

УДК 57.087:598.322

**ИНДИВИДУАЛЬНАЯ, МЕЖСЕЗОННАЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ
ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ ЯИЦ СЕРОГО ЖУРАВЛЯ:
ПРЕДЛОЖЕНИЕ НОВОЙ МЕТОДИКИ***Сообщение II. Межсезонная и географическая изменчивость окраски. Дискуссия****С.В.Винтер***Ziegelhuettenweg 58, 60598 Frankfurt/Main, Germany*

Ключевые слова: индивидуальная, межсезонная и географическая изменчивость окраски яиц; Gruidae, серый журавль, канадский журавль, Восточная Украина, северо-западная Чукотка, методика описания окраски яиц у птиц

*Посвящается Ю.В.Костину
Dedicated to Yu. V. Kostin*

Individual, inter-seasonal and geographical variability of egg coloration in the Common Crane. Suggestion of a new method. Communication 2. Inter-seasonal and geographical variability of egg coloration. Discussion.* - S.V. Winter. Ziegelhuettenweg 58, 60598 Frankfurt/ Main, Germany

*In a long-term study (1989-2002) of the Common Crane (*Grus grus*) biology on three study areas in Eastern Ukraine a new method of describing the colouration and the micro-relief of the egg-shell surface was developed, following Kostin (1977). A total of 319 eggs in 171 clutches of free-living birds was studied. This is the largest sample so far.*

Up to 107 characters of each egg were documented and frequencies compared between studies and years.

As a result three types of characters could be discriminated: (1) characters that change during the incubation process, (2) characters staying constant throughout the incubation process, (3) characters of the individual female, or of the population (rare characters, constant as well as changing, "markers"). Among characters changing during incubation, the lime film on the egg-shell is found in about 20% of eggs (12% of females), being a clearly inherited character. After the 6th day of incubation, the comparison of the oily gloss of the egg-shell surface allows to determine the sequence of egg laying.

* Сообщение I «Предложение новой методики. Индивидуальная изменчивость окраски яиц» опубликовано в 10-м выпуске «Бранты» (стр.122-142)

* - Communication 1. Proposition of a new method. Individual variability in egg colouration. - Published in Issue 10 of «Branta» (p.122-142).

The total area of the egg-shell surface covered by spots (i.e. the "pattern density") probably is an adaptive character: in 95.6% of the Common Crane eggs 15-40%, and in 96.9% of the Sandhill Crane (*Grus canadensis*) 20-35% of the total surface area are covered with spots.

The comparison of the qualitative egg characters between early (1989-1995) and late (1997-2002) years of the study period in one study area is carried out as well as that between different areas (about 60 km distance apart) within the same years (1997-2001). Inter-seasonal egg differences in one study area (significant differences of 14% of the characters) may be connected with a change of breeding females. A comparison of samples from the study areas A2 and A3 shows that for 4 out of 8 character groups the identity index (*I*) was significantly different. The greatest differences are recorded in the colouration of the superficial spots and the deep spots. In this comparison a considerable part of rare characters is represented only in one of the samples.

Qualitative characters of Common Crane and Sandhill Crane eggs are compared, and groups of conservative (common and similar in different samples) and variable (rare and changing in different samples) characters are distinguished. The characters of pattern density and the concentration of spots on the eggs are very similar in both species. However, in each species the spots are situated on different egg-shell background and are very different by colouration and size.

In general, the description of egg-colouration should aim at a more detailed recording even of the qualitative characters of colouration (an "atomization"), rather than simplifying the description by reducing details to a rough scheme only (e.g. in the approach of Klimov 2003). Our approach shows that one should differentiate characters as much, as the visual powers of distinction allow. Thus the measuring precision can be considerably increased, although it does not reach the precision of traditional quantitative characters (e.g. egg sizes).

In combination with quantitative egg parameters, the suggested method of description of qualitative characters increases the possibilities to analyse individual, populational and geographic variability of eggs and allows to use these data in population biology and in the systematics and phylogeny of this and other groups of birds.

Key words: individual, inter-seasonal and geographical variability, *Gruidae*, Common Crane, Sandhill Crane, Eastern Ukraine, North-West Chukotka, description of egg colouration.

Індивідуальна, міжсезонна і географічна мінливість забарвлення яєць сірого журавля: пропозиція нової методики. Повідомлення II. Міжсезонна і географічна мінливість забарвлення. Дискусія. - С.В.Вінтер. Ziegelhuettenweg 58, 60598 Frankfurt/ Main, Germany

За пропозиціями Ю. В. Костіна (1977), при вивченні біології сірого журавля (*Grus grus*) на трьох стаціонарах Лівобережної України (1989-2002 рр.) відпрацьована нова методика опису забарвлення і мікрорельєфу поверхні шкаралупи яєць. Всього було вивчено 319 яєць в 171 кладці диких птахів. На даний час це найбільша вибірка з відомих.

Під час тестування кожного яйця застосовувалося до 107 характеристик, частота їх трапляння порівнювалася за роками та періодами досліджень. Весь комплекс ознак можна розділити на три основні типи: (1) особливості



яєць, що змінюються при насиджуванні; (2) незмінні при насиджуванні особливості (3) індивідуальні чи популяційні маркери кладок (як змінювані, так і незмінні). Серед ознак, що міняються протягом інкубації, вапняний наліт на поверхні шкаралупи «маркує» 20% яєць (12% самок), явно будучи спадковою ознакою. Після 6-го дня насиджування порівняння інтенсивності блиску шкаралупи яєць в кладці дозволяє однозначно визначити послідовність їх знесення.

Загальна площа шкаралупи, вкритої плямами (тобто «щільність малюнка» яєць), ймовірно, є адаптивною особливістю: у 95.6% сірого журавля - 15-40%, і у 96.9% канадського журавля (*Grus Canadensis*) 20-35% загальної поверхні шкаралупи вкрито плямами.

Проводилося порівняння якісних характеристик яєць між раннім (1985-1995рр.) і пізнім (1997-2002 рр.) періодами дослідження на одному стаціонарі, а також між різними стаціонарами (віддаленими на 60 км) за одні і ті ж роки спостережень (1997 -2002 рр.). Міжсезонні відмінності яєць на одному стаціонарі (14% ознак відрізнялися достовірно) пов'язані зі зміною набору самок, що розмножувалися. Порівняння вибірок на стаціонарах А2 і А3 показало, що для 4 (з 8) груп ознак індекс ідентичності (I) був достовірний за критерієм χ^2 . А найбільші відмінності відзначені у забарвленні поверхневих і глибоких плям. У цьому порівнянні значна частина рідкісних частот представлена тільки в одній з вибірок.

Порівнювалися якісні особливості яєць сірого і канадського журавлів. Виділено консервативні та динамічні групи ознак. Показано велику схожість щільності малюнка і локалізації плям на яйцях цих видів. Проте, у кожного виду плями розташовані на різному фоні шкаралупи і дуже різні за забарвленням і розмірами.

Порівняння з методикою С. М. Клімова (2003) показує, що при формалізації особливостей забарвлення і мікрорельєфу поверхні яєць логічніше виходити з «атомарності» ознак, а не з їх наближеної редуції, розрахованої на непідготовлених спостерігачів. У порівнянні з «клімовським», наш підхід суттєво підвищує точність вимірювання ознак, але через відсутність об'єктивної кількісної основи (кольорові координати забарвлення) все ж таки не наближається до точності вимірювання традиційних кількісних ознак (розміри яєць).

Разом з кількісними параметрами яєць, запропонована методика опису якісних ознак розширить можливості аналізу індивідуальної, популяційної та географічної мінливості яєць, а також використання цих даних в популяційній біології, систематиці і філогенії цієї та інших груп птахів.

Ключові слова: індивідуальна, міжсезонна і географічна мінливість забарвлення яєць; *Gruidae*, сірий журавель, канадський журавель, Східна Україна, північно-західна Чукотка, методика опису забарвлення яєць у птахів.

Результаты и обсуждение (продолжение)

Межсезонные различия окраски и микрорельефа яиц на одном стационаре

Сравнение особенностей яиц серого журавля в начальный (первые 7 сезонов) и поздний (последние 6 сезонов) периоды наблюдений на Изюмской луке (табл. 5), показало

достоверные различия 25 общих и частных признаков (29.1% от 86 анализируемых). Эти расчеты проведены по методу Ф («фи») с арксинус-преобразованием частот (Плохинский, 1970).

Учитывая, что описания большинства кладок сделаны автором, многочисленные отличия между особенностями яиц начальных и последних сезонов можно свести к двум группам:

1. Первые отражают процесс обучения распознавать особенности яиц и совершенствовать их описание.

2. Вторые связаны с естественным изменением набора контролируемых пар (поскольку каждая из них гнездилась несколько сезонов подряд, после чего ее нередко сменяла на этом участке другая) и маленькой сезонной выборкой (в среднем - 17.3 яиц у 9.2 гнездовых пар).

К группе 1 отнесены следующие 13 признаков (15.1%), изменения которых от ранних сезонов к поздним имели две тенденции:

а) частоты признака были выше в начальные сезоны, потому что мы не замечали, что он состоит из двух, дискретных особенностей. Так, наличие лишь одного типа поверхностных пятен (табл. 5, 4.1.) в первые 7 сезонов было отмечено в 3 раза чаще, чем позднее, когда мы рассмотрели, что у 89.2-94.3 % яиц есть 2 типа окраски поверхностных пятен. Сюда же относятся качественные показатели табл. 5: 4.5; 6.4; 8.2; 8.4.

б) частоты признака оказались ниже в начальные сезоны, потому что мы отмечали его лишь время от времени, не включая в обязательные (4.2; 4.3; 4.4; 4.4.5; 8.1; 8.1.2; 8.3; 8.3.1).

Таблица 5. Окраска и микрорельеф поверхности скорлупы яиц серого журавля

Table 5. Coloration and micro-relief of the Common Crane egg-shell

Качественные показатели Qualitative features	A2			A3
	1989- 1995 гг.	1997- 2002 гг.	1997- 2001 гг.	1997- 2001 гг.
	n = 123	n = 102	n = 87	n = 67
I	2	3	4	5
1. Окраска основного фона скорлупы Background colouration	I	II	III	IV
1.1. Кремовая (или желтовато-кремовая) Cream-coloured (or yellowish-cream-coloured)	22.0 ²	8.8 ²	2.3 ²	16.4 ²
1.2. Коричнево-кремовая Brownish-cream-coloured	18.7	19.6	19.5	23.9
1.3. Розовато-кремовая Pinkish-cream-coloured	3.3	7.8	9.2	6.0
1.4. Красноовато-кремовая Reddish-cream-coloured	6.5	2.0	2.3	1.5
1.5. Красноовато-коричнево-кремовая Reddish-brownish-cream-coloured	2.4	4.9	4.6	-
1.6. Зеленоовато-красноовато-кремовая Greenish-reddish-cream-coloured	-	-	-	3.0
1.7. Зеленоовато-кремовая Greenish-cream-coloured	31.6 ²	13.7 ²	16.1	25.3
1.8. Зеленоовато-коричнево-кремовая Greenish-brownish-cream-coloured	10.6 ¹	22.5 ¹	21.9	13.4
1.9. Зеленоовато-голубовато-кремовая Greenish-bluish-cream-coloured	4.9 ²	16.7 ²	19.5 ¹	7.5 ¹
1.10. Голубовато-коричнево-кремовая Bluish-brownish-cream-coloured	-	2.0	2.3	-

Продолжение таблицы 5.

