

<https://doi.org/10.30766/2072-9081.2021.22.2.264-277>

УДК 636.52/.58:57.032

Возрастные изменения в гистоструктуре костей конечностей домашних кур

© 2021. Н. С. Суханова ✉

ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б. М. Житкова», г. Киров, Российская Федерация

Для оценки возможности применения костной ткани птиц в качестве регистрирующей структуры проведено измерение гистоморфологических показателей костной ткани кур кросса ломан браун из Кировской области (9 самок и 1 самец) возрастом от 1 месяца до 7,5 лет. Сравнение поперечных сечений плечевой и бедренной костей, фаланги пальца и тибиятарзуса у 6-летней особи выявило, что тибиятарзус наименее подвержен резорбции. Для дальнейших исследований у 7 особей эта кость была разделена на 3 участка (T1, T2 и T3), для каждого из которых проведено описание и измерение микроструктуры поперечных срезов. Выявлено, что процесс резорбции периоста начинается в 2,5 года с появления первичных остеонов. После 3,5 лет они проникают во все слои периоста, располагаясь цепочками между линий склеивания. В 4,5 года на их месте появляются вторичные остеоны, а на пересечении гаверсовых и фолькмановских каналов образуются участки резорбции. В 5,5 лет исчезает медуллярная кость из полости кости, на месте участков резорбции появляются округлые пустоты, по краям заполняемые центрипетальным отложением новой костной ткани. В 6-7-летнем возрасте происходит перерождение костной ткани, когда пустоты укрупняются и сливаются в большие резорбционные полости, вплоть до полной резорбции мезоста. На дистальном участке тибиятарзуса (T3) отмечена длительная аппозиция слоёв периоста и наиболее поздняя резорбция. С помощью морфометрии поперечных срезов середины диафиза выявлено увеличение толщины периоста и снижение плотности популяции остеонов. Определены участки тибиятарзуса, где возраст самок соответствует ростовым слоям периоста, а также выделены участки с дополнительными линиями склеивания. Сделан вывод о пригодности периостального слоя тибиятарзуса кур на дистальном и проксимальном участках в качестве регистрирующей структуры.

Ключевые слова: *Gallus gallus domesticus*, кросс ломан браун, определение возраста, микроструктура кости, большеберцовая кость, периост, линии склеивания, резорбционные полости, медуллярная кость

Благодарности: работа выполнена при поддержке Минобрнауки России в рамках Государственного задания ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б. М. Житкова» (тема № 0766-2019-0001).

Автор благодарит фермеров села Красное Кировской области за помощь в сборе биоматериала, сотрудника МБУ «Кировский городской зоологический музей» В. Н. Сотникова за участие в обработке костей, сотрудников ФГБНУ «ВНИИОЗ имени профессора Б. М. Житкова» А. Е. Скопина и И. И. Окулову за ценные советы по исследованию гистологии костной ткани и обсуждению материалов статьи.

Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Конфликт интересов: автор заявил об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Суханова Н. С. Возрастные изменения в гистоструктуре костей конечностей домашних кур. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2021;22(2):264-277. DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2021.22.2.264-277>

Поступила: 26.01.2021

Принята к публикации: 24.03.2021

Опубликована онлайн: 19.04.2021

Age-related changes of the histological structure in the limb bones of the domestic fowl

© 2021. Natalya S. Sukhanova ✉

Professor B. M. Zhitkov Federal State Budgetary Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, Kirov, Russian Federation

To assess the possibility of using the bird bone tissue as a recording structure, the histomorphological parameters of the bone tissue of laying hens of the lohman brown cross from the Kirov region (9 females and 1 male) aged from 1 month to 7.5 years were investigated. The comparison of the cross-sections of the humerus and femur, the phalanx of the toe and tibiotarsus of a 6-year-old individual revealed that tibiotarsus is the least susceptible to resorption. For further research in 7 individuals, this bone was divided into 3 sections (T1, T2 and T3), for each of which the description and measurement of the microstructure of the cross sections was carried out. It was revealed that the process of resorption of the periosteum begins at 2.5 years of age with the appearance of primary osteons. At the age of 3.5 years and later they penetrate into all layers of the periosteum, locating in chains between the lines of arrested growth. At 4.5 years of age, secondary osteons appear in the place of the primary ones, and areas of resorption are formed at the intersection of the Haversian and Volkmann canals. At the age of 5.5 years the medullary bone disappears from the bone cavity, rounded cavities filled with centripetal deposition of new bone tissue at the edges

appear within the resorption sites. At the age of 6-7 years, bone tissue degeneration occurs, when the small cavities enlarge and merge into large resorption cavities, up to the complete resorption of the mesost. In the distal part of tibiotarsus (T3), a prolonged apposition of the layers of the periosteum and the latest resorption were recorded. The increase of the thickness of the periosteum and a decrease in the density of the osteon population was revealed by the morphometry of cross sections of the center of diaphysis. The sites of tibiotarsus where the age of females corresponds to the lines of growth layer of the periosteum were determined. The sites with additional lines of the arrested growth were demarcated. It was concluded that the periosteal layer of the domestic fowl tibiotarsus in the distal and proximal sites are suitable as a recording structure.

Keywords: *Gallus gallus domesticus*, crossbreed lohman brown, age determination, bone microstructure, tibiotarsus, periosteum (outer circumferential layer), lines of arrested growth (LAGs), resorption cavities, medullar bone

Acknowledgments: the research was carried out under the support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the state assignment of Professor B. M. Zhitkov Federal State Budgetary Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming (theme No. 0766-2019-0001).

The author thanks farmers of the Krasnoe village of the Kirov region for help in collecting biosamples, the researcher of the Kirov City Zoological Museum V. N. Sotnikov for participation in the preparation of bones, the researchers of the FSBSI «VNIOZ named after Professor B. M. Zhitkov» A. E. Scopin and I. I. Okulova for valuable advice on the bone histology and careful discussion of the manuscript.

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

Conflict of interest: the authors stated no conflict of interest.

For citations: Sukhanova N. S. Age-related changes of the histological structure in the limb bones of the domestic fowl. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2021; 22(2):264-277. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2021.22.2.264-277>

Received: 26.01.2021

Accepted for publication: 24.03.2021

Published online: 19.04.2021

В птицеводстве большое внимание уделяется изучению роста и развития кур яичных пород, что во многом определяет их продуктивность и выживаемость [1, 2]. Однако возрастные изменения гистологического строения скелетных элементов, даже у домашних птиц, до сих пор слабо исследованы и используются в основном при экспертизе сельскохозяйственной продукции [3]. Как правило, при промышленном разведении возрастные изменения оценивают в течение первого месяца [4], максимум до 1 года жизни¹ [5], так как современные породы и кроссы кур из-за направленной селекции на повышение продуктивности быстрее изнашиваются и к 2 годам уже стареют [6]. Однако ранее были указания, что продолжительность жизни кур может достигать 12 лет [7].

В настоящее время в орнитологии [8] и охотоведении² существует потребность в точном определении возраста птиц, так как стандартные методы обычно ограничиваются разделением выборки на молодых и взрослых [9].

Метод определения возраста по гистоструктурам костей был разработан на млекопитающих, земноводных и рептилиях, но к современным птицам широко не применялся из-за противоречивых результатов исследований [8]. Одни авторы сочли этот метод нена-

дежным [10, 11]. В других работах было продемонстрировано, что слои периостальной зоны кости диких птиц пригодны для определения возраста [12, 13]. В археозоологических исследованиях последних лет активно применяется интерпретация линий остановки роста в периостальном слое костей нижних конечностей как индикатор возраста у вымерших нелетающих птиц: моа [14], додо [15] и слоновьих птиц (*Aepyornithidae*) [16].

Цель исследований – с помощью гистоморфологических показателей костей конечностей домашних кур известного возраста оценить возможность применения костной ткани птиц в качестве регистрирующей структуры.

Материал и методы. Исследования проводили в Кировской области в 2012-2019 гг. Содержали птиц на частных подворьях Даровского района в условиях, приближенных к естественной среде (без дополнительного освещения и обогрева). В качестве модельного объекта выбрана домашняя курица (*Gallus gallus domesticus*) яичного направления кросса ломан браун. Этот четырёхлинейный кросс широко распространен в фермерских хозяйствах области. Выведенный в Германии и завезённый в Россию в 1989 г. он зарекомендовал себя высокими показателями сохранности поголовья и выхода яичной массы³.

¹Чеканова М. И. Сравнительная гистоархитектоника компактного вещества трубчатых костей конечностей домашних и некоторых диких птиц: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 1965. 24 с.

²Чашухин В. А. Возможности визуального определения пола и возраста охотничьих зверей и птиц. Киров: Первая Образцовая типография, 2016. 111 с.

