускании у девятимесячного самца (табл. 22).

Пол птенца лучше определять в возрасте 2–3 мес. Птицу переворачивают головой вниз и осматривают. Пенис самца имеет коническую форму и отличается семенными протоками. Подобный клитору вырост клоаки самки сужается по бокам и не имеет семенных путей.

### **Особенности содержания других страусообразных (нанду, эму, казуары) в неволе**

**Условия содержания.** Крупным страусообразным для комфортного существования необходимы достаточно большие вольеры. Поскольку эти птицы часто бывают агрессивными и могут представлять опасность для человека, желательно, чтобы зимнее помещение вплотную примыкало к выгулу, что значительно облегчает работу с ними. Возможно, совместное содержание африканских страусов (далее страусов), нанду и эму с некоторыми видами млекопитающих, такими как неагрессивные виды копытных и кенгуру, а также с другими видами птиц, уменьшает их агрессию. В Московском зоопарке созданы две совместные экспозиции — страусы экспонируются в летнее время вместе с жирафами и зебрами, а группа размножающихся эму — совместно с кенгуру Беннета. В течение нескольких лет мы вполне успешно содержали страусов вместе с рогатыми воронами, но в 2007 г. вороны начали проявлять агрессию по отношению к страусам, после чего совместное содержание этих видов стало невозможным. Казуары, пожалуй, единственные из страусообразных, которых нельзя содержать в смешанных экспозициях из-за высокой агрессивности. Мы пытались подсаживать к казуарам уток, сов, мелких хищных птиц. Однако при малейшей возможности казуары незамедлительно нападали на них.

Считается, что нанду и эму хорошо плавают (Спицин и др., 2007), по нашим данным, казуары, единственные из страусообразных, которые в условиях вольерного содержания с удовольствием купаются — при купанье казуары просто ложатся на дно бассейна, выставив шею и голову наружу. Вот почему их вольер желательно оборудовать бассейном.

Как указывалось выше, в природе страусы держатся небольшими семейными группами (самец и несколько самок), иногда перемещаются довольно большими группами (до 50 особей). На фермах их обычно содержат семейными группами, состоящими из двух–трех самцов и четырех–шести самок. Содержание парами дает больше возможностей для селекционной работы, но снижает количество оплодотворенных яиц. Период яйцекладки растянут с марта–апреля до сентября. Один самец не в состоянии эффективно покрывать самок в течение всего этого периода, поэтому происходит смена самца-лидера. При содержании нескольких самцов в течение всего периода яйцекладки по интенсивности окраски ног и клюва у «черных» (гибридных) страусов или шеи — у «красношейных» можно определить, как происходит смена лидирующего самца. Страусоводы ЮАР считают (личное сообщение), что наиболее высокий уровень оплодотворения яиц достигается в группе из семи самцов и десяти самок.

В условиях неволи эму и нанду можно содержать как семейными парами, так и группами. По нашим данным, группа обыкновенных нанду из трех

самцов и пяти самок успешно размножалась и была стабильной, хотя самец-доминант проявлял умеренную агрессию к другим самцам и очень высокую — к людям.

Казуары в естественных условиях ведут одиночный образ жизни, за исключением брачного периода. В неволе их, как правило, держат поодиночке. В Московском зоопарке две самки содержатся совместно с 1996 г., когда они поступили в зоопарк в возрасте около четырех лет. Мы не отмечаем их агрессивного поведения в летнем вольере площадью около 200 м<sup>2</sup>. Однако, в зимнем помещении, которое заметно меньше (≈40 м<sup>2</sup>) неоднократно наблюдались драки между самками. Тем не менее, ни одна из птиц не получала повреждений, а по окончании конфликта ситуация нормализовалась. Высокая агрессивность казуаров к сородичам затрудняет их разведение в неволе. Совместное содержание в виде кратковременного ссаживания возможно только в брачный период (например, практикуется в Пражском зоопарке). Ссаживают казуаров, начиная с марта, в уличных вольерах и под постоянным визуальным контролем.

У страусов агрессивность к человеку проявляется индивидуально, встречаются как очень агрессивные птицы, так и абсолютно спокойные. Самцы более агрессивны, чем самки, хотя попадаются и очень агрессивные самки, представляющие настоящую опасность для обслуживающего персонала. При нападении птица вытягивается вверх, шипит и резко бьет вперед ногами. Значительную опасность представляют самцы в момент сбора яиц, так как у них больше, чем у самок выражен инстинкт охраны кладки. Агрессивность обыкновенных нанду по отношению к людям умеренная, хотя у некоторых самцов проявляется очень сильно. При недолгом общении с дарвиновым нанду мы не отмечаем никаких проявлений агрессии. Агрессивность эму, как и нанду, является индивидуальной характеристикой. Наиболее сложными при содержании в неволе являются казуары. Эти птицы нападают неожиданно, без предварительного оповещения. При нападении птица подпрыгивает вверх и резко бьет ногами вперед. Нападение, по нашему мнению, провоцирует не столько поведение человека, сколько внутреннее состояние птицы. Одни и те же манипуляции в один день могут не вызвать никакого интереса, а в другой — спровоцировать резкое и неожиданное нападение. Более агрессивными являются самки. Нами подмечено, что агрессию может спровоцировать цвет одежды человека — красный цвет вызывает возбуждение птицы, а более спокойные цвета — зеленый и черный, воспринимаются спокойнее.

Для проведения необходимых ветеринарных мероприятий часто приходится обездвиживать страусообразных, и эта процедура довольно сложная из-за значительной силы и агрессивности этих птиц. Например, страусам мы надеваем на голову темный непрозрачный рукав, что дезориентирует птицу. В этом состоянии ее можно или переводить, удерживая за крылья и

хвост, или прижать к земле для проведения необходимых манипуляций. Эму и нанду должны держать несколько человек. Но самые сложные для обезд-виживания и манипуляций — это казуары. При попытке надеть им на голову темный рукав, что птицы падают спиной на землю, размахивая во все стороны мощными ногами. Когти казуаров большие и острые, особенно опасен коготь на внутреннем пальце, достигающий в длину 10 см. Кроме того, практически невозможно удержать этих птиц руками, так как тело казуара не имеет крупных выступов. В случае опасности казуары способны «просочиться» в самые невероятные места. Во время нашей попытки перегнать самца казуара в транспортную клетку, он пробил в сетчатом ограждении отверстие размером 15×15 см и выскочил через него в соседний вольер, причем, в качестве таранного орудия он использовал свой «шлем» (вырост в верхней части головы).

**Питание.** Очевидно, что особенности питания разных видов страусообразных отражают их различия в строении пищеварительной системы (табл. 23). Питание кормами, богатыми клетчаткой сопровождается развитием её дополнительных отделов. Все страусообразные практически всеядны, т.е. способны питаться как растительной, так и животной пищей, однако степень специализации и предпочтения у разных видов резко отличаются.

Как известно, наибольшая относительная длина тонкого кишечника является признаком наибольшей всеядности и по этому показателю наиболее всеядны эму и казуар, в отличие от нанду и страуса. В прямой связи с характером питания находится и величина желудка (табл. 24).

Морфометрические характеристики свидетельствуют, что наиболее растительоядными видами являются страус и нанду. У первого хорошо развит

**Таблица 23.** Размеры кишечника страусообразных (по: Бевольская, 1989)

Вид	Абсолютная длина кишечника, см	Относительная длина кишечника, %% длины тела	Тонкий кишечник, %% абс. длины кишечника	Толстый кишечник, %% абс. длины кишечника	Отростки слепой кишки, %% абс. длины кишечника
Обыкновенный нанду	430.7	201.5	43.7	12.1	44.2
Африканский страус	2079.5	749.4	40.9	50.9	8.2
Эму	482.8	287.6	86.1	5.3	8.6
Оранжевошейный казуар	165	121.3	71.0	10.9	18.1

**Таблица 24.** Морфометрия желудка страусообразных  
(по: Бевольская, 1989)

Вид	Масса и относительный вес всего желудка		Содержимое желудка		Мускульный желудок, %% массы всего желудка	Железистый желудок, %% массы всего желудка	Промежуточный желудок, %% массы всего желудка
	г	%% массы тела	г	%%			
Об. нанду	513.3	2.02	562	2.18	87.6	12.4	отсутствует
Африканский страус	1761	1.49	1340	1.12	65.5	10.1	24.4
Эму	360	0.75	184	0.42	76.5	23.5	отсутствует

толстый кишечник и выражен промежуточный отдел желудка, а у нанду лучше других видов развит отдел слепой кишки. Эти особенности необходимо учитывать при составлении рациона этих птиц: благополучное существование страусообразных в неволе возможно только при наличии в рационе достаточного количества растительных кормов. При недостатке в рационе растительной клетчатки, пищевое поведение страусов становится аномальным, например, они заглатывают несъедобные объекты, что ведет к травматизму и атонии желудка, а также к прекращению перистальтики.

В нашей практике были случаи заглатывания четырехмесячными страусятами деревяшек (длиной до 20 см) из торфяной подстилки, а также — песка и опилок, что приводило к полной непроходимости кишечника. В Московском зоопарке окончилась неудачей попытка содержания дарвинова нанду на рационе эму. Все птицы погибли в течение года, при этом они постоянно пытались проглотить все доступные посторонние предметы.

В принципе, для успешного содержания взрослых нанду и страусов достаточен рацион, состоящий из стандартного куриного комбикорма ПК-1 и травы, причем наиболее предпочтительна люцерна. Желательны добавки тертой моркови, в зимнее время — салата, а также зерносмеси (кукуруза, ячмень, овес) и пророщенной пшеницы. Важно, чтобы основу питания составлял комбикорм с содержанием протеина не выше 16% (оптимально — от 14 до 15%). При работе на ферме «Русский страус» мы несколько раз сталкивались с тем, что при кормлении страусов комбикормом с содержанием протеина выше 17% резко падает оплодотворяющая способность самцов. Известно, что максимальная продукция спермы для многих видов сель-

скохозяйственной птицы происходит при содержании на рационе с долей протеина 12–13%, а для максимальной продукции яиц необходим рацион с долей протеина 17–18%. Обычно, в качестве компромиссного варианта выбирается рацион с 15% содержанием протеина. Существует несколько модификаций стандартного промышленного комбикорма для кур-несушек (ПК-1) с содержанием протеина в границах от 14.8 до 15.8 %, который пригоден для успешного использования в содержании африканских страусов и нанду. В комбикорме для страусов одного из ведущих производителей кормов для экзотических животных — английской фирмы «Mazuri Zoo Foods», доля протеина в рационе страусов-производителей составляет 13.9%, а растительной клетчатки — 15.7%. Считается, что для успешной яйцекладки важным является поддержание в рационе определенного баланса кальция и фосфора — на уровне 2 : 1. При составлении рациона необходимо учитывать более высокую потребность всех страусообразных в витаминах по сравнению с сельскохозяйственными птицами.

Кишечник эму развит умеренно с преобладанием тонкого отдела, а желудок развит слабее, чем у остальных видов. Это признаки растительной формы с проявлением всеядности (Бевольская, 1989). Действительно, при содержании в неволе эму являются самыми нетребовательными к составу пищи. Они успешно жили и размножались в Московском зоопарке в период 40–60-х годов прошлого века, при этом их рацион состоял из черного и белого хлеба, нескольких видов каш и тертых овощей — моркови, свеклы и капусты.

По морфологическим признакам (короткий кишечник с преобладанием тонкого отдела) казуаров также можно отнести к всеядным формам (Бевольская, 1989). Однако они намного более требовательны к составу пищи, чем эму. Основу питания казуаров в природе составляют фрукты, причем в основном это фрукты, упавшие на землю, мягкие и часто подгнившие. Для переваривания такой пищи не нужно большого и сложно устроенного кишечника. Именно с этим связано то, что и абсолютная, и относительная (по отношению к массе тела) длина кишечника у казуаров самая маленькая из всех страусообразных. Короткий кишечник с преобладанием тонкого отдела обуславливает еще одну пищеварительную особенность казуаров — их помёт полужидкий, часто включает полупереваренные или вообще не переваренные куски фруктов и овощей. Для восполнения дефицита животных белков казуары используют в пищу любых мелких животных — мышевидных грызунов, мелких птиц, яйца, рыб, а также беспозвоночных.

У Брэма описан способ добычи рыб казуарами, заключающийся в том, что птица ложится на дно неглубокого водоема и растопыривает все перья. Маленькие рыбки принимают их за водоросли, начинают плавать между ними. Через некоторое время казуар, резко прижав к телу все перья, выскакивает на

берег и интенсивно встряхивается, а затем подбирают всю выловленную рыбу с земли (см. также Часть 1).

При содержании в неволе рацион казуаров формируется на 70% из фруктов и овощей, а 30% составляет смесь из нескольких сортов каш (рис, пшено, горох) и продуктов животного происхождения (творог, яйца, мясо). В Пражском зоопарке большинство овощей варят для уменьшения количества непереваренных остатков в помёте казуаров. Однако это не снимает проблему, и в нашей работе мы также регулярно сталкиваемся с ней. Вероятно, это связано с преобладающим развитием тонкого кишечника, который, как известно, достаточно беден собственной микрофлорой. Мы предполагаем, что для улучшения перевариваемости и усваиваемости пищи необходимо периодически добавлять в пищу препараты пробиотиков.

Особенности питания и пищеварения казуаров способствуют распространению плодовых растений в природных условиях. Мы неоднократно отмечали в подстилке казуаров ростки мандаринов, яблок и помидоров, проросшие из семян, прошедших через кишечник птиц.

При составлении рациона казуаров следует учитывать и особенности обмена веществ, характерные для большинства тропических птиц — повышенное (по сравнению с птицами средней полосы) количество усваиваемого железа из пищи. На казуаров распространяется общее для всех тропических птиц правило ограничения в скармливании яблок.

Казуары наиболее ярко из всех страусообразных демонстрируют сезонность в потреблении кормов, которая определяется физиологическим состоянием птиц. За несколько месяцев до начала кладки у самок возрастает потребность в кормах животного происхождения. Например, в Ленинградском зоопарке в этот период самка казуара интенсивно потребляла перепелиные яйца, а разводимые нами казуары от перепелиных яиц отказываются, но с удовольствием едят мышей и порезанное кусочками мясо. В период кладки самки едят очень плохо. Кроме того, различия в размерах между полами (самцы заметно меньше самок) определяют и различия в объеме потребляемых кормов (рис. 3.23, вклейка).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обращение к древненёбным птицам — страусообразным и тинамуобразным — древним реликтовым группам, морфология и биология которых резко отличаются от таковой новонёбных птиц, позволило нам дополнить зоологические представления об основных представителях этой группы.

Впервые в отечественной литературе приводится обзор истории систематики палеогнат и развития представлений об их филогении. Существует ряд противоречий в трактовках родственных связей страусообразных и тинаму. Неясно, представляют ли современные палеогнаты внешнюю линию по отношению ко всем остальным современным птицам, либо имеют более тесные связи с отрядами курообразных и гусеобразных. Монофилия современных палеогнат доказывается надежными методами, однако взаимоотношения между их отрядами и подотрядами неясны. Поскольку тинаму сближают с разными линиями страусообразных, последний таксон может оказаться парафилетическим. Не решен вопрос о центре возникновения палеогнат — находки наиболее древних представителей на северных материках ставят под сомнение гипотезу о «гондванском» нелетающем предке.

Обобщая литературные данные, мы приводим вероятный сценарий эволюции разных линий древненёбных птиц, дополненный основными характеристиками рецентных и субрецентных таксонов. Исходя из анализа морфологических и экологических особенностей современных палеогнат, выдвинута гипотеза о высокой вероятности «курообразного архетипа» для их общего предка, обсуждаются возможные биологические черты последнего, включая стратегию размножения. Согласно палеогеографическим реконструкциям показано, что современное распространение страусообразных возможно лишь при условии существования способной к полёту общей предковой формы.

Тинаму в значительной мере сохраняют анцестральные черты, поэтому могут рассматриваться в качестве наиболее генерализованных современных древненёбных. Страусообразные, эволюционировавшие в сторону отказа от полёта и образования гигантских форм, выглядят более изменёнными. Этот путь, как правило, сопровождается явлениями педоморфоза, что не могло не отразиться на структуре их оперения. В Части 1 рассматриваются причины и следствия эволюции по этому пути, проводится сравнение страусоподобных палеогнат с другими группами гигантских нелетающих птиц.

Сравнительный анализ социальной организации древненёбных птиц и других представителей класса позволяет предположить, что эволюция социальности у птиц могла идти в направлении от сложных ячеек, включающих более двух размножающихся особей (полигинно-полиандрическая система, территориальность с одновременной полиандрией) к структурно упрощенным (территориальная моногамия).

Предпринятый нами сравнительный анализ перьевого и кожного покрова, а также онтогенеза оперения представителей палеогнат призван пролить свет на ряд нерешенных вопросов, связанных с ранними этапами эволюции и расселения страусообразных и тинаму, филогенетическими отношениями внутри группы древнеёбных птиц и их родственными связями с новонёбными птицами.

Впервые для зоологической науки нами приведено полное морфологическое описание архитектоники перьевого покрова палеогнат, которая своеобразна у этих птиц по сравнению с летающими и нелетающими формами неогнат. На основании полученных данных нами выдвинута гипотеза об эволюционном сценарии развития воздухоносных перьев в филогенезе птиц. В филогенезе птиц диверсификация тонкого строения перьев (архитектоники), как путь адаптации к активному полету и становлению теплокровности, шла параллельными путями у филогенетически разобщенных палеогнат и неогнат. В обеих группах перья независимо приобрели воздухоносную сердцевину, которая облегчает перо и придает ему прочностные (за счет системы ячеистых полостей и перегородок) и термоизоляционные свойства (за счет инертного воздуха, заключенного в сердцевине боронок и экранирующего действия перегородок и стенок полостей). Однако, у летающих предков палеогнат, видимо, улучшения этих свойств пера проходило по еще одному дополнительному сценарию — и на наружной поверхности боронок пера образовались многочисленные пазухи, содержащие воздух; у рецентных эму и казуара они пронизывают наружные слои (кутикулу и корковый слой), проникая вглубь пера почти до сердцевины. В дальнейшем филогенезе палеогнат этот путь, вероятно, был утерян или и не возникал вовсе у таких потомков, как летающие виды (тинаму) или у вторично потерявших способность к полету (страусы, нанду, киви, у которых перья вообще могут быть лишены сердцевины). Эму и казуары (филогенетически близкие таксоны, выделяемые в подотряд *Casuarii* — см. Часть 1) служат исключением, так как у них эти своеобразные структуры (вероятно, унаследованные от предковых форм) все же сохранились. Предлагаемая гипотеза опирается на факт присутствия ямчатых структур на поверхности боронок перьев у эму (сложных сетчато-ячеистых) и шлемоносного казуара (более простых ямчатых) (см. Часть 2). Причем, в мезоптиле птенца эму строение этой структуры такое же простое, как у взрослого шлемоносного казуара. Этот факт может свидетельствовать о том, что: 1) в филогенезе палеогнат ветвь казуаров и эму отделилась достаточно рано, и их летающие предковые формы уже имели такую уникальную структуру наружного рельефа пера; 2) в этой ветви ранее всего обособилась группа казуаров, а эму прошли более длительный путь эволюции и у них сформировался очень сложный наружный рельеф перьев в виде сетчато-ямчатой структуры.

Перья страусообразных характеризуются рядом черт, которые носят признаки «примитивности» и адаптации к условиям обитания (см. Часть 2). Это, прежде всего, рассученность опахала, отсутствие плотного сцепления боронок у страусообразных. Это, безусловно, связано с потерей этих птиц способности к полету.

У тинамуобразных перо имеет специфические черты, показывающие, что в эволюции пера природа использовала различные варианты. Это, прежде всего, создание «решетчатого опахала» за счет своеобразного механизма сцепления соседних боронок перьев в центральной части опахала: образования плотного жгута из сомкнутых боронок II, за который цепляются хорошо развитые крючочки соседних боронок II. При таком сцеплении опахало приобретает вид решетчатой структуры. Ничего подобного у неогнат не наблюдается. Необычным является также сильное опушение оснований боронок I, которое полностью прикрывает боковые стороны стержня пера.

Установленные корреляционные взаимоотношения между слоями эпидермиса кожи африканского страуса указывают на сложные компенсаторные процессы, происходящие внутри самого эпидермиса, которые, как и формирование и распределение дериватов кожи, подчиняются определенной программе развития под контролем молекулярно-генетических механизмов. Соотношение линейных параметров клеток-предшественников (кератиноцитов) с терминальным звеном клеток (корнеоцитов), потерявших способность к дифференцировке, является важной характеристикой, дополняющей сведения о таких процессах, происходящих в коже амниот, как пролиферация и ороговение. Выделенная нами количественная характеристика (индекс уплощения корнеоцитов) объективно отражает степень пролиферативного потенциала эпидермиса, и поэтому она предлагается нами для введения в инструментарий гистологии.

Особенности компарментов дермы кожи палеогнат можно включать в сравнительно-морфологический анализ, необходимый для понимания хода эволюции соединительной ткани кожи позвоночных. Такой анализ должен давать сравнение: 1) топологии кожи у представителей разных классов позвоночных; 2) соотношение основных слоев кожи; 3) относительную степень развития и пространственную ориентацию пучков коллагеновых волокон, формирующих строму дермы; 4) конфигурацию, характер переплетения, плотность укладки и толщину пучков коллагеновых волокон; 5) морфологическую координацию между основными компартаментами. Предложенный алгоритм исследований позволит не только выявить функциональные взаимоотношения компарментов кожи и их адаптивную сущность, но и проследить трансформацию архитектоники кожного покрова и, в частности, его коллагеновой стромы в эволюции позвоночных. Возможно, особенности архитектоники коллагеновой стромы кожи видоспецифичны, что послужи-

ло бы для их использования в диагностике, однако данный тезис требует подтверждения на большем материале с учетом топографических, половых и возрастных различий строения дермы внутри одного вида.

Анализ топологии поверхности мереи кожи формирует новое для морфологии направление, находящееся на стыке биофизики и математической биологии. Обнаруженное у нелетающего африканского страуса гексагональное расположение перьевых фолликулов, сходное с таковым у домашней птицы, подтвердило универсальный характер генетически обусловленного паттерна закладки этих придатков.

Следует обратить внимание и на линейные параметры компарментов кожи и возможность использования количественных показателей для выявления достоверных различий между гомологичными структурами. Именно такие показатели, собранные в «банк данных» представляются ценными для выявления параллелизмов и дивергентно-конвергентных путей формирования структур, что необходимо для понимания эволюционных преобразований кожного покрова в филогенезе позвоночных, а также для диагностики таксонов. Полагаем, что представленный алгоритм изучения кожи также послужит методическим дополнением, как в сравнительной морфологии, так и в технологической сфере.

В заключительной части мы рассматриваем различные аспекты взаимоотношений древненёбных птиц и человека. Представители этой группы с древнейших времён играли важную роль как охотничьи объекты, занимали видное место в фольклоре, изобразительном искусстве, а позже — и в литературе. По вине человека несколько видов и даже систематических групп палеогнат полностью исчезли с лица земли, многие виды отнесены к числу редких исчезающих, подлежащих охране. Исходя из анализа литературных данных, мы приводим краткую историю истребления страусообразных, даем оценки численности сохранившихся видов и оцениваем перспективы их дальнейшего сохранения в природе.

В то же время, учитывая ценность африканского страуса, нанду, эму, человек научился приручать и одомашнивать их, фактически создав новую отрасль птицеводства — страусоводство. За более чем 150 лет истории страусоводства был получен ценнейший опыт содержания и разведения птиц в неволе, разработаны и внедрены многие прикладные методики, позволившие эффективно развивать и совершенствовать это направление по всему миру, в том числе и в нашей стране.

Следует ожидать, что хозяйственное использование страусообразных и страусоводство будут и дальше интенсивно развиваться, так как эти птицы обладают целым рядом полезных для человека свойств, будь то технологические особенности кожно-перьевого покрова, высокое эстетическое качество их кожных дериватов или диетические свойства мяса, и лечебные свой-

ства жира. Относительная простота содержания и размножения в условиях неволи делают страусообразных отличным объектом хозяйственной деятельности человека.

Авторский коллектив, участвовавший в написании данной монографии, надеется, что приведенные в ней сведения по разным аспектам морфологии и биологии древненёбных птиц, послужат не только теоретическим, но и практическим вкладом в изучение и использование этих удивительных созданий.

