

DOI: <https://doi.org/10.15407/branta2019.22.005>

УДК 591.3:598.241.2

ОБ ОНТОГЕНЕЗЕ ПТЕНЦОВ СЕРОГО ЖУРАВЛЯ

С. В. Винтер¹, П. И. Горлов²

1 – Ziegelhuettenweg, 58, 60598 Frankfurt Main, Germany;

2 – НИИ биоразнообразия наземных и водных экосистем Украины.

e-mail: sergej.winter@onlinehome.de

Ключевые слова: онтогенез, новая антерия эмбрионального наряда, серый журавль (*Grus g. grus*), Украина.

On the ontogenesis of Common Crane chicks. – S. V. Winter¹, P. I. Gorlov².
1 – Ziegelhuettenweg, 58, 60598 Frankfurt Main, Germany; 2 – Biodiversity
Research Institute of Terrestrial and Aquatic Ekosystems of Ukraine.

*There are no publications on the ontogenesis of Common Crane (*Grus grus*) chicks have been available up to now. We hope that our data collected in Eastern Ukraine in 1989–1998 will fill this void. In the period from hatching to the age of 43 days, 137 chicks from 30 nests were measured 935 times (2.25 measurements per chicks from one nest on average) and weighed 152 times. Pterilography and outer morphology of Common Crane chicks was described on the basis of the samples collected during the studies of reproductive biology of five crane species (*G. grus*, *G. japonensis*, *G. vipio*, *G. canadensis*, and *Anthropoides virgo*). Age-related changes of the following characteristics were analyzed: coloration of the iris, pupil, eyelids, bill, tongue, mouth cavity, tibia, tarsus, toes, claws on toes; coloration and morphology of the egg tooth, claws on wings; the growth of the bill, the 3rd toe and its claw, tarsus, and body mass. In Common, White-naped, Sandhill, and Demoiselle cranes the mandibles of newly hatched chicks are not fused on the tip, which has a kind of a notch at that time. In Common Cranes, the left and right mandibles fuse at the age of 8 days. The graph on the growth of the bill, the 3rd toe and its claw, body mass, and the length of tarsus are plotted and formulas expressing regressions of these characteristics are presented. Changes in the yolk sac and body mass during the first ten-day period of life are described, as well*



as differences between chicks from the same nest and their behaviour in this period. A new yolk apertium for precocial birds (*Apterium vitellinum*) was described. The pterylosis of the upper surface of the wrist in downy chicks of five crane species was compared. The embryonic apertium of the upper surface of the wrist (*Apterium manuale embryonale*) in chicks is much larger than in the definitive plumage of Common Crane

Keywords: ontogenesis, new embryonic apertium, Common Crane (*Grus g. grus*), Ukraine.

Про онтогенез пташенят сірого журавля. – Вінтер С.В.¹, Горлов П.І.²

1 – Ziegelhuettenweg, 58, 60598 Frankfurt Main, Germany; 2 – НДІ Біорізнманіття наземних та водних екосистем України.

Оскільки онтогенез пташенят сірого журавля іще не описаний, наведено дані, що були зібрані у 1989–1998 рр. на сході України. Від моменту виходу з яєць до 43-денного віку 137 пташенят з 60 гнізд були проміряні 935 разів (зважаєні – 152 рази). В середньому було зроблено 2.25 промірів пташенят одного гнізда. Під час опису птерилографії і особливостей зовнішньої морфології пташенят сірого журавля використані колекції, що були зібрані авторами за 35 років спостережень за розмноженням 5 видів журавлів (*G. grus*, *G. vipio*, *G. japonensis*, *G. canadensis* та *Anthropoides virgo*). Описані вікові зміни забарвлення райдужної оболонки і зіниці ока, повік, дзьоба, порожнини рота і язика, гомілки, плесна, пальців, кігтів ніг, забарвлення і морфології «яйцевого зуба», рудиментарних кістків на крилах, росту дзьоба, середнього (3-го) пальця ноги та його кігтя, плесна, зміни маси тіла. Виявлено, що кінці піддзьобку у пташенят сірого, даурського, канадського і степового журавлів, які щойно вийшли з яєць, є незроценими і утворюють виїмку. У сірого журавля зростання кінців піддзьобку відбувається на 8 день життя пташеняти. Побудовані графіки росту дзьоба, середнього пальця ноги та його кігтя, маси тіла й довжини плесна, та запропоновані формули, що описують регресії даних параметрів. Простежені зміни жовткового мішка і маси тіла пташенят у першу декаду життя, відміни між особинами з одного гнізда та їхня поведінка у цей період. Описана ювенільна жовткова аптерія (*Apterium vitellinum*), поки невідома для виводкових птахів. Проведене порівняння птерилозису верхньої поверхні п'ясти у пухових пташенят 5 видів журавлів. Показано, що у пташеняти сірого журавля ембріональна аптерія верхньої частини п'ясти (*Apterium manuale embryonale*) має значно більшу площу, ніж у дефінітивному вбранні.

Ключові слова: онтогенез, нова аптерія ембріонального наряду, сірий журавель (*Grus g. grus*), Україна.

В прекрасно иллюстрированной сводке о сером журавле (*Grus g. grus*) в Европе под редакцией Г. Пранге (Prange et al., 2016, с. 287) есть замечания о поведении семьи с разновозрастными птенцами, вскользь упоминается о становлении постоянной температуры тела у журавлят в питомнике и росте массы их тела (по Heinroth, Heinroth,



1928; Archibald, Viess, 1979), и возможности летать на 10-11 неделе жизни в неволе¹ (Blahy, 2004), но почти ничего нет об их онтогенезе. Из недавних дополнений по этому вопросу можно упомянуть данные В. Мевеса об отношении массы свежего яйца и вылупившегося из него птенца (Mewes, 2018).

Далее мы вступаем в область дефицита информации об интересующем нас феномене – онтогенезе птенцов серого журавля в природе. Заметим, что в предшествующей работе того же редактора (Prange et al., 1989; с. 85) всё же был приведен график изменения массы тела 4 птенцов серого журавля в неволе (Heinroth, Heinroth, 1928; Archibald, Viess, 1979; Schuster, 1984). К сожалению, позднее сбор таких данных в природе продолжил лишь финский коллега А. Миккулайнен (Miikkulainen, 1999). Впрочем, его целью было определение возраста и пола птенцов этого вида по длине крыла и массе тела, с чем он замечательно справился. Но А. Миккулайнена не интересовали динамика изменения в онтогенезе пропорций частей тела, размеров желточных мешков у птенцов (и сопутствующих им аптерий), изменения окраски и морфологии клюва, окраска и форма птенцовых «зубов», окраска радужной оболочки глаза, ног, когтей на пальцах, рудиментарных коготков на крыльях (и аптерий на них) и их внешняя морфология.

Вслед за коллегами из питомника Международного журавлиного фонда (Archibald, Viess, 1979; International Crane Foundation, Wisconsin, USA), мы обратили внимание на снижение массы тела в первые дни жизни птенцов, показав, что в природе этот процесс короче, чем в неволе. А также заметили, что в природе, с возрастом птенцов, желточный мешок уменьшается в размерах, и что по ним и по массе тела в первую неделю жизни можно различать птенцов одного гнезда (Winter et al., 1999) и определять их возраст (см. ниже).

В настоящей работе мы частично восполним пробел в знаниях об онтогенезе серого журавля.

Материалы и методика

Наблюдения онтогенеза серого журавля (*Grus g. grus*) проведены в 1989-1998 гг., на трёх стационарах у южной границы ареала размножения вида на востоке Украины (рис. 1).

Птенцов взвешивали на рычажных аптекарских весах (точность – 0.1 г), штангенциркулем со сточенными, остроугольными концами (точность – 0.1 мм) измеряли длину рудиментарных коготков на крыльях, размеры желточного мешка (крест накрест), длину клюва до начала отверстия ноздри, до опушения (оперения) лба, до угла рта, его высоту на уровне начала ноздри, плюсну, длину 3-го пальца ноги и его когтя. От вылупления до 43-дневного возраста у 137 птенцов из 60 гнезд сняты 935 промеров (они же были взвешены 152 раза), в среднем, 2.25 промеров птенцов одного гнезда (табл. 1).

Для расчетов формул регрессий и поиска корреляции некоторых параметров введены дополнительные промеры: масса тела в процентах от начальной и площадь желточного мешка (мм²).

¹В природе на востоке Украины это происходило раньше, на 63-65 дни жизни птенцов (Winter, 2003).



Рис. 1. Стационары для наблюдений за серым журавлём на востоке Украины: 1 – Самарский лес (Днепропетровская область); 2 – Изюмская лука (юг Харьковской области); 3 – Кременской лесхоз (запад Луганской области).

Fig. 1. Common Crane field study areas in the Eastern Ukraine: 1 – the SamarSKIY Forest (Dnipropetrovsk Region); 2 – the Izium Luka (South of the Kharkov region); 3 – the Kreminska Forestry (West of the Luhansk Region).

При описании птерилогрaфии и особенностей внешней морфологии птенцов серого журавля использованы коллекционные материалы, собранные нами за 35 лет наблюдений размножения 5 видов журавлей, а именно, 3 пуховичка серого журавля (эмбрион за 2 сут. до вылупления, свежес вылупившийся птенец и птенец в возрасте 1 сут.), 1 – японского (*G. japonensis montignesia*), 1 – даурского (*G. vipio*), 3 – канадского (*G. c. canadensis*) и 3 – журавля-красавки (*Anthropoides virgo*). Эти птенцы погибли из-за исследовательского и антропогенного пресса или неверных условий инкубации в неволе (птенцы даурского и японского журавлей происходят из питомника Хинганского заповедника). В частности, в трёх гнездах серого журавля взрослые бросили наклонутое яйцо, а также едва вылупившегося и суточного пуховичков, уйдя со старшим птенцом. Материалы по красавке были получены следующим образом. В одном случае поле с гнездом и вылуплявшимся вторым птенцом бороновали, и при этом у гнезда мы выставили вешки. В результате оно не было затронуто, но при отлетах от машин взрослых птиц вылуплявшегося птенца расклевали грачи (*Corvus frugilegus*). В другом случае младший птенец погиб от переохлаждения, после необычно обильных дождей, в третьем – вероятно, затоптан овцами. Имевшиеся в нашем распоряжении пуховички номинативного подвида канадского журавля также представляют значительный инте-

Таблица 1. Количество промеров разновозрастных птенцов серого журавля на востоке Украины.
Table 1. The number of measurements of different-age Common Crane chicks in the East of Ukraine..

Число птенцов <i>Number of chicks</i>	Их возраст, сут. <i>Age, days</i>	Масса тела, <i>Body mass</i>	Размеры желточного мешка <i>Size of yolk sac</i>			Длина клюва <i>Bill length</i>			Высота клюва <i>Bill height</i>	Плюсна <i>Tarsus</i>	Длина 3-го пальца ноги <i>3rd toe length</i>		Число промеров <i>Number of measurements</i>
			Вдоль тела <i>Along the body</i>	Поперёк тела <i>Across the body</i>	До ноздри <i>Up to the nostril</i>	До лба <i>To the forehead</i>	До угла рта <i>To the corner of the mouth</i>	С когтем <i>With claw</i>			Без когтя <i>Without claw</i>		
46	0.0-0.5	46	43	43	33	33	33	6	21	32	32	322	
18	0.5-1.0	18	16	16	7	7	7	-	5	6	6	88	
35	1.0-2.0	35	31	31	19	19	19	6	18	17	17	212	
30	2.0-5.0	30	25	25	16	16	16	3	17	16	16	180	
23	5.0-43.0	23	18	18	18	18	18	6	17	18	18	172	
152	0.0-43.0	152	133	133	84	84	84	21	78	83	83	935	
С повторами данных крайних дат, при расчёте средних: <i>With duplication of value of extreme dates, when calculating the averages:</i>													
			143	143	93	93	93	-	90	89	89	985	



рес, поскольку до 1991 г. они не были представлены в спиртовых коллекциях крупнейших музеев бывшего Советского Союза. Этот, самый северный и многочисленный из 6 подвидов – объект охоты в США (Meine, Archibald, 1996).

Биометрические расчеты проведены по общепринятым методикам (Плохинский, 1970; Köhler et al., 1996). В описании оперения приняты сокращения: ПМ и ВМ – первостепенные и второстепенные маховые, ВБКПМ и ВБКВМ – верхние большие кроющие маховых перьев.

Результаты и их обсуждение

Окраска и внешняя морфология неоперённых участков тела птенцов.

Глаз.

Любое присвоение «цветовых ярлыков» определяют условия освещения в момент описания. Поэтому намеченные нами градации окраски радужной оболочки глаза, вероятно, не были бы столь разнообразны, если бы описание производили только при поляризованном свете («солнце сквозь неплотный слой кучевых облаков»), в полдень. Как видно из табл. 2, в первые 19 дней жизни цвет радужной оболочки глаза у птенцов может быть описан как смешение коричневого (разной интенсивности) и серого (4 варианта). Из этого монотонного ряда выпадают те птенцы, чья радужина имела серый (несколько часов – 1) или серо-коричневый ободок (8-е сут. – 1). На 38-й и 43-й дни радужина становилась тёмно-серой или серо-коричневой с черным ободком (по 2 птенцам из разных семей). Окраска зрачка не менялась до 43-го дня жизни, оставаясь свинцово-серой. Веки глаз в первые 5 дней были телесно-(розовато-)-жёлтыми, а с 6-го до 19-го дня – грязно-жёлтыми.

Клюв, полость рта и язык.

В литературе окраска клюва пуховых птенцов была описана так: «основание – желто-рыжее, вершина до переднего края ноздри – светло-серая» (Кашенцева, Цветкова, 1995). Как можно видеть на рис. 2 и в табл. 3, это описание недостаточно детально.

