

УДК 598.293.1:591.465.11

ОСОБЛИВОСТІ ТА ВЗАЄМОЗВ'ЯЗОК ЗАБАРВЛЕННЯ І ФОРМИ ЯЄЦЬ ТРЬОХ ВИДІВ РОДИНИ ВОРОНОВИХ

Селіверстов М.М.

Черкаський обласний музей

Проаналізовано особливості забарвлення і форми яєць грака, ворони сірої та крука. Встановлено наявність взаємозв'язку між деякими з цих ознак. Випробувано нову методику оцінки форми пташиного яйця.

Ключові слова: грак, ворона сіра, крук, забарвлення яєць, форма яєць.

Some egg marking and shape traits and their correlation in three crow species.
Seliverstov N.M. – Several egg marking and shape traits in rook, hooded crow and raven have been analyzed, and correlation between some of them have been determined. The new method of egg shape estimation have been tested.

Key words: rook, hooded crow, raven, egg marking, egg shape.

ВСТУП

Перспективність вивчення мінливості оологічних показників птахів, зокрема, особливостей формування забарвлення шкаралупи для популяційних і філогенетичних досліджень в орнітології та його загальнобіологічне значення підкреслювалось у матеріалах міжнародних конференцій [1; 6; 7]. Останнім часом у роботах, присвячених ооморфології окремих груп птахів, все більше уваги приділяється аналізу забарвлення яєць, вивчається генетична обумовленість внутрішньовидового поліморфізму і кількісні аспекти пігментації [3; 12]. У той же час багато питань загального характеру залишається незрозумілими. Зокрема, в літературі зустрічаються дещо суперечливі вислови щодо обумовленості забарвлення яєць. З одного боку, показано генетичну природу поліморфізму забарвлення для деяких видів [2] і зроблено загальний висновок про те, що забарвлення більш детерміноване генетично і закріплене природним добром, ніж форма, величина і вага яєць, які сильніше залежать від екологічних чинників [13]. За матеріалами Р. Мянда [11], екологічні чинники менше впливають на форму і пігментацію, ніж на об'єм і лінійні розміри. З іншого боку, існує думка [5], що забарвлення визначається більшою мірою екологічними чинниками, ніж генетичним кодом. Для того, щоб внести ясність до даного питання, необхідно чітко розрізнити серед ооморфологічних ознак екологічно і генетично обумов-

лені, а також мати уявлення про взаємозв'язки між особливостями форми і забарвлення. Тут має значення як об'єктивний вибір ознак для аналізу, так і методика опису форми яйця. Не претендуючи на рішення питання про співвідношення генетичного і екологічного чинників, ми поставили перед собою завдання щонайменше доповнити матеріали, на підставі яких робляться теоретичні узагальнення, спробувати на оригінальному матеріалі встановити зв'язок деяких особливостей пігментації з відносними розмірами і формою пташиного яйця, а також випробувати ефективність нового підходу до опису його форми [10].

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Для дослідження були використані оологічні колекції музеїв і університетів, співробітникам яких ми висловлюємо щирю подяку: Зоологічного музею Київського національного університету, Державного природознавчого музею НАН України (Львів), Зоологічного музею Національного науково-природознавчого музею НАН України (Київ), Черкаського і Уманського краєзнавчих музеїв, Мелітопольського державного педагогічного університету, Львівського національного університету.

Досліджено 344 яйця (96 кладок) трьох видів воронових (*Corvus frugilegus* L., *C. cornix* L., *C. corax* L.). Для характеристики форми використовувався найпростіший і найбільш наочний, на наш погляд, варіант індексу подовженості $k = L/D$ [9], а також три індекси (r_1, r_2, r_3), що дають уявлення про особливості форми яйця як овоїда, утвореного сполученням дуг двох або трьох різних радіусів. Поєднання чотирьох вказаних індексів дозволяє групувати яйця за симетрією полярних зон (симетричні, моноасиметричні і біасиметричні), за подовженістю (короткі, нормальні, подовжені і довгі) і кривизною клоакальної зони (дрібнорадіусні, середньорадіусні і великорадіусні) [10].

