



УДК 598.292:591.3

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИНЕЙНЫХ РАЗМЕРОВ, ПРОПОРЦИЙ ТЕЛА И ПЕРИОДИЗАЦИЯ РАЗВИТИЯ ПТЕНЦОВ ОБЫКНОВЕННОГО ЖУЛАНА *LANIUS COLLURIO COLLURIO* L.

В.Н. Песков¹, М.О. Тарасенко², М.В. Франчук¹

1 – Институт зоологии имени И.И. Шмальгаузена НАН Украины

2 – Каменец-Подольский национальный университет имени Ивана Огиенка

E-mail: m_franchuk@ukr.net

Ключевые слова: жулан обыкновенный, птенцы, линейные размеры и пропорции тела, аллометрический рост, этап, стадия, критическая фаза.



Changeability of linear sizes, body proportion and division into periods of development of Red-backed Shrike *Lanius collurio collurio* L. nestlings.

– V.N. Peskov¹, M.O. Tarasenko², M.V. Franchuk¹. 1 – Institute of Zoology, NAS of Ukraine; 2 – Ivan Ohienka Kamianets-Podilskyi National University. The postembryonic development of the Red-backed Shrike nestlings was studied.

It is proved that the nestlings aged from 1 to 11 days clearly differentiated in 2 large and 6 small groups by the linear size of 17 morphometric characters. It is shown that the nestlings of these groups differ in the age, linear size, body proportions and allometric growth of the characters. It is offered to provide 3 stages, several stadiums and two critical phases of the development in the conventional nest period of the Red-backed Shrike.

Key words: Red-backed Shrike, nestling, linear size and body proportions, allometric growth, stage, stadium, critical phases.



Мінливість лінійних розмірів, пропорцій тіла та періодизація розвитку пташенят сорокопуда тернового *Lanius collurio collurio* L. – В.М. Песков¹, М.О. Тарасенко², М.В. Франчук¹. 1 – Інститут зоології імені І.І. Шмальгаузена НАН України; 2 – Кам'янець-Подільський національний університет імені Івана Огієнка.

У роботі здійснено дослідження та аналіз постембріонального розвитку пташенят сорокопуда тернового. Доведено, що за лінійними розмірами 17-ти морфометричних ознак пташенята віком від 1 до 11 діб чітко диференціюються на дві великих та шість дрібних груп. Продемонстровано, що пташенята цих груп відрізняються за віком, лінійними розмірами, пропорціями тіла та аллометричним ростом ознак. У гніздовому періоді сорокопуда тернового пропонується виділяти три етапи, декілька стадій та дві критичні фази розвитку.

Ключові слова: сорокопуд терновий, пташенята, лінійні розміри та пропорції тіла, аллометричний ріст, етап, стадія, критична фаза.

Многие вопросы гнездовой биологии и экологии обыкновенного жулана (*Lanius collurio collurio* Linnaeus, 1758) на сегодняшний день изучены достаточно хорошо (Гаврин, Дацкевич, 1958; Есилевская, 1978; Покровская, 1989; Тарасенко, 2006; Прокофьева, 2007; Кныш, 2009; Барышникова, Маловичко, 2012). Вместе с тем постэмбриональное развитие этого вида и, особенно, его периодизация, определение критических фаз развития, различные аспекты изменчивости линейных размеров и пропорций тела птенцов, вопросы, касающиеся межпризнаковых отношений, как основы формирования видоспецифичной морфологии, и ряд других - до сих пор остаются изученными недостаточно (Познанин, 1979; Тарасенко, 2006; Кныш, 2009). Часть из них анализируется в настоящем исследовании.

Матеріали і методики

Основу настоящей работы составляют данные по морфометрии и гнездовой биологии птенцов обыкновенного жулана, полученные в результате полевых исследований, проведенных во второй половине июня 2011 года на участке кустарниковой степи в долине правобережного безымянного притока р. Мукша (окрестности с. Баговица Каменец-Подольского района Хмельницкой области; координаты центра района исследований: 48.6253 N, 26.6981E).

В общей сложности измерено 60 птенцов, из них: 7 односуточных (1-7)¹, 8 двухсуточных (8-15), 6 трехсуточных (16-21), 10 четырехсуточных (22-31), 4 пятисуточных (32-35), 8 шестисуточных (36-43), 6 семисуточных (44-49), 3 восьмисуточных (50-52), 1 девятисуточный (53), 3 десятисуточных (54-56) и 4 одиннадцатисуточных (57-60).

Птенцов измеряли, взвешивали ежедневно на электронных весах с точностью до 0.1 г с первого дня и до одиннадцатого, пока они находились в гнезде. Штангенциркулем с точностью до 0.1 мм измеряли длину: тела – расстояние от кончика клюва (при вытянутой шее) до копчика без перьев; головы – расстояние от затылка до кончика клюва; клюва – расстояние от его кончика до границы рамфотеки и

Примечание: ¹ - В скобках указаны номера птенцов.



кожного покрова лобной области; плеча – расстояние от середины плечевого сустава до середины локтевого сустава; предплечья – расстояние от середины локтевого сустава до середины кистевого сустава; кисти – расстояние от середины кистевого сустава до дистального окончания кисти; бедра – расстояние от середины тазобедренного сустава до середины коленного сустава; голени – расстояние от середины коленного сустава до середины интертарзального сустава; ноги (цевки с пальцами) – расстояние от середины интертарзального сустава до конца самого длинного (третьего) пальца; самого длинного (третьего) пальца – расстояние от сгиба между пальцами и цевкой до основания когтя.

Кроме перечисленных выше параметров, анализировали также длину головы без клюва, плеча с предплечьем, предплечья с кистью, полную длину крыла, бедра с голенью, голени с цевкой и средним пальцем, и полную длину ноги. Значения этих показателей рассчитывали путем вычитания или сложения значений соответствующих измерений.

Морфологическую изменчивость птенцов изучали с использованием факторного анализа (метод главных компонент) и иерархического кластерного анализа. Во втором случае в качестве показателя обобщенных различий между птенцами по линейным размерам тела (размерам всех 17 признаков) рассчитывали дистанцию Евклида (DE). Чтобы величина (масштаб) признака не влияла на его вклад в DE, исходные значения всех признаков, выраженные в мм, приводили к безразмерным единицам измерения путем их деления на среднее арифметическое значение, рассчитанное для каждого признака в общей выборке птенцов ($n = 60$).

