

ФОРМА ЯИЦ И ПЕРСПЕКТИВЫ ЕЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПРИ РЕШЕНИИ ВОПРОСОВ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ ДНЕВНЫХ ХИЩНЫХ ПТИЦ

И.С. Митяй¹, Н.М. Селиверстов², В.И. Стригунов³

¹*Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины*
oomit@mail.ru

²*Черкасский природооведческий музей (Украина)*
nikitha@narod.ru

³*Криворожский национальный университет (Украина)*
strigunov-vi@mail.ru

Egg shape and prospect of its use in the taxonomy and phylogeny of the diurnal birds of prey. – Mityai I.S., Seliverstov N.M., Strigunov V.I. – The article investigates the possibility of application of morphological characteristics of eggs as criteria for the solution of questions on systematics and phylogeny of the diurnal birds of prey. The comparison of systematical dendrograms developed by different authors on the basis of morphology, comparative anatomy and DNA analysis with polynom indexes and factors calculated for 1322 eggs of diurnal birds of prey give the base to believe that morphological parameters of eggs can serve as additional criteria in systematics and phylogeny of birds.

Проблемы систематики, эволюции и филогенетических связей у птиц в целом и соколообразных в частности, до сих пор остаются актуальными. В истории орнитологии их решение осуществлялось в различных направлениях. Традиционными были и остаются системы, построенные с использованием морфологических и анатомических признаков. Это системы в стиле Уэтмора. По мере накопления палеонтологических и сравнительно-анатомических данных, упомянутые списки начали наполняться информацией о происхождении и времени появления той или иной группы птиц, ходе эволюции и взаимоотношениях внутри таксонов и между ними. Так возникло морфологическое направление в таксономии и филогении птиц.

Во второй половине XX века Чарлз Сибли и Джон Алквист осуществляют фундаментальную ревизию системы птиц методом гибридизации ДНК. Основные результаты этих работ изложены в книге «Филогения и классификация птиц: Исследования в области молекулярной эволюции» [19]. Оригинальность подхода и нетрадиционность полученных результатов вызвали в свое время, с одной стороны, значительное количе-

ство критических публикаций, а с другой – стали толчком для продолжения исследований как по молекулярной систематике [9, 10, 11, 20], так и в традиционных направлениях: морфологическом [19, 24] и сравнительно-анатомическом [3, 8, 16, 17]. Наряду с упомянутыми, в литературе появился ряд работ, посвященных исключительно систематике хищных птиц [6, 12, 14, 15, 21–23].

С середины прошлого века возникло еще одно направление, пока не получившее широкого распространения. Мы его условно назвали оологическим, т.е. таким, которое базируется на морфологических параметрах птичьих яиц. В странах СНГ его основоположником по праву можно считать А.П. Кузьякина. В своей работе «Учет оологических признаков и особенностей гнездовья в классификации птиц» [2] А.П. Кузьякин, проводит сравнение гнезд и кладок разных видов, найденных в разных местах и относящихся к разным родам, семействам и отрядам. Как считает автор, это позволяет сделать некоторые выводы, учет которых может способствовать дальнейшему усовершенствованию современной классификации птиц. Приводимые сведения сводятся не к перестройке современной системы, а лишь к тому, чтобы обратить внимание на ряд особенностей, учет которых в одних случаях подтверждает общепринятые трактовки филогенетических связей, в других – не совпадает с ними. Несовпадения с наиболее распространенными представлениями о филогенетических связях могут дать повод к пересмотру этих представлений на более широкой основе. Из других источников нам известна работа по классификации современных страусообразных (*Struthioniformes*) и вымерших моа (*Dinornithiformes*), разработанная на основании силы разрушения скорлупы и митохондриальной ДНК [13]. Упомянутые работы послужили стимулом для проведения подобных исследований с использованием количественных критериев формы птичьих яиц.

Наши представления базируются на следующих предположениях. Яйцо как автономная система возникает внутри другой системы, которой является организм самки. Обе системы реализуются на основании единого генетического кода. В связи с этим, к примеру, дендрограммы, построенные по морфологическим критериям яйца должны быть примерно одинаковыми с таковыми, построенными по другим морфологическим или молекулярным критериям взрослых птиц. При этом необходимо помнить, что дендрограммы (кладограммы) показывают только степень генетического сходства таксонов, следовательно, тождественность мате-

риалов зависит от количества анализируемых критериев и их качества, т.е. они должны быть системообразующими. Чем большее количество системообразующих признаков будет включено в анализ в одном и другом случае, тем подобнее будут дендрограммы. В остальных случаях мы будем иметь фрагментарное подобие, что тоже очень важно при решении спорных вопросов.

Выяснение правомочности использования морфологических характеристик яиц в качестве дополнительной информации при решении вопросов систематики и филогении птиц является главным мотивом данного сообщения. В качестве объектов исследования были выбраны яйца соколообразных и других отрядов птиц.

Материал и методы

Материалом для данного сообщения послужили промеры и фотографии яиц из коллекций музеев Украины и России. Обработка материалов осуществлялась по ранее изложенным нами методикам [4, 5]. Для сравнительной характеристики форм яиц соколообразных и яиц птиц других отрядов мы использовали семь индексов формы: традиционный индекс удлиненности – $I_{el} = L/D$ и шесть индексов, предложенных нами. Это индексы: инфундибулярной ($I_{iz} = r_1/D$), латеральной ($I_{lz} = r_1/D$) и клоакальной ($I_{cz} = r_c/D$) зон, асимметрии ($I_{as} = r_c/r_1$), экваториальный $I_{eq} = b - (r_c + r_1)$ и индекс комплементарности $I_{com} = (r_c + b)(r_1 + b)bL$, где $b = L - (r_c + r_1)$, L – длина, D – диаметр, r_c , r_1 , r_1 – радиусы соответствующих зон. Все необходимые параметры получены по предложенным нами схемам (рис. 1) с цифровых фотографий яиц с помощью компьютерных программ, разработанных Б. Троценко и С. Шелестюком по уравнениям кусочно-непрерывной кривой. Последняя отражает морфологическую сущность овоида (составной овоид), как комбинацию сопрягаемых дуг, описывающих инфундибулярную, клоакальную и интерполярные (латеральные) зоны яйца.