³Кочиш И. И., Петраш М. Г., Смирнов С. Б. Птицеводство. М.: КолосС, 2004. 407 с.

Для анализа использован материал 10 птиц разного возраста (табл.). На первом этапе для сравнения процессов резорбции в разных костях конечностей выбрана особь в возрасте 6 лет (№ 6+). Изготавливали поперечные гистологические срезы средней части диафиза плечевой (*os humerus*), бедренной (*os femoris*) костей, тибіотарзуса (*tibiotarsus*), а также ди-

стальной фаланги 3 пальца (*phalanx digiti pedis proximalis*) нижних конечностей. Главная кость голени птиц имеет комплексный характер и, строго говоря, должна называться уже не большеберцовой костью, а тибіотарзусом⁴.

Гистология плечевой кости проведена в проксимальном эпифизе и среднем участке кости у 2 самок № 19-122 и 19-123.

Таблица – Данные о возрасте и физиологическом состоянии домашних кур кросса ломан браун / Table – Data on the age and physiological state of domestic chickens cross lohman brown

№	Пол / Sex	Возраст / Age	Дата смерти / Date of death	Физиологическое состояние / Physiological condition
1 (0+)	♀	1 месяц / 1 month	-	Молодая птица / Young bird
2 (2+)	♀	2 года 8 месяцев / 2 years 8 months	07.2016	Взрослая птица в стадии яйцекладки. Летом 2016 г. насиживала кладку / Adult bird in the egg laying stage, in summer of 2016 incubate
3 (3+)	♀	3 года 10 месяцев / 3 years 10 months	10.2016	Взрослая птица после яйцекладки / Adult bird after laying
4 (4+)	♀	4 года 10 месяцев / 4 years 10 months	10.2016	Старая птица после яйцекладки / Old bird after laying
5 (5+)	♀	5 лет 10 месяцев / 5 years 10 months	10.2016	
6 (6+)	♀	6 лет 10 месяцев / 6 years 10 months	10.2016	
7 (7+)	♀	7 лет 8 месяцев / 7 years 8 months	08.2017	Старая птица. Репродуктивная система редуцирована / Old bird. The reproductive system is reduced
8 (18-023)	♂	2 года / 2 years	03.2018	Взрослая особь / An adult
9 (19-122)	♀	4 года 4 месяца / 4 years 4 months	11.2019	Старая птица после яйцекладки / Old bird after laying
10 (19-123)	♀	4 года 10 месяцев / 4 years 10 months	11.2019	Старая птица после яйцекладки. Летом 2016 г. насиживала дважды / Old bird after laying. In the summer of 2016, she incubated twice

На втором этапе отобрано 6 самок разного возраста и изготовлено 38 временных препаратов с поперечными срезами трёх

участков тибіотарзуса: из середины диафиза (T2), участков у проксимального (T1) и дистального (T3) эпифизов (рис. 1).

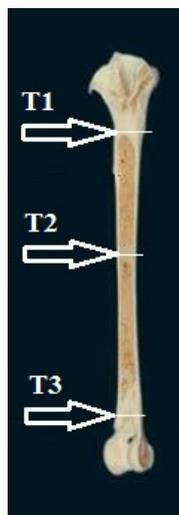


Рис. 1. Локализация мест гистологических срезов тибіотарзуса: T1 – проксимальный участок; T2 – середина диафиза; T3 – дистальный участок кости /

Fig. 1. Localization of the histological sections of tibiotarsus: T1 - proximal area; T2 - center of the diaphysis; T3 - distal bone site

⁴Дзержинский Ф. Я. Методические указания к проведению практических занятий по общему курсу зоологии позвоночных для студентов физиолого-биохимического отделения. М.: МГУ, 2000. 40 с.

Окрашенные срезы изготавливали с использованием стандартных гистологических методов, применявшихся ранее для млекопитающих⁵. Кости не подвергались термической или химической обработкам, а были высушены и очищены от прирезей мяса и сухожилий пятнистыми кожеедами (*Dermestes maculatus* L.). Для размачивания костной ткани нами использован буферный раствор гидрокарбоната натрия (2 %), что способствовало равномерной декальцинации и сокращению времени экспозиции пробы в 7 %-ной азотной кислоте.

Процесс декальцинации при комнатной температуре составляет 12-48 часов с переносом костей через сутки в новый раствор кислоты. Окончание процесса декальцинации контролировали по степени эластичности образца. Образец промывали в течение 6 часов в проточной воде. Срезы декальцинированной кости выполняли на замораживающем микротоме модели X M3-1 с установкой толщины среза 15-30 мкм. Декальцинированные срезы фиксировали формалином. Полученные срезы окрашивали гематоксилином Делафильда и после промывки расправляли на предметном стекле, поместив в 1-2 капли глицерина. Через сутки глицерин равномерно распределялся по всему препарату и был готов для морфометрии. На микроскопе «GENAVAL» (окуляр ×10, объективы ×4 и ×10) сделаны фотографии камерой «DIGITAL», а затем в среде программы «Vision Bio» на медиальной, латеральной, краниальной и каудальной стенках проведены измерения⁶.

Для анализа результатов использовали возрастные морфологические показатели строения кости, применявшиеся в медицинских исследованиях [17]. Ориентация среза, название скелетных элементов и описание гистологического строения кости указаны в соответствии с международной и русскоязычной номенклатурой^{7, 8} [18]. На гистологических препаратах костей анализировали: плотность популяции интактных остеонов (отношение количества остеонов, у которых 90 процентов и более периметра гаверсового канала не повреждены или не изменены, к площади пробы кости [17]), в ед/мм² без учёта медуллярных структур; относительную площадь корти-

кального слоя (отношение площади периоста к площади поперечного сечения кости, %); толщину кортикального слоя (среднее значение по 3 измерениям периоста на одном срезе); количество негаверсовых каналов (число каналов остеонов в периосте); относительную площадь резорбции кортикального слоя (отношение площади периоста с участками резорбции и пустотами к общей площади периоста, %) и относительную площадь медуллярной кости (отношение площади слабо-структурированного мелкоячеистого матрикса в медуллярной полости к площади поперечного среза кости, %). Вычисление этих показателей, а также коэффициентов корреляции и уравнения линии тренда проведены в среде приложения Microsoft Office Excel⁹. Вычисление средних значений толщины периоста, стандартной ошибки средней и доверительного интервала проведено в программе Statistical2.7¹⁰.

Результаты и их обсуждение. При определении возраста по числу ростовых слоёв рекомендовано выбирать кость и такие её участки, где имеет место длительная аппозиция нешироких слоёв костной ткани при малом темпе резорбции первых по времени образования слоёв¹¹.

В плечевой и бедренной костях, а также в дистальных фалангах пальцев к 6 годам в периосте образуется обширная резорбция. Линии остановки роста или линии склеивания в таком периосте исчезают. Плечевая кость и тибиярзус – это самые крупные кости конечностей, поэтому резорбция в них не столь обширна. В плечевой кости видны и периостальные, и эндостальные слои из-за пневматизации, но слои плечевой кости неровные, линии склеивания сливаются и расходятся, поэтому сложно отличить основные линии склеивания от дополнительных. Тибиярзус менее изогнут и скручен среди всех длинных костей конечностей, а периостальные слои в нём более ровные, что связано с механической нагрузкой на кость. Свойства длинных костей конечностей в итоге предопределили выбор тибиярзуса для дальнейшего анализа гистологических структур у особей разного возраста.

⁵Клевезаль Г. А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Товарищество КМК, 2007. 283 с.

⁶Kerley E. R., Ubelaker D. H. Revisions in the microscopic method of estimating age at death in human cortical bone. *American Journal of Physical Anthropology*. 1978;49(4):545-546.

⁷Yasuda M. *The Anatomical Atlas of Gallus*. Tokyo: University of Tokyo Press, 2002. 445 p.

⁸Сыч В. Ф. Морфология локомоторного аппарата птиц. Ульяновск: изд-во Средневолжского научного центра, 1999. 520 с.

⁹Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: изд-во ПетрГУ, 2011. 302 с.

¹⁰Электронный учебник по статистике. StatSoft; 2021. [Электронный ресурс].

URL: <http://statsoft.ru/home/textbook/default.htm> (дата обращения 18.03.2021).

¹¹Клевезаль Г. А. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука, 1988. 285 с.

Отличия в строении тибиятарзуса у молодых и взрослых птиц. У молодых кур до достижения ими половозрелого возраста происходит формирование кости, её активный рост и развитие. На поперечном срезе тибиятарзуса у молодняка (рис. 2а) диаметры каналов остеонов большие, нет слоёв генеральных пластинок, а эндост и периост ещё не дифференцированы. Фактически вся кость представляет собой растущий мезост. Наружная часть представлена пористой структурой, обеспечи-

вающей рост кости в толщину [19]. У 1-месячной особи доля такой структуры составляет от 5 % на латеральной до 46 % на медиальной стенках тибиятарзуса. Из-за отсутствия генеральных пластинок периоста поверхность костей конечностей в молодом возрасте шероховатая и не имеет блеска, присущего гладкой поверхности костей взрослых особей. В орнитологии эта особенность используется при разделении выборки на молодых и взрослых [20].