В качестве показателя линейных размеров тела (L_{cp}) для каждого птенца рассчитывали среднее арифметическое для безразмерных значений 17 признаков. У 5-6 суточных птенцов значения всех 17 признаков приближаются к их средним значениям в выборке, поэтому они имеют $L_{cp} \approx 1$; у 1-4 суточных птенцов $L_{cp} < 1$; у 7-11 суточных птенцов $L_{cp} > 1$.

Межпризнаковые отношения анализировали посредством вычисления коэффициентов многомерной аллометрии (A) и коэффициентов пропорциональности роста признаков (Rp). Коэффициенты A рассчитывались для каждого признака как отношение величины факторной нагрузки 1-й главной компоненты (ГК₁) на данный признак к среднему арифметическому всех нагрузок. Главные компоненты вычисляли на основе дисперсионно-ковариационной матрицы логтрансформированных значений исследуемых признаков (Jolicœur, 1963, 1984). Доверительные границы коэффициента определялись с помощью бутстрапа особей каждой из выборок (2000 повторностей). Коэффициенты многомерной аллометрии и их доверительные границы рассчитывали при помощи программы PAST Software version 2.07 (Hammer, Harper, Ryan, 2001).

Коэффициенты Rp рассчитывались на основе вычисления показателей относительного прироста по формуле С. Броди (Шмальгаузен, 1984):

$$R = (X - x) / 0.5 * (X + x),$$

где: R – показатель относительного прироста; X и x – величина признака у птенцов старшего (X) и младшего (x) возраста.

Коэффициенты пропорциональности роста рассчитывали как отношение:

$$Rp = R_i / R_{cp},$$

где: Rp – коэффициент пропорциональности роста; R_i – показатель относительного прироста i-го признака ($i = 1, 2, 3, \dots, k$; $k = 17$); R_{cp} – среднее значение показателей относительного прироста, рассчитанных для всех 17 признаков.

Интерпретация показателя R_p аналогична таковой коэффициента многомерной аллометрии (A): если $R_p > 1$, величина относительного прироста выше среднего уровня (положительная аллометрия); при $R_p < 1$ – то же, но ниже среднего уровня (отрицательная аллометрия); при $R_p = 1$ – то же среднего уровня (изометрия).

Пропорции тела птенцов анализировали путем расчета относительных (приведенных) значений признаков (Песков, 1993). Для этого исходные значения всех признаков каждого птенца приводили к такой их величине, которая соответствует длине тела: 59.24 мм – среднее значение длины тела для всей выборки птенцов. Для каждой возрастной группы (стадии развития) рассчитывали средние значения (M) и их статистические ошибки (m) по всем признакам, межгрупповые сравнения проводили с использованием t-критерия Стьюдента. Коэффициенты многомерной аллометрии (A) и пропорциональности роста (R_p) сравнивали с использованием непараметрического коэффициента корреляции рангов Спирмэна (RS) (Лакин, 1980). Все расчеты выполнены с помощью статистического пакета Statistica для Windows, версия 6.

Таблица 1. Факторные нагрузки признаков на первые три главные компоненты.

Table 1. Factor loadings of parameters on the first three principal components.

Признак Parameter	Факторные нагрузки Factor loadings		
	ГК ₁	ГК ₂	ГК ₃
Длина тела / Body length	0.968	0.089	-0.066
Длина головы / Head length	0.986	0.116	0.075
Длина клюва / Bill length	0.972	-0.131	0.065
Длина головы без клюва Head to bill length	0.950	0.295	0.080
Длина плеча / Shoulder length	0.989	-0.022	0.019
Длина предплечья Forearm length	0.984	-0.097	0.107
Длина кисти / Wingtip (third wing segment) length	0.986	-0.050	-0.109
Длина бедра / Thigh length	0.982	0.004	-0.069
Длина голени / Tibia length	0.990	0.013	-0.033
Длина цевки со средним пальцем Tarsus-and-toe length	0.989	0.002	-0.102
Длина третьего пальца Third toe length	0.966	-0.027	0.127
Длина плеча с предплечьем Shoulder and forearm length	0.992	-0.066	0.071
Длина предплечья с кистью Forearm and wingtip length	0.994	-0.077	0.015
Полная длина крыла Full-length wing	0.996	-0.061	0.016
Длина бедра с голенью Thigh and tibia length	0.996	0.010	-0.048
Длина голени с цевкой и средним пальцем Tibia-and-tarsus-and-toe length	0.995	0.007	-0.071
Полная длина ноги Full length of leg	0.996	0.007	-0.071
Остаточная дисперсия, % Residual dispersion, %	96.90	0.90	0.56

Примечание: ГК - главная компонента.

Note: ГК - principal component.

Результаты и их обсуждение

Согласно результатам факторного анализа, первая главная компонента (ГК₁) описывает 96.9% изменчивости 17 количественных признаков в выборке из 60 особей разновозрастных птенцов обыкновенного жулана (табл. 1).

Высокие положительные значения факторных нагрузок всех признаков на эту компоненту свидетельствуют о том, что изменяются они очень согласованно. Исходя из этого, а также, учитывая, что птенцы распределены вдоль ГК₁ слева направо по градиенту увеличения их календарного возраста и линейных размеров тела (рис. 1), эта компонента является размерной и характеризует возрастную изменчивость линейных размеров тела птенцов.

Содержательный анализ всех других ГК не имеет смысла, поскольку их суммарная остаточная дисперсия составляет всего лишь 3.1%, а факторные нагрузки признаков на эти компоненты малы и статистически не достоверны (табл. 1).

Основной вывод, который следует из результатов факторного анализа, сводится к тому, что в гнездовом

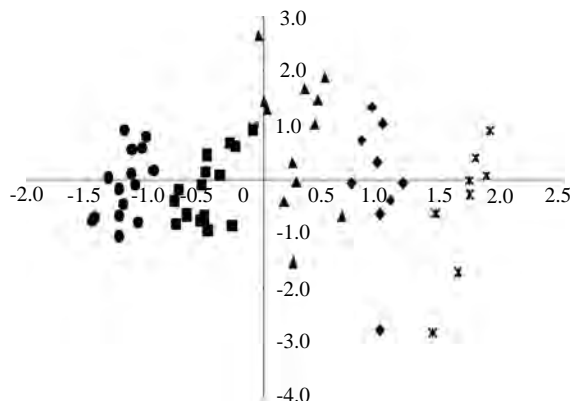


Рис. 1. Распределение птенцов обыкновенного жулана разного возраста в пространстве значений 1-й и 2-й главных компонент (кружком обозначены 1-2 суточные птенцы; прямоугольником – 3-4 с.п.; треугольником – 5-6 с.п.; ромбом – 7 с.п.; звездочкой – 9-11 с.п.)