В целом, окраска клюва в этот период онтогенеза имела следующие тенденции. С конца первых и до 9-10 суток жизни клюв темнел и приобретал контрастность, а позднее – бледнел и терял её на разных участках. Характерная для первых десяти дней разно-контрастная (но очень сходная у птенцов разных пар) окраска клюва бледнела, и с 17-19-дневного возраста рисунок из оранжево-жёлтых и коричневых участков размылся, а к 38-43 дням жизни отмечено лишь грязно-охристое потемнение в основании клюва, постепенно переходящее к его середине в бледно-жёлтый, а к концу – в грязно-белый цвет.

Для журавлей пока не было известно, что их птенцы вылупляются с несросшимися концами подклювья. Как и у даурского, канадского журавлей и красавки, у пуховичков серого журавля в первые дни жизни кончик подклювья раздвоен. В то же время, у японского журавля при вылуплении конец подклювья был уже сросшимся¹. Лишь на 8-е сут. после вылупления концы мандибул пуховичка серого журавля срастались, но еще имели шов с «клинышком», направленным к голове (рис. 3).

¹ Препараты птенцов даурского и японского журавлей из питомника Хинганского заповедника (Среднее Приамурье) любезно предоставлены Р. С. и В. А. Андроновыми, за что авторы искренне им благодарны.

Таблица 2. Окраска радужины глаза у птенцов серого журавля (по 27 птенцам из 15 гнезд)*.

Table 2. Coloring of the eye iris in Common Crane chicks (27 chicks in 15 nests)*.

Возраст Age	Радужина глаза Eye iris
Несколько часов (9) Several hours (9)	Коричнево-серая / Brown grey (3) & Коричневая с серым ободком / Brown with a grey rim (3) & Серо-коричневая / Grey brown (3)
1-е сут. (2) 1 st day (2)	Коричнево-серая / Brown grey (1) & Коричневая / Brown (1)
2-е сут. (3) 2 nd day (3)	Тёмно-коричневая / Dark brown (1) & Коричневая с серым ободком / Brown with a grey rim (1) & Серо-коричневая / Grey brown (1)
3-и сут. (1) 3 rd day (1)	Коричневая / Brown (1)
4-е сут. (1) 4 th day (1)	Коричневая / Brown (1)
5-е сут. (1) 5 th day (1)	Тёмно-коричневая / Dark brown (1)
6-е сут. (1) 6 th day (1)	Коричневая / Brown (1)
7-е сут. (1) 7 th day (1)	Коричневая / Brown (1)
8-е сут. (2) 8 th day (2)	Коричневая / Brown (1) & Тёмно-коричневая с серо-коричневым ободком / Dark brown with a grey brown rim (1)
10-12-е сут. (2) 10-12 th days (2)	Коричневая / Brown (1) & Тёмно-коричневая / Dark brown (1)
17-е сут. (1) 17 th day (1)	Коричневая / Brown (1)
19-е сут. (1) 19 th day (1)	Коричневая / Brown (1)
38-е сут. (1) 38 th day (1)	Тёмно-коричневая с серо-коричневым ободком / Dark brown with a grey brown rim (1)
43-и сут. (1) 43 rd day (1)	Серо-коричневая, с черным ободком / Grey brown with a black rim (1)

Примечание. * - в скобках – число описанных птенцов.

Note. * - in parentheses – the number of described chicks.

Полное срастание конца подклювья (без заметного шва между левой и правой частями мандибул) происходило на 10-12-е сут.

В окраске полости рта и языка отмечены лишь две градации: до конца 2-х сут. они были светло-розовыми, а с 8-х сут. – бледнели до розовато-телесных. Кончик языка сильно уплощен, округлен и полупрозрачен (рис. 3).

Яйцевой зуб и рост клюва.

Известно, что яйцевой зуб и его подошва у серого журавля – ярко-белые (Кашенцева, Цветкова, 1995).

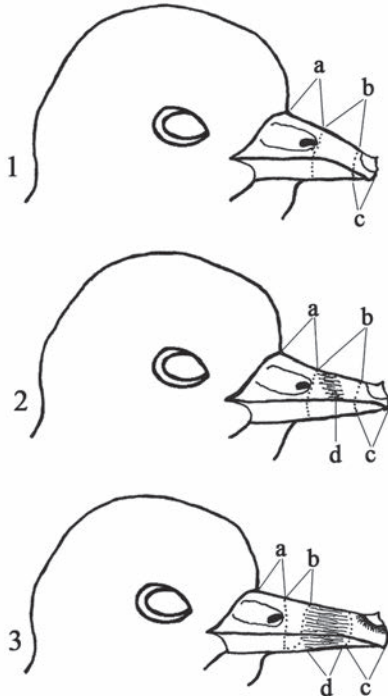


Рис. 2. Изменения окраски клюва разновозрастных птенцов серого журавля.

Примечания: 1 – первые сутки жизни; 2 – 5-е сутки жизни; 3 – 9-10 сутки жизни. Точками обозначены границы разноокрашенных участков: а – оранжево-жёлтый; б – грязновато-жёлтый; с – грязно-белый; д – светло-коричневое потемнение с размытыми границами на желтовато-кремовом фоне (подробности в табл. 4).

Fig. 2. Changes in the colour of the bill of different-age Common Crane chicks.

Notes: 1 – the first day of life; 2 – the 5th day of life; 3 – the 9-10th days of life. The dots indicate the borders of differently coloured areas: a – orange yellow; b – dirty yellow; c – dirty white; d – light brown darkening with blurred borders on a creamy yellow background (details in Table 4).

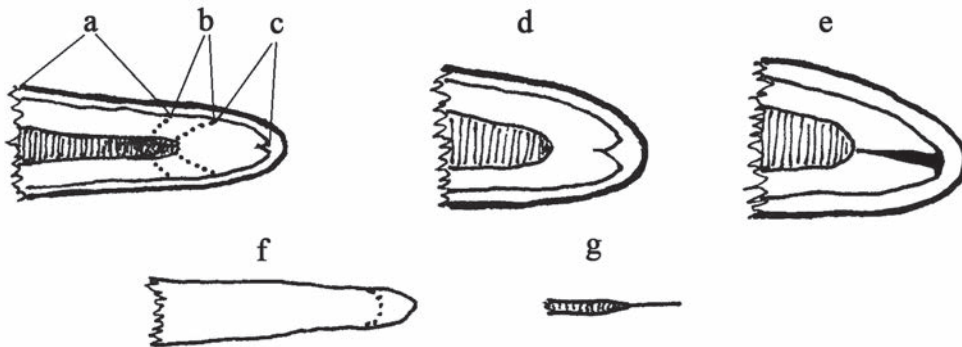


Рис. 3. Клюв и язык разновозрастных птенцов серого журавля.

Примечания. Верхний ряд – клюв и его фрагменты снизу: а, б, с – окраска подклювья и форма его кончика у суточного птенца; а – оранжево-жёлтый; б – грязновато-жёлтый; с – грязно-белый; д – кончик клюва и несросшегося подклювья суточного птенца; е – кончик клюва и подклювья со следами его срастания 8-дневного птенца. Нижний ряд – язык суточного птенца: ф – сверху и г – кончик языка сбоку.

Fig. 3. The bill and the tongue of different-age Common Crane chicks.

Notes. The top row – the bill and its fragments from below: abc – the colour of the mandible and the shape of its tip in a day-old chick: a – orange yellow; b – dirty yellow; c – dirty white; d – the tip of the bill and the asymphytous mandible of a day-old chick; e – the tip of the bill and the mandible with traces of its accretion in an 8-day chick. The bottom row – the tongue of a day-old chick: f – from above and g – the tip of the tongue laterally.

Таблица 3. Клюв, яйцевой зуб и полость рта птенцов серого журавля* (по описанию 20 птенцов из 15 семей).

Table 3. Bill, egg tooth and oral cavity of Common Crane chicks* (according to the description of 20 chicks from 15 families).

Возраст Age	Клюв (рис. 2) / Bill (Fig. 2)			Состояние конца подклювья (рис. 3) Condition of the lower mandible tip (Fig. 3)	Яйцевой зуб (рис. 2) Egg tooth (Fig. 2)	Ротовая полость и язык (рис. 3) Oral cavity and tongue (Fig. 3)
	A	B	C			
1	2	3	4	5	6	7
Несколько часов (6) Several hours (6)	1. Оранжево-жёлтый (6) 1. Orange yellow (6)	1. Грязновато-жёлтый (3) 2. В середине с серым потемнением, с размытыми границами (3) 1. Dirty yellow (3) 2. With grey darkening, blurred borders in the middle of the bill (3)	1. Грязно-белый (5) 2. Грязно-кремовый (1) 1. Dirty white (5) 2. Dirty cream (1)	1. Раздвоен (6) 1. Forked (6)	1. Основание грязно-белое, зуб белый (5) 2. Основание грязно-кремовое, зуб кремовый (1) 1. The tooth base is dirty white, the tooth is white (5) 2. The tooth base is dirty cream, the tooth is cream (1)	1. Светло-розовые (6) 1. Light pink (6)
1-е сут. (3) 1 st day (3)	I. Окрашен контрастнее и потемнел I. Painted more contrast and darkened			1. (3)	1. (3)	1. (3)
2-е сут. (3) 2 nd day (3)	1. (3)	2. (3)	2. (3)	1. (1) и 2. Слегка раздвоен (2) 1. (1) and 2. Slightly forked (2)	1. (2) и 2. (1) 1. (2) and 2. (1)	1. (3)
8-е сут. (2) 8 th day (2)	II. Еще более потемнел и стал контрастнее окрашен II. Even darker and more contrastingly coloured				1. Подошва полупрозрачно-«роговая» (как очин пера), зуб белый. Его подошва справа отслаивается (1) Зуб на месте (2) 1. The tooth base is semitransparent «horny» (as calamus), the tooth is white. Its base peels off on the right. (1) The tooth in place (2)	2. Розоватотелесная (посветлела) (2) 2. Pinkish-flesh-coloured (brightened) (2)
	2. Жёлто-оранжевый (2) 2. Yellow orange (2)	3. Светло-коричневое потемнение, с размытыми границами, на желтовато-кремовом («слоновая кость») фоне стало шире (2) 3. Light brown darkening, with blurred borders, on the cream yellow (“ivory”) background (2) became wider	1. (2)	2. Сросся, образовав шов с клинышком, острием к голове (2) 2. Grew together forming a seam with a wedge, pointing to the head (2)		



Продолжение таблицы 3.

1	2	3	4	5	6	7
10-12-е сут. (2) 10-12 th days (2)	III. Окрашен менее контрастно III. Painted less contrastingly			3. Полностью сросся, без следов шва (2) 3. Grew together completely, without traces of a seam (2)	1. (1) и 2. Подошва зуба отслаивается слева и справа (1) Зуб на месте (2) 1. (1) and 2. The tooth base peels off on the left and on the right (1) The tooth in place (2)	2. (2)
16-17-е сут. (1) 16-17 th days (1)	IV. Еще более посерел, рисунок из жёлтых и коричневых участков стал менее контрастным, без чётких границ IV. Even more gray, ornamentation of yellow and brown areas became less contrast, without clear dividing lines			3. (1)	3. Зуб отпал (1) 3. The tooth fell out (1)	2. (1)
19-е сут. (1) 19 th day(1)	2. (1)	3. (1)	3. (1)	3. (1)	3. (1)	2. (1)
38-е сут. (1) 38 th day (1)	3. Слабое грязно-охристое потемнение (1) 3. Mild dark ocher darkening (1)	4. Бледно-жёлтый (1) 4. Whitish-yellow (1)	1. Грязно-белый (1) 1. Dirty white (1)	3. (1)	3. (1)	-
43-и сут. (1) 43 rd day(1)	3. (1)	4. (1)	1. (1)	3. (1)	3. (1)	-

Примечания. * – Цифрами (1-4) указана градация признака (в скобках – число описанных птенцов). А – Ото лба до внешнего края ноздри; В – от ноздри до проксимальной границы «подошвы» яйцевого зуба; С – от проксимальной границы яйцевого зуба до кончика клюва.

Notes. * – The numbers indicate the trait gradation (in parentheses – the number of described chicks). А – From the forehead to the outer edge of the nostril; В – From the nostril to the proximal border of the egg tooth base; С – From the proximal border of the egg tooth to the bill tip.

Размер «подошвы» основания зуба птенца в первые сутки жизни – 4.8 x 3.1 мм (измерена вдоль и поперёк оси клюва; рис. 2). Для яйцевого зуба и его основания отмечены две цветовые морфы (табл. 3), при этом его основание очень сходно окраской с очинном светлого пера, грязно-белое (зуб – белый) или грязно-кремовое (зуб – кремовый). На 8-12 сутки отмечено отслаивание боковых участков «подошвы» зуба и кольцевое потемнение с размытыми внешними границами вокруг него (рис. 2), а на 15-16-й дни зуб отпадал (табл. 3).

Рост клюва, измеренного от кончика до начала сквозного отверстия ноздри, до опушения (оперения) лба и до угла рта представлен в табл. 4, из которой видно, что относительно полно эта динамика прослежена от вылупления до 10-го дня жизни. Позднее нам известны лишь единичные промеры. Если считать последние репрезентативными, эти данные можно представить регрессией, в виде полинома 3-го порядка (рис. 4), выраженного разными формулами (табл. 4).

Из рис. 4 видно, что скорость роста клюва до ноздри несколько ниже, чем до лба и угла рта.