Для аналізу забарвлення був застосований підхід, традиційний для робіт останніх років [8; 9] з деякими змінами. Розглянуті наступні ознаки забарвлення:

1. Локалізація малюнка. Розміщення малюнка на поверхні шкаралуپی визначалось візуально, з виділенням п'яти варіантів: малюнок густішає у напрямку до тупого (інфундибулярного) кінця яйця (inf); малюнок густішає в напрямку до гострого (клоакального) кінця (clo); малюнок розподілений рівномірно (even); елементи малюнка сконцентровані на тупому і гострому кінцях (inf/clo); малюнок сконцентрований в екваторіальній зоні (equat).

2. Щільність малюнка (густота плям). За цією ознакою ми виділили 4 класи: рідкий малюнок, що займає до 25% поверхні шкаралупи; малюнок середньої густоти (25-50%); густий (50-75%) і суцільний (понад 75%).

3. Тип малюнка. Виділено чотири типи малюнка: плямистий, лінійний, лінійно-плямистий (з переважанням плям) і плямисто-лінійний (з переважанням ліній).

4. Відносні розміри плям. Враховуючи особливості візуального сприйняття, ми оцінювали не абсолютні, а відносні розміри плям, які розділили на три класи: дрібні (розміром до 3% довжини яйця), середні (3-10%), великі (понад 10% довжини яйця). Максимальні розміри лінійних елементів малюнка, зважаючи на їх незначну площу при ширині до 0,5% довжини яйця, при групуванні яєць за розміром плям до уваги не приймалися.

Аналіз здійснювався по цифрових фотографіях яєць, тому оцінювалася не вся поверхня шкаралупи, а тільки її видима сторона. Відомо, що малюнок на протилежній стороні яйця може бути іншим, скажімо, за ознакою наявності окремої великої плями. Це враховувалося при фотографуванні, і вибирався найбільш репрезентативний ракурс. Зв'язок між вибраними для аналізу ознаками визначався за допомогою коефіцієнта асоціації (rA) і коефіцієнта взаємної спряженості Чупрова (K).

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Малюнок шкаралупи яєць грака, ворони сірої та крука утворений поверхневими і глибинними плямами з чіткими контурами. Його основні елементи такі (в порядку переважання): плями неправильної форми, округлі або овальні з більш менш рівними краями (як правило, це дрібні і середні плями), плями у вигляді стрічок або мазків, направлених подовжньо. Великі плями рідко перевищують 20% довжини яйця. Лінійні елементи малюнка представлені більш-менш прямими лініями і штрихами. Серед дрібних плям на деяких яйцях виділяються майже чорні, рідко розкидані плями більш-менш правильної форми, а також поодинокі плями та лінії у вигляді ламаних кривих і звивин. Їх розподіл по поверхні не впливає на загальний характер візерунка, тому їх наявність у даному дослідженні не враховувалася. Частота зустрічей обговорюваних ознак у трьох видів роду *Corvus* наводиться в таблиці 1.

У деяких роботах з ології стверджується, що локалізація та інші особливості малюнка залежать від форми яйця. Зокрема, Р. Мянд

[11] відзначає наявність слабого від'ємного зв'язку між кількістю пігменту і формою яйця у великої синиці. Нерівномірний розподіл малюнка відносно поздовжньої осі у таких видів, як велика синиця та звичайний мартин, за його словами, пов'язаний зі зменшенням розмірів яйця. Інверсія ж малюнка у першого виду пов'язана з формою, але не з величиною.

С.М. Клімов [8] вказує, що характер розміщення малюнка на шкаралупі залежить від форми яйця, а також від екзогенних та ендогенних факторів, визнаючи при цьому, що до теперішнього часу не розроблено простого і надійного методу визначення форми яйця [8]. Цитовані автори пропонують свої індекси і найменування специфічних форм (індекс “грушевидності”, “краплевидна” форма), проте ці категорії, нехай навіть обгрунтовані математично, виглядають дещо довільними, з чим пов'язана потреба перевірити обговорювану залежність за допомогою іншої методики.

Подібно до більшості інших таксонів, нормою для досліджуваних видів слід вважати інфундибулярну локалізацію малюнка (малюнок густішає до тупого полюса) [2]. Крайнім варіантом відхилення від цієї норми є інверсія малюнка, на зв'язок якої з особливостями форми ми, вслід за іншими авторами [8; 11], звернули особливу увагу.