Fig. 1. Distribution of Red-backed Shrike nestlings of different age in the range of the 1st and 2nd principal components (nestlings 1-2 days old are marked by a circle; 3-4 d.o. - by a rectangle; 5-6 d.o. - by a triangle; 7 d.o. - by a rhombus; 9-11 d.o. - by an asterisk).

ко разделилась на две большие группы (условно обозначим их как А и Б). В группу А вошли птенцы, возраст которых от одних до четырех суток, а также два пятисуточных и один шестисуточный птенец. Группу Б составляют птенцы 6-11 суток и два пятисуточных птенца (табл. 2). Каждая из этих групп, в свою очередь, разделилась на три более мелкие группы, обозначенные на рисунке цифрами от 1 до 6 (рис. 2).

Краткая характеристика состава выделившихся групп и основные размерные показатели тела птенцов представлены в таблице 2. Как видно из таблицы, каждая из шести групп включает птенцов 2-3-х возрастов. При этом соседние группы перекрываются по длине и массе тела и совершенно не перекрываются по показателю линейных размеров тела (L_{cp}), чем и объясняется столь четкая дифференциация 60 разновозрастных птенцов на шесть размерно-возрастных групп. Из этого можно сделать вывод о том, что длина и масса тела не могут выступать в качестве самодостаточных критериев при определении возраста птенцов. Для этого лучше использовать показатели, характеризующие линейные размеры тела птенцов по многим признакам.

Исходя из представленных выше данных, можно сделать вывод о том, что на изучаемом отрезке постэмбрионального развития обыкновенного жулана (1-11 суток) отчетливо выделяются два этапа развития птенцов – раннегнездовой (А) и среднегнездовой (Б) (Харченко, 1994). В рамках каждого из этих этапов обособились по три группы птенцов, по-видимому, представляющие разные стадии их развития, которые мы обозначили номерами от 1 до 6. Птенцы всех шести стадий хорошо дифференцируются по показателю линейных размеров тела (L_{cp}) (см. рис. 2 и табл. 2).

периоде развития птенцов обыкновенного жулана доминирует линейный рост тела по сравнению с изменением его пропорций. При этом рост тела проявляется не только в увеличении его длины (L), но также в увеличении линейных размеров всех его частей, характеризуемых другими 16 признаками. Исходя из этого, представляется важным проанализировать дифференциацию птенцов разного возраста по линейным размерам всех 17 анализируемых признаков.

Дифференциация птенцов по линейным размерам тела анализировалась путем сравнения 60 птенцов друг с другом по безразмерным значениям 17 признаков. В результате этого была рассчитана матрица DE (60×60). Кластеризация этой матрицы позволила установить, что исследованная выборка достаточно четко

Таблица 2. Количественный (n) и качественный (возраст птенцов) состав шести выделенных групп, линейные размеры (Lcp.), длина и масса тела птенцов.

Table 2. Quantitative (n) and qualitative (age of nestlings) composition of six distinguished groups, linear sizes (Lmean), length and body weight of nestlings.

Номер группы No of group	n	W	Номера птенцов No of nestlings	L _{cp./} L _{mean} (min-max)	Длина тела, мм Body length, mm (min-max)	Масса тела, г Body weight, g (min-max)
1	15	1-2	1-15	0.546-0.705	37.9-51.8	2.8-6.3
2	12	3-4	16-21, 24-29	0.760-0.877	49.2-57.5	6.2-9.0
3	7	4-5, 6	22, 23, 30, 31, 33, 34, 40	0.905-1.003	50.1-60.3	8.9-12.3
4	8	5-6	32, 35-39, 41, 42	1.055-1.151	58.9-73.8	13.3-16.1
5	10	6,7-8	43, 44-52	1.206-1.374	65.6-77.0	15.1-22.0
6	8	9-11	53-60	1.465-1.598	73.0-83.8	20.4-22.9

Примечание: W - Возраст птенцов, сутки

Note: W - Age of nestlings, days

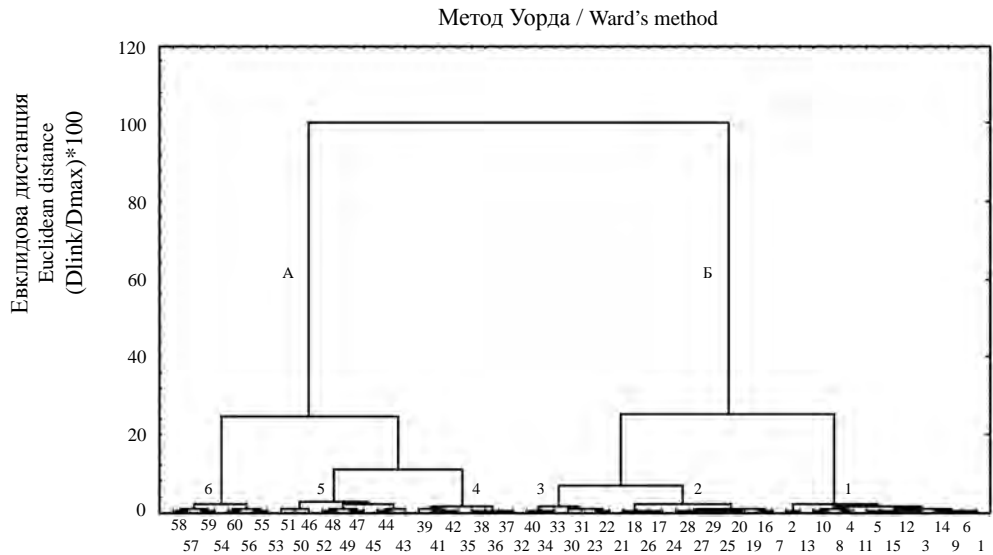


Рис. 2. Дифференциация разновозрастных птенцов обыкновенного жулана по линейным размерам тела: А и Б – этапы; 1-6 – стадии развития.

Fig. 2. Differentiation of different-aged nestlings of the Red-backed Shrike by linear body sizes: A and B are phases; 1-6 are stages of development.



