

RÓŻNORODNOŚĆ KSZTAŁTU PTASICH JAJ – PRZYCZYNY I KONSEKWENCJE

RAFAŁ MARTYKA
EWA B. ŚLIWIŃSKA

1 | Gniazdo
sikory bogatki z jajami
fot. Rafał Martyka



Wygląd ptasiego jaja, a przede wszystkim jego kształt jest powszechnie znany, głównie za sprawą wszędobylskiego kurzego jaja. Jednakże, baczny obserwator zauważy, że jaja kurze nie są takie same i różnią się między sobą wielkością, ubarwieniem i kształtem. Taka zmienność cech jest zjawiskiem typowym nie tylko w naturze, ale także w hodowlach zwierząt i roślin. Stąd, możemy dostrzec, że jaja kurze, które na co dzień używamy w kuchni, różnią się

mniej lub bardziej od siebie. Oczywiście w przypadku ptaków żyjących w środowisku naturalnym zmienność barwy, wielkości i kształtu, a nawet struktury skorupy jaj jest nie tylko powszechna, ale i znacznie większa. Na przestrzeni dziesięcioleci zainteresowanie badaczy ptasimi jajami skupione było przede wszystkim na wyjaśnianiu zmienności w ubarwieniu i wielkości jaj oraz badaniu przystosowawczej roli tych dwóch cech. W mniejszym stopniu

zaś badania te dotyczyły przyczyn i konsekwencji biologicznych kształtu ptasich jaj. Ostatnio się to zmienia i wiemy coraz więcej na temat źródeł takiej zmienności, a także jej znaczenia dla rozwoju piskląt. Faktem jest, że największa zmienność kształtu ptasich jaj istnieje na poziomie międzygatunkowym, ale co równie ważne, taka zmienność kształtu jaj obserwowana jest pomiędzy osobnikami i/lub populacjami tego samego gatunku. Naszym ce-

lem jest przybliżenie czytelnikom zagadnień związanych z kształtem ptasich jaj. Chcemy przede wszystkim zaprezentować czynniki, które wpływają na obserwowaną różnorodność kształtu ptasich jaj oraz przedstawić znaczenie tej cechy jaja w odniesieniu do rozwoju piskląt. Spróbujemy także odpowiedzieć na pytanie, czy i w jaki sposób wiedza na temat kształtu ptasich jaj może być przydatna w kontekście problemów dotyczących ochrony bioróżnorodności i zmian klimatycznych.

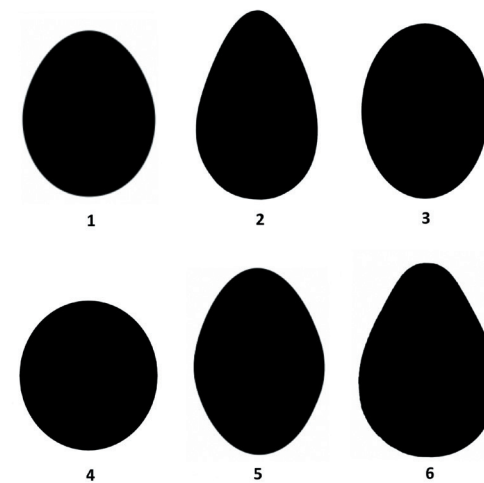
Kilka słów wstępu

Ptasie jaja od dawien dawna budziły powszechne zainteresowanie wśród ludzi. Oprócz dość oczywistych kwestii kulinarnych, ludzka ciekawość dotycząca różnorodności ptasich jaj przybrała z czasem bardziej „naukowe” podejście. Oczywiście, szczególne zainteresowanie ptasimi jajami pod względem naukowym wykazywali i wciąż wykazują biolodzy – szczególnie ornitolodzy, zarówno ci zajmujący się tą tematyką zawodowo, jak i ci zainteresowani ptakami amatorsko. Raczej nie jest to nic dziwnego, zważywszy, że różnorodność ptasich jaj w odniesieniu do ich rozmiaru, kształtu i ubarwienia jest ogromna. Tak duża różnorodność ptasich jaj stanowi bezpośrednie odzwierciedlenie różnorodności gatunków ptaków żyjących na ziemi. Różnice w morfologii gatunków, ich miejscu gniazdowania, liczbie składanych jaj, sposobie opieki rodzicielskiej nad potomstwem oraz szeroko rozumianymi przystosowaniami do określonych warunków środowiska determinują tak dużą zmien-