## Литература

- Амман А. Доисторическая Африка. М.: Иностранная литература, 1960. 503 с.
- Багмут А.А., Морозов Н.П., Микиртичев Г.А., Авакарова А.Г. Стравусоводство на Кубани: науч.-практич. пособие. Краснодар, 2003.
- Балжиков И., Бендас А., Воронов А. Стравусиный бизнес (практические рекомендации по разведению стравусов). Молдова, 1999.
- Бевольская М.В. Роль стадных отношений при воспроизведении нанду (*Rhea americana*) в условиях зоопарка «Аскания-Нова» // Групповое поведение животных. М.: Наука, 1976. С. 21–22.
- Бевольская М.В. Размножение стравусов. Гнездование. Яйцекладка. Инкубация. Киев: Логос, 2004. 239 с.
- Белинцев Б.Н. Физические основы биологического формообразования / М.В. Волькенштейн (ред.). М.: Наука. Гл. ред. физ.-мат. лит., 1991. С. 148–157.
- Белова О.В. Славянский бестиарий. М.: Индрик, 1999. 320 с.
- Берёзкин Ю.Е. Мифология аборигенов Америки: результаты статистической обработки ареального распределения мотивов // История и семиотика индейских культур Америки. М.: Наука, 2002. С. 277–346.
- Бессарабов Б.Ф., Обухов Л.М., Штильман И.Д. Методы контроля и профилактики незаразных болезней птиц. М.: Росагропромиздат, 1988. 253 с.
- Библейская энциклопедия. 3-е изд. М.: ЛОКИД–ПРЕСС, 2005. 768 с.
- Болезни птиц / О.В. Мищенко, О.А. Покорной, ред. М.: Агропромиздат, 1985.
- Братских В.Г., Соболев А.З., Нефёдова В.Н. Стравусы и перепёлки. Ростов-на-Дону: Изд-во «Феникс», 2004. 320 с.
- Бурчак-Абрамович Н.И. Ископаемые стравусы Кавказа и юга Украины // Тр. Естественно-историч. музея им. Г. Зардаби АН Азерб. ССР. 1953. Т. 7. 206 с.
- Ваутерс Г., Револь Б. Разведение стравусов (учебное пособие). Морондава (Мадагаскар): Комитет ООН по проблемам питания и сельского хозяйства, 1995.
- Волков А.В. Карфаген. М.: Вече, 2004. 320 с.
- Вракин В.Ф., Сидорова М.В. Анатомия и гистология домашней птицы. М.: Колос, 1984. С. 12–15.
- Гагарин В.В. Ветеринарно-санитарная экспертиза мяса стравуса. Автореф. дис. ... канд. вет. наук. М. 2005. 26 с.
- Галин М. История доколумбовых цивилизаций. М.: Мысль, 1990. 407 с.
- Гасанова З.Г. Товароведение и технология перо-пухового сырья: Лекция. — М.: МГАВМиБ им. К.И. Скрябина, 1998. 20 с.
- Гончаровский В.А. Гладии в бою. На арене и полях сражений. М.: Яуза, Эксмо, 2008. 320 с.
- Горбанчук Я.О. Разведение стравусов. Киев, 2001. 154 с.
- Гросс П.А., Зданович Л.И. Тайны загадочных животных. М.: Риполл-Классик, 2001. 408 с.
- Дзержинский Ф.Я. Челюстной аппарат тинаму *Eudromia elegans*: к вопросу о морфологической специфике челюстного аппарата палеогнат // Исследования по морфологии и биологии птиц. Тр. ЗИН АН СССР. 1983. Т. 116. С. 12–33.
- Диомидова Н.А., Панфилова Е.П., Суслина Е.С. Методика исследования волосяных фолликулов у овец. М.: Ин-т морфол. животн. им. А.Н. Северцова АН СССР, 1960. 29 с.

- Египет: земля фараонов. М.: Тера, 1997. 168 с.
- Жизнь животных / В.Е. Соколов (ред.). Т. 6. Птицы / В.Д. Ильичев, А.В. Михеева (ред.). М.: Просвещение, 1986. 527 с.
- Жучков С.А. Влияние 13-цис-ретиноевой кислоты на пролиферацию и дифференцировку кератиноцитов крыс / Автореф. дис. ... канд. мед. наук: 03.00.25. М.: Науч.-иссл. ин-т морфол. человека РАМН. 2007. 26 с.
- Ильяшенко В.Ю. Пуховые наряды птенцов гусеобразных птиц // Бюлл. Раб. группы по гусеобразным Северной Евразии, Казарка. М. 2004. № 10. С. 66–80.
- Ильяшенко В.Ю. 2006. Пуховые наряды птенцов // Развитие орнитологии в Северной Евразии. Труды XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии, Ставрополь: Изд-во СГУ, 2006. С. 709–722.
- Ильяшенко В.Ю. Независимое происхождение трихоптиля и неоптиля в оперении птиц // Докл. АН. 2006. Т. 411. № 4. С. 498–500.
- Иорданский В.Б. Звери, люди, боги. М.: Наука, 1991. 319 с.
- История Африки. Хрестоматия. М.: Наука, 1979. 383 с.
- История древнего Востока, в 2 тт. М.: Наука. 1988. Ч. 2. Передняя Азия. Египет. 623 с.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Система млекопитающих и историческая зоогеография // Филогенетика млекопитающих. М.: МГУ, 1992. С. 44–152.
- Каприелов А.А. Образ птицы в древнем искусстве // Орнитология. 1980. Вып. 15. С. 179–188.
- Карташев Н.Н. Систематика птиц. М., Высшая школа, 1974. 342 с.
- Киладзе А.Б. Кожный покров домашних птиц как потенциальное кожевенное сырье: мировой опыт и отечественная практика // Птица и птицепродукты. 2007. № 5. С. 56–58.
- Киладзе А. Первичная обработка шкур африканского страуса // Птицеводство. 2008а. № 2. С. 33–34.
- Киладзе А.Б. Архитектоника коллагеновой стромы кожного покрова домашней курицы (*Gallus domesticus*) // Докл. АН. 2008б. Т. 418. № 4. С. 567–570.
- Киладзе А.Б., Сухинина Т.В. Гистологическая структура кожного покрова африканского страуса // Птица и птицепродукты. 2008. № 3. С. 46–47.
- Классен Н. Товароведение животного-технических сырья и материалов. М.: Издание Центросоюза, 1926. 97 с.
- Коблик Е.А. Разнообразие птиц (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ), ч. 1. М.: Изд-во МГУ. 2001. 384 с.
- Кожа. Методы испытаний / Сборник стандартов. М.: ИПК Издательство стандартов, 2003. С. 61–62, 65–73, 78–80, 114–118.
- Кокшайский Н.В. Птицы Перу. Введение в их изучение. М.: Наука, 1990. 302 с.
- Котляр Е.С. Мифы и сказки бушменов. М.: Наука, 1983. 318 с.
- Куликов Л.В. Инкубация яиц страусов. Птицеводство. 2000. № 1. С. 12–15.
- Куликов Л.В., Боков Ш.-Г.К. Фермерское страусоводство. М.: Изд-во РУДН, 2004.
- Куручкин Е.Н. Новые представители и эволюция двух семейств архаичных журавлеобразных в Евразии // Тр. Совместной советско-монгольской палеонтолог. экспедиции. 1981. № 15. С. 59–85.
- Куручкин Е.Н. Происхождение птиц // Наука в России. 2009. № 2. С. 21–29.
- Куручкин Е.Н., Лунгу А.Н. Новый страус из среднего сармата Молдавии // Палеонтологический журнал. 1970. Т. 1. С. 118–126.

- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк. 1990. 352 с.
- Лизафр Г., Шеризи Т. Страус // Властители саванны. Серия «Мир дикой природы», Росмэн, 1996. С. 109–128.
- Мазуров М.Е. О роли синхронизации в морфогенезе // Третьи Курдюмовские чтения: Синергетика в естественных науках. Мат-лы междунар. междисциплинар. научн. конф. Тверь. 2007. С. 261–265.
- Мазуров М.Е. Нелинейные уравнения типа реакция-диффузия для исследования морфогенеза окраски животных // «Математика. Компьютер. Образование». Сб. трудов XV междунар. конф. / Г.Ю. Резниченко (ред.). Ижевск: Научн.-издат. центр «Регулярная и хаотическая динамика». 2008. С. 187.
- Микроскопическая техника: Руководство / Д.С. Саркисова, Ю.Л. Перова (ред.). М.: Медицина, 1996. 544 с.
- Мифы и предания папуасов маринд-аним. М.: Наука, 1981. 350 с.
- Мифы и сказки народов Австралии. М., 1965. 167 с.
- Мифы народов мира. Энциклопедия, в 2 тт. М.: Сов. энциклоп., 1988. Т. 2. 719 с.
- Михайлов И.В. Восстановление нормальной микрофлоры: способы защиты организма. Ростов-на-Дону: Изд-во «Феникс», 2005. 282 с.
- Новгородова Э.А. Древняя Монголия. М.: Наука, 1989. 381 с.
- Орлов М.В. Биологический контроль в инкубации. М.: Россельхозиздат, 1987. 223 с.
- Панов Е. Н. Птицы южного Приморья. Новосибирск: Наука, 1973. 376 с.
- Панов Е. Н. Современное состояние и перспективы развития эволюционной социобиологии // Зоол. журн. 1982. Т. 61. Вып. 7. С. 988–999
- Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 1983. 424 с.
- Рид А. Мифы и легенды страны маори. М.: Изд-во Иностран. лит-ры, 1960. 104 с.
- Сапковский А. Нет золота в серых горах = Nie ma ziota w gorach szarych; Мир короля Артура = Swiat krola Artura; Критические статьи = Krytyka; Бестиарий = Bestiariusz / Анджей Сапковский; [Пер. с пол. Е.П. Вайсброта]. М.: АСТ, 2002. 374 с.
- Симпсон Дж. Великолепная изоляция. М.: Мир, 1983. 256 с.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф. Кожные железы птиц: морфология, функционирование // Структура, рост и некоторые аспекты гормональной регуляции развития специфических желез. М.: Наука, 1994. С. 76–111.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф. Кожный покров тропических копытных. М.: Наука, 1984. 167 с.
- Спицин В.В., Остапенко В.А., Вершинина Т.А. Бескилевые птицы в зоопарках и питомниках. (Научно-методическое пособие). М., 2007. 197 с.
- Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М.: ИКЦ Академкнига, 2003. 808 с.
- Тигрица и грифон: Сакральные символы животного мира. СПб.: Азбука-классика, «Петербургское Востоковедение», 2002. 400 с.
- Травина И. Страусиные хитрости // Вокруг света. 2004. № 2 (2761). С. 80–89.
- Третьяков Н.П., Крок Г.С. Инкубация с основами эмбриологии. М.: Колос, 1978. 304 с.
- Туревич В.И. Страусоводство. История, теория, практика. М.: Колос, 2000. 220 с.
- Фентон К.Л., Фентон М.А. Каменная книга. Летопись доисторической жизни. М.: Наука, 1997. 623 с.

- Флёрв К.К., Беляева Е.И., Яновская Н.М. и др. Зоогеография палеогена Азии. М.: Наука, 1974. 302 с.
- Флора и фауна. Мифы о растениях и животных. М.: Русь, 1998. 256 с.
- Халафян А.А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных. 3-е изд. М.: ООО «Бином-Пресс». 2008. 512 с.
- Хлудеев К.Д. Практикум по товароведению и технологии кожевенного сырья: Учебное пособие. М.: МВА, 1986. 84 с.
- Чернова О.Ф. Полиморфизм архитектоники дефинитивных покровных перьев // Докл. АН. 2005. Т. 406. № 2. С. 280–285.
- Чернова О.Ф. Архитектоника волос и ее диагностическое значение. М.: Наука, 2006. С. 79.
- Чернова О.Ф. Проблема возникновения кожных дериватов в эволюции амниот. Кожные придатки — чешуя, перо, волос // Журн. общ. биол. 2008а. Т. 69. №2. С. 130–151.
- Чернова О.Ф. Железы наружных покровов хордовых в аспекте морфобиологической теории эволюции А.Н. Северцова // Сб. трудов Зоол. музея МГУ. М.: МГУ, 2008б. С. 279–342.
- Чернова О.Ф. Кожные дериваты в онто- и филогенезе позвоночных // Изв. РАН, сер. биол. 2009. № 2. С. 218–227.
- Чернова О.Ф., Дгебуадзе Ю.Ю. Архитектоника чешуи костистых рыб (Teleostei) и ее диагностическое значение. М.: Наука, 2008. 137с.
- Чернова О.Ф., Ильяшенко В.Ю., Перфилова Т.В. Архитектоника пера и ее диагностическое значение. М.: Наука, 2006. 98 с.
- Чернова О.Ф., Ильяшенко В.Ю., Целикова Т.Н. Сравнительное изучение тонкого строения дефинитивных перьев и постэмбриональных поколений пуха журавлей // Журавли Евразии (биология, охрана, разведение). М.: Моск. Зоопарк, 2006. Вып. 2. С. 82–104.
- Чернова О.Ф., Фадеева Е.О. Своеобразная архитектура перьев эму (*Dromaius novaehollandiae*, Struthioniformes) // Докл. АН. 2009. Т. 425. № 5. С. 108–116.
- Чернова О.Ф., Целикова Т.Н. Атлас волос млекопитающих. Тонкая структура остевых волос и игл в сканирующем электронном микроскопе. М.: Наука, 2004. С. 429.
- Штефан Б. Птерилогграфия пингвинов // Адаптация пингвинов. М.: Наука, 1977. С. 55–101.
- Эйвельманс Б. Следы невиданных зверей. М.: Изд. журн. «Вокруг света», 1994. 250 с.
- Alvarenga H.M. F., Höfling E. Systematic revision of the Phorusrhacidae (Aves: Ralliformes) // Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo). 2003. V. 43. N 4. P. 55–91.
- Anderson Brown A.F., Robbins G.E.S. The new incubation book. Surrey, BC: Hancock House, 2002. 252 p.
- Astbury W.T., Bell F.O. X-ray data on the structure of natural fibers and other bodies of high molecular weight // *Tabulae Biol.* 1939. V. 17. P. 90–112.
- Beebe W. The variegated tinamou, *Crypturus variegatus variegatus* (Gmelin) // *Zoologica*. 1925. V. 6. P. 195–227.
- Berndt R.M., Berndt C.H. The world of the first Australian. 1964. 509 p.
- Bezuidenhout A.J. Anatomy // Ed. D.C. Deeming. The Ostrich biology: Production and health. London: CABI Publ., 1999. P. 13–49.

- Bilgen G., Oktay G., Tokgöz Z. et al.* Collagen content and electrophoretic analysis of type I collagen in breast skin of heterozygous naked neck and normally feathered commercial broilers // *Tr. J. Veter. Anim. Sci.* 1999. V. 23. P. 483–487.
- BirdLife International. Threatened birds of the world. Barcelona and Cambridge, UK: Lynx Editions and BirdLife, 2000. 852 p.
- Bledsoe A.H.* A phylogenetic analysis of postcranial skeletal characters of the Ratite birds // *Ann. Carnegie Mus.* 1988. V. 57. P. 73–90.
- Bonser R.H.C.* The mechanical properties of feather keratin // *J. Zool. (London)*. 1996. V. 239. P. 477–484.
- Bonser R.H.C.* The elastic properties of wing and contour feather keratin from Ostrich *Struthio camelus* // *Ibis*. 2001. V. 143. N 1. P. 144–145.
- Bonser R.H.C., Purslow P.P.* The Young's modulus of feather keratin // *J. Exp. Biol.* 1995. V. 198. P. 1029–1033.
- Bruning D. F.* The greater *Rhea* chick and egg delivery route // *Natur. Hist.* 1973. V. 82. N 3. P. 68–75.
- Buick T.L.* The mystery of the Moa, New Zealand avian giant. New Plymouth, 1931. 357 p.
- Cabot J.* Order Tinamiformes // *Handbook of the birds of the World*. V. 1. Lynx Edition, 1992. P. 112–138.
- Chuong Ch.-M., Chodankar R., Widelitz R.B.* // *Current opinion in genetics and development*. 2000. V. 10. P. 449–456.
- Clark G.A., Jr.* Integumentum commune // *Eds J.J. Baumel et al. Handbook of avian anatomy: Nomina anatomica avium*. Cambridge, MA: Nuttall Ornithol. Club, 1993. P. 17–44.
- Cloete S.W.P., Van Schalkwyk S.J., Brant T.S., Hoffman L.C., Nel C.J.* The effects of dietary energy and protein concentrations on ostrich skin quality // *S. Afr. J. Anim. Sci.* 2006. V. 36. N 1. P. 40–44.
- Cooper A., Cooper R.A.* The Oligocene bottleneck and New Zealand biota: genetic record of a past environmental crisis // *Proc. R. Soc. Lond.* 1995. V. 261. P. 293–302.
- Cooper A., Mourer-Chauvré C., Chambers G.K., von Haeseler A., Wilson A.C., Pääbo S.* Independent origins of New Zealand moas and kiwis // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 1992. V. 89. P. 8741–8744.
- Cooper A., Penny D.* Mass survival of birds across the Cretaceous-Tertiary boundary: molecular evidence // *Science*. 1997. V. 275. P. 1109–1113.
- Cracraft J.* Phylogeny and evolution of the ratite birds // *Ibis*. 1974a. V. 116. P. 494–521.
- Cracraft J.* Continental drift, paleoclimatology and the evolution and the biogeography of birds // *J. Zool.* 1974b. V. 169. P. 455–545.
- Cracraft J.* The species of moas (Aves: Dinornithidae) // *Smithsonian Contr. Paleobiol.* 1976. V. 27. P. 189–205.
- Cracraft J., Barker F.K., Braun M., Harshman J., Dyke G.J., Feinstein J., Stanley S., Cibois A., Schikler P., Beresford P., García-Moreno J., Sorenson M.D., Yuri T., Mindell D.P.* Phylogenetic relationships among modern birds (Neornithes): toward an avian tree of life // *Eds. J. Cracraft, M.J. Donoghue. Assembling the tree of life*. New York, NY: Oxford University Press, 2004. P. 468–489.
- Crook J. H.* Social organization and environment: aspects of temporary social ethology // *Animal Behav.* 1970. V. 18. N 2. P. 197–209.

- Cubo J.* Evidence for speciation change in the evolution of ratites (Aves: Palaeognathae) // *Biol. Journ. of the Linnean Society*. 2003. V. 80. P. 99–106.
- Dickinson E.C.* (Ed.). *The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World*. 3<sup>rd</sup> ed. London: Cristopher Helm, 2003. 1039 pp.
- Davidson D.* The mechanism of feather pattern development in the chick. II. Control of the sequence of pattern formation // *J. Embryol. exp. Morphol.* 1983. V. 74. P. 261–273.
- Dawson T.J., Read D., Russell E.M., Herd R.M.* Seasonal variation in daily activity patterns, water relations and diet of Emu // *Emu Austral. Ornithol.* 1984. V. 84. P. 93–102.
- Ericson P.G.P.* Current perspectives on the evolution of birds // *Contrib. Zool.* 2008. V. 77. N 2. P. 109–116.
- Ericson P.G. P., Anderson C.L., Britton T., Elzanowski A., Johansson U.S., Källersjö M., Ohlson J.I., Parsons T.J., Zuccon D., Mayr G.* Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils // *Biol. Lett.* 2006. V. 2. P. 543–547.
- Ewart J.C.* The nestling feathers of Mallard // *Proc. Zool. Soc. London*. 1921. P. 602–642.
- Feduccia A.* *The age of birds*. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1980.
- Feduccia A.* *The origin and evolution of birds*. 2-nd ed. New Haven & L.: Yale Univ. Press, 1999. 466 p.
- Folch A.* Order Struthioniformes // *Handbook of the birds of the World*. V. 1. Lynx Edition, 1992. P. 76–110.
- Frame G.* The ostrich // *Pacif. Discov.* 1978. V. 28. N 3. P. 25–30.
- Fraser R.D.B., MacRae T.P.* Molecular structure and mechanical properties of keratin // *Symp. Soc. exp. Biol.* 1980. V. 43. P. 211–246.
- Frontczak M., Krysztofiak K., Bilska A., Uchman W.* Characteristics of fat from ostrich *Struthio camelus* // *EJPAU*. 2008. Vol. 11. N. 4. Article 11. [Электронный ресурс]. — Режим доступа <http://www.ejpau.media.pl/volume11/issue4/art-11.html>, свободный. — Заглавие с экрана. — Яз. англ.
- Fuller E.* Foreword. Extinct birds // *Handbook of the birds of the World*. V. 7. Lynx Edition, 2002. P. 11–68.
- Graul W. D., Derrickson S. R., Mock D. W.* The evolution of avian polyandry // *Amer. Nat.* 1977. V. 3. P. 812–816.
- Groff B., Mucoz-Garcia A., Yamaguchi M.* // *Comp. Biochem. Physiol. Part A*. 2007. V. 147. P. 493–501.
- Hackett Sh. J., Kimball R.T., Reddy S., Bowie R.C.K., Braun E.L., Braun M.J., Chojnowski J.L., Cox W.A., Han K-L., Harshman J., Huddleston Ch.J., Marks B.D., Miglia K.J., Moore W.S., Sheldon F.H., Steadman D.W., Witt Ch.C., Yuri T.* A Phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history // *Science*. 2008. V. 320. P. 1763–1768.
- Harshman J.* Classification and phylogeny of birds // B.G.M. Jamieson, ed. *Reproductive biology and phylogeny of birds*. Enfield, NH: Sci. Publ., 2007. P. 1–35.
- Homberger D.G., de Silva K.N.* Functional microanatomy of the feather-bearing integument: Implication for the evolution of birds and avian flight // *Amer. Zool.* 2000. V. 40. P. 553–574.
- del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J.* (Eds). *Handbook of the birds of the World*. V. 1. Lynx Edition, 1992. 696 p.
- Howard R., Moore A.* *A complete checklist of the birds of the World*. London: Macmillan, 1984. 732 p.

- <http://www.angelfire.com/mi4/polcrt/Ostrich.html>. The Ostrich in heraldry and lore. Written by Margaret Odrowaz-Sypniewska, B.F.A. [Электронный ресурс]. — Режим доступа свободный. — Заглавие с экрана. — Яз. англ.
- <http://www.artprojekt.ru/Civilization/Egypt/Tutanchamon/Tut16.htm>. Сокровища гробницы Тутанхамона. Золотое опахало [Электронный ресурс]. — Режим доступа свободный. — Заглавие с экрана. — Яз. рус.
- [http://www.britishmuseum.org/explore/highlights/highlight\\_objects/aes/t/the\\_hunters\\_palette.aspx](http://www.britishmuseum.org/explore/highlights/highlight_objects/aes/t/the_hunters_palette.aspx). The Hunters Palette [Электронный ресурс]. Режим доступа свободный. Заглавие с экрана. Яз. англ.
- [http://www.britishmuseum.org/explore/highlights/highlight\\_objects/me/o/ostrich\\_egg.aspx](http://www.britishmuseum.org/explore/highlights/highlight_objects/me/o/ostrich_egg.aspx). Ostrich egg [Электронный ресурс]. Режим доступа свободный. Заглавие с экрана. Яз. англ.
- [http://www.cpnelmuseum.co.za/tour.php?ostrich\\_hall](http://www.cpnelmuseum.co.za/tour.php?ostrich_hall). Ostrich hall [Электронный ресурс]. Режим доступа свободный. Заглавие с экрана. Яз. англ.
- [http://en.wikipedia.org/wiki/Emu\\_oil](http://en.wikipedia.org/wiki/Emu_oil). Emu oil. Wikipedia, The Free Encyclopedia. 27 Jan 2009, 04:08 [Электронный ресурс]. Режим доступа свободный. Заглавие с экрана. Яз. англ.
- [http://en.wikipedia.org/w/index.php?title=Ostrich\\_leather&oldid=261996176](http://en.wikipedia.org/w/index.php?title=Ostrich_leather&oldid=261996176). Ostrich leather. Wikipedia, The Free Encyclopedia. 5 Jan 2009, 00:34 UTC. 10 Jan 2009 [Электронный ресурс]. Режим доступа свободный. Заглавие с экрана. Яз. англ.
- <http://en.wikipedia.org/wiki/Moa>
- <http://www.griffith.ox.ac.uk/gri/carter/272a-c272a.html>. The Griffith Institute. Tutankhamun: Anatomy of an Excavation. The Howard Carter Archives. Photographs by Harry Burton. The King's fan [Электронный ресурс]. Режим доступа свободный. Заглавие с экрана. Яз. англ.
- <http://www.guardian.co.uk/books/2009/jan/10/plumes-ostrich-feathers-sarah-stein>. Hone P. The most beautiful ornament of its kind // The Guardian — Saturday, 10 January 2009 [Электронный ресурс]. Режим доступа свободный. Заглавие с экрана. Яз. англ.
- [http://www.iln.org.uk/iln\\_years/year/1878ostrich.htm](http://www.iln.org.uk/iln_years/year/1878ostrich.htm), Ostrich farming in South Africa // The Illustrated London News — March 30th, 1878 [Электронный ресурс]. Режим доступа свободный. Заглавие с экрана. Яз. англ.
- <http://www.kleinkaroo.com/index.cfm?intNavID=29&intNavigationID=295&intCheckTop=295&CFID=815845&CFTOKEN=10425721>. Klein Karoo around the world in 60 years [Электронный ресурс]. Режим доступа свободный. Заглавие с экрана. Яз. англ.
- <http://www.laitalia.ru/articls/art49>. Из Истории Лорето [Электронный ресурс]. Режим доступа свободный. Заглавие с экрана. Яз. рус.
- <http://online.wsj.com/article/SB122705760206139499.html?mod=article-outset-box>. Birmingham S. The Drop of a Feather. When ostrich feathers were in vogue, traders thought they would remain popular forever. Fortunes were lost // The Wall Street Journal — November 19, 2008 [Электронный ресурс]. — Режим доступа, свободный. — Заглавие с экрана. — Яз. англ.
- <http://www.oudtshoorninfo.com/culture.php?id=21&category=22>. History of Ostriches and Oudtshoorn [Электронный ресурс]. Режим доступа свободный. Заглавие с экрана. Яз. англ.