Таблиця 1

Характеристика малюнка і форми яєць трьох видів воронових

Ознаки	<i>Corvus frugilegus</i> (n = 97)	<i>Corvus cornix</i> (n = 161)	<i>Corvus corax</i> (n = 86)
Тип малюнка (%)			
Плямистий	37,1	42,8	63,9
Лінійно-плямистий	58,8	50,3	15,1
Плямисто-лінійний	4,1	6,7	21,1
Локалізація малюнка (%)			
inf.	61,9	67,7	60,5
clo.	14,4	14,9	13,9
even	19,6	14,9	24,4
inf/clo	3,1	2,5	1,2
equat.	1	-	-
Щільність малюнка (%)			
Рідкий	12,4	18,0	23,3
Середній	39,2	40,4	47,7

Густий	41,2	31,7	26,7
Суцільний	7,2	9,9	2,3
Величина плям (%)			
Дрібні	-	-	1,2
Дрібні і середні	13,4	18,0	34,9
Дрібні, середні і великі	86,6	82,0	64,0
Форма яєць (%)			
Моноасиметричні	59,8	45,3	34,9
Біасиметричні	40,2	54,7	65,1
Кривизна клоакальної зони яєць (%)			
Дрібно радіусні	17,5	14,3	17,4
Середньорадіусні	82,5	83,2	81,4
Великорадіусні	-	2,5	1,2
Відносна довжина яєць (%)			
Короткі	4,2	13,0	9,3
Нормальні	44,8	48,5	47,7
Подовжені	39,6	35,4	23,2
Довгі	11,4	3,1	19,8

Таблиця 2

Взаємозв'язок ознак форми та малюнка яєць трьох видів воронових

Ознаки, що зіставляються	<i>C. frugilegus</i>	<i>C. cornix</i>	<i>C. corax</i>
Симетрія / тип малюнка	—	—	—
Симетрія / локалізація малюнка	—	—	—
Симетрія / інверсія малюнка	—	—	+ ($\alpha=1\%$)
Симетрія / щільність малюнка	+ ($\alpha=5\%$)	+ ($\alpha=5\%$)	+ ($\alpha=1\%$)
Симетрія / величина плям	—	—	—
Кривизна клоакальної зони / локалізація малюнка	—	+ ($\alpha=0,1\%$)	—
Відносна довжина яйця / локалізація малюнка	—	+ ($\alpha=5\%$)	+ ($\alpha=5\%$)

Як бачимо, з симетрією полярних зон яйця зв'язана тільки щільність малюнка. У *C. corax* і *C. cornix* рідкий тип малюнка частіше зустрічається в моноасиметричних яєць, а щільніший малюнок – в біасиметричних. У *C. frugilegus* картина протилежна. Отже, малюнок середньої щільності і густий в усіх трьох видів характерний для типових по симетрії яєць. Інверсія малюнка пов'язана з симетрією полярних зон тільки у крука. Відносна частка біасиметричних яєць з

інверсією менша, ніж моноасиметричних. Тобто, ця ознака в даного виду є менш характерною для яєць типової форми.

Значний зв'язок ($P=99,9\%$) між кривизною клоакальної зони яйця і локалізацією малюнка встановлений для ворони. Це пов'язано перш за все з тим, що переважна більшість яєць з інверсією малюнка відноситься до середньорадіусних яєць, які є типовими для всіх трьох видів. Не дивлячись на те, що тест на зв'язок даної ознаки з локалізацією малюнка в цілому у крука та грака показав негативний результат, проте цифри свідчать, що більше 90% яєць крука і грака з інверсією малюнка відносяться до класу середньорадіусних.

Що стосується взаємозв'язка відносної довжини яйця з інверсією малюнка, то в *S. corax* остання характерна як для коротких, так і для подовжених яєць, тоді як нормальним за критерієм подовженості яйцям властива і норма забарвлення (малюнок густішає до тупого полюса). У ворони сірої, при загальній залежності локалізації малюнка від подовженості яйця, інверсія зустрічається в коротких (дещо частіше), нормальних і подовжених яєць. У грака ця ознака зустрічається в нормальних і подовжених яєць. Ці дані суперечать висновку С.М. Клімова [8] про те, що ця ознака взагалі характерна для укорочених яєць.

Дослідження взаємозв'язку забарвлення та форми показали, що він існує тільки у крука та грака між щільністю та типом малюнка. При цьому чим вища щільність малюнка, тим більша відносна частка плям у порівнянні з лініями. Враховуючи те, що в усіх трьох видів плями переважають над лініями, така закономірність, ймовірно, пояснюється тим, що спочатку формується лінійний малюнок, а далі секретія пігменту або припиняється, або посилюється. В останньому випадку формується малюнок середньої щільності або густий з переважанням плям.