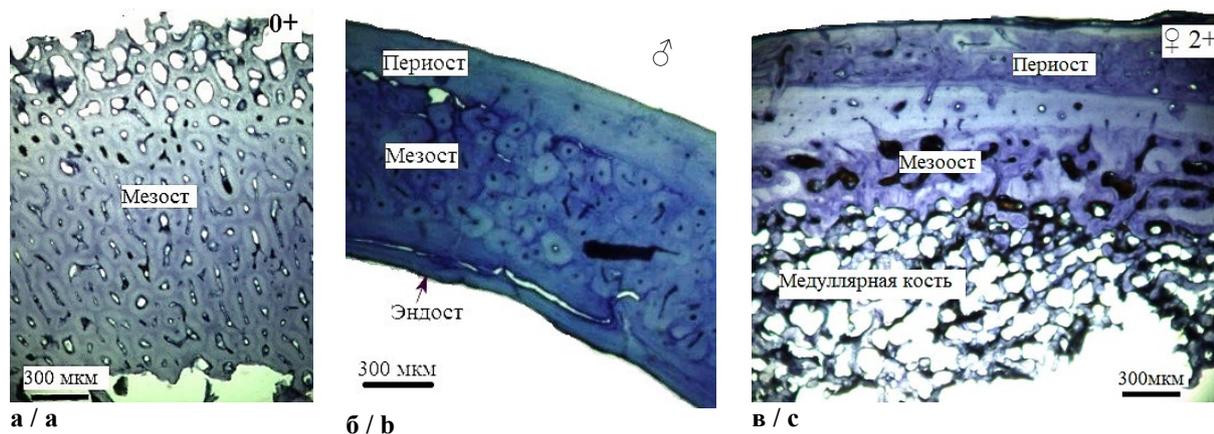


Рис. 2. Строение краниальной стенки Т2: а) молодой птицы; б) двухлетнего самца; в) самки 2,5 лет в стадии яйцекладки. Указан периост, мезост и эндост. Шкала 300 мкм /

Fig. 2. The structure of the cranial wall T2: а) a young bird; б) a two-year-old male; с) a 2.5-year-old female in the egg laying stage. Indicated the periosteum, haversian bone and the endosteal layer. Scale bar - 300 mkm

В старшем возрасте в гистархитектонике кости можно чётко выделить периост, мезост и эндост. У двухлетнего самца на поперечном срезе тибиятарзуса (рис. 2б) хорошо дифференцированы 2 слоя генеральных пластинок как в широком периостальном слое, так и в более узком эндостальном.

Отличительной особенностью строения тибиятарзуса самок (рис. 2в) является наличие в полости трубчатых костей тонкого мелкоячеистого матрикса – медуллярной кости, продуцируемой эндостом¹².

В периосте 2-летней самки (рис. 2в) обнаруживаются 2 линии склеивания на латеральной стенке Т3 (рис. 3а) и Т1, а также на медиальной Т2. Это основные линии остановки роста, соответствующие зимнему периоду жизни птицы, когда наблюдается меньшая инсоляция, снижение разнообразия предоставляемых кормов в районе и ограничен выгул. Первичных остеонов в периосте немного, они спорадически вклиниваются между слоями периоста. Отмечены участки периоста с дополнительными линиями склеивания.

Например, на кранио-латеральной поверхности среза Т3 из 4 линий склеивания имеются 2 дополнительные, расположенные близко к основным. Они неровные, но хорошо читаются. Мы предполагаем, что более тонкие линии склеивания периоста, кратные количеству основных, появляются в результате смены перьевого покрова, так как во время цикла линьки компактная костная ткань длинных костей птиц претерпевает серию трансформаций, что, по-видимому, коррелирует с повышенной потребностью в минералах в этот период [21].

Дополнительные линии склеивания появляются и при насиживании яиц. У двух птиц из выборки отмечено насиживание, хотя это обычно не свойственно курам кросса ломан браун. В обоих случаях отмечено появление одиночных дополнительных линий склеивания в периосте. У двухлетней самки 3-я непарная дополнительная линия склеивания в периосте видна на латеральной стенке Т2, на кранио-медиальной поверхности Т1 (рис. 3) и на медиальной стенке Т3.

¹²König H. E., Korbel R., Liebich H. G. Avian Anatomy: Textbook and Colour Atlas. Sheffield: 5M Publishing, 2016. 340 p.

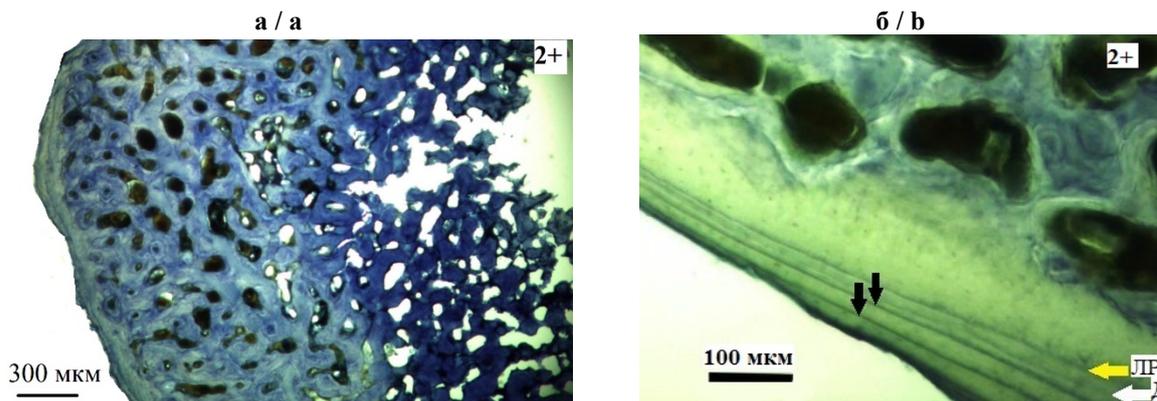


Рис. 3. Срез участка T1 самки 2+ в стадии активной яйцекладки: а) на латеральной стенке (общий вид); б) на кранио-медиальной стенке тибіотарзуса: ЛР – линия резорбции, Д – дополнительная линия склеивания, шкала на фото /

Fig. 3. Section of the T1 section of a 2+ female in the active egg laying stage: a) on the lateral wall (general view); b) on the cranio-medial wall of tibiotarsus: LR – resorption line, D – additional lines of arrested growth, scale in the photo

Структура тибіотарзуса самок после яйцекладки. Как правило, после 3 лет у кур происходит снижение яйценоскости и в октябре – ноябре на частных подворьях производится выборочный убой. Куры в это время не линяют и плохо несутся.

На поперечном срезе T1 у самки в возрасте 3,5 лет первичные остеоны проникают во все слои периоста, образуя организованные ряды (рис. 4а). Мезост становится очень тонким: местами от него остаются лишь островки. Ткань медуллярной кости очень большая и мелкоячеистая, в T1 и T2 она занимает прак-

тически всю внутреннюю полость кости. В периосте видны 3 линии склеивания на каудальной стенке T1 (рис. 4а) и латеральной стенке T2. В мезосте T2 появляются расширения в местах слияния широких гаверсовых и фолькмановских каналов – первые очаги резорбции (рис. 4а), появляющиеся на медиальной и каудальной стенках T2 (6 и 12 % от площади соответственно). На участке T3 стенка кости плотная, практически полностью представлена периостом, остеоны в ней не организованы в четкие ряды, поэтому данный участок в 3,5 года не информативен.