ność cech morfometrycznych ptasich jaj. Podstawowe cechy jaja to jego wielkość (rozumiana jako rozmiar, tj. długość i szerokość, objętość lub masa), kształt, ubarwienie skorupy (na które składa się tło i rysunek, jeśli występuje), struktura skorupy i jej całkowita powierzchnia (mierzona w mm² lub cm²). Niewątpliwie taka różnorodność ptasich jaj była powodem wyodrębnienia w ramach ornitologii (nauki o ptakach) oologii, czyli nauki o jajach. Początkowo „badania” nad jajami ptaków sprowadzały się przede wszystkim do zbierania i tworzenia kolekcji ptasich jaj (czyli odpowiednio zabezpieczonych wydmuszek), podobnie jak czyniono to w przypadku motyli lub innych owadów. Takie działania kolekcjonerskie były szczególnie popularne w XIX i początkach XX wieku, ale sama idea zbierania jaj pojawiła się już znacznie wcześniej (Birkhead 2016). Ostatecznie doprowadziło to do powstania wielu kolekcji muzealnych, które, jak się szacuje, gromadzą na całym świecie łączną liczbę około 5 milionów jaj ptaków zebranych w ciągu ostatnich 250 lat (Marini i in. 2020). Jedną z największych kolekcji, obejmującą ponad milion jaj, znajduje się w Muzeum Historii Naturalnej w Tring w Wielkiej Brytanii (<https://www.nhm.ac.uk>). Łatwo się domyślić, że zbiory te przechowują jaja prawie wszystkich gatunków ptaków, w tym także tych, które już wymarły globalnie (np. alka olbrzymia *Pinguinus impennis*) lub lokalnie (np. w Polsce dotyczy to jaj dropia *Otis tarda*, czy też strepeta *Tetrax tetrax*). Mimo że kolekcjonowanie jaj miało charakter hobbystyczny, to jednak z czasem (aż do czasów obecnych) kolekcje te zaczęły odgrywać ważną rolę w „prawdziwej” nauce.

Zbiory jaj stanowią ważny materiał badawczy, który był i wciąż jest wykorzystywany przez ornitologów w wielu badaniach naukowych, między innymi dotyczących biologii rozrodu, ewolucji ubarwienia, rozmiaru i kształtu jaj, filogenezy i taksonomii ptaków, czy też analiz genetycznych (Marini i in. 2020). Oczywiście ptasie jaja są i od dawna były wykorzystywane w celach identyfikacji gatunkowej ptaków, co może być bardzo przydatne wówczas, gdy na przykład nie można zlokalizować dorosłych ptaków, a mamy do rozpoznania gniazdo z jajami albo dysponujemy wyłącznie skorupami jaj (Gotzman i Jabłoński 1972).

Od samego początku zainteresowanie ptasimi jajami (w sensie naukowym) koncentrowało się w dużej mierze na ich ubarwieniu, co sprowadzało się przede wszystkim do prób odpowiedzi na pytanie, co decyduje o kolorystyce jaj (zarówno w kwestii mechanizmów fizjologicznych, jak i czynników środowiskowych odpowiedzialnych za pigmentację) oraz czy z kolorytem skorupy ptasiego jaja są związane funkcje przystosowawcze, a jeśli tak, to jakie (Birkhead 2016). Podobnie, żywe zainteresowanie badaczy budził rozmiar ptasich jaj, głównie dlatego, że wielkość jaja jest ważną cechą związaną z reprodukcją. Istotnie, cecha ta może informować o potencjale rozrodczym samicy – jej płodności (Lack 1968), inwestycji rodzicielskiej w potomstwo (Mousseau i Fox 1998), determinować rozwój zarodka oraz wpływać na rozmiar i rozwój piskląt już po wykluciu, co ostatecznie może decydować o ich kondycji i przeżywalności (Williams



2 | Główne typy kształtu ptasich jaj: jajo owalne (1), wydłużone owalne (2), eliptyczne (3), kuliste (4), dwustożkowe (5) i gruszkowate (6)

związanych z powstawaniem jaj o różnym kształcie i roli przystosowawczej tej cechy, szczególnie na poziomie międzyosobniczym, nadal pozostaje niewyjaśnionych.

