



КОНЦЕНТРАЦИЯ ПРОТОПОРФИРИНА У ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП ПТИЦ ПО МЕСТУ РАСПОЛОЖЕНИЯ И СКРЫТНОСТИ ГНЕЗД

П.Д. Венгеров
С.А. Родионова

*Воронежский
государственный
природный биосферный
заповедник*

*Россия, 394080, г. Воронеж,
ст. Графская, госзаповедник,
центральная усадьба*

E-mail: pvengerov@yandex.ru

Изучена концентрация протопорфирина (микрограмм на 1 см² скорлупы) у 50 видов птиц отряда Passeriformes, относящихся к 14 семействам. Этому пигменту принадлежит ведущая роль в формировании покровительственной окраски яиц. Среднее значение концентрации протопорфирина увеличивается в ряду экологических групп птиц, выделенных по месту расположения и скрытности гнезд: гнездящиеся в дуплах и норах (13.5 ± 4.5 , $n=11$); гнездящиеся в кустарниках (26.6 ± 3.3 , $n=10$); гнездящиеся в кронах (40.2 ± 5.4 , $n=16$), гнездящиеся на земле (57.4 ± 11.0 , $n=13$). Соответственно в данном ряду роль покровительственной окраски в защите кладок от хищников возрастает. Концентрация протопорфирина может служить количественным критерием эволюционных изменений окраски яиц в связи со сменой места расположения гнезд.

Ключевые слова: окраска яиц у птиц, концентрация протопорфирина, экологические группы птиц, эволюция окраски яиц.

Введение

Известно, что окраску яиц у птиц формируют в основном два пигмента – биливердин и протопорфирин [1]. Они относятся к широко распространенным циклическим тетрапиррольным природным пигментам. Протопорфирин входит в группу свободных порфиринов, а биливердин является желчным пигментом из группы билинов [2]. Биливердин обуславливает фоновую окраску скорлупы и имеет голубой, синий и зеленый цвета, а цвет протопорфирина варьирует от желтого и коричневого до красного, он образует обычно рисунок в виде различных пятен, точек, штрихов и линий, но может участвовать и в создании фоновой окраски (самостоятельно или совместно с биливердином).

Птицы реализуют множество приемов, защищающих их кладки от хищников. Помещают гнезда в норах, дуплах, других укрытиях, куда доступ хищников сильно затруднен, или прячут в густых ветвях или траве, делая их незаметными. Другие птицы строят полностью или частично открытые гнезда на земле или воде, в случае опасности заранее покидают их, яйца прикрывают строительным материалом или оставляют открытыми, полагаясь на их криптическую окраску. Есть виды, которые сидят на гнездах очень плотно, сходят только в случае крайней опасности, они сохраняют кладки благодаря покровительственной окраске своего оперения. Наконец, множество видов активно защищают гнезда от хищников. У названных экологических групп птиц приспособительное значение окраски яиц неодинаково [3].

Межвидовая изменчивость окраски яиц у воробьинообразных (Passeriformes) в пределах семейств дроздовые (Turdidae) и вьюрковые (Fringillidae) в значительной мере обуславливается местом расположения гнезд и степенью скрытности кладок [4, 5, 6, 7]. Поэтому имеет смысл провести подробный сравнительный анализ окраски яиц у экологических групп птиц, выделенных по месту расположения гнезд, куда закономерно попадают представители различных семейств. В данном случае в качестве количественного показателя окраски мы принимаем концентрацию протопорфирина, выраженную в абсолютных значениях (микрограмм на 1 см² скорлупы), поскольку именно этот пигмент в основном ответственен за ее покровительственную функцию. Методика определения концентрации протопорфирина изложена нами в предыдущей работе [8].

