

**НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ  
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМ. І. І. ШМАЛЬГАУЗЕНА**

**ФРАНЧУК МИХАЙЛО ВОЛОДИМИРОВИЧ**

УДК: 598.288.5:591.521+591.4(477.41/.42)

**МІЖВИДОВІ ВІДМІННОСТІ В МОРФОЛОГІЇ, ГНІЗДОВІЙ ЕКОЛОГІЇ ТА  
ПОСТЕМБРІОНАЛЬНОМУ РОЗВИТКУ ДРОЗДІВ (AVES, TURDIDAE, *TURDUS*)  
ЗАХІДНОГО ПОЛІССЯ УКРАЇНИ**

03.00.08 – зоологія

**АВТОРЕФЕРАТ**  
дисертації на здобуття наукового ступеня  
кандидата біологічних наук

**Київ – 2018**

Дисертацією є рукопис

Робота виконана в лабораторії популяційної екології  
Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України (м. Київ).

**Науковий керівник:**

кандидат біологічних наук  
**Пєсков Володимир Миколайович**  
Національний науково-природничий  
музей НАН України,  
в.о. завідувача відділу зоології

**Офіційні опоненти:**

доктор біологічних наук, професор  
**Серебряков Валентин Валентинович**  
КВНЗ «Вінницька академія неперервної освіти»  
професор кафедри екології, природничих та  
математичних наук

кандидат біологічних наук, доцент  
**Шидловський Ігор Віталійович**  
Львівський національний університет  
ім. Івана Франка  
завідувач Зоологічного музею

Захист відбудеться «6» березня 2018 р. о 13-00 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д. 26.153.01 Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01030, Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01030, Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15

Автореферат розісланий «\_\_\_\_\_» лютого 2018 р.

**Вчений секретар спеціалізованої  
вченої ради**

**Ю. К. Куцоконь**

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

**Актуальність роботи.** Екологічно близькі види, які співіснують на одній території, завжди відрізняються специфічними вимогами до середовища свого існування (Gause, 1934). Симпатрія близькоспоріднених видів, екологічні ніші яких значною мірою перекриваються, можлива тільки за умов вироблення тонких механізмів адаптивної дивергенції за ознаками будови і життєдіяльності, які складають основу їх екологічної сегрегації. Саме тому проблема сегрегації таксономічно і екологічно близьких видів займає центральне положення в еволюційній екології угруповань.

В процесі дивергентної еволюції відбувається поступова адаптивна радіація єдиної предкової групи близькоспоріднених видів на відокремлені філетичні гілки. Основу процесів адаптивної радіації складають різноманітні, зокрема морфологічні, пристосування до умов середовища існування. Все це призводить до виникнення різноманітних за будовою і функціями організмів, що забезпечує більш повне використання екологічних ресурсів. Виходячи з того, що природні популяції являють собою потоки онтогенезів (Яблоков, 1987), для розуміння рушійних сил прогресивної еволюції важливо проводити порівняльні дослідження цілісних онтогенезів близьких форм у природних умовах (Матвеев, 1970). Саме до таких форм, на наш погляд, належать п'ять видів дроздів роду *Turdus* (*T. philomelos* Brehm, 1831; *T. merula* L., 1758; *T. pilaris* L., 1758; *T. viscivorus* L., 1758; *T. iliacus* L., 1758) фауни України. Вивченню окремих сторін біології та гніздової екології дроздів присвячена значна кількість робіт, завдяки чому виявлено багато видоспецифічних рис способу їх життя, але питання щодо екологічних і морфологічних відмінностей між ними та їх формування в онтогенетичному розвитку до цього часу остаточно не розв'язані або залишаються майже відкритими.

### **Зв'язок роботи з науковими планами, програмами, темами.**

Дисертаційна робота виконана в рамках планової теми відділу популяційної екології Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України № III-24-11 «Популяції та угруповання різних видів тварин в наземних екосистемах основних природних зон України (різноманіття, зоогеографічні та природоохоронні аспекти)» (державний реєстраційний номер 0111U000170).

**Мета і завдання дослідження.** Мета роботи – виявити і оцінити міжвидові відмінності в морфології і гніздовій екології п'яти видів дроздів роду *Turdus*, з'ясувати їх адаптивне значення та механізми і закономірності формування в постембріональному розвитку цих видів.

Для досягнення цієї мети були поставлені такі завдання:

1. З'ясувати міжвидові відмінності у гніздовій екології п'яти видів дроздів роду *Turdus*. Дослідити основні чинники, які визначають їх екологічну сегрегацію.
2. Співставити різні форми групової мінливості дроздів і оцінити внесок статевого диморфізму в реалізацію морфологічного різноманіття дроздів у порівнянні з віковою мінливістю та міжвидовими відмінностями.
3. Виявити міжвидові відмінності в морфометрії, постембріональному рості й розвитку дроздів роду *Turdus*, з'ясувати їх адаптивне значення.
4. Визначити час, основні механізми і закономірності формування міжвидових відмінностей в постембріональному розвитку досліджених видів дроздів.
5. Розробити та обґрунтувати оригінальну схему стадійності гніздового етапу розвитку пташенят дроздів.

**Об'єкт дослідження** – дрозди роду *Turdus*: *T. pilaris*, *T. merula*, *T. iliacus*, *T. philomelos*, *T. viscivorus*.

*Предмет дослідження* – морфологічна дивергенція, постембріональний розвиток, гніздова екологія та екологічна сегрегація п'яти видів дроздів роду *Turdus*.

*Методи дослідження* – методи польових досліджень, методи порівняльної морфології, морфометричний аналіз, методи одно- та багатовимірної статистики, методи візуалізації отриманих даних.

**Наукова новизна отриманих результатів.** На репрезентативному матеріалі з використанням методів одно- та багатовимірної статистики проведено комплексне еколого-морфологічне дослідження п'яти видів дроздів роду *Turdus* (*Turdus pilaris*, *T. merula*, *T. iliacus*, *T. philomelos*, *T. viscivorus*), які мешкають симпатично в лісових екосистемах Західного Полісся. На основі власних зборів та матеріалів музейних колекцій вперше проведено кількісну оцінку і порівняльний аналіз різних форм групової морфологічної мінливості дроздів (статевий диморфізм, онтогенетична мінливість і міжвидові відмінності). Досліджено гніздову екологію та екологічну сегрегацію п'яти видів дроздів. На основі отриманих даних вперше демонструється адаптивний характер виявлених міжвидових морфологічних відмінностей, досліджено їх формування в пізньому онтогенезі *Turdus pilaris*, *T. merula*, *T. viscivorus* і *T. philomelos*. Вперше проведено комплексний порівняльний аналіз постембріонального розвитку цих видів, доведено, що етап гніздового росту пташенят складається з двох фаз: фаза швидкого росту (0-8 діб), коли домінують ростові процеси, і фаза повільного росту (від 9 доби до 13-14 доби), коли відбувається інтенсивний розвиток і диференціація оперення. Вперше розроблено оригінальну схему стадійності гніздового етапу розвитку пташенят дроздів, виділено критичні стадії їх розвитку.

**Практичне значення отриманих результатів.** Виконана робота є комплексним еколого-морфологічним дослідженням п'яти видів дроздів роду *Turdus*. Результати проведеного дослідження суттєво розширюють та поглиблюють наукові знання щодо гніздової екології та морфології постембріонального розвитку дроздів. Методика дослідження та отримані результати можуть бути використані при вивченні морфології постембріонального розвитку інших видів птахів, для з'ясування критичних періодів у розвитку гніздових пташенят та формування на основі цих даних низки рекомендацій з охорони та відтворення біорізноманіття, особливо на територіях природно-заповідного фонду, де ведуться щорічні моніторингові дослідження. Отримані дані та використані методичні підходи можуть бути задіяні для визначення віку пташенят та статі дорослих птахів в позагніздовий період, якщо у них не виражений статевий диморфізм.

**Особистий внесок здобувача.** Дисертація є самостійним оригінальним дослідженням. Автор повністю провів польовий збір матеріалу, який складається із 250 власноруч описаних гнізд та кладок та 337 одиниць використано з банку гнізд та кладок птахів Західноукраїнського орнітологічного товариства, зроблено 9912 промірів (14 лінійних ознак) у 658 різновікових пташенят (1-14 доба) та 50 дорослих особин 4 видів дроздів. Опрацьовано 124 тушки (1722 проміри, 14 ознак) 5 видів дроздів у основних музейних фондах України. Внесок у статистичну обробку отриманих результатів складає 90%. Аналіз літератури, узагальнення та інтерпретація отриманих даних проведено особисто.

**Апробація результатів дисертації.** Матеріали дисертаційного дослідження були представлені на 6 наукових конференціях: «Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку» (сmt. Шацьк, Україна, 2012), «Проблеми та перспективи розвитку систем управління водно-болотними угіддями міжнародного значення України» (м. Київ, Україна, 2013), «Зоологические чтения» (м. Гродно, Білорусь, 2013), «Від молекули до біосфери» (м. Харків, Україна, 2013), «Природа Полісся: дослідження та

охорона» (м. Сарни, Україна, 2014), «Природничі дослідження на Поділлі» (м. Кам'янець-Подільський, Україна, 2014), а також на двох звітних зборах Західноукраїнського орнітологічного товариства (м. Львів, Україна, 2013, 2015), на засіданні Відділу зоології ННПМ НАН України (Протокол засідання № 12 від 20.12.2016 р., м. Київ) та Західноукраїнського орнітологічного товариства (Протокол № 1 від 25.02.2017 р., м. Львів).

**Публікації.** Матеріали дисертаційного дослідження опубліковані в 14 наукових роботах. Серед них – 6 в спеціалізованих виданнях, рекомендованих МОН України, 6 – матеріалах конференцій, 2 – у спеціалізованому науковому орнітологічному журналі.

**Структура та обсяг роботи.** Робота складається зі вступу, 6 розділів, висновків, списку використаних джерел та додатків. Дисертацію викладено на 167 сторінках друкованого тексту, з них 125 сторінок – основний текст. Роботу ілюстровано 45 таблицями та 46 рисунками. Список використаних джерел налічує 181 найменування, з них – 49 латиницею.

**Подяки.** Висловлюю величезну вдячність усім, хто був причетний до виконання цього дисертаційного дослідження, а саме: особливу вдячність науковому керівнику Пескову В. М. за всебічну допомогу при плануванні, обговоренні, камеральній обробці та інтерпретації отриманих даних. Неоціненною є допомога Журавчака Р. О. та Добринського О. В. в організації польового збору матеріалу та обговорення отриманих результатів на протязі усього терміну дисертаційного дослідження. Можливість опрацювання банку гнізд та кладок птахів Західноукраїнського орнітологічного товариства та фондів Державного природознавчого музею НАН України (м. Львів) не було б можливе за сприяння Бокотея А. А., а також робота з фондами зоологічних музеїв Львівського національного університету ім. І. Франка (м. Львів), Національного науково-природознавчого музею НАН України (м. Київ), Комарницького І. В., Пекла О. М., Тайкової С. Ю.. Висловлюю також подяку Тарасенку М. О., Атамась Н. С. за слушні зауваження при підготовці дисертаційного дослідження. На останок висловлюю величезну подяку своїй дружині за терпіння та розуміння при витрачанні часу і коштів під час виконання цієї роботи.