1	2	3	4	5
1.1. Светло-голубовато-зеленовато-коричневая Light-bluish-greenish-brownish	-	-	-	3.0
2.1. Равномерная окраска фона Equal colouration of background	97.6	96.1	95.4	91.0
2.2. Неравномерная окраска фона Unequal coloration of background	2.4	3.9	4.6	9.0
2.2.1. С резким посветлением на клоакальном (остром) полюсе With abrupt lightening of coloration on the pointed pole	1.6	3.9	4.6	4.5
2.2.2. С резким посветлением на инфундибулярном (тупом) полюсе With abrupt lightening of coloration on the obtuse pole	-	-	-	3.0
2.2.3. С резким посветлением на обоих полюсах With abrupt lightening of coloration on the both poles	0.8	-	-	-
2.2.4. С потемнением в виде кровеносных сосудов на остром полюсе With darkening of coloration as blood vessels on the pointed pole	-	-	-	1.5
3. Поверхность скорлупы испачкана грязью Surface of the egg-shell is dirty with mud	-	2.0	2.3	-
4.1. Поверхностные пятна. Один тип (окраски) пятен Surface spots. One coloration type of spots	35.0 ³	10.8 ³	5.7	10.5
4.1.1. Светло-коричневые, контрастные, мелкие (2-4 мм) Light-brown, contrast, small-size (2-4 mm)	1.6	1.0	1.1	-
4.1.2. Те же, но средние (4-6 мм) Light-brown, contrast, mid-size (4-6 mm)	17.2 ³	1.0 ³	-	6.0
4.1.3. Коричневые, контрастные, мелкие (2-4 мм) Brown, contrast, small-size (2-4 mm)	-	-	-	1.5
4.1.4. Те же, но средние (4-6 мм) Brown, contrast, mid-size (4-6 mm)	-	2.9	-	3.0
4.1.5. Темно-коричневые, мелкие (2-4 мм) Dark-brown, contrast, small-size (2-4 mm)	-	2.0	-	-
4.1.6. Красно-коричневые, средние (4-6 мм) Red-brown, contrast, mid-size (4-6 mm)	14.6 ²	3.9 ²	4.6	-
4.1.7. Светло-зеленовато-коричневые, контрастные, средние (4-6 мм) Light-greenish-brown, contrast, mid-size (4-6 mm)	1.6	-	-	-
4.2. Два типа (окраски) поверхностных пятен Two coloration types of surface spots	65.0 ³	89.2 ³	94.3	89.5
4.2.1. Светло-коричневые и коричневые, контрастные, мелкие (2-4 мм) Light-brown and brown, contrast, small-size (2-4 mm)	-	2.0	5.7	4.5
4.2.2. Те же, но средние (4-6 мм) Light-brown and brown, contrast, mid-size (4-6 mm)	2.4 ¹	8.8 ¹	-	3.0
4.2.3. Те же, но крупные (6-10 мм) Light-brown and brown, contrast, large (6-10 mm)	-	-	-	1.5
4.2.4. Светло-коричневые и красновато (ржавчато)-коричневые, мелкие (2-4 мм) Light-brown and reddish(russet)-brown, contrast, small-size (2-4 mm)	5.7	6.9	8.0	6.0
4.2.5. Те же, но средние (4-6 мм) Light-brown and reddish(russet)-brown, contrast, mid-size (4-6 mm)	30.1 ³	52.8 ³	58.8	64.0
4.2.6. Те же, но крупные (6-10), ориентированные вдоль оси яйца Light-brown and reddish(russet)-brown, contrast, large (6-10 mm), oriented along the egg axis	2.4	6.9	8.0 ¹	1.5 ¹
4.2.7. Те же, но очень крупные (8-10 x 10-20 мм), вытянутые вдоль оси яйца Light-brown and reddish(russet)-brown, contrast, very large (8-10 x 10-20 mm), elongated along the egg axis	-	9	6.9	-

1	2	3	4	5
4.2.8. Те же, но представлены чередованием а) очень крупных (10-20 мм), вытянутых вдоль оси яйца и б) средних (3-5) Light-brown and reddish(russet)-brown, contrast, represented by alternation of a) very large (10-20 mm), elongated along the egg axis and b) mid-size (3-5 mm)	-	2.0	2.3	-
4.2.9. Светло-красновато-коричневые и красновато-коричневые, средние (4-6 мм) Light-reddish-brown and reddish-brown, mid-size (4-6 mm)	17.1 ³	3.9 ³	4.6	3.0
4.2.10. Светло-коричневые и красновато-бурые, средние (4-6мм) Light-brown and reddish-brown, mid-size (4-6 mm)	3.3	-	-	-
4.2.11. Коричневые и зеленовато-коричневые, средние (4-6 мм) Brownish and greenish-brown, mid-size (4-6 mm)	1.6	-	-	-
4.2.12. Светло-красновато-коричневые и зеленовато-коричневые, средние (4-6 мм) Light-reddish-brown and greenish-brown, mid-size (4-6 mm)	2.4	-	-	6.0
4.3. Три типа (окраски) поверхностных пятен Three coloration types of surface spots	4.9 ²	15.7 ²	14.9	22.4
4.3.1. (4.2.5. плюс) густые мелкие (0.2-1.0 мм) темно-коричневые точки, по всему фону скорлупы (4.2.5. plus) dense small-size (0.2-1.0 mm) dark-brown dots over the all egg-shell background	-	4.9	12.6	20.9
4.3.2. (4.2.5. плюс) те же, но только на тупой половине яйца (4.2.5. plus) dense small-size (0.2-1.0 mm) dark-brown on an obtuse half of the egg	-	-	-	1.5
4.3.3. (4.2.2. плюс) те же, по всему фону скорлупы (4.2.2. plus) dense small-size (0.2-1.0 mm) dark-brown dots over the all egg-shell background	4.9	10.8	2.3	-
4.4. Поверхностные пятна цвета „запекшейся крови“ Surface spots of “coagulated blood” color	73.2 ³	94.1 ³	94.3	94.0
4.4.1. Мелкие (1-3 мм), единичные (до 10 штук), на тупом полюсе Small-size (1-3 mm), isolated (up to 10 items), on the obtuse pole	8.9	14.7	12.6 ²	1.5 ²
4.4.2. Те же, единичные, но кроме тупого полюса - в средней части длины яйца Small-size (1-3 mm), isolated (up to 10 items), on the obtuse pole and in the middle part of the egg length	0.8	-	-	-
4.4.3. Те же, но редкие (10-20 шт.), на тупом полюсе Small-size (1-3 mm), rare (10-20 items), on the obtuse pole	-	3.9	1.1	-
4.4.4. Те же, но обычные (20 шт.) на тупом полюсе Small-size (1-3 mm), usual (20 items), on the obtuse pole	-	-	-	3.0
4.4.5. Средние (3-5), единичные (до 10 шт.), на тупом полюсе Mid-size (3-5mm), isolated (up to 10 items), on the obtuse pole	26.8 ²	46.1 ²	47.3	53.7
4.4.6. Те же, единичные, но кроме тупого полюса - в средней части длины яйца Mid-size (3-5 mm), isolated (up to 10 items), on the obtuse pole and in the middle part of the egg length	-	1.0	1.1	-
4.4.7. Те же, но редкие (10-20 шт.) на тупом полюсе Mid-size (3-5 mm), rare (10-20 items), on the obtuse pole	7.3	2.9	3.4	10.4
4.4.8. Те же, но частые (до 50 шт.), на тупом полюсе Mid-size (3-5 mm), frequent (up to 50 items), on the obtuse pole	-	-	-	4.5
4.4.9. Крупные (5-10 мм), единичные (до 10 шт.), на тупом полюсе Large (5-10 mm), isolated (up to 10 items), on the obtuse pole	29.4	21.6	24.1	14.9
4.4.10. Те же, но редкие (10-20 шт.), на тупом полюсе Large (5-10 mm), rare (10-20 items), on the obtuse pole	0.8	3.9	4.6	-

Продолжение таблицы 5.

1	2	3	4	5
4.4.11. Очень крупные (8-20 мм), обычные (20 шт.), на тупом полюсе Very large (8-20 mm), usual (20 items), on the obtuse pole	-	-	-	4.5
4.4.12. Лентовидные, крупные (2 x 15 мм), единичные (до 10 шт.), на тупом полюсе Ribbon-like, large (2 x 15 mm), isolated (up to 10 items), on the obtuse pole	-	-	-	1.5
4.4.13. По одной черной полосе (2-3 x 15-17 мм), у тупого и острого полюсов As a black stripe (2-3 x 15-17 mm) at the both obtuse and pointed poles	-	1.0	-	-
4.5. ПЦЗК* не отмечены Surface spots of "coagulated blood" color are not observed	26.8 ³	5.9 ³	5.7	6.0
5.1. Глубокие пятна. Один тип (окраски) пятен Deep spots. One coloration type	91.9	97.1	96.6	95.5
5.1.1. Светло-бурые, размытые, мелкие (2-4 мм) Light-grayish-brown, indistinct, small-size (2-4 mm)	-	-	-	3.0
5.1.2. Те же, но средние (4-6 мм) Light-grayish-brown, indistinct, mid-size (4-6 mm)	10.6 ³	1.0 ³	1.1 ³	16.4 ³
5.1.3. Светло-красновато-бурые, размытые, мелкие (2-4 мм) Light-reddish-grayish brown, indistinct, small-size (2-4 mm)	-	-	-	10.4
5.1.4. Те же, но средние (4-6 мм) Light-reddish-grayish brown, indistinct, mid-size (4-6 mm)	58.5	46.1	54.2	52.2
5.1.5. Те же, но очень крупные (8-10 x 10-20 мм), вытянутые вдоль оси яйца Light-reddish-grayish brown, indistinct, very large (8-10 x 10-20 mm) elongated along the egg axis	1.6	4.9	5.7	-
5.1.6. Те же, но представлены чередованием: а) очень крупных (8-10 x 10-20 мм), вытянутых вдоль оси яйца и б) средних (3-5 мм) the same spots but represented by alternation of a) very large (10-20 mm), elongated along the egg axis and b) mid-size (3-5 mm)	-	3.9	4.6	-
5.1.7. Красновато-бурые, размытые, средние (4-6 мм) Reddish-grayish-brown, indistinct, mid-size (4-6 mm)	12.2	13.7	11.5	-
5.1.8. Светло-фиолетово-коричневые, размытые, мелкие (2-4) Light-violet-brown, indistinct, small-size (2-4 mm)	1.6	4.9	2.3	4.5
5.1.9. Те же, но крупные (6-8) Light-violet-brown, indistinct, large (6-8 mm)	-	-	-	-
5.1.10. Те же, но средние (4-6 мм) Light-violet-brown, indistinct, mid-size (4-6 mm)	3.3 ³	18.6 ³	12.6	4.5
5.1.11. Фиолетово-коричневые, размытые, мелкие (2-4 мм) Violet-brown, indistinct, small-size (2-4 mm)	-	-	-	1.5
5.1.12. Те же, но средние (4-6) Violet-brown, indistinct, mid-size (4-6 mm)	4.1	2.0	2.3	3.0
5.1.13. Фиолетово-бордовые, размытые, средние (4-6 мм) Violet-vinous, indistinct, mid-size (4-6 mm)	-	2.0	2.3	-
5.2. Два типа (окраски) глубоких пятен Two coloration types of deep spots	8.1	2.9	3.4	4.5
5.2.1. Светло-красновато-бурые и светло-бурые, размытые, средние (4-6 мм) Light-reddish-grayish brown and light-grayish brown, indistinct, mid-size (4-6 mm)	1.6	-	-	3.0
5.2.2. Светло-красновато-коричневые и красновато-коричневые, размытые, средние (4-6 мм) Light-reddish-brown and reddish-brown, indistinct, mid-size (4-6 mm)	6.5	-	-	1.5