Кроме упомянутой выше модели составного овоида использовалась полиномиальная модель, отражающая физическую сущность яйца. Компьютерная программа расчетов четырех коэффициентов полинома была любезно предложена Л.И. Францевичем. Всем вышеперечисленным лицам авторы выражают искреннюю благодарность.

Было проанализировано 1322 яйца хищных птиц (табл. 1).

Хищные птицы в динамической среде III тысячелетия:
состояние и перспективы

Таблица 1

Объем фактического материала и основные оологические параметры хищных птиц

Table 1

The volume of factual material and main oological parameters of birds of prey

Вид / Species	n	R ₁	R ₂	R ₃	R ₄	I ₁	I ₂	I ₃	I ₄	I ₅	I ₆	k ₁	k ₂	k ₃	k ₄
<i>Pernis aptivorus</i>	23	0,322	0,734	0,472	1,228	0,682	1,322	0,434	0,812	0,063	-0,03	0,048	0,063	-0,03	0,048
<i>Milvus milvus</i>	48	0,310	0,763	0,465	1,277	0,666	1,241	0,502	0,788	0,059	-0,04	0,069	0,051	-0,03	0,065
<i>M. migrans</i>	102	0,325	0,766	0,463	1,280	0,703	1,263	0,492	0,788	0,051	-0,03	0,065	0,060	-0,01	0,030
<i>Circus pygargus</i>	20	0,359	0,750	0,469	1,242	0,765	1,375	0,414	0,814	0,061	-0,02	0,064	0,061	-0,02	0,064
<i>C. aeruginosus</i>	65	0,325	0,778	0,467	1,285	0,697	1,253	0,493	0,779	0,053	-0,03	0,067	0,053	-0,03	0,067
<i>Accipiter gentilis</i>	88	0,324	0,778	0,459	1,295	0,706	1,239	0,512	0,775	0,048	-0,03	0,049	0,048	-0,03	0,049
<i>A. nisus</i>	70	0,350	0,723	0,466	1,232	0,751	1,359	0,416	0,812	0,048	-0,03	0,049	0,048	-0,03	0,049
<i>Buteo rufinus</i>	28	0,342	0,751	0,465	1,259	0,735	1,300	0,452	0,800	0,050	-0,03	0,046	0,050	-0,03	0,046
<i>B. buteo</i>	237	0,321	0,746	0,461	1,262	0,696	1,264	0,480	0,794	0,052	-0,04	0,062	0,052	-0,04	0,062
<i>Hieraetus pennatus</i>	35	0,361	0,733	0,471	1,224	0,767	1,386	0,392	0,820	0,056	-0,02	0,034	0,056	-0,02	0,034
<i>Aquila clanga</i>	10	0,347	0,719	0,465	1,232	0,745	1,324	0,421	0,812	0,043	-0,03	0,065	0,043	-0,03	0,065
<i>A. pomarina</i>	47	0,365	0,730	0,460	1,233	0,793	1,371	0,407	0,802	0,044	-0,03	0,049	0,044	-0,03	0,049
<i>A. heliaca</i>	11	0,328	0,774	0,466	1,287	0,704	1,249	0,493	0,779	0,054	-0,03	0,068	0,054	-0,03	0,068
<i>Haliaeetus albicilla</i>	16	0,308	0,780	0,465	1,298	0,662	1,219	0,526	0,779	0,055	-0,04	0,075	0,055	-0,04	0,075
<i>Neophron percnopterus</i>	14	0,293	0,733	0,457	1,270	0,642	1,273	0,520	0,798	0,048	-0,06	0,083	0,048	-0,06	0,083
<i>Aegyptius monachus</i>	12	0,283	0,767	0,448	1,304	0,632	1,178	0,572	0,771	0,048	-0,06	0,075	0,048	-0,06	0,075
<i>Falco cherrug</i>	73	0,319	0,800	0,465	1,302	0,686	1,232	0,519	0,769	0,067	-0,03	0,063	0,067	-0,03	0,063
<i>F. peregrinus</i>	12	0,384	0,812	0,473	1,267	0,812	1,408	0,410	0,794	0,066	0,01	0,013	0,066	0,01	0,013
<i>F. eleonorae</i>	12	0,328	0,747	0,470	1,257	0,697	1,279	0,459	0,797	0,053	-0,03	0,066	0,053	-0,03	0,066
<i>F. subbuteo</i>	36	0,337	0,743	0,463	1,258	0,728	1,295	0,458	0,798	0,048	-0,03	0,058	0,048	-0,03	0,058
<i>F. vespertinus</i>	89	0,349	0,749	0,464	1,256	0,751	1,314	0,443	0,798	0,052	-0,02	0,048	0,052	-0,02	0,048
<i>F. naumanni</i>	23	0,352	0,736	0,468	1,219	0,753	1,376	0,399	0,824	0,060	-0,02	0,026	0,060	-0,02	0,026
<i>F. tinnunculus</i>	138	0,337	0,734	0,468	1,235	0,721	1,321	0,431	0,810	0,060	-0,03	0,044	0,060	-0,03	0,044

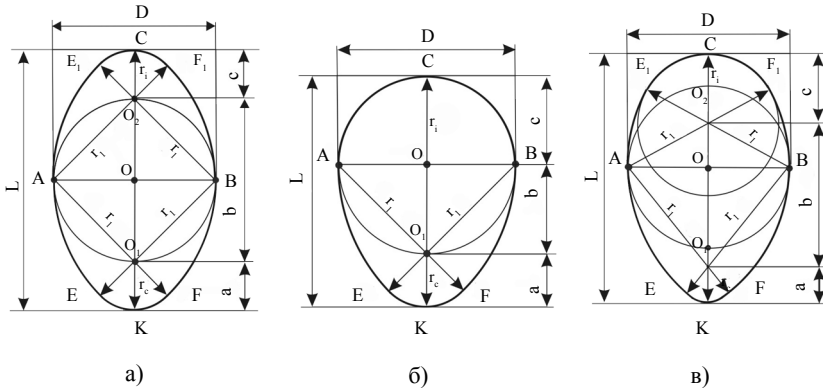


Рис. 1. Схемы снятия промеров с различных типов яиц:
а, в) симметрических и асимметрических псевдоовоидов; б) овоидов.