- <http://www.strauskubani.ru/31694.1.html>. Перья страуса [Электронный ресурс]. — Режим доступа, свободный. — Заглавие с экрана. — Яз. рус.
- <http://www.time.com/time/magazine/article/0,9171,856800,00.html>. The feather merchants // Time — Monday, May. 07, 1951 [Электронный ресурс]. Режим доступа, свободный. Заглавие с экрана. Яз. англ.
- <http://www.tobyhill.net>
- <http://www.tonyhill.net/ostrichfeathers.ivnu>. About Ostrich feathers and Ostrich plumes [Электронный ресурс]. Режим доступа свободный. Заглавие с экрана. Яз. англ.
- Jacob J., Hoerschelmann H. Similarities within the pattern of uropygial gland secretion from tinamous, kiwis and galliform species // Comp. Biochem. and Physiol. B. 1985. V. 81. N 4. P. 945–947.
- Jenni D. A., 1974. Evolution of polyandry in birds // Amer. Zoologist. 1974. V. 14. N 1. P. 129–144.
- Kafri I., Cherry J.A., Jones D.E., Siegel P.B. Breaking strength and composition of the skin of broiler chicks. Response to dietary calorie protein rations // Poultry Science. 1985. V. 64. P. 2143–2149.
- Krumbigel I. Die Straussenvögel. Wittenberg Lutherstadt, 1966. 128 S.
- Kurochkin E.N. Morphological differentiation of palaeognathous and neognathous birds // Courier Forschungsinstitut Senckenberg. 1995. Bd. 181. S. 79–88.
- Lack D. The significance of the pair bond and sexual selection in birds // Reading Sociobiol. S. Fr. 1978. P. 328–341.
- Lange B. Über einige besondere Formen des Faserverlaufes im Bindegewebe der Vögelhaut // Anat. Anz. 1929. Bd. 67. S. 452–459.
- Lange B. Integument der Sauropsiden // Ed. L. Bolk. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wilbeltiere. Berlin: Urban & Schwarzenberg, 1931. S. 375–448.
- Laufer B. Ostrich egg-shell cups of Mesopotamia and Ostrich in ancient and modern times // Mus. Nat. Hist. Chicago, Anthropology Leaflet, 1926. V. 23. P. 1–51.
- Le Souef D. Emu (*Dromaius novae-hollandiae*) feathers // Emu Austral. Ornithol. 1901. V. 1. P. 93–102.
- Lee K., Feinstein J., Cracraft J. The phylogeny of Ratite birds: Resolving conflicts between molecular and morphological data sets // Avian molecular evolution and systematics. Acad. Press, 1997. P. 173–195.
- Livezey B.C., Zusi R.L. 2001. Higher-order phylogenetics of modern Aves based on comparative anatomy // Netherlands J. Zool. 2001. V. 51. N 2. P. 179–205.
- Lucas A.M. Lipoid secretion in the avian epidermis // Anat. Rec. 1968. V. 160. P. 386–387.
- Lucas A.M. Integument commune // Nomina anatomica avium. London, 1979. P. 19–51.
- Lucas A.M. Lipoid secretion by body epidermis in avian skin // The skin of vertebrates / Eds R.I.C. Spearman, P.A. Riley. London: Acad. Press. 1980. P. 33–47.
- Lucas A.M., Stettenheim P.R. Avian Anatomy. V. 2. Integument // Agr. Handb. Forest Ser. U.S. 1972. № 362. Pt. S. 626 p.
- Lunam C.A., Glatz P.C. Declawing of farmed emus: harmful or helpful? // RIRDC Res. Paper Ser. 2000. N 99. P.177.
- Lunam C.A., Weir K.A. Storage of Ostrich skin: Effects of preservation methods on skin structure, physical properties and microbial flora // A report for the Rural Indust. Res. and Dev. Corpor. Publ. № 06/054. Barton, A.C.T.: Rural Indust. Res. and Dev. Corp., 2006. 58 p.

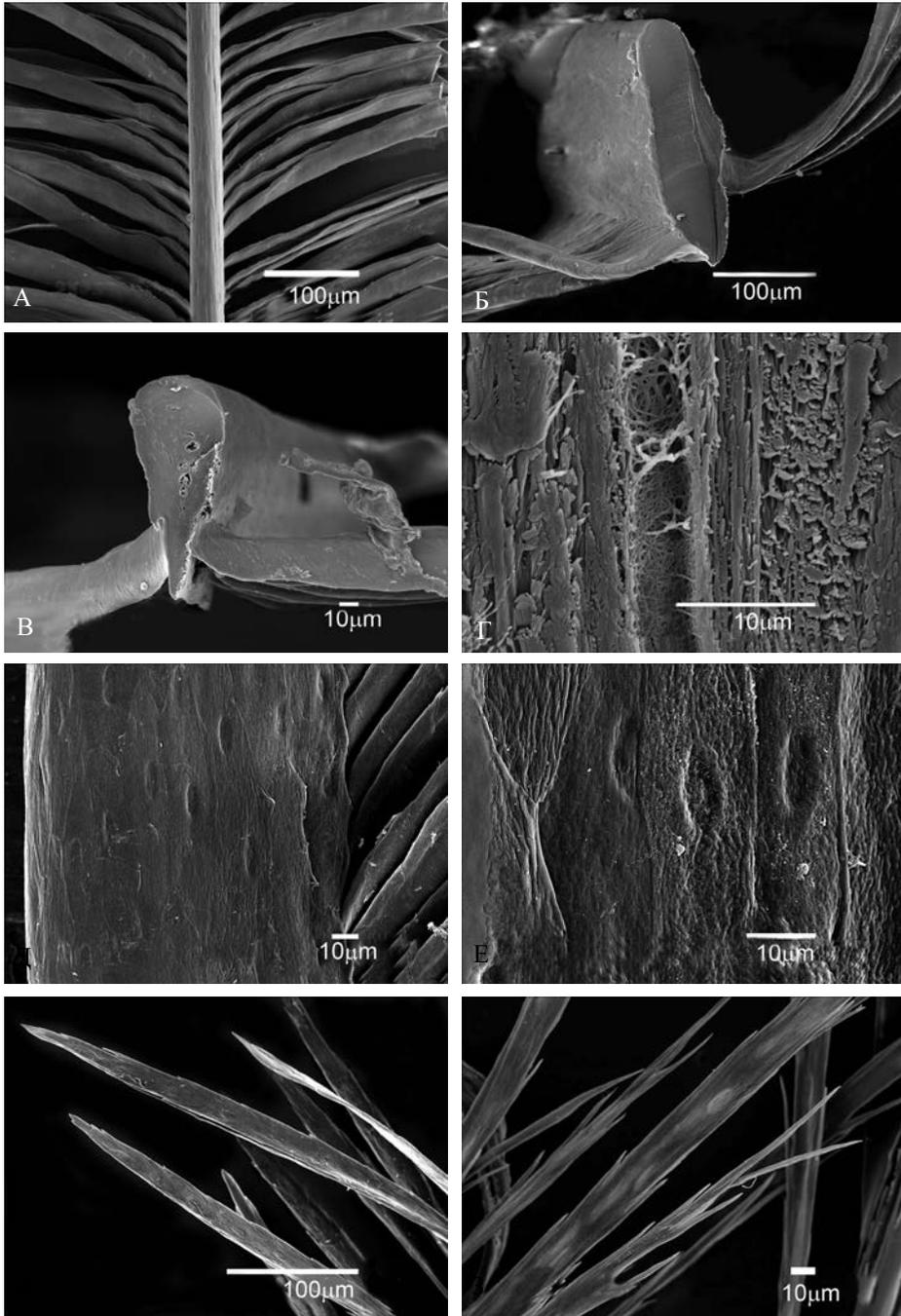
- Maloney S.K., Dawson T.J.* The heat load from solar radiation on a large, diurnally active bird, the Emu (*Dromaius novaehollandiae*) // *J. Termal Biol.* 1995. V. 20. P. 381–387.
- MacNamara K., Nicholas P., Murphy D., Riedel E., Goulding B., Horsburgh C., Whiting T., Warfield B.* Markets for skins and leather from the Goat, Emu, Ostrich, Crocodile and Camel industries / A report for the Rural Industries Research and Development Corporation / RIRDC Publication No 02/142. Barton, A.C.T.: Rural Industries Research and Development Corporation, 2003. xiii, 125 p.
- McGowan C.* Feather structure in flightless birds and its bearing on the question of the origin of feathers // *J. Zool. (London)*. 1989. V. 218. P. 537–547.
- Meinhardt H.* Models of biological pattern formation: from elementary steps to the organization of embryonic axes // *Curr. Top. Dev. Biol.* 2008. V. 81. P. 1–63.
- Menon G.K., Kotak V.C., Salinukul N.* Ultrastructure of secretory epidermis from the specialized neo-apterium of the painted stork, *Ibis leucocephalus* Pennant (Ciconiformes) // *Monit. Zool. Ital.* 1987. V. 21. P. 21–31.
- Menon G.K., Maderson P.F.A., Drewes R.C. et al.* Ultrastructural organization of avian stratum corneum lipids as the basis for facultative cutaneous waterproofing // *J. Morphol.* 1996. V. 227. P. 1–13.
- Menon G.K., Menon J.* Avian epidermal lipids: functional considerations and relationship to feathering // *Am. Zool.* 2000. V. 40. P. 540–552.
- Menon G.K., Shah R.V., Jani M.B.* Lipoid secretion by epidermis of bare skin from the head of the Indian white ibis *Threskiornis melanocephala* // *J. Yamashina Inst. Ornithol.* 1979. V. 11. P. 128–131.
- Morony J.J. Jr., Bock W.J., Farrand J. Jr.* Reference list of the birds of the World. New York: Amer. Mus. Nat. Hist., 1975. 208 p.
- Mourer-Chauviré C., Senut B., Pickford M., Mein P.* Le plus ancien représentant du genre *Struthio* (Aves, Struthionidae), *Struthio coppensi* n. sp., du Miocène inférieur de Namibie // *C.R. Acad. Sci. Paris*. 1996a. T. 322, serie IIa. P. 325–332.
- Mourer-Chauviré C., Senut B., Pickford M., Mein P., Dauphin, Y.* Ostrich legs, eggs and phylogenies // *South African Journal of Science*. 1996b. V. 92. N 10. P. 492–495.
- O'Donell I.J., Inglis A.S.* Amino acid sequence of a feather keratin from Silver Gull (*Larus novae-hollandiae*) and comparison with one from Emu (*Dromaius novae-hollandiae*) // *Aust. J. Biol. Sci.* 1974. V. 27. P. 369–382.
- Olson S.L.* The fossil record of birds // *Avian biology*. 1985. V. 8. P. 79–238.
- Orians G.H.* On the evolution of mating systems in birds and mammal // *Reading Sociobiol. S. Fr.*, 1978. P. 115–132.
- Parkes K.C., Clark G.A.* An additional character linking Ratites and Tinamous, and an enterpretation of their monophyly // *The Condor*. 1996. V. 68. N. 5. P. 459–471.
- Peterson R.T.* Birds. Amsterdam: Time-Life Intern., 1964. 192 p.
- Prager E.M., Wilson A.C.* Phylogenetic relationships and rates of evolution in birds // *Acta XVII Congr. Intern. Ornithol.* 1980. V. 2. P. 1209–1214.
- Prin F., Dhouailly D.* How and when the regional competence of chic epidermis is established: Feathers vs. scutate and reticulate scales, a problem *en route* to a solution // *Int. J. Dev. Biol.* 2004. V. 48. P. 137–148.
- Purslow P.P., Vincent J.F.V.* Mechanical properties of primary feathers from the pigeon // *J. Exp. Biol.* 1978. V. 72. P. 251–260.

- Romanelli P.F., Trabuco E., Scriboni A.B., Visentainer J.V., de Souza N.E.. Chemical composition and fatty acid profile of rhea (*Rhea americana*) meat // Archivos Latinoamericanos de Nutriciyn. 2008. V. 58. N 2. P. 201–205.
- Saxena R.K., Saxena S. Comparative anatomy of vertebrates. Kent, UK: Anshan, 2008. 479 p.
- Schafer E. Les conotos // Bonn. Zool. Beitr. 1954. Bd. 5. S. 1–148.
- Sengel P. Morphogenesis of skin. New York: Cambridge Univ. Press., 1976. P. 1–277.
- Sengel P. Feather pattern development // Ciba Found Symp. 1978. V. 29. P. 51–70.
- Shah R.V., Menon G.K. Histochemical studies on pigeon definitive feathers during post-hatching, induced and regenerative models of development. III. Lipids, lipase and hydroxybutyrate dehydrogenase // Pavo. 1972. V. 10. P. 30–42.
- Shan R.V., Menon G.K., Desai J.H., Jani M.B. Feather loss from capital tracts of painted storks related to growth and maturity: 1. Histophysiological changes and lipid secretion in the integument // J. Anim. Morphol. Physiol. 1977. V. 24. P. 99–107.
- Sibley Ch.G., Ahlquist J.E. A comparative study of the egg white proteins of non-passerine birds // Ibis. 1972. V. 39. P. 1–276.
- Sibley Ch.G., Ahlquist J.E. Phylogeny and classification of birds a study in molecular evolution. New Haven-London: Yale Univ. Press, 1990. 976 p.
- Stein S.A. Falling into feathers: Jews and the Trans-Atlantic ostrich feather trade // J. Modern History. 2007. V. 79. N 4. P. 772–812.
- Stein S.A. Plumes: Ostrich feathers, jews, and a Lost World of Global Commerce. New Haven: Yale Univ. Press, 2008. 256 p.
- Stettenheim P.R. Structural adaptations of feathers // Proc. XVI Int. Ornithol. Congr. Canberra: Austr. Acad. Sci. 1976. P. 385–401.
- Stettenheim P.R. The integumentary morphology of modern birds — an overview // Amer. Zool. 2000. V. 40. P. 461–477.
- Studer Th. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der Feder // Z. wiss. Zool. 1878. Bd. 30. S. 423–436.
- The natural history. Pliny the Elder. John Bostock, M.D., F.R.S. H.T. Riley, Esq., B.A. London. Red Lion Court, Fleet Street: Taylor & Francis, 1855. Book 10. N 1.
- The Ostrich: Biology, production and health / Ed. D.C. Deeming. Wallingford Oxon (UK) and New York (USA): CABI Publishing, 1999. P. 5–7.
- The potential for export diversification in Botswana. Ostrich products case study. Discussion Draft. 1// The ComMark Trust. BIDPA. 2005. 28 p.
- Trivers R. L. Parental investment and sexual selection // Ed. B. Campbel. Sexual selection and the descent of man, 1871–1971. Chicago, 1972. P. 135–179.
- van Tuinen M., Stidham T.A., Hadly E.A. Tempo and mode of modern bird evolution observed with large-scale taxonomic sampling // Historical Biology. 2006. V. 18. N 2. P. 205–221.
- Vickers R. P. A fossil avifauna from the upper Miocene Beglia formation of Tunisia // Notes du Service Géologique. 1972. V. 35: Travaux de Géologie Tunisienne, V. 5. P. 29–66.
- Weir K.A., Lunam C.A. A histological study of emu (*Dromaius novaehollandiae*) skin // J. Zool.(London). 2004. V. 264. P. 259–266.
- Weir K.A., Lunam C.A. Immunohistochemical study of cutaneous nerves in the emu // Cell Tissue Res. 2006. P. 697–705.

- Williams J.B., Tieleman B.I.* Physiological adaptation in desert birds // *BioScience*. 2000. V. 55. N 5. P. 416–425.
- Wittenberger J. P.* The evolution of mating systems in birds and mammals // *Handbook of behavioral neurobiology*. V. 3. Social behavior and communication. N.Y.-L.: Plenum Press, 1979. P. 271–350.
- Yu M., Yue Z., Wu P. et al.* The developmental biology of feather follicle // *Int. J. Dev. Biol.* 2004. V. 48. P. 181–191.

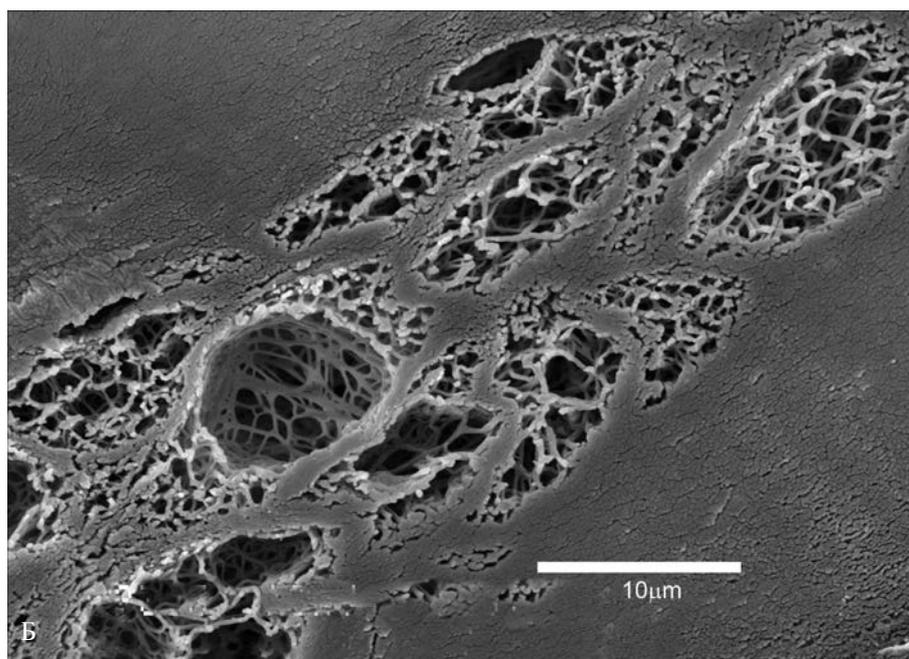
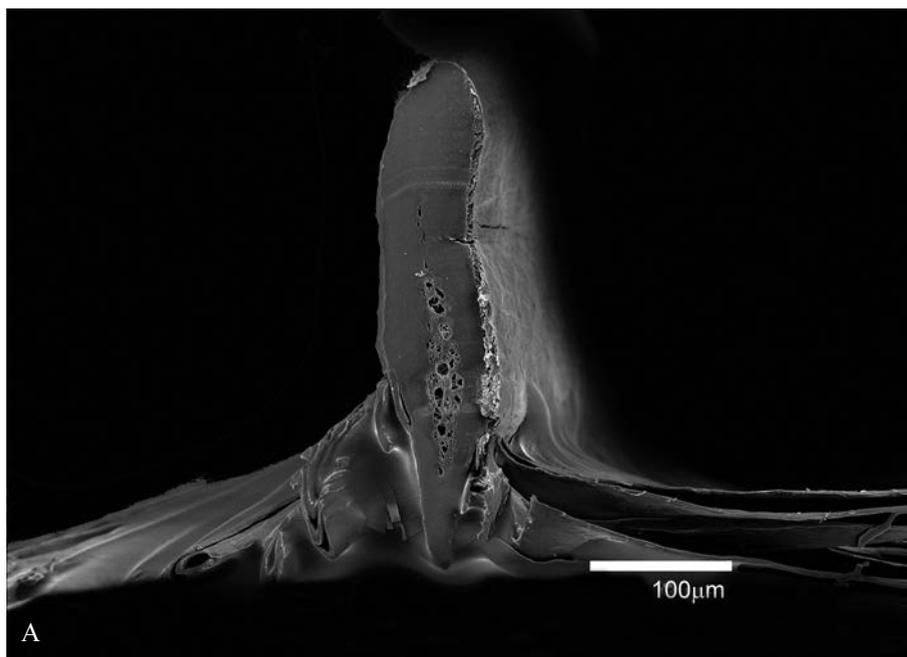
**ПРИЛОЖЕНИЕ**

**Атлас электронограмм перьев  
древненёбных птиц**



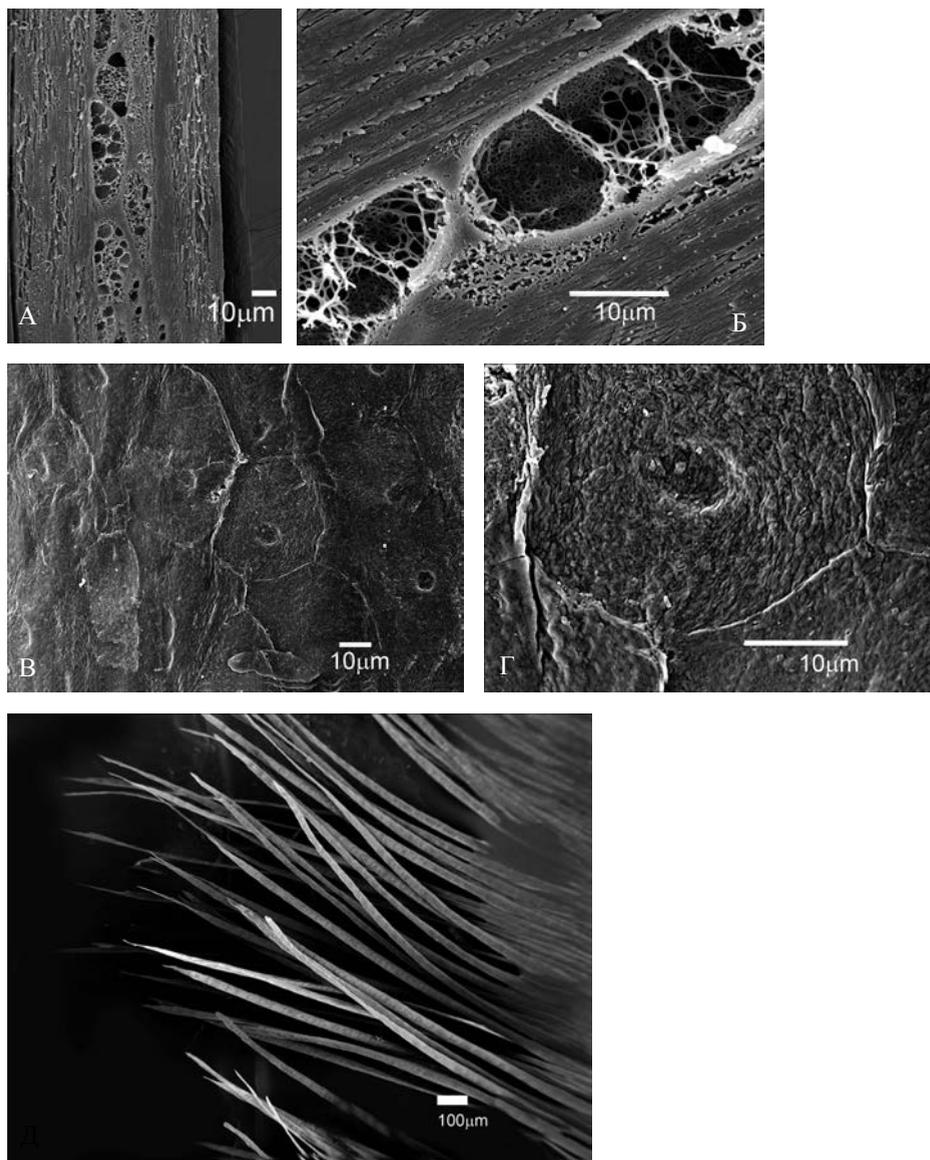
**Эл. 1.** Покровное перо взрослого самца африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes).

А — общий вид опахальца; *БII*, отходящие в обе стороны от *БI*. Б — поперечный срез бородки I: сердцевина отсутствует; кора однородной структуры. В — то же: сердцевина фрагментарна. Г — продольный срез *БI*: фрагментарная однорядная сердцевина; стенки перфорированные, на границе между овальными полостями они состоят из рыхло переплетающихся тяжей. Д, Е — кутикула *БI*: клетки вытянуты вдоль *БI*, с овальным перинуклеарным пространством в центре. Ж, З — *БII*: крючочки отсутствуют. Масштаб: А, Б, Ж — 100 μm; Б—Е, З — 10 μm.



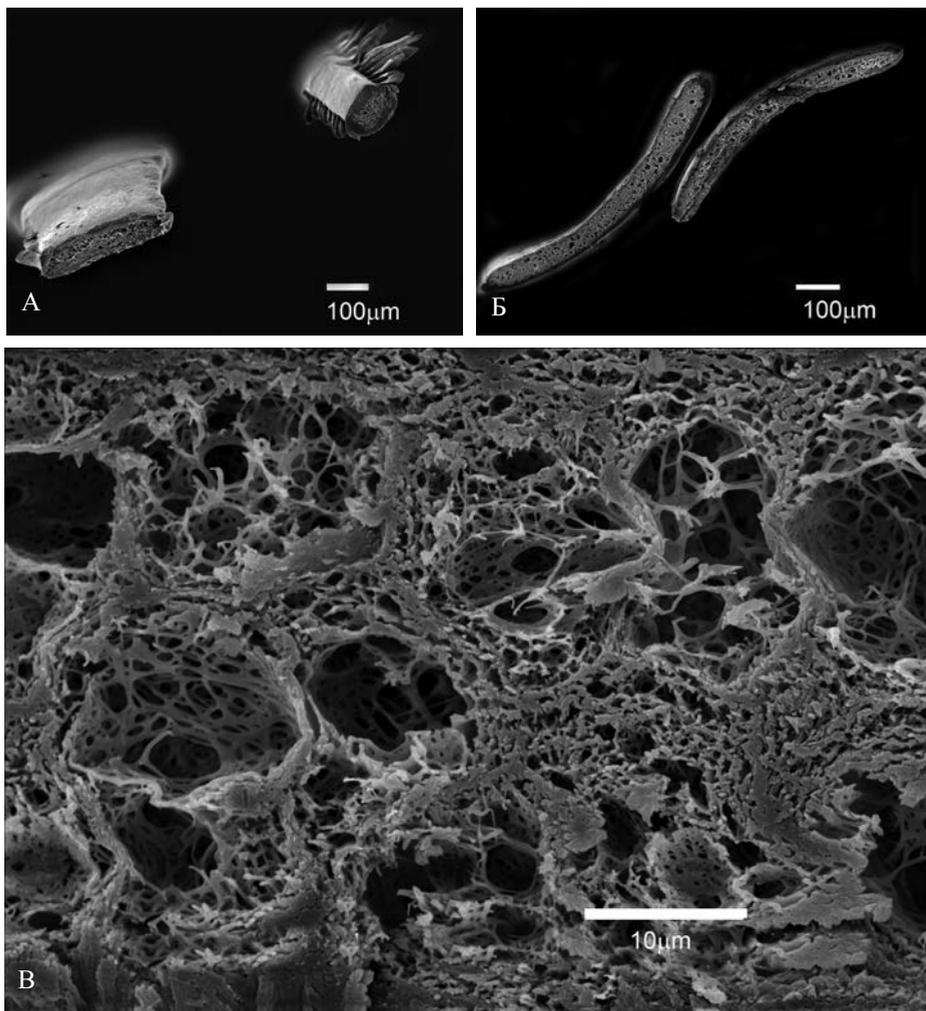
**Эл. 2.** Бородки I махового пера взрослого самца африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes).