Kształt jaja jako cecha (mierzalna)

Jak już wcześniej wspomnieliśmy, ptasie jaja występują w niezwyklej gamie cech morfometrycznych. Kształt jaj, choć zapewne w mniejszym stopniu niż ich ubarwienie, cechuje się również dużą zmiennością (podobnie jak wielkość jaj), co jest szczególnie widoczne na poziomie międzygatunkowym. Jednakże, co ciekawe istnieje pewne podobieństwo kształtu jaj wśród gatunków przynależących do tej samej rodziny lub rzędu. Zasadniczo wyróżnia się kilka podstawowych typów kształtu jaj, które spotyka się u ptaków (Birkhead 2016). Oczywiście między głównymi rodzajami kształtu jaj występuje szereg form pośrednich, co sprawia, że kształt jaja można traktować jako cechę ilościową (Biggins i in. 2018). Prawdopodobnie do najczęściej spotykanych ptasich jaj należą te o kształcie owalnym (większość gatunków ptaków), wydłużonym owalnym (np. jerzyki, zurawie) i eliptycznym (np. nogale, kolibry). Jaja niemal kuliste, jaja dwustożkowe i o kształcie „gruszki” charakterystyczne są dla niektórych grup gatunków. I tak, jaja kuliste spotykamy u turaków, zimorodków i sów, jaja dwustożkowe występują u perkozów i flamingów, natomiast jaja gruszkowate są typowe dla ptaków siewkowych (np. alka, nurzyk, czajka, brodziec). Oprócz ewidentnych różnic kształtu jaj między gatunkami, ro-

2012; Deeming i Reynolds 2015). Na tym tle badania dotyczące zmienności kształtu jaj u ptaków wydają się nieco skromniej. Pierwsze próby wyjaśnienia przyczyn różnorodności kształtu ptasich jaj pochodzą z początku XIX wieku (Birkhead 2016; Montgomerie i in. 2021). Większość tych badań koncentrowała się na dwóch kwestiach, pierwsza odnosiła się do jak najlepszego opisanego jaja pod względem matematycznym, zaś druga dotyczyła określenia przyczyn obserwowanej zmienności kształtu ptasich jaj (Montgomerie i in. 2021). Z czasem podjęto również działania zmierzające do poznania sposobu wytwarzania różnych kształtów jaj w jajowodzie oraz określenia, czy kształt jaja stanowi cechę przystosowawczą. Ostatnie lata przyniosły szereg nowych analiz i badań pokazujących ekologiczno-ewolucyjne przyczyny i konsekwencje międzygatunkowej różnorodności kształtu ptasich jaj (np. Stoddard i in. 2017; Duursma i in. 2018; Montgomerie i in. 2021). Mimo dość dużego postępu w tej tematyce, wiele kwestii



3 | Kształty jaj stwierdzone w gniazdach sikory bogatki w populacji zasiedlającej Puszczę Niepołomicką
fot. Rafał Martyka

dzinami i rzędami ptaków, zróżnicowanie kształtu jaj obserwuje się także pomiędzy osobnikami (jak również między populacjami) tego samego gatunku. Co do zasady, różnice w kształcie jaj składanych przez różne samice są większe aniżeli

różnice kształtu jaj obecne wewnątrz tego samego lęgu. Innymi słowy, jaja złożone przez tę samą samicę w danym gnieździe są do siebie bardziej podobne pod względem ich kształtu, niż jaja złożone w gniazdach różnych samic. Przykładowo, w 24 lęgach sikory bogatki *Parus major* z populacji zasiedlającej Puszczę Niepołomicką zmienność w kształcie jaj pomiędzy różnymi samicami wynosiła 67%, a pomiędzy

jajami w tym samym gnieździe tylko 33% (Martyka i Skórka – niepubl.). Kształty jaj obserwowane w tej populacji sikory bogatki odpowiadały kilku ogólnie wyróżnionym typom jaj, przy czym najczęściej były to jaja o kształcie owalnym, ale zdarzały się jaja o kształcie wydłużonym owalnym i gruszkowatym, jak również jaja o kształcie dwustożkowym.