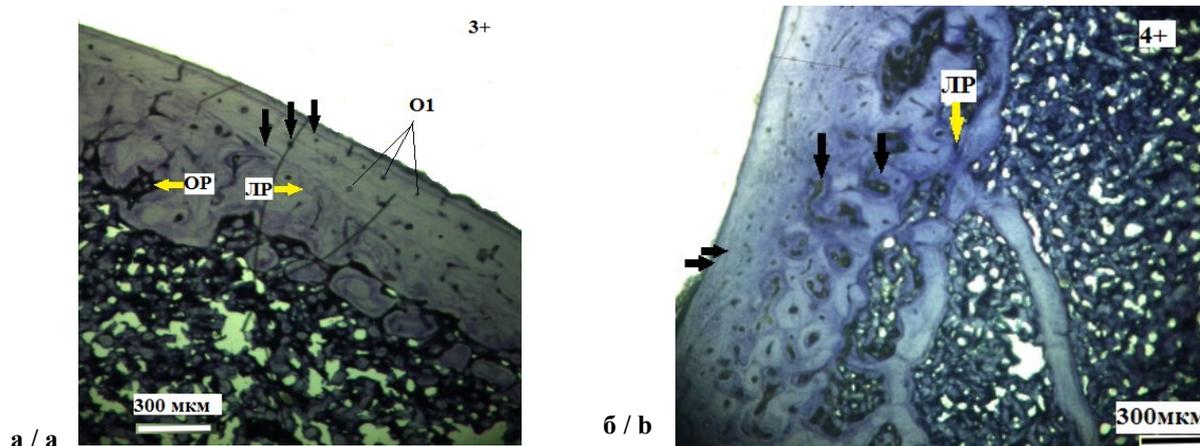


Рис. 4. Поперечные срезы T1 самок: а) в 3,5 года на каудальной стенке; б) в 4,5 года на медиальной стенке (ЛР – линия резорбции, ОР – очаг резорбции, O1 – первичные остеоны, чёрные стрелки – линии склеивания и ряды участков резорбции), шкала 300 мкм /

Fig. 4. Cross sections T1 of females: a) at 3.5 years old on the caudal wall; b) at 4.5 years on the medial wall (LR - resorption line, OR - resorption focus, O1 - primary osteons, black arrows - lines of arrested growth and rows of resorption sites). Scale bar - 300 mkm

С 4-летнего возраста увеличивается естественный падеж птиц. В это же время проводят выбраковку кур по причине патологий органов яйцекладки.

В строении тибіотарзуса самки в возрасте 4,5 года увеличивается количество участков резорбции мезоста. Периост заполняют как первичные, так и вторичные остеоны

на границе мезоста и периоста. Годовые слои угадываются в наиболее широких слоях периоста по рядам остеонов и очагов резорбции (рис. 4б). Лишь на вогнутой краниальной по-

верхности Т3 видны 4 плотных слоя генеральных пластинок. Толщина медуллярной кости уменьшилась, и её внутренний край уже виден на снимке (рис. 5а).

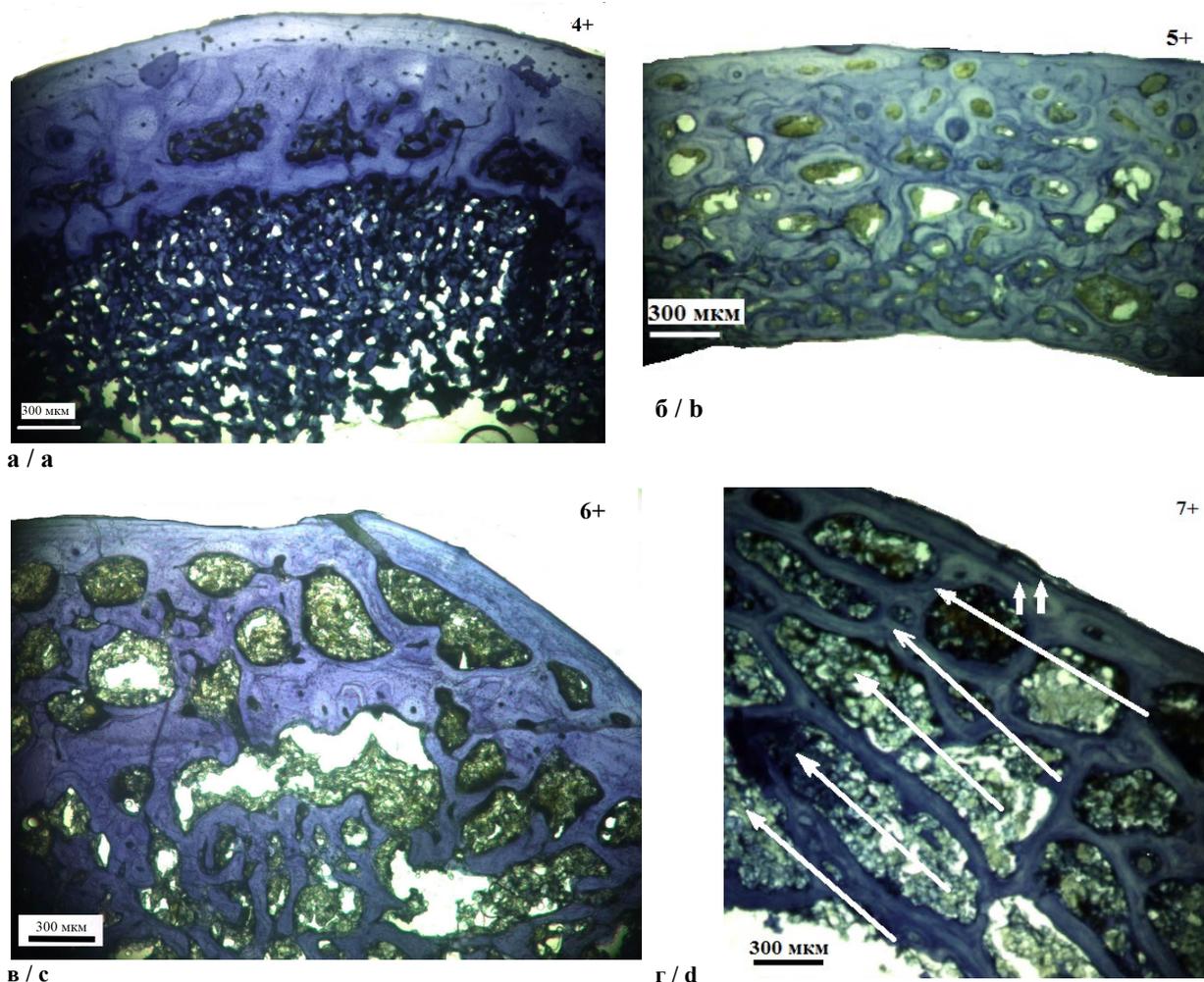


Рис. 5. Возрастные изменения краниальной стенки проксимального отдела тибитарзуса (Т1) самок в возрасте: а) 4+; б) 5+; в) 6+; г) 7+, стрелками показаны линии склеивания и ряды пустот в периосте. Шкала 300 мкм /

Fig. 5. Age-related changes in the cranial wall of the proximal tibiotalarsus (T1) of females aged: а) 4+; б) 5+; в) 6+; д) 7+, arrows show lines of arrested growth and rows of voids in the periosteum. Scale bar 300 mkm

К 5,5 годам мелкоячеистый матрикс исчезает из медуллярной полости кур, а интракортикальное ремоделирование тибитарзуса достигает ещё большего развития. Слои периоста на срезах Т1 и Т2 не идентифицируются (рис. 5б). На участке Т1 только на латерокраниальной стенке сохранились 4 линии склеивания. Гаверсова система подвергается сильнейшей резорбции, остеоны функционируют только в периосте.

Вторичные остеоны превращаются в пустоты или резорбционные полости, по краям вновь заполняемые центроостреми-

тельным отложением параллельно-волокнистой и пластинчатой костной ткани [22]. Стенка кости довольно плотная и перегородки между полостями относительно толстые (72-160 мкм).

В 6,5 лет разрушение кости прогрессирует. Организованный ряд пустот, вклинивающийся в линию резорбции, прослеживается только на краниальной стенке Т1 (рис. 5в). Кость здесь разрастается в толщину. Число линий склеивания в периосте, адекватное возрасту, найдено нами только на краниомедиальной поверхности Т1 (рис. 6а).