Концентрация протопорфирина установлена у 50 видов воробьинообразных, принадлежащих к 14 семействам. Как известно, места расположения гнезд у птиц характеризуются высокой межвидовой изменчивостью, нередко наблюдается и сильная внутривидовая изменчивость. Поэтому выделение по данному признаку экологических групп сопряжено с определенными трудностями и границы между ними не всегда четкие. С местом расположения гнезда часто тесно связаны его доступность и заметность для хищников, осуществляющих избирательную элиминацию кладок, что и приводит к эволюционным изменениям окраски. Следовательно, такие параметры, как место расположения, скрытность и доступность гнезд должны рассматриваться совместно.

Исходя из сказанного, нами условно выделены следующие экологические группы у изученных видов воробьинообразных. 1. Нишегнездные птицы: гнезда полностью скрытые, обычно трудно доступные для большинства хищников, расположены в дуплах, норах, глубоких нишах и иных подобных местах. 2. Кустогнездные: гнезда хорошо скрытые, но более доступные для хищников, расположены относительно низко на деревьях и кустарниках или среди низких стеблей трав. 3. Кроногнездные: открытые или слабо скрытые, доступные для многих хищников гнезда, расположенные относительно высоко на деревьях и кустарниках или высоких стеблях трав. 4. Наземногнездные птицы: хорошо скрытые, доступные для хищников гнезда, расположенные на земле.

Прежде чем перейти к анализу концентрации протопорфирина у выделенных групп, определим ее известные и возможные пределы изменчивости. Понятно, что минимальное значение будет стремиться к нулю, оно свойственно первичным норникам и дуплогнездникам [9], у которых скорлупа яиц чисто белая или молочного цвета. Среди исследованных нами птиц минимальное значение (0.44 мкг на 1 см² скорлупы) обнаружено у горихвостки-чернушки (*Phoenicurus ochruros*), откладывающей белые яйца, но иногда с голубоватым оттенком или едва различимыми пятнышками. Максимальное для воробьинообразных значение (143.9 мкг) оказалось у лесного конька (*Anthus trivialis*), яйца которого обычно имеют очень плотный рисунок. Однако у некоторых ржанкообразных (*Charadriiformes*) концентрация протопорфирина еще выше, наибольшая – у чибиса (*Vanellus vanellus*) – 218.9 мкг на 1 см² [8]. Как видим, диапазон изменчивости рассматриваемого показателя очень большой.

Первую экологическую группу образуют 11 видов птиц, устраивающие свои гнезда, как правило, в скрытых местах (таблица). Здесь есть виды, гнездящиеся только в дуплах – мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*) и мухоловка-белошейка (*F. albicollis*), в дуплах и других подобных местах, в том числе норах – большая синица (*Parus major*), обыкновенный скворец (*Sturnus vulgaris*), полевой воробей (*Passer montanus*), в дуплах и всевозможных нишах, в корнях деревьев – обыкновенная горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus*), зарянка (*Erithacus rubecula*), белая трясогузка (*Motacilia alba*), в постройках человека, трещинах и нишах скал (горихвостка-чернушка), в норах, кучах камней – обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe*), под отставшей корой и в трещинах стволов деревьев – обыкновенная пищуха (*Certhia familiaris*).

Окраска яиц у разных видов этой экологической группы варьирует. У горихвостки-чернушки, как уже упоминалось, яйца белые, протопорфирин обнаружен в крайне низкой концентрации. У обыкновенной горихвостки, обыкновенной каменки, обоих видов мухоловок и обыкновенного скворца присутствует только фоновая окраска скорлупы, она голубого цвета разной интенсивности, рисунка нет или он встречается очень редко и при этом едва заметен. Тем не менее, протопорфирин в небольшой концентрации у этих видов в скорлупе есть, от 4.2 мкг на 1 см² у обыкновенной каменки до 6.8 мкг у обыкновенного скворца. У большой синицы, обыкновенной пищухи и особенно у зарянки рисунок на скорлупе выражен, концентрация протопорфирина увеличивается, соответственно, до 9.5, 10.2 и 17.4 мкг. Максимальные ее значения наблюдаются у белой трясогузки и полевого воробья, соответственно 39.0 и 45.7 мкг, у которых скорлупа покрыта достаточно густым рисунком. Среднее значение концентрации

протопорфирина в данной экологической группе наименьшее среди всех выделенных групп и составляет 13.5 ± 4.5 мкг на 1 см^2 скорлупы.