* ПЦЗК - пятна цвета запекшейся крови.

Продолжение таблицы 5.

1	2	3	4	5
5.2.3. Красноваго-бурые и светло-фиолетовые, размытые, мелкие (2-4 мм) Reddish-grayish brown and light-violet, indistinct, small-size (2-4 mm)	-	2.9	3.4	-
6. Форма и локализация сгущения всех пятен Form and localization of concentration of all spots				
6.1. Сплошная «шапочка» на тупом полюсе (25-50 мм) Compact "cap" at the obtuse pole	41.5	41.2	43.8 ¹	26.9 ¹
6.2. «Шапочка» с просветами на тупом полюсе "Cap" with empty spaces on the obtuse pole	40.7	33.3	33.3	35.8
6.3. „Венчик“ вокруг тупого полюса "Crown" around the obtuse pole	8.9	4.9	3.4 ¹	13.4 ¹
6.4. Сгущение пятен на тупой половине яйца Concentration of spots on the obtuse half of the egg	8.1 ¹	19.6 ¹	18.4	20.9
6.5. Равномерное распределение пятен по всей поверхности яйца Even distribution of spots over the egg-shell surface	0.8	1.0	1.1	3.0
7. Соотношение площадей, занятых поверхностными и глубокими пятнами Ratio of space, occupied by surface and deep spots				
7.1. Равное/equal - 1.0 : 1.0	30.0	24.5	23.0 ¹	40.3 ¹
7.2. 1.5 : 1.0	29.3	38.2	35.7	35.8
7.3. 2.0 : 1.0	28.5	35.3	39.1 ²	19.4 ²
7.4. 3.0 : 1.0	7.3 ¹	1.0 ¹	1.1	1.5
7.5. 1.0 : 1.5	3.3	1.0	1.1	3.0
7.6. 1.0 : 2.0	0.8	-	-	-
7.7. 1.0 : 3.0	0.8	-	-	-
8. Микрорельеф поверхности скорлупы яиц Micro-relief of egg-shell surface				
8.1. Известковые вздутия (0.5-2.0 мм в диаметре и 0.1-0.5 мм высотой) Lime swellings (0.5-2.0 mm in a diameter and 0.1-0.5 mm high)	31.7 ³	58.8 ³	62.1	64.2
8.1.1. Единичные (до 5 штук), у тупого полюса Isolated (up to 5 items), at the obtuse pole	25.2	36.3	42.7	32.8
8.1.2. Редкие (5-10 шт.), у тупого полюса Rare (5-10 items), at the obtuse pole	1.6 ¹	8.8 ¹	8.0	-
8.1.3. Обычные (10-20 шт.), там же Usual, (10-20 items), at the obtuse pole	0.8	2.9	1.1	-
8.1.4. Единичные, у острого полюса Isolated, at the pointed pole	-	1.0	-	1.5
8.1.5. Единичные, по всей поверхности яйца Isolated, over all egg-shell surface	4.1	5.9	5.7 ²	23.9 ²
8.1.6. Частые (8-15 шт./ см ²), по всей поверхности (50 шт.) Frequent (8-15 swellings/ cm ²), over all egg-shell surface (50 items)	-	-	-	6.0
8.1.7. Сплошная сеть известковых вздутий, отсутствующих лишь на трети длины яйца, у острого полюса Continuous net of lime swellings, lacking only at the third part of the egg length, at the pointed pole	-	3.9	4.6	-
8.1.8. «Нашлепка»-вздутие (4 x 5 мм), на тупом полюсе "Slapping"-swelling (4 x 5 mm), on the obtuse pole	-	-	-	1.5
8.2. Не отмечены Lime swellings are not observed	68.3 ³	41.2 ³	37.9	35.8
8.3. Борозды и складки на скорлупе Furrows and folds on the egg-shell	3.2 ²	13.7 ²	12.6	13.5
8.3.1. Складки (1-4 шт.) или глубокие борозды (1-3 шт.), на остром полюсе Folds (1-4 items) or deep furrows (1-3 items), on the pointed pole	1.6 ²	11.7 ²	10.4	4.5

Окончание таблицы 5.

1	2	3	4	5
8.3.2. Волнисто-морщинистая поверхность скорлупы, на остром полюсе Wavy-wrinkled surface of the egg-shell, on the pointed pole	1.6	1.0	1.0	1.5
8.3.3. Складки и борозды на тупом полюсе Folds and furrows on the obtuse pole	-	1.0	1.1 ¹	7.5 ¹
8.4. Не отмечены Furrows and folds are not observed	96.8 ²	86.3 ²	87.4	86.5

Примечания: А2 - Изюмская лука; А3 - Серебрянское лесничество; расположение разделов и признаков таблицы 5 аналогично таблице 2 (Бранта № 10, Сообщение 1, с. 130-135), при сравнении столбцов I- II и III- IV, разница достоверна для: 1 - первого порога вероятности ($\beta > 0.95$); 2 - второго порога вероятности ($\beta > 0.99$); 3 - третьего порога вероятности ($\beta > 0.999$).

Notes: A2 - Izyumskaya Luka; A3 - Serebryanskoye Forestry; Location of columns and features is identical to Table 2 (Branta, Iss.10, Communication1, P.130-135). Comparing column I with II and III with IV, level of significance is:

1 - $P < 0.05$; 2 - $P < 0.01$; 3 $P < 0.001$.

К группе 2 отнесены изменения других признаков, связанных с ротацией пар на контролируемом участке. Изменения этих, хорошо заметных, а потому легко контролируемых особенностей, можно свести к двум вариантам: частоты одних особенностей а) существенно возросли (1.8; 1.9; 4.2.2; 4.2.5; 5.1.10), а других - б) существенно снизились (1.1; 1.7; 4.1.2; 4.1.6; 4.2.9; 5.1.2; 7.4) Итак, отличия группы 2 охватили еще 12 достоверно различных особенностей (14% от общего).

Особенности окраски и микрорельефа яиц на разных стационарах в одинаковые сезоны

Это сравнение основано на синхронных наблюдениях в течение 5 сезонов (1997-2001гг.) на Изюмской луке (табл.5, А2) и в Серебрянском лесничестве (табл.5, А3), где описаны соответственно 87 (из 46 кладок) и 67 (из 34) яиц. Сравнение облегчало то, что для А2 в эти и другие сезоны были описаны 224 яйца (123 кладки), что служило своего рода «генеральной совокупностью». Кроме того, объективность этого сравнения существенно выше из-за отсутствия различий, связанных с процессом обучения описывать кладки.

Как видно из столбцов III-IV (табл.5), различия качественных показателей окраски и микрорельефа поверхности скорлупы можно свести в 2 группы:

1. Достоверно различные частоты признаков, характерных для яиц серого журавля обоих стационаров (11, или 11.8 % от 93 особенностей).

2. Признаки, характерные для яиц только одного из стационаров (по принципу «есть - нет»), а потому не поддающиеся сравнению (однако слишком многочисленные, чтобы ими пренебречь: в общей сложности 42 пары признаков, или 45.2 % от общего). Яйцам из гнезд с Изюмской луки (А2) были свойственны 19 признаков, отсутствующих у яиц, описанных из Серебрянского лесничества (А3). Однако здесь отмечены 23 другие особенности, отсутствовавшие на предыдущей контрольной территории. В группе 1 достоверно-различные частоты одних признаков, возрастали от А2 к А3 (1.1; 5.1.2; 6.3; 7.1; 8.1.5; 8.3.3), других – снижались (1.9; 4.2.6; 4.4.1; 6.1; 7.3). Количественная характеристика достоверно различных частот, по группам признаков сведена в таблице 6.

Сравнение частот самых редких признаков нашей выборки ($n=292$; табл. 7) становится возможным лишь при 4-х и более встречах. Следовательно, чтобы «перевести» самые редкие особенности из ряда «есть-нет» в состояние «больше-меньше», необходимо

минимум 4-х-кратное увеличение выборки (до 1200 яиц). Только тогда можно ожидать 2-кратного уменьшения статистической ошибки (S p; Животовский, 1991), что не просто для большинства журавлей, за исключением *Grus canadensis*, *G. antigone*, *G. rubicundus* (Walkinshaw, 1949; Archibald, Swengel, 1987; Винтер, 2002).

Таблица 6. Сводная таблица окраски и микрорельефа поверхности скорлупы яиц *Grus grus*.
Table 6. Summarized table of coloration and micro-relief of the egg-shell surface of *Grus grus*.