A — поперечный срез: кора однородная; сердцевина фрагментарная; полости крупнее в центральной части бородки. Б — то же: толстостенная сердцевина; размеры полостей сильно варьируют; нитчатый каркас стенок полостей. Масштаб: А — 100  $\mu\text{m}$ ; Б — 10  $\mu\text{m}$ .



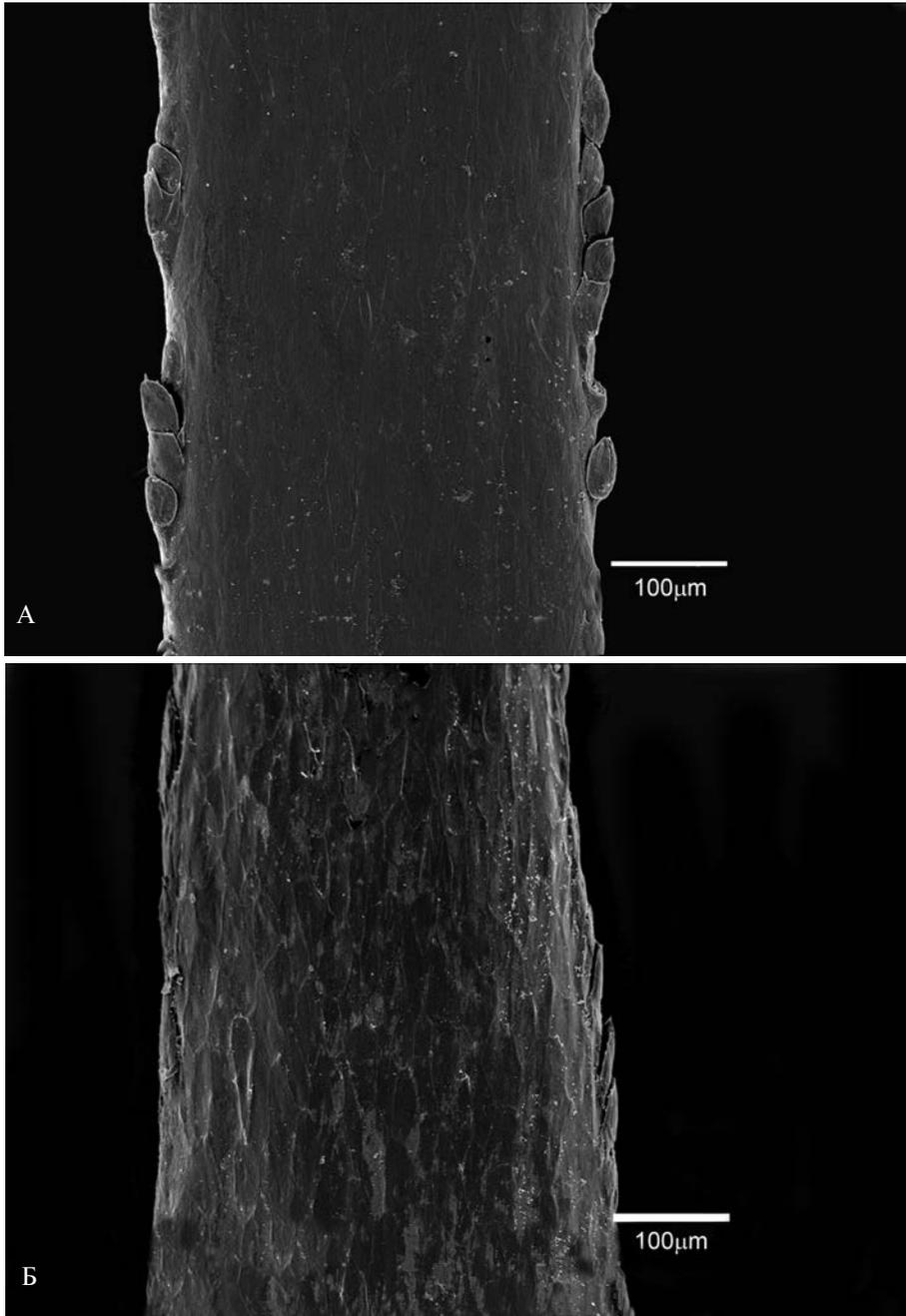
**Эл. 3.** Первостепенное маховое перо взрослого самца африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes).

А — продольный срез *БП*: кора слоистая; сердцевина фрагментарная. Б — то же: размеры полостей сильно варьируют, максимальны в центральной части бороздки; стенки крупных овальных полостей имеют нитчатый каркас. В — мозаичная кутикула в основании *БП*: небольшие округлые клетки с отчетливым округлым перинуклеарным пространством, лежащим посередине клетки. Г — то же: границы между клетками неровные; рельеф поверхности в виде хаотичной вязи коротких волокон. Д — длинные, тонкие и разрозненные *БП* с игловидной вершиной. Масштаб: А–Г — 10 μm; Д — 100 μm.



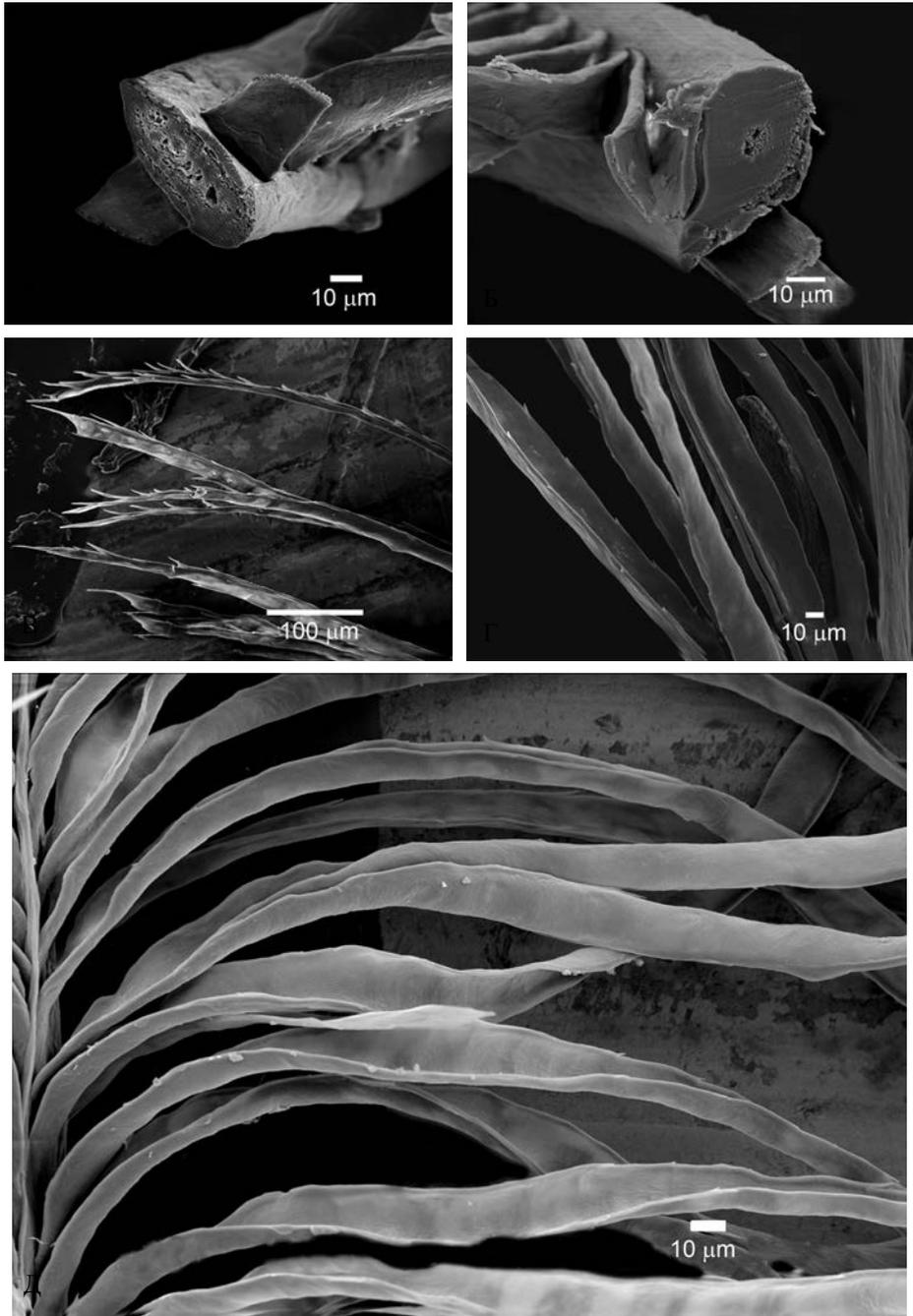
**Эл. 4.** Специализированные выросты неоптиля эмбрионального пера с плечевой птерилии птенца африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes).

А — поперечные срезы основания выроста неоптиля: сердцевина хорошо развита; бородка цилиндрическая в основании, но выше уплощенная с дорсальной и вентральной сторон; на поверхности различимы ямки перинуклеарных областей кутикулярных клеток. Б — то же посередине апикального выроста: вырост сильно уплощен и вогнут с вентральной стороны; сердцевина развита хорошо. В — сердцевина апикального выроста неоптиля: она имеет губчатую структуру, с редкими расширенными полостями, стенки которых сильно перфорированы. Масштаб: А, Б — 100 μm; В — 10 μm.



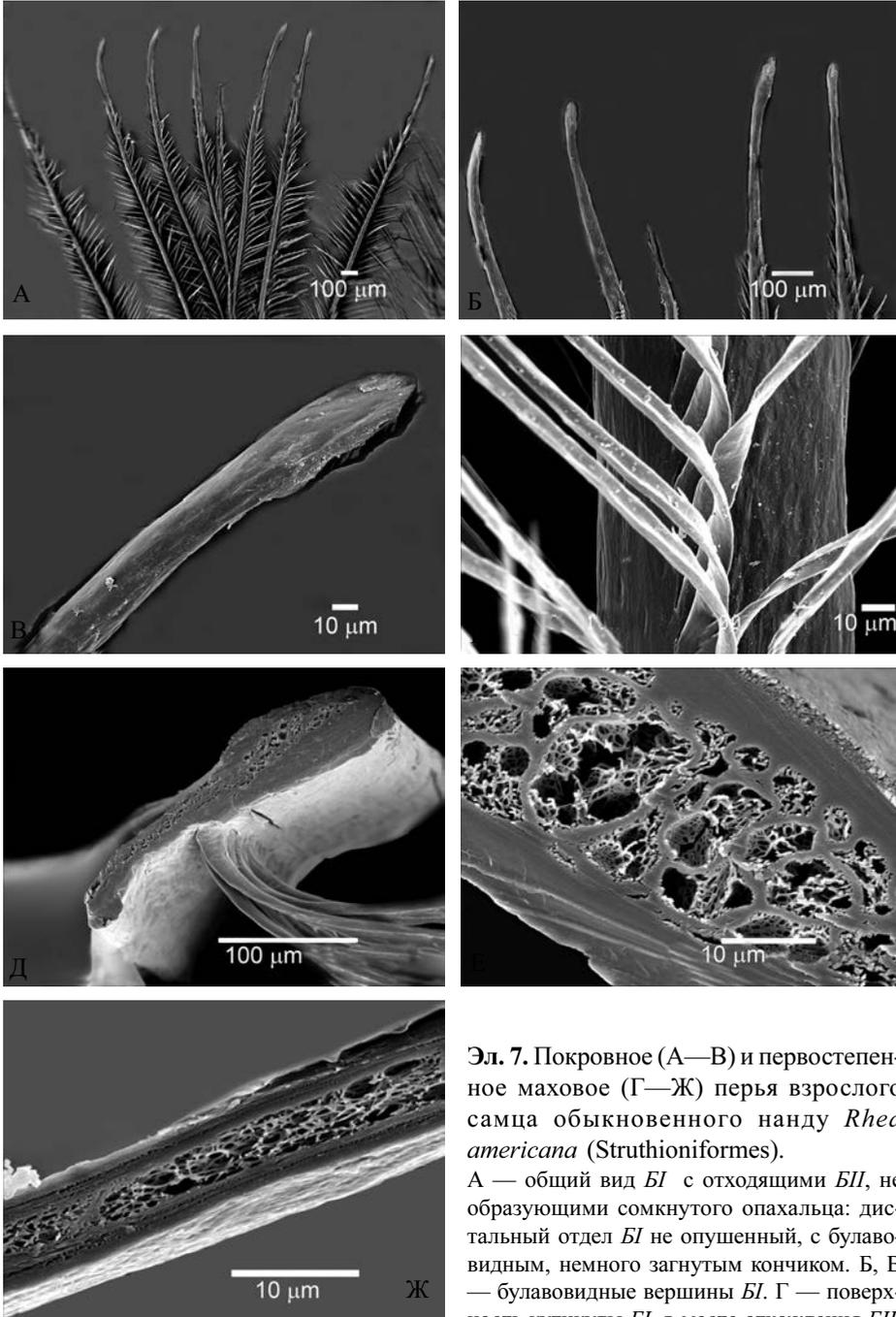
Эл. 5. Кутикула выростов неоптиля эмбрионального пера с плечевой птерилии птенца африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes).

А — посередине выроста: по бокам выроста располагаются разрозненные группы кутикулярных чешуек-«лепестков», которые значительно отходят от стержня. Б — то же на вершине выроста: чешуйки многочисленные; некоторые плотно прилегают к поверхности выроста, но по бокам они сильно отходят. Масштаб: А, Б — 100 µm.



Эл. 6. Проксимальный отдел неоптиля (А, Б, Г) и мезоптиль (В, Д) эмбрионального пера с плечевой птерилии птенца африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes).

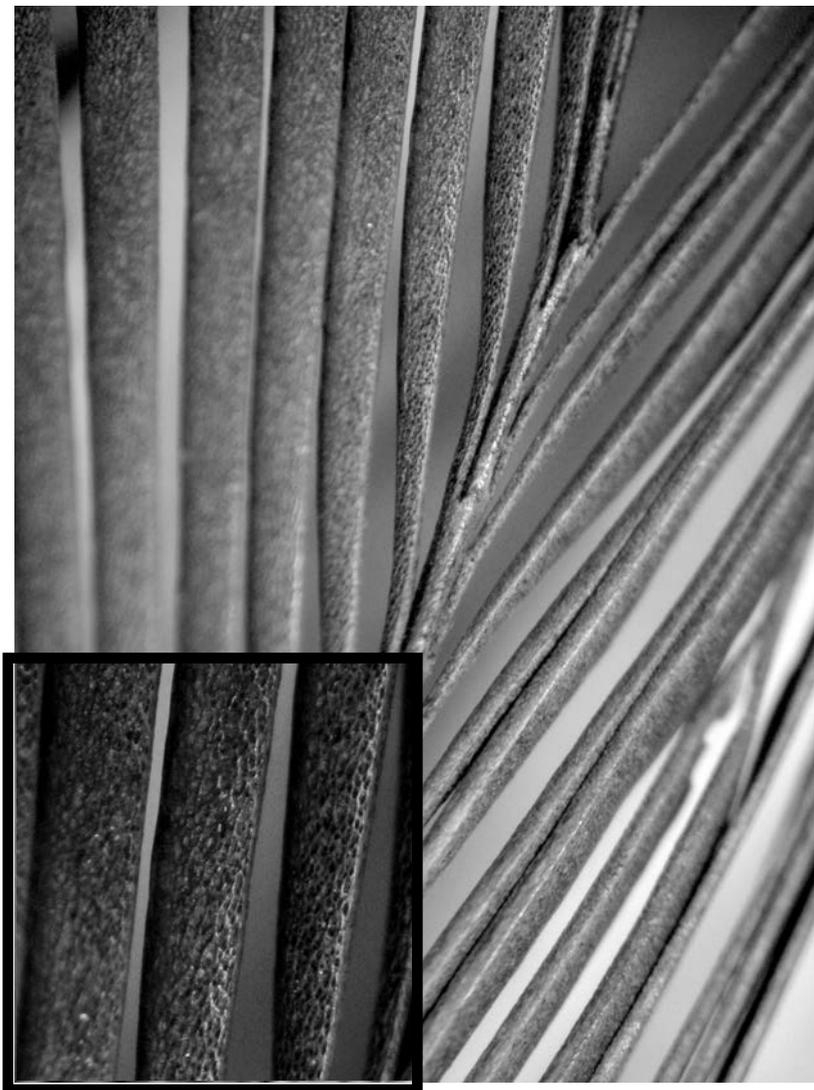
А, Б — поперечные срезы *Б I* соответственно в ее нижней и верхней части: сердцевина хорошо развита в основании бородки, но фрагментарна на ее вершине. В — дистальный отдел *Б II* имеет реснитчатые выросты. Г — *Б II* широкие лентовидные, без крючочков. Д — *Б II* лентовидные, широкие, с расширенной срединной частью и несколько зауженным основанием; выросты отсутствуют. Масштаб: А—Д — 10 µm.



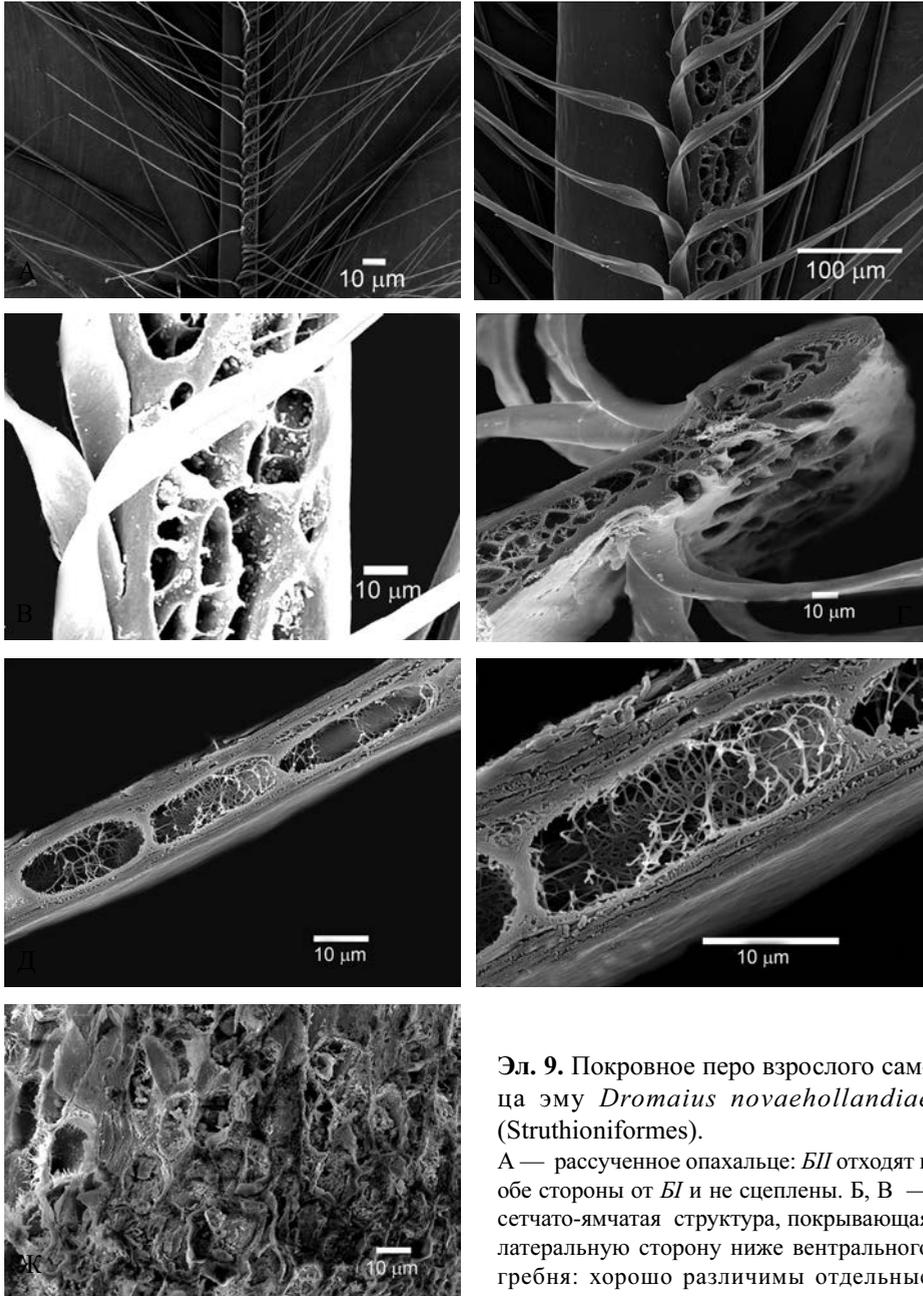
Эл. 7. Покровное (А—В) и первостепенное маховое (Г—Ж) перья взрослого самца обыкновенного нанду *Rhea americana* (Struthioniformes).

А — общий вид *БI* с отходящими *БII*, не образующими сомкнутого опахальца: дистальный отдел *БI* не опушенный, с булавовидным, немного загнутым кончиком. Б, В — булавовидные вершины *БI*. Г — поверхность кутикулы *БI* в месте отхождения *БII*.

Д — поперечный срез *БI*: слабо развитая сердцевина; гладкая поверхность латеральных сторон *БI*, без перфораций. Е — толстостенная сердцевина на поперечном срезе *БI*. Ж — то же на продольном срезе. Масштаб: А, Б, Д — 100 μm; В, Д, Е, Ж — 10 μm.



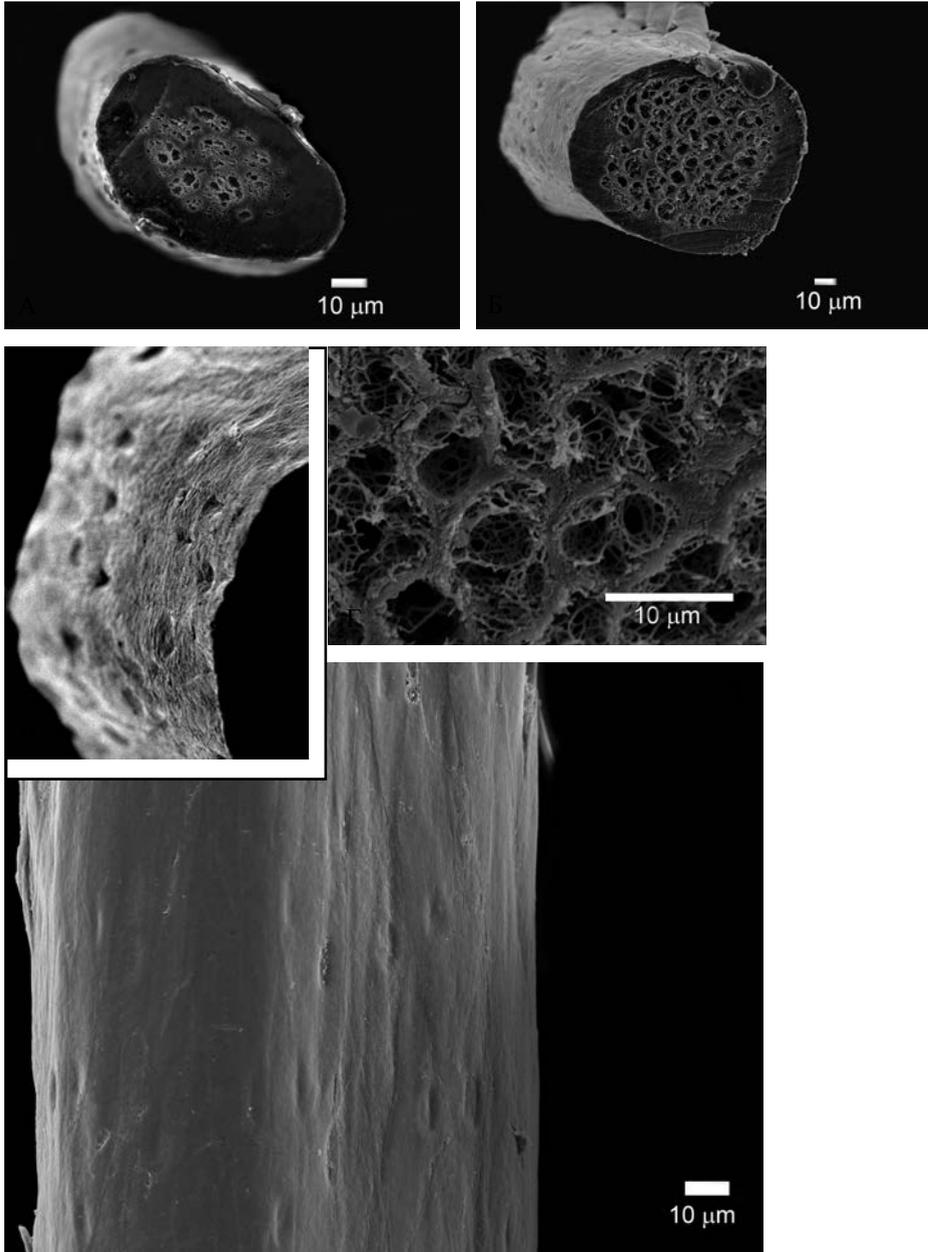
Эл. 8. Дорсальная поверхность вершины рассученного опахала покровного пера взрослого самца эму *Dromaius novaehollandiae* (Struthioniformes). На фотографии и врезке хорошо различим сетчато-ямчатый рельеф, сплошь покрывающий поверхность бородок I.