## **ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ**

У цьому розділі представлено стан вивченості гніздової екології п'яти видів дроздів – чорного, співочого, білобрового, омелюха та чикотня, а також їх постембріонального розвитку в межах європейської частини видових ареалів. Дані щодо гніздової екології дроздів та міжвидових екологічних відмінностей між ними отримано в результаті вивчення природних та урбопопуляцій з території Центральної та Західної Європи (Myers, 1955; Show, 1960; Snow, 1955, 1955a, 1956, 1958a, 1958b; Graczyk, 1961; Havlin, 1963; Dyrce, 1969; Tyrväinen, 1969; Simms, 1978; Cramp, 1988; Schnack, 1991; Magrath, 1992; Tomiałojć, 1994; Chamberlen, 1999; Wysocki, 2005, 2006; Clement, 2010; Mikula et al., 2014), в межах європейської частини Росії (Александрова, 1959; Бровкина, 1959; Приезжев, 1970; Ковшарь, Гаврилов, 1973; Хохлова, 1988; Климов и др., 1989; Баккал, 1997; Березанцева, 1997; Гавриленко, 1998; Иноземцев, Молоканова, 2002; Головань, 2004, 2006; Тельпова, 2005; Головань, Пчилицев, 2005; Лыков, 2006; Смирнов, Тюрин, 2007; Балацкий, 2009; Захарова, Яковлева, 2009; Khohlova, 2009; Хохлова, Яковлева, 2009; Щербаков, 2010; Баккал, 2011; Герасимчук, 2011; Герасимчук, Степанов, Чеблоков, 2011; Лыков, Шубина, Федярякина, 2011; Демидова, 2012; Чернышов, 2012). Згідно цих робіт, достатньо добре вивчена гніздова екологія дроздів співочого, чорного та чикотня і менше – білобрового та

омелюха. Найбільш повно вивчені деякі популяційні параметри урбопопуляцій дрозда чорного на теренах Європи (Кукшин, Бокотей, 2016).

На території України дослідження дроздів мають переважно регіональний характер і стосуються, перш за все, різноманітних питань екології та біології чикотня, співочого і чорного дроздів (Марисова, 1955, 1963; Талпош, 1996, 1998, 1999; Кныш, 1996; Чаплыгіна, Кривицкий, Фурсова, 1995; Чаплигіна, 1998, 2009; Кукшин, Бокотей, 2016), найменше – дрозда білобрового (Талпош, Талпош 1983; Книш, 1998; Чаплыгіна, 2005), в той час як, дрізд-омелюх до цих пір залишається взагалі не вивченим (Франчук, Бокотей, 2014). Дані щодо гніздової екології вищезазначених видів дроздів з території Західного Полісся мають фрагментарний характер (Коваленко, Фесенко, 1990; Бакатей, 1991; Бокотей та ін., 1994; Шкаран, 2010). При цьому бракує порівняльних досліджень гніздової екології близькоспоріднених видів дроздів, які разом гніздуються в одних і тих же біотопах і заселяють майже однакові стації як у природному (Барановский и др., 2007; Пискунов, Давиденко, 2009), так і в урбосередовищі (Mikula at all, 2014). Саме тому до цього часу остаточно не з'ясовані особливості екологічної сегрегації цих видів, що не дозволяє остаточно визначити місце та оцінити роль кожного виду дроздів у структурі відповідних екосистем.

На відміну від гніздової екології, набагато менше уваги приділялось вивченню постембріонального розвитку дроздів, порівняльним аспектам їх морфологічних адаптацій, етапності постембріонального розвитку, механізмам формування міжвидових відмінностей у пізньому онтогенезі тощо. При цьому у всіх відомих нам роботах наводяться дані щодо росту окремих частин та органів, а не організму як цілого (в розумінні І. І. Шмальгаузена). Найчастіше вивчали швидкість росту (Денисова, 1958; Бровкина, 1959; Бельский, 1960; Денисова и др., 1986; Кушка, Песков, 1998) та її географічну мінливість (Денисова, Торчевская, 1962; Артомонова, 1970) за довжиною або масою тіла. Нерівномірно вивчені ріст, розвиток та періодизація постембріонального розвитку різних видів дроздів (Марисова, 1968; Познанин, 1979; Емінов, 1970; Stamp, 1988; Janiga, 2006; Konarzewski, 1992; Kreslavsky, 1994; Кузьменко, Кузьменко, 1998; Родимцев, 2004, 2006; Тельпова, 2006; Микляева, 2014). Бракує еколого-морфологічного підходу щодо виявлення тонких механізмів адаптивної дивергенції близькоспоріднених видів птахів за ознаками будови та життєдіяльності, на що наголошують багато вчених (Познанин, 1979; Mikula at all, 2014 та ін.). Усе вище зазначене і стало підставою для визначення теми даного дисертаційного дослідження.

## МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

В основу дисертаційної роботи покладені дані, отримані в процесі дослідження гніздової екології та біології постембріонального розвитку п'яти видів дроздів роду *Turdus*: чикотня, *T. pilaris*, чорного, *T. merula*, білобрового *T. iliacus*, співочого *T. philomelos* та омелюха *T. viscivorus* в межах Західного Українського Полісся (Рівненська та Волинська області) у період з 2012 по 2015 рр., а також дані банку гнізд і кладок птахів Західноукраїнського орнітологічного товариства (БГК ЗУОТ) за період 1986-2011 рр.. Загалом, під час дослідження проаналізовано дані зібрані з 587 гнізд (250 власні дані, 337 дані БГК ЗУОТ): 269 – дрозда співочого, 169 – дрозда чорного, 130 – чикотня, 14 – дрозда-омелюха та шість гнізд дрозда білобрового.

Для виявлення статевих морфологічних відмінностей у п'яти видів дроздів фауни України, дослідження здійснювали на музейних колекціях (шкурках) трьох провідних музеїв України (Державний природничий музей (м. Львів), Національний науково-природничий музей (м. Київ) НАН України та Зоологічний музей Львівського

національного університету ім. І. Франка (м. Львів)). Загалом опрацьовано 124 шкурки п'яти видів, добутих на території Українського Полісся (чикотня – 28 ос. (17 – ♂; 11 – ♀), дрозда співочого – 27 ос. (14 – ♂; 13 – ♀), дрозда-омелюха – 25 ос. (12 – ♂; 13 – ♀), дрозда чорного – 25 ос. (12 – ♂; 13 – ♀) та дрозда білобрового – 19 ос. (13 – ♂; 6 – ♀).

На двох кладках дрозда чорного та співочого вивчали температуру інкубації яєць за допомогою комплексу iBDL-HS. Логер вмонтовували в основу лотка гнізда, показники зчитувати через кожні 10 хвилин часу протягом усього періоду інкубації (14 днів, 2016 показників).

З використанням мисливської фото-пастки (HD Video Series Trial Camera), що реагує на рух, на трьох гніздах дрозда співочого проводили фото- та відеофіксацію подій, що відбувались у гнізді з початку відкладання першого яйця до періоду вильоту пташенят. Протягом 32 неповних діб (760 годин) камерою зафіксовано (відео- та фотозйомка) спостереження за виводками та кладками дрозда співочого.

Для вивчення постембріонального росту й розвитку гніздових пташенят досліджено 44 виводки (172 пташенят 1-14 доби життя) та 50 дорослих особин 4 видів дроздів роду *Turdus* (чикотень, чорний, співочий і омелюх). Кожну особину описували за 14 морфометричними ознаками (Познанин, 1979 із змінами) за схемою: довжина 1) *тіла* – відстань від кінчика дзьоба (при витягнутій шиї) до каудального закінчення хребта без пір'я; 2) *голови* – відстань від тім'ячка до кінчика дзьоба; 3) *дзьоба* (до рамфотеки) – відстань від його кінчика до межі рамфотеки і шкіряного покриву лобної частини; 4) *дзьоба* (до ніздрі) – відстань від його кінчика до ніздрі; 5) *плеча* – відстань від середини плечового суглоба до середини ліктьового суглобу; 6) *передпліччя* – відстань від середини ліктьового суглобу до середини кистевого суглобу; 7) *кисті* – відстань від середини кистевого суглобу до дистального закінчення кисті; 8) *діаметр кистевого суглобу*; 9) *стегна* – відстань від середини тазостегнового суглобу до середини колінного суглобу; 10) *гомілки* – відстань від середини колінного суглобу до середини інтертарзального суглобу; 11) *лапи (цівки)* – відстань від середини інтертарзального суглобу до пальцевого суглобу при зігнутих пальцях; 12) *діаметр інтертарзального суглобу*; 13) *третього (середнього) пальця* – відстань від основи середнього пальцевого суглобу стопи до початку основи кігтя; 14) *першого (заднього) пальця* – відстань від основи пальцевого суглобу до початку основи кігтя. Проміри пташенят проводили з використанням штангенциркуля з точністю до 0,1 мм через кожні 48 годин.

Формування міжвидових відмінностей за лінійними розмірами та пропорціями тіла вивчали шляхом порівняння однодобових, одразу після вилуплення, восьмидобових (закінчення стадії швидкого росту і початок диференціації оперення) та 13-14 добових пташенят – стадія вильоту із гнізда.

Отримані дані обраховували з використання одно- та багатовимірної статистики. У кожній вибірці для всіх 14 ознак розраховували основні статистичні показники: середнє значення ознаки (M), похибку середнього (m), ліміти (Min - Max). Враховуючі незначні об'єми вибірок (5–15 особин), для кожної ознаки розраховували показник точності визначення вибіркового середнього (Cs) відносно його генерального значення. Вибірки різних видів порівнювали між собою за середніми значеннями ознак з використанням t-критерія Стьюдента (Лакин, 1990). За пропорціями тіла дроздів порівнювали з допомогою методу морфологічних профілів (Zarapkin, 1934; Царапкин, 1960) та критерію знаків – z (Лакин, 1990). Узагальнені відмінності між видами за 14 ознаками оцінювали за величиною багатовимірної квадратичної дистанції Махаланобіса (SqMD), яку розраховували з використанням дискримінантного аналізу. Для порівняння дроздів за екологічними характеристиками, а також при дослідженні статевих і міжвидових

відмінностей за морфологічними ознаками використовували ієрархічний кластерний аналіз. При цьому в якості метрики відмінностей використовували квадратичну дистанцію Евкліда (SqDE).

Мінливість морфологічних ознак в постембріональному розвитку дроздів аналізували з використанням факторного аналізу (метод головних компонентів). Ріст тіла та його частин оцінювали за величиною відносного процентного приросту (ВПП, %), який розраховували за формулою С. Броди (Шмальгаузен, 1982):

$$d (\%) = [(M_2 - M_1) / (0.5 * (M_2 + M_1))] * 100,$$

де:  $M_1$  – величина ознаки у дрібнішої або молодшої за віком особини;  $M_2$  – так само у більшій або старшій особини;  $d$  – показник відносного приросту або відмінності за величиною ознаки.

Співвідношення між ознаками вивчали з використанням методу багатовимірної алометрії. При цьому для кожної ознаки розраховували коефіцієнт багатовимірної алометрії (АС), як відношення величини факторного навантаження ознаки на  $GK_1$  до середньої арифметичної навантажень усіх ознак на  $GK_1$ . Остання розглядалась як показник загального росту тіла. Головні компоненти вираховували на основі дисперсійно-коваріаційної матриці лог-трансформованих значень досліджуваних ознак (Jolicœur, 1963, 1984). Довірчі межі коефіцієнта визначали за допомогою бутстрапа особин кожної із вибірок (2000 повторностей) (Felsenstein, 1985). Набір коефіцієнтів багатовимірної алометрії (АС) порівнювали з використанням непараметричного коефіцієнта кореляції рангів Спірмана ( $R_s$ ). Всі розрахунки виконані з використанням статистичних пакетів Excel та Statistica для Windows V.6.

## ГНІЗДОВА ЕКОЛОГІЯ ТА ЕКОЛОГІЧНА СЕГРЕГАЦІЯ ДРОЗДІВ РОДУ *TURDUS*

Розділ містить 7 підрозділів, присвячених порівнянню основних показників, що характеризують гніздову екологію та екологічну сегрегацію дроздів в умовах Західного Українського Полісся.