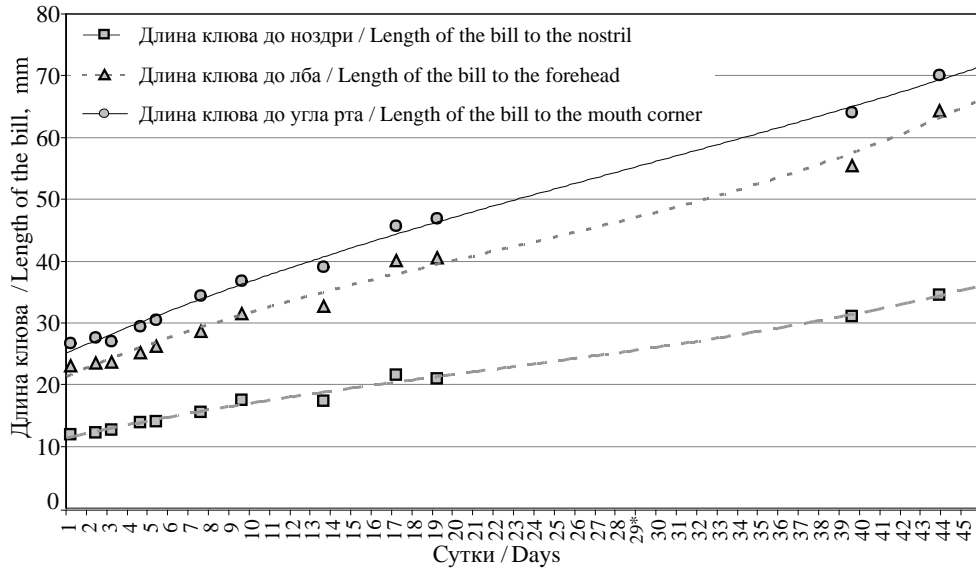


Рис. 4. Рост клюва птенцов серого журавля (по табл. 4).

Fig. 4. Growth of the Common Crane chicks' bill (according to table 4).

Когти на крыльях птенцов.

Два маленьких коготка, ориентированные в горизонтальной плоскости, остриём вперед, расположены на крылышке (*Phalanx digiti alulae*, 1-й палец) и на кончике кисти (*Phalanx digiti majoris*, 2-й палец; Шутьпин, 1940; Гуртовой, Держинский, 1992; Ромер, Парсонс, 1992). Мы измеряли их длину и описывали изменения окраски от вылупления птенца до 19-дневного возраста. Как видно из табл. 5, при почти 7-кратном увеличении массы тела к 19-дневному возрасту птенца, размеры коготков на его крыльях не изменились.

Выделены 4 варианта их окраски, но нередко она была разной на левом и правом крыльях одного птенца. То же заметим и о морфологии коготков. Обычно они имели форму уменьшенного, сходного с когтями ног образования, но иногда были укорочены, с резко загнутым крючком или представлены коротким конусом на дистальной фаланге пальца (табл. 5).


Таблица 4. Рост клюва птенцов серого журавля.

Table 4. Bill growth in Common Crane chicks.

W	n ($\Sigma=84$)	Средний возраст Mean age	Клюв, мм / Bill, mm					
			До ноздри Up to the nostril		До лба To the forehead		До угла рта To the corner of the mouth	
			Пределы Limit	$M \pm m_x$	Пределы, Limit	$M \pm m_x$	Пределы, Limit	$M \pm m_x$
1	28	0.29	11.1 – 13.1	12.0 \pm 0.1	20.7 – 25.4	23.0 \pm 0.2	22.2 – 29.0	26.6 \pm 0.3
2	17	1.47	11.0 – 13.6	12.2 \pm 0.2	22.0 – 25.0	23.5 \pm 0.2	23.8 – 29.6	27.5 \pm 0.3
3	7	2.30	11.5 – 13.6	12.7 \pm 0.3	21.7 – 26.8	23.6 \pm 0.6	25.3 – 29.6	27.0 \pm 0.6
4	8	3.68	12.3 – 15.5	13.8 \pm 0.4	21.9 – 27.5	25.2 \pm 0.7	26.5 – 32.4	29.3 \pm 0.8
5	5	4.54	12.7 – 14.8	13.9 \pm 0.4	24.2 – 28.8	26.2 \pm 0.8	26.8 – 32.6	30.5 \pm 1.1
6	11	6.71	13.2 – 17.9	15.5 \pm 0.4	25.4 – 31.5	28.6 \pm 0.6	30.8 – 37.5	34.4 \pm 0.6
9-10	3	8.69	16.6 – 18.1	17.5 \pm 0.5	31.4 – 31.5	31.5 \pm 0.04	35.4 – 38.6	36.8 \pm 0.9
10-15	1	12.7	-	17.4	-	32.7	-	39.0
	1	16.3	-	21.5	-	40.1	-	45.7
15-20	1	18.3	-	21.0	-	40.5	-	46.8
	1	38.7	-	31.0	-	55.4	-	64.0
20-45	1	43.0	-	34.5	-	64.4	-	70.0
Формула регрессии: Y = (полином 3-й степени) Regression formula: Y = (polynomial of the 3rd degree)			2e-07x ³ - 0.0001x ² +0.0728x +11.297; R ² = 0.9928		5e-07x ³ - 0.0003x ² +0.1381 +21.152; R ² = 0.9894		2e-07x ³ - 0.0002x ² +0.1452 +24.954; R ² = 0.9953	

Примечания: W – возрастные границы, сут; $M \pm m_x$ – среднее значение.

Notes: W – Age boundaries; $M \pm m_x$ – average value.

Таблица 5. Размеры и окраска рудиментарных коготков на крыльях птенцов серого журавля (по 25 промерам у 21 птенца из 13 гнезд).

Table 5. Sizes and colouring of rudimentary claws on the wings of Common Crane chicks (25 measurements of 21 chicks from 13 nests).

Возраст Age	n	Длина коготков, мм, Claw length, mm		Варианты их окраски Variants of their colouring
		на крылышке (I палец) On the Phalanx digiti alulae (1 st toe)	на конце кисти (II палец) On the Phalanx digiti majoris (2 nd toe)	
1	2	3	4	5
Несколько часов Several hours	4	1.3-1.8	1.3-1.7	1. Серые в основании, со светло-серым концом 2. Равномерно светло-серые 1. Grey at the base, with a light grey tip 2. Evenly light grey
1-е сут. 1 st day	5	1.3-2.0	1.0-2.0	1., 2. и 3. Грязно-белые 1., 2. and 3. Dirty white

Продолжение таблицы 5.

1	2	3	4	5
2-е сут. 2 nd day	3	1.3-2.0	1.5-1.7	1. и 3. 1. and 3.
4-е сут. 4 th day	1	2.0	2.0	3.
5-е сут. 5 th day	2	1.8-2.0	1.5-2.0	2. и 3. 2. and 3.
6-е сут. 6 th day	2	1.5-1.8	1.5	2. и 3. 2. and 3.
7-е сут. 7 th day	2	0.7*-2.0	2.0	3.
8-е сут. 8 th day	1	1.5	1.8	3.
9-е сут. 9 th day	1	1.5	1.8	3.
10-12-е сут. 10-12 th days	1	2.0	1.8	1.
17-е сут. 17 th day	1	2.0	1.8	1.
19-е сут. 19 th day	2	1.3-1.8	1.8-нет 1.8-no	4. Светло-коричневые, со светлым концом 4. Light brown, with a light tip
Итого Total	25	1.3-2.0	1.0-2.0	4 варианта окраски: 1(8), 2(6), 3(9), 4(2)** 4 variants of colouring: 1(8), 2(6), 3(9), 4(2)**

Примечания: n – число промеров; * – коготок уродливый, представлен лишь роговым конусом; ** – окраска коготков на левом и правом крыльях неодинакова.

Notes: n – Number of measurements; * – The claw is ugly, represented only by the horn cone; ** – The colouring of the claws on the left and right wings is not the same.

Окраска голени, плюсны и пальцев

Как видно из табл. 6, на протяжении первых 43 дней жизни межсуставные участки передней стороны голени, плюсны и верхней поверхности пальцев существенно темнее, чем кожа на суставах и подошве (Винтер и др., 2016).

В первые дни жизни отмечены две морфы окраски ног: первая – телесно-розовато-серая, вторая – с примесью жёлтого. Позднее у всех птенцов в окраске ног появлялся жёлтый цвет и шел процесс потемнения их окраски. При этом контраст между окраской межсуставных участков и суставов с подошвой медленно снижался.

Окраска когтей ног и рост 3-го пальца и его когтя

До 5-х суток жизни птенцов когти пальцев ног на большей части их длины серые или тёмно-серые, со светлыми концами. Позднее 5-6-х сут. к окраске основания когтей прибавился коричневый цвет, смешавшись с серым, а концы когтей оставались светлыми. На 12-14-й дни жизни птенцов в основании когтя появлялся узкий белёсый участок, за которым следовал более тёмный, светло-серо-коричневый, занимающий 3/5 длины когтя, кончик которого оставался грязно-белым.



Таблица 6. Окраска ног, голени, плюсны, пальцев и когтей ног у птенцов серого журавля (по 28 описаниям 22 птенцов из 12 гнезд)*.

Table 6. Colouring of legs, tibia, tarsus, toes and claws toes of Common Crane chicks (28 descriptions of 22 chicks from 12 nests)*.

Возраст Age	Ноги, голень, плюсна и пальцы (число описаний) Legs, tibia, tarsus and toes (number of descriptions)	Когти ног Claws on toes
1	2	3
Несколько часов Several hours	1. Телесно-розовато-серые, более розовые (без серого «налёта») на суставах и подошве (3) 2. Жёлто-телесные с «посерением» между суставами на голени, передней и задней сторонах плюсны; чуть светлее между суставами верха пальцев, еще светлее на суставах; подошвы светлее остальных частей ног (3) 1. Flesh-coloured pinkish grey, more pink (without grey «settling») on the joints and the sole (3) 2. Flesh-coloured yellow (with grey «settling») between the joints on the tibia, the front and rear sides of the tarsus; a little lighter between the joints of the top of the toes, even lighter on the joints; the soles are lighter than the other parts of the legs (3)	1. Тёмно-серые в основании с грязно-белой конечной третью (2) 2. Серые в основании с грязно-белыми кончиками (3) 1. Dark grey at the base with dirty white distal third (2) 2. Grey at the base with dirty white tips (3)
1-е сут. 1 st day	1. (7) и 2. (1) 1. (7) and 2. (1)	1. (4) 2. (3) 3. Серые до половины длины и грязно-белые дистально (1) 3. Grey to half length and dirty white distally (1)
2-е сут. 2 nd day	1. (1)	1. (1)
3-и сут. 3 rd day	3. Розовато-серые, с посветлением и пожелтением на суставах и подошве (1) 3. Pinkish grey, with lightening and yellowing on the joints and the sole (1)	4. Потемнели, при том же соотношении окраски (1) 4. Darkened, with the same colouring balance (1)
4-е сут. 4 th day	3. (1)	4. То же (1) 4. The same (1)
5-е сут. 5 th day	3. (3)	4. То же (2) 4. The same (2) 5. Коричнево-серые, некоторые – со светлыми концами (1) 5. Brown grey, some are with light tips (1)
6-е сут. 6 th day	3. Еще более посерели на суставах и подошве (1) 3. Even more grey on the joints and the sole (1)	5. То же (1) 5. The same (1)
7-е сут. 7 th day	3. Посерели, сохранив жёлтый оттенок на суставах и подошве (2) 3. More grey, retaining the yellow tint on the joints and the sole (2)	5. (2)
9-е сут. 9 th day	3. Серый цвет передней части голени, плюсны и по верху межсуставных участков пальцев потемнел. Жёлтый оттенок на суставах и подошве сменился грязно-кремовым (1) 3. The grey colour of the anterior part of the tibia, the tarsus and along the top of the inter-articular parts of the toes darkened. The yellow tint on the joints and the sole became dirty cream (1)	5. (1)

Продолжение таблицы 6.

1	2	3
10-12-е сут. 10-12 th days	3. То же (1) 3. The same (1)	6. На каждом коричнево-сером когте появилось светло-серое основание (поясок) (2) 6. A light grey base (a belt) appeared on each brown grey claw (2)
17-е сут. 17 th day	4. Светло-серые, более тёмные на передней стороне голени, плюсны и сверху пальцев, а на суставах и подошве – заметно светлее (1) 4. Light grey, darker on the front side of the tibia, tarsus and on top of the toes, and noticeably lighter on the joints and the sole (1)	6. Коричнево-серые со светлым основанием (1) 6. Brown grey with the light base (1)
19-е сут. 19 th day	4. (1)	6. То же (1) 6. The same (1)
43-и сут. 43 rd day	5. Передняя сторона плюсны жёлто-коричнево-серая, задняя – светлее, грязновато-жёлто-серая; верхняя поверхность пальцев светлее когтей (светло-серо-коричневые), а подошва - грязно-жёлто-коричневая; передняя и задняя части голени желтовато-серые (1) 5. The front side of the tarsus is yellow brown grey, the back side is lighter, dirty yellow grey; the upper surface of the toes is lighter than the claws (light grey brown); the sole is dirty yellow brown; the anterior and posterior parts of the tibia are yellowish grey (1)	7. Матово-коричнево-серые с более светлыми основаниями (1) 7. Matte brown grey with lighter bases (1)

Примечание. * - в скобках – число описанных птенцов.
Note. * - in parentheses – the number of described chicks.

Интересно, что коготь среднего (3-го) пальца у птенцов в возрасте до одной недели повёрнут по оси пальца к средней линии тела и «лежит на боку».

В отличие от рудиментарных коготков на крыльях, когти пальцев ног растут в соответствии с увеличением пальцев, о чём можно судить из табл. 7.

Длина этого когтя от 1-го до 43-х сут. жизни птенцов увеличилась в 2.4 раза. Выражая его длину в процентах от длины 3-го пальца, можно увидеть, что примерно до 11-го дня жизни птенца коготь растёт интенсивнее пальца, а позднее его рост замедляется, вероятно, из-за интенсификации роста костей ног (табл. 8).

Об этом свидетельствует сравнение средних относительной длины когтя для первого и второго периодов возраста птенца: даже при малой второй выборке их разница достоверна по критерию Стьюдента для верхнего порога прогнозов ($\beta > 0.999$).

По данным табл. 7 рассчитан график роста 3-го пальца и его когтя. Их регрессии представлены полиномами 2-го порядка (табл. 7; рис. 5), а коэффициент корреляции длины пальца и его когтя был очень высоким ($r > 0.99$).