Fig. 1. Schemes of measurements for different egg types:
а, в) symmetrical and asymmetrical pseudoovoids; б) ovoids.

Статистическая обработка материалов осуществлялась с использованием программы Statistica-6 и Microsoft Excel 2010. Дендрограммы, получали с помощью кластерного анализа. Использовали четыре комбинации параметров: а) $I_{cz}, I_{lz}, I_{iz}, I_{el}$; б) I_{as}, I_{eq}, I_{com} ; в) k_0, k_1, k_2, k_3 ; г) все перечисленные параметры.

Результаты и обсуждение

В отношении таксономии и филогении хищных птиц в литературе существует огромное количество работ, использующих в качестве критериев данные морфологии, сравнительной анатомии, палеонтологии, ДНК-анализа. Все существующие в литературе данные весьма противоречивы, так как зачастую базируются на анализе незначительного количества параметров. Например, поиски подобия яиц соколообразных (Falconiformes) и представителей других отрядов класса птиц по одному из упомянутых одиннадцати параметров (табл. 1) выглядят так. По индексу клоакальной зоны близкие к соколообразным значения имеют аистообразные (Ciconiiformes), курообразные

(Galliformes), кукушкообразные (Cuculiformes), буревесникообразные (Procellariiformes), гусеобразные (Anseriformes) и дятлообразные (Piciformes). По индексу латеральной зоны в группу входят: дятлообразные, голубеобразные (Columbiformes), ракшеобразные (Coraciiformes) и совообразные (Strigiformes). По индексу инфундибулярной зоны: ракшеобразные, стрижеобразные (Apodiformes), дятлообразные, кукушкообразные, воробьинообразные (Passeriformes) и курообразные. По индексу удлинённости: дятлообразные, курообразные, совообразные и ракшеобразные. По индексу асимметрии: дятлообразные. По индексу комплементарности: голубеобразные, курообразные и дятлообразные. По экваториальному индексу дневные хищники стоят обособленно от других птиц. Подобная картина наблюдается и в отношении коэффициентов полинома. По коэффициенту в нулевой степени яйца соколообразных подобны яйцам дятлообразных, курообразных, ракшеобразных и совообразных. По коэффициенту полинома первой степени сходство демонстрируют: ракшеобразные, поганкообразные (Podicipediformes), буревесникообразные, дятлообразные и пеликанообразные (Pelecaniformes). По коэффициенту второй степени: пеликанообразные, гагарообразные (Gaviiformes), совообразные и гусеобразные. По коэффициенту третьей степени: дятлообразные, аистообразные, гусеобразные и кукушкообразные. Обобщение таких материалов практически невозможно без системного подхода.

Сущность последнего сводится к тому, что для анализа используются близкородственные параметры, входящие в состав целого в соответствии с каким-то объединяющим принципом. В овоиде образующими его элементами являются дуги, объединяемые по законам сопряжения (модель составного овоида). Упомянутым дугам соответствуют их радиусы, а целым, в данном случае, выступает длина овоида. Во второй модели составляющими элементами являются коэффициенты полинома, объединяемые уравнением многочлена (физическая модель), которое отражает совокупность преобразований сферы в овоид.

Современные варианты ДНК-анализа также имеют системный характер, так как нуклеотиды образуют двойную спираль по принципу комплементарности. Следовательно, дендрограммы, построенные с помощью кластерного анализа по системным признакам, в упомянутых примерах должны быть подобны. Для проверки правильности этого предположения мы провели сравнительный анализ наших дендрограмм, построенных по оологическим признакам с литературными, построен-

ными по другим критериям. Дендрогаммы оказались в значительной степени сопоставимы (рис. 2–4).

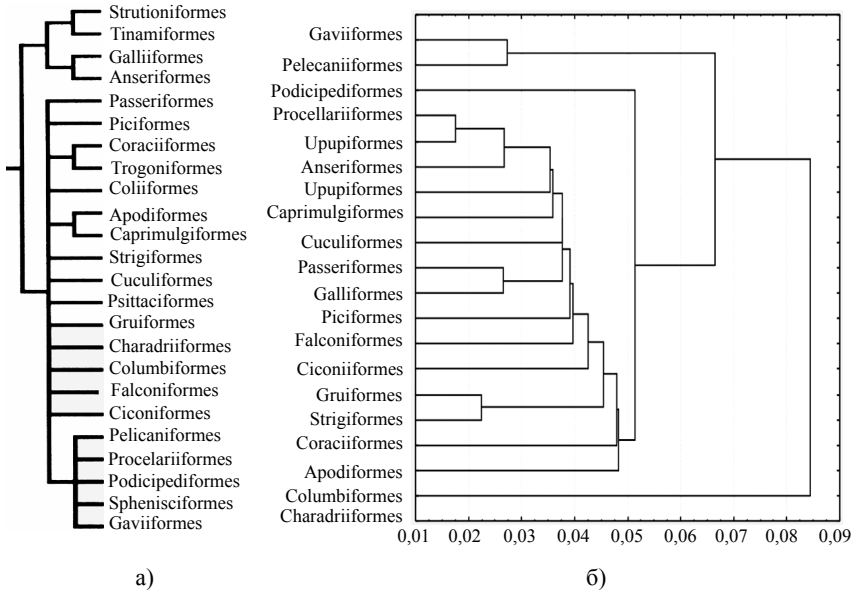


Рис. 2. Дендрогаммы: а) Сибли-Алквиста [18] (гибридизация ДНК),
б) наша оологическая (построенная по коэффициентам полинома).