**Фенологія яйцекладки та інкубації.** Для дроздів роду *Turdus*, які гніздяться в лісових екосистемах Західного Українського Полісся, характерним є дві яйцекладки за період гніздування (Бокотей та ін., 1994; Шкаран, 2010; власні дані). В другій декаді квітня до насиджування кладок приступають чикотень та дрізд-омелюх. В третій декаді квітня починають насиджувати співочий та чорний дрозди, а наприкінці – дрізд білобровий. Пік початку інкубації кладок у чикотня, чорного та співочого дроздів припадає на першу-другу декаду травня. Друга кладка розтягнута і триває з другої половини червня до початку липня. Період насиджування у дроздів триває в середньому 12-15 діб. Зокрема, у дрозда чорного – 12-14 діб, у співочого дрозда, дрозда-омелюха та чикотня – 13-14 діб, у дрозда білобрового – 13-15 (Cramp, 1988; Никифоров и др., 1989; власні дані). У період 12 діб насиджування кладки середньодобова температура інкубації у дрозда співочого ( $34,0^0$ ) більша, ніж у чорного дрозда ( $24,4^0$ ).

**Біотопний розподіл, просторове розміщення гнізд.** Виявлено 11 біотопів в умовах Західного Полісся, де дрозди розміщують свої гнізда. Для дроздів характерним є гніздування декількох видів в межах одного біотопу (Барановский и др., 2007, власні дані), однак міра участі окремих видів в орнітоценозах певних біотопів відрізняється. За результатами кластерного аналізу встановлено, що за біотопним розподілом найменше відрізняються між собою дрозди чорний та співочий ( $DE = 11,27$ ), дещо відмінними від них є чикотень ( $DE = 42,77-79,63$ ) і дрізд білобровий ( $DE = 59,0-60,4$ ). Найбільше відрізняються від трьох інших видів білобровий та дрізд-омелюх ( $DE = 104,26$ ).



За результатами дослідження 560 гнізд п'яти видів дроздів встановлено, що в умовах Західного Полісся дрозди для побудови гнізд використовують 38 видів дерев та кущів віддаючи перевагу деревам. Результати порівняння різних видів за видовим складом дерев та кущів, використаних для розміщення гнізд, вказують на те, що найменше відрізняються між собою чикотень і дрізд співочий ( $DE = 23,84$ ), дещо більший рівень відмінності знайдено між чорним, співочим та чикотнем ( $DE = 33,75-35,47$ ), дроздом білобровим ( $DE = 43,96-62,0$ ), однак найбільше відрізняється від чотирьох інших видів дрізд-омелюх ( $DE = 41,33-91,65$ ).

**Нідологічні показники.** Найменше відрізняються за будовою гнізда дрозди чорний, співочий та чикотень ( $DE = 10,2-15,0$ ), дещо більше відрізняється від них дрізд-омелюх ( $DE = 29,6-42,3$ ). Найбільш унікальні гнізда будує дрізд білобровий ( $DE = 40,9-79,5$ ), який порівняно менший за розмірами тіла серед п'яти досліджених видів і тому будує менші гнізда. Найбільші відмінності спостерігаються за шириною гнізда, шириною лотка та найменші – за висотою гнізда та лотка. Встановлено, що п'ять видів дроздів роду *Turdus* в межах Західного Полісся статистично вірогідно відрізняються (при  $P < 0,05$ ) за всіма нідологічними показниками.

**Оологічні показники.** Абсолютні розміри яєць зменшуються в ряду дроздів: омелюх, чорний, чикотень, співочий та білобровий. За розмірами і пропорціями найменше відрізняються яйця чорного і співочого дроздів ( $DE = 2,35$ ). Удвічі більше відрізняються яйця дрозда-омелюха і співочого дрозда ( $DE = 5,45$ ). Яйця чикотня за своїми параметрами найменше відрізняються від яєць чотирьох інших видів ( $DE = 2,01-3,98$ ), в той час як у білобрового дрозда вони найбільш відмінні ( $DE = 3,41-5,35$ ). Відмінності статистично вірогідні ( $P < 0,01$ ).

**Живлення дорослих птахів та пташенят.** Порівнявши дані різних авторів щодо живлення дроздів, ми дійшли висновку, що географічна мінливість у живленні практично не виражена (Сгапр, 1988; Бровкіна, 1957; Барановский и др., 2007; Прокофьева, 2007; Марисова, 1989; Талпош, 1996, 1998, 1999; Різун, 2009). Проте досить чітко виражені міжвидові відмінності у харчуванні дроздів (Бровкіна, 1959; Прокофьева, 2003; Барановский и др., 2007). Згідно аналізу літературних джерел, що наводились вище найбільша подібність у живленні (видовий склад, стратегія та спосіб кормодобування) прослідковується між дроздами співочим та чорним, найменша між співочим дроздом та чикотнем. Дрізд-омелюх найменше подібний з усіма видами дроздів при спільному існуванню, на що вказують літературні дані (Герасимчук, Степанов, Чеблоков, 2011). Незважаючи на велику подібність кормової бази, конкурентні відносини у живленні дроздів майже не проявляються, або мають незначний вплив (Приезжев, 1970).

За результатами порівняння п'яти видів дроздів з території дослідження складено екологічну класифікацію дроздів, що базується на порівнянні показників гніздової екології (фенологія гніздування, біотопні преференції, просторове розміщення гнізд, оологічні та нідологічні характеристики, трофіка). На основі порівняння цих показників з використанням кластерного аналізу (рис. 1) встановлено, що найбільш подібними виявились дрозди співочий і чорний ( $DE = 38,36$ ). Вони мають подібні біотопні преференції, тому що віддають перевагу лісовим біотопам та узлісся, гніздяться практично на одній висоті (1,58 і 2,00 м відповідно), мають схожі кормові раціони. До них більш наблизений чикотень ( $DE = 52,92$  і  $DE = 55,65$  відповідно). Від цих трьох видів найбільше відрізняються дрізд білобровий і дрізд-омелюх. Чикотень та дрізд-омелюх найбільше відрізняються від дрозда білобрового, про що свідчить величина значень  $DE$  (122,7 та 160,0 відповідно).

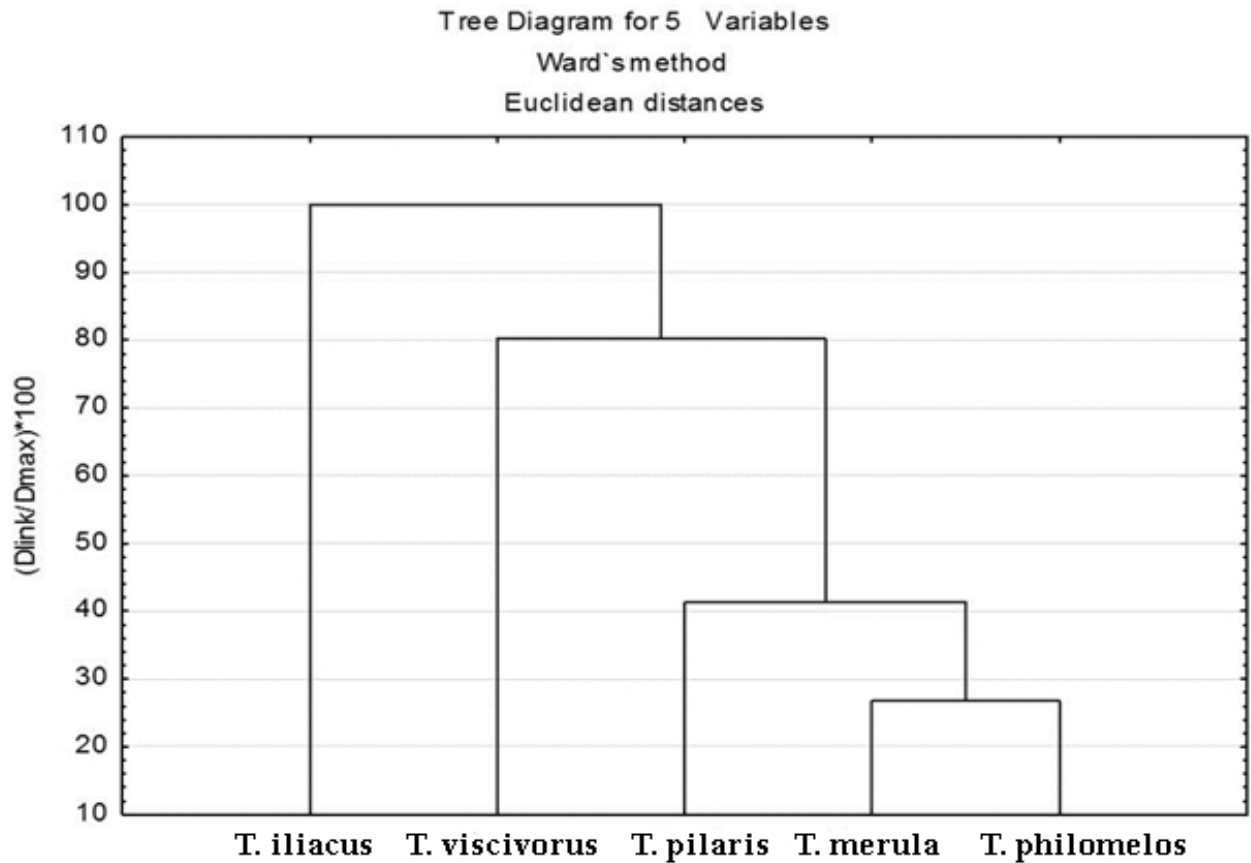


Рис. 1. Подібність п'яти видів дроздів роду *Turdus* за екологічними характеристиками

Це дає нам підстави вважати, що екологічна сегрегація співочого і чорного дроздів в лісових екосистемах Західного Полісся мінімальна. В той же час вони майже уникають конкуренції завдяки різному співвідношенню за чисельністю у складі угруповань дроздів на тих чи інших територіях (Пискунов, Давиденко, 2009; Приезжев, 1970; власні дані), структурою гніздових стацій (Приезжев, 1970; Барановский и др., 2007). Чикотень найчастіше поселяється поблизу відкритих біотопів – повз лук та на узліссі, розміщує гнізда на переважаючій породі дерев в межах біотопу. Кормові преференції пов'язані в першу чергу зі складом корму, основна частка якого добувається за межами лісових біотопів. Дрізд-омелюх віддає перевагу середньовіковим сосновим масивам без підліску (73% від усіх біотопів) із бідною підстилкою, що зумовило його відмінність від усіх представлених видів дроздів за специфікою використання кормів та стратегією їх добування.

Все вищезазначене дозволяє зробити висновок, що серед п'яти досліджених видів дроздів найбільше відрізняються за гніздовою екологією і, відповідно, найбільш сегреговані дрізд білобровий і дрізд-омелюх.

### **МОРФОЛОГІЧНА ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ ДРОЗДІВ РОДУ *TURDUS*: МІЖВИДОВА ДИВЕРГЕНЦІЯ ТА СТАТЕВІ ВІДМІННОСТІ**

Розділ містить дані, що стосуються виявлення і оцінки морфологічної дивергенції і статевих відмінностей за сукупністю морфометричних ознак п'яти досліджених видів дроздів роду *Turdus*.

*Статевий диморфізм* за забарвленням пір'яного покриву чітко виражений у чорного дрозда і слабо – у чикотня, не виражений взагалі у дроздів співочого, білобрового та омелюха (Cramp, 1988; Svensson, 1992; Фесенко, Бокотей, 2002).