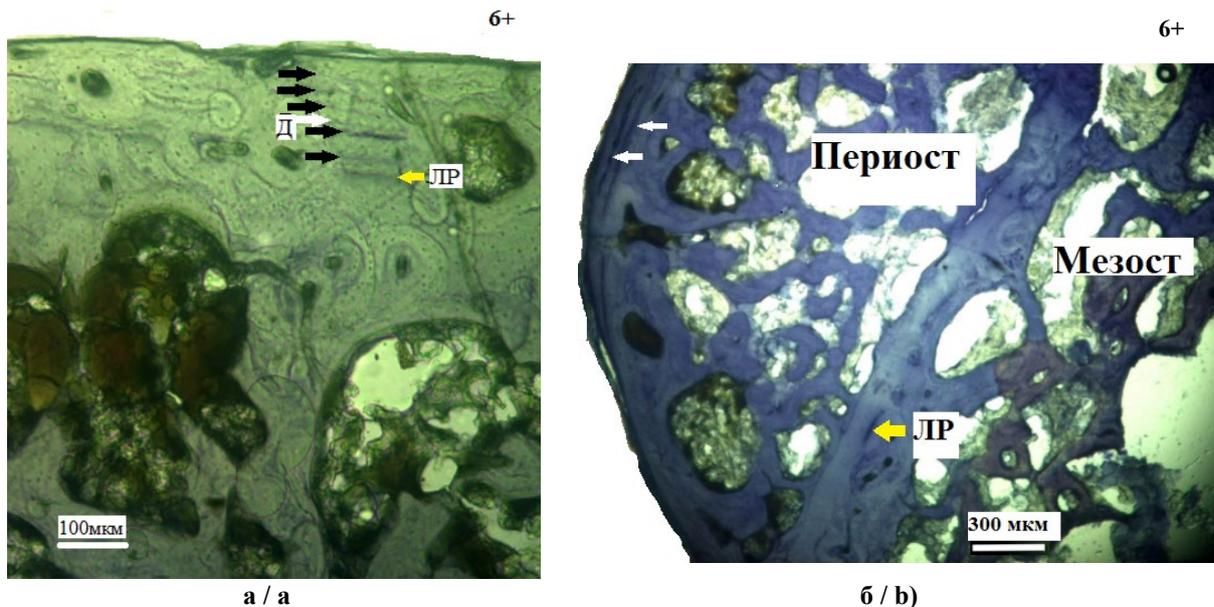


Рис. 6. Линии склеивания на поперечном срезе Т1 самки в 6,5 лет: а) кранио-медиальная стенка; б) латеральная стенка (ЛР – линия резорбции, чёрные стрелки – основные линии склеивания, Д – дополнительная линия склеивания), шкала на фото /

Fig. 6. Lines of arrested growth on a cross-section of a T1 female at 6.5 years of age: a) cranio-medial wall; b) lateral wall (LR – resorption line, black arrows – main lines of arrested growth, D – additional lines of arrested growth), scale in the photo

На латеральной и каудальной стенках Т1 видны две зоны резорбции – в периосте и мезосте, а линий склеивания сохранилось всего 2 (рис. 6б). Медуллярная кость расположена внутри пустот, часто не заполняя их полностью. Количество остеонов меньше, а перегородки между пустотами тоньше, чем у 5-летней особи. По своей структуре перегородки похожи на трабекулы медуллярной кости высокой степени организации.

На участках Т2 и Т3 пустоты постепенно объединяются в резорбционные полости, но на дистальном участке Т3 слои периоста остаются плотными, и линии склеивания видны почти на всех стенках, особенно на каудо-медиальной и краниальной. Остеонов на Т3 ещё относительно много. Если в 5 лет вокруг пустот образуются новые генеральные пластинки, то в 6 лет у них уже появляются свои линии склеивания, поэтому встречаются пустоты с 2-мя линиями склеивания.

У самки 7,5 лет на поперечных срезах тибиятарзуса периост и мезост сохранились только на медиальной стенке Т3. На участках Т1 и Т2 из-за резорбции остался только периост, состоящий из тонкого слоя остеонов и крупных пустот, вытянутых вдоль стенки кости. В корти-

кальном слое периоста обнаруживается до 2 слоёв генеральных пластинок. По периметру пустот насчитывается до 3 линий склеивания, а внутри пустот расположена медуллярная кость мелкоячеистой структуры. На краниальной стенке Т1 (рис. 5г) можно выделить до 7 годовых слоёв: 2 линии склеивания и 5 рядов пустот.

Таким образом, в строении тибиятарзуса кур в возрасте от 4,5 лет начинают появляться участки резорбции и полости, площади которых увеличиваются с каждым последующим годом. Большое количество лакун и полостей, расположенных в мезосте, отмечалось у кур даже в годовалом возрасте¹³. Мезост подвергается постоянным перестройкам, и полости в нём со временем исчезают, но у старых кур полости образуются в менее васкуляризованном слое – периосте. Их заполняет рыхлый и слабоструктурированный костный матрикс медуллярной кости, компенсирующей резорбцию на поздних стадиях онтогенеза [23]. Восстановления периоста не происходит, и пустоты растут с каждым годом.

Показатели возрастных изменений. Гистоморфологические характеристики проанализированы на участке середины диафиза тибиятарзуса Т2 (рис. 7а, 7б, 7в, 7г, 7д).

¹³Чеканова М. И. Указ. соч.

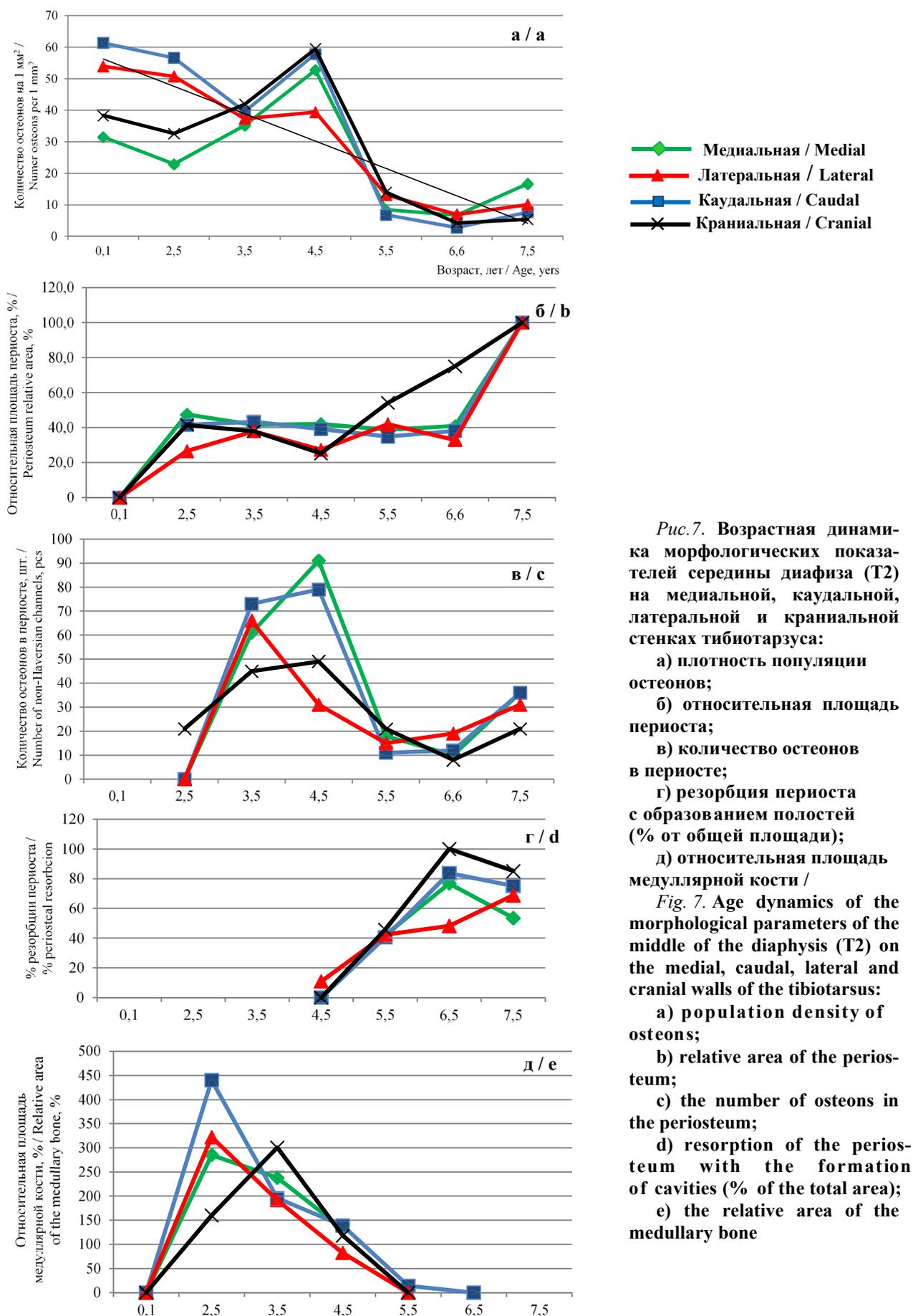


Рис.7. Возрастная динамика морфологических показателей середины диафиза (T2) на медиальной, каудальной, латеральной и краниальной стенках тибиятарзуса:

- а) плотность популяции остеонов;
- б) относительная площадь периоста;
- в) количество остеонов в периoste;
- г) резорбция периоста с образованием полостей (% от общей площади);
- д) относительная площадь медуллярной кости /

Fig. 7. Age dynamics of the morphological parameters of the middle of the diaphysis (T2) on the medial, caudal, lateral and cranial walls of the tibiotarsus:

- a) population density of osteons;
- b) relative area of the periosteum;
- c) the number of osteons in the periosteum;
- d) resorption of the periosteum with the formation of cavities (% of the total area);
- e) the relative area of the medullary bone

Плотность популяции остеонов (рис. 7а) с возрастом снижается. Наиболее равномерен этот процесс на латеральной стенке, здесь отмечена сильная отрицательная связь с возрастом ($r = -0,92$). Плотность по сравнению с молодой птицей снизилась к 2,5 годам всего на 8 %, в 3,5 года уже на 30 % в год; в 4,5 года отмечается подъём плотности за счёт увеличения первичных остеонов в периосте (+5 %). В 5,5 лет темпы снижения колоссальные – 67 % в год. В 6,5 лет плотность остеонов снижается ещё на 43 %, достигая минимума.