Fig. 2. Dendrograms: а) by Sibley-Ahlquist [18] (DNA-DNA hybridization),
б) our oological (built on polynomial coefficients).

Все исследования по филогении и систематике соколообразных можно свести к таким направлениям: а) место отряда в классе птиц; б) подразделение отряда на семейства; в) взаимоотношение представителей семейств и родов между собой и с представителями других отрядов. В отношении места соколообразных среди других отрядов птиц в литературе существует множество противоречивых данных. Причина разночтений заключается в одностороннем подходе, когда на основании одного – двух критериев строится система в целом.

**Хищные птицы в динамической среде III тысячелетия:
состояние и перспективы**

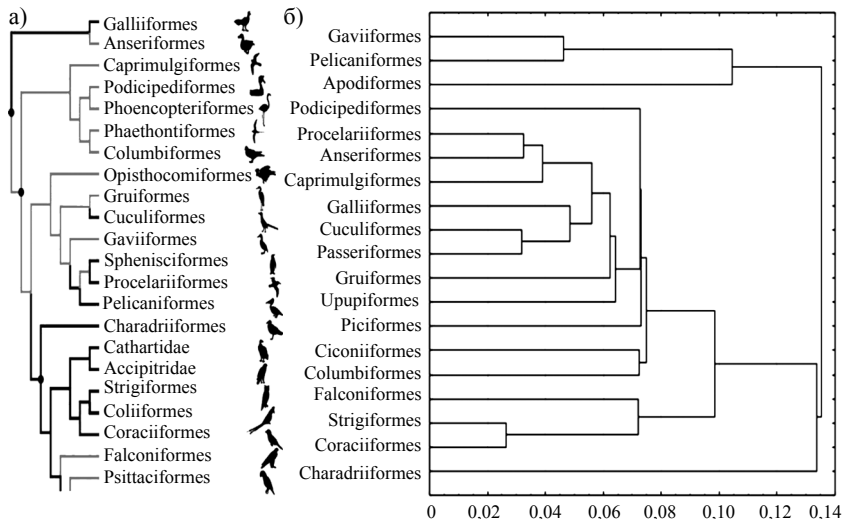


Рис. 3. Дендрогаммы: а) молекулярная Харшмана [11], б) оологическая наша.

Fig. 3. Dendrograms: a) molecular by Harshman [11], б) our oological.

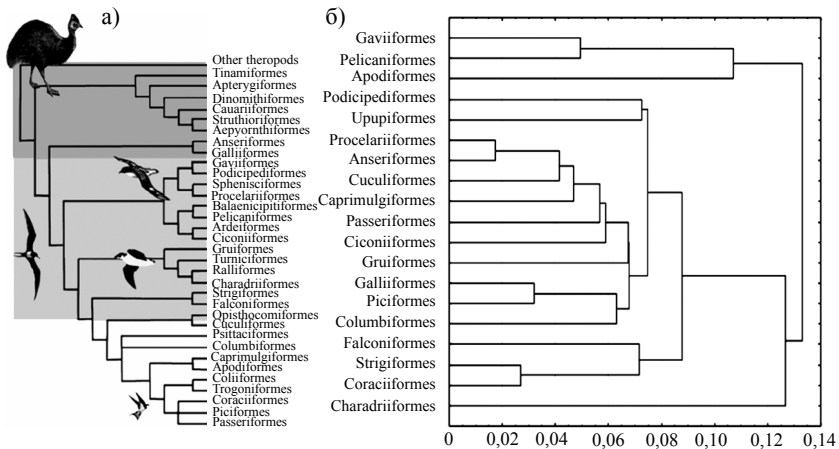


Рис. 4. Дендрогаммы: а) палеонтологическая Лайвзи-Зюси [16], б) оологическая наша.

Fig. 4. Dendrograms: a) paleontological by Livezey-Zusi [16], б) our oological.

Наиболее распространенным является мнение, что близкими родственниками хищных птиц являются голенастые и пеликанообразные [18]. Для Г.П. Дементьева и А.П. Кузякина реальность этих связей была не ясна [1, 2]. По этому поводу один из них [2] выдвинул предположение, согласно которому по оологическим признакам очень отдаленные сходство наблюдается только между мелкими хищниками типа ястребов и луней с малой выпью (*Ixobrychus minutus*) и аистом (*Ciconia*). Наш анализ формы яиц 32 видов птиц, упомянутых отрядов этого не выявил (рис. 5).

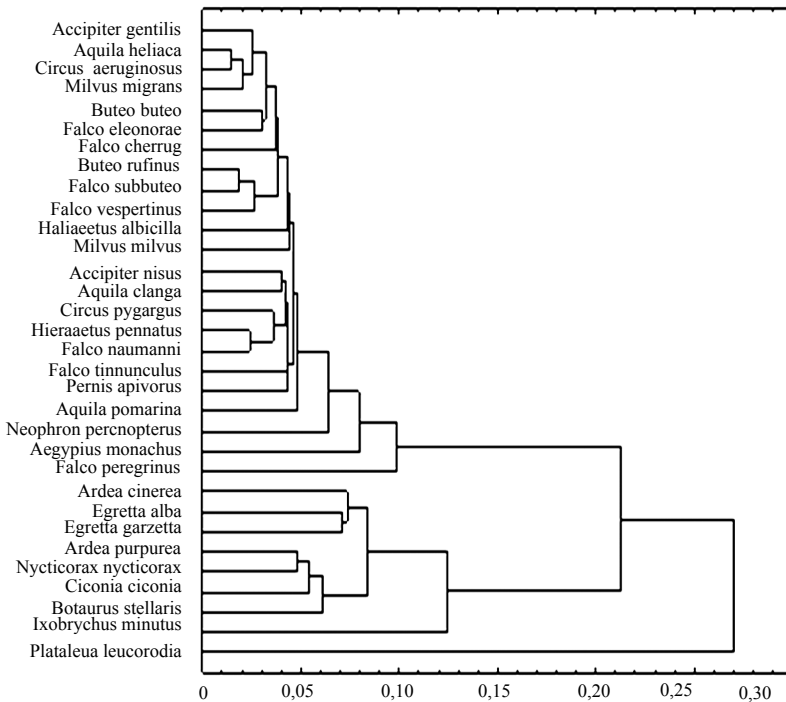


Рис. 5. Дендрограмма подобия яиц соколообразных и аистообразных птиц.
Fig. 5. Dendrogram of the similarity of Falconiformes and Ciconiiformes eggs.