*Статеві відмінності* за лінійними розмірами тіла зростають в ряду: співочий (DE = 2,4), дрізд-омелюх (DE = 5,2), чорний (DE = 6,3), білобровий (DE = 6,7) та чикотень (DE = 7,4). Згідно отриманих даних, самці білобрового дрозда мають вірогідно більші середні значення довжини дзьоба до рамфотеки і до черепа, а також довжини кисті і хвоста, що певною мірою співпадає з даними Хохлової із співаторами (Хохлова и др., 2004). У співочого дрозда відмічено незначні ( $t = 2,09$ ;  $P < 0,05$ ) статеві відмінності за довжиною цівки (у самців вона дещо більша, ніж у самиць). Досить незначні статеві відмінності спостерігаються у чикотня, самиці якого мають вірогідно більші середні значення довжини голови і цівки. У самців чорного дрозда у порівнянні з самицями вірогідно більші середні значення довжини передпліччя, довжини крила та довжини середнього пальця. У дрозда-омелюха середнє значення довжини дзьоба до ніздрі вірогідно більше у самців, в той час як довжина (третього) середнього пальця, навпаки, вірогідно більша у самиць.

Як видно з рисунка 2, у білобрового, співочого і чорного дроздів самці дещо крупніші за самиць за дослідженими ознаками, що певною мірою співпадає з даними С. Кремпа (Cramp, 1988). У дрозда-омелюха і чикотня на дослідженому матеріалі статеві відмінності за лінійними розмірами тіла не виявлені.

*Міжвидові відмінності* насамперед полягають у тому, що п'ять досліджених видів диференціюються на дрібних (білобровий і співочий), середніх (чорний, чикотень) і великих (дрізд-омелюх) дроздів (рис. 2). За розподілом центроїдів вибірок вздовж ГК<sub>2</sub> видно також міжвидові відмінності за пропорціями тіла, особливо, у чорного дрозда. Узагальнені відмінності між видами варіюють від SqMD = 37,59 (між чорним і омелюхом) до SqMD = 155,14 (між омелюхом і співочим) (табл. 1).

Таблиця 1.

Величина узагальнених відмінностей (SqMD) між дорослими особинами чотирьох видів дроздів за абсолютним значенням 14 морфометричних ознак

SqMD	Дрізд співочий	Дрізд чорний	Чикотень	Дрізд-омелюх
Дрізд співочий	0,00	96,82	77,23	155,14
Дрізд чорний	96,82	0,00	48,17	37,59
Чикотень	77,23	48,17	0,00	57,74
Дрізд-омелюх	155,14	37,59	57,74	0,00

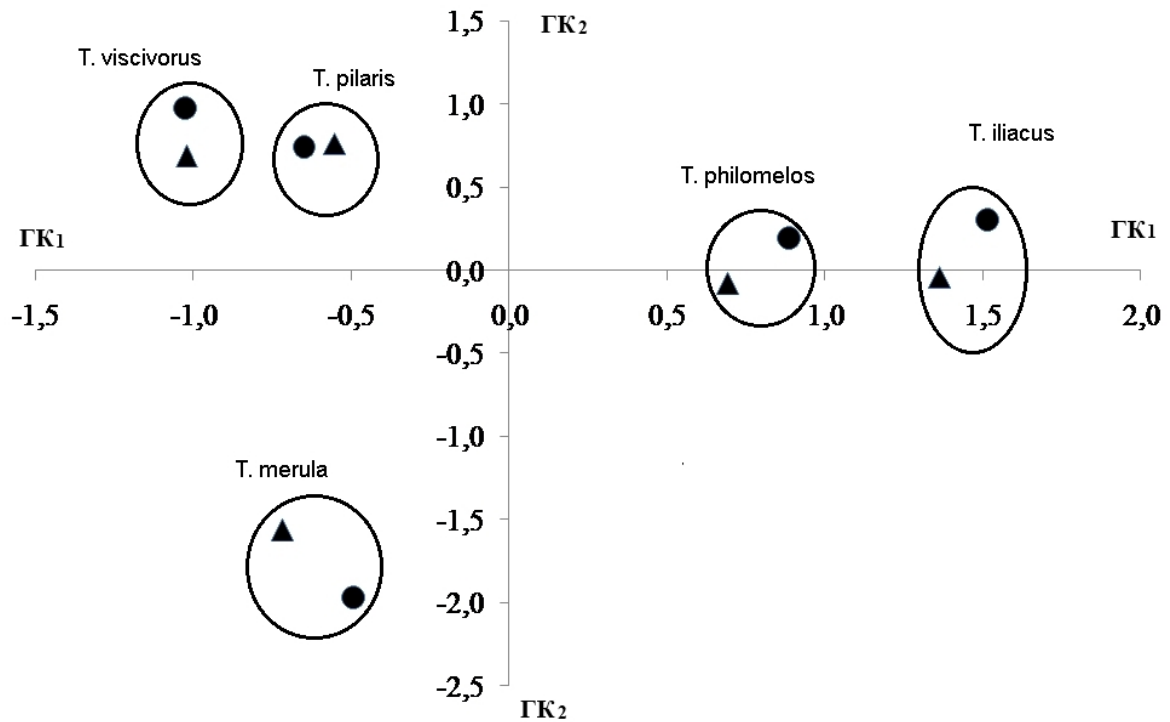


Рис. 2. Розподіл центроїдів вибірок самців (▲) і самиць (●) п'яти видів дроздів роду *Turdus* у просторі значень  $GK_1$  і  $GK_2$

Зазначені вище дані підтверджують результати порівняльного дослідження мінливості 14 морфометричних ознак у чотирьох видів дроздів, які отримані під час вивчення живих особин дорослих птахів.

За довжиною тіла переважна більшість дорослих особин чорного дрозда вірогідно більші за співочого, у них значно більша голова, довше плече, в той час як, довжина стегна, навпаки, більша у співочого дрозда ( $P < 0,01$ ). Зазначені відмінності у пропорціях тіла між чорним і співочим дроздами обумовлені особливостями їх кормодобування і пересування по поверхні субстрату. Як відомо, співочий дрізд на відміну від чорного частіше пересувається стрибками, чорний більше бігає, тому у нього менші розміри стегна. Абсолютно і відносно більші розміри голови і дзьоба забезпечують чорному дрозду активне рихлення лісової підстилки і добування в її глибині кормових об'єктів.

Відносно довше плече у чикотня ( $P < 0,01$ ) може свідчити про його кращі здатності до тривалого польоту порівняно з іншими видами дроздів. У дрозда-омелюха добре розвинені плече і кисть також можна розглядати як свідчення його непоганих льотних здібностей. Відносно малі голова і, особливо, стегно ( $P < 0,01$ ) – про певні особливості його пересування по субстрату і кормодобування. На рисунку 3 показано, що голова і дзьоб у чорного дрозда як абсолютно, так і відносно найбільші за розмірами серед чотирьох досліджених видів дроздів ( $P < 0,01$ ). У дрозда-омелюха голова і дзьоб відносно довжини його тіла найменші порівняно з трьома іншими видами ( $P < 0,01$ ). Наведені дані є свідченням того, що ці види дроздів суттєво відрізняються між собою за кормовими об'єктами і способами їх добування (Барановский и др., 2007; власні дані).

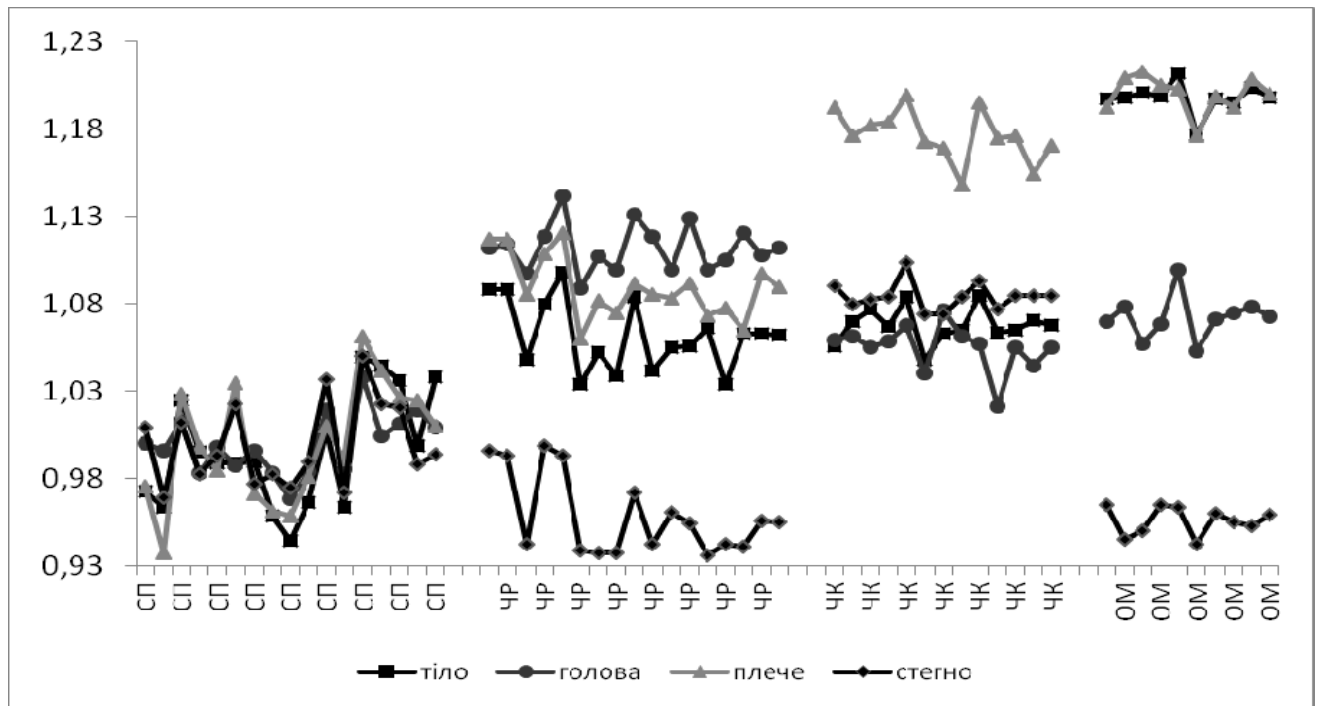


Рис. 3. Варіювання довжини тіла, голови плеча і стегна у дорослих особин чорного (ЧР), чикотня (ЧК) і омелюха (ОМ) відносно співочого (СП) дрозда, взятого за стандарт

### РІСТ, РОЗВИТОК І МОРФОЛОГІЧНА МІНЛИВІСТЬ ДРОЗДІВ В ПОСТЕМБРІОНАЛЬНОМУ ПЕРІОДІ ОНТОГЕНЕЗУ

Основна мета цього розділу – дослідити механізми і закономірності росту, розвитку і морфологічної мінливості пташенят чотирьох видів дроздів роду *Turdus* на різних етапах і стадіях (фазах) їх постембріонального розвитку. З'ясувати онтогенетичні аспекти формування видоспецифічної морфології тіла в постембріогенезі досліджуваних видів дроздів.

**Факторний аналіз ростових процесів.** Факторний аналіз ростових процесів дозволяє виявити і оцінити особливості росту тіла пташенят одразу за багатьма ознаками. При цьому онтогенетичні зміни лінійних розмірів тіла пташенят характеризує перша головна компонента (ГК1), його пропорцій – ГК2. Об'єднавши факторні значення (точки) ГК1 та ГК2 у двохвимірному просторі відрізками ліній, ми отримали умовні зображення онтогенетичних траєкторій для чотирьох видів дроздів (рис. 4).