Можна додати, що інверсія малюнка поєднується з ознаками забарвлення і форми, типовими для даного виду. Таким чином, якщо згадана ознака може виступати індикатором стану популяції [8; 11], то немає підстав стверджувати про її зв'язок з репродуктивними якостями яйця.

ВИСНОВКИ

Наші дані про особливості малюнка яєць трьох філогенетично та за характером гніздування близькоспоріднених видів воронових у цілому не порушують загального уявлення, що склалось у багатьох дослідників і в більшості випадків підтвердили їх висновки [8; 11].

Певні відмінності в частоті зустрічей деяких ознак порівняно з даними інших авторів можуть пояснюватися реальними відмінностями між дослідженими вибірками з різних географічних регіонів, а також різними підходами до опису забарвлення і форми пташиного яйця. У будь-якому випадку існує потреба в подальшому вдосконаленні та уніфікації методики морфологічних досліджень.

Література

1. Болотников А.М., Петров Б.Г., Борисов В.В. и др. Общебиологическое значение изучения оологических материалов // Современные проблемы оологии. Материалы I Международного совещания 14-18 сентября 1993 г. – Липецк, 1993. – С. 12.
2. Венгеров П.Д. Экологические закономерности изменчивости и корреляции морфологических структур птиц. – Воронеж: Издательство Воронежского государственного университета, 2001. – 248 с.
3. Венгеров П.Д., Попова Н.Н. Возможные пути эволюционных изменений окраски скорлупы яиц у воробьинообразных // Актуальные проблемы оологии. Материалы III Международной конференции стран СНГ (24 – 26 октября 2003 г., г. Липецк) – Липецк, 2003. – С. 14-18.
4. Винтер С.В. Индивидуальная, межсезонная и географическая изменчивость окраски яиц серого журавля: предложение новой методики // Бранта: сборник трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. – 2007. – Вып. 10. – С. 122-142.
5. Головкин А.Н., Гуревич В.И., Флинт В.Е. Опыт биогеохимического изучения скорлупы птичьих яиц // Птицы и пресмыкающиеся (исследования по фауне Советского союза) /ред А.М. Судиловской и В.Е. Флинта. (Сборник трудов Зоологического музея, т. 17. – М.: Изд-во московского университета, 1978. – С. 141-164.
6. Климов С.М. Развитие отечественной оологии в последнее десятилетие и актуальные ее задачи // Современные проблемы оологии. Материалы I Международного совещания 14-18 сентября 1993 г. – Липецк, 1993. – С. 11.
7. Климов С.М. Современное состояние и перспективы развития оологии // Актуальные проблемы оологии. Материалы II Международной конференции стран СНГ. – Липецк, 1998. – С. 6.
8. Климов С.М. Эколого-эволюционные аспекты изменчивости ооморфологических показателей птиц. – Липецк, 2003. – 208 с.
9. Костин Ю.В. О методике ооморфологических исследований и унификации описаний оологических материалов // Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов: Сб. науч. статей. – Вильнюс, 1977. – Ч. 1. – С. 14-22.
10. Митяй И.С. Новая методика комплексной оценки формы яйца. // Бранта. – 2003. - Вып. 6. - С. 179-192.
11. Мянд Р. Внутрипопуляционная изменчивость птичьих яиц. – Талин: Валгус, 1988. – 195 с.

12. Родионова С.А., Венгеров П.Д. Некоторые особенности пигментации яиц у различных видов врановых // Экология врановых в естественных и антропогенных ландшафтах: Сб. материалов VIII Международной научно-практической конференции «Экология врановых в естественных и антропогенных ландшафтах» / Под. ред. В.М. Константинова – Ставрополь: Изд-во СГУ, 2007. – С. 202-206.

13. Яблоков А.В., Валецкий А.В. Изменчивость структур пера и окраски яиц у некоторых птиц // Зоологический журнал. – 1972. – т. LI. – Вып. 2. – С. 248-258.

Особенности и взаимосвязь окраски и формы яиц трех видов семейства врановых. Селиверстов М.М. – Проанализовано особенности окраски и формы яиц грача, вороны серой и ворона. Установлено наличие взаимосвязи между некоторыми из этих признаков. Опробовано новую методику оценки формы птичьего яйца.

Ключевые слова: грач, ворона серая, ворон, окраска яиц, форма яиц.