Эл. 9. Покровное перо взрослого самца эму *Dromaius novaehollandiae* (Struthioniformes).

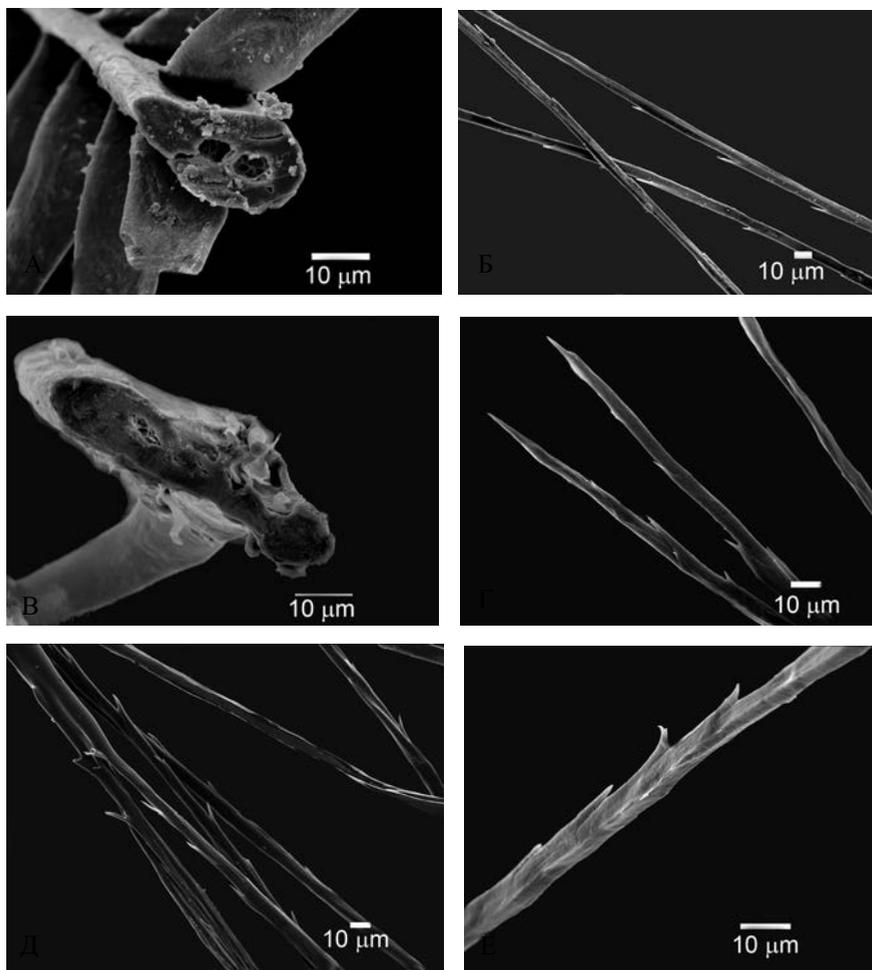
А — рассученное опахальце: *БИ* отходят в обе стороны от *БI* и не сцеплены. Б, В — сетчато-ямчатая структура, покрывающая латеральную сторону ниже вентрального гребня: хорошо различимы отдельные сложные «розетки». Г — поперечный срез

*БI*: центральную часть занимает хорошо развитая сердцевина, а на латеральной стороне бородки располагается сетчато-ямчатая структура, полости которой заходят глубоко в кору, почти достигая сердцевина; полости выстланы кутикулой. Д, Е — фрагментарная сердцевина на продольном срезе *БI*: стенки полостей перфорированы и соединены тонкими перепонками. Ж — губчатая сердцевина стержня пера с невыраженными полостями. Масштаб: А—В — 100 μm; Г—Ж — 10 μm.



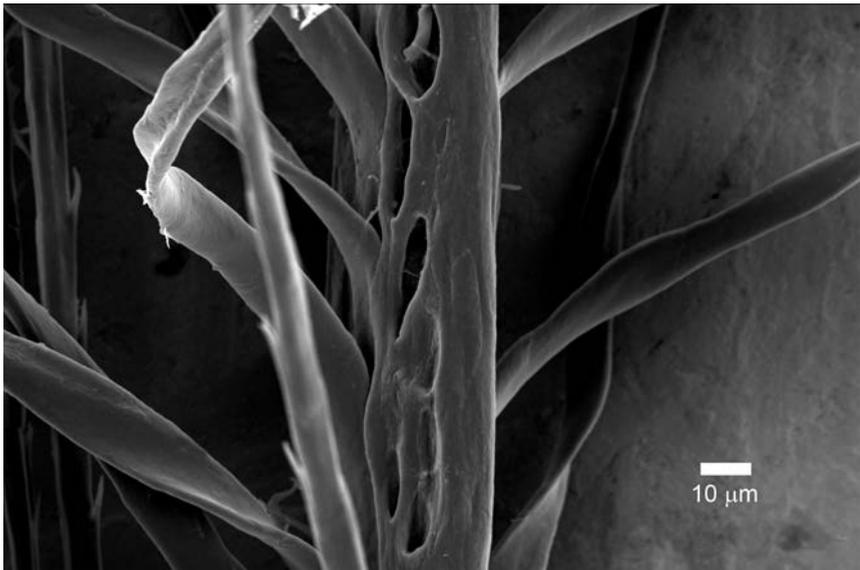
**Эл. 10.** Апикальные выросты неоптиля эмбрионального пера птенца эму *Dromaius novaehollandiae* (Struthioniformes).

А — поперечный срез вершины апикального выроста неоптиля: сердцевина развита слабо, содержит мало крупных полостей, имеет губчатое строение. Б — то же в срединной части выроста: сердцевина развита хорошо, губчатая, с крупными округлыми полостями сходных размеров. В — кутикула выроста неоптиля с равномерно расположенными мелкими вмятинами. Г — сердцевина середины выроста губчатая; стенки овальных полостей сильно перфорированы. Д — кутикула выроста неоптиля; клетки имеют вытянутую форму; границы между клетками и вмятины перинуклеарных пространств различимы. Масштаб: А—Д — 10 µm.



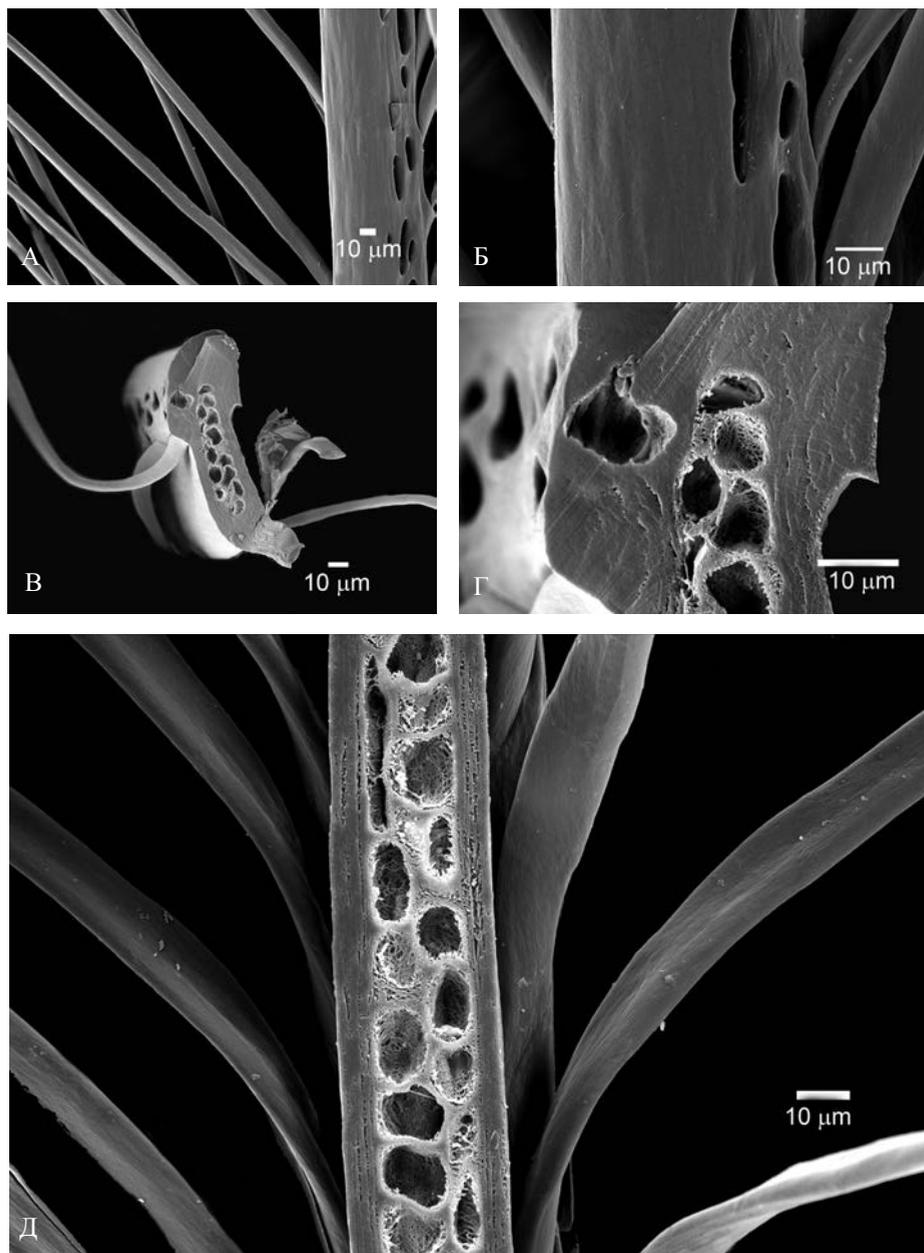
**Эл. 11.** Нижняя часть неоптиля (А, Б) и мезоптиль (В—Е) эмбрионального пера птенца эму *Dromaius novaehollandiae* (Struthioniformes).

А — поперечный срез *БИ*. Б — *БII*. В — поперечный срез *БИ* мезоптиля: сердцевина фрагментарна. Г—Е — *БII*: узлы не развиты; имеются лишь небольшие неразделенные выросты. Масштаб: А—Е — 10 µm.



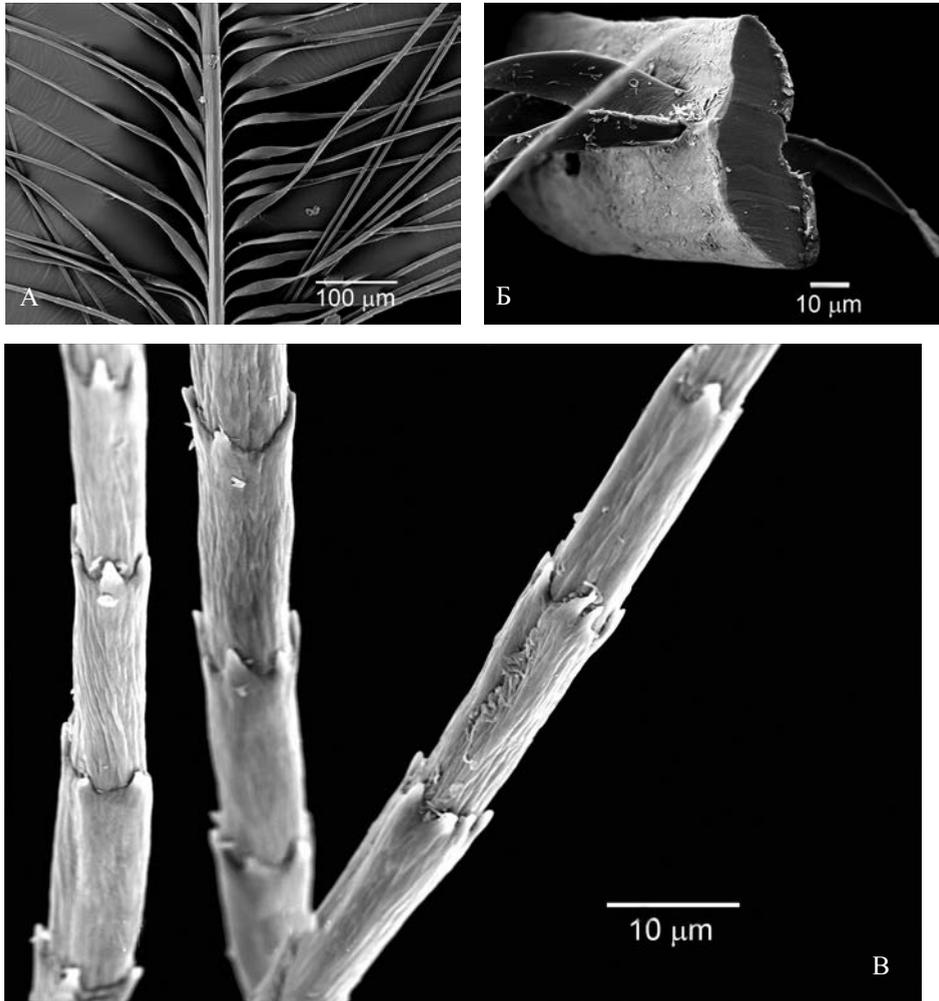
**Эл. 12.** Ямчатая структура латеральной стороны бородки I мезоптиля эмбрионального пера птенца эму *Dromaius novaehollandiae* (Struthioniformes).

Структура напоминает таковую у шлемоносного казуара и не столь сложно устроена как у взрослого эму; *БИ* ременчатые, с расширенной центральной частью; в нижней трети имеется поворот стержня на  $90^\circ$ . Масштаб: 10  $\mu\text{m}$ .



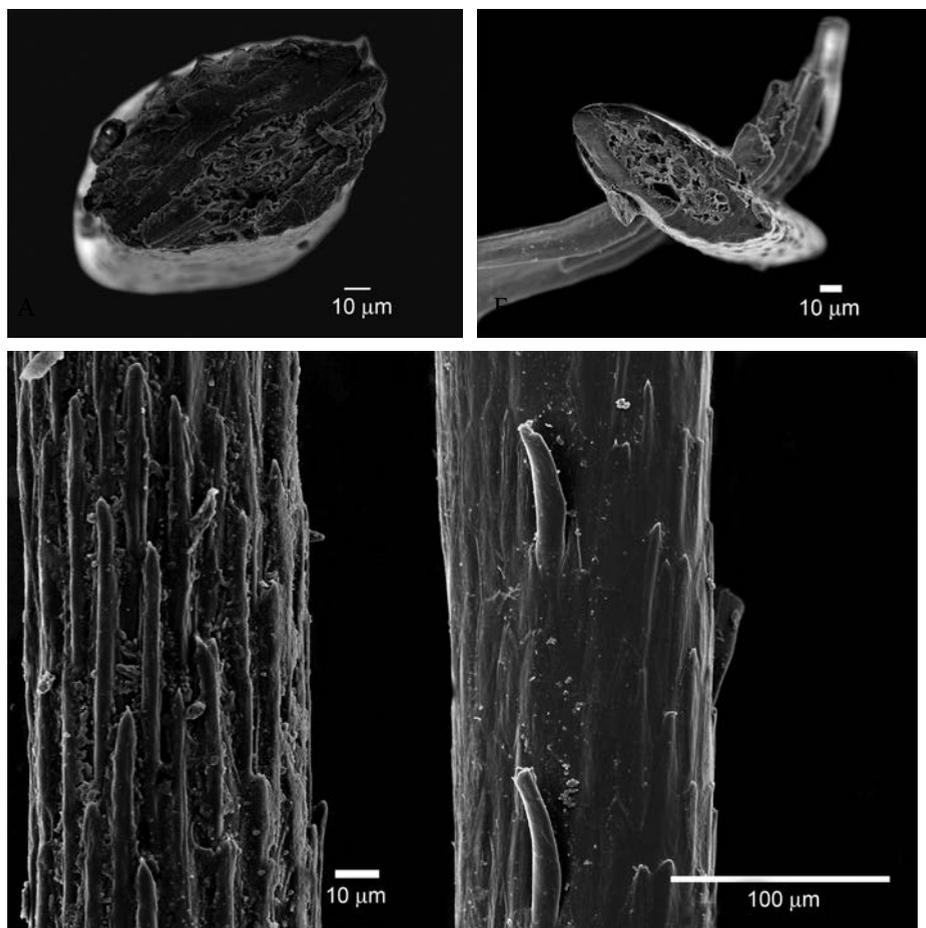
**Эл. 13.** Покровное перо взрослого самца шлемоносного казуара *Casuarium casuarium* (Struthioniformes).

А — *БП* с отходящими от нее *БП*: на латеральной поверхности *БП* лежат овальные пазухи, поле которых тянется вдоль всей *БП*. Б — пазухи не имеют внутренних перегородок, гладкостенные, иногда заполнены аморфным содержимым, закрывающим пазуху наподобие пробки. В — поперечный срез *БП*: крупная сердцевина и пазухи на латеральной поверхности. Г — сердцевина и пазухи на поперечном срезе: крупная пазуха внедряется в кору почти до границы сердцевины. Д — продольный срез *БП*: сердцевина крупная, двурядная, развита хорошо. Масштаб: А—Д — 10 µm.



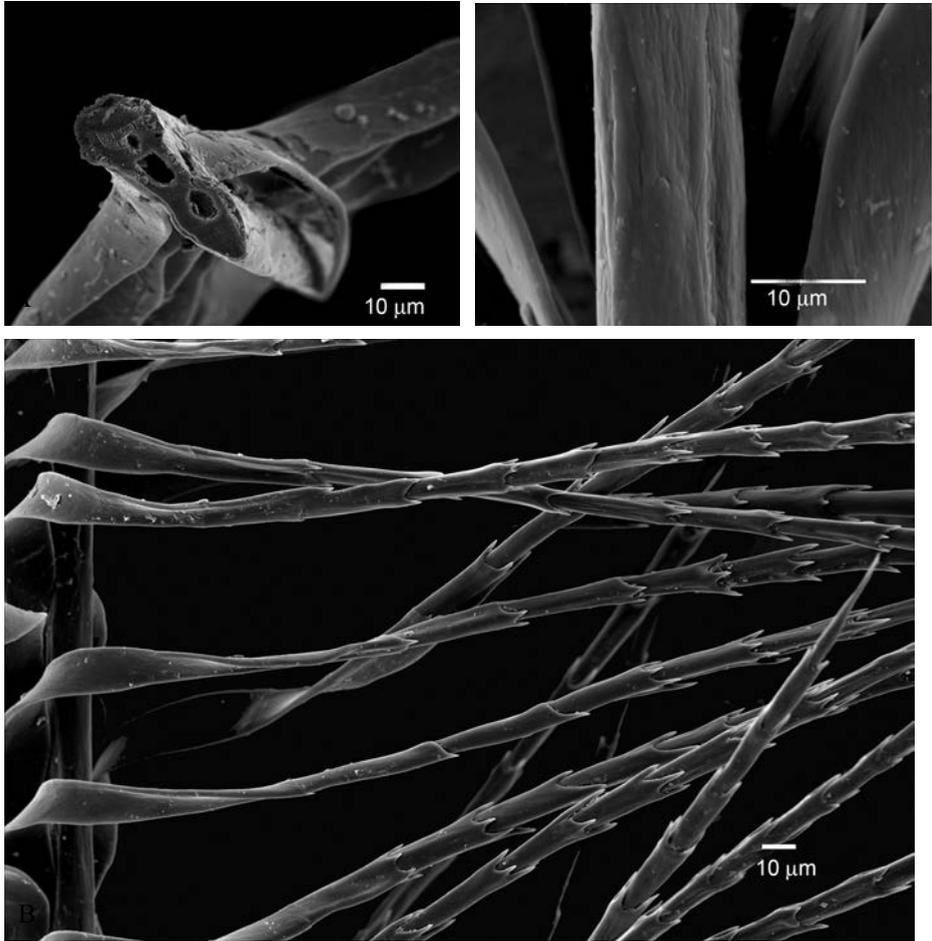
Эл. 14. Покровное перо взрослой особи бурого киви *Apteryx australis* (Struthioniformes).

А — общий вид *BI* с отходящими *BII*, не соединенными в сомкнутое опахальце. Б — поперечный срез *BI*: сердцевина отсутствует; базальная клетка *BII* хорошо развита. В — междоузлия и узлы *BII*: узлы не расширены, снабжены зубчиками. Масштаб: А — 100 µm; Б, В — 10 µm.



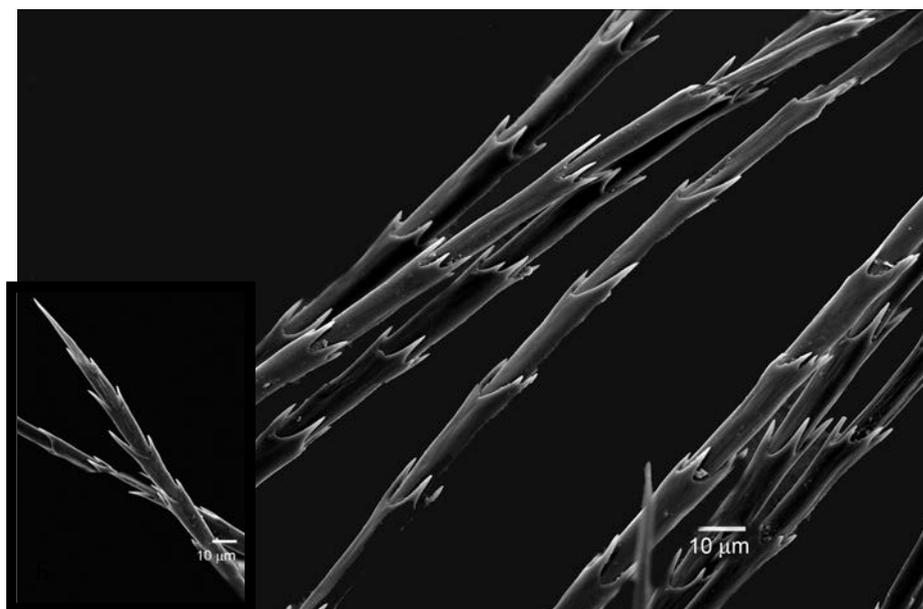
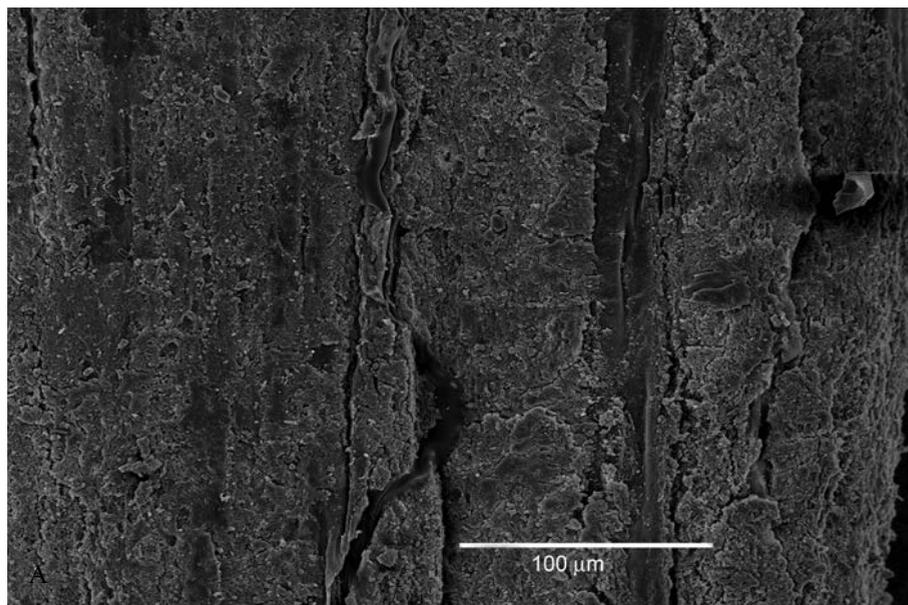
Эл. 15. Вершина опахала эмбрионального пера птенца северного бурого киви *Apteryx australis* (= *mankelli*) (Struthioniformes).

А — поперечный срез основания *БИ* вершины опахала: губчатая сердцевина развита слабо; бородка имеет цилиндрическую, немного уплощенную форму; *БИИ* отсутствуют. Б — то же в основании уплощенной *БИ*: сердцевина развита хорошо, имеет губчатое строение; *БИИ* имеются. В, Г — мелкие цилиндрические выросты — abortивные *БИИ*, отходящие от *БИ* и имеющие спиралевидное расположение. Масштаб: А—В — 10 µm; Г — 100 µm.