Изменения желточного мешка, массы тела и поведение птенцов в первую декаду их жизни

В момент освобождения птенца от скорлупы и в первые 2-4 часа жизни вне яйца его желточный мешок (*Saccus vitellinus*), расположенный в нижней части брюшка, имел форму выпуклого овала, длинная часть которого ориентирована поперек оси тела (рис. 6; 2). Среди 42 птенцов в возрасте до 12 часов осмотрены 9 вылупившихся или едва освободившихся от скорлупы с такой ориентацией желточного мешка.


Таблица 7. Рост 3-го пальца ноги и его когтя у птенцов серого журавля.

Table 7. Growth of the 3rd toe and its claw in Common Crane chicks.

W	n ($\Sigma=83$)	Средний возраст Mean age	3-й палец ноги /The 3 rd toe				Коготь 3-го пальца The 3 rd toe claw		
			С когтем With a claw		Без когтя Without a claw		Средний возраст Mean age	Пределы, Limit	M \pm m _x
			Пределы, Limit	M \pm m _x	Пределы, Limit	M \pm m _x			
1	26	0.3	33.0 – 41.0	36.9 \pm 0.5	29.2 – 36.4	33.0 \pm 0.4	0.30	2.4 – 4.9	3.9 \pm 0.1
2	17	1.5	34.2 – 42.4	38.1 \pm 0.6	30.4 – 36.7	33.3 \pm 0.5	1.47	2.9 – 6.3	4.9 \pm 0.2
3	7	2.3	35.4 – 43.4	38.7 \pm 1.0	29.8 – 38.5	33.6 \pm 1.1	2.30	3.2 – 6.7	5.1 \pm 0.4
4	8	3.7	37.5 – 42.9	40.6 \pm 0.7	31.7 – 37.9	35.3 \pm 0.7	4-5-е сут. 4.01 (n = 13)	3.2 – 6.7	5.1 \pm 0.3
5	5	4.5	38.6 – 44.6	41.4 \pm 1.1	33.5 – 40.0	36.5 \pm 1.2			
6-8	11	6.7	42.9 – 56.2	49.6 \pm 1.1	36.5 – 49.3	44.3 \pm 1.1	6.71	4.0 – 6.9	5.4 \pm 0.3
9-10	3	8.7	48.7 – 60.3	55.0 \pm 3.4	43.5 – 53.5	48.8 \pm 2.7	8.69	5.2 – 7.8	6.2 \pm 0.8
10-15	1	9.5	–	56.0	–	50.5	9.5	5.5	–
	1	12.7	–	63.4	–	57.6	12.7	5.8	–
15-20	1	16.3	–	76.1	–	69.8	16.3	6.3	–
	1	18.3	–	79.7	–	72.1	18.3	7.6	–
20-45	1	38.7	–	105.5	–	97.7	38.7	7.8	–
	1	43.0	–	108.1	–	98.9	43.0	9.2	–
Формула регрессии: Y = (полином 2-й степени) Regression formula: Y = (polynomial of the 2 nd degree)			– 0.0003x ² + 0.2971x + 31.996; R ² = 0.9919		– 0.0003x ² + 0.2814x + 27.574; R ² = 0.9906		–	–	–

Примечания: W – возрастные границы, сут; M \pm m_x – среднее значение.

Notes: W – Age boundaries, days; M \pm m_x – average value.

Таблица 8. Относительная длина когтя 3-го пальца ноги.

Table 8. The relative length of the 3rd toe claw.

W	n ($\Sigma=83$)	Средний возраст Mean age	Средняя длина 3-го пальца ноги, с когтем, мм Mean length of the 3rd toe, with a claw, mm	Средняя длина когтя, в % от длины пальца Mean claw length, in % of toe length	Биометрические параметры Biometric parameters
1	2	3	4	5	6
Первый период: 1-10-е сут. / First period: 1-10 days					
1	26	0.3	36.9	10.5	(n = 76) lim: 6.8-17.7 Cv = 19.62 M \pm m _x = 11.7 \pm 0.3
2	17	1.5	38.1	12.8	
3	7	2.3	38.7	13.1	
4-5	13	4.0	40.9	12.5	
6-8	11	6.7	49.6	10.8	
9-10	3	8.7	55.0	11.2	

Продолжение таблицы 8.

1	2	3	4	5	6
Второй период: 10-45-е сут./Second period: 10-45 days					
10-15	1	9.5	56.0	9.8	
	1	12.7	63.4	9.2	(n = 6)
15-20	1	16.3	76.1	8.3	lim: 7.4-9.8
	1	18.3	79.7	9.5	Cv = 10.2
20-45	1	38.7	105.5	7.4	$M \pm m_x = 8.8 \pm 0.4$
	1	43.0	108.1	8.5	
Сравнение средних двух периодов (критерий Стьюдента) Comparison of means for two periods (Student t test)					$T_d = 6.41;$ $v = 80; \beta > 0.999$

Примечания: W – возрастные границы, сут; n – выборка.

Notes: W – Age boundaries, days; n – sample.

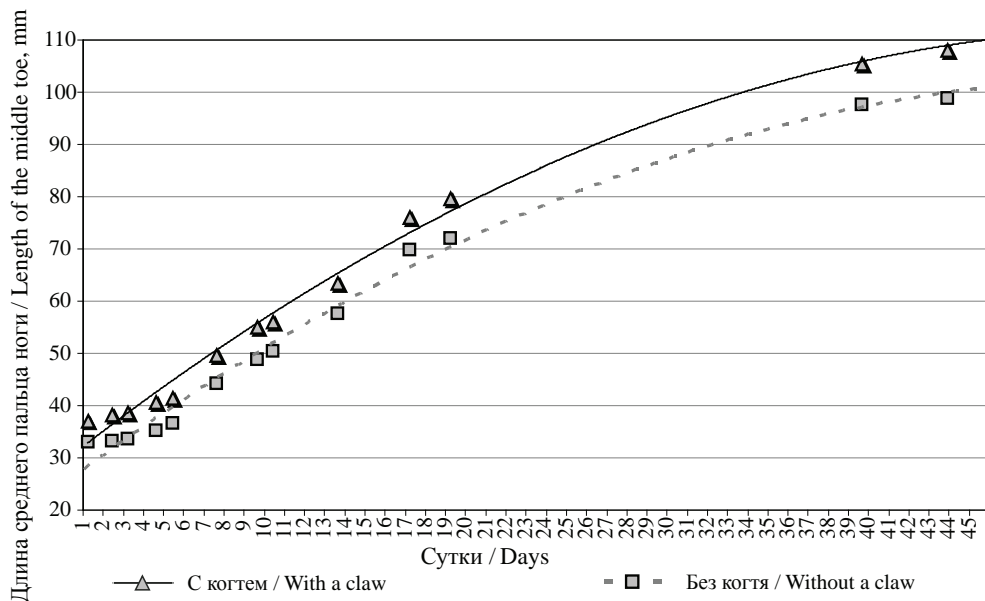


Рис. 5. Рост 3-го (среднего) пальца ноги и его когтя (по табл. 7).

Fig. 5. Growth of the 3rd (middle) toe and its claw (according to the Table 7).

В течение первых 2-4 часов жизни вне яйца, по мере высыхания под взрослой птицей, желточный мешок птенца втягивался в брюшко, немного уменьшаясь в размерах, замыкался посредине сфинктером (в виде рубца длиной около 5.0 мм, ориентированного по средней линии тела), и имел форму чуть выпуклого короткого овала, размером 12.0 x 10.0 мм, ориентированного вдоль оси тела (рис. 6; 1, 3). Впереди и сзади (краниальнее и каудальнее) желточного мешка расположены месяцеобразные участки, также лишенные пуха, которые мы предлагаем назвать желточной аптерией



(*Apterium vitellinum*). Эта аптерия пока неизвестна для журавлей (Кашенцева, 1988; 1998; Кашенцева, Цветкова, 1995; Ильяшенко, 2005; Смиренский, Ильяшенко, 2005) и других групп выводковых и полувыводковых птиц (Lukas, Stettenheim, 1972; Lukas in Baumele, 1979).

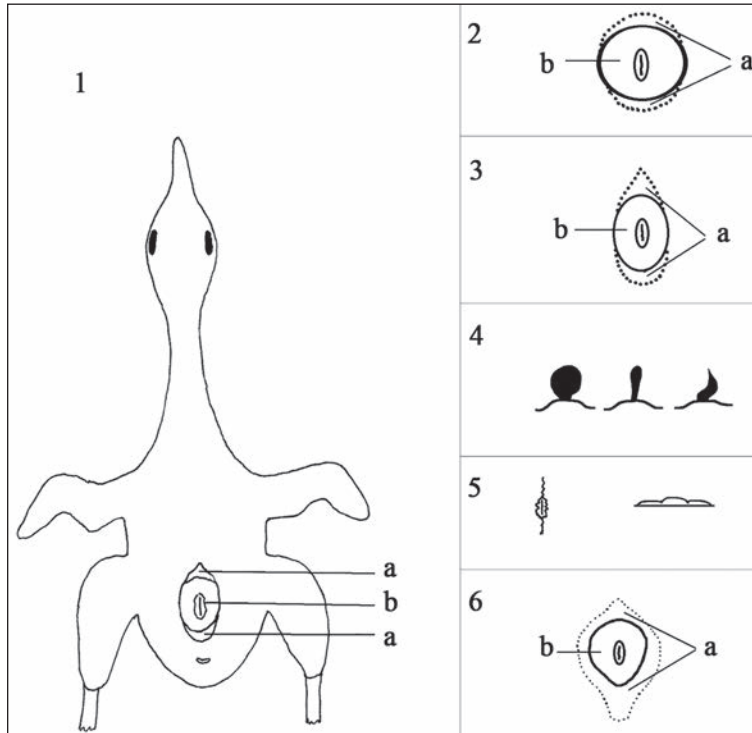


Рис. 6. Локализация и внешняя морфология желточного мешка у птенцов серого (1-5) и канадского (6) журавлей.

Примечания: 1 – положение желточного мешка на теле птенца (вид снизу) в середине первых суток жизни; 2 – невтянутый желточный мешок птенца серого журавля в первые 4 часа после вылупления; 3 – втянутый желточный мешок в середине первых суток жизни птенца серого журавля; 4 – аномалии желточного мешка птенца серого журавля (сфинктер и торчащие из него ткани); 5 – остатки резорбированного желточного мешка на 8-е сутки жизни птенца серого журавля (слева – вид снизу, справа – сбоку); 6 – желточный мешок и желточная аптерия у досуточного птенца канадского журавля; а – желточная аптерия (*Apterium vitellinum*); б – желточный мешок и его сфинктер

Fig. 6. Localization and external morphology of the yolk sac in Common (1-5) and Sandhill (6) Crane chicks.

Notes: 1 – position of the yolk sac on the chick body (bottom view) in the middle of the first day of life; 2 – not indrawn yolk sac of Eurasian Crane chick in the first 4 hours after hatching; 3 – indrawn yolk sac in the middle of the first day of life of Eurasian Crane chick; 4c – anomalies of the yolk sac of Eurasian Crane chick (sphincter and tissues sticking out of it); 5d – remnants of resorbed yolk sac on the 8th day of life of Eurasian Crane chick (on the left – bottom view, on the right – laterally); 6 – the yolk sac and the yolk apteria of less than a day-old Canadian Crane chick; a – yolk apteria (*Apterium vitellinum*); b – yolk sac and its sphincter.

Интересно, что у пуховичка канадского журавля в течение первых суток форма желточной аптерии иная: она захватывает и латеральные участки влево и вправо от мешка, имеющего очень сходную форму, но меньшие, чем у серого журавля размеры (рис. 6; 6).

Видимый на поверхности брюшка птенца желточный мешок был лишь «надводной частью айсберга» и в первые 2-3 дня после вылупления, вероятно, значительно уступал размерами погруженной в брюшко его основной части.

У трёх птенцов из двух гнезд (5.2% от 58 промеренных до конца первых суток жизни) отмечены аномалии строения желточного мешка: почерневшие ткани, торчавшие из замыкавшего желточный мешок сфинктера (рис. 6; 4). При этом птенцы имели нормальный вес и выглядели здоровыми. Вероятно, эта аномалия возникала из-за неполной втянутости желточного мешка замыкающим его сфинктером при вылуплении птенца. Торчащие части невтянутого желточного мешка (их длина не превышала 3-5 мм; рис. 6; 4) позднее отпадали.

Позже внешнее поле желточного мешка медленно уменьшалось. Основная роль желточного мешка – питание (по сети кровеносных сосудов, закладывающихся у эмбриона еще до формирования его кровеносной системы) птенца в первые дни постэмбриогенеза, когда он учится схватывать корм, предлагаемый взрослыми или находящийся поблизости от него.

В этот период отмечено клевание птенцами кончика клюва взрослых – врожденная реакция выпрашивания корма (Винтер и др., 2017). В первые дни жизни некоторые птенцы клюют не только клювы взрослых, но, иногда, и клювы друг друга, повреждая рамфотеку надклювий между лбом и ноздрями. После первой декады жизни эти ранки на клювах заживали, демонстрируя научение птенцов схватывать корм. Повреждение птенцами рамфотеки надклювий друг друга – редкое явление: из 75 птенцов (от вылупления до 43.0 сут.) в 44 гнездах (где было уже по 2 птенца) оно отмечено лишь у 4 (5.3%) из 2 семей (в возрасте 0.54; 1.85 и 2.5; 4.0 сут.); в первой – у младшего было два следа слева и справа, у старшего – один, а во второй – по одному следу на надклювьях у каждого.

К концу первой недели жизни птенцов их желточные мешки деградируют, уменьшаясь в размерах и изменяя форму и пропорции внешней части (рис. 6; 5). После 10-го дня жизни аптерия впереди и позади желточного мешка зарастает пухом второй генерации (вероятно, *mesoptyle praeplumulae*, поскольку расположена на каудальной части *arterium sternale*; Lukas in Baumel, 1979; Ильяшенко, 2005). То же происходит и вокруг рубца от желточного мешка.

Чтобы составить представление о динамике роста массы тела птенца и уменьшения с возрастом его желточного мешка, мы рассчитали площадь последнего на поверхности брюшка. Поскольку он имел форму укороченного овала, мы воспользовались формулой площади круга ($\pi \times r^2$).