В растущей кости плотность популяции остеонов на краниальной и медиальной стенках Т2 на 40-50 % меньше, чем на каудальной и латеральной. Этот разрыв сохраняется и у 2-летней самки, а после 3 лет отличия стенок сглаживаются.

Периостальный слой кости начинает формироваться на внешней поверхности длинных костей конечностей кур в 3-4 месяца, и в конце первого года жизни отмечается значительное утолщение генеральных пластинок¹⁴. Плотность остеонов в мезосте (или гаверсовой кости) не зависит от индивидуаль-

ного возраста [22], поэтому мы приводим ряд показателей изменений периостального слоя тибиятарзуса.

Толщина периоста с возрастом прямолинейно увеличивается. Наиболее тесная корреляция с возрастом отмечена на медиальной стенке ($r = 0,98$), где зависимость толщины стенки от возраста с 2,5 лет можно описать уравнением $y = 0,1306x + 1,1164$, ($R^2 = 0,92$). Средние значения толщины периоста с учётом стандартной ошибки среднего и доверительный интервал при уровне значимости 95 % представлены на рисунке 8. Доверительный интервал максимален в 6,5 и 7,5 лет, так как увеличивается разница в толщине периоста на разных стенках.

Относительная площадь периоста также имеет тенденцию к увеличению (рис. 7.б). На краниальной и латеральной стенках Т2 рост этого показателя проходит в 2 этапа: первый – до 3,5 лет за счёт отложения новых слоёв; второй – с 5,5 до 7,5 лет. На медиальной и каудальной стенках кости относительная площадь периоста с 2,5 до 6,5 лет практически не изменяется и держится на уровне 40 %.

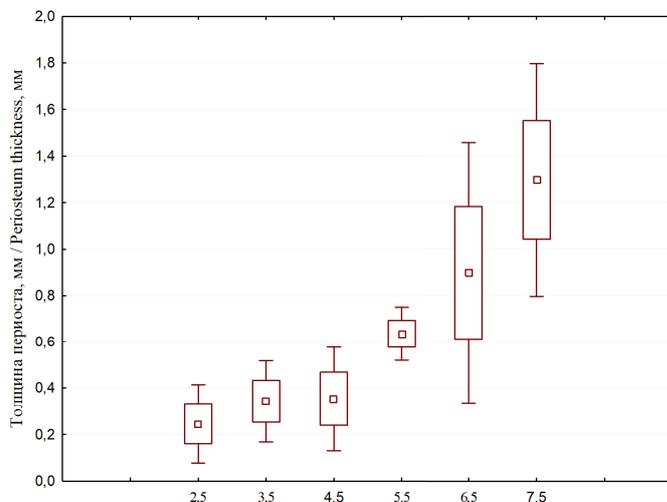


Рис. 8. Динамика толщины периоста Т2 в зависимости от возраста особей (по оси абсцисс – годы; точка – среднее арифметическое; прямоугольник – среднее арифметическое ± стандартная ошибка среднего; «усы» – доверительный интервал, P = 95 %) /

Fig. 8. Dynamics of the thickness of the periosteum T2 depending on the age of individuals (abscissa – years; point – mean; rectangle – mean ± standard error; "whiskers" – mean±1,96×standard error, P = 95 %)

Количество остеонов в периосте (рис. 7в) считается достаточно точным показателем возрастных изменений костей [24]. У млекопитающих такую «негаверсову» микроструктуру приобретают участки костей с высоким растягивающим напряжением [25], этим мы и объясняем значительные различия в степени её развития на разных стенках середины тибиятарзуса. На краниальной стенке Т2 остеоны в периосте присутствуют уже в 2,5 года, в 4,5 года их количество максимально, а затем снижается.

Появление резорбционных полостей в периосте Т2 начинается на латеральной стенке тибиятарзуса с 4,5 лет, на остальных стенках – с 5,5 лет. Позднее относительная площадь резорбции периоста только увеличивается (рис. 7г).

Площадь, занимаемая медуллярной костью (рис. 7д), во время активной яйцекладки кур (1-2 года) превышает площадь стенки кости в 3,0-4,5 раза, нередко заполняя почти весь просвет медуллярной полости. Относительная

¹⁴Там же.

площадь медуллярной кости после 3,5 лет снижается (на краниальной стенке T2 – с 4,5 лет). В 4-5 лет в середине диафиза тибiotарзуса медуллярная кость начинает обнаруживаться в пустотах периоста, постепенно исчезая из медуллярной полости. В 6-7-летнем возрасте, когда пустоты увеличиваются до 0,3-0,4 мм², медуллярная кость обнаруживается даже не по всей площади пустот, а только около их стенок.

В годовом цикле домашней курицы медуллярная кость регистрируется непосредственно перед началом, во время и реже сразу после окончания яйцекладки [26]. Иногда во время линьки самка может нестись, пусть и с меньшей продуктивностью, что зависит от интенсивности и стадии линьки [27]. Следовательно, изменение площади медуллярных структур несёт как сезонный, так и возрастной характер, в первую очередь, реагируя на гормональный фон птицы [28].

Таким образом, процесс резорбции тибiotарзуса происходит на разных стенках неравномерно. Он связан с механической нагрузкой, направленной на конкретный участок кости (сжатием, растяжением или скручиванием). Вместе с тем, неравномерная резорбция помогает даже в 6 и 7 лет сохранить целыми небольшие участки периоста с линиями склеивания. Из приведённых показателей лишь плотность популяции остеонов на латеральной стенке и абсолютная толщина периоста на медиальной стенке кости достоверно отражают возрастные изменения. Наличие первичных или вторичных остеонов в слоях периоста, появление и развитие очагов резорбции и резорбционных полостей, развитие медуллярной кости и исчезновение её из медуллярной полости – это гистологические маркеры, которые мы рекомендуем использовать при описании возрастных изменений середины тибiotарзуса птиц.

Заключение. В строении тибiotарзуса имеются возрастные и гендерные различия. У молодых особей эндостальная и периостальная зоны кости не сформированы, тогда как у самцов в старшем возрасте в гистархитектонике кости можно чётко выделить периост, мезост и эндост. У самок во внутренней полости располагается медуллярная кость – мелкочаеистая структура эндостального происхождения.

В плечевой кости линии склеивания видны как в периосте, так и эндосте, но из-за скрученности и изогнутости кости сложно

отличить основные и дополнительные линии склеивания.

Выделение в тибiotарзусе самок 3 участков оправдано, так как на эти участки в различной степени подвергаются резорбции.

T1 – участок у проксимального эпифиза, к которому прикрепляется много мышц, кость на этом участке часто пневматизирована, тогда как на двух других середина кости заполнена жёлтым костным мозгом и жиром. Адекватное возрасту количество линий склеивания на латеральной и краниальной стенках T1 обнаруживается до 4,5 лет, затем начинается резорбция. Позднее можно найти остатки линий склеивания между остеонами и полостями периоста. На медиальной и краниальной стенках из-за большой толщины кости пустоты могут располагаться рядами вдоль линий склеивания. Здесь можно проследить годовые слои при сильной резорбции кости. На кранио-медиальной стенке T1 обнаружены дополнительные линии склеивания.

Участок T3 находится около дистального эпифиза и несёт опорную функцию, слои генеральных пластинок в этом месте наиболее плотные и разрушаются в последнюю очередь. Линии склеивания чаще читаются на латеральной и краниальной стенках, а также латеро-каудальной и каудо-медиальной. С 6,5 лет линии склеивания остаются в вогнутости краниальной стенки, а ряды пустот начинают читаться на медиальной стенке T3. Дополнительные линии склеивания обнаружены на кранио-латеральной и медиальной стенках.

Середина диафиза тибiotарзуса (T2) – по своей структуре переходный участок. Кость здесь плотная и пустоты не образуют ряды, поэтому возраст кур на этом участке по линиям склеивания уверенно читается на латеральной и медиальной стенках до 4,5 лет. Позднее нужно искать остатки линий резорбции между остеонами и полостями. Участок T2 имеет овальную форму и поэтому наиболее удобен для измерений.

К регистрирующим структурам позвоночных следует отнести периостальный слой тибiotарзуса птиц.