Згідно даних рисунку 4, пташенята дроздів в гніздовому періоді розвитку ростуть нерівномірно. Найбільший приріст спостерігається у перші 3-4 доби, після чого темпи росту поступово зменшуються. Після 7-9 доби спостерігається значне уповільнення ростових процесів. Виходячи з цього, а також, враховуючи літературні дані (Бровкіна, 1959; Бельский, 1960; Марисова, 1968; Peskov et al., 2015), можна зробити висновок, що у гніздовому періоді розвитку пташенят дроздів досить чітко виділяються дві фази росту.

**Фаза інтенсивного росту** (з моменту вилуплення з яйця і до припинення інтенсивного росту – 7-9 доба). У цій фазі пташенята дроздів інтенсивно ростуть, приріст лінійних ознак за середнім значенням 14 ознак складає 83,8% для чорного дрозда, 86,4% – співочого, 90,5% – дрозда-омелюха та 95,4% для чикотня. У фазі інтенсивного росту за величиною відносного відсоткового приросту (ВВП, %) лідирують крило (плече, передпліччя, кисть) та нога (стегно, гомілка, цівка, перший та третій пальці), а осьовий скелет та дзьоб відстають у рості. Найшвидше припинення інтенсивного росту відмічено для дрозда чорного (7 доба) та співочого (8 доба). Ці результати узгоджуються із даними І. В. Марисової (1968) та Е. Т. Бровкіної (1959). Для чикотня та дрозда-омелюха закінчення

цієї фази росту припадає на 9 добу, що узгоджується із даними Е. Т. Бровкіної (1959) для чикотня.

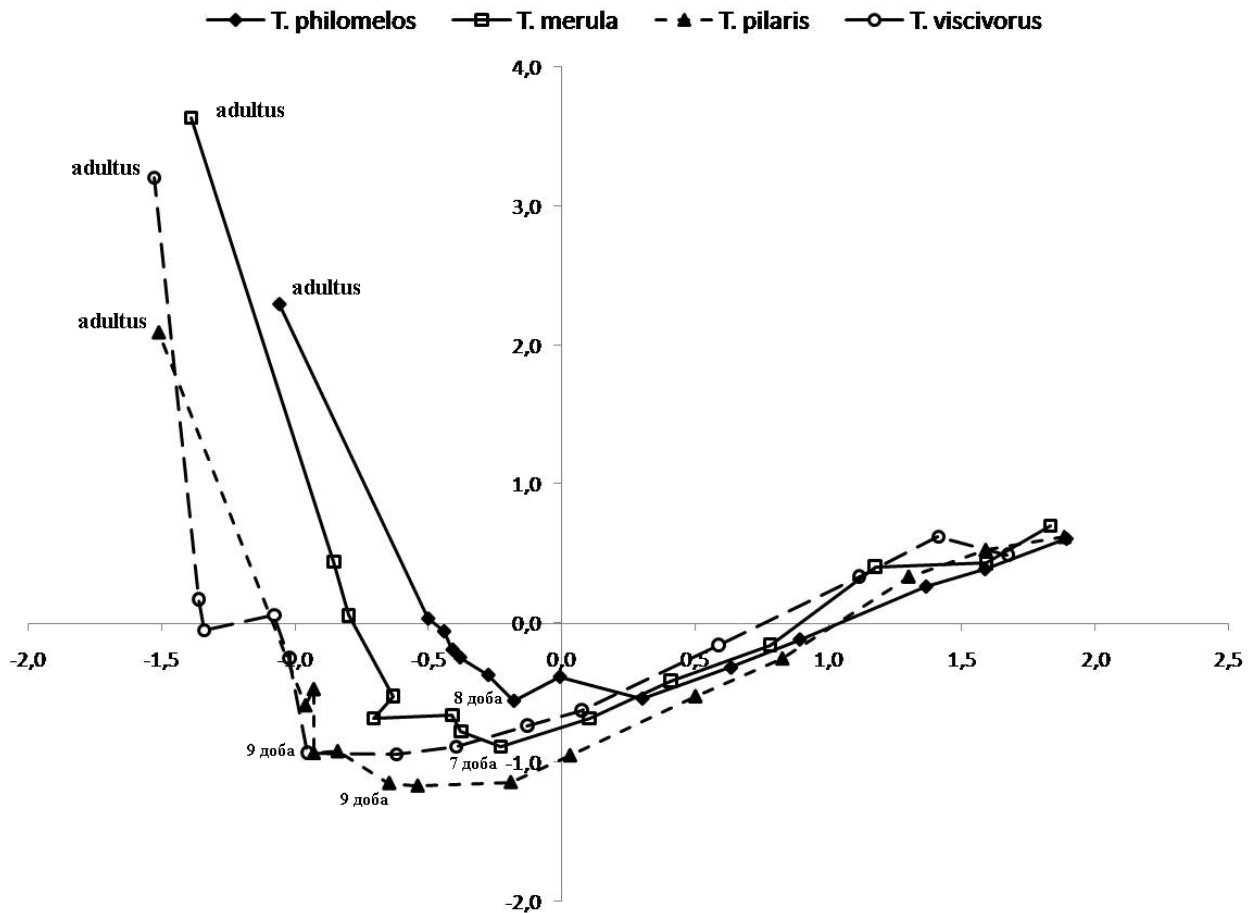


Рис. 4. Розподіл центроїдів вікових вибірок чотирьох видів дроздів у просторі значень ГК1 і ГК2

**Фаза повільного росту** (після закінчення першої фази (7-9 доба) і до вильоту з гнізда (13-14 доба) характеризується різким спадом темпів лінійного приросту. Величина відносного приросту ознак у цій фазі знижується в середньому у 8,7 разів (4,7-11,6) та становить 11,1 % (9,2-17,7 %). В цей час продовжується збільшення лінійних розмірів тіла, проте меншими темпами. Голова та дзьоб ростуть швидше у порівнянні з кінцівками. Середня величина ВВП (розрахована для пташенят чотирьох видів) становить для дзьоба 23,3%, голови – 18,2%, тіла – 11,1%. Мінімальний відносний приріст демонструють скелет крила – 10,8% і ноги – 9,2%.

Ці та деякі інші показники ростових процесів вказують на завершення підготовки пташенят до вильоту з гнізда. Досить різке зменшення приросту осевого скелета і скелета кінцівок у гніздових пташенят дроздів визначається інтенсивним ростом і диференціюванням пір'яного покриву в цей період часу (Мальчевский, 1959; Бельский, 1960; Марисова, 1968; O'Connor, 1978; Познанин, 1979; власні дані). Аналогічні співвідношення росту і диференціювання було відмічено Н. В. Бельським (1960), Е. Т. Бровкіною (1959) у чикотня, Е. Т. Бровкіною (1959), В. М. Песковим із співавторами (2015) у дрозда співочого та Е.Т. Бровкіною (1959) у чорного дрозда, а також іншими авторами у низки інших видів птахів. Після вильоту з гнізда (13-14 доба) ріст пташенят не припиняється повністю, продовжують рости дзьоб, тіло та голова.

**Морфологічна диференціація пташенят, етапність та стадійність їх постембріонального розвитку.** Періодизацію постембріонального розвитку дроздів ми досліджували на основі вивчення динаміки онтогенетичних змін лінійних розмірів тіла гніздових пташенят, які оцінювали за абсолютними значеннями 14 морфометричних ознак з використанням ієрархічного кластерного аналізу. При цьому онтогенетичні зміни лінійних розмірів тіла (відмінності між пташенятами різних вікових груп) оцінювали за величиною дистанції Евкліда (DE), яку розраховували за середніми значеннями морфометричних ознак.

За лінійними розмірами тіла гніздові пташенята усіх чотирьох видів дроздів досить чітко диференціюються на три розмірно-вікові групи, які умовно можна позначити як ранньо-, середньо- та пізньогніздові. До ранньогніздових можна віднести пташенят віком 1-3 доби у співочого дрозда, чикотня і дрозда-омелюха; у чорного — віком 1-4 доби. До середньогніздових можна віднести пташенят віком 4-7 діб у чикотня, у дрозда-омелюха і співочого — 4-8 діб, у чорного — 5-9 діб. Пізньогніздові пташенята мають вік від 9 до 14 діб у співочого дрозда і дрозда-омелюха, у чорного — 10-14 діб, у чикотня — 8-14 діб. Пташенята кожної з цих трьох груп у відповідності до їх біологічного віку мають певні біологічні, морфологічні, екологічні та етологічні характеристики.

Виходячи з вищезазначеного, гніздовий етап постембріонального розвитку пташенят дроздів можна розділити на три стадії: ранньо-, середньо- та пізньогніздову. Після вильоту пташенят із гнізда і до моменту досягнення ними статевої зрілості триває позагніздовий етап їхнього розвитку, в межах якого також можна виділити дві стадії постембріогенезу: *juvenis* (ювенільні або зльотки) — у пташенят продовжують рости тіло, голова, дзьоб і деякі інші частини тіла; певний час вони догодовуються батьками; *subadultus* (напівдорослі) — усі частини тіла і тіло в цілому досягають дефінітивних розмірів, молоді птахи ведуть повністю самостійний спосіб життя, але ще не досягли статевої зрілості і не почали розмножуватись.

У чорного і співочого дроздів, які будують гнізда не дуже високо, а іноді майже на землі, середньогніздові пташенята за морфометричними ознаками ближчі до пташенят старшого віку, ніж молодшого. Це свідчить про прискорений розвиток гніздових пташенят, що обумовлено їх підготовкою до можливого вимушеного раннього покидання гнізда. Середньогніздові пташенята чикотня і дрозда-омелюха, які гніздяться досить високо від землі, за морфометричними ознаками ближчі до пташенят молодшого віку, ніж старшого, що може свідчити про повільнішу швидкість їх розвитку завдяки можливості тривалого знаходження у гнізді.

**Алометричний ріст і формування пропорцій тіла в постембріональному розвитку пташенят дроздів.** За результатами порівняння коефіцієнтів багатовимірної алометрії виявлено, що тренди мінливості 12 морфометричних ознак у пізньому онтогенезі чотирьох досліджених видів дроздів роду *Turdus* досить подібні ( $R_S = 0,79-0,89$ ). Насамперед це проявляється у схожому характері міжознакових взаємовідносин у постембріональному розвитку пташенят чикотня, дроздів чорного, співочого та омелюха (рис. 5).