Мешок измеряли крест на крест (D1 и D2), под углом в 90°, а его площадь рассчитывали так: π (пи) (3.14) \times $([D1+D2] / 4)^2$. Площадь желточного мешка птенцов в возрасте от 0.01 до 0.5 сут. колебалась от 55.4 до 283.4 мм², составив, в среднем – 112.4 \pm 7.1 мм² (n = 43), что примерно соответствует линейным размерам (D1 x D2) – 13.0 x 11.0 мм. Показатели площади поверхности желточного мешка до 7.5-дневного возраста птенцов представлены в табл. 9.


Таблица 9. Возраст птенцов серого журавля и площадь желточного мешка на их брюшках.

Table 9. Age and yolk sac area on the abdomens of Common Crane chicks.

Возраст, сут. Age, days		Площадь желточного мешка, мм ² /Yolk sac area, mm ²		
1: lim: 0.01 – 0.50		lim: 55.4 – 283.4		
n = 42	M = 0.14	M ±m = 113.12 ± 7.69***	Cv = 44.08	σ = 49.80
2: lim: 0.50 – 1.00		lim: 38.5 – 108.4		
n = 16	M = 0.75	*M ±m = 60.97 ± 4.80***	Cv = 31.49	σ = 19.21
3: lim: 1.00 – 2.00		lim: 19.6 – 98.5		
n = 36	M = 1.38	*M ±m = 48.65 ± 2.62***	Cv = 32.32	σ = 15.74
4: lim: 2.00 – 5.00		lim: 9.6 – 50.2		
n = 25	M = 3.12	M ±m = 29.55 ± 2.20***	Cv = 37.22	σ = 11.02
5: lim: 5.0 – 10.0		lim: 4.9 – 17.7		
n = 7 ¹	M = 6.37	² M ±m = 11.27 ± 1.68***	Cv = 39.22	σ = 4.43
Формула регрессии: Y = (полином 3-й степени) Regression formula: Y = (polynomial of the 3rd degree)		$-5e - 07x^3 + 0.0009x^2 - 0.4938 + 107.92;$ $R^2 = 0.9508$		

Примечания: ¹В этом возрастном интервале 8 из 15 осмотренных птенцов уже утратили желточный мешок и лишь у 7 ещё были его остатки. ²Сравнение средних: 1-2 – ***; 2-3 – *; 3-4 – ***; 4-5 – ***. Разница средних достоверна, при: * – β > 0.95; *** – β > 0.999.

Notes: ¹In this age range, 8 out of 15 examined chicks have already lost the yolk sac, and only 7 chicks still had its remains. ²Comparison of means: 1-2 - ***; 2-3 - *; 3-4 - ***; 4-5 - ***. The difference of means is significant, with: * - β > 0.95; *** - β > 0.999.

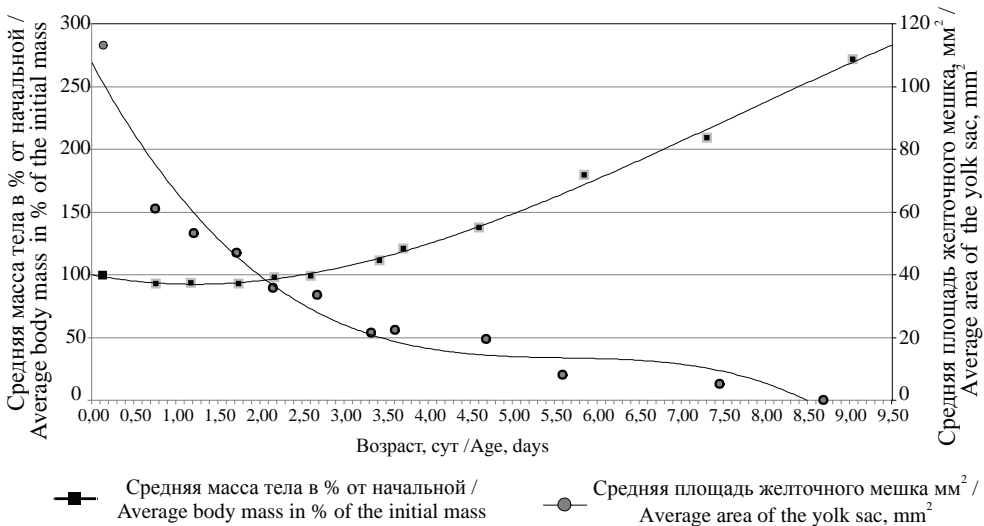

Рис. 7. Средняя масса тела в процентах от начальной и средняя площадь желточного мешка (мм²) у птенцов серого журавля (по табл. 9 и 10).

Fig. 7. The average body mass in % of the initial mass and the average area of the yolk sac (mm²) in Common Crane chicks (according to Tables 9 and 10).

При этом, у 8 из 15 птенцов (53.3 %) в возрасте от 5.0 до 10.0 сут. видимая на поверхности брюшка часть желточного мешка полностью резорбировалась, а у остальных 7 (46.7 %) птенцов – исчезала в возрасте около 7.0 сут. Динамику уменьшения внешней площади желточного мешка с возрастом можно описать полиномом 3-го порядка (табл. 9; рис. 7), либо гиперболической функцией: $y = a + bx + c / x$, а именно $y = 49.73 - 7.07x + 9.15 / x$ (где y – площадь желточного мешка, мм², а x – возраст птенца, сут.).

Изменение с возрастом массы тела в процентах от начальной представлено в табл. 10. Из неё видно, что до возраста 2 сут. масса тела уменьшалась, а между 2.0 и 2.5 сут. она достигала начальной и начинала увеличиваться. Изменение массы тела (в % от начальной) можно представить в виде полинома 3-го порядка (табл. 10).

Таблица 10. Возраст и масса тела (в процентах от начальной) птенцов серого журавля.

Tab. 10. Age and body mass (in % of the initial) of Common Crane chicks.

Возраст, сут Age, days		Масса тела, в % от начальной Body mass, in % of the initial		
1: lim: 0.01 – 0.50		lim: 89.2 – 109.35		
n = 43	M = 0.13	M ± m = 99.25 ± 0.66 *** ¹	Cv = 4.34	σ = 4.31
2: lim: 0.50 – 1.00		lim: 85.88 – 98.60		
n = 18	M = 0.76	M ± m = 92.81 ± 0.78 ***	Cv = 3.57	σ = 3.31
3: lim: 1.00 – 2.00		lim: 82.80 – 101.83		
n = 30	M = 1.33	M ± m = 92.85 ± 0.88 ***	Cv = 5.20	σ = 4.83
4: lim: 2.00 – 5.00		lim: 82.80 – 153.72		
n = 19	M = 2.94	M ± m = 108.06 ± 3.89 ***	Cv = 15.67	σ = 16.94
5. lim: 5.0 – 10.0		lim: 149.74 – 304.40		
n = 9	M = 7.21	M = 212.95 ± 14.57 ***	Cv = 20.52	σ = 43.71
Формула регрессии: Y =(полином 3-й степени) Regression formula: Y =(polynomial of the 3rd degree)		– 3e – 07x ³ + 0.0006x ² – 0.13x + 100.11; R ² = 0.9965		

Примечание. 1 Разница средних между 1-2, 3-4 и 4-5 достоверна для *** – $\beta > 0.999$.

Note. 1 The difference of means between 1-2, 3-4 and 4-5 is significant for *** – $\beta > 0.999$.

Рис. 7 показывает, что рост относительной массы тела выше начальной начинался в возрасте 2.1-2.2 сут., а пересечение результирующих площади желточного мешка и относительной массы тела происходило в возрасте около 2.1 сут, при площади (существенно деградировавшего) желточного мешка около 36 мм².

Различия между птенцами из одного гнезда и их поведение в первые дни жизни

При обнаружении гнезда, покинутого птенцами, их число можно установить по остаткам скорлупы яиц или по наличию в гнезде и поблизости (мягких) подскорлуповых оболочек. Значительные части скорлупы (известковая оболочка) на гнезде чаще



Рис. 8. Подскорлуповые оболочки, оставшиеся на гнезде после вылупления птенцов.

Fig. 8. Eggshell membranes remaining on the nest after hatching of chicks.

Осмотры и промеры птенцов в гнезде или поблизости от него в первую неделю их жизни позволяют различать старшего и младшего птенцов из одного гнезда. Почти при всех встречах в близких окрестностях гнезда, которое еще не оставила или недавно оставила семья, младший птенец был тяжелее старшего, а его желточный мешок был больше (Winter et al., 1999). Это связано со сходными объемами 1-го и 2-го яиц в кладке (Винтер, 2008) и тем, что в несколько первых суток жизни птенцы (еще не научившиеся схватывать предлагаемый взрослыми корм) теряют массу тела за счет расходования содержимого желточного мешка.



Рис. 9. Отёчность дистальной части плюсны и пальцев у птенца серого журавля, от вылупления до 12-часового возраста.

Fig. 9. Puffiness of the distal part of the tarsus and toes in Common Crane chick, from hatching up to 12 hours of life.

сохраняются только от второго яйца, либо представлены разноразмерными осколками (в первые 2-4 дня жизни птенцов взрослые регулярно кормят их ею), но подскорлуповые оболочки часто остаются на гнезде (рис. 8), либо в воде поблизости. Поэтому, при осмотре надо обращать внимание на участки дна у гнезда, пока вода вокруг не взмучена.

Примерно до 5-6-дневного возраста птенцов грубая имитация низкого «кrrr» (взрослого самца) и следующей за ним высокой трельки «ррриии» (издаваемой самкой) вызывала подход к гнезду (или наблюдателю поблизости) затаившихся неподалеку (но еще не обнаруженных им) пуховичков.

При вылуплении и через 2-4 час. после него птенец выглядит мокрым. Это определяется тем, что его пушины покрыты чехликами из слоя эпителиальных клеток (Нейфельдт, 1970; Смиренский, Ильяшенко, 2005). Помимо «слипшегося» пуха, желточный мешок такого птенца еще не втянут и расположен поперек оси тела (рис. 6; 2). После 4-х часов жизни вне скорлупы у большинства птенцов желточный мешок втягивался в брюшко, площадь его внешней поверхности уменьшалась до 95 мм² (около 12.0 x 10.0 мм) и он принимал продольное (вдоль оси тела) положение (рис. 6; 1, 3), а позже его размеры медленно сокращались.

Еще одна особенность недавно вылупившегося птенца – отёчность



Рис. 10. Птенец серого журавля в возрасте 4-6 час. (фото В. Мевеса).

Fig. 10. The 46 hours Common Crane chick (Photo: W. Mewes).



Рис. 11. Двухсуточный птенец серого журавля, затаившийся на воде у комля ольхи.

Fig. 11. Two-day chick of Common Crane, hiding in the water near the alder buttress.

вив в среднем – 124.25 ± 1.59 г. Рост абсолютной массы тела представлен в табл. 11, из которой видно, что между 6-8 сутками жизни средняя масса тела птенца удваивается, а к 13 сут. – утраивается. В возрасте 43 дней птенец был в 21.4 раза тяжелее свежеслупившегося.

А.Микулайнен показал, что с 30-дневного возраста становится возможным (по длине крыла и массе тела) различение самцов и самок (Miikkulainen, 1999). Сравнение результатов наших исследований и данных финских коллег возможно лишь поверхностно, для некоторых возрастов птенцов. Свежеслупившиеся южно-финские птенцы, вероятно, были чуть легче украинских (120.0 против 124.25 г), и различались начальной динамикой потери массы тела. В возрасте 1, 3, 6 и 9 дней масса финских

ног и пальцев. Последние обычно скрючены и птенец может поднимать тело, лишь опираясь на интертарзальный сустав («пятку»). При этом он нередко дрожит, с трудом удерживает вертикальное положение тела, а уставая, ложится грудью на гнездо. Отёчность ног и пальцев сохраняется примерно до его 10-12-часового возраста (рис. 9).

До начала вторых суток жизни птенца на разных участках его тела сохраняются «шелковисто»-белые роговые чехлики на пухе (рис. 10).

При этом, старший птенец значительно более подвижен, легко ходит, а увидев наблюдателя, спрыгивает в воду, отплывает в сторону и затаивается где-нибудь за комлем соседней ольхи (рис. 11), что отмечено уже на 2-3-и сутки его жизни.

В ситуации, когда кладка была промерена, но не взвешена, начальную массу тела птенцов этого гнезда можно установить по формуле ее зависимости от объема яйца ($y = -1.4076 + 0.6940x$, где x – объем яйца, см^3 , а y – масса птенца, г; Винтер, 2008).

Рост массы тела и плюсны птенцов

По 46 взвешиваниям масса свежеслупившегося птенца (в возрасте 0.01-0.5, в среднем – 0.14 сут.) колебалась от 94.0 до 152.5 г, состав



журавлят, составила соответственно 120, 110, 140 и 180 г, а украинских – 124.3; 150.7; 209.2 и 346.4 г. Из этого следует, что у первых потеря массы в первые дни жизни продолжалась дольше, чем у украинских, восстанавливавших начальную массу тела с начала 3-х суток жизни (124.5 г), а не примерно на 5-е. Поскольку, финских журавлят измеряли раз в 3 дня, эти различия, возможно не столь разительны. Тем не менее, и позднее украинские журавлята набирали массу тела быстрее. Так, в 18 дней финские журавлята весили, соответственно, 520 г (оба пола), в 45 дней – самки – 1950 г, а самцы – 2435 г, а украинские (пол неизвестен), в возрасте 16.3 сут. – 583.5 г, в 18.3 сут. – 670.2, а в 43 сут. – 2663.6 г. Однако, для украинских журавлят это единичные данные, а сколько птенцов этих возрастов взвешены в Финляндии – неизвестно.