На диаграмме наблюдается четкое разграничение форм яиц между упомянутыми отрядами птиц. Подобие наблюдается только по коэффициентам полинома третьей степени (рис. 2, б). Последний связан с незначительной деформацией латеральной части яйца. Одновременно этот коэффициент сильно и асимметрично влияет на форму приполярных секторов. Действительно, радиусы инфундибулярной и клоакальной зон яиц значительно различаются. У хищных птиц ($n=1322$) $I_{iz}=0,464\pm 0,0001$ и $I_{cz}=0,331\pm 0,0003$, а у аистообразных эти показатели другие: ($n=477$) $I_{iz}=0,409\pm 0,0004$ и $I_{cz}=0,312\pm 0,0006$. Кроме этого, яйца у соколообразных короче ($I_{el}=1,265\pm 0,0004$), чем у аистообразных ($I_{el}=1,397\pm 0,0005$).

Следует отметить, что яйца соколообразных по большинству параметров значительно отличаются от яиц представителей других отрядов. Поэтому, характеризуя подобие, мы имеем ввиду его относительность, т.е. более похожие яйца имеют те отряды, которые стоят друг к другу ближе всего. Во всех этих отрядах наблюдаются формы, близкие к сферической. Индексы удлиненности у соколообразных, совообразных и ракшеобразных очень близки по значениям, составляя, соответственно, 1,265, 1,224, 1,224. Причины такого явления разные. По этому поводу существует мнение [7], что сфероподобные яйца являются наиболее оптимальными в кладках из одного – двух и из более пяти яиц. По комплексу признаков наибольшее сходство по форме яиц этих птиц наблюдается с совообразными и ракшеобразными и немного меньше – с курообразными и дятлообразными (рис. 6).

Максимальные отличия параметров яиц относительно соколообразных (без катартид) наблюдаются у гагарообразных, пеликанообразных и поганкообразных. У представителей этих отрядов яйца наиболее удлиненные среди всех птиц. Их индекс удлиненности составляет, соответственно, 1,602; 1,592; 1,482. Значительные отличия характерны для индекса комплементарности: 1,078; 1,098; 1,082. У соколообразных он равен 1,285. Это значит, что кривизна их клоакальной зоны у них меньше.

Не менее важным являются вопрос о взаимоотношениях внутри отряда дневных хищных птиц. В литературе существуют столь же, как и вышеупомянутые, противоречивые данные. Проанализируем некоторые из них, используя ту же методику. Исходя из ряда соображений, А.П. Кузякин считает, что монотипическое семейство скопиные (Pandionidae) близко стоит, с одной стороны, к ястребиным (Accipitridae), а с другой, к примитивнейшим из хищных птиц – американским грифам

(Cathartidae). В связи с этим их правильнее всего поставить между соколиными и ястребиными птицами. В наших дендрограммах этот вид занимает место после соколиных и ястребиных, ближе к белоголовым сипам (*Gyps*), черным грифам (*Aegypius*) и бородачам (*Gypaetus*) (рис. 7).

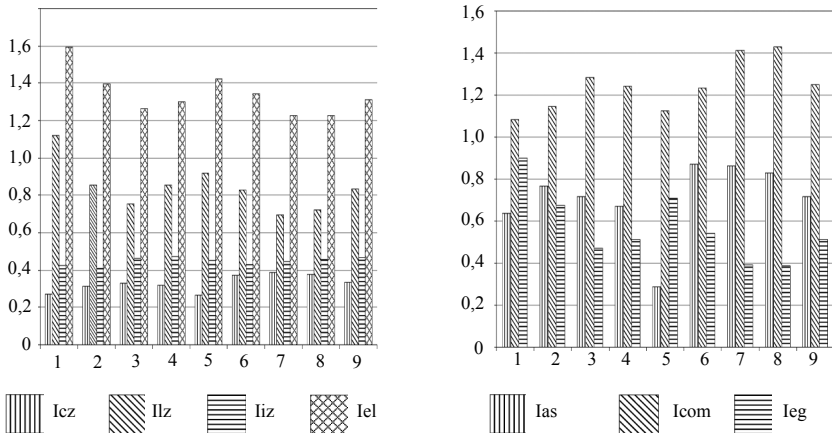


Рис. 6. Диаграммы подобия (а, б) форм яиц соколообразных с формами яиц представителей других отрядов:

1) Pelecaniformes, 2) Ciconiiformes, 3) Falconiformes, 4) Galliformes, 5) Gruiformes, 6) Columbiformes, 7) Strigiformes, 8) Coraciiformes, 9) Piciformes.

Fig. 6. Diagrams of egg shape similarity of the Falconiformes to other orders:

1) Pelecaniformes, 2) Ciconiiformes, 3) Falconiformes, 4) Galliformes, 5) Gruiformes, 6) Columbiformes, 7) Strigiformes, 8) Coraciiformes, 9) Piciformes.