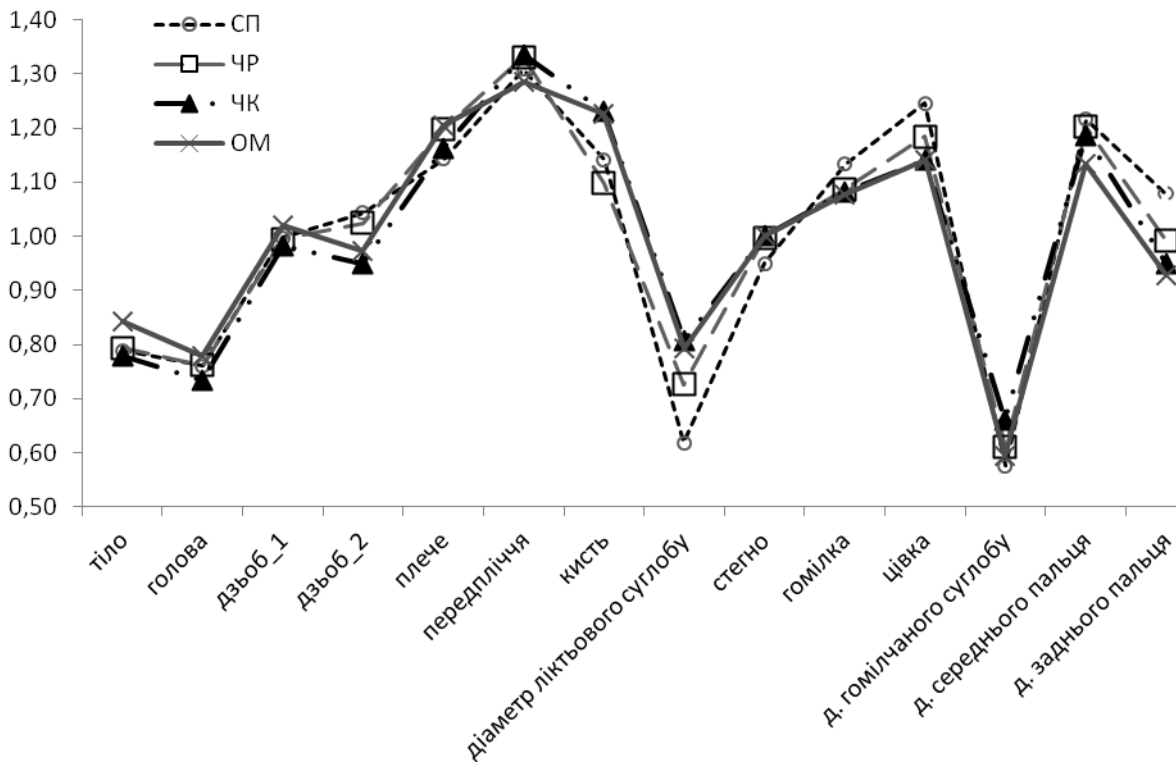


Рис. 5. Профілі алометричного росту морфометричних ознак в постембріональному розвитку співочого (СП), чорного (ЧР), чикотня (ЧК) і дрозда-омелюха (ОМ)

Виходячи з наведених вище даних, можна зробити припущення, що міжвидові відмінності за пропорціями тіла формуються в пізньому онтогенезі дроздів за рахунок різниці у градієнтах алометричного росту морфометричних ознак при незмінності його характеру.

### ФОРМУВАННЯ МІЖВИДОВИХ ВІДМІННОСТЕЙ ЗА МОРФОМЕТРИЧНИМИ ОЗНАКАМИ В ПІЗНЬОМУ ОНТОГЕНЕЗИ ДРОЗДІВ РОДУ *TURDUS*

Відмінності між добовими пташенятами є результатом формування видоспецифічних розміру і форми тіла в ембріональному періоді онтогенезу дроздів. За результатами дискримінантного аналізу узагальнені відмінності (SqMD) між добовими пташенятами чотирьох видів дроздів в 1,6-9,2 рази менші, ніж між дорослими птахами. В той же час, у добових пташенят уже сформовані певні ознаки, характерні для дорослих особин.

Добові пташенята дрозда-омелюха більші за пташенят трьох інших видів за багатьма ознаками (SqMD = 15,1–23,0). Вони вірогідно відрізняються від добових пташенят чикотня і співочого дроздів за середніми значеннями 13 морфометричних ознак, від пташенят чорного дрозда — 10 ознак. У добових пташенят чорного дрозда порівняно з такими співочого (SqMD = 15,1) і чикотня (SqMD = 9,5) вірогідно більші середні розміри дзьоба. У пташенят чикотня вірогідно більша середня довжина плеча, ніж у пташенят співочого і чорного дроздів. Крім того, між пташенятами чорного і співочого дроздів статистично вірогідна відмінність за середнім значенням довжини середнього пальця (більший у чорного), між пташенятами чорного і чикотня — за діаметром гоміланого суглоба (більший у чорного). Наведені дані, а також величина узагальнених відмінностей (SqMD), свідчать про те, що між добовими пташенятами різних видів дроздів існують відмінності не тільки за лінійними розмірами тіла, але й за його пропорціями. Той факт, що вони формуються в ембріогенезі цих видів, свідчить про їх еволюційну давність.



Незважаючи на досить суттєві відмінності між добовими пташенятами дрозда-омелюха і трьох інших видів дроздів, повної морфологічної диференціації між ними не існує (рис. 6).

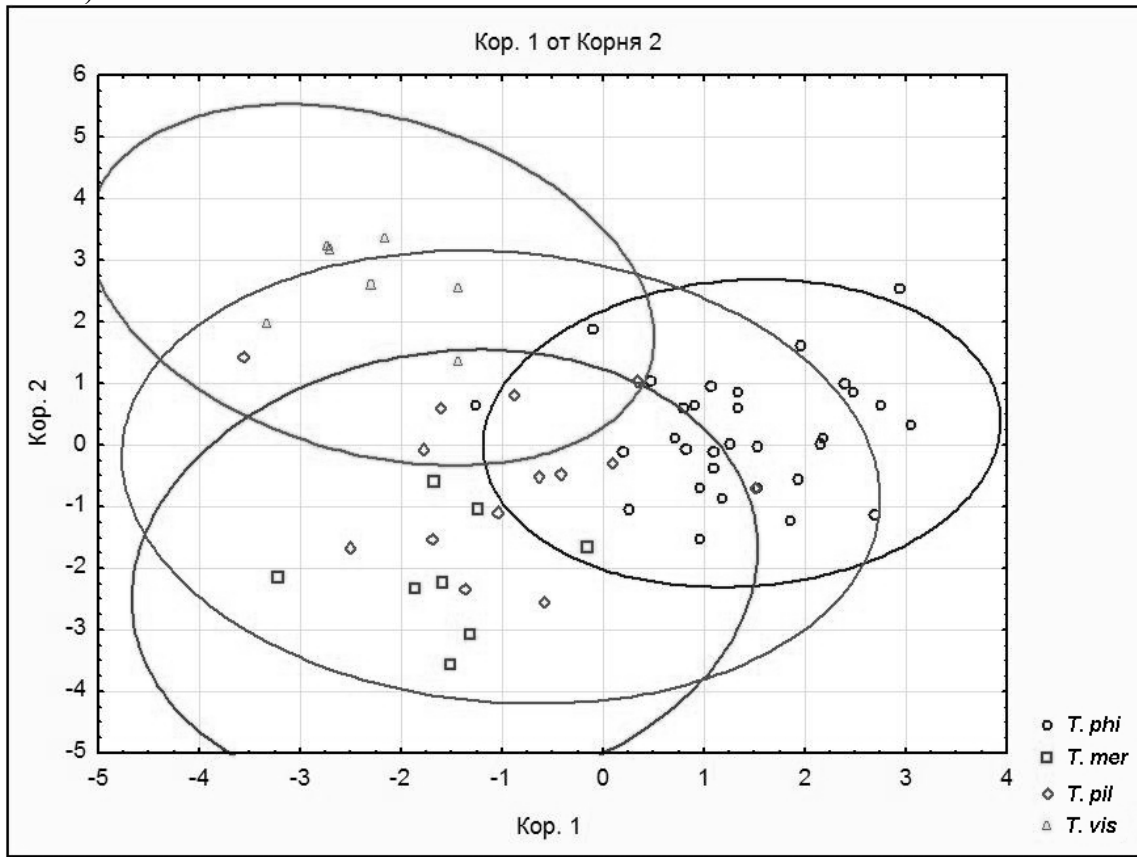


Рис. 6. Розподіл однодобових пташенят чотирьох видів дроздів у просторі значень першої і другої канонічних змінних (дрозди: *T. phi*. – співочий, *T. mer*. – чорний, *T. pil*. – чикотень., *T. vis*. – омелюх)

**Відмінності між восьмидобовими пташенятами** формуються в період інтенсивного росту гніздових пташенят протягом перших 7-9 діб їх постембріонального розвитку. Спостерігається збільшення величини відмінностей між пташенятами дрозда співочого і чикотня ( $SqMD = 27,51$ ), а також – співочого і омелюха (50,30).

У цей період за середніми значеннями морфометричних ознак найдрібнішими виявляються пташенята співочого дрозда, які вірогідно менші порівняно з пташенятами чорного дрозда за шістьма ознаками, чикотня — за 12 ознаками, омелюха — за 13 ознаками. На тому ж рівні залишаються відмінності між пташенятами чорного дрозда і чикотня, але змінюється їх характер – пташенята чикотня мають вірогідно більші довжину передпліччя, кисті та діаметр ліктьового суглобу. Така особливість в пропорціях тіла чикотня може бути пояснена його кращими льотними характеристиками. Згідно Г. П. Дементьева (1940), саме у птахів, що добре літають, до яких можна віднести і чикотня, відбувається збільшення скелету кисті та передпліччя. Середня швидкість польоту у чикотня складає 70,0 км/годину (Воротков, Синельщикова, 2014), у дроздів чорного та співочого вона значно нижча — 53,0 і 50,0 км/годину відповідно (Универсальный..., 2009).

На цій стадії розвитку еліпси розсіювання 8-добових пташенят співочого дрозда і дрозда-омелюха взагалі не перекриваються, відмінності вірогідні за середніми значеннями 13 ознак. Еліпси розсіювання пташенят інших видів в тій чи іншій мірі перекриваються, що свідчить про початок формування міжвидових відмінностей між ними.

**Відмінності між 13-14-добовими пташенятами** формуються у фазі повільного росту гніздових пташенят протягом останнього тижня перед вильотом із гнізда. З огляду на величину узагальнених відмінностей (SqMD) картина різко змінюється, що проявляється в значному збільшенні морфологічних відмінностей (рис. 7).

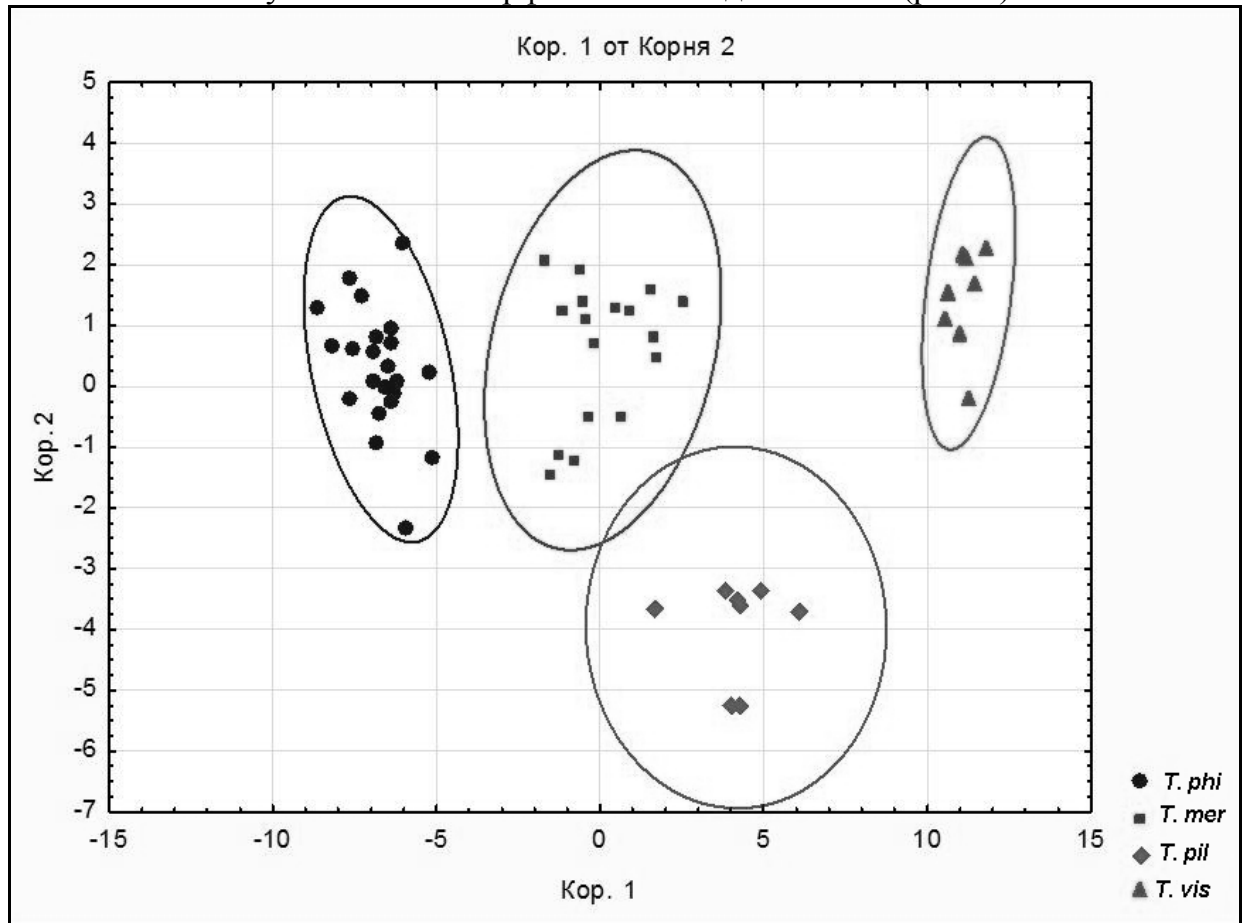


Рис. 7. Розподіл 13-14-добових пташенят чотирьох видів дроздів в просторі значень першої і другої канонічних змінних (дрозди: *T. phi.* – співочий, *T. mer.* – чорний, *T. pil.* – чикотень., *T. vis.* – омелюх)