Поскольку в норме птенцы обыкновенного жулана покидают гнездо на 12-13 сутки (Познанин, 1979), на 13-14 сутки (Гаврин, Дацкевич, 1958) или на 14-15 сутки (Horvath, Farkas, Yosef, 2000; Кныш, 2009), можно предположить существование еще одного этапа развития – позднегнездового, который длится примерно с 9-10 до 14-15 суток. По мнению Л.П. Познанина (1979), третий этап гнездового развития у жулана заканчивается на 16 сутки жизни птенцов. Характерной особенностью развития птенцов в конце гнездового периода является практически полное прекращение линейного роста их тела и интенсивное развитие перьевого покрова, что отмечается как для жулана (Познанин, 1979; Кныш, 2009), так и для птенцов других воробьиных птиц (Познанин, 1979; Родимцев, 2004).

Со времени появления работ Дж. Хаксли (Huxley, 1950), анализ аллометрического роста признаков в растущем и развивающемся организме является одним из основных методических приемов изучения механизмов и закономерностей формирования линейных размеров и пропорций (формы) тела животных. Поэтому сравнительное изучение ростовых процессов у животных разных внутривидовых групп позволяет глубже постичь природу биологических различий между ними.

В таблице 3 приведены результаты оценки аллометрического роста 17 морфометрических признаков у птенцов обыкновенного жулана, полученные посредством расчета коэффициентов многомерной аллометрии (А) и коэффициентов пропорциональности роста признаков (Rp). Кратко проанализируем полученные результаты в том числе и в сравнительном аспекте.

Согласно полученным данным, рост тела, клюва, головы с клювом и без клюва на всем протяжении гнездового развития птенцов характеризуется отрицательной аллометрией. Положительная аллометрия характерна для роста предплечья, кисти, лапки, третьего пальца, плеча с предплечьем, предплечья с кистью, а также для крыла в целом. При этом наиболее быстро растут предплечье и третий палец ноги. Изометрически растут бедро, голень, бедро с голенью и нога в целом. Рост плеча и голени с цевкой и средним пальцем близок к изометрическому (табл. 3).

Таблица 3. Коэффициенты многомерной аллометрии (А) и пропорциональности роста признаков (Rp) у птенцов обыкновенного жулана.

Table 3. Coefficients of multidimensional allometry (A) and proportional growth of parameters (Rp) for Red-backed Shrike nestlings.

Признак, мм Parameter, mm	А			Rp		
	А	2.5%	97.5%	NPD	ENPD	MNPD
1	2	3	4	5	6	7
Длина тела Body length	0.58	0.54	0.61	0.59	0.50	0.47
Длина головы Head length	0.61	0.58	0.64	0.66	0.63	0.70
Длина клюва Bill length	0.83	0.78	0.89	0.90	0.76	0.96
Длина головы без клюва Head to bill length	0.51	0.47	0.55	0.54	0.57	0.56
Длина плеча Shoulder length	1.05	1.01	1.08	1.05	1.07	1.08

Продолжение таблицы 3.

1	2	3	4	5	6	7
Длина предплечья				1.30	1.07	1.64
Forearm length						
Длина кисти	1.31	1.26	1.37	1.09	1.23	0.93
Wingtip (third wing segment) length						
Длина бедра	1.12	1.06	1.18	0.96	1.13	0.91
Thigh length						
Длина голени	0.96	0.91	1.00	1.01	1.03	0.95
Tibia length						
Длина цевки	1.01	0.96	1.05	1.06	1.18	0.78
со средним пальцем						
Tarsus-and-toe length	1.09	1.05	1.14			
Длина третьего пальца	1.30	1.22	1.39	1.26	1.18	1.42
Third toe length						
Длина плеча с предплечьем	1.19	1.15	1.22	1.18	1.07	1.38
Shoulder and forearm length						
Длина предплечья с кистью	1.22	1.19	1.25	1.20	1.15	1.31
Forearm and wingtip length						
Полная длина крыла	1.16	1.15	1.18	1.16	1.12	1.24
Full-length wing						
Длина бедра с голенью	0.99	0.95	1.01	0.99	1.07	0.94
Thigh and tibia length						
Длина голени с цевкой	1.05	1.02	1.08	1.04	1.11	0.86
и средним пальцем						
Tibia-and-tarsus-and-toe length						
Полная длина ноги	1.03	1.00	1.05	1.02	1.11	0.87
Full length of leg						

Примечание: 2.5 и 97.5% – нижняя и верхняя границы 95% доверительного интервала. Достоверные случаи изометрии ($A = 1$), положительной ($A > 1$) и отрицательной ($A < 1$) аллометрии выделены полужирным шрифтом. NPD – гнездовой этап развития; ENPD – ранне- и MNPD – среднегнездовой этапы развития.

Note: 2.5 and 97.5% – lower and upper limits of 95% confidence interval. Reliable cases of isometry ($A = 1$), positive ($A > 1$) or negative ($A < 1$) are marked in bold. NPD – nest phase of development; ENPD – early nest phase of development; MNPD – middle nest phase of development.

Важно подчеркнуть, что результаты, полученные с использованием коэффициентов A (колонка 2) и R_p (колонка 5), рассчитанных для всего гнездового периода, полностью совпадают по знаку аллометрии и очень близки по величине R_p и A ($RS=0.999$; $P<0.001$). Из этого следует, что в тех случаях, когда при изучении аллометрического роста признаков нельзя использовать метод многомерной аллометрии (как, например, в нашем случае из-за небольшого объема выборок A и B), соотносительный рост признаков можно оценить с использованием коэффициента пропорциональности роста (R_p).

Межпризнаковые отношения в ранне- и среднегнездовом развитии птенцов характеризуются довольно существенными различиями. На раннегнездовом этапе развития птенцов обыкновенного жулана (группа A) клюв отстает в росте от ряда других частей тела (отрицательная аллометрия), однако на этапе среднегнездового развития птенцов скорость его роста значительно увеличивается, в результате чего рост становится практически изометрическим, что можно рассматривать как подготовку птенцов к самостоятельной жизни вне гнезда. На этом этапе изометрически растет также го-



лень. Рост всех других признаков крыла и ноги характеризуется положительной аллометрией. Здесь пока еще нет четких различий между передней и задней конечностями по показателям аллометрического роста.

На этапе среднегнездового развития птенцов (группа Б) характер роста ноги в целом и всех ее частей, кроме третьего пальца, резко меняется с положительной аллометрии на отрицательную, в то время как рост крыла, за исключением кисти, продолжает оставаться столь же интенсивным (положительная аллометрия). Для кисти отмечена отрицательная аллометрия. Опережающий рост как крыла в целом, так и отдельных его частей, а также третьего пальца ноги, несомненно, свидетельствует о подготовке птенцов к оставлению гнезда.