Качественные показатели Qualitative characters № соответствует таблице 5 (в скобках число морф в группе) Numbers as in Table 5 (numbers of morphs in this group are in brackets)	Число достоверно различных признаков внутри группы (абс.) (число признаков, отмеченных только в 1 столбце) Significantly different characters inside one group (characters, registered only in one column)			
	A2			A3
	1989-1995 n=123	1997-2002 n=102	1997-2001 n=87	1997-2001 n=67
1. Окраска основного фона скорлупы (18) Coloration of the egg-shell background (18)	4 (1)	4 (2)	1 (5)	1 (7)
4. Поверхностные пятна. Один тип окраски. Два типа окраски поверхностных пятен. Три типа окраски поверхностных пятен (27) Surface spots. One, two and three coloration types of surface spots (27)	8 (4)	8 (6)	1 (5)	1 (7)
4.4. Поверхностные пятна цвета „запекшейся крови“ (15) Surface spots of „coagulated blood“ color (15)	3 (1)	3 (3)	1 (3)	1 (4)
5. Глубокие пятна. Один тип окраски Два типа (окраски) глубоких пятен (18) Deep spots. One and two coloration types of deep spots (18)	2 (2)	2 (3)	1 (5)	1 (5)
6. - 7. Форма и локализация сгущения всех пятен. Соотношение площадей, занятых поверхностными и глубокими пятнами (12) Form and localization of concentration of all spots. Ratio of areas, occupied by surface and deep spots (12)	2 (2)	2 (-)	4 (-)	4 (-)
8. Микрорельеф поверхности скорлупы яиц. Известковые вздутия. Борозды и складки на скорлупе (15) Micro-relief of egg-shell surface. Lime swellings. Furrows and folds on the egg-shell (15)	6 (-)	6 (3)	2 (3)	2 (3)
Число достоверно различающихся особенностей (признаков, отмеченных только в одном из сравниваемых столбцов), абс. (105) Sum of significant different characters (characters, registered only in one of compared columns), abs. (105)	25 (10)	25 (17)	11 (19)	11 (23)
% (100)	23.8 (9.5)	23.8 (16.2)	10.5 (18.1)	10.5 (21.9)

Примечание: A2 - Изюмская лука; A3 - Серебрянское лесничество.

Notes: A2 - Izyumskaya Luka; A3 - Serebryanskoe Forestry

Значимые различия в частотах многих особенностей окраски и микрорельефа (табл. 5 и 6), к сожалению, дают размытую картину соотношения выборок и требуют иного расчета, что и сделано по Л.А.Животовскому (1979; 1980; табл. 8).

Сравнение выборок из стационаров A2 и A3, за одни и те же годы показывает наибольшие различия в окраске поверхностных ($r = 0.791 \pm 0.035$) и глубоких ($r=0.707 \pm 0.052$) пятен. Для 4-х из 8-ми (табл. 8: 4; 4.4-4.5; 5; 8.1-8.2) групп признаков



Таблица 7. Встречи редких особенностей окраски и микрорельефа поверхности яиц серого журавля нашей выборки (по табл. 2 (5) и 4; 116 признаков)

Table 7. Incidence of rare coloration and micro-relief features of the Common Crane eggs in our sample (Tables 2 (5) and 4; 116 features)

N	$p \pm S_p$	p_i / S_{p_i}	Σ
1	0.00343 ± 0.00341	1.006	16
2	0.00685 ± 0.00483	1.418	13
3	0.01027 ± 0.00591	1.738	5
4	0.01370 ± 0.00680	2.015	8
5	0.01712 ± 0.00759	2.256	2

Примечания: N - Признаки отмечены, раз; $p \pm S_p$ - частота признаков ($p = n / N$) и статистическая ошибка

$$S_p = \sqrt{p(1-p)/N};$$

$p \pm S_p$

Σ - общее число редких признаков.

Notes: N - Features are registered, time; $p \pm S_p$ - frequency of features ($p = n / N$) and statistical error

$$S_p = \sqrt{p(1-p)/N};$$

$p \pm S_p$

Σ - Total number of rare features.

индекс идентичности выборок был выше третьего ($\beta > 0.999$), а для одной – выше второго ($\beta > 0.99$) порогов достоверных различий по критерию χ^2 .

Недостоверность различий в группах 6, 7 и 8.3-8.4 (табл. 8) связана не только с консервативностью этих признаков, но и, вероятно, с недостаточной проработкой деталей их описания. Так, для формы и локализации сгущения всех пятен (табл. 5; гр.6), вероятно надо детализовать расположение сгущения, что удобнее делать в лаборатории, по фотографиям.

Применительно к признаку 6.1 (нумерация как в табл. 5) можно выделить 3 группы: сплошная «шапочка», диаметром: 30-40; 40-50 и 50-60 мм. Дистанция от нижнего края «шапочки» до тупого полюса, по длинной оси яйца: 10; 20 и 30 мм (см. Сообщение I, далее – Сообщ. I, рис.3, 1-3).

- 6.2. То же для «шапочки» с просветами (Сообщ. I, рис.3, 4 – 6).
- 6.3. Ширина «венчика»: 15; 20 и 30 мм (Сообщ. I, рис.3, 8). Дистанция от нижнего (срединного) края до тупого полюса, по длинной оси яйца.

Разделы 8.1 и 8.3 надо объединить, оценив возможную корреляцию известковых вздутий и складок скорлупы. Вероятно, это позволит найти больше различий выборок.

В дополнение к табл.8, приводим особенности частоты, которые достоверно различались у выборок из А2 и А3 (табл.9) и сформировали неидентичные 5 групп признаков из 8 (табл.8). Как видно из табл. 9, не идентичность окраски фона скорлупы определяется обратным соотношением кремового и зеленовато-голубовато-кремового. Различия в окраске поверхностных пятен определяют разное число морф из А2 и А3 - разница в частоте одного и трех типов окраски пятен. Различие критерия идентичности ПЦЗК определяют несоответствие числа морф и мелких единичных или редких и крупных пятен на тупом полюсе. При 15 морфах глубоких пятен, лишь 5 – общие, а 10 – различны (по 5 морф представлены только в одной из выборок); среднее же число морф у каждой выборки – одинаково, как и частоты одного (соответственно, 96.6 и 95.5%) или двух типов окраски (3.4 и 4.5 %) глубоких пятен. Различия критерия идентичности по известковым «вздутиям», несомненно, определилось разницей в частотах 8.1.5. Сходство групп 6, 7 и 8.3-8.4 определялось одинаковым числом совпадающих морф и их компенсаторной реакцией: «снижение» частоты «сплошной шапочки» яиц из стационара А3 сопровождалось увеличением частоты «венчика» на них. Напротив, «увеличение» (по сравнению со стационаром А2) частоты признака 7.1 на А3, снижало ее в 7.3 (табл.5 и 9).

При ограниченности наших данных и отсутствии представлений о наследуемости комплекса «окрасочных» особенностей, их взаимосвязи друг с другом и с внешними условиями, возможно влияющими на выраженность (или частоту) признаков, уже сейчас можно отметить следующее.

Таблица 8. Внутрипопуляционное разнообразие (μ ; h) и сходство (r ; I) окраски и микрорельефа поверхности яиц серого журавля в выборках А2 и А3

Table 8. Intrapopulational variability (μ ; h) and similarity (r ; I) of coloration and micro-relief of Common Crane egg's shell in А2 and А3 areas

Качественные показатели* Qualitative features*	А2		А3	
	$\mu_{III} \pm S\mu$ $h_{III} \pm Sh$	$\mu_{IV} \pm S\mu$ $h_{IV} \pm Sh$	$r_{III-IV} \pm Sr$	I_{III-IV}
1. Окраска основного фона скорлупы яиц Background coloration	8.51 ± 0.38	9.96 ± 0.55	0.862 ± 0.033	28.55 ² (v = 11)
4. Окраска поверхностных пятен Coloration of surface spots	7.92 ± 0.44	9.36 ± 0.71	0.791 ± 0.035	34.63 ³ (v = 12)
4.4–4.5. Поверхностные пятна цвета «запекшейся крови» Surface spots of “coagulated blood” color	5.74 ± 0.39	6.39 ± 0.50	0.853 ± 0.033	28.77 ³ (v = 8)
5. Окраска глубоких пятен Coloration of deep spots	6.96 ± 0.50	6.96 ± 0.56	0.707 ± 0.052	52.56 ³ (v = 9)
6. Форма и локализация сгущения всех пятен Form and localisation of concentration of all spots	3.85 ± 0.23	4.47 ± 0.19	0.971 ± 0.020	8.83 (v = 4)
7. Соотношение площадей, занятых поверхностными и глубокими пятнами Ratio of space, occupied by surface and deep spots	3.69 ± 0.24	3.88 ± 0.26	0.969 ± 0.020	9.40 (v = 4)
8. Микрорельеф поверхности скорлупы: Micro-relief of egg-shell surface:	4.49 ± 0.28	4.57 ± 0.31	0.851 ± 0.033	27.60 ³ (v = 5)
8.1-8.2. Известковые вздутия Lime swellings	0.252 ± 0.047	0.238 ± 0.052	0.980 ± 0.011	6.00 (v = 3)
8.3-8.4. Борозды и складки на скорлупе Furrows and folds on egg-shell	2.18 ± 0.21	2.37 ± 0.24		

Примечание: А2 - Изюмская лука; А3 - Серебрянское лесничество; * - номера в соответствии с табл. 5.

Notes: А2 - Izyumskaya Luka; А3 - Serebryanskoe Forestry; * - numeration from Table 5.

Некоторые общие и частные признаки окраски и микрорельефа поверхности яиц могут служить индивидуальными или популяционными маркерами кладок серого журавля (Сообщ. I, табл.2; табл.5):

1. Плотность рисунка ниже 15 (0.6%) и выше 40 % (3.8%; Сообщ. I, разд.2).
2. “Эритризм” фона скорлупы (12.6%).
3. Неравномерная окраска скорлупы, с изменением цвета или резким посветлением на полюсах (3.5%).
4. Один тип окраски поверхностных пятен (6-11 %, табл.5).
5. Три типа окраски (кроме ПЦЗК) поверхностных пятен (11.7%, Ч.1, табл.2).
6. Отсутствие ПЦЗК (16.7%).
7. Очень крупные (8-20 мм) или лентовидные (2 x 15 мм) ПЦЗК (1.5 %).
8. Два типа глубоких пятен (5.0 %).
9. Очень крупные (10-20 мм) поверхностные (2.5 %) или глубокие (3.5 %) пятна.
10. «Венчик» из всех пятен на тупой половине яйца (8.2 %).
11. Слабое сгущение пятен только на тупой половине яйца (13.8 %).
12. Равномерное распределение пятен по поверхности яйца (2.5 %).
13. Существенное доминирование площади, занимаемой глубокими пятнами над площадью поверхностных (3.8 %).
14. Наличие рельефных борозд или складок скорлупы на одном (чаще остром) из полюсов (9.2 %, Сообщ. I, табл.2).
15. Наличие известкового налета (слоя извести) на поверхности скорлупы свежих яиц (19.0 %, Сообщ. I, разд. 1.1).