По количественным показателям формы, скопа имеет самые длинные яйца ($I_{el}=1,335$) среди соколообразных. У них также самый большой экваториальный индекс ($I_{eq}=0,553$) и индекс латеральной зоны ($I_{lz}=0,836$). Что касается американских грифов, то их подобие со скопой проявляется при анализе геометрических схем форм яиц этих таксонов. Упомянутые схемы реальных яиц также позволяют выявить степень подобия между остальными семействами в пределах всего отряда соколообразных (рис. 8).

**Хищные птицы в динамической среде III тысячелетия:
состояние и перспективы**

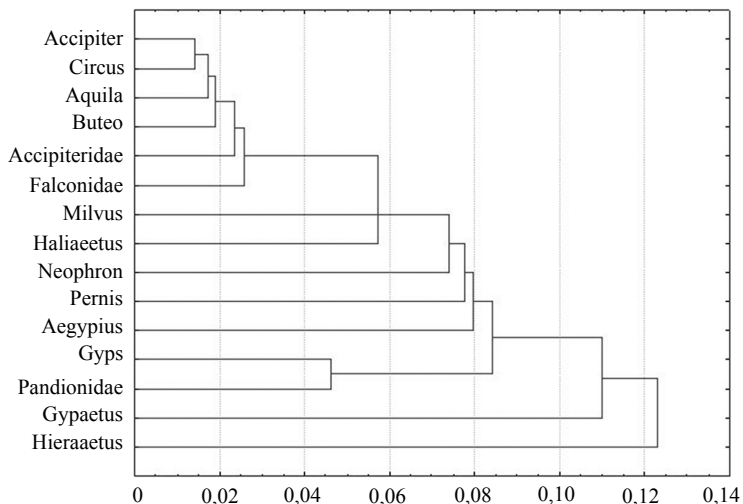


Рис. 7. Взаимоотношение семейств и родов соколообразных птиц (построено по 11 параметрам).

Fig. 7. Relations between families and genera of the Falconiformes (built on 11 parameters).

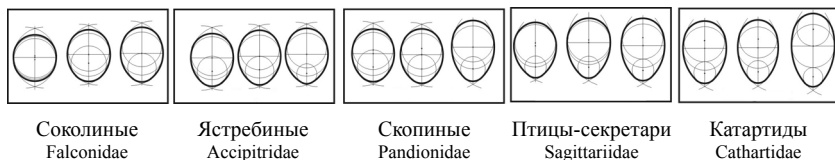


Рис. 8. Геометрические схемы яиц птиц семейств отряда соколообразных.

Fig. 8. Geometrical schemes of eggs belonging to different families of the Falconiformes.

В ряду «соколиные – ястребиные – скопиные – птицы-секретари (Sagittariidae)– катартиды» самые короткие яйца характерны для соколиных и ястребиных. Их семейства имеют одинаковый индекс удлинённости ($I_{el}=1,267$). Отличия наблюдаются по индексу комплементарности (1,297 и 1,285) и коэффициентам полинома k_1, k_2, k_3 (0,063; -0,016; 0,044 и 0,050; -0,034; 0,056).

Сравнение форм яиц грифов Старого и Нового света по количественным показателям формы показало их полное различие (рис. 9, 10). Яйца катартид значительно длиннее (1,523 против 1,292), радиус дуги клоакальной зоны у них меньше (0,259 против 0,307), а экваториальный индекс больше (0,846 против 0,539).

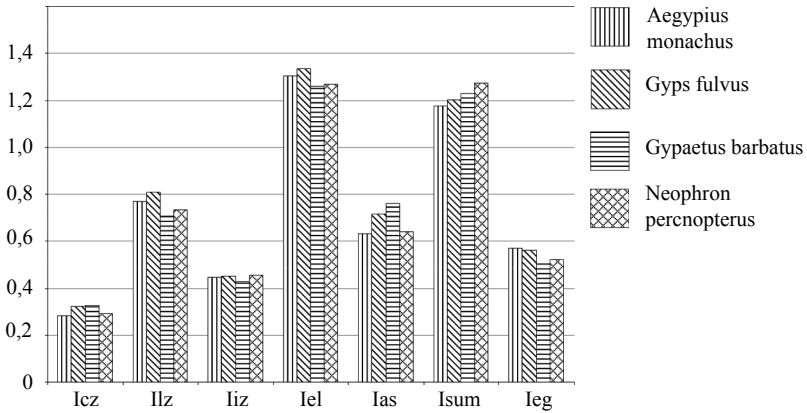


Рис. 9. Индексы формы яиц грифов Старого света.
Fig. 9. Shape indices of the Old World vultures eggs.

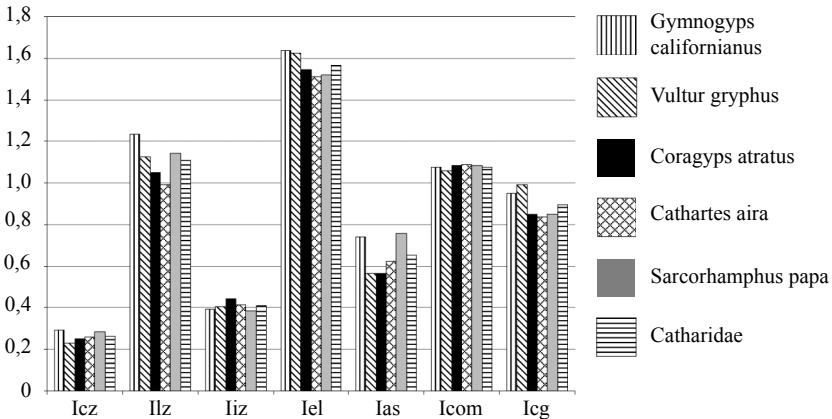


Рис. 10. Индексы формы яиц катартид.
Fig. 10. Shape indices of the Cathartidae eggs.

Вышеперечисленные значения параметров формы катартид превышают по всем показателям и других представителей соколообразных птиц. Вместе с тем, как по форме, так и по ее количественным показателям, яйца этих видов ближе всего находятся к пеликанообразным (баклановые (*Phalacrocoracidae*)) и гагарообразным, что наглядно подтверждают диаграммы (рис. 11, 12).