Важно также отметить, что на этом этапе развития происходит увеличение скорости роста клюва, предплечья, третьего пальца, плеча с предплечьем, предплечья с кистью и крыла в целом без изменения характера аллометрического роста, то есть, по принципу усиления градиентов роста (Рогинский, 1960).

Таким образом, усиление градиентов роста без смены характера аллометрии и смена характера аллометрического роста – это два основных механизма формирования линейных размеров и пропорций тела у птенцов обыкновенного жулана. При этом линейный рост тела доминирует по сравнению с изменением его пропорций (формы). Это очевидно из анализа возрастных изменений средних величин абсолютных (см. табл. 4) и относительных (см. табл. 5) значений 17 морфометрических признаков. Еще нагляднее это демонстрируют результаты сравнения птенцов различных стадий развития по средним величинам абсолютных (см. табл. 6) и относительных (см. табл. 7) значений количественных признаков.

Таблица 4. Средняя величина абсолютных значений морфометрических признаков у птенцов обыкновенного жулана.

Table 4. Mean of absolute values of morphometric parameters for Red-backed Shrike nestlings.

Признак, мм Parameter, mm	Номер стадии и количество (n) исследованных птенцов No of the stage and amount (n) of measured nestlings											
	1 (n = 14)		2 (n = 12)		3 (n = 7)		4 (n = 8)		5 (n = 10)		6 (n = 8)	
	M	m	M	m	M	m	M	m	M	m	M	m
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Длина тела Body length	46.44	1.044	52.20	0.650	57.05	1.216	65.58	1.539	69.56	1.023	76.42	1.209
Длина головы Head length	15.97	0.184	18.45	0.194	20.74	0.404	22.28	0.226	24.53	0.373	28.03	0.499
Длина клюва Bill length	4.55	0.101	6.01	0.093	6.25	0.107	7.31	0.170	8.36	0.114	10.05	0.138
Длина головы без клюва Head to bill length	11.42	0.153	12.44	0.128	14.49	0.387	14.98	0.319	16.17	0.341	17.98	0.457
Длина плеча Shoulder length	8.20	0.231	10.70	0.246	12.86	0.258	14.64	0.253	17.33	0.329	20.97	0.250
Длина предплечья Forearm length	7.74	0.182	10.32	0.191	12.14	0.225	14.94	0.255	19.75	0.346	25.95	0.165
Длина кисти Wingtip (third wing segment) length	7.77	0.253	11.11	0.198	13.05	0.221	15.26	0.110	18.31	0.427	20.76	0.328
Длина бедра Thigh length	9.22	0.242	12.33	0.211	14.80	0.291	15.92	0.242	18.92	0.307	21.50	0.583

Продолжение таблицы 4.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Длина голени Tibia length	13.23	0.485	17.41	0.283	20.38	0.389	23.77	0.246	26.69	0.340	32.56	0.309
Длина цевки со средним пальцем Tarsus-and-toe length	14.29	0.377	20.15	0.411	23.46	0.735	28.39	0.446	32.90	0.520	36.69	0.269
Длина третьего пальца Third toe length	1.16	0.044	1.60	0.060	1.90	0.084	2.31	0.037	2.87	0.140	3.71	0.132
Дл. плеча с предплечьем Shoulder and forearm length	15.95	0.392	21.02	0.259	25.00	0.382	29.58	0.276	37.08	0.626	46.92	0.334
Длина предплечья с кистью Forearm and wingtip length	15.51	0.350	21.43	0.365	25.19	0.332	30.19	0.348	38.06	0.635	46.71	0.375
Полная длина крыла Full-length wing	23.71	0.531	32.13	0.398	38.05	0.410	44.84	0.374	55.39	0.953	67.69	0.563
Длина бедра с голенью Thigh and tibia length	22.44	0.616	29.74	0.437	35.18	0.488	39.69	0.423	45.61	0.420	54.06	0.733
Длина голени с цевкой и средним пальцем Tibia-and-tarsus-and-toe length	27.51	0.729	37.56	0.687	43.84	1.066	52.15	0.671	59.59	0.679	69.25	0.564
Полная длина ноги Full length of leg	36.73	0.909	49.89	0.779	58.64	1.186	68.07	0.850	78.51	0.886	90.75	0.829

Таблица 5. Сравнение птенцов обыкновенного жулана разного возраста по средней величине абсолютных значений признаков (*t*-критерий Стьюдента).

Table 5. Comparison of Red-backed Shrike nestlings of different age by the means of absolute values of parameters (*Student's t*-test).

Признак Parameter	Номера сравниваемых групп и степени свободы (df) No of compared groups and degree of freedom (df)				
	1-2 (df=24)	2-3 (df=7)	3-4 (df=13)	4-5 (df=16)	5-6 (df=16)
1	2	3	4	5	6
Длина тела Body length	4.68***	3.52**	4.35***	2.15*	4.33***
Длина головы Head length	9.27***	5.12***	3.33**	5.14***	5.62***
Длина клюва Bill length	10.65***	1.70*	5.23***	5.15***	9.42***
Длина головы без клюва Head to bill length	5.10***	5.04***	0.97**	2.54*	3.19**
Длина плеча Shoulder length	7.41***	6.05***	4.93***	6.48***	8.83***
Длина предплечья Forearm length	9.76***	6.15***	8.24***	11.19***	16.16***
Длина кисти Wingtip (third wing segment) length	10.40***	6.54***	8.92***	6.93***	4.56***
Длина бедра Thigh length	9.69***	6.88***	2.96*	7.69***	3.92**
Длина голени Tibia length	7.46***	6.18***	7.35***	6.96***	12.79***
Длина цевки со средним пальцем Tarsus-and-toe length	10.51***	3.93**	5.73***	6.59***	6.47***
Длина третьего пальца Third toe length	5.99***	2.90**	4.36***	3.86**	4.36***



Продолжение таблицы 5.