Таблица 9. Достоверные различия частот качественных параметров яиц на стационарах А2 и А3
Table 9. Significant differences of frequencies of qualitative egg parameters in areas А2 and А3

Качественные показатели* Qualitative features*	А2 (n = 87)	А3 (n = 67)
1. Фон скорлупы:		
1. Background coloration:		
1.1. Кремовый (желтовато-кремовый)	2.3 ²	16.4 ²
1.1. Cream-colored (or yellowish-cream-colored)		
1.9. Зеленовато-голубовато-кремовый	19.5 ¹	7.5 ¹
1.9. Greenish-bluish-cream-colored		
4.2. Два типа окраски поверхностных пятен:		
4.2. Two coloration types of surface spots:		
4.2.6. Светло-коричневые и красновато-коричневые, крупные, (6-10 мм)		
4.2.6. Light-brown and reddish(russet)-brown, large (6-10 mm)	8.0 ¹	1.5 ¹
4.4.1. ПЦЗК. Мелкие (1-3 мм) единичные (до 10 штук), на тупом полюсе		
4.4.1. Surface spots of "coagulated blood" color. Isolated (up to 10) small (1-3 mm) spots on the obtuse pole	12.6 ²	1.5 ²
5.1.2. Один тип глубоких пятен. Светло-бурые, средние (4-6 мм)		
5.1.2. One coloration type of spots. Light-grayish-brown, mid-size (4-6 mm)	1.1 ³	16.4 ³
6.1. Сплошная «шапочка» на тупом полюсе (35-60 мм)	43.8 ¹	26.9 ¹
6.1. Compact "cap" on the obtuse pole (35-60 mm)		
6.3. «Венчик» вокруг тупого полюса	3.4 ¹	13.4 ¹
6.3. "Crown" around the obtuse pole		
7.1. Соотношение площадей поверхностных и глубоких пятен. П:Г = 1:1		
7.1. Ratio of space, occupied by surface and deep spots S : D = 1 : 1	23.0 ¹	40.3 ¹
7.3. П : Г = 2 : 1	39.1 ²	19.4 ²
7.3. S : D = 2 : 1		
8.1.5. Известковые вздутия по всей поверхности яйца	5.7 ²	23.9 ²
8.1.5. Lime swellings over all egg surface		
8.3.3. Складки и борозды на тупом полюсе	1.1 ¹	7.5 ¹
8.3.3. Folds and furrows on the obtuse pole		

Примечание: А2 - Изюмская лука; А3 - Серебрянское лесничество; * - номера в соответствии с табл. 5.

Notes: А2 - Izyumskaya Luka; А3 - Serebryanskoe Forestry; * - numeration from Table 5.

Доминанты окраски и микрорельефа поверхности яиц серого журавля. В заключение приведем количественно-взвешенное описание доминирующих особенностей (90 и более %) яиц серого журавля (за последние 6 сезонов на А2 и А3, n=169; табл.5). По равномерно-окрашенному, коричневатому-кремовому (21.3%), зеленовато-кремовому (18.3%), кремовому (11.8%), зеленовато-коричневато-кремовому (18.9 %), зеленовато-голубовато-кремовому (13.0%) и розовато-кремовому (7.1%) фону скорлупы (90.4%) яиц, разбросаны один – три типа поверхностных пятен (100 %), размером – 0.2 – 6.0 мм (93.7 %), ПЦЗК (94.1 %), размером – 1.0 – 10.0 мм (98.1%) и один тип глубоких пятен (96.4 %), размером – 2.0 – 6.0 мм (97.2%).

Все эти пятна распределены неравномерно (98.2 %), сгущаясь на инфундибулярной половине яйца (20.1%) или образуя у этого полюса «сплошную шапочку» (35.5%), «шапочку с просветами» (34.3%) и «венчик» (8.3%).

Плотность рисунка из этих пятен – 15–40% (95.6%), а соотношение площадей поверхностных и глубоких пятен – 1.0:1.0 (30.7%), 1.5:1.0 (37.3%), 2.0 : 1.0 (29.0%) – доминируют (97.0%).

На поверхности скорлупы более половины яиц (60.9%) есть известковые вздутия, у остальных – она гладкая, мелкочаечистая (39.1 %). Борозд и складок на поверхности скорлупы нет у 86.4 % яиц, а у 13.6 % - они представлены преимущественно на клоакальном полюсе.

Заметим, что описанные доминирующие (их частоты - выше 5.3%) и не попавшие в описание редкие (частоты – от 0.6 до 3.5 %) особенности, занимали в табл.5 не адекватные объемы. Например, редкие варианты окраски фона скорлупы (1.4, 1.5, 1.6, 1.10 и 1.11), представленные на 8.5% яиц, занимали в табл.5 почти половину (45.5%) перечня (5 из 11). А среди 12 вариантов поверхностных пятен двух типов окраски, редкие (4.2.3, 4.2.7, 4.2.8, 4.2.10 и 4.2.11), представляющие лишь 8.0% яиц, занимали - 41.6% перечня.

Сравнение окраски и микрорельефа яиц у разных видов журавлей

Качественные параметры яиц серого (n=318) и канадского (n=32; Винтер, 2002; 2005) журавлей представлены в табл. 10; 11). Как видно из табл.10, в 5 группах признаков (из 7) критерий идентичности (I) свидетельствовал, что с вероятностью $\beta > 0.999$ выборки принадлежат к разным генеральным совокупностям. То же подтверждал показатель сходства (r) этих групп. На этом фоне, форма и локализация сгущения пятен различалась на уровне первого порога вероятностных прогнозов, а для плотности рисунка различия не доказаны. Показатели сходства (r) этих групп имели «внутривидовой уровень» различий (сравн. с табл.8).

Таблица 10. Окраска и микрорельеф поверхности яиц серого и канадского журавлей

Table 10. Coloration and micro-relief of the Common Crane and Sandhill Crane egg shells

Качественные показатели* Qualitative features*	Число морф Number of morphs			Среднее Mean value $\mu \pm S_{\mu}$		Доля редких морф Part of rare morphs, $h \pm Sh$		r ± Sr	I
	G. grus	G. canad.	Общее both	G. grus	G. canad.	G. grus	G. canad.		
1.Окраска фона скорлупы 1.Background coloration	11	6	5	8.36 ± 0.26	4.52 ± 0.46	0.240 ± 0.024	0.246 ± 0.076	0.742 ± 0.058	40.6 ³
4.1.-4.3. Поверхностные пятна 4.1.-4.3. Surface spots	14	8	5	9.61 ± 0.36	6.46 ± 0.56	0.313 ± 0.026	0.193 ± 0.070	0.310 ± 0.072	103.5 ³
5.1.-5.3. Глубокие пятна 5.1.-5.3. Deep spots	14	8	4	9.16 ± 0.37	7.34 ± 0.39	0.346 ± 0.027	0.083 ± 0.049	0.526 ± 0.057	66.7 ³
6.Форма и локализация сгущения всех пятен 6.Form and localisation of concentration of all spots	5	4	4	4.18 ± 0.10	3.58 ± 0.22	0.164 ± 0.021	0.105 ± 0.054	0.944 ± 0.030	11.5 ¹
7.Соотношение площадей, занятых поверхностными и глубокими пятнами 7.Ratio of space, occupied by surface and deep spots	7	5	4	4.70 ± 0.18	4.51 ± 0.26	0.328 ± 0.026	0.098 ± 0.052	0.786 ± 0.050	41.9 ³
9.Плотность рисунка 9.Pattern density	11	5	5	7.51 ± 0.29	4.45 ± 0.13	0.317 ± 0.047	0.110 ± 0.055	0.886 ± 0.042	18.2

Примечания: * - кроме п.9, нумерация как в табл.5; r ± Sr - показатель сходства; I - критерий идентичности.

Notes: * - numeration from Table 5, except of 9; r ± Sr - Index of similarity; I - Criterion of identity.

Из-за структурированности табл.5, некоторые разделы было невозможно обчислить в табл.10, поэтому важные особенности остались нерасшифрованными. Как видно из табл.11, часть показателей существенно различались:

4.1. Один тип окраски поверхностных пятен представлен у серого журавля на 10.7% яиц, а у канадского – не отмечен;



Таблица 11. Некоторые особенности окраски и микрорельефа поверхности яиц серого и канадского журавлей (в % от общего).

Table 11. Some characters of egg-shell coloration and micro-relief of the Common and Sandhill Cranes (%)

Качественные показатели* Qualitative features*	<i>Grus grus grus</i> (n = 318)	<i>Grus c. canadensis</i> (n = 32)
2.1. Равномерная окраска фона 2.1. Even background coloration	96.5	96.9
2.2. Неравномерная окраска фона 2.2. Uneven background coloration	3.5	3.1
3. Поверхность скорлупы испачкана: 3. Egg-shell surface is dirty with:		
а) грязью/mud	0.6	-
б) голубым соком ягод шикши /blueberry juice	-	43.8
4.1. Поверхностные пятна. Один тип окраски 4.1. One coloration type of surface spots	5.7 – 10.8	-
4.2. Два типа окраски поверхностных пятен 4.2. Two coloration types of surface spots	89.2 – 94.3	96.9
4.3. Три типа окраски поверхностных пятен 4.3. Three coloration types of surface spots	14.9 – 22.4 ¹	3.1 ¹
4.4. ПЦЗК 4.4. Surface spots of “coagulated blood” color	83.3 (94.0-94.3) ²	59.4 ²
4.5. ПЦЗК не отмечены 4.5. Surface spots of “coagulated blood” are not observed	16.7 ²	40.6 ²
5.1. Глубокие пятна. Один тип окраски 5.1. One coloration type of deep spots	95.0	100.0
5.2. Два типа глубоких пятен 5.2. Two coloration types of the deep spots	5.0	-
8.3. Борозды и складки на скорлупе 8.3. Furrows and folds on the egg-shell	12.6 – 13.7	15.6

Примечание: * - нумерация как в табл. 5.

Note: * - numeration from Table 5.

4.3. Три типа поверхностных пятен характерны для 18.3% яиц серого, но только для 3.1% - канадского журавлей;

4.4. ПЦЗК на яйцах серого журавля отмечены чаще, чем у канадского;

5.2. Два типа глубоких пятен отмечены для 3.6 % яиц серого, но не найдены у канадского журавля.

Обратите внимание на неявную в табл.5 группу эритроцитарных (красноватый и розоватый оттенки) фонов: в разных выборках яиц серого журавля такие яйца составили 13.1%, а у канадского – только 3.1% (разница частот, по ϕ -критерию достоверна для первого порога вероятности!).

А в других разделах отмечено удивительное сходство. Так, яйца с неравномерно окрашенным фоном составили 5.9% у серого и 3.1% - у канадского журавлей; столь же сходны группы 4.2. и 8.3.

Итак, вопреки неравномерности (в 5.3 раза различающихся по объему) выборок, это сравнение позволяет выделить консервативные и подвижные признаки яиц этих видов. Вероятно, под контролем стабилизирующего отбора находятся:

2.1. Равномерная окраска фона скорлупы.

4.2. Один и два типа (окраски) поверхностных пятен.