Наиболее высоким оно оказалось у четвертой экологической группы, т. е. у птиц, гнездящихся скрыто на земле – 57.4 ± 11.0 . Всего здесь 13 видов. Различие между минимальным и максимальным значениями концентрации протопорфирина очень большое: у лугового чекана (*Saxicola rubetra*) – 10.3 мкг, у лесного конька – 143.9 мкг. Оно вполне соответствует окраске. Если у лесного конька на скорлупе всегда есть густой или сплошной рисунок, то у лугового чекана на интенсивном зеленовато-голубом фоне рисунок или отсутствует, или выражен слабо. Высокой концентрацией протопорфирина (более 100 мкг) в данной группе отличаются также полевой жаворонок (*Alauda arvensis*) и тростниковая овсянка (*Emberiza schoeniclus*). Близка к среднему значению она у обыкновенного соловья (*Luscinia luscinia*), садовой овсянки (*Emberiza hortulana*) и желтоголовой трясогузки (*Motacilla citreola*), заметно ниже среднего ($34.7-41.3$ мкг) – у обыкновенной овсянки (*Emberiza citrinella*), северной бормотушки (*Hippolais caligata*), желтой трясогузки (*Motacilla flava*) и пеночки-трещотки (*Phylloscopus sibilatrix*). Еще меньшая концентрация анализируемого пигмента у ва-ракушки (*Luscinia svecica*) – 21.5 мкг и пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita*) – 27.0 мкг, но тем не менее, она в 1.6-2 раза превышает среднее значение по первой экологической группе.

Таблица

Значения концентрации протопорфирина (микрограмм на 1 см^2) у воробьинообразных

Виды птиц	n	min	max	Среднее значение
1	2	3	4	5
1. Нишегнездные				
1. Горихвостка-чернушка	4	0.4	0.5	0.44 ± 0.03
2. Обыкновенная каменка	4	3.4	5.0	4.2 ± 0.4
3. Мухоловка-пеструшка	14	4.1	5.0	4.6 ± 0.1
4. Мухоловка-белошейка	4	4.5	5.0	4.8 ± 0.1
5. Обыкновенная горихвостка	9	4.5	6.9	5.8 ± 0.2
6. Обыкновенный скворец	8	6.7	6.9	6.8 ± 0.02
7. Большая синица	12	8.0	11.2	9.5 ± 0.3
8. Обыкновенная пищуха	5	9.7	10.4	10.2 ± 0.1
9. Зарянка	8	15.1	19.0	17.4 ± 0.5
10. Белая трясогузка	12	38.1	40.6	39.0 ± 0.2
11. Полевой воробей	15	43.0	46.8	45.7 ± 0.2
2. Кустогнездные				
1. Коноплянка	8	10.6	11.7	11.2 ± 0.1
2. Обыкновенная чечевица	4	12.7	13.2	12.9 ± 0.1
3. Обыкновенная зеленушка	16	14.8	15.3	15.1 ± 0.03
4. Обыкновенный жулан	36	21.1	26.9	24.4 ± 0.3
5. Ястребиная славка	10	27.9	30.5	28.9 ± 0.3
6. Черноголовая славка	9	31.1	33.6	31.8 ± 0.3
7. Славка-завирушка	4	30.5	32.9	31.9 ± 0.5
8. Садовая славка	17	31.3	35.6	32.9 ± 0.3
9. Болотная камышовка	4	32.1	33.7	33.0 ± 0.4
10. Серая славка	11	42.2	45.5	43.4 ± 0.3
3. Кроногнездные				
1. Черноголовый щегол	11	14.1	16.3	14.8 ± 0.2
2. Певчий дрозд	10	17.5	30.7	23.0 ± 1.2
3. Обыкновенная иволга	4	24.4	25.1	24.7 ± 0.2
4. Рябинник	9	24.3	27.9	26.6 ± 0.5
5. Чернолобый сорокопут	10	25.1	28.6	26.7 ± 0.4
6. Белобровик	8	23.6	31.9	27.6 ± 1.1
7. Серая мухоловка	6	27.3	28.3	27.8 ± 0.2
8. Черный дрозд	9	26.5	30.8	29.2 ± 0.5
9. Сойка	10	35.9	37.5	36.6 ± 0.2