Kształt jaja jest zasadniczo trudny do scharakteryzowania za pomocą jednej wartości/miary, którą można zastosować w przypadku na przykład masy lub objętości jaja. Stąd, na przestrzeni dekad przedstawiono różne podejścia matematyczne i formuły, które miały na celu jak najlepszy opis kształtu ptasiego jaja. Zaproponowane dotychczas miary (wskaźniki) kształtu jaja pozwalają określić wydłużenie lub eliptyczność jaja (tzn. jak bardzo jajo jest zbliżone do idealnej kuli lub elipsy) oraz asymetryczność jaja (tzn. jak bardzo jeden koniec jaja jest zaokrąglony w stosunku do jego drugiego końca). Aktualne podejście w analizie kształtu ptasich jaj wskazuje, żeby stosować trzy wskaźniki opisujące kształt jaja, przy czym muszą być one analizowane razem i traktowane równorzędnie. Pierwszy wskaźnik to wydłużenie jaja, jest to stosunek długości jaja do jego szerokości w najszerszym miejscu. Drugi wskaźnik to szpiczastość (zaokrąglenie) jaja, jest to długość od punktu, w którym jajo jest najszersze, do dalszego bardziej zaokrąglonego końca jaja, podzielona przez całkowitą długość jaja. Trzeci wskaźnik to asymetria biegunowa, jest to stosunek średnicy największego koła stykającego się z tępym biegunem jaja (tj. mniej zaokrąglonym), mieszczącym się

w obrysie jaja, do średnicy największego koła stykającego się z bardziej zaokrąglonym biegunem, mieszczącym się również w obrysie jaja. Takie podejście umożliwia dokonanie pełnego opisu kształtu jaja, dając bardzo dobre narzędzie do analizy ilościowej kształtu jaj w całym zakresie ich obserwowanej zmienności u ptaków (Biggins i in. 2018). Wysiłki badaczy w doskonaleniu opisu kształtu jaj nie ustają i ostatnio zaprezentowano nową matematyczną formułę, która pozwala opisać każdy kształt jaja i być może stworzyć jedną uniwersalną miarę kształtu ptasiego jaja (Narushin i in. 2021).

Dlaczego ptasie jaja różnią się kształtem?

Dotychczasowa wiedza na temat budowy ptasiego jaja i w ogóle formowania się jaj w ciele samicy wskazuje, że kształt jaja zależy od oddziaływania wielu czynników, zarówno „wewnętrznych” (takich jak morfologia, anatomia i fizjologia samicy), jak i „zewnętrznych” (np. lokalizacja i materiał budulcowy gniazda, wielkość lęgu, czynniki środowiskowe wpływające na proces wysiadania jaj i rozwój zarodka). Wszystkie te elementy mogą wpływać na formowanie się określonego kształtu jaj w dwojaki sposób. Po pierwsze, niektóre z nich działają jako ograniczenia (najczęściej anatomiczne) skutkujące tym, że określony kształt jaja jest niemożliwy do osiągnięcia (np. z powodu budowy i rozmiaru miednicy). Po drugie, część z tych czynników indukuje charakter przystosowawczy tej cechy jaja, przez co produkowanie jaj o określonym kształcie

zwiększa sukces rozrodczy i przeżywalność potomstwa (Montgomerie i in. 2021). Poniżej przedstawiamy czynniki, które uznaje się za najbardziej istotne z punktu widzenia obserwowanej zmienności kształtu jaj u ptaków.

Anatomia i fizjologia

O kształcie wytwarzanych jaj niewątpliwie decyduje rozmiar jajowodu oraz wielkość ciała samicy. Jajowód ptaków (tylko jeden, gdyż drugi uległ zanikowi) składa się z kilku części. Zaczyna się od lejka, w którym dochodzi do zapłodnienia komórki jajowej, po czym przechodzi w część białkową (magnum), w której komórka jajowa otrzymuje osłonę białkową. Następny odcinek to cieśń, gdzie powstają błony skorupowe (pergaminowe), po której występuje część maciczna jajowodu wyposażona w gruczoły produkujące wydzielinę, z której powstaje skorupa wapienna jaja (tutaj produkowane są również barwniki, które decydują o kolorystyce jaja). Ostatnia pochwowa część jajowodu przechodzi w stek. Z punktu widzenia formowania się kształtu jaja, najważniejsze znaczenie ma maksymalna średnica jajowodu (po rozciągnięciu), szczególnie w części, gdzie tworzą się błony pergaminowe jaja, czyli cieśń (Birkhead 2016; Montgomerie i in. 2021). Dotychczasowe badania wskazują, że średnica jajowodu stanowi istotne ograniczenie anatomiczne w odniesieniu do szerokości jaja, przez co ma wpływ na jego kształt poprzez wydłużenie jaja. Zapewne nie bez znaczenia jest także fakt, że samice mogą regulować napięcie mięśni w cieśni jajowodu, a więc do pewnego stopnia wpływać na kształt produkowanych jaj