	1	2	3	4	5	6
Длина плеча с предплечьем Shoulder and forearm length		10.81***	8.60***	9.72***	10.96***	13.86***
Длина предплечья с кистью Forearm and wingtip length		11.69***	7.62***	10.40***	10.86***	11.74***
Полная длина крыла Full-length wing		12.69***	10.36***	12.22***	10.31***	11.11***
Длина бедра с голенью Thigh and tibia length		9.66***	8.31***	6.97***	9.93***	10.01***
Длина голени с цевкой и средним пальцем Tibia-and-tarsus-and-toe length		10.03***	4.95***	6.60***	7.79***	10.95***
Полная длина ноги Full length of leg		10,99***	6.17***	6.46***	8.50***	10.09***

Примечание. Уровни достоверности: * ($P < 0.05$); ** ($P < 0.01$); *** ($P < 0.001$).

Note. Level of significance: * ($P < 0.05$); ** ($P < 0.01$); *** ($P < 0.001$).

Таблица 6. Средняя величина относительных значений морфометрических признаков у птенцов обыкновенного жулана.

Table 6. Mean of relative values of morphometric parameters for Red-backed Shrike nestlings.

Признак, мм Parameter, mm	Номер стадии и количество (n) исследованных птенцов No of the stage and amount (n) of measured nestlings											
	1 (n = 14)		2 (n = 12)		3 (n = 7)		4(n = 8)		5 (n = 10)		6 (n = 8)	
	M	m	M	m	M	m	M	m	M	m	M	m
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Длина тела Body length	59.24	—	59.24	—	59.24	—	59.24	—	59.24	—	59.24	—
Длина головы Head length	20.46	0.310	20.95	0.161	21.62	0.625	20.18	0.246	20.92	0.323	21.73	0.278
Длина клюва Bill length	5.84	0.163	6.83	0.080	6.52	0.202	6.63	0.217	7.13	0.096	7.79	0.101
Длина головы без клюва Head to bill length	14.62	0.196	14.12	0.109	15.10	0.466	13.54	0.151	13.79	0.290	13.94	0.258
Длина плеча Shoulder length	10.47	0.175	12.16	0.244	13.38	0.290	13.27	0.277	14.78	0.287	16.26	0.176
Длина предплечья Forearm length	9.90	0.171	11.72	0.183	12.66	0.408	13.52	0.212	16.83	0.254	20.12	0.257
Длина кисти Wingtip (third wing segment) length	9.91	0.232	12.61	0.195	13.61	0.404	13.82	0.197	15.62	0.343	16.10	0.088
Длина бедра Thigh length	11.75	0.111	13.99	0.168	15.44	0.518	14.41	0.217	16.13	0.255	16.67	0.387
Длина голени Tibia length	16.89	0.473	19.77	0.286	21.23	0.549	21.52	0.301	22.77	0.385	25.24	0.276
Длина цевки со средним пальцем Tarsus-and-toe length	18.22	0.267	22.87	0.385	24.43	0.757	25.69	0.299	28.04	0.334	28.44	0.314
Длина третьего пальца Third toe length	1.48	0.035	1.82	0.056	1.97	0.060	2.09	0.043	2.43	0.076	2.87	0.076
Длина плеча с предплечьем Shoulder and forearm length	20.38	0.311	23.87	0.274	26.04	0.651	26.79	0.357	31.61	0.509	36.37	0.400
Длина предплечья с кистью Forearm and wingtip length	19.81	0.284	24.33	0.352	26.27	0.771	27.34	0.376	32.45	0.517	36.21	0.287

Продолжение таблицы 6.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Полная длина крыла Full-length wing	30.29	0.363	36.48	0.413	39.65	0.970	40.61	0.546	47.23	0.796	52.47	0.425
Длина бедра с голенью Thigh and tibia length	28.65	0.503	33.76	0.391	36.68	0.975	35.93	0.486	38.90	0.513	41.91	0.559
Длина голени с цевкой и средним пальцем Tibia-and-tarsus-and-toe length	35.12	0.605	42.64	0.658	45.66	1.253	47.21	0.579	50.81	0.618	53.68	0.580
Полная длина ноги Full length of leg	46.87	0.650	56.63	0.731	61.11	1.655	61.62	0.761	66.94	0.781	70.35	0.784

Таблица 7. Сравнение птенцов обыкновенного жулана разного возраста по средней величине относительных значений признаков (*t*-критерий Стьюдента).

Table 7. Comparison of Red-backed Shrike nestlings of different age by the means of relative values of parameters (Student's *t*-test).

Признак Parameter	Номера сравниваемых групп и степени свободы (df) No of compared groups and degree of freedom (df)				
	1-2 (df=24)	2-3 (df=17)	3-4 (df=13)	4-5 (df=16)	5-6 (df=16)
Длина тела / Body length	—	—	—	—	—
Длина головы / Head length	1.41	1.04	-2.15	1.82	1.91
Длина клюва / Bill length	5.45***	-1.41	0.37	2.07	4.75***
Длина головы без клюва Head to bill length	-2.21*	2.04	-3.18**	0.76	0.39
Длина плеча / Shoulder length	5.61***	3.23**	-0.29	3.79**	4.39***
Длина предплечья / Forearm length	7.25***	2.11*	1.87	10.03***	9.09***
Длина кисти Wingtip (third wing segment) length	8.92***	2.23*	0.46	4.54***	1.35
Длина бедра / Thigh length	11.13***	2.67*	-1.84	5.15***	1.15
Длина голени / Tibia length	5.20***	2.36*	0.46	2.55*	5.22***
Длина цевки со средним пальцем Tarsus-and-toe length	9.91***	1.84	1.54	5.26***	0.88
Длина третьего пальца Third toe length	5.21***	1.86	1.58	3.90**	4.06***
Длина плеча с предплечьем Shoulder and forearm length	8.43***	3.07**	1.00	7.76***	7.36***
Длина предплечья с кистью Forearm and wingtip length	10.00***	2.30*	1.24	7.99***	6.36***
Полная длина крыла Full-length wing	11.27***	3.01**	0.86	6.86***	5.81***
Длина бедра с голенью Thigh and tibia length	8.03***	2.77*	-0.68	4.20***	3.96**
Длина голени с цевкой и средним пальцем Tibia-and-tarsus-and-toe length	8.41***	2.14*	1.12	4.25***	3.40**
Полная длина ноги Full length of leg	9.97***	2.47*	0.28	4.88***	3.08**

Примечание. Уровни достоверности: * ($P < 0.05$); ** ($P < 0.01$); *** ($P < 0.001$).

Note. Level of significance: * ($P < 0.05$); ** ($P < 0.01$); *** ($P < 0.001$).