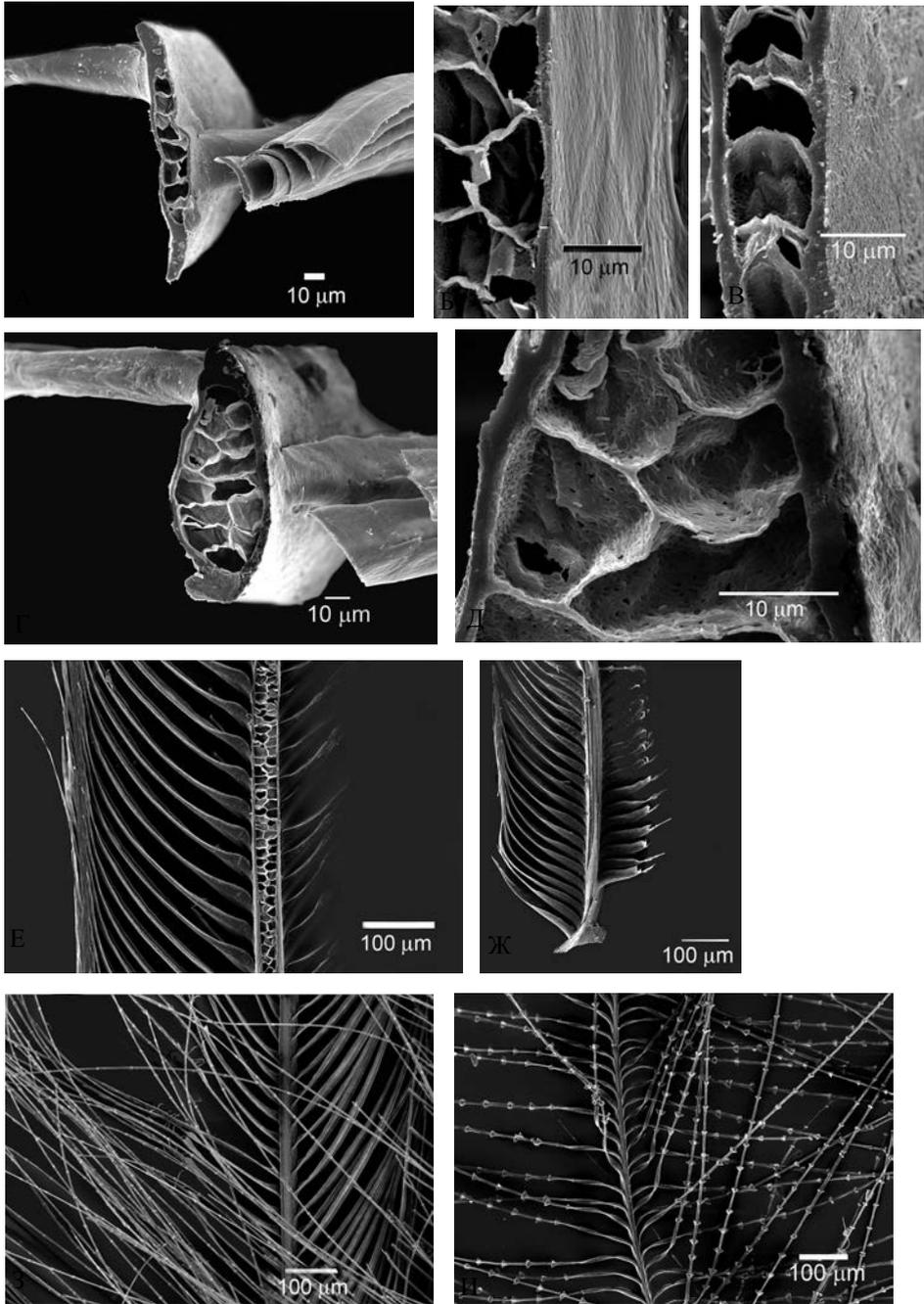
Эл. 16. Основание опахала эмбрионального пера птенца северного бурого киви *Apteryx australis* (= *mankelli*) (Struthioniformes).

А — поперечный срез: сердцевина фрагментарная, состоит из нескольких крупных овальных полостей. Б — кутикула бородок гладкая, без клеточных границ. В — *БИ* имеют ремешчатую базальную клетку, которая перекручена посередине; узлы не расширены, располагаются часто, снабжены тремя короткими зубчиками. Масштаб: А—В — 10 µm.



Эл. 17. Эмбриональный кутикулярный чехлик (А) и бородки II (Б, вклейка) основания опахала эмбрионального пера птенца северного бурого киви *Apteryx australis* (= *mankelli*) (Struthioniformes).

А — кутикулярные клетки неразличимы, а вертикальные слои кутикулы разъединены щелями. Б — узлы незначительно расширены, имеют 3–4 коротких копьевидных выроста; междуузлия короткие. Вклейка — вершина *БИ*: узлы не выражены; свободные края чешуек имеют 2 выроста одинаковой длины, или один из них может быть в 2 раза длиннее другого. Масштаб: А — 100 μm; Б — 10 μm.



Эл. 18. Покровное перо взрослой особи короткоклювого скрытохвоста *Crypturellus parvirostris* (Tinamiformes).

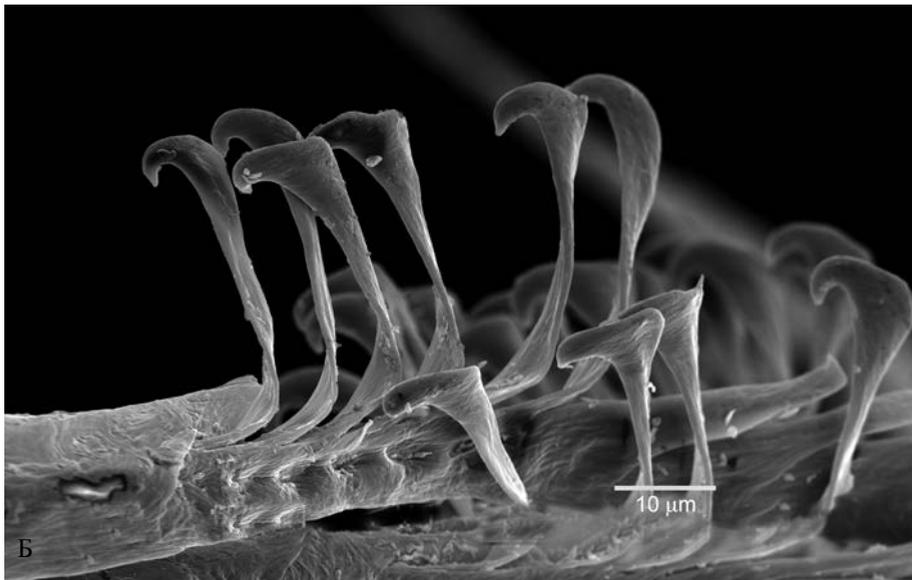
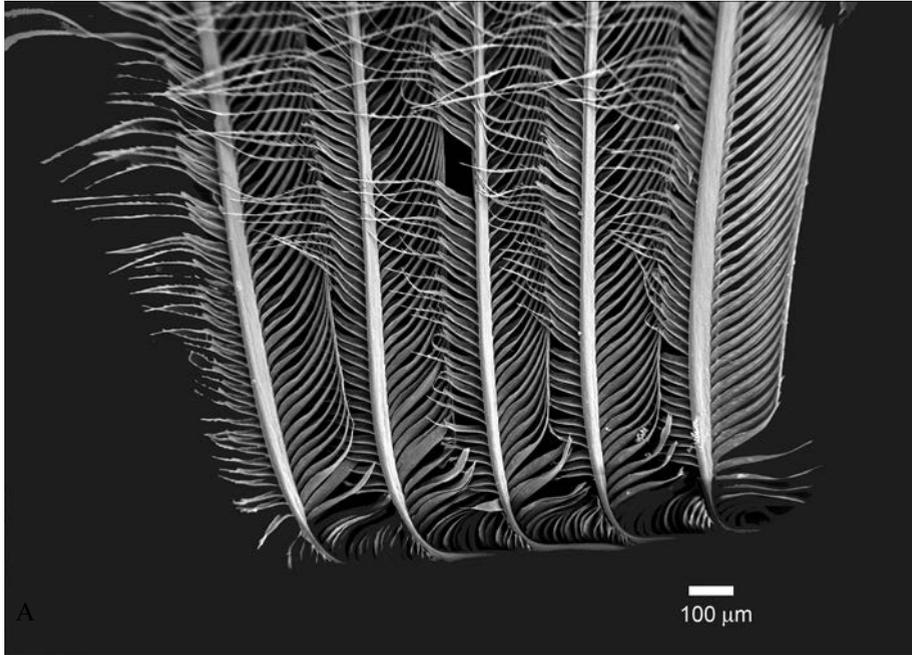
**Эл. 18.** Покровное перо взрослой особи короткоклювого скрытохвоста *Crypturellus parvirostris* (Tinamiformes).

А — поперечный срез *БI* нижней части опахала: *БI* уплощенная; узкие гребни со слегка загнутой вершиной хорошо развиты. Сердцевина однорядная, состоит из тонкостенных воздухоносных полостей, занимает 75% поперечника среза и 56% его длины. Кора однородная, полностью заполняет *БI* в вершинах гребней. Б — продольный срез *БI* нижней части опахала: сердцевина двурядная; перфорированные стенки полостей с волнообразной складчатостью; волокнистая поверхность кутикулы сглаженная; волокна вытянуты вдоль бородки; кутикулярные клетки удлиненные ромбовидные с четкими валиковидными границами. В — сердцевина на поперечном срезе основания *БI* верхней части опахала: стенки полостей перфорированы. Г — поперечный срез *БI* верхней части опахала: форма *БI* цилиндрическая, уплощенная вдоль гребней; крупные, слегка загнутые гребни хорошо выражены, заполнены плотной корой. Сердцевина двурядная, с крупными овальными или немного уплощенными полостями, развита хорошо. Д — сердцевина на поперечном срезе *БI* верхней части опахала: стенки полостей с крупными, но неглубокими складками и с мелкими перфорациями; перегородки тонкие, без выростов, со сглаженными краями. Е — продольный срез базальной части *БI*: сердцевина двурядная, развита хорошо; край опахальца имеет вид валика, образованного сомкнутыми вершинами проксимальных *БII*. Ж — основание *БI* и отходящие от нее *БII*: сросшиеся вершины проксимальных *БII*, образующие валик (слева); крюпочки отсутствуют. З — *БI* (дистальная часть) и отходящие от них *БII*: *БII* удлиненные, не сцепленные между собой. И — середина *БI*: опахальце подобно пуху. *БII* имеют расширенное ремешчатое основание и далее, на всем своем протяжении — узлы и междоузлия. Масштаб: А—Д — 10 μm; Е—И — 100 μm.

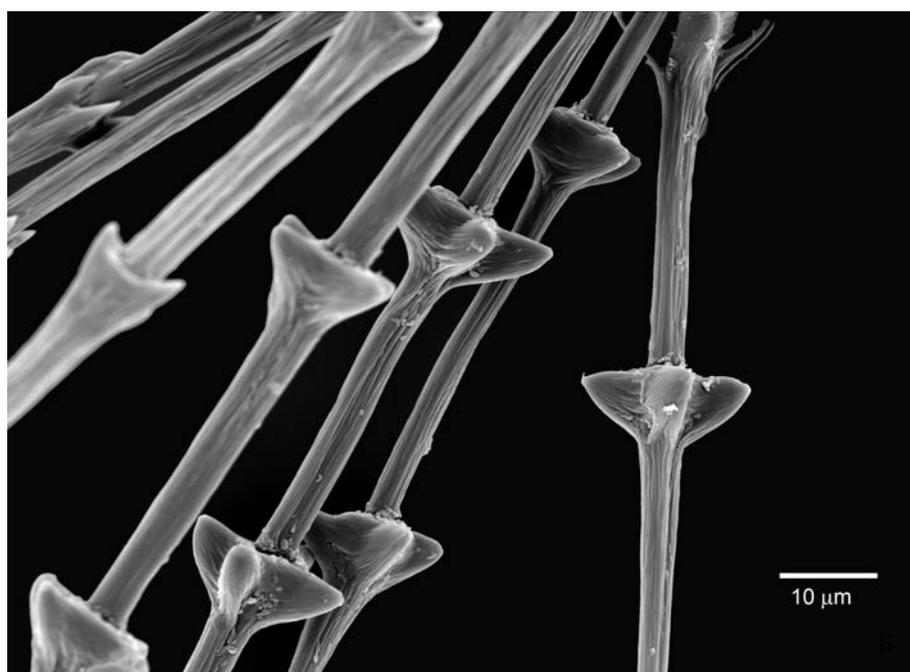
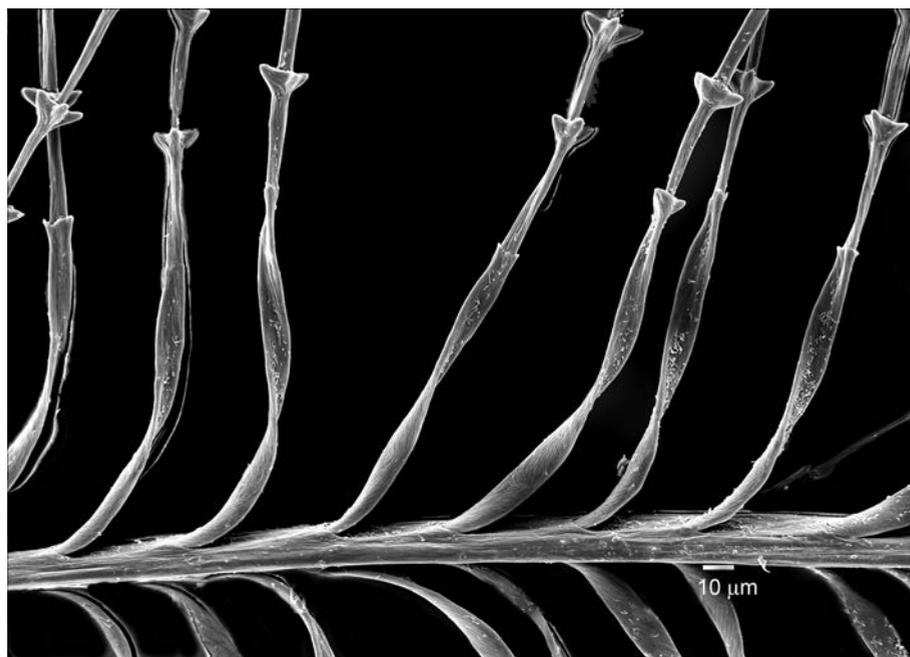
---

**Эл. 19.** Детали строения покровного пера взрослой особи короткоклювого скрытохвоста *Crypturellus parvirostris* (Tinamiformes).

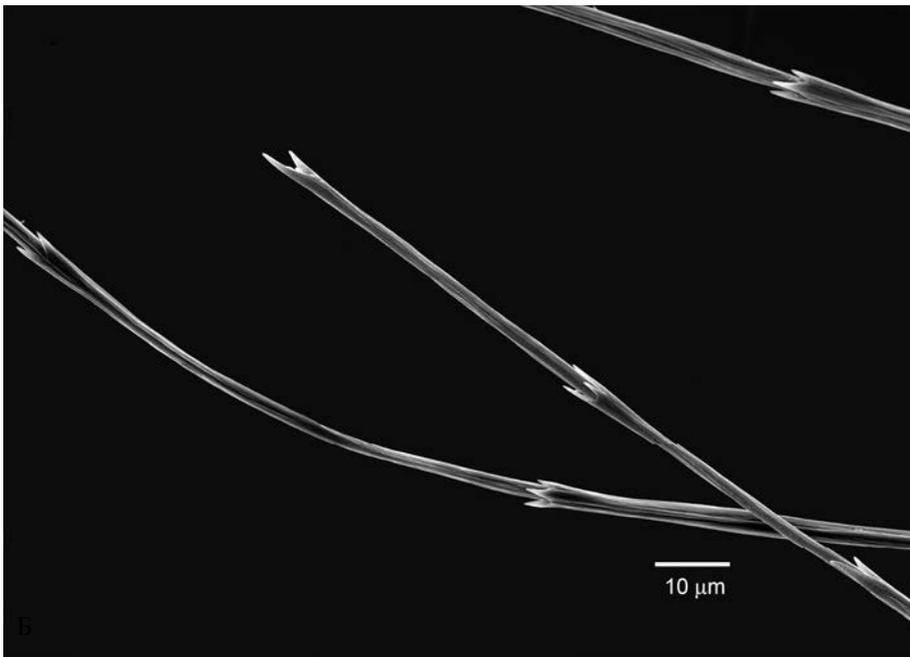
А — *БI* и отходящие от них *БII*: в подопахальцевой части *БI* *БII* не сомкнуты, не имеют крючков, но формируют специфическую структуру проксимальной части опахала в непосредственной близости от стержня пера. В базальной части *БI* вершины проксимальных *БII* (лучей) тесно сомкнуты. Постепенно, по мере удаления от стержня, увеличивается длина перышка дистальных *БII*, крюпочки которых слабо выражены. В медиальной части *БI* *БII* удлиненные, с ресничками и полностью сформированными крючками, обеспечивающими их сцепление, что образует, хотя и разреженную, но цельную устойчивую структуру опахала пера. Б — своеобразные крюпочки *БII*, расположенных в медиальной части *БI*: они имеют короткий загнутый кончик, но расширенную (в форме треугольника) верхнюю часть; в нижней четверти крючок заужен и поворачивается на 90°. Масштаб: А — 100 μm; Б — 10 μm.



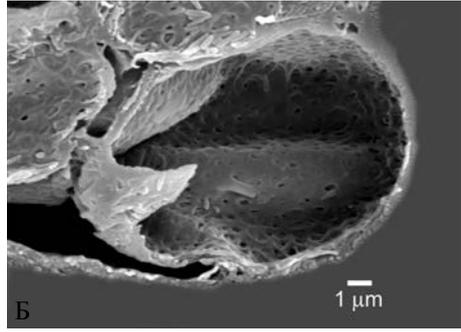
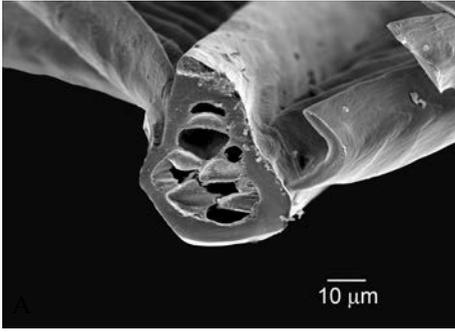
Эл. 19. Детали строения покровного пера взрослой особи короткоклювого скрытохвоста *Crypturellus parvirostris* (Tinamiformes).



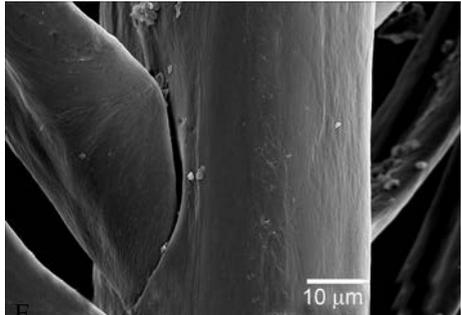
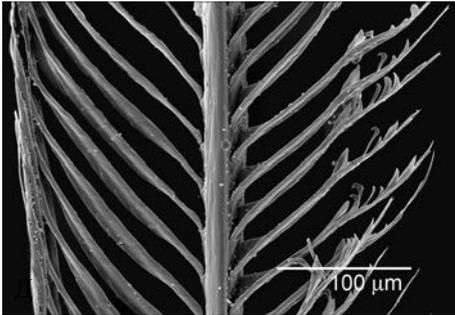
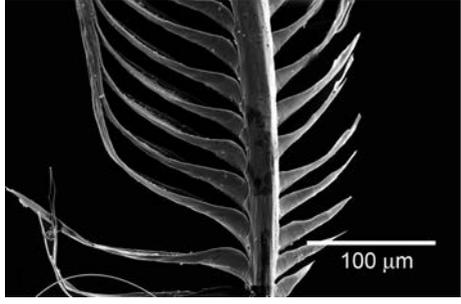
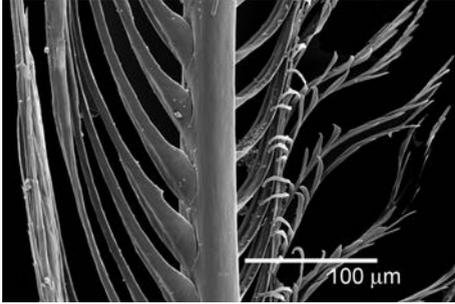
**Эл. 20.** Узлы и междоузлия боронок II средней части опахала покровного пера взрослой особи короткоклювого скрытохвоста *Crypturellus parvirostris* (Tinamiformes). А — *BII*, отходящие от *BI* в ее средней части: основание каждой *BII* представлено базальной клеткой, поворачивающейся в нижней трети или посередине на 90°; узлы четырехлопастные, резко отграничены от междоузлия; междоузлия короткие, слегка расширены перед узлом. Б — узлы и междоузлия кутикулы проксимальной части перышка *BII*: междоузлие резко переходит в четырехлопастной узел. Масштаб: А, Б — 10  $\mu\text{m}$ .



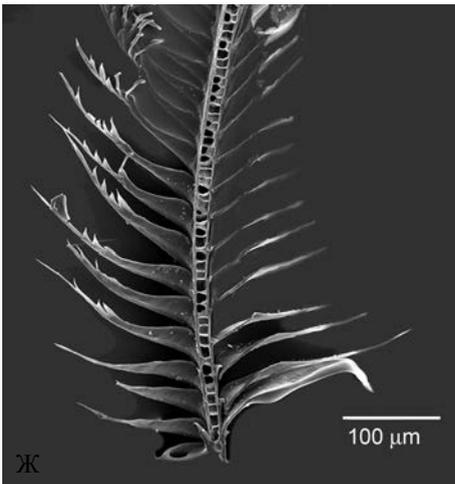
Эл. 21. Крючочки и узлы боронок II верхней части опахала покровного пера взрослой особи короткоклювого скрытохвоста *Crypturellus parvirostris* (Tinamiformes). А — редкие крючочки *BII*, расположенных в дистальной части *BI*: узлы и междоузлия вершин *BIII* по структуре сходны с пуховыми боронками. Б — узлы и междоузлия вершин *BIII* дистальной части *BI*: узлы не расширены по сравнению с междоузлиями, несут 2–3 коротких копьевидных выроста. Масштаб: А, Б — 10  $\mu\text{m}$ .



Б



Е

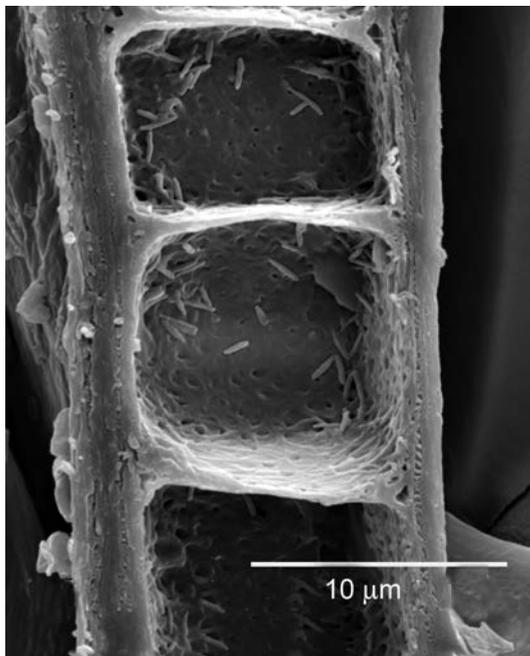


Ж

Эл. 22. Покровное перо взрослой особи пятнистой нотуры *Nothura maculosa* (Tinamiformes).

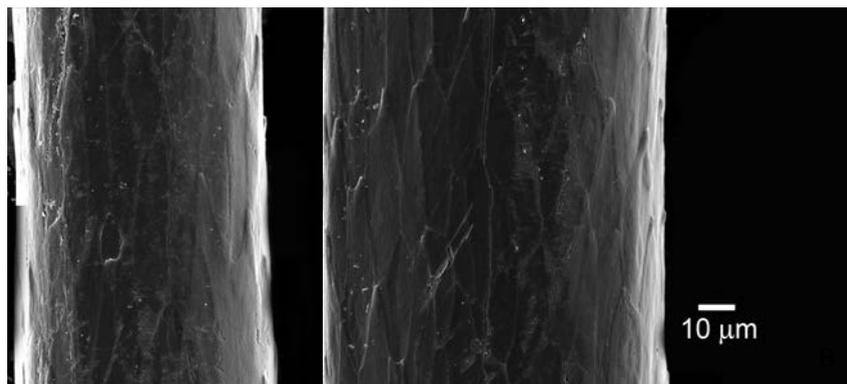
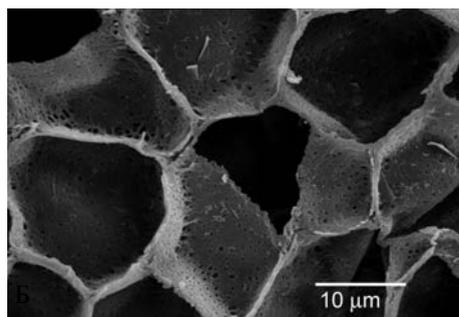
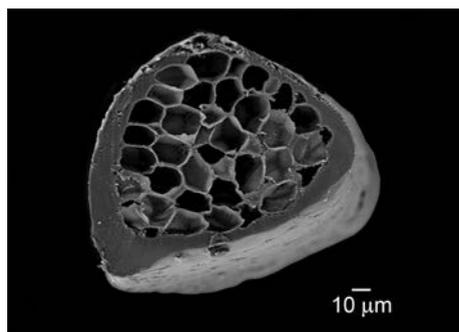
**Эл. 22.** Покровное перо взрослой особи пятнистой нотуры *Nothura maculosa* (Tinamiformes).