Окончание таблицы

1	2	3	4	5
10. Зяблик	12	36.3	39.2	37.8 ± 0.3
11. Деряба	4	38.4	38.5	38.4 ± 0.03
12. Обыкновенный дубонос	5	39.5	40.6	40.1 ± 0.2
13. Грач	10	57.6	58.6	58.1 ± 0.1
14. Сорока	10	64.9	66.9	65.6 ± 0.2
15. Серая ворона	4	67.1	67.8	67.4 ± 0.1
16. Дроздовидная камышовка	4	97.3	99.4	98.2 ± 0.5
4. Наземногнездные				
1. Луговой чекан	4	9.9	10.8	10.3 ± 0.2
2. Варакушка	9	18.8	23.8	21.5 ± 0.6
3. Пеночка-теньковка	4	26.7	27.6	27.0 ± 0.2
4. Обыкновенная овсянка	6	33.8	35.7	34.7 ± 0.3
5. Северная бормотушка	10	38.2	39.8	39.3 ± 0.2
6. Желтая трясогузка	4	40.3	41.2	40.8 ± 0.2
7. Пеночка-трещотка	8	39.9	42.7	41.3 ± 0.3
8. Обыкновенный соловей	9	45.7	51.9	48.1 ± 0.7
9. Желтоголовая трясогузка	10	50.2	54.9	52.7 ± 0.5
10. Садовая овсянка	9	67.8	69.3	68.7 ± 0.25
11. Тростниковая овсянка	11	100.4	101.9	101.0 ± 0.1
12. Полевой жаворонок	12	115	119.5	117.4 ± 0.4
13. Лесной конек	16	118.5	170.0	143.9 ± 6.3

Вторую экологическую группу составляют 10 видов птиц, гнездящихся скрыто среди густых ветвей деревьев и кустарников или стеблей трав. Среднее значение концентрации протопорфирина – $26.6 \pm 3,3$, что в 2.2 раза меньше, чем у птиц, гнездящихся на земле и в 2 раза больше, чем у птиц, гнездящихся в дуплах и норах. Минимальное значение во второй группе имеет коноплянка (*Acanthis cannabina*) – 11.2 мкг, максимальное – серая славка (*Sylvia communis*) – 43.4 мкг. Близка к минимальной концентрация пигмента у других вьюрковых – обыкновенной чечевицы (*Carpodacus erythrinus*) и обыкновенной зеленушки (*Chloris chloris*), а к средней – у болотной камышовки (*Acrocephalus palustris*), обыкновенного жулана (*Lanius collurio*) и славок – ястребиной (*Sylvia nisoria*), садовой (*S. borin*), славки-завирушки (*S. curruca*) и черноголовой славки (*S. atricapilla*). В целом эта группа по изучаемому показателю выглядит более гомогенной, чем две предыдущие.

У гнездящихся более открыто на деревьях, кустарниках и высоких стеблях трав птиц третьей экологической группы концентрация протопорфирина увеличивается в 1,5 раза, среднее значение по 16 видам составляет 40.2 ± 5.4 мкг. Наибольшая она у дроздовидной камышовки (*Acrocephalus arundinaceus*) – 98.2 мкг, а наименьшая – у черноголового щегла (*Carduelis carduelis*) – 14.8 мкг. В 1.6-2 раза выше минимального количество данного пигмента у обыкновенной иволги (*Oriolus oriolus*), чернолоблого сорокопуга (*Lanius minor*), серой мухоловки (*Muscicapa striata*) и всех видов дроздов – певчего (*Turdus philomelos*), рябинника (*T. pilaris*), белобровика (*T. iliacus*), черного (*T. merula*), кроме дерябы (*T. viscivorus*). У сойки (*Garrulus glandarius*), зяблика (*Fringilla coelebs*), обыкновенного дубоноса (*Coccothraustes coccothraustes*) и дерябы оно близко к среднему значению. Напротив, заметно выше среднего значения концентрация протопорфирина ($58.1-67.4$ мкг) у врановых – серой вороны (*Corvus cornix*), грача (*C. frugilegus*) и сороки (*Pica pica*).