Выявлено, что с возрастом увеличивается толщина периоста и относительная площадь резорбции кортикального слоя. Сначала возрастают, а затем идут на спад плотность популяции остеонов и абсолютное количество остеонов в периосте (негаверсовых каналов). Данные показатели отражают тенденции возрастных изменений в гистологии тибiotар-

зуса, что позволяет рекомендовать их как возрастные маркеры. Наиболее тесная связь с возрастом птицы толщины периоста на медиальной стенке и плотности популяции остеоннов на латеральной стенке T2.

Резорбция кости имеет индивидуальный характер. Хотя на дистальном и проксимальном участках (T3 и T1) кур годовые слои прослеживаются даже при сильной резорбции, при анализе поперечных срезов следует осматривать весь периост.

Дополнительные линии склеивания периоста тоньше основных. В результате их образования нарушается нормальное соотношению ширины годовых слоёв. У птиц, насиживавших кладку, отмечено появление одиночных дополнительных линий склеивания в периoste. Мы предполагаем, что появление нескольких дополнительных линий склеивания, кратных количеству основных, появляются в период смены перьевого покрова, но этот вопрос требует дополнительных исследований.

Список литературы

1. Иванова К. Ю. Продуктивность кур кроссов «Шейвер 2000» и «Ломан браун». В мире научных открытий: мат-лы III Всерос. студенческой научн. конф. (с международным участием). Т. VI. Ульяновск: УГСХА им. П. А. Столыпина, 2014. С. 67-71. Режим доступа: <http://lib.ugsha.ru:8080/bitstream/123456789/7528/1/2014-09-67-71.pdf>
2. Астраханцев А. А., Михеев К. А. Рост и развитие ремонтного молодняка яичных кур кроссов «Ломанн». Известия Великолукской государственной сельскохозяйственной академии. 2016;(2):8-13. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=26622879>
3. Bruegelmans S., Muylle S., Cornillie P., Saunders J., Simoens P. Age determination of poultry: a challenge for customs. *Vlaams Diergeneeskundig Tijdschrift*. 2007;76(6):423-430. URL: <https://www.vdt.ugent.be/sites/default/files/art76605.pdf>
4. Пасніченко О. С., Григоровська А. В., Ткачук С. А. Особливості гістоархітекtonіки середини діафіза плечової кістки качок кросу «Благоварський» у постнатальному періоді онтогенезу. Проблеми зооінженерії та ветеринарної медицини. 2016;33(2):248-253. URL: <http://lib.osau.edu.ua/jspui/bitstream/123456789/2341/1/2.pdf>
5. Исаенков Е. А., Козлов А. Б., Волкова М. В., Тимофеева Г. С., Пануев М. С. Возрастные изменения опорно-двигательного аппарата у кур мясного направления. *Морфология животных*. 2010;(1):18-22.
6. Забудский Ю. И. Репродуктивная функция у гибридной сельскохозяйственной птицы. Сообщение III. Влияние возраста родительского стада. *Сельскохозяйственная биология*. 2016;51(4):436-449. DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiol.2016.4.436rus>
7. Mitchell P. Ch. On longevity and relative viability in mammals and birds with a note on the theory of longevity. *Proceedings of the Zoology Society of London*. 1911;2:425-548. URL: <https://archive.org/details/biostor-107546/page/n1/mode/2up>
8. Клевезаль Г. А., Смирин Э. М. Регистрирующие структуры наземных позвоночных. Краткая история и современное состояние исследований. *Зоологический журнал*. 2016;95(8):872-896. DOI: <https://doi.org/10.7868/S0044513416080079>
9. Суханова Н. С. Возрастные маркеры в исследовании позвоночных животных. IV городские зоологические чтения, посвященные памяти ученого-естествоиспытателя Сергея Владимировича Маракова (1929-1986). Киров: ООО «Издательство «Радуга-ПРЕСС», 2019. С. 47-50.
10. Nelson R. C., Bookhout T. A. Counts of periosteal layers invalid for aging Canada geese. *The Journal of Wildlife Management*. 1980;44(2):518-521. DOI: <https://doi.org/10.2307/3807992>
11. Drozdowska J., Meissner W. Changes in endosteal cell layer number of long bones are not appropriate for ageing birds: Evidence from Baltic razorbills (*Alca torda* Linnaeus, 1758). *Zoologischer Anzeiger*. 2014;253(6):493-496. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2014.07.001>
12. Van Soest R. W. M., Van Utrecht W. L. The layered structure of bones of birds as a possible indication of age. *Bijdragen tot de Dierkunde*. 1971;41(1):61-66. DOI: <https://doi.org/10.1163/26660644-04101008>
13. Bourdon E., Castanet J., De Ricqlès A., Scofield P., Tennyson A., Lamrous H., Cubo J. Bone growth marks reveal protracted growth in New Zealand kiwi (Aves, Apterygidae). *Biology Letters*. 2009;5(5):639-642. DOI: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0310>
14. Turvey S. T., Green O. R., Holdaway R. N. Cortical growth marks reveal extended juvenile development in New Zealand moa. *Nature*. 2005;435:940-943. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature03635>
15. Angst D., Chinsamy A., Steel L., Hume J. P. Bone histology sheds new light on the ecology of the dodo (*Raphus cucullatus*, Aves, Columbiformes). *Scientific Reports*. 2017;7(1):1-10. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08536-3>
16. Chinsamy A., Angst D., Canoville A., Göhlich U. B. Bone histology yields insights into the biology of the extinct elephant birds (Aepyornithidae) from Madagascar. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2020;130(2):268-295. DOI: <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa013>
17. Stout S. D., Crowder C. Bone remodeling, histomorphology, and histomorphometry. *Bone Histology: An Anthropological Perspective*, Boca Raton: CRC Press, 2011. pp. 1-21. DOI: <https://doi.org/10.1201/b11393>
18. Chinsamy A., Elzanowski A. Evolution of growth pattern in birds. *Nature*. 2001;412:402-403. DOI: <https://doi.org/10.1038/35086650>
19. De Margerie E. D., Robin J. P., Verrier D., Cubo J., Groscolas R., Castanet J. Assessing a relationship between bone microstructure and growth rate: a fluorescent labelling study in the king penguin chick (*Aptenodytes patagonicus*). *Journal of Experimental Biology*. 2004;207:869-879. DOI: <https://doi.org/10.1242/jeb.00841>

20. Hospitaleche C. A., Picasso M. J. B. Textural ageing in *Pygoscelis antarctica* (Aves, Sphenisciformes): a new comparative scale for penguin bones. *Vertebrate Zoology*. 2020;70(2):125-139. DOI: <https://doi.org/10.26049/VZ70-2-2020-03>
21. Meister W. Changes in histological structure of the long bones of birds during the moult. *Anatomical Record*. 1951;111(1):1-21. DOI: <https://doi.org/10.1002/ar.1091110102>
22. Ponton F., Montes L., Castanet J., Cubo J. Bone histological correlates of high-frequency flapping flight and body mass in the furculae of birds: a phylogenetic approach. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2007;91(4):729-738. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00836.x>
23. Prondvai E. Medullary bone in fossils: function, evolution and significance in growth curve reconstructions of extinct vertebrates. *Journal of evolutionary biology*. 2017;30(3):440-460. DOI: <https://doi.org/10.1111/jeb.13019>
24. Streeter M. Histological age-at-death estimation. *Bone Histology: An Anthropological Perspective*, Boca Raton: CRC Press, 2011. pp. 135-152.
25. Mayya A., Banerjee A., Rajesh R. Mammalian cortical bone in tension is non-Haversian. *Scientific Reports*. 2013;3:2533. DOI: <https://doi.org/10.1038/srep02533>
26. Van Neer W., Noyen K., De Cupere B., Beuls I. On the use of endosteal layers and medullary bone from domestic fowl in archaeozoological studies. *Journal of Archaeological Science*. 2002;29(2):123-134. DOI: <https://doi.org/10.1006/jasc.2001.0696>
27. Ларионов В. Ф. Смена покровов и её связь с размножением у птиц. Учёные записки Московского университета. 1945;88:3-96.
28. Фисинин В. И., Коноплева А. П. О физиологических и морфологических процессах в организме птицы при естественной и принудительной линьке. *Сельскохозяйственная биология*. 2015;50(6):719-728. DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2015.6.719rus>