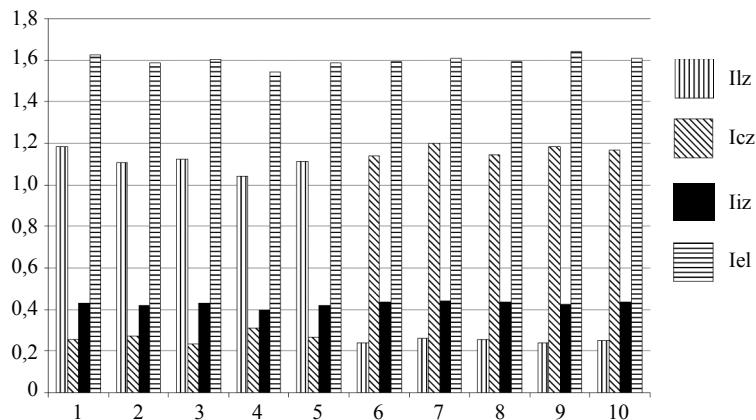


Рис. 11. Индексы формы яиц пеликанообразных: 1) *Phalacrocorax pelagicus*, 2) *Ph. carbo*, 3) *Ph. aristotelis*, 4) *Pelecanus onocrotalus*, 5) *Pelecaniformes*; и гагарообразных: 6) *Gavia immer*, 7) *G. stellata*, 8) *G. pacifica*, 9) *G. adamsii*, 10) *Gaviiformes*.

Fig. 11. Shape indices of the *Pelecaniformes* eggs: 1) *Phalacrocorax pelagicus*, 2) *Ph. carbo*, 3) *Ph. aristotelis*, 4) *Pelecanus onocrotalus*, 5) *Pelecaniformes*; and the *Gaviiformes* eggs: 6) *Gavia immer*, 7) *G. stellata*, 8) *G. pacifica*, 9) *G. adamsii*, 10) *Gaviiformes*.

В отношении соколообразных и сов А.П. Кузякин отмечает, что значительная близость между лунями и совами, вряд ли можно объяснить только случайным (или конвергентным) сходством. Говоря об относительной близости луней и ястребов к совам, продолжает автор, мы ни в коем случае не отрицаем самостоятельности хищных птиц и сов как отрядов. Из сов по удлинённой форме яиц и матовой поверхности скорлупы, пожалуй, ближе других к хищникам стоит семейство сипуховых (*Tytonidae*), правда, весьма далекое от них по морфологии взрослых птиц. Для болотной (*Asio flammeus*) и ушастой (*A. otus*) сов, филина (*Bubo*

bubo), белой совы (*Nyctea scandiaca*), неясыти (*Strix*), сычей (*Athene*) и совки (*Otus*). Для последних характерны почти шарообразные яйца с гладкой глянцевой скорлупой» крайне сходные по этим признакам с яйцами шурок (*Meropidae*), зимородков (*Alcedinidae*) и некоторых других ракшеобразных.

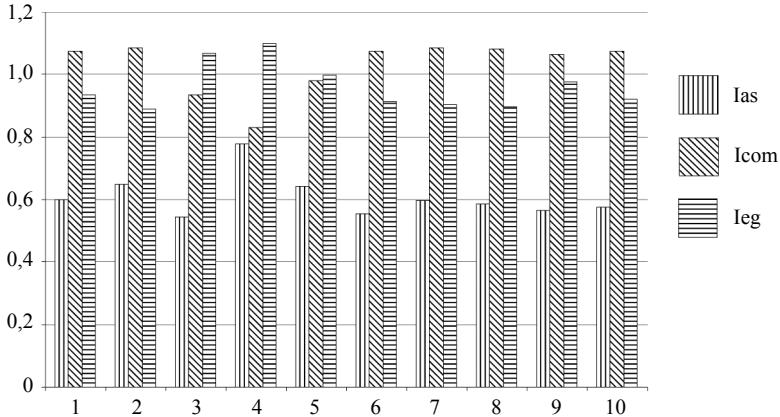


Рис. 12. Индексы формы яиц (*Ias*, *Icom*, *Ieq*) пеликанообразных (1–5) и гагарообразных (6–10) птиц (обозначения те же, что и на рис. 11).

Fig. 12. Shape indices (*Ias*, *Icom*, *Ieq*) of the Pelecaniformes eggs (1–5) and the Gaviiformes eggs (6–10) (signs are the same as in Fig. 11).

Упомянутое сходство наблюдается также по всем параметрам формы яиц дневных хищников и сов (рис. 13).

Вышеизложенные материалы наглядно доказывают, что параметры формы птичьего яйца проявляют устойчивую привязанность к отдельным видам соколообразных птиц и по комплексу признаков являются видоспецифичными. Дендрограммы и диаграммы, построенные по количественным значениям этих признаков, проявляют значительное подобие с дендрограммами, построенными по морфологическим, сравнительно-анатомическим, палеонтологическим и молекулярным критериям взрослых птиц. Это позволяет сделать вывод о возможности использования морфологических параметров яиц в качестве дополнительной информации при решении вопросов систематики и филогении птиц.