А. Миккулайнен (Miikkulainen, 1999) показал, что в возрасте 90 дней масса тела молодых самок, в среднем, составила 3.92, а самцов 4.90 кг (разница средних – 0.98 кг). Средняя масса отловленных в сентябре в Окском биосферном заповеднике (Рязанская обл. России) молодых самок (n = 19) была 4.65 ± 0.14 кг, самцов (n = 11) – 5.19 ± 0.14 кг, а разница этих средних была выше первого порога вероятности ($\beta > 0.95$), но составила только 0.54 кг (рассчитано по Маркин, 2013; табл. 1.2).

Таблица 11. Масса тела и длина плюсны птенцов серого журавля.

Table 11. Body mass and tarsus length of Common Crane chicks.

W	n ($\Sigma=152$)	Средний возраст Mean age	Масса тела, г Body mass, g		W	n ($\Sigma=90$)	Средний возраст Mean age	Длина плюсны, мм Tarsus length, mm	
			Пределы, Limit	$M \pm m_x$				Пределы, Limit	$M \pm m_x$
0.01-0.5	46	0.14	94.0-152.5	124.3 ± 1.6	1	28	0.29	40.5-53.5	44.8 ± 0.7
0.5-1.0	18	0.76	94.0-131.0	118.0 ± 1.9	2	19	1.46	41.3-55.5	47.7 ± 0.9
1.0-2.0	35	1.39	102.8-181.4	121.1 ± 1.6	3	7	2.30	44.1-53.1	48.8 ± 1.4
2.0-3.0	13	2.33	107.4-142.6	124.5 ± 2.7	4-5	13	4.01	42.9-59.1	52.3 ± 1.2
3.0-4.0	12	3.47	117.6-193.4	150.8 ± 5.8	6-8	12	6.56	51.6-67.4	61.3 ± 1.4
4.0-5.0	5	4.54	129.1-181.4	161.4 ± 10.4	8-10	6	7.97	61.7-70.5	66.4 ± 1.4
5.0-6.0	6	5.59	156.8-271.6	209.2 ± 17.4		1	9.5	-	69.6
6.0-8.0	8	7.10	190.9-310.6	262.8 ± 13.0	10-15	1	12.7	-	75.8
8.0-10.0	3	8.69	301.9-426.7	346.4 ± 40.2		1	16.3	-	93.6
10.0-15.0	1	12.7	-	395.9	15-20	1	18.3	-	102.7
	1	13.0	-	372.7	20-45	1	43.0	-	270.0
	1	16.3	-	583.5	-	-	-	-	-
15.0-20.0	1	18.3	-	670.2	-	-	-	-	-
	1	38.7	-	1810.7	-	-	-	-	-
20.0-45.0	1	43.0	-	2663.6	-	-	-	-	-
Формула регрессии: (полином 3-й степени) Regression formula: (polynomial of the 3rd degree)	$Y = -1e - 05x^3 + 0.0126x^2 + 1.0051x + 109.74;$ где Y – масса тела (г), x – возраст птенца (сут.); $R^2 = 0.996$ Y – body mass (g), x – chick's age (days); $R^2 = 0.996$				Формула регрессии: (полином 3-й степени) Regression formula: (polynomial of the 3rd degree)		$Y = 7e - 07x^3 + 0.0004x^2 + 0.2151x + 44.122;$ где Y – длина плюсны (мм), x – возраст птенца (сут.); $R^2 = 0.999$ Y – tarsus length (mm), x – chick's age (days); $R^2 = 0.999$		

Примечания: W – возрастные границы, сут; n – выборка.

Notes: W – Age boundaries, days; n – sample.

Рост массы тела и плюсны представлен в табл. 11 и на рис. 12. Как видно из них, удвоение длины плюсны произошло к 16-му дню жизни птенцов, а к 43 дню она увеличилась в 6 раз. Масса тела и длина плюсны росли с высокой корреляцией друг с другом (коэффициент корреляции, $r > 0.99!$). У 23-24-дневных птенцов линии регрессий этих параметров пересекаются (рис. 12), а их формулы (полиномы 3-го порядка) даны в табл. 11.

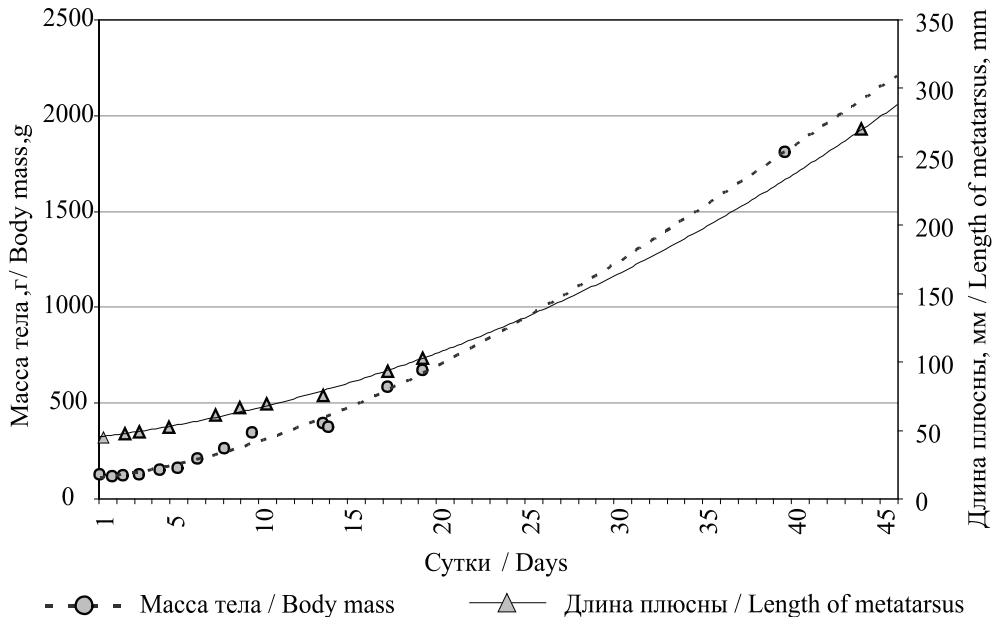


Рис. 12. Масса тела и длина плюсны птенцов серого журавля (по табл. 11).

Fig. 12. Body mass and metatarsus length of Common Crane chicks (according to table 11).

Об онтогенезе нарядов серого журавля

Эмбриональный и следующие наряды серого журавля детально описаны (Кашенцева, Цветкова, 1995; Кашенцева, 1998) по терминологии А. М. Лукаса и П. Д. Штеттенхайма (Lukas, Stettenheim, 1972; Lukas in Baumel, 1979) для птерилий и аптерий, а для нарядов, структуры пуха и перьев – И. А. Нейфельдт (1970) и Л. В. Фирсовой (1975), с важными дополнениями С. М. Смиренского и В. Ю. Ильяшенко (2005) и особенно последнего (Ильяшенко, 2005).

Известно, что рисунок окраски пухового наряда птенца серого журавля – это топографическая схема птерилий и аптерий (Кашенцева, Цветкова, 1995; Кашенцева, 1998). А С. М. Смиренский и В. Ю. Ильяшенко (2005) для даурского журавля и В. Ю. Ильяшенко (2005) – по 7 видам журавлей детально охарактеризовали сложнейшее временное и пространственное «переплетение и взаимоналожение» пуховых и перьевых структур в нарядах журавлей, поэтому мы обратим внимание лишь на некоторые детали птерилозиса и хронологии смены нарядов в онтогенезе.



Как у даурского (Смиренский, Ильяшенко, 2005; наши данные), японского, канадского журавлей и красавки (наши данные), у пуховичков серого журавля на верхней поверхности крыла в области сочленения плечевой и локтевой костей, на локтевой аптерии (*Aptorium cubitale*) представлен кожистый мозоль, почти лишённый эмбрионального пуха.

На основании работы А. М. Лукаса и П. Р. Штеттенхайма (Lukas, Stettenheim, 1972) верхняя поверхность кисти пухового птенца названа Т. А. Кашенцевой (1998) – «птерилией дорзальной поверхности кисти», а В. Ю. Ильяшенко (2005) – «кроющими первостепенных маховых» (*Tectrices primariae dorsales*), по вырастающим там позже ювенильным и дефинитивным перьям. На этом участке крыла у пуховых птенцов серого журавля до вылупления, при вылуплении и через сутки после него (см. выше) на почти голой кисти существуют лишь 4 ряда эмбрионального пуха (*neoptyle plumulae*; рис. 13):

1) полный ряд по всей передней (краниальной) кромке кисти (на месте будущих краевых=маргинальных кроющих перьев, *Tectrices marginales manuales*) из плотно расположенных длинных пушин;

2) неполный ряд от дистального конца до середины длины кисти, параллельно её передней (краниальной) кромке, из более коротких пушин;

3) неполный ряд вдоль середины ширины кисти, от её дистального конца до уровня конца коготка первого рудиментарного пальца (2/3 длины кисти), из реже расположенных и самых коротких пушин; этот ряд может быть предшественником малых, средних или больших кроющих ПМ (*Tectrices primariae dorsales minores*, *T. p. d. medianae*, *T. p. d. majores*), но для уточнения этого необходимы новые наблюдения;

4) полный ряд по задней (каудальной) кромке кисти из плотно расположенных длинных пушин, на месте будущих ВБКПМ или ПМ (*Tectrices primariae dorsales majores*; *Remiges primarii*).

Итак, кисть птенцов сверху выглядит опушенной одним-двумя рядами плотно расположенных пушин по периметру, и одним – посредине, с голой кожей между этими «тремя рядами» (рис. 13). Эти голые участки (формирующиеся вместе с пуховыми структурами на поздних стадиях эмбриогенеза; Шульпин, 1940; Starck, 1989), в соответствии с птериозисом взрослых птиц, можно представить, как эмбриональное состояние аптерий (*Aptorium manuale embryonale*) и птерилий верха кисти (Lukas in Baumei, 1979; Кашенцева, 1988), которое после 10-14 дней жизни птенца, с ростом мезоптильного пуха (*mesoptyle plumae*) I и II типа (Фирсова, 1975; Ильяшенко, 2005) существенно изменяется. А у взрослых серых журавлей эта аптерия занимает лишь дорзально-каудальную поверхность кисти, узкой полосой простираясь от локтевого сустава к концу кисти (Кашенцева, 1988, с. 122, рис. 1), но не занимает её большую часть (рис. 13). Интересно, что у взрослых виргинских филинов (*Bubo virginianus*) и домашней курицы (*Gallus gallus*) эта аптерия сливается с аптерией крылышка (*Aptorium alulare*), но они занимают меньшую площадь и смещены к передней (краниальной) кромке кисти (рис. 14; Lukas, Stettenheim, 1972; Кашенцева, 1988).

Итак, в отличие от динамики пуховых птерилий у «птенцовых птиц», у которых следующая ювенильная (перьевая) генерация нередко «выталкивает» эмбриональные пушины (Ильяшенко, 2015), у журавлей оказалось затруднительно определить, какие генерации пуховых или перьевых структур на верхней поверхности кисти последуют за эмбриональными.

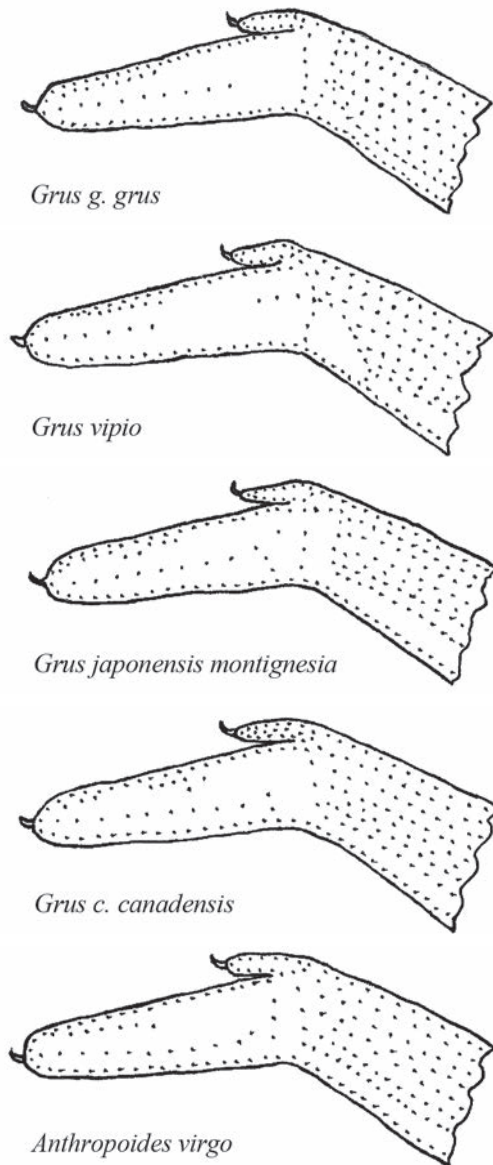


Рис. 13. Птерилография кисти пуховых птенцов рр. *Grus* и *Anthropoides*: точки – места локализации эмбриональных пушин.

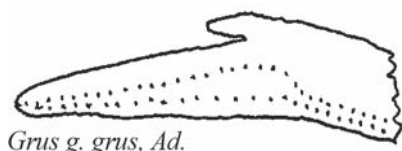
Fig. 13. Pterylography of the downy chick wrist of genera *Grus* and *Anthropoides*: points – localization of embryonic down.

При сходной птерилографии (рис. 13), длина пушин верха кисти у пуховичков 5 видов журавлей представлена в табл. 12. Как видно из неё, у представителей рода *Grus* относительно самые длинные пушины оказались у самого мелкого канадского журавля, что вероятно связано с низкими температурами в его ареале размножения¹. А у пуховичков красавки, при большом сходстве птерилографии с серым журавлем, пух был самым коротким. Тем не менее, из-за укороченности пушин второго и третьего рядов, а также тёмного фона кожи, верх кисти красавки казался еще более голым, чем у пуховичков р. *Grus*. Такая общность вынуждает описать эту аптерию у пуховичков журавлей.