Тот факт, что средняя величина абсолютных значений всех 17 признаков на исследуемом отрезке развития постоянно увеличивается (табл. 4), свидетельствует о непрекращающемся интенсивном росте птенцов обыкновенного жулана на этом этапе постэмбрионального развития. Полученные данные (табл. 5) подтверждают достоверность этого вывода, кроме этого они указывают на неравномерность роста разных признаков в один и тот же момент развития и одного и того же признака в разные моменты постэмбриогенеза.

Из литературы известно, что у птенцовых птиц в первые двое суток после вылупления из яйца отмечается эмбриональный тип роста конечностей (Познанин, 1979; Родимцев, 2004). К тому же, по нашим данным, темпы роста птенцов в это время весьма незначительны. Двухсуточные птенцы оказались достоверно крупнее односуточных на первом уровне значимости ($P < 0.05$) только по длине цевки со средним пальцем ($t = 2.62$) и длине предплечья с плечом ($t = 2.16$). Поэтому по линейным размерам 17 морфометрических признаков ($L_{\text{ср.}}$) они объединяются в одну очень компактную группу (рис. 2) и довольно резко отличаются от птенцов 2-й и 3-й стадий развития как по линейным размерам (см. рис. 2 и табл. 2), так и по пропорциям тела (см. табл. 6 и 7).

Создается впечатление, что в первые двое суток постэмбрионального развития птенцы переживают сильный стресс, поскольку вылупление из яйца является достаточно резким переломным моментом в их жизни. Незначительные темпы их роста в это время, по-видимому, объясняются тем, что большая часть энергии, поступающей в организм с пищей, тратится на процессы адаптации птенцов к новой среде обитания. Исходя из всего вышесказанного, первые двое суток постэмбрионального развития птенцов мы склонны рассматривать в качестве критической фазы развития, лежащей на границе эмбрионального и постэмбрионального периодов онтогенеза жулана.

Начиная с третьих суток развития ситуация резко изменяется. Согласно полученным данным (см. табл. 4), трех- и четырехсуточные птенцы 2-й стадии развития значительно крупнее одно- и двухсуточных птенцов 1-й стадии по средним значениям всех 17 признаков. Причем, различия между птенцами этих двух стадий развития статистически высоко достоверны (см. табл. 5). Отсюда совершенно очевидно, что для трех- и четырехсуточных птенцов характерен интенсивный рост тела и, особенно, крыла и ноги. В это же время происходят и наиболее существенные изменения в пропорциях тела птенцов (см. табл. 6 и 7). Относительные значения 14 признаков достоверно больше у птенцов второй стадии развития по сравнению с птенцами первой. Исключения составляют относительные значения головы (различия статистически не достоверны) и головы без клюва (достоверно больше у птенцов 1-й группы). Эти данные указывают на опережающий рост частей по сравнению с ростом тела (положительная аллометрия).

Различия (величина t) между птенцами 2-й и 3-й, а также 3-й и 4-й стадий развития заметно меньше, чем между птенцами 1-й и 2-й. Особенно резко снижаются различия между птенцами этих стадий в пропорциях тела (см. табл. 7), что означает явное преобладание линейного роста над изменением пропорций, в том числе и во время перехода птенцов из раннегнездового этапа развития (стадия 3) в среднегнездовой (стадия 4). Это происходит примерно на 5-6 сутки, когда у птенцов открываются глаза и начинает развиваться перьевой покров (Гаврин, Дацкевич, 1958; Кныш, 2009; наши данные).

На временном отрезке между 4-й и 5-й и, особенно, 5-й и 6-й стадиями развития линейные размеры и пропорции тела птенцов вновь изменяются заметно больше (см.



табл. 5 и 7). Как уже говорилось выше, в среднегнездовом развитии птенцов наиболее быстро растут крылья и, кроме того, интенсивно развивается перьевой покров, начинают активно функционировать зрительные анализаторы, существенно сокращается время обогривания птенцов родителями. Соответственно, происходит кардинальное изменение взаимоотношений птенцов с окружающей средой, птенцы готовятся к выходу из гнезда. Поэтому последние трое суток (9-11) 6-й стадии среднегнездового этапа развития мы рассматриваем как вторую критическую фазу в гнездовом развитии птенцов обыкновенного жулана. В это время потревоженные птенцы могут покинуть гнездо, но поскольку они еще не готовы к активному полету, то часто гибнут.

Выводы

Таким образом, согласно литературным данным, гнездовой период в постэмбриональном развитии обыкновенного жулана занимает от 12-13 до 16 суток и делится на три этапа. На каждом из них состояние организма птенцов определяется целым комплексом морфологических, физиологических и поведенческих свойств и характеристик, присущих птенцам только на данном этапе их гнездового развития.

В результате проведенного исследования установлено, что по линейным размерам тела (размерам 17 морфометрических признаков) гнездовые птенцы обыкновенного жулана возрастом от 1 до 11 суток четко дифференцируются на две крупные и 6 более мелких групп. Показано, что птенцы этих групп различаются по возрасту, линейным размерам и пропорциям тела, по скорости и характеру аллометрического роста признаков и некоторым другим характеристикам.

На основании этих данных в гнездовом периоде развития обыкновенного жулана предлагается различать раннегнездовой, среднегнездовой и позднегнездовой этапы развития птенцов. В пределах первых двух этапов нами выделены по три стадии развития, птенцы в которых различаются как по линейным размерам, так и по пропорциям тела. Первые двое суток раннегнездового этапа развития птенцов и последние трое суток (9-11) среднегнездового этапа предлагается рассматривать в качестве критических фаз развития гнездовых птенцов обыкновенного жулана.

Литература

References

- Барышникова Е.М., Маловичко Л.В. Экология гнездования обыкновенного жулана (*Lanius collurio*) в условиях Центрального Предкавказья // Вестник МГОУ. Серия «Естественные науки». – 2012. – №2. – С. 11-20. [Baryshnikova E.M., Malovichko L.V. Breeding ecology of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in the Central Ciscaucasia // Vestnik MGOU (Bulletin of Moscow State Open University). – 2012. – Issue 2. – P.11-20] [in Russian]
- Гаврин В.Ф., Дацкевич В.А. Экология жулана (*Lanius cristatus collurio* L.) в Беловежской пушче // Зоол. журн. – 1958. – 37 (7). – С. 1082-1091. [Gavrin V.F., Datskevich V.A. Ecology of the Red-backed Shrike (*Lanius cristatus collurio* L.) in Belovezhskaya Pushcha // Zoological journal. – 1958. – 37 (7). – P. 1082-1091] [in Russian]
- Есилевская М.А. Некоторые особенности поведения жулана (*Lanius collurio* L.) (Aves, Laniidae) в гнездовый период // Вестник зоологии. – 1978. – №4. – С. 82-83. [Esilievskaya M.A. Some characteristics of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio* L.)