А — поперечный срез основания *BI* верхней части опахала: форма бородки каплевидная с зауженным верхним гребнем; сердцевина состоит из тонкостенных, не имеющих определенной формы ячеек; кора однородная, хорошо развита. Б — ячейка сердцевинки на поперечном срезе основания *BI*: стенки ячеек тонкие, волнистые, с редкими и мелкими перфорациями; на них лежат кластеры палочковидных пигментных гранул; кора плотная и однородная. В — *BI* в срединной части и отходящие от нее *BII*: левый край опахальца образован сомкнутыми вершинами проксимальных *BII* (лучей). Перышко каждой дистальной *BII* характерной формы: удлиненное, с загнутыми крючками и многочисленными ресничками. Г — *BI* в базальной части и отходящие от нее *BII*: бородки *II* не прилегают друг к другу, имеют расширенные основания. Вершины проксимальных *BII* (лучей) не сомкнуты в подопахальцевой части *BI*, но в базальной части *BI* они срастаются, образуя валик вдоль проксимального отдела опахальца (слева); дистальные *BII* не имеют крючков (справа). Д — *BI* в медиальной части (нижний участок, прилегающий к базальной части бородки *I*) и отходящие от нее *BII*: *BII* не примыкают друг к другу, образуя разреженную структуру опахальца; вершины проксимальных *BII* (лучей) срастаются, образуя валик, тянущийся по проксимальному отделу опахальца (слева). Базальные части дистальных *BII* равны или чуть превышают по длине последующие участки *BII*–перышки; выросты чешуек перышек образуют слабо загнутые крючки и малочисленные утолщенные реснички (справа). Е — место отхождения *BII* от *BI*: кутикула основания *BI* гладкая, не волокнистая; границы кутикулярных клеток сглажены. Ж — продольный срез основания *BI* нижней части опахала: сердцевина однорядная; *BII* не прилегают друг к другу; дистальные *BII* имеют трапециевидную расширенную базальную часть, практически равную по длине перышку; постепенное формирование крючков на дистальных *BII* по направлению (вдоль оси *BI*) к вышележащим участкам *BI*. Масштаб: А, Е — 10  $\mu\text{m}$ ; Б–Г, Д, Ж — 100  $\mu\text{m}$ .



**Эл. 23.** Сердцевина на поперечном срезе основания бородки *I* нижней части опахала покровного пера взрослой особи пятнистой нотуры *Nothura maculosa* (Tinamiformes).

Стенки почти квадратных широких полостей испещрены мелкими порами; перегородки гладкие и тонкие, без выростов; на стенках лежат кластеры палочковидных пигментных гранул. Масштаб: 10  $\mu\text{m}$ .

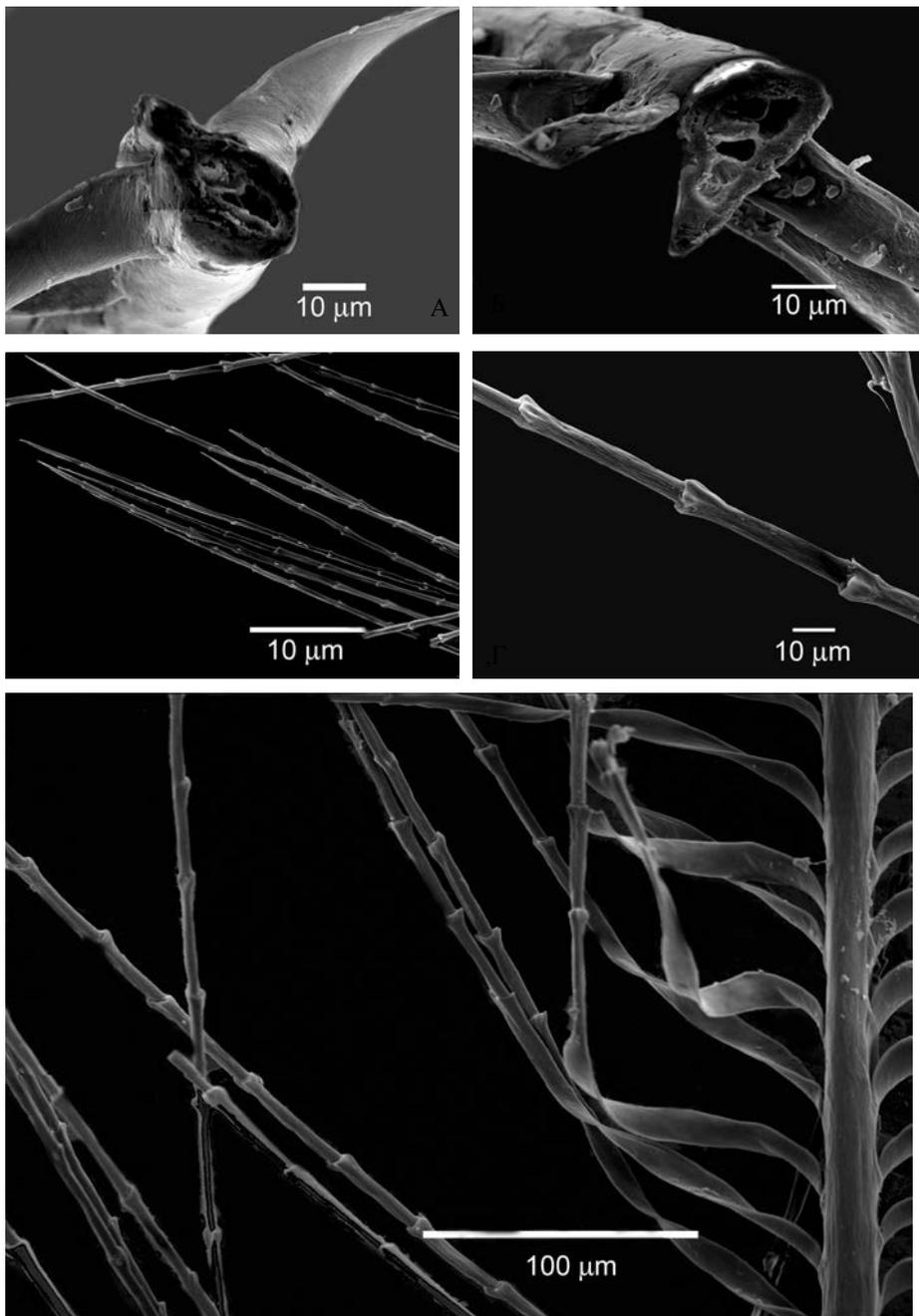


**Эл. 24.** Стержень верхнего отдела (выше раздвоения стержня) опахала эмбрионального пера птенца краснокрылого тинаму *Rhynchotus rufencens* (Tinamiformes).

А — поперечный срез: сердцевина крупноячеистая; размеры ячеек сходные; кора плотная и однородная. Б — сердцевина на поперечном срезе: тонкие, слегка волнистые стенки овальных или многоугольных полостей гладкие с мелкими перфорациями. В — кутикула соответственно в нижней и верхней части стержня изменяется от гладкой однородной до с заметными границами между клетками, которые имеют вытянутую (вдоль стержня) пятиугольную форму. Масштаб: А–В — 10 μm.

**Эл. 25.** Бороздки нижней части опахала эмбрионального пера птенца краснокрылого тинаму *Rhynchotus rufencens* (Tinamiformes).

А, Б — поперечные срезы основания и выше основания *БI*: форма поперечника каплевидная; бороздка сжата с латеральных сторон; дорсальный гребень хорошо выражен; по его латеральным сторонам проходит неглубокая бороздка. Сердцевина развита умеренно; она состоит из крупных, имеющих разнообразную форму полостей; число полостей не превышает пяти. Кора хорошо развита, плотная и однородная. В — *БII* с равномерно расположенными узлами, имеют заостренную вершину. Г — *БII*; узлы лишь ненамного толще междоузлия; на их вершинах имеются три-четыре закругленных вздутия. Д — *БI* с отходящими от нее *БII*: базальная клетка *БII* может иметь 2 поворота — в нижней и верхней трети; она, резко сужаясь, переходит в дистальный участок, снабженный узлами. Масштаб: А–Г — 10 μm; Д — 100 μm.



Эл. 25. Бородки нижней части опахала эмбрионального пера птенца краснокрылого тинаму *Rhynchotus rufencens* (Tinamiformes).



**Рис. 1.6.** Агонистическое поведение самца африканского страуса, адресованное человеку как территориальному конкуренту. В этой позе птица проделывает ритмичные маятникообразные движения шеей вправо и влево. Израиль, национальный парк Хайбар. Фото Е.Н. Панова



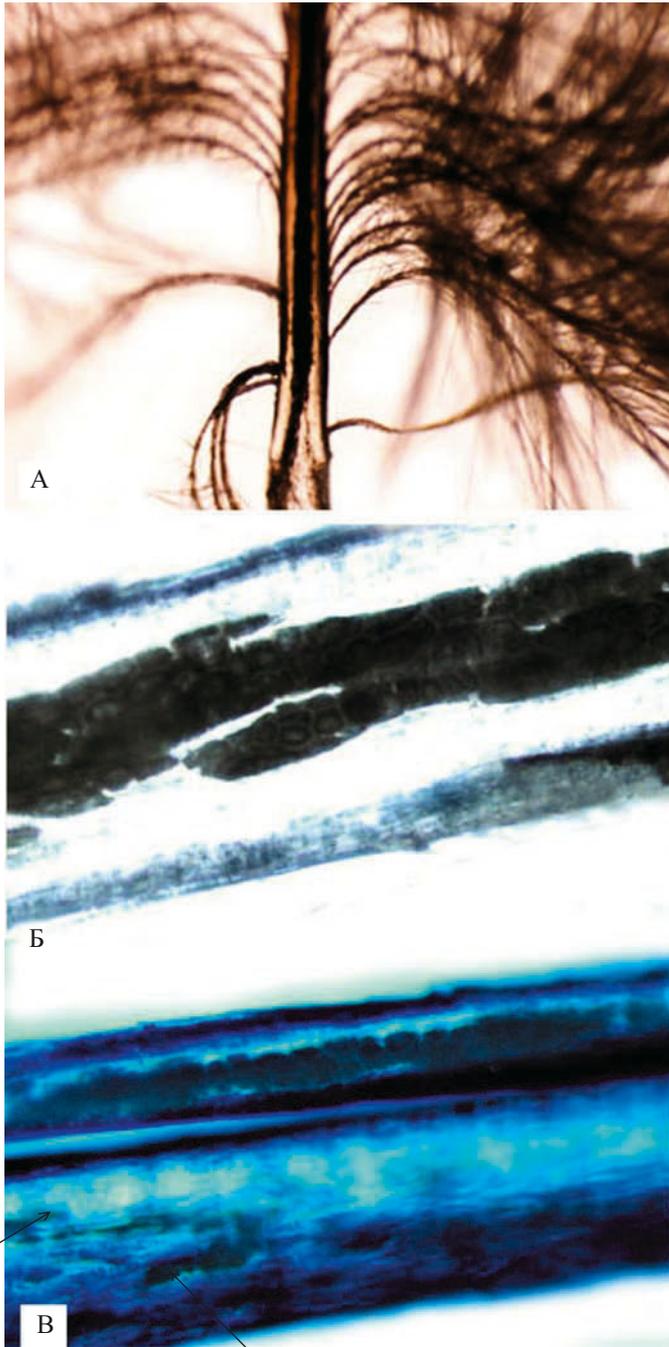
**Рис. 1.7.** Самка африканского страуса, насиживающая обобщенную кладку нескольких самок гарема. Большое число яиц в кладке предопределяет асинхронное вылупление птенцов. Израиль, национальный парк Хайбар. Фото Е.Н. Панова



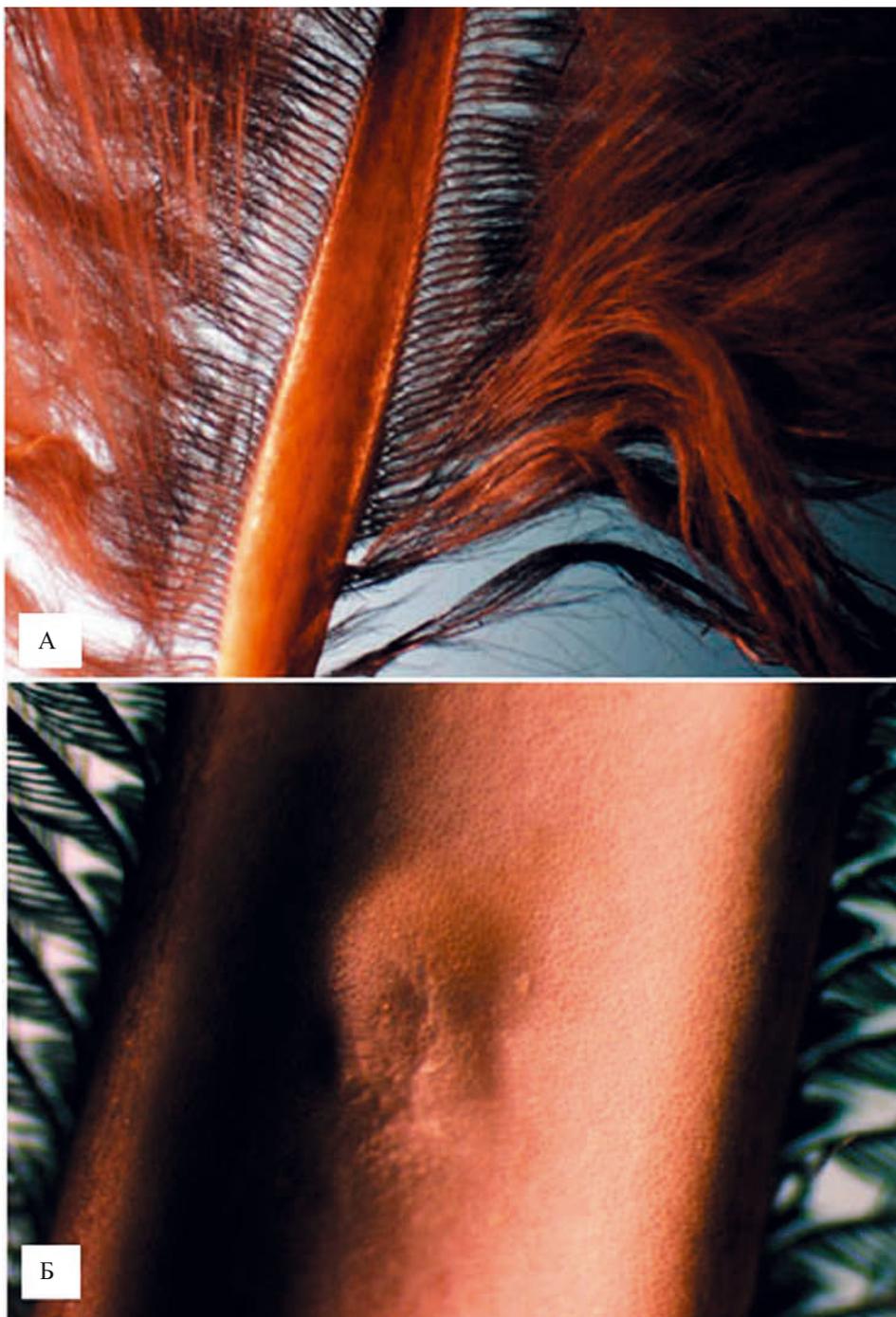
**Рис. 1.8.** Самка африканского страуса с кладкой и частью уже вылупившихся молодых. Израиль, национальный парк Хайбар. Фото Е.Н. Панова



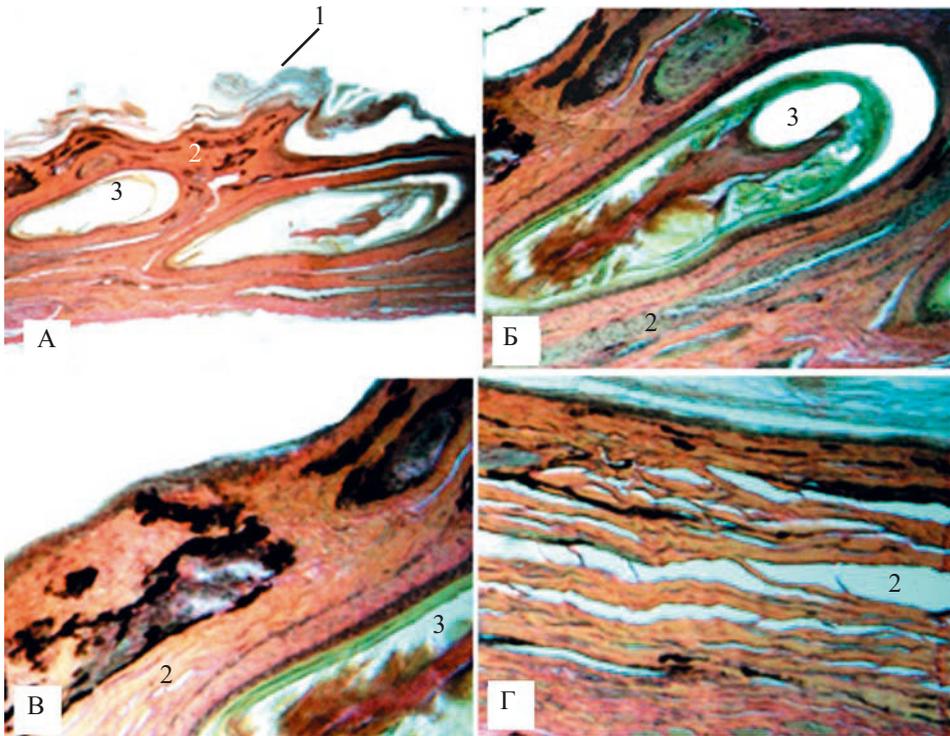
**Рис. 2.3.** Фрагменты перьевого покрова спины птенцов: А — африканского страуса, эмбриональный пух со «стеблевидными» бородками первого порядка; В — эму, эмбриональное перо с раздвоенными («роговидными») бородками первого порядка на вершинах опахал



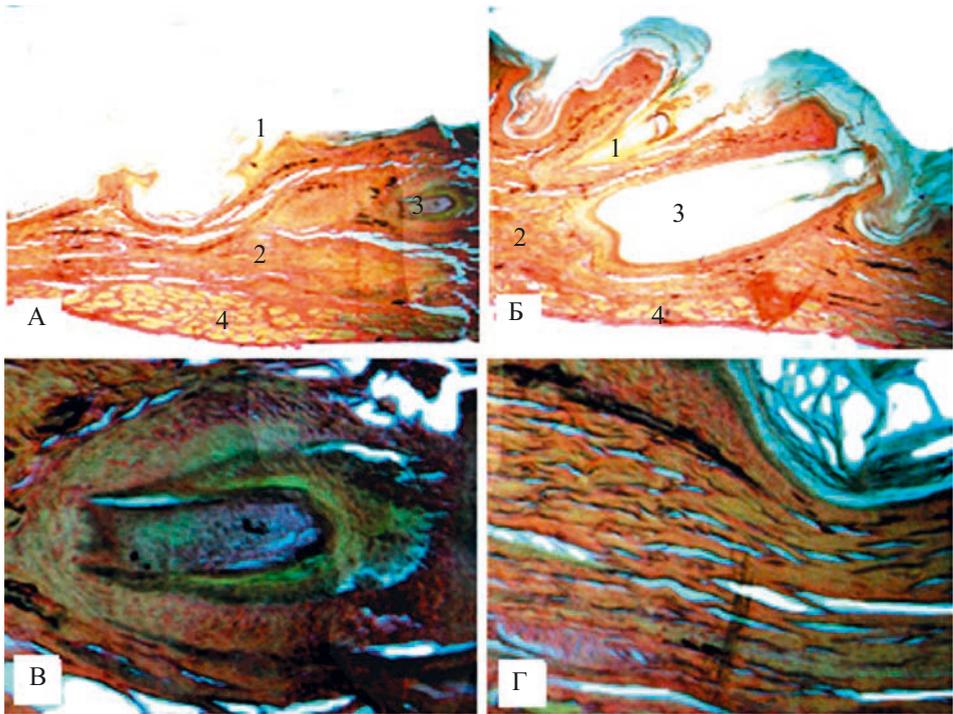
**Рис. 2.4.** Микроструктура definitivaльного покровного пера бурого киви *Apteryx australis* (Struthioniformes): А — очин пера, выше которого начинается сердцевинный слой; Б — сгустки клеток сердцевинного слоя в середине стержня пера; В — светлые пятна секрета копчиковой железы и темные углубления неправильной формы на поверхности пера (указаны стрелками). Ув. х 10; 200; 200



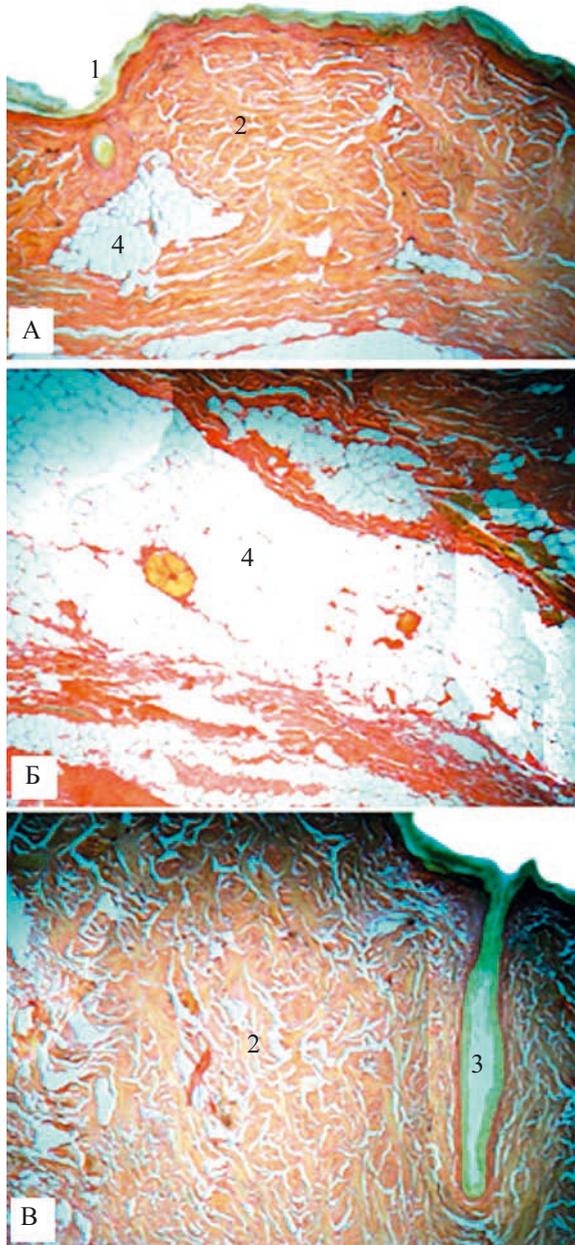
**Рис. 2.5.** Микроструктура дефинитивного покровного пера короткоклювого скрытохвоста *Crypturellus parvirostris* (Tinamiformes): А — уплощенный стержень пера; Б — бугорок на поверхности пера



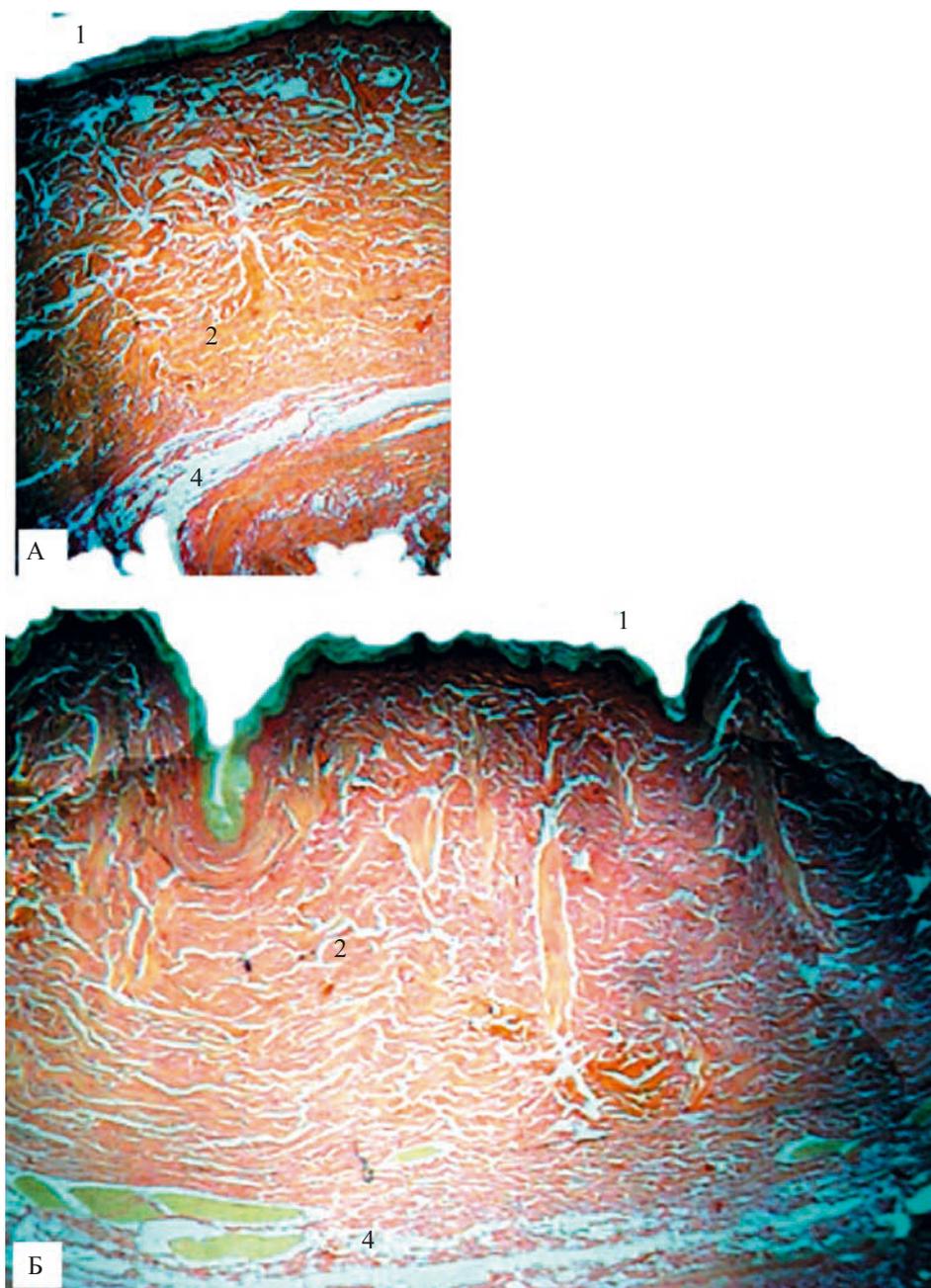
**Рис. 2.6.** Микроструктура кожи шеи взрослого самца африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes), окраска по Ван-Гизону: А — общий план строения. Ув.  $\times 100$ ; Б — перьевой фолликул. Ув.  $\times 400$ ; В — пигментные клетки. Ув.  $\times 600$ ; Г — горизонтально-волнистый тип переплетения пучков коллагеновых волокон дермы. Ув.  $\times 600$ . Условные обозначения: 1 — эпидермис; 2 — дерма; 3 — перьевой фолликул