Найбільш узагальнені відмінності спостерігаються між пташенятами дрозда-омелюха і співочого (SqMD = 324,11), дрозда-омелюха та чорного (SqMD = 136,49), найменші — між пташенятами чикотня і чорного дрозда (SqMD = 42,09), а також — співочого і чорного (SqMD = 54,94). Наведені дані свідчать про те, що міжвидові відмінності у досліджених видів дроздів формуються у пізньогніздових пташенят.

На цій стадії гніздового етапу розвитку пташенят найбільші відмінності за середніми значеннями 14 морфометричних ознак виявлені між пташенятами дрозда-омелюха і співочого дрозда ( $t = 4,64 \div 20,12$ ;  $P < 0,001$ ;  $P < 0,01$ ). Пташенята чикотня вірогідно менші від пташенят дрозда-омелюха за 10 ознаками, що найбільше виражено за розмірами плеча ( $t = 26,16$ ;  $P < 0,001$ ), стегна ( $t = 18,40$ ;  $P < 0,001$ ) та голови ( $t = 9,58$ ;  $P < 0,001$ ). Пташенята дрозда чорного вірогідно менші від дрозда-омелюха за 11 ознаками. Найбільші відмінності відмічені за розмірами кисті ( $t = 14,32$ ;  $P < 0,001$ ), плеча ( $t = 11,10$ ;  $P < 0,001$ ) та стегна ( $t = 11,54$ ;  $P < 0,001$ ). За іншими ознаками відмінності незначні.

У дорослих птахів ці відмінності дещо згладжуються завдяки певній подібності способів життя, екології гніздування і т.д. В результаті чого у напівдорослих і дорослих птахів в період післягніздового розвитку спостерігається остаточне «підлаштування» пропорцій тіла під конкретні умови існування і відповідний спосіб життя.

### Формування відмінностей за пропорціями тіла.

**1 доба.** У добових пташенят усіх чотирьох видів дроздів найбільші показники дефінітивності мають голова (забезпечення елементарних поведінкових реакцій) і тулуб (орієнтація у просторі). Усі три елементи ноги більш розвинені порівняно з елементами крила, тому що пташенята з перших годин вилуплення спираються на задні кінцівки, намагаючись утримувати тіло в горизонтальному положенні, а також здійснювати незначні рухи і переміщення в межах гнізда. Крило лише іноді використовується як допоміжна опора для утримання рівноваги. У виконанні зазначених функцій задіяні середній і, особливо, задній палець, про що свідчить більший показник дефінітивності останнього. Результати порівняння однодобових пташенят за дефінітивністю 14 морфометричних ознак свідчать про те, що в середньому більш розвиненими виявились однодобові пташенята дрозда-омелюха (33,6%), найменш розвиненими – чикотня (29,1%). Відмінності статистично вірогідні ( $p < 0,01$ ). Відсутні відмінності за дефінітивністю ознак між однодобовими пташенятами чорного і співочого, дрозда-омелюха і співочого ( $p > 0,05$ ). За пропорційністю розвитку тіла (за співрозвиненістю 14 ознак) однодобові пташенята усіх чотирьох видів близькі між собою ( $\tau = 0,80-0,90$ ;  $P < 0,01$ ). Ці дані свідчать про важливість збереження пропорцій тіла незмінними в еволюції близьких видів птахів, якими є дрозди роду *Turdus*.

**8 доба.** На восьму добу життя найбільші показники дефінітивності мають елементи крила (73,6-91,5 %) та ноги (71,4-102,1 %). Зростання функціональної ролі кінцівок в цей період життя пташенят, коли відбувається стрімкий ріст оперення та формування крила (Бровкіна, 1959; Марисова, 1968) пояснюється їх підготовкою до виходу із гнізда. В цей же час осьовий скелет та голова з дзьобом відстають у рості.

При порівнянні восьмидобових пташенят за дефінітивністю 14 морфометричних ознак, встановлено, що більш зрілими виявились пташенята дрозда-омелюха (81,9%), найменш розвиненими – дрозда чорного (79,4%). Відмінності статистично вірогідні ( $p < 0,01$ ). Пташенята співочого дрозда (80,1%) і чикотня (79,5%) мають близькі середні значення показників дефінітивності.

За пропорційністю розвитку тіла восьмидобові пташенята усіх чотирьох видів дроздів досить близькі між собою ( $\tau = 0,83-0,92$ ;  $P < 0,01$ ), як і на першій добі життя. Такі результати можуть вказувати на те, що у цей період, який є «критичним» за А. С. Родимцевим (2004), відбуваються кардинальні зміни у житті пташенят. Темпи росту пташенят помітно зменшуються, натомість, суттєво зростає швидкість розвитку оперення тіла.

**13-14 доба** відповідає закінченню гніздового етапу розвитку пташенят, які за розмірами більшості органів і частин тіла наближаються до дорослих птахів. При цьому найбільші показники дефінітивності поміж усіх мають елементи крила (86,24-96,90) та ноги (86,70-100,40), найменші – тіло (74,72-82,72), голова (78,70-89,93) та дзьоб (61,97-82,14). Після вильоту із гнізда тіло і голова з дзьобом ще продовжують рости та повністю формуються протягом 1-1,5 тижнів післягніздового життя. У цей час пташенят ще продовжують годувати батьки.

Найбільше подібними до дорослих птахів виявились 13-14-добові пташенята дрозда-омелюха (97,2%), найменше – дрозда співочого (79,4%). Чорний дрізд (89,6%) з чикотнем (88,7%) мають середні значення. Відмінності статистично вірогідні ( $p < 0,01$ ).

Згідно узагальнених даних, в момент вильоту із гнізда (13-14 доба життя) найменше подібні за пропорційністю розвитку тіла пташенята дрозда-омелюха і чикотня ( $\tau = 0,47$ ), найбільше подібні – чорного і чикотня ( $\tau = 0,70$ ). Дані статистично вірогідні ( $P < 0,01$ ).

## ВИСНОВКИ

В дисертації представлені результати порівняльного дослідження гніздової екології, екологічної сегрегації, морфологічної мінливості і адаптивної дивергенції п'яти видів дроздів роду *Turdus* фауни України, вивчення їх постембріонального росту, розвитку і формування міжвидових відмінностей в пізньому онтогенезі. Підсумовуючи отримані дані можна сформулювати такі основні висновки.

1. Відмінності між *Turdus pilaris*, *T. merula*, *T. iliacus*, *T. philomelos* та *T. viscivorus* за більшістю характеристик гніздової екології статистично вірогідні ( $0,05 > P < 0,001$ ). Найбільший рівень екологічних відмінностей і, відповідно, екологічної сегрегації виявлено між дроздом білобровим і дроздом-омелюхом, найменший — між співочим і чорним. Визначальними чинниками у формуванні цих показників є біотопні та кормові преференції, склад кормів та тактика кормодобування, співвідношення видів за чисельністю та просторовий розподіл гнізд у біотопі.
2. Статеві відмінності за морфометричними ознаками в ряду досліджених видів дроздів зростають у напрямку від співочого ( $DE = 2,4$ ) до чикотня ( $DE = 7,4$ ). На тлі міжвидової ( $DE_{max} = 155,1$ ) і вікової ( $DE_{max} = 113,6$ ) диференціації внесок статевих відмінностей у формування загальної структури морфологічного різноманіття дроздів зовсім незначний.
3. За лінійними розмірами тіла п'ять видів дроздів досить чітко диференціюються на дрібних (білобровий і співочий), середніх (чорний і чикотень) і великих (дрізд-омелюх). Найбільший рівень морфологічної дивергенції виявлено між співочим дроздом і дроздом-омелюхом ( $SqMD = 155,1$ ), найменший – між чорним і омелюхом ( $SqMD = 37,6$ ). Відмінності між дослідженими видами дроздів за лінійними розмірами і пропорціями тіла статистично вірогідні ( $P < 0,01$ ) і мають адаптивний характер.
4. Морфологічна дивергенція дроздів за пропорціями тіла проявляється в тому, що найбільший за загальними розмірами тіла дрізд-омелюх має відносно малі розміри голови, дзьоба і стегна, у чорного дрозда абсолютно і відносно найбільші розміри голови і дзьоба і найменші — стегна, у співочого дрозда — найбільші відносні розміри стегна, найбільші відносні розміри крила має чикотень. Відмінності дроздів за пропорціями тіла обумовлені особливостями переміщення їх по поверхні субстрату, різними льотними здібностями, складом кормів і тактикою кормодобування.
5. Міжвидові відмінності за розмірами і пропорціями тіла у дроздів починають формуватись в ембріональному періоді їх розвитку, але остаточно формуються протягом післягніздового етапу постембріогенезу. Основними механізмами формування лінійних розмірів і пропорцій тіла є швидкість і тривалість росту та алометричний ріст організму пташенят і молодих птахів.
6. В постембріональному розвитку гніздових пташенят дроздів чітко виділяються дві фази росту. Фаза інтенсивного росту триває від 7 (чорний дрізд) до 9 діб (чикотень і омелюх), відносний приріст (ВП) 14 ознак в середньому становить від 83,8 % (співочий) до 95,4 % (чикотень). За величиною ВП переважають крило (73,6–91,5 %) та нога (71,4–102,1 %). У фазі повільного росту величина ВП зменшується у 8,7 разів і становить в середньому 11,1 %. За величиною ВП переважають дзьоб (23,3 %) і голова (18,2 %), інтенсивно росте та диференціюється оперення.
7. Гніздовий етап постембріонального розвитку пташенят дроздів досить чітко поділяється на три стадії: ранньо-, середньо- та пізньогніздова. При цьому морфологічні, екологічні та етологічні характеристики ранньо- (1 – 3-5 діб),

середньо- (4-6 – 7-9 діб) та пізньогніздових (8-10 – 13-14 діб) пташенят відповідають їх біологічному віку. У співочого і чорного дроздів, гнізда яких розташовані низько, пташенята ростуть і розвиваються швидше, ніж у дрозда-омелюха і чикотня, які гніздяться значно вище.