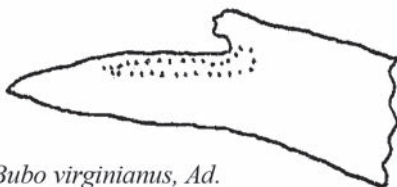
Заметим, что из-за подвижности кожи вокруг оси скелета кисти, второй («2» от краниальной кромки кисти), неполный ряд пушин у некоторых птенцов обнаружен не сразу, а лишь после повторных просмотров препарата (70% раствор этилового спирта).

Сравнение птерилографии верха кисти птенцов 5 видов журавлей (рис. 13) показывает, что наиболее изменчивы второй и третий ряды. Так, форма и положение ряда «2» были очень сходными у серого, даурского журавлей и красавки. У японского этот ряд посередине образовывал выступ внутрь кисти, а у канадского он был длиннее, но «разорван» на 2 части: дистальную и

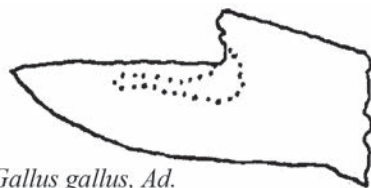
¹ Более густое и представленное более толстым слоем перьев оперение взрослых канадских журавлей Чукотки бросилось в глаза уже при первых наблюдениях в природе (Винтер, 2002; 2005).



Grus g. grus, Ad.



Bubo virginianus, Ad.



Gallus gallus, Ad.

Рис. 14. Локализация кистевой аптерии (*Apterium manuale*) и слившихся с ней аптерий крылышка (*Apterium alulare*) у взрослых серого журавля (Кашенцева, 1988), виргинского филина и домашней курицы (Lukas, Stettenheim, 1972).

Fig. 14. Localization of the carpal embryonic apteria (*Apterium manuale*) and merged with it upper alular apteria (*Apterium alulare*) in adults Common Crane (Kashentseva, 1988), Great Horned Owl – *Bubo virginianus* and Chicken – *Gallus gallus domesticus* (Lukas, Stettenheim, 1972).

проксимальную. Ряд «3» был очень сходным у японского, канадского журавлей и красавки, несколько короче у серого и разделённым у даурского журавля. Очертания дефинитивной (серый журавль) и эмбриональной (у птенцов 5 видов) аптерий верха кисти дано на рис. 15.

Т. А. Кашенцева пишет: «по истечении, в среднем 8-14 дней мезоптильный пух начинает вытесняться ювенильными контурными перьями», а из её таблицы постэмбриональной линьки серого журавля (Кашенцева, 1998; рис. 15) следует, что пеньки растущих ПМ, их больших верхних кроющих и ВМ появляются над поверхностью кожи между 12-14-м днями возраста птенца. Заметим, что в питомнике Окского заповедника создана смесь среднеширотных (из ОГЗ) и северных (Нижнее и Среднее Приобье) серых журавлей, которые существенно меньше украинских и росли в искусственных условиях, поэтому это сравнение затруднено. В возрасте 8-19-ти дней мы промерили 12 птенцов из 7 гнёзд. При этом, появление ПМ, ВБКПМ, ВБКВМ и ВМ над поверхностью кожи отмечено лишь у самого старшего птенца (этой серии) в возрасте 18.3 сут. (массой 670.2 г). У младшего птенца из той же семьи в возрасте 16.3 сут. (массой – 583.5 г) и остальных 10 птенцов серии пеньки ювенильных перьев на этих птерилиях не отмечены.

Возможности дискуссии

Сравнение с известными данными (Heinroth, Heinroth, 1928; Archibald, Viess, 1979; Schuster, 1984; Prange et al., 1989; Miikkulainen,

1999) затруднительно, поскольку они касаются массы тела птенцов в неволе, а в последней работе – массы тела и длины крыла в природе.

Изменение массы тела в онтогенезе многих птиц традиционно описывают прямой логистической функцией (Плохинский, 1970). Поскольку, наши данные не охватывают весь период онтогенеза птенцов, от вылупления до подъёма на крыло (63-65-й дни жизни; Winter, 2003) и позднее, сравнение их с развитием птенцов в неволе невозможно. Длину крыла мы не измеряли, поэтому невозможно сравнение и с данными А.Микулайнена (Miikkulainen, 1999).

Таблица 12. Длина пушин (мм) эмбрионального наряда на верхней (дорзальной) поверхности кисти у пуховичков некоторых видов журавлей (расположение рядов пуха дано по рис. 13).

Table 12. The down length (mm) of the embryonic plumage on the upper (dorsal) side of wing tip in some downy chicks of the crane species (the arrangement of the rows of down according to Fig. 13).

Вид, подви́д Species, subspecies	1	2	3	4
<i>Grus g. grus</i>	10-12	6-9	9-11	13-15
<i>G. vipio</i>	8-12	7-11	5-7	11-13
<i>G. japonensis montignesia</i>	11-15	9-11	6-9	13-15
<i>G. c. canadensis</i>	11-13	11-13	9-11	14-16
<i>Anthropoides virgo</i>	6-10	3-5	5-6	9-11

Примечания. 1 – Передняя (краниальная) кромка кисти. 2 – Второй от передней кромки (укороченный) ряд. 3 – Третий от передней кромки ряд. 4 – Задняя (каудальная) кромка кисти.

Notes. 1 – Anterior (cranial) edge of the wing tip. 2 – The second (shortened) row from the anterior edge. 3 – The third row from the anterior edge. 4 – Rear (caudal) edge of the wing tip.

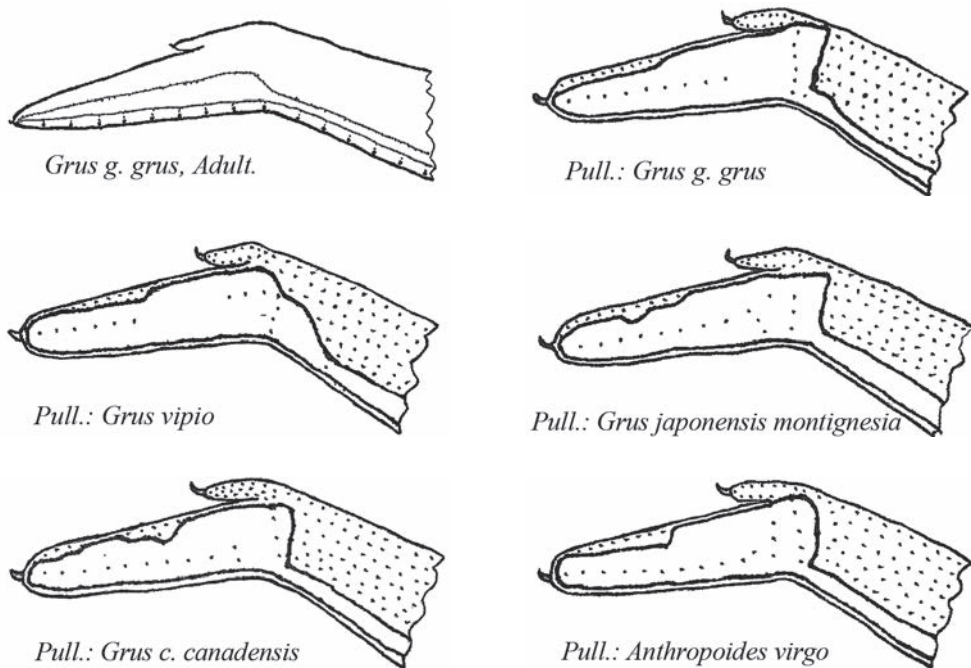


Рис. 15. Границы кистевой эмбриональной аптерии (*Apterium manuale embryonale*) у птенцов 5 видов журавлей (*Grus g. grus*, Adult. – по Кауенцева, 1988).

Fig. 15. Borders of carpal embryonic apteria (*Apterium manuale embryonale*) in chicks of 5 crane species (*Grus g. grus*, Adult. – by Kashentseva, 1988)



Контролировавшиеся нами параметры, а именно окраска радужной оболочки глаза, зрачка, век, клюва, «птенцового зуба» и начальной морфологии клюва (несрастание подклювья у пуховичков), окраска ног, пальцев и когтей на них, окраска и морфология коготков на крыльях, желточный мешок и его изменения (форма аптерии рядом с ним), связь массы тела и длины плюсны, массы тела и площади желточного мешка, длины 3-го пальца ноги и его когтя, и птерилогрфия верха кисти пока не представлены в литературе. Их обсуждение возможно с появлением новых данных об этих особенностях внешности птенцов.

В недавней статье В.Мевес (Mewes, 2018) привёл данные о (реальной и расчётной) массе свежих яиц и вылупившихся из них птенцов ($n = 60$). Масса птенцов рассчитана, исходя из допущения: поскольку птенец «ещё в гнезде или поблизости», то он «младший» (однако, известно, что его возраст нередко больше суток! А вероятность обнаружения каждого птенца равна 50%) (Winter et al., 1999; Winter, 2003; Винтер, 2008). Еще К.-Х.Моль (Moll, 1963), 4 дня наблюдавший вылупление, писал: семья покинула гнездо, когда младшему птенцу было около одних, а старшему – трёх суток. Мы наблюдали оставление семьёй гнезда, когда возраст птенцов составлял 2 и 4 сут. (Винтер и др., 2019). Прежде показано, что интервал в вылуплении первого и второго птенцов одного гнезда (по 26 гнёздам) составил 36.1 ± 3.0 час (1.50 ± 0.13 сут.; Винтер, 2008).

Промеряя птенцов, мы отмечали дистанцию между местом их обнаружения и гнездом. Это позволило установить, в каком возрасте птенцы оставляют гнездо. Мы сравнили возраст половины самых старших птенцов на гнезде и половины самых младших, находившихся в 10 – 50 м от него. Оказалось, что старший птенец ($n = 40$) покидал гнездо в возрасте 0.75 – 3.60 сут (18.0 – 86.4 час), в среднем – 1.46 ± 0.08 сут (35.0 ± 2.0 час), а младший ($n = 24$) – 0.21 – 1.25 сут (5.0 – 30.0 час), в среднем – 0.68 ± 0.07 сут (16.4 ± 1.7 час). Разница средних возрастов первого и второго птенцов достоверна для высшего порога вероятности (по Стьюденту, $v = 62$; $Td = 7.34$; $\beta > 0.999$; Winter, 2003).

Ранее (по 39 промерам 15 птенцов) было показано, что масса тела птенцов снижается до возраста 50-52 часов, а позже увеличивается, причём быстрее, чем в журавлиных питомниках (Archibald, Viess, 1979; Winter et al., 1999). При этом снижение массы тела в первые два дня жизни происходит у всех птенцов. Масса 23 свежевылупившихся птенцов (из 20 гнёзд) составила 74.56 ± 0.57 % от массы яйца за сутки до вылупления (Winter, 2003; Винтер, 2008).

По наблюдениям из скрадка в мае 1989 г., взрослые кормили птенцов на гнезде насекомыми и скорлупой яиц (Винтер и др., 2017; 2019).

Как согласуются данные табл. 1 из работы В.Мевеса (Mewes, 2018) с предложенным нами прежде? (Винтер, 2008). Мы рассчитали средние для важных параметров (табл. 13).

Приведенные В.Мевесом данные о массе свежего яйца отличаются от рассчитанных по нашему алгоритму на уровне стандартной ошибки: $Y = 13.989 + 1.0035 x$ (где Y – масса яйца, г; x – его объём, $см^3$). Однако средняя удельная масса «свежих» яиц немецкой выборки достоверно меньше украинской (1.0735 ± 0.0010 против 1.0890 ± 0.0024 г/ $см^3$; $Td = 5.96$; $\beta > 0.999$). Прежде для первой недели насиживания было рассчитано уравнение прямолинейной регрессии удельной массы яиц (табл. 12; Винтер, 2008): $Y = 1.0889 - 0.00797 x$ (x – день насиживания), из чего следует, что яйца с удельной массой 1.0735 г/ $см^3$ имели среднюю насыщенность двое суток.

Таблица 13. Отношения массы тела свежевывлупившихся птенцов и расчётных масс свежих яиц серого журавля ($n = 60$) в районе «Гольдберг» в 2005-2018 гг.

Table 13. The ratio of the body mass of newly hatched Common Crane chicks to the calculated mass of fresh eggs ($n=60$) in the study area of „Goldberg“ in 2005-2018.

Биометрические показатели Biometrical Data	Параметры яйца Egg parameters				Масса свежевывлупившегося птенца Hatch mass of crane chickens		
	Объем* яйца, см ³ Volume* of eggs, cm ³	Масса, г / Weight, g		Удельная масса, г/см ³ Specific mass, g/cm ³	Реальная ^М Real mass ^М	Расчётная (наша) ^{***} Calculated mass (our data) ^{***}	Разница реальных ^М и расчётных дт Difference between real ^М and calculated data
		Реальная и расчётная масса ^М Real and calculated mass ^М	Расчётная наша ^{**} Our calculated mass ^{**}				
Пределы признака, Limit	139.5 – 243.5	150 – 262	153.9 – 258.3	1.0456 – 1.0937	84 – 145	95.4 – 167.6	– 3.7 – +25.6
Средняя, Mean $M \pm m_x$	183.27 ± 2.37	197.02 \pm 2.55	197.90 \pm 2.38	1.0735 \pm 0.0010	¹⁰ 117.3 \pm 1.54	¹⁰ 125.78 \pm 1.64	¹¹ d = 8.48 г T _d = 3.77 $\beta > 0.999$
Коэффициент вариации, Coefficient of variation, Cv, %	10.01	10.01	9.30	0.73	10.14	10.13	

Примечания. * – $V = 0.51 LB^2$; ^М – Mewes, 2018; ** – $Y = 13.989 + 1.0035x$; *** – $Y = -1.4076 + 0.69399x$; 10 – Разница достоверна для $\beta > 0.999$; 11 – d – разность средних; T_d – достоверность различий; β – порог вероятности различий.

Notes. * – $V = 0.51 LB^2$; ^М – Mewes, 2018; ** – $Y = 13.989 + 1.0035x$; *** – $Y = -1.4076 + 0.69399x$; 10 – Difference is significant for $\beta > 0.999$; 11 – d - difference between means; T_d - significance of the difference; β – probability level of differences.