5.1. Один тип (окраски) глубоких пятен.

6. Форма и локализация сгущения всех пятен.

8.4. Отсутствие борозд и складок на скорлупе.

9. Плотность рисунка между 15 и 40 %.

Отметим, что консервативность этих (вероятно, адаптивно-важных) особенностей поддерживается разными путями:

1. Пятна расположены на разных фонах скорлупы.
2. Рисунок формируют поверхностные и глубокие пятна разной окраски и размеров (табл.10 и 11), создавая у этих видов лишь сходную локализацию пятен и плотность рисунка. Интересно, что внутривидовые сравнения яиц серого журавля показывают консервативность тех же особенностей (Сообщ. I, разд. 3; табл.5, 8; разд. 6, 7, 8.3.- 8.4.).

Итак, на внутри - и межвидовом уровнях наиболее консервативны особенности, формирующие общую картину яиц. По равномерно-окрашенному (но индивидуально очень разнообразному) фону распределены разнообразно-окрашенные поверхностные и глубокие пятна, плотность рисунка и характер локализации которых слабо изменчивы, как борозды и складки на остром полюсе яиц. Очевидно, сочетание светлого, «приглушенного» фона скорлупы и характера распределения по нему пятен – родовая или семейственная особенность яиц журавлей. Однако комплекс таких признаков стал заметным лишь после межвидового сравнения.

Дискуссия

В текущей литературе о журавлях, среди единичных работ о размножении, заинтересованный читатель, за редким исключением (Пукинский, Ильинский, 1977; Винтер, Леженкин, 1988; Winter, 1991), не обнаружит ... описаний окраски яиц, хотя данные об их размерах иногда представлены, как дань традиции. Вероятная причина этого, низкая плотность населения большинства видов группы.

К примеру, поработав два сезона с японским и один - с черным журавлями (*Grus japonensis*, *G. monacha*) автор видел только 9 яиц двух видов. Лишь после знакомства с красавкой (*Anthropoides virgo*) (1982 г.) и серым журавлем (1989 г.) на Украине появились надежды осматривать более 5 кладок в сезон, а следовательно - учиться их описывать, чтобы сравнить с другими.

Наиболее подробно кладки серого журавля (12 строк; по 103 яйцам) описаны В.Макачем (Makatsch, 1974). К сожалению, качественные параметры ранжированы им лишь для окраски фона скорлупы, с точностью «по большей части, меньше, редко».

Для семейства *Gruidae* по окраске фона скорлупы M.Schönwetter (1942) выделил 3 группы (и одну – переходную). В описании яиц первой группы (сюда входят интересовавшие нас виды) он ограничивается общей характеристикой, не лишенной недоразумений. Например, «венчик» не наблюдали, но иногда – «шапочку» (на тупом полюсе, С.В.)» (Schönwetter, 1967; с.301). «Венчик» вокруг тупого полюса отмечен нами для 8.2% яиц серого и 18.8% - канадского журавлей! А «иногда», применительно к «шапочке» на тупом полюсе, значит 75.5% для яиц серого и 68.7% - канадского (табл.5; Винтер, 2002; 2005). «Иногда (на тупом полюсе, С.В.) расположены еще поверхностные единичные почти черные «кучки пигмента» (Schönwetter, 1967). Последние, названные здесь ПЦЗК, «иногда» отмечены минимум для 83.3% яиц серого и 59.4% - канадского журавлей (табл.5; Винтер, 2002; 2005). Далее следует таблица промеров яиц (с.304-305) неизвестного географического происхождения, а поскольку средние приведены без стандартных ошибок, различать виды журавлей эти данные не позволяют.

Позже и независимо от автора, методика описания окраски яиц предложена С.М.Климовым с коллегами, как пособие для студентов (Климов и др., 1989). К этому времени мы опубликовали первые попытки в этом направлении (Винтер, 1986; *Lanius sphenocercus*: окраска яиц – с.62;), а в 1984 г. закончили обработку методики на кладках



красавки (Винтер, Леженкин, 1988; окраска яиц - с.40-42). Вариант этой работы представлен в мае 1987 г. на Симпозиуме по журавлям (Winter, 1991). Но об этих публикациях, к сожалению, С.М.Климов (2003) не знал. Мы познакомились с его книгой, когда отработка нашей методики была завершена, а наш материал по окраске яиц канадского журавля – опубликован (Винтер, 2002; Винтер, 2005).

Исходя из предложений Ю.В.Костина (1977), основные разделы наших методик (см. Сообщ. I) совпадают, однако число анализируемых внутри каждого раздела признаков очень различно. Резюмирую наши расхождения.

Окраска фона скорлупы. В зависимости от наличия, отсутствия или сочетания двух пигментов, С.М.Климов выделяет 4 варианта окраски фона, справедливо полагая, что «при таком способе оценки из поля зрения...неминуемо ускользают...переходы от одной цветовой гаммы к другой». Правоту этого замечания покажем примером. Выделяя варианты окраски волос человека по С.М.Климову, получим лишь 2: а) без меланина (альбиотический), б) с меланином (окрашенный). И потеряем 3 легко различимых варианта из 5, для четырех из которых еще можно прибавить градации черного, коричневого, желтого и оранжевого; светлого, средней тональности или темного; с доминированием одного или сходным сочетанием четырех, или менее цветов. Таким образом, можно расширить число анализируемых вариантов до 10 и более, не потеряв возможности различения каждого из них.

Для табл. I (Сообщ. I) мы описывали окраску фона яиц европейских птиц (Harrison, 1975), а затем редуцировали перечень, чтобы соседние варианты не перекрывались. Оказалось, что у 561 вида он представлен 26 вариантами. Их можно объединить в 3 группы: 1. Белые, кремовые, желтые, серые и коричневые или их сочетания (10 морф). 2. Эритроцитические (сочетание группы 1 с розовым, оранжевым или красным; 10 морф). 3. Цианотистые (сочетание группы 1 с зеленым или голубым; 6 морф).

Тип рисунка. Из выделенных С.М.Климовым 4-х типов рисунка, для яиц серого журавля характерны а) пятнистый и б) линейно-пятнистый, что мало прибавляет к нашему описанию, но игнорирует следующие параметры рисунка:

- а) разделение пятен (линий) на поверхностные и глубокие, в зависимости от залегания в толще скорлупы;
- б) окраску каждого из этих типов пятен;
- в) крайние (limit) и средние размеры большинства пятен каждого типа;
- г) соотношение площадей, занятых разными типами пятен.

Места локализации рисунка на поверхности яйца. Выделенные С.М.Климовым 5 типов, указывают лишь район их концентрации, но не характеризуют форму скопления пятен, из-за чего этот раздел теряет ряд характеристик (Сообщ. I, рис.3):

- а) образование «венчика» (кольца из плотно расположенных пятен) вокруг полюса;
- б) «шапочки с просветами» или
- в) «сплошной шапочки», которые могут быть: маленькими, средними или большими, имея диаметр – 35-60 мм (Сообщ. I, рис.3);
- г) пятна могут сгущаться «выше экватора», на тупой половине яйца.

Плотность рисунка. Вместо 11-ти градаций плотности рисунка по Ю.В.Костину, С.М.Климов (2003) предлагает...3, увеличивая «шаг» матрицы с 10 до 33 %, выделяя «а) редкий; б) густой (? С.В.: вероятно, лучше «плотный») и в) сплошной типы густоты рисунка». Ранее показано (Сообщ. I, разд.2, с.139), что «шаг» матрицы даже в 10 % слишком велик, а потому не точен и не позволяет найти возможные межпопуляционные различия у серого журавля.

Наконец, у С.М.Климова также отсутствуют характеристики: а) микрорельефа поверхности скорлупы яиц; б) известкового налета на скорлупе; в) маслянистого блеска поверхности скорлупы.

Естественно, формализация качественных признаков неизбежно ведет к их частичной редукации, нередко «выставляя» ступеньки вместо постепенных переходов между крайними состояниями признаков. При этом (Животовский, 1991) в оценке качественных признаков нет последовательного ряда классов (градаций), показывающих распределение признака, как для количественных особенностей. Полагаю, что формализация качественных признаков должна вести к их разделению на максимальное количество классов, которое еще разрешает различать соседние, но не приводит к устранению из анализа части выборок, что нередко просматривается в работе С.М.Климова (2003, см. с.45-46; 47-50; 54).

Завершая сравнение наших методик, обратим внимание на точность измерения качественных и количественных признаков.

Количественные признаки. Штангенциркуль позволяет измерить длину или максимальный диаметр яиц серого журавля с точностью до 1/600 – 1/1000 от средних величин этих параметров (мм). Вслед за Л.А.Животовским (1991), можно сравнивать «безразмерный» коэффициент вариации (C_v , %) этих параметров у разных выборок. Сравнение его внутри вида или у близких видов рода не вселяет особых надежд на частое обнаружение достоверно различных C_v (Мянд, 1988; наши данные). Это определяется слабой изменчивостью (в пределах вида и рода) количественных параметров яиц, находящихся под давлением многообразных факторов отбора.

Качественные признаки. Следуя за С.М.Климовым, подойдем в их оценке с позиций жесткой формализации: по-памяти, «на глаз» и без тренировки невозможно различать более 3-х градаций плотности рисунка. На что можно рассчитывать при таком подходе? Прежде всего, на то, что «длину в 100%» мы измеряем с точностью до ее трети. Очевидно, чем ниже точность измерения признака, тем меньше надежд на обнаружение различий между выборками. А, значит, в анализе качественных признаков мы обречены регистрировать только грубые и принципиальные различия, в общем-то редкие на популяционном, видовом и родовом уровнях!?

Поэтому, в анализе качественных признаков необходима такая их разбивка на классы, которая позволяет максимальную точность их измерения. Так, при анализе плотности рисунка яиц у исследуемого вида, нет необходимости использовать матрицу всего класса птиц. Ее надо редуцировать до видовых (родовых) лимитов, уменьшив «шаг» матрицы настолько, насколько нормальное зрение разрешает отличать соседние классы. С этих позиций, предложения С.М.Климова, вряд ли претендуют на поиск внутривидовых и видоспецифичных особенностей окраски яиц.

А что дает наша методика? Проанализируем это на примере окраски фона яиц. Адаптируем данные табл. 5 (включающие 3 подраздела и 15 вариантов окраски) к методике С.М.Климова. Поскольку неравномерная окраска фона им не выделена (впервые мы отметили ее для кладок ширококлювой мухоловки *Alseonax latirostris* (Винтер, 1977), а у серого журавля она свойственна 4-9% яиц (табл. 5, 2.2.), образуем из этой группы морфу а) «другие варианты окраски», а остальные редуцируем до доминирующих цветов, а именно: б) «песочного» (по С.Климову), а реально – кремowego, желтовато-кремowego, коричневатого-кремowego, но все же более определенного, чем «песочный»; в) зеленого (хотя половина этой группы тяготеет к голубому) и г) красноватого. Удивительно, что С.М.Климову не попались яйца с доминирующим красноватым фоном – они давно известны для многих птиц и именуются «эритризмом» (Маршалль, 1902; Реу, 1912).