Таким образом, имеет место закономерное повышение средней концентрации протопорфирина в обозначенном ряду экологических групп воробьиных птиц: нишегнездные – кустогнездные – кроногнездные – наземногнездные (рисунок). Статистически достоверны ($p < 0.01$ или 0.05) различия между нишегнездной и всеми остальными группами, между кустогнездной группой с одной стороны и кроногнездной и наземногнездной группами – с другой ($p < 0.05$ или 0.02). Не значимы различия между кроногнездными и наземногнездными птицами. Однако для последних харак-

терны максимальные значения концентрации пигмента среди всех изученных воробьинообразных: у тростниковой овсянки, полевого жаворонка и лесного конька. Соответственно в данном ряду роль покровительственной окраски в защите яиц от хищников возрастает.

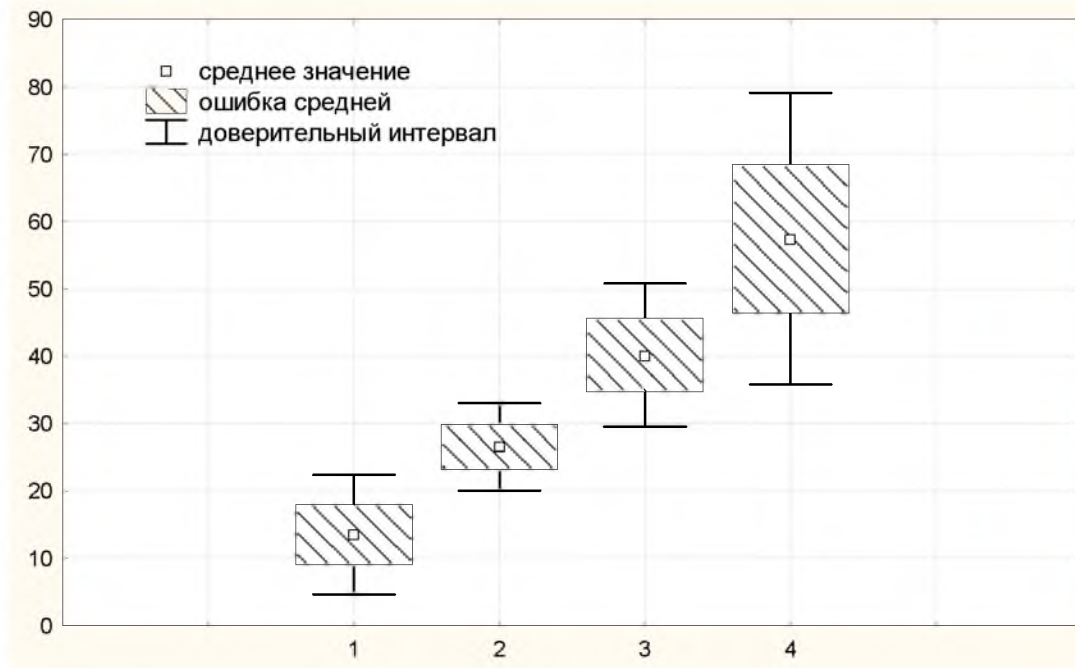


Рис. Средние значения (микрограмм на 1 см²) концентрации протопорфирина у экологических групп птиц: 1 – нишегнездные, 2 – кустогнездные, 3 – кроногнездные, 4 – наземногнездные

Вместе с тем и в пределах отдельных экологических групп концентрация протопорфирина может значительно изменяться. Так, среди нишегнездных птиц обращает на себя внимание необычайно высокая концентрация протопорфирина у полевого воробья, среди кустогнездных – у серой славки, среди кроногнездных – у дроздовидной камышовки. У наземногнездных птиц выделяются низкой концентрацией пигмента луговой чекан, варакушка и пеночка-теньковка, а у кроногнездных – черноголовый щегол. Это свидетельствует о неоднородном видовом составе выделенных экологических групп. Кроме того, помимо места расположения гнезда, на окраску яиц оказывают влияние и другие, иногда трудно учитываемые факторы. Рассмотрим это на примере перечисленных видов.