- behaviour in the breeding season // Vestnik zoologii ('Zoological Herald' Journal). – 1978. – Issue 4. – P. 82-83.] [in Russian]
- Кныш Н.П. Экологические особенности постэмбрионального роста и развития обыкновенного жулана // Зоологічна наука у сучасному суспільстві: матеріали Всеукраїнської наукової конференції, присвяченої 175-річчю заснування кафедри зоології, Київ-Канів (15-18 вересня 2009 р.). – Київ : Фітоцентр, 2009. – С. 207-211. [Knysh N.P. Ecological characteristics of postembryonic growth and development of the Red-backed Shrike // Zoological science in modern society: proceedings of all-Ukrainian scientific conference dedicated to 175th anniversary of Department of Zoology, Kyiv-Kaniv, Ukraine (15-18 September 2009). – Kyiv: 'Fitotsentr' Press, 2009. – P.207-2011] [in Ukrainian]
- Лакін Г. Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1980. – 293 с. [Lakin G.F. Biometry. – Moscow: 'Vyschaya Shkola' Press, 1980. – 293 p.] [in Russian]
- Песков В.Н. Количественная оценка степени развития признаков у животных разного возраста и размера // Вестник зоологии. – 1993. – №1. – С. 82-85. [Peskov V.N. Qualitative assessment of development rate for animals of various age and size // Vestnik zoologii ('Zoological Herald' Journal). – 1993. – Issue 1. – P. 82-85.] [in Russian]
- Познанин Л.П. Эколого-морфологический анализ онтогенеза птенцовых птиц. – Москва: Изд-во «Наука», 1979. – 294 с. [Poznanin L.P. Ecologic and morphological analysis of ontogenesis of altricial birds. – Moscow: 'Nauka' Press, 1979. – 294 p.] [in Russian]
- Покровская И.В. Некоторые особенности гнездовой экологии и поведения сорокопуга-жулана в условиях Ленинградской области // Экология птиц в период гнездования. Межвузовский сборник научных трудов. – Ленинград, 1989. – С. 3-16. [Pokrovskaya I.V. Some characteristics of breeding ecology and behavior of the Red-backed Shrike in Leningrad Region // Ecology of birds in the breeding period. Inter-university collection of scientific papers. – Leningrad, 1989. – P.3-16] [in Russian]
- Прокофьева И.В. О гнездовой жизни сорокопуга-жулана *Lanius collurio* // Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск, 2007. – №342. – С.115-121. [Prokofyeva I.V. On the breeding life of the Red-backed Shrike *Lanius collurio* // Russian Ornithological Journal. Express issue 342. – 2007. – P. 115-121] [in Russian]
- Рогинский Я.Я. О формировании пропорций тела путем усиления градиентов роста (в связи с проблемой антропогенеза) // Вопр. антропологии. – 1960. – Вып. 2. – С. 45-54. [Roginsky Ya.Ya. On the formation of body proportions through acceleration of growth gradients (relating to anthropogenesis) // Voprosy antropologii (Issues of anthropology). – 1960. – Issue 2. – P. 45-54.] [in Russian]
- Родимцев А.С. Периодизация постэмбрионального развития птиц // Русский орнитол. журнал. Экспресс-выпуск, 2004. – Т. 13, № 263. – С. 525-536. [Rodimtsev A.S. Periodization of bird postembryonic development // Russian Ornithological Journal. Express issue 263 (volume 13). – 2004. – P. 525-536] [in Russian]
- Тарасенко М.О. Постембриональний розвиток пташенят сорокопуга тернового (*Lanius collurio*) під час першої та заміщаючої кладки в умовах чагарникового степу Кам'янецького Придністров'я // Науковий вісник Чернівецького університету: збірник наукових праць. – Вип. 298 : Біологія. – Чернівці, 2006. – С. 189-193. [Tarasenko M.O. Postembryonic development of nestlings of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) during the first and repeated clutch in the shrub steppe area of the Dniester River // Scientific bulletin of Chernivtsi University: collection of scientific papers. – Issue 298: Biology. – Chernivtsi, 2006. – P. 189-193] [in Ukrainian]



- Шилов И.А. Об этапности индивидуального развития птиц // Зоол. журнал. – 1965. – 44 (12). – С. 1825–1834. [Shilov I.A. On the phases of individual development of birds // Zoological Journal. – 1965. – 44 (12). – P.1825-1834] [in Russian]
- Шмальгаузен И.И. Рост и дифференцировка. – Избр. тр. В 2-х томах. – Киев: Наук. думка. – 1984. – Т. 2. – 168 с. [Schmalhausen I.I. Growth and differentiation. – Selected works in two volumes. – Kyiv: 'Naukova dumka' Press. – 1984. – Volume 2. – 168 p.] [in Russian]
- Харченко Л.П., Хохлов А.Н. Особенности гнездования сорокопуга-жулана в Харьковской области // Птицы Северского Донца. Материалы 2-й конференции «Изучение и охрана птиц бассейна Северского Донца». – Харьков. – 1994. – С. 46-47. [Kharchenko L.P., Khokhlov A.N. Breeding characteristics of the Red-backed Shrike in Kharkiv Region // Birds of the Siverskyi Donets River. Proceedings of the 2nd conference 'Study and conservation of birds of the Siverskyi Donets River Basin'. – Kharkiv. – 1994. – P. 46-47.] [in Russian]
- Hammer O.D., Harper A.T., Ryan P.D. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // Paleontologia Electronica. – 2001. – №4. – P. 1-9.
- Horvath R., Farkas R., Yosef R. Nesting ecology of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in northeastern Hungary // Ring. – 2000. – №22 (1). – P. 127-132.
- Huxley J.S. Relative growth and form transformation // Proc. Ray. Soc. London B. – 1950. – V.137, № 889.– P. 465-469.
- Jolicoeur P. The multivariate generalization of the allometry equation // Biometrics. – 1963. – V.19, № 3. – P. 497-499.
- Jolicoeur P. Principal components, factor analysis, and multivariate allometry: a small-sample direction test // Biometrics. – 1984. – V. 40. – P. 685-690.