Итак, сведем данные табл. 5 до 4-х вариантов окраски фона скорлупы, предложенных С.М.Климовым для яиц всех птиц Палеарктики (для *Gruiformes* он выделил 3 типа), и обсчитаем по Л.А.Животовскому (1979; 1980): как видно из табл. 12, редукация с 10-12 вариантов окраски фона до 4-х приводит к возрастанию показателя сходства популяций (r) и нивелирует различия. О том же свидетельствует показатель идентичности (I), который

при нашем обсчете был выше второго порога достоверных различий (по критерию χ^2 , $\beta > 0.99$), а при редуцированном обсчете оказался недостоверным, при одной базе данных.

Таблица 12. Окраска фона скорлупы яиц серого журавля на разных участках ареала, при нормальном и редуцированном обсчете (из табл. 5).

Table 12. Coloration of the Common Crane egg-shell in different areas, normal and reduced calculation (from Table 5).

Окраска фона скорлупы Background coloration of egg-shell	A2	A3	$r_{III-IV} \pm S_r$	I_{III-IV}
	$\mu_{III} \pm S_{\mu}$ $h_{III} \pm S_h$	$\mu_{IV} \pm S_{\mu}$ $h_{IV} \pm S_h$		
1. Нормальный обсчет ($m = 10$ и 12)	8.51±0.38	9.96±0.55	0.862±0.033	28.55 ²
1. Normal calculation ($m = 10$ and 12)	0.149±0.038	0.170±0.046		($v = 11$)
2. Обсчет с редуциацией вариантов, до $m=4$	3.39±0.16	3.58±0.15	0.979±0.017	6.36
2. Calculation with reduction of options, up to $m=4$	0.153±0.039	0.105±0.037		($v = 3$)

Примечание: А2 - Изюмская лука; А3 - Серебрянское лесничество.

Notes: A2 - Izyumskaya Luka; A3 - Serebryanskoe Forestry

Существенный недостаток нашей работы – отсутствие объективной количественной основы при описании окраски основного фона и пятен. Выход из этой ситуации – в использовании фотоэлектрических (объективных) колориметров (Добринский, 1970а; 1970б) или цветных атласов с образцами, для которых установлены цветные координаты. Оба эти выхода пока закрыты для полевых орнитологов, поскольку требуют лабораторной обработки материалов. Преодоление этого препятствия в описании окраски кладок журавлей связано со сбором остатков скорлупы после выхода птенцов и анализом этого материала в лаборатории.

Предлагая эту методику, мы не ставим целью создание новой системы и филогении птиц по качественным особенностям их яиц, находя такой подход неубедительным (Sibley, Ahlquist, 1972; Sibley, 1994). Однако, при противоречивости других данных, эти особенности могут сыграть некоторую роль. Тем более, что интерьерные оологические признаки еще не использовали в таксономических и филогенетических работах о журавлях из-за «отсутствия стандартной методики», а потому невозможности «сравнения результатов исследований» (Мянд, 1988: с.148; Fürbringer, 1888; Gadow, Selenka, 1891; Gadow, 1892; Peters, 1934; Berndt, 1938; Sibley, Ahlquist, 1972; Cracraft, 1973; Archibald, 1976; Wood, 1979; Ingold et al., 1987; 1989; Sibley et al., 1988; Krajewski, 1989; Sibley, 1994; Krajewski, Fetzner, 1994; Livesey, 1998).

А вот в самых разных аспектах биологии популяций игнорирование качественных параметров яиц явно не оправдано. Так, внутри- и межвидовое сравнения окраски и микрорельефа яиц показывают возможности использования методики для анализа индивидуальной (меж- и внутрикладковой) изменчивости яиц (сравнение кладок разных самок из одной точки ареала или кладок одной самки в череде сезонов); выяснения наследственной обусловленности этих параметров (наблюдение меченых самок); изучения популяционной (кладки разных самок из близких точек ареала), географической (выборки из удаленных точек ареала), хорологической (в соответствии с временем появления яиц, в одной или разных точках ареала) изменчивости. Несомненно, дальнейшее совершенствование методики (охват пока неизвестных особенностей яиц других видов семейства), повышение точности и детальности описаний яиц позволят использовать окрасочные и микроскульптурные параметры яиц для систематики и филогении.

Благодарности

Эта статья была бы невозможна без постоянного участия в полевых работах П.И.Горлова, а в 1990-1993 гг. – А.А.Шевцова, в 1991 и 1998 гг. – Ю.А.Андрющенко. В организации полевых наблюдений неоценима помощь В.А.Синькова и †Н.П.Синьковой, С.И.Дмитренко, а при составлении компьютерной версии – К.Кернер. Всем им автор искренне благодарен.

Литература

- Винтер С.В. Гнездование ширококлювой мухоловки в Южном Приморье // Орнитология. - 1977. - Вып. 13. - С.74-78.
- Винтер С.В. Биология клинохвостого сорокопуга в Среднем Приамурье // Орнитология. - 1986. - Вып. 21. - С.58-68.
- Винтер С.В. Структура популяции, население, гнезда, кладки и фенология размножения канадского журавля на Северо-Западной Чукотке. // Журавли Евразии. Распределение, численность, биология / ред. В.В.Морозов, Е.И.Ильяшенко. - М., 2002. - Вып.1. - С.191-215.
- Винтер С.В. Исправления и дополнения к статье «Структура популяции, население, гнезда, кладки и фенология размножения канадского журавля на Северо-Западной Чукотке». // Журавли Евразии / ред. Винтер С., Ильяшенко Е. - М., 2005. - Вып.2. - С. 30-31.
- Винтер С.В., Леженкин О.М. Биология журавля-красавки *Anthropoides virgo* (Linnaeus) в Запорожской области // Журавли Палеарктики / ред. Н.М.Литвиненко, И.А.Нейфельдт. - Владивосток, 1988. - С.35-48.
- Добринский Л.Н. Об использовании окрасочных признаков в качестве маркеров популяций птиц // Экология. - 1970а. - №1. - С. 100.
- Добринский Л.Н. Опыт колориметрической оценки окраски полиморфных видов птиц // Зоол.журн., - 1970б. - №10. - С. 1543-1547.
- Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биол., 1979. - Т.40, №4. - С. 587-602.
- Животовский Л.А. Показатель внутривидового разнообразия // Журн.общ.биол. - 1980. - Т.41. - №6. - С.828-836.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. - М.: Наука, 1991. - 271 с.
- Климов С.М. Эколого-эволюционные аспекты изменчивости ооморфологических показателей птиц. - Липецк, 2003. - 208 с.
- Климов С.М., Овчинникова Н.А., Архарова О.В. Методические рекомендации по использованию оологического материала в популяционных исследованиях птиц. - Липецк, 1989. - 9 с.
- Климов С.М., Толмачева Е.И., Шураков С.А. и др. Географические особенности окраски яиц озерной чайки // Мат-лы VI совещ. «Вид и его продуктивность в ареале». - СПб., 1993. - С.102-103.
- Костин Ю.В. О морфологии птичьих яиц и терминологии их описания // Сборн. работ по лесоводству и охотоведению. - Симферополь, 1959. - №5. - С.135-140.
- Костин Ю.В. О методике ооморфологических исследований и унификации описаний оологических материалов. // Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. - Вильнюс, 1977. - Ч.1. - С. 14-22.
- Кудашова Н.Н. Изменения веса яиц в кладках птиц // Экология наземных позвоночных Сибири. - Томск, 1983. - С. 120-127.
- Маршал В. Анатомия птиц в общедоступном изложении. - СПб., 1902. - 356 с.
- Мянд Р. Связь рисунка скорлупы яиц с их размерами и порядком откладывания у чайковых // Тез. докл. Прибалт. конф. молодых орнитологов. - Каунас, 1982. - С. 92-94.
- Мянд Р. Естественная элиминация нормальных и не полностью пигментированных яиц полярной крачки // Изв. АН Эст. ССР. Биол. - 1984. - Т.33. - Вып. 1. - С. 7-14.
- Мянд Р. Внутривидовая изменчивость птичьих яиц. - Таллин: «Валгус», 1988. - 193 с.
- Нумеров А.Д. К вопросу описания окраски птичьих яиц и оценке приспособительного значения // Актуальные проблемы оологии. - Липецк, 2003. - С. 151-153.
- Панченко В.Г., Кашенцева Т.А. Размножение журавлей в питомнике Окского заповедника // Тр. Окск. биосферн. гос. запов. - Рязань, 1995. - Т.19. - С. 236-270.
- Плохинский Н.А. Биометрия., - М., 1970. - 367 с.
- Пукинский Ю.Б., Ильинский И.В. К биологии и поведению черного журавля в период гнездования (Приморский край, бассейн реки Бикин) // Бюлл. МОИП. Отд.биол. - 1977. - Т.82. - Вып. 1. - С. 5-17.
- Словарь русского языка в четырех томах / ред. Евгеньева А.П. - М., 1985- 1988. Изд.третье. - Т.1-IV: I – 696с., II – 736 с., III – 752 с., IV – 800 с.
- Судиловская А.М. Серый журавль *Grus grus* (L.) // Птицы Советского Союза / ред. Дементьев Г.П., Гладков Н.А.