Различные виды воробьев строят шаровидные или ретортовидные гнезда, имеющие узкий вход сбоку или сверху. Такой тип постройки сформировался в условиях открытого гнездования, однако он сохранился при переходе к закрытому гнездованию в норах, дуплах и других нишах благодаря эффекту филогенетической инерции [10, 11]. Типичные шаровидные гнезда сооружают все гнездящиеся в укрытиях виды родов воробьи (*Passer*) и земляные воробьи (*Pyrrhuloxia*) [11]. Многие виды настоящих воробьев, в том числе полевой, могут гнездиться открыто на деревьях [12]. Вероятно, они освоили закрытый способ гнездования относительно недавно.

Отсюда мы можем полагать, что высокая концентрация протопорфирина у полевого воробья связана с его исторически недавним переходом к закрытому гнездованию и, вероятно, эффектом филогенетической инерции, который распространяется и на окраску яиц. Однако процесс разрушения пигментации скорлупы яиц все таки идет. На недостаток пигмента в организме самки указывает тот факт, что в кладках этого вида последние по очередности снесенные яйца часто менее пигментированы или полностью лишены рисунка [13, 14]. К этому следует добавить, что все виды из родов снежные воробьи (*Montifringilla*), гнездящиеся глубоко в щелях скал, и земляные воробьи (*Pyrgilauda*), гнездящиеся исключительно в норах, откладывают непигменти-

рованные яйца [11], видимо, в связи с давним и прочным освоением закрытого способа гнездования.

Серая славка устраивает гнезда среди стеблей трав или на невысоких кустарниках и деревьях на высоте 15-30 см от земли. Они всегда скрыты растительностью, заметить их трудно. Данный вид способен располагать гнезда и непосредственно на земле, подобно конькам и жаворонкам [15, 16], т. е. по названным экологическим особенностям стоит очень близко к наземногнездящейся группе птиц. Это делает понятной высокую концентрацию протопорфирина у серой славки относительно других кустогнездных видов.

Основными местообитаниями дроздовидной камышовки являются густые заросли высокостебельного тростника на прибрежных участках рек, озер, и прудов. Открытые, чашеобразные, с глубоким лотком гнезда она закрепляет между стеблями тростника на высоте около 1 м от воды. В отличие от других видов камышовок, тщательно прячущих гнезда в траве и кустарниках, и которых вполне можно отнести к кустогнездной группе птиц, гнезда дроздовидной камышовки хорошо заметны, достаточно легко обнаруживаемы. Поэтому этот вид больше соответствует кроногнездной группе, тем более, что иногда строит гнезда и на деревьях, растущих у водоемов [17].

Яйца дроздовидной камышовки имеют сложную насыщенную окраску, которая выполняет покровительственную функцию в условиях открытого расположения гнезд. Этот вид тесно связан с пойменными и околородными биотопами, являющимися излюбленными местообитаниями для серой вороны и сороки – выступающих в роли главного элиминирующего фактора, приводящего к отбору на покровительственную окраску яиц [5]. Вероятно, этой особенностью можно объяснить высокую концентрацию протопорфирина у дроздовидной камышовки.