Размеры желточного мешка птенца – индикатор его возраста до 7 сут. (Winter et al., 1999; эта работа). Именно они позволяют оценить возраст птенца у гнезда (табл. 9 и 10, рис. 7). Прежде, при контроле размеров желточного мешка птенцов, был предложен алгоритм, связывающий неизменный объём яйца и массу вылупившегося из него птенца ($Y = -1.4076 + 0.69399x$, где Y – масса, г, а x – объём яйца, см³; Винтер, 2008).

Вероятно, из-за того, что такие соотношения не учитывались, масса свежевывлупившихся 60 птенцов была, в среднем, на 8.48 г ниже рассчитанной по нашим формулам (по 59 птенцам из 37 гнёзд; табл. 13), а реальная и расчётная средние различались на верхнем пороге вероятности ($\beta > 0.999$). Разница средних масс немецких и украинских птенцов серого журавля (117.3 ± 1.54 и 124.25 ± 1.59 г) была достоверна для второго порога вероятности (T_d = 3.14; $\beta > 0.99$). Сравнение данных табл. 1 (Mewes, 2018) и табл. 11 (настоящая статья) позволяет предположить, что возраст немецких птенцов составлял около 0.5-1.0 сут. (12-24 час.). Рассчитанная нами масса немецких и реальная украинских птенцов различались на величину стандартной ошибки средних (125.78 ± 1.64 г и 124.25 ± 1.59 г; d = 1.53 г).



Благодарности

Авторы искренне благодарны А. А. Шевцову и Ю. А. Андриющенко за участие в полевых работах, В. Мевесу – за любезно предоставленные новую статью (Mewes, 2018) и фото птенца в возрасте нескольких часов, В. Ю. Ильяшенко и Т. А. Кашенцевой – за критические замечания к работе, а А. Б. Поповкиной – за перевод резюме на английский язык.

Литература

- Винтер С. В. Структура популяции, население, гнезда, кладки и фенология размножения канадского журавля на Северо-Западной Чукотке. // Журавли Евразии (распределение, численность, биология). – М., 2002. – Вып. 1. – С. 191-215.
- Винтер С. В. Исправления и добавления к статье «Структура популяции, население, гнезда, кладки и фенология размножения канадского журавля на Северо-Западной Чукотке. // Журавли Евразии. – М., 2005. – Вып. 2. – С. 30-31.
- Винтер С. В. Масса яиц серого журавля и ее использование в изучении экологии вида // Журавли Евразии. – М., 2008. – Вып. 3. – С. 20-50.
- Винтер С. В., Горлов П. И., Шевцов А. А. Фенология социальных групп серого журавля (*Grus grus*) на юге ареала в Украине // Беркут. – 2017. – Т. 26, вып. 2. – С. 125-148.
- Винтер С. В., Маркин Ю. М., Кашенцева Т. А. О некоторых фенотипических особенностях серого журавля, *Grus grus* // Русск. орнитол. журн. – Л., 2016. – Т. 25, Экспресс-выпуск 1241. – С. 269-299.
- Гуртовой Н. Н., Дзержинский Ф. Я. Практическая зоотомия позвоночных. Птицы. Млекопитающие. – М. 1992. – 414 с.
- Ильяшенко В. Ю. Перьевые покровы птенцов журавлей // Журавли Евразии. Биология, охрана, разведение. – М., 2005. – Вып. 2. – С. 32-40.
- Кашенцева Т. А. Птерилография журавлей. – Журавли Палеарктики. – Владивосток, 1988. – С. 120-131.
- Кашенцева Т. А. Морфология и формирование ювенильного наряда журавлей. – Научные основы охраны и рационального использования птиц. – Рязань, – 1995. – С. 282-294.
- Кашенцева Т. А. Структура и смена оперения у журавлей. – Дисс. канд. биол. наук, – М., 1998. – 159 с.
- Кашенцева Т. А., Цветкова И. С. Эмбриональный наряд журавлей. – Научные основы охраны и рационального использования птиц. – Рязань, 1995. – С. 271-281.
- Нейфельдт И. А. Пуховые птенцы некоторых азиатских птиц. – Орнитологический сборник. К 100-летию со дня рождения академика П. П. Сушкина. – Л., 1970. – С. 111-181.
- Плохинский Н. А. Биометрия. 2-е изд. – М., 1970. – 367 с.
- Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных. – М. 1992. – Т.1. – 357 с.
- Смиринский С. М., Ильяшенко В. Ю. Структура возрастных нарядов даурского журавля // Журавли Евразии. Биология, охрана, разведение. – М., 2005. – Вып. 2. – С. 74-82.

- Фирсова Л. В. Возрастные изменения перьевых структур у неворобьиных птиц. – Орнитологические исследования на Дальнем Востоке. – Владивосток, 1975. – С. 26-39.
- Шульпин Л. М. Орнитология. (Строение, жизнь и классификация птиц). – Л., 1940. – 555 с.
- Archibald G. W., Viess D. L. Captive propagation at the International Crane Foundation. – Proc. 1978 Crane Workshop. – Rockport. TX. Ft. Collins, Colorado, 1979. – P. 51-74.
- Blahy, B. Das Lächeln des Kranichs. Ein Tagebuch. – Berlin. NEUNPLUS 1. 2004. – 129 p.
- Heinroth O., Heinroth M. Graukranich, *Grus grus*. – Die Vögel Mitteleuropas. – Leipzig, Jena, Berlin, 1928. Bd.3. – P. 87-114.
- Köhler W., Schachtel G., Voleske P. Biostatistik. Einführung in die Biometrie für Biologen und Agrarwissenschaftler. 2-te Auflage. – Berlin: Heidelberg, 1996. – 285 p.
- Lukas A. M. Anatomia topographica externa. – Nomina anatomica avium. An annotated anatomical dictionary of birds (eds J. J. Baumel). – London – San Francisco, 1979. – P. 7-51. (637 p.)
- Lukas A. M., Stettenheim P. R. Avian Anatomy – Integument. – Agric. Handbook. 362. – Washington, 1972. - I. – 340p.
- Meine C., Archibald G.W. (Eds) The Cranes: Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN. – Gland, Switzerland, and Cambridge, U.K., 1996. – 282 p.
- Mewes W. Die Schlupfmasse von Kranichküken *Grus grus* im Untersuchungsgebiet „Goldberg“ von 2005 bis 2018 // Ornithologischer Rundbrief für Mecklenburg-Vorpommern, 2018. B. 49, H. 1-2: 21-26.
- Miikkulainen A. Field identification of sex and age of crane chicks. – Proceedings 3. Europäische Kranichtagung 1996 and aktuelle Beiträge. – Halle-Wittenberg, 1999. – P. 73-76.
- Moll K.H. Kranichbeobachtungen aus dem Müritzgebiet // Beitr. Vogelk. – 1963, 8: 221-253; 368-388; 412-439.
- Prange H. (ed.), Alonso J.A., Alonso J.C. et al. Der Graue Kranich. – Die Neue Brehm-Bücherei. 229. – Wittenberg-Lutherstadt, 1989. – 272p.
- Prange G. (ed.) et al. Die Welt der Kraniche. Leben – Umfeld – Schutz. Verbreitung aller 15 Arten. – Halle-Wittenberg, 2016. – 895 p.
- Schuster A. Handaufzucht und Entwicklung von Kranichen // Gef. Welt. – 1984. – 108. – P. 128-131.
- Starck J. M. Zeitmuster der Ontogenesen bei nestflüchtenden und nesthockenden Vögeln // Cour. Forsch. Inst. Senckenberg, 1989. – 114. – 319p.
- Winter S.V. Zur Fortpflanzungsstrategie des Graukranichs *Grus grus* in der Ukraine. – Proc. 4th European Crane Workshop 2000 (ed. A.Salvi). – France, 2003. – P.32-42.
- Winter S.V., Gorlov P. I., Andryushchenko Y.A. Neues aus der Forschung an paläarktischen Kranichen // Vogelwelt. – 1999. – 120. – P. 367-375.

References

- Alonso, J. A., & Alonso, J. C. (1989). *Der Graue Kranich: Die Neue Brehm-Bücherei*. (H. Prange, Ed.). Wittenberg-Lutherstadt [in German].



- Archibald, G. W., & Viess, D. L. (1979). Captive propagation at the International Crane Foundation. In *1978 Crane Workshop* (pp. 51–74). Colorado: Rockport. TX. Ft. Collins. [in English].
- Blahy, B. (2004). *Das Lächeln des Kranichs. Ein Tagebuch*. Berlin: NEUNPLUS 1 [in German].
- Firsova, L.V. (1975). *Age-related changes in feather structures of non-passerine birds*. Ornithological research in the Far East. Vladivostok [in Russian].
- Gurtovoy, N.N., & Dzerzhinsky, F.Ya.(1992). *Practical zootomy of vertebrate. Birds. Mammals*. Moscow [in Russian].
- Heinroth, O., & Heinroth, M. (1928). *Graukranich, Grus grus*. Die Vögel Mitteleuropas (Bd. 3). Leiptig-Jena-Berlin [in German].
- Ilyashenko, V. Yu. (2005). Feathers of nestlings of cranes. *Cranes of Eurasia. Biology, conservation, propagation*, (2), 32-40 [in Russian].
- Kashentseva, T.A. (1998). *Structure and change of plumage in Cranes*. Candidate of Biology Sciences Dissertation. Moscow [in Russian].
- Kashentseva, T. A. (1988). *Pterylography of Cranes. Palearctic Cranes*. Vladivostok. [in Russian].
- Kashentseva, T.A. (1995). *Morphology and formation of juvenile plumage of Cranes*. Scientific basis for the protection and rational use of birds. Ryazan [in Russian].
- Kashentseva, T.A., & Tsvetkova, I.S. (1995). *Fetal plumage of Cranes*. Scientific basis for the protection and rational use of birds. Ryazan [in Russian].
- Köhler, W., Schachtel, G., & Voleske, P. (1996). *Biostatistik. Einführung in die Biometrie für Biologen und Agrarwissenschaftler* (2-te Auflage). Berlin-Heidelberg [in German].
- Lukas, A.M. (1979). Anatomia topographica externa. Nomina anatomica avium. J.J. Baumel (Ed.), *An annotated anatomical dictionary of birds*. London - San Francisco [in English].
- Lukas, A.M., & Stettenheim, P.R. (1972). *Avian Anatomy – Integument. - Agric*. Washington [in English].
- Meine, C., & Archibald, G.W. (Eds) (1996). *The Cranes: Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN*. Gland- Switzerland-Cambridge [in English].
- Mewes, W. (2018). Die Schlupfmasse von Kranichküken *Grus grus* im Untersuchungsgebiet „Goldberg“ von 2005 bis 2018. *Ornithologischer Rundbrief für Mecklenburg-Vorpommern*, 49 (1-2), 21-26 [in German].
- Miikkulainen, A. (1999). Field identification of sex and age of crane chicks. In *Proceedings 3. Europäische Kranichtagung 1996 and aktuelle Beiträge* (pp. 73-76). Halle-Wittenberg [in English].
- Moll, K.H. (1963). Kranichbeobachtungen aus dem Müritzgebiet. *Beitr. Vogelk.*, (8), 221-253, 368-388, 412-439 [in German].
- Neufeldt, I.A. (1970). Downy chicks of some Asian birds. *Ornithological Transactions for the 100th anniversary of the birth of academic P.P. Sushkin*, 111-181 [in Russian].
- Plokhinsky, N.A. (1970). *Biometrics* (2nd ed). Moscow [in Russian].
- Prange, G. (Ed.). (2016). *Die Welt der Kraniche. Leben – Umfeld – Schutz. Verbreitung aller 15 Arten*. Halle-Wittenberg [in German].
- Romer, A., & Parsons, T. (1992). *Anatomy of Vertebrates* (Vol. 1). Moscow [in Russian].
- Schuster, A. (1984). Handaufzucht und Entwicklung von Kranichen. *Gef. Welt*, (108), 128-131 [in German].

- Shulpin, L. M. (1940). *Ornithology*. (Structure, life and classification of birds). Leningrad [in Russian].
- Smirensky, S. M., & Ilyashenko, V. Yu. (2005). The structure of age plumage of White-naped Crane. *Cranes of Eurasia. Biology, conservation, propagation*, (2), 74-82 [in Russian].
- Starck, J. M. (1989). Zeitmuster der Ontogenesen bei nestflüchtenden und nesthockenden Vögeln. *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg*, (114), 319 [in German].
- Winter, S. V. (2003). Zur Fortpflanzungsstrategie des Graukranichs *Grus grus* in der Ukraine. In A. Salvi (Ed.), *Proc. 4th European Crane Workshop 2000* (pp. 32–42). France [in German].
- Winter, S. V. (2002). The structure of Sandhill Crane population, nests, egg laying and phenology of breeding in North-Western Chukotka. *Cranes of Eurasia (distribution, number; biology)*, (1), 191-215 [in Russian].
- Winter, S. V. (2005). Corrections and additions to the article «The structure of Sandhill Crane population, nests, egg laying and phenology of breeding in North-Western Chukotka». *Cranes of Eurasia*, (2), 30-31 [in Russian].
- Winter, S. V. (2008). Egg weight and its use for studying the ecology of Common Crane. *Cranes of Eurasia (biology, distribution, migration)*, (3), 20-50 [in Russian].
- Winter, S. V., Gorlov, P. I., & Andryushchenko, Y. A. (1999). Neues aus der Forschung an paläarktischen Kranichen. *Die Vogelwelt*, (120), 367-375 [in German].
- Winter, S. V., Gorlov, P. I., & Shevtsov, A. A. (2017). Phenology of social groups of Common Crane (*Grus grus*) in southern part of the breeding range in Ukraine. *Berkut*, 26 (2) 125-148 [in Russian].
- Winter, S. V., Markin, Yu. M., & Kashentseva, T. A. (2016). On some phenotypic features of Common Crane, *Grus grus*. *The Russian journal of ornithology*, 25 (1241), 269-299 [in Russian].