**Хищные птицы в динамической среде III тысячелетия:
состояние и перспективы**

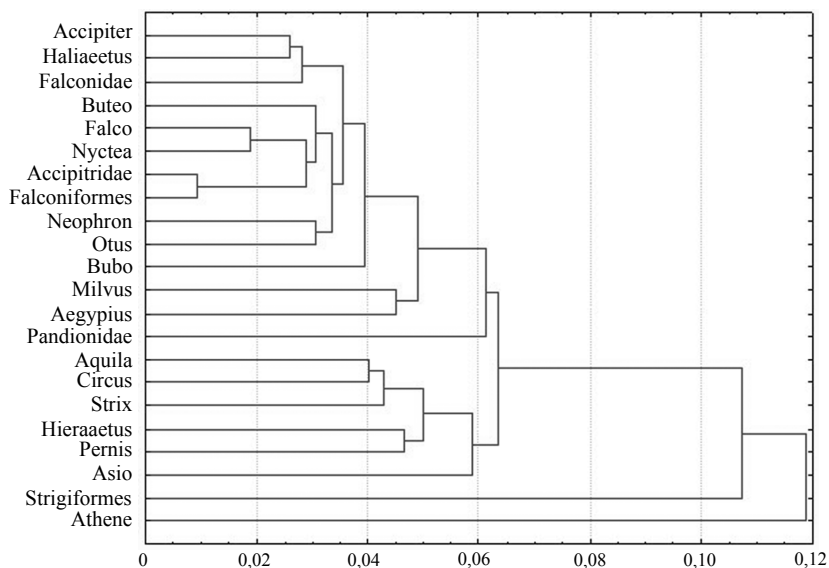


Рис. 13. Дендрограмма подобия яиц соколообразных и совообразных.

Fig. 13. Dendrogram of similarity between Falconiformes and Strigiformes eggs.

Литература

1. Дементьев Г.П., 1951. Отряд хищные птицы // Птицы Советского союза. – М.: Советская наука. – Т. I. – С. 70–341.
2. Кузякин А.П., 1954. Учет оологических признаков и особенностей гнездовья в классификации птиц // Бюллетень МОИП. – Т. LIX, вып. 6. – С. 27–37.
3. Курочкин Е.Н., 2004. Четырехкрылый динозавр и происхождение птиц // Природа – №5. – С. 3–12.
4. Митяй И.С., 2003. Новая методика комплексной оценки формы яйца // Бранта. – Вып. 6. – С. 179–192.
5. Митяй И.С., 2008. Использование современных технологий в исследованиях птичьих яиц // Вісник ЗНУ: 36. наук. ст. Біол. науки. – Запоріжжя: ЗНУ. – Вип. 1. – С. 191–200.
6. Amaral K.F., Jorge W., 2003. The chromosomes of the Order Falconiformes: a review // Ararajuba. – Vol. 11 (1). – P. 65–73.
7. Barta Z., Székely T., 1997. The optimal shape of avian eggs // Functional Ecology. – Vol. 11, № 5. – P. 656–662.

8. Clarke J.A., Tambussi C.P., Noriega J.I., Erickson G.M., Ketchum R.A., 2005. Definitive fossil evidence for the extant avian radiation in the Cretaceous // *Nature*. – Vol. 433. – P. 305–308.
9. Gamauf A., Haring E., 2004. Molecular phylogeny and biogeography of Honey-buzzards (genera *Pernis* and *Henicopernis*) // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. – Vol. 42. – P. 145–153.
10. Harshman J., 1994. Reweaving the tapestry: what can we learn from Sibley and Ahlquist (1990)? // *The Auk*. – Vol. 111 (2). – P. 377–388.
11. Helbig A.J., Kocum A., Seibold I., Braun M.J., 2005. A multi-gene phylogeny of aquiline eagles (Aves: Accipitriformes) reveals extensive paraphyly at the genus level // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – Vol. 35. – P. 147–164.
12. Huynen, Leon; Gill, Brian J.; Millar, Craig D.; Lambert, David M., 2010. Ancient DNA reveals extreme egg morphology and nesting behavior in New Zealand's extinct moa // Create an alert for this journal. – Vol. 107, 37. – P. 16201–16206.
13. Lerner H.R., Klaver M.C., Mindell D.P., 2008. Molecular phylogenetics of the Buteonine birds of prey (Accipitridae) // *The Auk*. – Vol. 304(2). – P. 304–315.
14. Lerner H.R., Mindell D.P., 2005. Phylogeny of eagles, Old World vultures, and other Accipitridae based on nuclear and mitochondrial DNA // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – Vol. 37. – P. 327–346.
15. Livezey B.C., Zusi R.L., 2007. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion // *Zoological Journal of The Linnean Society*. – Vol. 149 (1). – P. 1–95.
16. Mayr G., 2005. The postcranial osteology and phylogenetic position of the middle Eocene *Messelastur gratulator* Peters, 1994 – a morphological link between owls (Strigiformes) and Falconiform birds? // *Journal of Vertebrate Paleontology*. – Vol. 25 (3). – P. 635–645.
17. Mayr G., Clarke J., 2003. The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters // *Cladistics*. – Vol. 19. – P. 527–553.
18. Sibley C.G., Ahlquist J.E., 1990. *Phylogeny and Classification of Birds – A Study in Molecular Evolution*. – Yale University Press. – 976 p.
19. Slack K.E., 2012. *Avian phylogeny and divergence times based on mitogenomic sequences*. – Institute of Molecular BioSciences, Massey University, Palmerston North: New Zealand. – 125 p.
20. Wink M., Heidrich P., Fentzloff C., 1996. A DNA Phylogeny of Sea Eagles (genus *Haliaeetus*) Based on Nucleotide Sequences of the Cytochrome *b*-gene // *Biochemical Systematics and Ecology*. – Vol. 24, № 7/8. – P. 783–791.
21. Wink M., Sauer-Gürth H., 2000. Advances in the molecular systematics of African raptors // *Raptors at Risk / Chancellor R.D. & B.-U. Meyburg eds.* – WWGP: Hancock House. – P. 135–146.
22. Wink M., Seibold I., Lotfikhah F., Bednarek W., 1998. Molecular Systematics of Holarctic Raptors (Order Falconiformes) // *Holarctic Birds of Prey / Chancellor, R.D., B.-U. Meyburg & J.J. Ferrero eds.* – ADENEX-WWGP. – P. 29–48.
23. Zelenitsky D.K., Therrien F., Ridgely R.C., McGee A.R., Witmer L.M., 2012. Evolution of olfaction in non-avian theropod dinosaurs and birds // *Proc. of the Royal Society. Biological Sciences*. – P. 1–22.