### СПИСОК ПРАЦЬ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Франчук М. До гніздової біології співочого дрозда (*Turdus philomelos*, L. Brehm, 1831) на природоохоронних територіях Західного Українського Полісся / М. Франчук // Вісн. Львів. у-ту. Серія: біологічна. — 2013. — Вип. 62. — С. 234 – 241.
2. Франчук М. В. До гніздової біології дрозда омелюха *Turdus viscivorus* L. і дрозда білобрового *Turdus iliacus* L. у Західному Поліссі / М. В. Франчук, А. А. Бокотей // Біологічні студії. — 2014. — Т. 8. — № 3 – 4. — С. 169 – 178. (особистий внесок здобувача – збір польового матеріалу, написання тексту)
3. Peskov V. N. Growth processes in the postembryonic development in atricial birds on the example of Song Thrush, *Turdus philomelos* (Passeriformes, Turdidae) a multivariate approach / V. N. Peskov, M. V. Franchuk, N. S. Atamas // Vestnik Zoologii. — 2015. — V. 49. — № 5 — P. 459 – 466. (особистий внесок здобувача – збір польового матеріалу, участь в обговоренні отриманих результатів)
4. Franchuk M. V. Ecological segregation of Thrushes of genus *Turdus* in terms of Volyn Polissia / M. V. Franchuk, V. M. Peskov, M. O. Tarasenko // Studia Biologica. — 2016. — Т. 10. — № 1. — P. 89 – 98. (особистий внесок здобувача – збір польового матеріалу, написання тексту)
5. Франчук М. В. Гніздова екологія та екологічна сегрегація дроздів роду *Turdus* в лісових екосистемах Західного Полісся / М. В. Франчук, В. М. Песков, М. О. Тарасенко // Наукові записки Державного природознавчого музею. — 2016. — Вип. 32. — С. 73 – 82. (особистий внесок здобувача – збір польового матеріалу, написання тексту)
6. Песков В. М. Изменчивость линейных размеров, пропорций тела и периодизация развития гнездовых птенцов жулана (*Lanius collurio*) / В. М. Песков, М. О. Тарасенко, М. В. Франчук // Бранта. — 2013. — № 16. — С. 82 – 97. (особистий внесок здобувача – збір польового матеріалу, участь в обговоренні та написанні тексту)
7. Франчук М. В. Морфологічний аналіз відмінностей пташенят дрозда співочого (*Turdus philomelos*) та чорного (*Turdus merula*) в критичні періоди постембріонального розвитку / М. В. Франчук // Troglodytes. — 2015. — Вип. 5 – 6. — С. 57 – 67.
8. Франчук М. В. Випадки нетипового гніздування дрозда співочого *Turdus philomelos* / М. В. Франчук // Troglodytes. — 2013. — Вип. 4. — С. 35 – 38.
9. Франчук М. В. Гніздова екологія птахів роду *Turdus* в Західному Поліссі (Порівняльний аналіз) / М. В. Франчук // Від молекули до біосфери : Тези VIII міжнар. конф. — Х. : ФОП Шаповалова Т. М., 2013. — С. 256 – 257.
10. Песков В. М. Морфологічні відмінності та їх формування в онтогенезі трьох видів дроздів роду *Turdus* (*Aves*, *Turdidae*) / В. М. Песков, М. В. Франчук // Природа Полісся: дослідження та охорона: Матер. міжнар. наук. – практич. конф. — Сарни, 2014 — С. 548 – 558. (особистий внесок здобувача – опрацювання літератури, участь в обговоренні отриманих результатів)
11. Песков В. М. Алометричний, узгоджений ріст ознак та періодизація постембріонального розвитку горобиних птахів / В. М. Песков, М. В. Франчук // Природничі дослідження на Поділлі: Матеріали міжнар. наук.-практич. конф. —

- Кам'янець-Подільський, 2014. — С. 71 – 72. (особистий внесок здобувача – збір польового матеріалу, участь в обговоренні та написанні тексту)
12. Рогуля А. С. Видовий склад і чисельність птахів малодосліджених лісових масивів Рівненського природного заповідника (Північне і Старосільське ліництва) / А. С. Рогуля, М. А. Сенік, Р. О. Журавчак, М. В. Франчук, Г. О. Тузяк, І. В., та ін. // Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку: Матеріали наук. конф.. — Львів: СПОЛОМ, 2012. — С. 55 – 60. (особистий внесок здобувача – збір польового матеріалу, участь в обговоренні та написанні тексту)
  13. Добринський О. В. Моніторинг гніздової активності птахів за допомогою гніздових карток / О. В. Добринський, М. В. Франчук // Зоологические чтения: Матер. междунар. науч. – практ. конф.. — Гродно, 2013. — С. 106 – 110. (особистий внесок здобувача – написання тексту)
  14. Журавчак Р. О. Орнітофауна Рамсарського угіддя «Торфово – болотний масив Переброди» / Р. О. Журавчак, М. В. Франчук // Проблеми та перспективи розвитку систем управління водно-болотними угіддями міжнародного значення України: Матеріали міжнар. наук. – практ. конф.. — Київ, 2013. — С. 106 – 111. (особистий внесок здобувача – збір польового матеріалу, участь в обговоренні та написанні тексту)

#### АНОТАЦІЯ

**Франчук М. В. Міжвидові відмінності в морфології, гніздовій екології та постембріональному розвитку дроздів (*Aves, Turdidae, Turdus*) Західного Полісся України – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.** Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія. – Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України, Київ, 2018.

Дисертація є першим комплексним еколого-морфологічним дослідженням п'яти близькоспоріднених видів дроздів роду *Turdus* (*T. pilaris*, *T. merula*, *T. iliacus*, *T. philomelos*, *T. viscivorus*). Вперше на репрезентативному матеріалі з використанням методів одно- та багатовимірної статистики досліджені основні форми групової морфологічної мінливості і адаптивної дивергенції дроздів фауни України, вивчені їх гніздова екологія, постембріональний розвиток та формування міжвидових відмінностей в пізньому онтогенезі. Проведено оцінку екологічної сегрегації п'яти видів дроздів, рівня їх дивергенції та статевих відмінностей за морфометричними ознаками. Виявлено, що дивергенція досліджених видів за пропорціями тіла має адаптивний характер. Показано, що гніздовий етап поділяється на ранньо-, середньо- та пізньогніздову стадії розвитку пташенят. В постембріональному рості пташенят можна виділити фазу інтенсивного росту (від 1 до 7-9 доби), коли домінують ростові процеси і фазу повільного росту (від 7-9 до 13-14 доби), коли відбувається інтенсивний ріст та диференціація оперення. Міжвидові відмінності у дроздів починають формуватись в ембріональному періоді і формуються протягом всього постембріонального періоду, набуваючи остаточного вигляду у дорослих птахів.

**Ключові слова:** дрозди, рід *Turdus*, морфологічна дивергенція, постембріональний розвиток, періодизація, екологічна сегрегація, Західне Полісся.

## АНОТАЦИЯ

**Франчук М. В. Межвидовые различия в морфологии, гнездовой экологии и постэмбриональном развитии дроздов (*Aves, Turdidae, Turdus*) Западного Полесья Украины – Квалификационная научная работа на правах рукописи. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.08. – зоология. – Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, 2018.**

Диссертация есть первым комплексным эколого-морфологическим исследованием пяти близкородственных видов дроздов рода *Turdus* (*T. pilaris*, *T. merula*, *T. iliacus*, *T. philomelos*, *T. viscivorus*). Впервые на репрезентативном материале с использованием методов одно- и многомерной статистики изучены основные формы групповой изменчивости и адаптивной дивергенции дроздов фауны Украины, изучены их гнездовая экология, постэмбриональное развитие и формирование межвидовых отличий в позднем онтогенезе.

Проведено оценку экологической сегрегации пяти видов дроздов, уровня их дивергенции и половых различий за морфологическими признаками. Установлены различия между пятью видами дроздов по большинству характеристик гнездовой экологии, которые статистически достоверные ( $0,05 > P < 0,001$ ). Наибольший уровень экологических различий и, соответственно, экологической сегрегации обнаружено между белобровником и дерябой, наименьший - между певчим и черным дроздами. Определяющими факторами в формировании этих показателей являются биотопные и кормовые предпочтения, состав кормов и тактика кормодобывания, соотношение видов по численности и пространственное распределение гнезд в биотопе.

Половые различия по морфометрическим признаками в ряду исследованных видов дроздов растут в направлении от певчего дрозда ( $DE = 2,4$ ) до рябинника ( $DE = 7,4$ ). На фоне межвидовой ( $DE_{max} = 155,1$ ) и возрастной ( $DE_{max} = 113,6$ ) дифференциации вклад половых различий в формирование общей структуры морфологического разнообразия дроздов совсем незначительный.

Обнаружено, что дивергенция изученных видов за пропорциями тела имеет адаптационный характер. Показано, что гнездовый этап делится на ранне-, средне- и позднегнездовую стадии развития птенцов. К раннегнездовым можно отнести птенцов в возрасте 1-3 суток у певчего дрозда, рябинника и дерябы; у черного - в возрасте 1-4 суток. К среднегнездовым можно отнести птенцов в возрасте 4-7 суток у рябинника, в дерябы и певчего - 4-8 суток, у черного - 5-9 суток. Позднегнездовые птенцы имеют возраст от 9 до 14 суток у певчего дрозда и дерябы, у черного - 10-14 суток, у рябинника - 8-14 суток. Птенцы каждой из этих трех групп в соответствии с их биологическим возрастом имеют определенные биологические, морфологические, экологические и этологические характеристики.

В постэмбриональном росте птенцов можно выделить фазу интенсивного роста (от 1 до 7-9), когда доминируют ростовые процессы и фазу медленного роста (от 7-9 до 13-14 суток), когда происходит интенсивный рост и дифференциация оперения. Межвидовые отличия у дроздов начинают формироваться в эмбриональном периоде и формируются на протяжении всего постэмбрионального периода, приобретая окончательного виду у взрослых птиц. Основными механизмами формирования линейных размеров и пропорций тела является скорость и продолжительность роста и аллометричный рост организма птенцов и молодых птиц.

**Ключевые слова:** дрозды, род *Turdus*, морфологическая дивергенция, постэмбриональное развитие, периодизация, экологическая сегрегация, Западное Полесье.

### SUMMARY

**Franchuk M.V. Interspecies differences in morphology, breeding ecology and postembryonic development of thrushes (Aves, Turdidae, Turdus) in Ukrainian West Polissia – Manuscript.** Dissertation to obtain the scientific degree of candidate in biological sciences within the specialization 03.00.08 – zoology. – I. I. Shmalgausen Institute of Zoology of NAS of Ukraine, Kyiv, 2018.

The dissertation is the first complex eco-morphological study of five close species of thrushes from genus *Turdus* (*T. pilaris*, *T. merula*, *T. iliacus*, *T. philomelos*, *T. viscivorus*). For the first time, on the bases of representative materials and using methods of univariate and multivariate statistics main forms of group variability and adaptive divergence were studied in five species of *Turdus* genus. Also, the research covered their breeding ecology, postembryonic development, and the establishment of between-species differences on late stages of ontogenesis.

Ecological segregation of five thrush species, level of their divergence and sex differences were evaluated using morphological features. Adaptive character of interspecies divergence in body proportions was revealed. It was shown that nesting period consists of three phases: early, middle and late nesting stages in the development of chicks.

In the postembryonic development of chicks, the phase of intensive growth can be separated (from 1 to 7-9 day), when growth processes are dominating, and the phase of slow growth, when there are intensive growth and differentiation of plumage. Interspecies differences in thrushes start to develop in the embryonic period and form during the whole postembryonic period, reaching their final point in adults.

**Keywords:** thrushes, genus *Turdus*, morphological divergence, postembryonic development, periodization, ecological segregation, West Polissia.