- М. 1951. Т. 2. - С. 102-114.
- Флинт В.Е. Оологический критерий в систематике птиц // Современные проблемы и методы систематики животных. - М., 1972. - С. 59-61.
- Флинт В.Е. Серый журавль *Grus grus* (Linnaeus) // Птицы СССР. Курообразные. Журавлеобразные / ред. Потапов Р.Л., Флинт В.Е. - Л., 1987. - С. 266-279.
- Хохлова Н.А. Материалы о структуре колонии и биологии гнездования речной (*Sterna hirundo* L.) и малой (*Sterna albifrons* Pall.) крачек // Физиологическая и популяционная экология животных. - 1974. - Т. 2. - Вып. 4. - С. 24-30.
- Яблоков А.В., Валецкий А.В. Изменчивость структур пера и окраски яиц у некоторых птиц. // Зоол. журн. - 1972. - Т. 51. - Вып. 2 - С. 248-258.
- Andersen F.S. Contributions to the biology of the Ruff (*Philomachus pugnax* (L.)) // Dansk. Orn. For. Tidsskr. - 1948. - V. 42. - P. 125-146.
- Anderson D.W., Lumsden H.G., Hickey J.J. Geographical variation in the eggshells of Common Loons. // Can. Field Naturalist. - 1970. 84. - P. 351-356.
- Archibald G.W. Crane taxonomy as revealed by the unison call. // Crane research around the world (eds. Lewis J.C., Masatomi H.), Baraboo, WI. 1976. - P. 225-251.
- Archibald G.W., Swengel S. Comparative ecology and behavior of Eastern Sarus Cranes and Brolgas in Australia. // Proc. 1985 Crane Workshop (ed. Lewis J.C.), Grand Island, Nebr., 1987. - P. 107-116.
- Arthur J.A., Beck N.J. Linear estimates of heritabilities and genetic correlations for body weight, egg weight and shell colour in chickens. // Proc. Abstr. Of XV. World's Poultry Congr. New Orleans, 1974. - P. 28.
- Baerends G.P., Hogan-Warburg A.J. The external morphology of the egg and its variability. // Behaviour. - 1982. 82. - P. 1-31; 390-391.
- Baerends G.P., Rhin J.G. van. The effect of colour in egg-recognition by the Black-headed Gull (*Larus r. ridibundus* L.). // Proc. of the Koninkl. Nederl. Akad. van Wetenschappen-Amsterdam. - 1975. Ser. C. 78. - P. 1-20.
- Barth E.K. Egg dimensions and laying dates of *Larus marinus*, *L. argentatus*, *L. fuscus*, and *L. canus*. // Nytt. Mag. Zool. - 1967. 15. - P. 5-34.
- Baumel J.J., King A.S., Lucas A.M. et al. (eds.) Nomina anatomica avium. An Annotated Anatomical Dictionary of Birds. London. 1979. - 637 p.
- Benjamin E.W. A Study of selections for the size, shape, and color of hen's eggs. // Ithaca, New York, Memoir. - 1920. 31. - P. 189-312.
- Berndt R. Intrasternale Trachealschlingen bei Vögeln. // Morph. Jb. - 1938, 82. - P. 27-118.
- Brooke M. de L. Some factors affecting the laying date, incubation and breeding success of the Manx Shearwater, *Puffinus puffinus*. // J. Anim. Ecol., - 1978. 47. - P. 477-495.
- Chamberlin M.L. Relationships between egg pigmentation and hatching sequence in the Herring Gull. // Auk. - 1977. 94. - P. 363-365.
- Coulson J.C. Egg size and shape in the Kittiwake (*Rissa tridactyla*) and their use in estimating age composition of populations. // Proc. Zool. Soc. London. - 1963. 140. - P. 211-227.
- Cracraft J. Systematics and evolution of the Gruiformes (Class Aves). 3. Phylogeny of the suborder Grues. // Bull. Am. Mus. Nat. Hist.. - 1973. 151. - P. 1-128.
- Deeming D.C. (Ed.) Avian Incubation. Behaviour, Environment, and Evolution. Oxford Univ. Press, 2002. - 421p.
- Fürbringer M. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. Bd. 1-2. Amsterdam u. Jena: Van Holkema. 1888. - 1751p.
- Furness R.W. Variations in size and growth of Great Skua *Catharacta skua* chicks in relation to adult age, hatching date, egg volume, brood size and hatching sequence. // J. Zool. - 1983. 199. - P. 101-116.
- Gadow H. On the classification of birds. // Proc. Zool. Soc. Lond. 1892. - P. 229-256.
- Gadow H., Selenka E. Dr. H.G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs. Bd. 6. Abt. 4 Systematischer Teil. Leipzig: C.F. Winter. 1891. - 1008 p.
- Gochfeld M. Intraclutch egg variation: the uniqueness of the Common Tern's third egg. // Bird-Banding. - 1977. 48. - P. 325-339.
- Grant P.R. Variation in the size and shape of Darwin's finch eggs. // Auk. - 1982. 99. P. 15-23.
- Harrison C. Jungvögel, Eier und Nester aller Vögel Europas, Nordafrikas, und des Mittleren Ostens, Hamburg, Berlin. 1975. - 435 p.
- Harrison C. A Field Guide to the Nests, Eggs and Nestlings of North American Birds, London. 1978. - 476 p.
- van Hecke P. Ei- und Flügelbiometrie, Körpergewicht und Flügelmauser beim Baumpieper (*Anthus trivialis*). // Vogelwelt. 1980. - 101. P. 99-114.
- Holyoak D. The relation of egg color to laying sequence in the Carrion Crow. // Bull. Brit. Ornithol. Club. - 1970. - 90. - P. 40-42.
- Ingold J.L., Guttman S.I., Osborne D.O. Biochemical systematics and evolution of the cranes (Aves, Gruidae). // Proc. of the 1983 International Crane Workshop (eds. Archibald G.W., Pasquier R.F.), Baraboo, 1987. - P. 575-584.
- Ingold J.L., Vaughn J.C., Guttman S.I., Maxson L.R. Phylogeny of the cranes (Aves, Gruidae) as deduced from DNA-DNA hybridization and albumin micro-complement fixation analyses. // Auk. - 1989. - 106. - P. 595-602.
- Jones P.J. Some aspects of the feeding ecology of the Great Tit *Parus major* L.. Ph. D.. Thesis, Dept. of Zool., Univ.



- Oxford. 1973. - 157 p.
- Jourdain F.C.R., Borrer C. Erythrisms in the eggs of British birds. // Brit. Birds. 1914. - 7. - P. 246-260.
- Kendeigh S.C., Kramer T.C. & Hamerstrom F. Variations in egg characteristics of the House Wren // Auk. 1956. - 73. - P. 42-70.
- King J.R., Hubbard J.D. Comparative patterns of nestling growth in White-crowned Sparrows. // Condor. - 1981. - 83. - P. 362-369.
- Krajewski C. Phylogenetic relationships among cranes (*Gruiformes: Gruidae*) based on D N A hybridization. // Auk. - 1989. - 106. - P. 603-618.
- Krajewski C., Fetzner J.W. Jr. Phylogeny of cranes (*Gruiformes: Gruidae*) based on cytochrome-B D N A sequences. // Auk. - 1994. - 111. - P. 351-365.
- Labisky R.F., Jackson G.L. Production and weight of eggs laid by yearling, 2-, and 3-year-old Pheasants. // J. Wildl. Manage. - 1969. - 33. - P. 710-721.
- Livezey B.C. A phylogenetic analysis of the *Gruiformes (Aves)* based on morphological characters, with an emphasis on the rails (*Rallidae*). // Phil. Trans. R. Soc. Lond., B. 1998. 353. - P. 2077-2151.
- Lowter P.E. Spotting pattern of the last laid egg of the house sparrow // Journ. Field Ornith. - 1988. - 59. - P.51-54.
- Major R.E., Kendal C.E. The contribution of artificial nest experiments to understanding avian reproductive success: A review of methods and conclusions. // Ibis. - 1996. - 138. - P. 298-307.
- Makatsch W. Der Kranich. 2. Aufl., N.-Brehm-Büch., 229, Wittenberg Lutherstadt. 1970. - 132 p.
- Makatsch W. Die Eier der Vögel Europas. Radebeul: Neumann Verlag. 1974. Bd.1. - 468 p.; 1976. Bd.2. - 460 p.
- Mänd R., Nigul A., Sein E. Oomorphology: a new method. // Auk. - 1986. 103. - P. 613-617.
- Miller E.H. Egg size in the Least Sandpiper *Calidris minutilla* on Sable Island, Nova Scotia, Canada. // Ornith Scand. - 1979. - 10. - P. 10-16.
- Murphy E.C. Breeding ecology of House Sparrows: spatial variation. // Condor. - 1978. - 80. - P. 180-193.
- Murton R.K., Westwood N.I., Isaakson A.J. Factors affecting egg-weight, body-weight and moult of the Woodpigeon *Columba palumbus*. // Ibis. - 1974. - 116. - P. 52-73.
- Ostwald W. (Цит. по Baerends, Hogan-Warburg, 1982) Die Kleine Farbtabelle. Göttingen, Frankfurt, Berlin. "Musterschmidt". 1939.
- Peters J.L. Check-list of birds of the world, 2, Cambridge. 1934. - 401 p.
- Prange H., Alonso J.A., Alonso J.C. et al. Der Graue Kranich. Neue Brehm.- Büch., 229, Wittenberg Lutherstadt. 1989. - 272 p.
- Rey E. (Цит. по van Hecke, 1980) Die Eier der Vögel Mitteleuropas. Bd.1,2. Gera: Köhler. 1912.
- Ridgway R. (Цит. по Baerends, Hogan-Warburg, 1982) Colour standards and colour nomenclature. Washington. Author's edition. 1912.
- Schönwetter M. Die Eier der Kraniche und ihrer Verwandten. // Beitr. Fortpfl.biol. Vögel mit Berücksicht. Oologie. - 1942. 18. 4. - P. 121-130.
- Schönwetter M. Handbuch der Oologie. Lief.1-13. (ed. Meise W.), Berlin: Akademie Verlag. 17. *Gruiformes*. 1967. - P.294-369.
- Sibley C.G., Ahlquist J.E. A comparative study of the egg white proteins of nonpasserine birds. // Peabody Mus. Nat. Hist. Bull. - 1972. 39. - P. 1-276.
- Sibley C.G. On the phylogeny and classification of living birds. // J. Avian Biol. 1994. 25. - P. 87-92.
- Sibley C.G., Ahlquist J.E., Monroe B.L.Jr. A classification of the living birds of the world based on D N A - D N A hybridization studies. // Auk. - 1988. 105. - P. 409-423.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. Introduction to Biostatistics. - New York, 1987.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. - New York, 1995.
- Tammes P.M.L. Bird's egg shells, colour prints of nature. // Ardea. - 1964. 52. - P. 99-110.
- Underwood T.J., Sealy S.G. Adaptive significance of egg coloration. // Avian Incubation. Behaviour, Environment, and Evolution (ed. Deeming D.C.). Oxford University Press. - 2002. - P. 280-298.
- Verbeek N.A.M. Differential predation of eggs in clutches of glaucous-winged gulls *Larus glaucescens*. // Ibis. - 1988. 130. - P. 512-518.
- Verbeek N.A.M. Differential predation on eggs in clutches of northwestern crows: The importance of egg color. // Condor. - 1990. 92. - P. 695-701.
- Walkinshaw L.H. The Sandhill Cranes. // Grandrook Institute of Science Bulletin. - 1949. 29. - P. 1-202.
- Wink M., Ristow D. and Wink C. Biology of Eleonora's falcon (*Falco eleonora*): 7. Variability of clutch size, egg dimensions and egg coloring. // Raptor Research. - 1985. 19. - P. 8-14.
- Winter S.W. The Demoiselle crane in the agricultural landscape of the Ukrainian Steppe zone. // Proceeding 1987 International Crane Workshop. (ed. J. Harris, ICF, Baraboo, Wisconsin. - 1991. - P. 285-294.
- Wood D.S. Phenetic relationships within the Family Gruidae. // Willson Bull. - 1979. 91. - P. 384-399.