Для варакушки характерна довольно высокая межкладковая изменчивость окраски яиц. В одних кладках яйца могут быть зеленовато-голубыми, почти как у лугового чекана, а в других – оливковыми, как у соловья. Протопорфирин откладывается диффузно, поэтому даже его относительно небольшого количества достаточно для создания маскирующего эффекта. К тому же, насыщенный зеленовато-голубой цвет может быть вполне криптическим среди зеленой растительности [4, 18]. Именно такой фоновый цвет скорлупы свойствен яйцам лугового чекана, нередко встречается и рисунок в виде буроватых, обычно размытых, пятнышек. К этому следует добавить, что луговой чекан и варакушка никогда не располагают гнезда сравнительно открыто, что наблюдается в некоторых условиях, например, у полевого жаворонка и лесного конька, а всегда очень тщательно прячут их среди прошлогодней подстилки и растущей зеленой травы.

Пеночка-теньковка, как и все пеночки, в отличие от других воробьинообразных, гнездящихся на земле, строит закрытые гнезда в виде шалашика с боковым входом. В связи с этим кладки у пеночек всегда хорошо скрыты от глаз хищников и у них наблюдается депигментация скорлупы. Так, из 12 видов пеночек, гнездящихся на территории стран СНГ, у шести видов яйца белые, а у остальных на белом фоне имеются бурые, красноватые или фиолетовые пятнышки различной густоты [17]. Степень редукции окраски неодинакова у различных видов, что, вероятно, обусловлено их конкретными экологическими особенностями и прессом хищников. У пеночки-трещотки, например, яйца пигментированы заметно сильнее.

Черноголового щегола располагает гнезда обычно на горизонтальных ветвях высоких деревьев на значительном расстоянии от главного ствола на высоте от 2 до 6 и более метров. От других кроногнездных птиц его отличает маскировка гнезд. Они, как правило, спрятаны в густой листве, кладки закрыты сверху, хищникам не видны. Поэтому отбор на покровительственную окраску яиц более слабый, отсюда низкая концентрация протопорфирина.

В настоящее время выделяют следующие факторы, определившие эволюцию окраски птичьих яиц: влияние хищников, взаимодействие гнездовых паразитов и их хозяев, роль пигментов в отражении прямого солнечного света; роль пигментов в повышении прочности скорлупы, взаимодействие брачных партнеров в выращивании потомства. Действие названных факторов в той или иной форме проявляется на уров-



не отрядов, семейств, видов внутри семейств, межкладковой и внутриккладковой изменчивости в пределах одного вида. Ведущим из них является отбор, производимый хищниками. Выбор места для гнезда и связанный с ним риск атаки со стороны хищников в наибольшей степени объясняют эволюцию внешнего вида яиц [18].

Птицы характеризуются высокой пластичностью в расположении гнезд. В их эволюции возможен переход от закрытого к открытому гнездованию, затем вторичный переход к закрытому расположению гнезд, аналогичные явления наблюдаются в отношении гнездования на деревьях, на земле или среди стеблей трав. Они неизбежно сопровождаются ослаблением или усилением селективной роли хищников в отношении окраски яиц и соответственно ее изменением. Количественным выражением данных изменений служит концентрация пигментов, прежде всего, протопорфирина. Представленные материалы по экологическим группам воробьинообразных достаточно убедительно демонстрируют эти процессы, происходящие за длительное время.