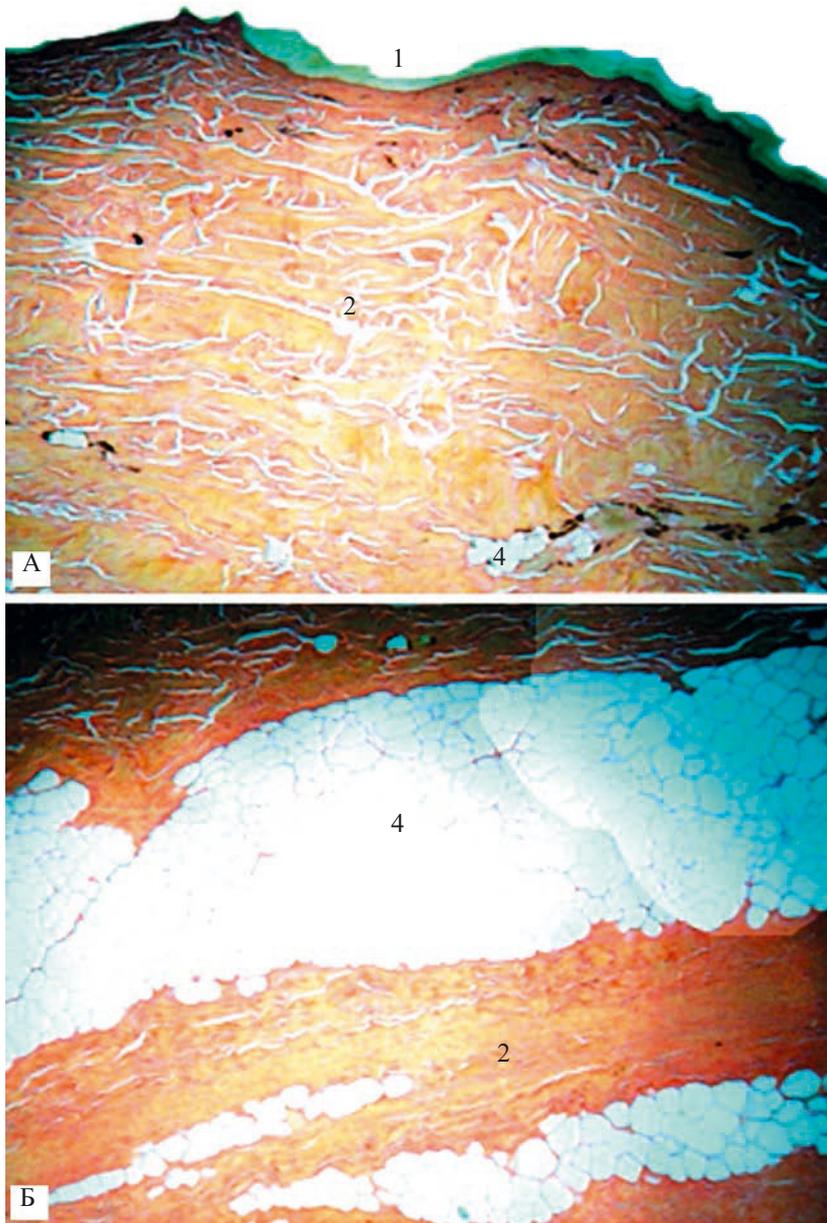
**Рис. 2.7.** Микроструктура кожи шеи взрослой самки африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes), окраска по Ван-Гизону: А — общий план строения. Ув.  $\times 100$ ; Б — перьевая сумка, показан угол ее относительно поверхности кожи. Ув.  $\times 100$ ; В — перьевой фолликул. Ув.  $\times 600$ ; Г — горизонтально-волнистый тип переплетения пучков коллагеновых волокон дермы. Ув.  $\times 600$ . Условные обозначения как на рис. 2.6; 4 — жировая ткань



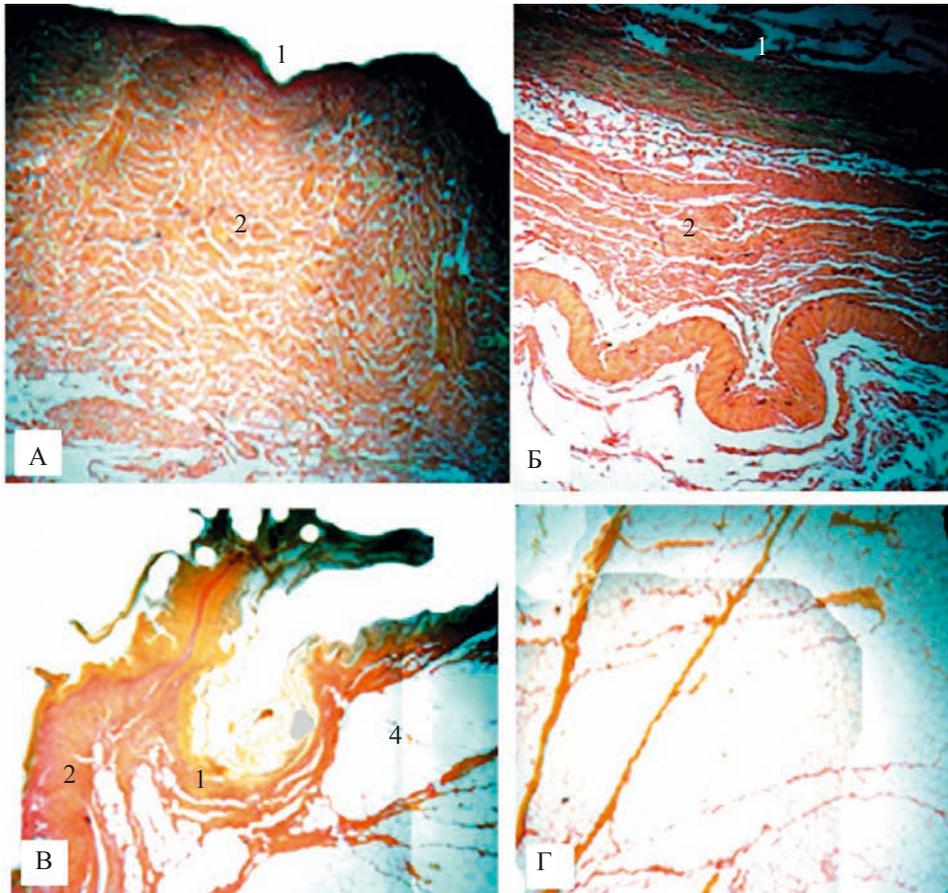
**Рис. 2.8.** Микроструктура кожи спины взрослого самца африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes), окраска по Ван-Гизону: А — строение эпидермиса и дермы; Б — нижележащая подкожная жировая клетчатка; В — сумка очина пера, глубоко вдающаяся в толщу дермы. Ув.  $\times 100$ . Условные обозначения как на рис. 2.6; 4 — жировая ткань



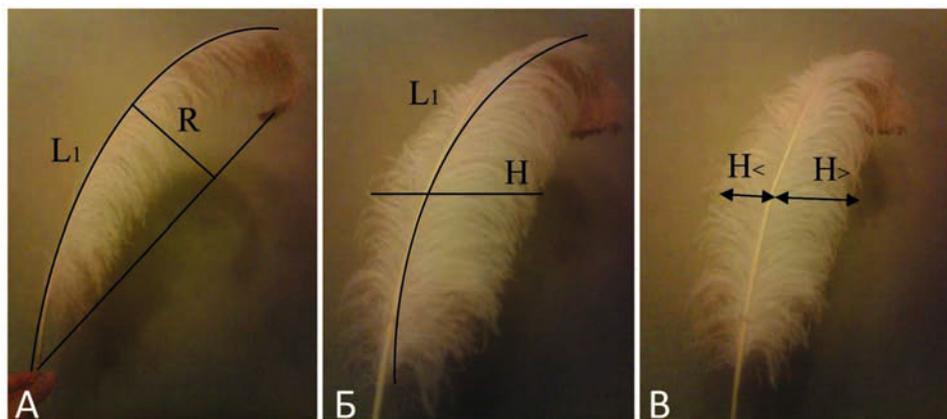
**Рис. 2.9.** Микроструктура кожи спины взрослой самки африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes), окраска по Ван-Гизону: А — строение эпидермиса и дермы; Б — то же, но с подкожной жировой клетчаткой. Ув.  $\times 100$ . Условные обозначения как на рис. 2.6; 4 — жировая ткань



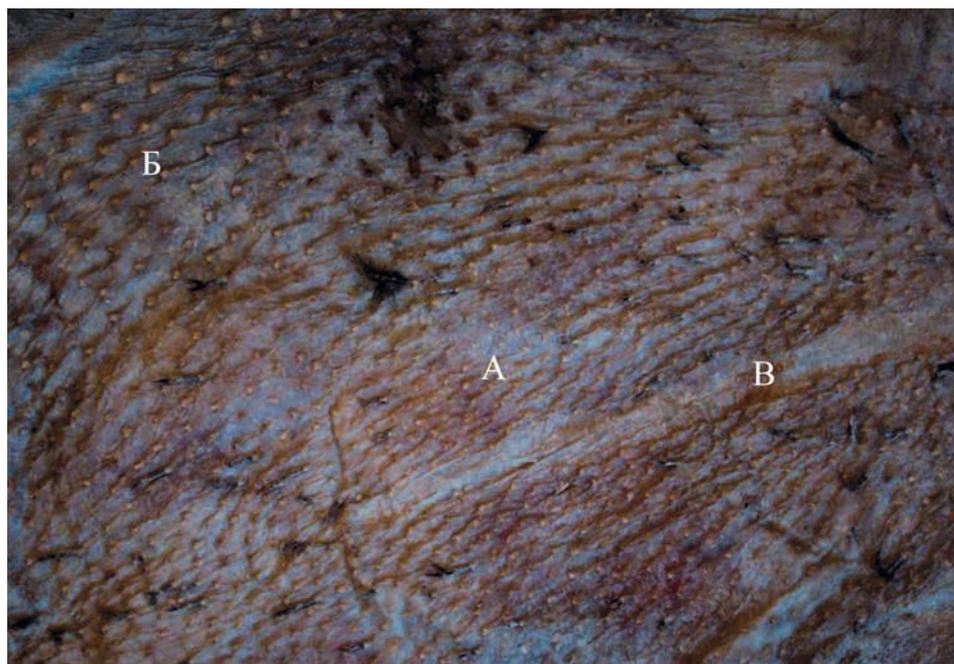
**Рис. 2.10.** Микроструктура кожи бока туловища взрослого самца африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes), окраска по Ван-Гизону: А — строение эпидермиса и дермы; Б — подкожная жировая клетчатка с утолщенными соединительно-тканными перегородками. Ув.  $\times 100$ . Условные обозначения как на рис. 2.6; 4 — жировая ткань



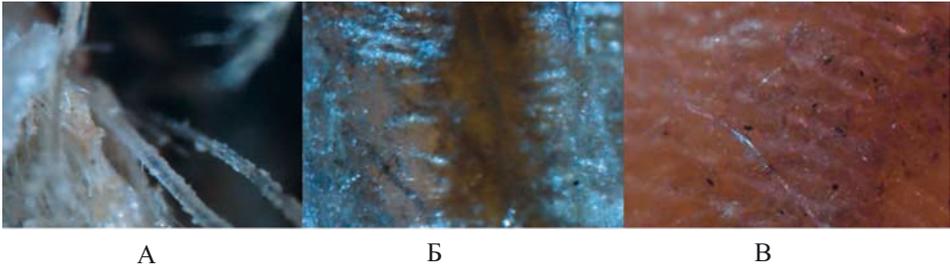
**Рис. 2.11.** Микроструктура кожи бока туловища (А, Б) и плеча (В, Г) взрослой самки африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes), окраска по Ван-Гизону: А — строение эпидермиса и дермы; Б — подкожная жировая клетчатка; В — общий план строения; Г — подкожная жировая клетчатка. Ув.  $\times 100$ . Условные обозначения как на рис. 2.6; 4 — жировая ткань



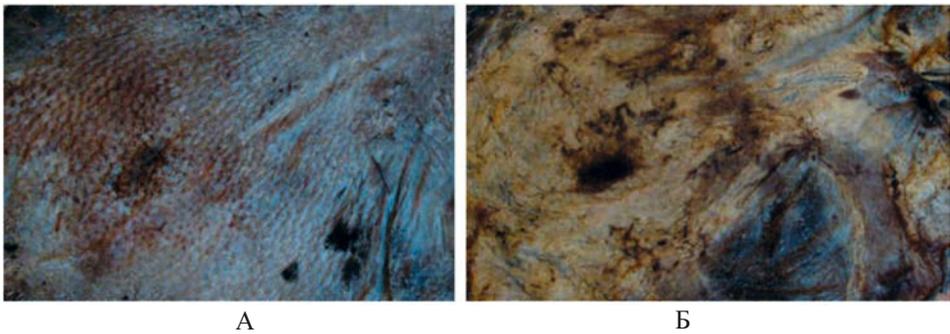
**Рис. 2.19.** Внешний вид пера африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes): А — определение радиуса кривизны опахальной части пера; Б — определение коэффициента конфигурации ( $K_k$ ) опахала; В — определение коэффициента симметричности ( $K_c$ ) опахала. Чем ближе  $K_c$  к 100%, тем симметричнее перо;  $H<$  — меньшее значение ширины одной из частей опахала;  $H>$  — большее значение ширины одной из частей опахала



**Рис. 2.21.** «Бриллиантовая» зона (спинная часть) кожного покрова взрослой самки африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes): А — центральная часть; Б — периферийная часть; В — апертура хребта, идущая сагиттально и делящая кожу пополам. Хорошо заметно радиальное расположение перьевых фолликулов. Ув.  $\times 200$



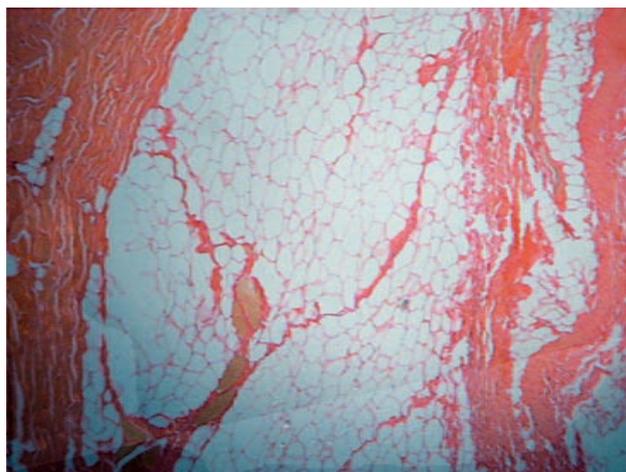
**Рис. 2.22.** Микроскопическое строение поверхности кожи взрослого самца африканского страуса на разных топографических участках: А — шея; Б — бок; В — спина. Неокрашенные образцы. Ув.  $\times 200$



**Рис. 2.23.** Типичные пороки, обнаруженные на коже самца африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes): А — кровоподтеки после удаления перьев на лицевой поверхности в области «бриллиантовой» зоны; Б — плохо обезжиренная мездряная сторона



**Рис. 2.24.** Мездряная поверхность шкуры самца африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes) в области спины со значительными наслоениями подкожного жира. На контуре шкуры отмечены границы максимального скопления подкожного жира



**Рис. 2.25.** Подкожная жировая клетчатка кожного покрова самца африканского страуса *Struthio camelus* (Struthioniformes) в области спины. Окраска по Ван-Гизону. Ув.  $\times 100$



А



Б

**Рис. 3.3.** Древнеегипетские изображения страусов: А — фрагмент древнеегипетской Книги мёртвых (1 тыс. до н.э.), на котором изображена богиня справедливости Маат со страусовыми перьями на голове (коленопреклоненная перед богом-бараном Уто). Ряд других персонажей также имеют страусовые перья (из: Мифы народов мира, 1988); Б — древние египтяне, несущие страусовые яйца и перья и ведущие живую птицу (прорисовка, из: Laufer, 1926)

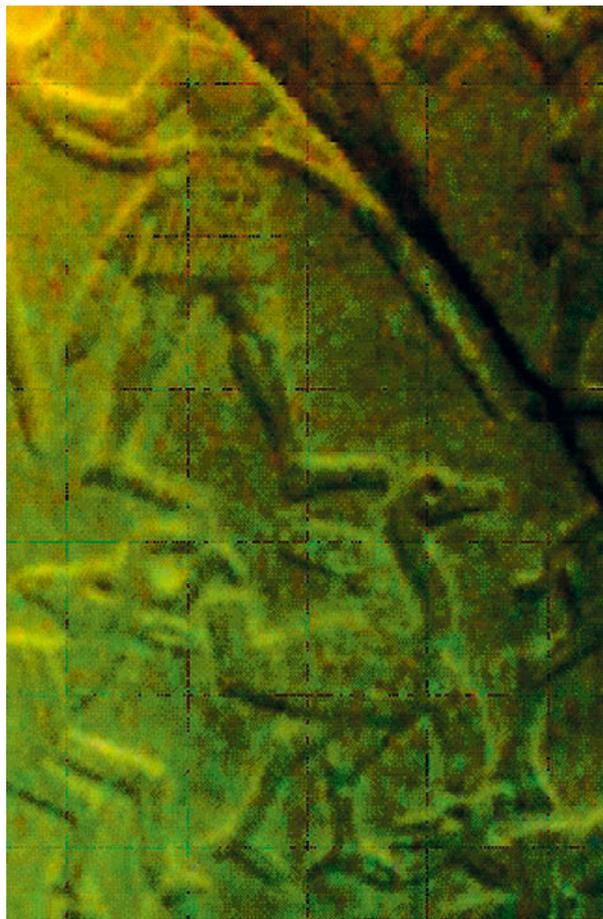


А

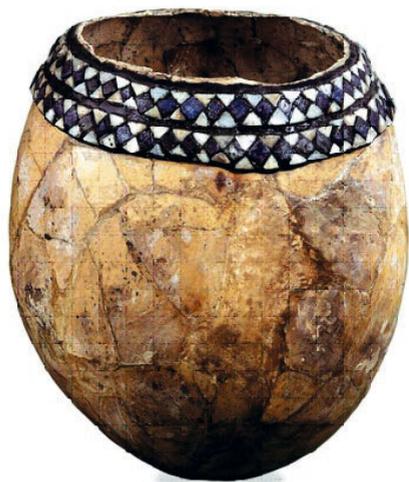


Б

**Рис. 3.4.** Сцены охоты на страусов: А — охота египетского фараона Тутанхамона на страусов. Рельеф на рукоятке веера из гробницы Тутанхамона (из: Египет: земля фараонов, 1997); Б — ассирийский рельеф с цилиндрической печати, изображающий преследование охотником страуса. 13 в. до н.э. (из: История древнего Востока, 1988)



**Рис. 3.5.** Изображение страуса на охотничьем паллете. Поздний прединастический период — I династия. Около 3.1 тыс. лет до н.э. Египет. Британский музей. Фото А.Б. Киладзе



**Рис. 3.6.** Страусовое яйцо. г. Ур. Юг Ирака. Ранний династический период. Около 2.6–2.2 тыс. лет до н.э. Британский музей (<http://www.britishmuseum.org>)



Рис. 3.7. Изображение страуса, сидящего на кладке. Из арабской рукописи XIV в. ([http://www.chinaexpat.com/files/u659/Arabian\\_Ostrich\\_0.jpg](http://www.chinaexpat.com/files/u659/Arabian_Ostrich_0.jpg))



Рис. 3.8. Изображения Ассида в bestiaries: А — Aberdeen Bestiary. Англия. 1200 г.; Б — Bestiarium of Anne Walsh. Англия. 1400–1450 (?) г.; В — Bestiary and other texts. Франция. 1450 г.



А



Б

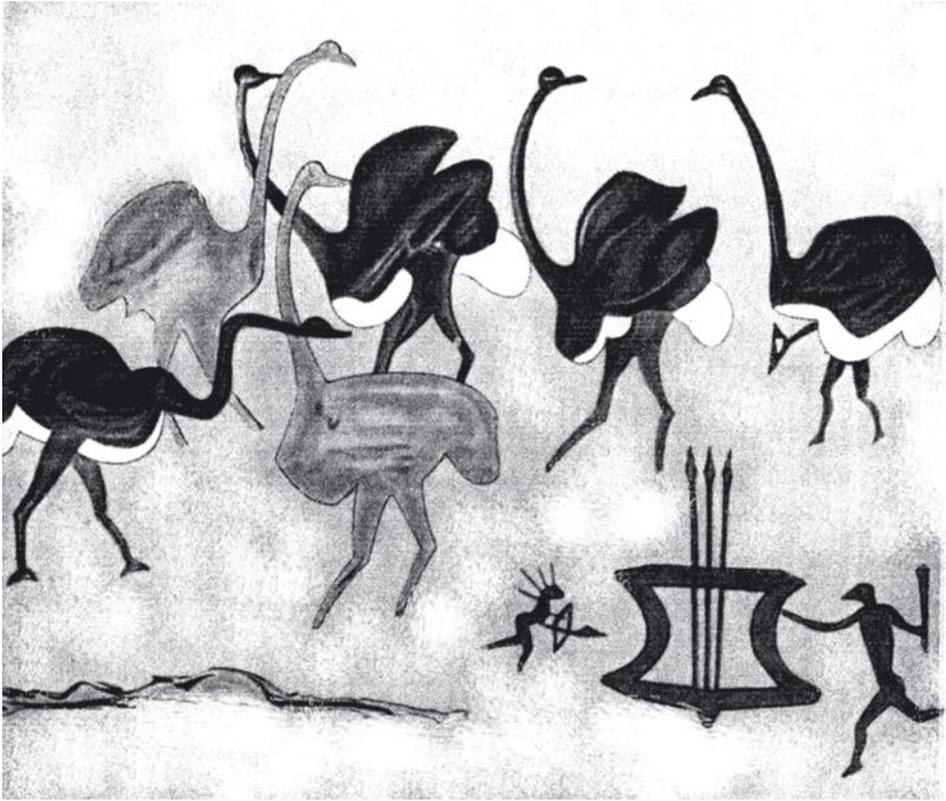


В

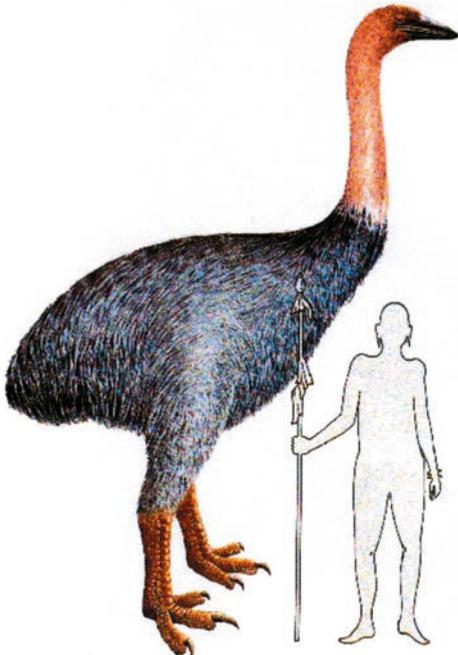


Г

**Рис. 3.9.** Страусы и их перья в изображениях гербов: А — герб Австралии; Б — герб г. Страусберга (Германия); В — герб г. Окленд (Новая Зеландия); Г — герб рода Мнишек



**Рис. 3.10.** Охота бушменов на страусов (из: Алиман, 1960)



**Рис. 3.11.** Реконструкция внешнего вида эпиорниса (<http://www.geocities.com/vorompatra/PIX/voroESW.gif>)



Рис. 3.12. Марки (А—В) различных стран с изображением моа



**Рис. 3.17.** Собранные (А) и подготовленные к закладке в инкубатор (Б) отложенные яйца африканского страуса



Рис. 3.18. Взвешивание яиц африканского страуса перед закладкой в инкубатор



Рис. 3.19. Инкубатор, используемый на «Ферме Павла Чабады» (пример горизонтальной закладки яиц)



**Рис. 3.20.** Четырех-семидневные птенцы (А) африканского страуса в помещение для выращивания и шести-восьмимесячные подрошенные птенцы в вольере (Б)



**Рис. 3.21.** Группа молодых двух-трехлетних особей африканского страуса в вольере



**Рис. 3.22.** Пасущиеся 10–12-дневные птенцы африканского страуса в вольере



**Рис. 3.23.** Различия в объеме кормов самцов (слева) и самок (справа) казуаров. Зоопарк г. Прага