References

1. Ivanova K. Yu. *Produktivnost' kur krossov «Sheyver 2000» i «Loman braun»*. [The productivity of chickens crosses «shaiver 2000» and «lohmanbrown»]. *V mire nauchnykh otkrytiy: mat-ly III Vseros. studencheskoy nauchn. konf. (s Mezhdunarodnym uchastiem)*. [In the world of scientific discoveries: Proceedings of the 3d All-Russian student scientific Conference (with International participation)]. Vol. VI. Ulyanovsk: UGSKhA im. P. A. Stolypina, 2014. pp. 67-71. URL: <http://lib.ugsha.ru:8080/bitstream/123456789/7528/1/2014-09-67-71.pdf>
2. Astrakhantsev A. A., Mikheev K. A. *Rost i razvitie remontnogo molodnyaka yaichnykh kur krossov "Lomann"*. [Growth and development of replacement chickens of "Lohmann" crosses] *Izvestiya Velikolukskoy gosudarstvennoy sel'skokhozyaystvennoy akademii*. 2016;(2):8-13. (In Russ.) URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=26622879>
3. Breugelmans S., Muylle S., Cornillie P., Saunders J., Simoens P. Age determination of poultry: a challenge for customs. *Vlaams Diergeneeskundig Tijdschrift*. 2007;76(6):423-430. URL: <https://www.vdt.ugent.be/sites/default/files/art76605.pdf>
4. Пасніченко О. С., Григорівська А. В., Ткачук С. А. Особливості гістоархітекτονіки середини діафізи плечової кістки качок кросу «Благоварський» у постнатальному періоді онтогенезу. *Проблеми зооінженерії та ветеринарної медицини*. 2016;33(2):248-253. URL: <http://lib.osau.edu.ua/jspui/bitstream/123456789/2341/1/2.pdf>
5. Isaenkov E. A., Kozlov A. B., Volkova M. V., Timofeeva G. S., Panuev M. S. *Vozrastnye izmeneniya oporno-dvigatel'nogo apparata u kur myasnogo napravleniya*. [Age-related changes in the musculoskeletal system in meat chickens]. *Morfologiya zhivotnykh*. 2010;(1):18-22. (In Russ.)
6. Zabudskiy Yu. I. *Reproduktivnaya funktsiya u gibridnoy sel'skokhozyaystvennoy ptitsy. Soobshchenie III. Vliyaniye vozrasta roditel'skogo stada*. [Reproductive function in hybrid poultry. III. An impact of breeder flock age]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya = Agricultural Biology*. 2016;51(4):436-449. (In Russ.) DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2016.4.436rus>
7. Mitchell P. Ch. On longevity and relative viability in mammals and birds with a note on the theory of longevity. *Proceedings of the Zoology Society of London*. 1911;2:425-548. URL: <https://archive.org/details/biostor-107546/page/n1/mode/2up>
8. Klevezal G. A., Smirina E. M. *Registriruyushchie struktury nazemnykh pozvonochnykh. Kratkaya istoriya i sovremennoe sostoyaniye issledovaniy*. [Recording structures of terrestrial vertebrates. A sketch of history and the current state of investigations]. *Zoologicheskyy zhurnal*. 2016;95(8):872-896. (In Russ.) DOI: <https://doi.org/10.7868/S0044513416080079>
9. Sukhanova N. S. *Vozrastnye markery v issledovanii pozvonochnykh zhivotnykh*. [Age markers in the study of vertebrates]. IV gorodskie zoologicheskie chteniya, posvyashchennyye pamyati uchenogo-estestvoispytatelya Sergeya Vladimirovicha Marakova (1929-1986). [IV City Zoological readings dedicated to the memory of the scientist-naturalist Sergey Vladimirovich Marakov (1929-1986)]. Kirov: OOO «Izdatel'stvo «Raduga-PRESS», 2019. pp. 47-50.
10. Nelson R. C., Bookhout T. A. Counts of periosteal layers invalid for aging Canada geese. *The Journal of Wildlife Management*. 1980;44(2):518-521. DOI: <https://doi.org/10.2307/3807992>
11. Drozdowska J., Meissner W. Changes in endosteal cell layer number of long bones are not appropriate for ageing birds: Evidence from Baltic razorbills (*Alca torda* Linnaeus, 1758). *Zoologischer Anzeiger*. 2014;253(6):493-496. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2014.07.001>
12. Van Soest R. W. M., Van Utrecht W. L. The layered structure of bones of birds as a possible indication of age. *Bijdragen tot de Dierkunde*. 1971;41(1):61-66. DOI: <https://doi.org/10.1163/26660644-04101008>
13. Bourdon E., Castanet J., De Ricqlès A., Scofield P., Tennyson A., Lamrous H., Cubo J. Bone growth marks reveal protracted growth in New Zealand kiwi (Aves, Apterygidae). *Biology Letters*. 2009;5(5):639-642. DOI: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0310>
14. Turvey S. T., Green O. R., Holdaway R. N. Cortical growth marks reveal extended juvenile development in New Zealand moa. *Nature*. 2005;435:940-943. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature03635>

15. Angst D., Chinsamy A., Steel L., Hume J. P. Bone histology sheds new light on the ecology of the dodo (*Raphus cucullatus*, Aves, Columbiformes). *Scientific Reports*. 2017;7(1):1-10. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08536-3>
16. Chinsamy A., Angst D., Canoville A., Göhlich U. B. Bone histology yields insights into the biology of the extinct elephant birds (Aepyornithidae) from Madagascar. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2020;130(2):268-295. DOI: <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa013>
17. Stout S. D., Crowder C. Bone remodeling, histomorphology, and histomorphometry. *Bone Histology: An Anthropological Perspective*, Boca Raton: CRC Press, 2011. pp. 1-21. DOI: <https://doi.org/10.1201/b11393>
18. Chinsamy A., Elzanowski A. Evolution of growth pattern in birds. *Nature*. 2001; 412:402-403. DOI: <https://doi.org/10.1038/35086650>
19. De Margerie E. D., Robin J. P., Verrier D., Cubo J., Groscolas R., Castanet J. Assessing a relationship between bone microstructure and growth rate: a fluorescent labelling study in the king penguin chick (*Aptenodytes patagonicus*). *Journal of Experimental Biology*. 2004;207(5):869-879. DOI: <https://doi.org/10.1242/jeb.00841>
20. Hospitaleche C. A., Picasso M. J. B. Textural ageing in *Pygoscelis antarctica* (Aves, Sphenisciformes): a new comparative scale for penguin bones. *Vertebrate Zoology*. 2020;70(2):125-139. DOI: <https://doi.org/10.26049/VZ70-2-2020-03>
21. Meister W. Changes in histological structure of the long bones of birds during the moult. *Anatomical Record*. 1951;111(1):1-21. DOI: <https://doi.org/10.1002/ar.1091110102>
22. Ponton F., Montes L., Castanet J., Cubo J. Bone histological correlates of high-frequency flapping flight and body mass in the furculae of birds: a phylogenetic approach. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2007;91(4):729-738. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00836.x>
23. Prondvai E. Medullary bone in fossils: function, evolution and significance in growth curve reconstructions of extinct vertebrates. *Journal of evolutionary biology*. 2017;30(3):440-460. DOI: <https://doi.org/10.1111/jeb.13019>
24. Streeter M. Histological age-at-death estimation. *Bone Histology: An Anthropological Perspective*, Boca Raton: CRC Press; 2011. pp. 135-152.
25. Mayya A., Banerjee A., Rajesh R. Mammalian cortical bone in tension is non-Haversian. *Scientific Reports*. 2013;3:2533. DOI: <https://doi.org/10.1038/srep02533>
26. Van Neer W., Noyen K., De Cupere B., Beuls I. On the use of endosteal layers and medullary bone from domestic fowl in archaeozoological studies. *Journal of Archaeological Science*. 2002;29(2):123-134. DOI: <https://doi.org/10.1006/jasc.2001.0696>
27. Larionov V. F. *Smena pokrovov i ee svyaz' s razmnozheniem u ptits*. [Change of integuments and its relationship with reproduction in birds]. *Uchenye zapiski Moskovskogo universiteta*. 1945;88:3-96. (In Russ.).
28. Fisinin V. I., Konopleva A. P. *O fiziologicheskikh i morfologicheskikh protsessakh v organizme ptitsy pri estestvennoy i prinuditel'noy lin'ke*. [About physiological and morphological processes in poultry at natural and induced molting]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya* = *Agricultural Biology*. 2015;50(6):719-728. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2015.6.719rus>

Сведения об авторе

✉ **Суханова Наталья Сергеевна**, научный сотрудник отдела экологии животных, ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б. М. Житкова», ул. Преображенская, д. 79, г. Киров, Российская Федерация, 610000, e-mail: vnioz43@mail.ru,
ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-3663-4641>, e-mail: Nat55209@yandex.ru

Information about the author

✉ **Natalya S. Sukhanova**, researcher, the Department of Animal Ecology, Professor B. M. Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, 79, Preobrazhenskaya str., Kirov, Russian Federation, e-mail: vnioz43@mail.ru, **ORCID:** <http://orcid.org/0000-0002-3663-4641>, e-mail: Nat55209@yandex.ru

✉ – Для контактов / Corresponding author