Список литературы

1. Tammes P.M.L. Bird's egg shells, colour prints of nature // *Ardea*. – 1964. – Vol. 52, № 1-2. – P. 99-110.
2. Бриттон Г. Биохимия природных пигментов. – М.: Изд-во «Мир», 1986. – 422 с.
3. Котт Х. Приспособительная окраска животных. – М.: Изд-во Иностранной литературы, 1950. – 543 с.
4. Lack D. The significance of the colour of turdine eggs // *Ibis*. – 1958. – Vol. 100. – P. 145-166.
5. Леонович В. В. Экологические признаки и филогенетика птиц // *Успехи современной биологии*. – 1996. – Т. 116, вып. 5. – С. 552-563.
6. Родионова С. А., Венгеров П. Д., Землянухина О. А. К изучению пигментации яиц подсемейства дроздовые (Turdinae, Passeriformes) // *Труды Воронежского государственного заповедника*. – Воронеж: ВГПУ, 2007. – Вып. XXV. – С. 205-216.
7. Венгеров П. Д., Родионова С. А. Межвидовая изменчивость пигментации скорлупы яиц в семействе вьюрковые (Fringillidae, Passeriformes) // *Современные проблемы зоологии позвоночных и паразитологии. Материалы II Международной научн. конф., посвящ. 115-летию со дня рождения проф. И.И. Барабаш-Никифорова*. 11-13 марта 2010 г. – Воронеж: ВГУ, 2010. – С. 81-89.
8. Родионова С. А., Венгеров П. Д. Количественная оценка пигментации скорлупы яиц у птиц: определение концентрации протопорфирина // *Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия Естественные науки*. – 2010. – № 3 (74). – Вып. 10. – С. 56-60.
9. Маловичко Л. В., Константинов В. М. Сравнительная экология птиц-норников: экологические и морфологические адаптации. – Ставрополь – Москва: Изд-во СГУ, 2000. – 288 с.
10. Collias N. E., Collias E. C. Evolution of nest-building in the weaverbirds (Ploceidae) // *Univ. Californ. Publ. Zool.* – 1964. – № 73. – 199 p.
11. Иваницкий В. В. Воробьи и родственные им группы зерноядных птиц: поведение, экология, эволюция. – М.: КМК Scientific Pres, 1997. – 147 с.
12. Судиловская А. М. Семейство ткачиковые. // *Птицы Советского Союза / Под общ. ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова*. – М.: Изд-во «Советская наука», 1954. – Т. 5. – С. 306-374.
13. Mackrodt P. Vom abweichend gefärbten Ei in den Gelegen des Haus- und Feldsperlings // *Ber. Offenbach. Ver. Naturk.* – 1967-1968. – № 75. – S. 14-16.
14. Briesemeister E., Clausing P. Eimäße des Feldsperlings im Brutverlauf // *Falke*. – 1987. – Bd. 34, № 11. – S. 360-365.
15. Волчанецкий И.Б. Семейство славковые. // *Птицы Советского Союза / Под общ. ред. Г.П. Дементьева и Н.А. Гладкова*. – М.: Изд-во «Советская наука», 1954. – Т. 6. – С. 330-388.
16. Рябицев В.К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: Справочник-определитель. 3-е изд., испр. и доп. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2008. – 634 с.
17. Птушенко Е.С. Семейство славковые. // *Птицы Советского Союза / Под общ. ред. Г.П. Дементьева и Н.А. Гладкова*. – М.: Изд-во «Советская наука», 1954. – Т. 6. – С. 146-330.
18. Kilner R.M. The evolution of egg colour and patterning in birds // *Biol. Rev.* – 2006. – Vol. 81, № 3. – P. 383-406.

CONCENTRATION OF PROTOPORPHYRIN IN ECOLOGICAL GROUPS OF BIRDS ACCORDING TO THE LOCATION AND CONCEALMENT OF NESTS

P.D. Vengerov
S.A. Rodionova

Voronezh State Nature Biosphere Reserve

Voronezh reserve, Voronezh, 394080, Russia

E-mail: pvengerov@yandex.ru

The concentration of protoporphyrin (micrograms per 1cm² of shells) has been studied in 50 species of birds the Passeriformes order, belonging to 14 families. This pigment has a leading role in the formation of protective coloring of eggs. The median concentration of protoporphyrin increases in the number of ecological groups of birds according to the location and concealment of nests: nesting in hollows and burrows (13.5 ± 4.5 , $n = 11$), nesting in bushes (26.6 ± 3.3 , $n = 10$) nesting in the crowns (40.2 ± 5.4 , $n = 16$), nesting on the ground (57.4 ± 11.0 , $n = 13$). Accordingly, in this series the role of protective coloration increases to protect the nests from predators. The concentration of protoporphyrin may serve as a quantitative measure of evolutionary change in the color of eggs due to the change in the location of nests.

Key words: birds' eggs coloration, the concentration of protoporphyrin, environmental groups of birds, the evolution of egg coloration.