(Barta i Székely 1997). Generalny wzorzec obserwowany u ptaków wskazuje, że wraz ze wzrostem wielkości ciała samicy zwiększa się wydłużenie składanych jaj, co wynika z ujemnej zależności między wielkością ciała a średnicą jajowodu (Montgomerie i in. 2021). Po prostu stosunek rozmiaru jajowodu do wielkości ciała zmniejsza się wraz ze wzrostem rozmiarów ciała samicy. Ponadto zauważono, iż u gatunków znoszących względnie duże jaja w stosunku do ich rozmiarów ciała, największy wpływ na wydłużenie jaja ma wielkość składanych jaj. Natomiast w przypadku gatunków znoszących względnie małe jaja w stosunku do ich rozmiarów ciała o wydłużeniu jaja decyduje przede wszystkim średnica jajowodu i wielkość samicy (Montgomerie i in. 2021).

Oprócz średnicy jajowodu, duże znaczenia dla kształtu jaj ma budowa i rozmiar miednicy. Ogólnie rzecz biorąc, zaokrąglone jaja obserwuje się u gatunków posiadających szeroką miednicę z krótkim obszarem za panewką stawu biodrowego. Z kolei, wydłużone jaja spotykane są u gatunków z wąską miednicą i wydłużonym obszarem za panewką. Wynika to z faktu, że kształt miednicy w znacznym stopniu determinuje kształt ciała, a więc i kształt jamy brzusznej oraz położenie wnętrzości. Dlatego u gatunków z wąską miednicą możliwość rozszerzenia średnicy jaja jest ograniczona przez zwężenie ciała samicy, a tym samym zwiększony nacisk trzewi. Również odległość między kośćmi miednicy jest nie bez znaczenia i stanowi kolejny czynnik, który może ograniczać średnicę jaja i poprzez to wpływać na jego kształt (Shatkovska i in. 2018).

Analiza porównawcza uwzględniająca 1400 gatunków ptaków należących do różnych rzędów i rodzin wykazała, że zmienność w kształcie jaj na poziomie międzygatunkowym związana jest również ze zdolnością do efektywnego lotu (Stoddard i in. 2017). Gatunki ptaków, które wykazują wysoką efektywność lotu (mierzoną w oparciu o kształt skrzydła) produkują bardziej asymetryczne (spiczaste), a zarazem także bardziej eliptyczne (wydłużone) jaja w porównaniu do gatunków cechujących się mniejszą efektywnością lotu. Stąd nasuwa się wniosek, że przystosowania do lotu mogą być kluczowe dla ewolucji kształtu ptasich jaj (Stoddard i in. 2017). Prawdopodobnie nie chodzi tutaj tylko o sam kształt skrzydeł i związaną z tym zdolność do wydajnego lotu, ale raczej o przystosowanie miednicy i budowy całego ciała do różnych form lokomocji (Montgomerie i in. 2021).

Poza cechami anatomicznymi samicy, prawdopodobnie również stan fizjologiczny może wpływać na kształt jaj. Świadczą o tym wyniki badań przeprowadzonych na kuropatwie *Perdix perdix*, które wykazały, że samice w gorszej kondycji zdrowotnej mierzonej za pomocą tempa sedymentacji czerwonych krwinek w osoczu (test ten pozwala na ocenę stanów zapalnych w organizmie) składały bardziej spiczaste jaja niż samice w lepszej kondycji fizjologicznej (Cucco i in. 2012). O tym, że procesy fizjologiczne mogą odgrywać rolę w formowaniu jaj o danym kształcie świadczą także inne badania, w których pokazano, że proporcja żółtka, białka i skorupy w stosunku do całościowej masy jaja jest związana z jego kształtem

(Deeming 2018). Ilość zasobów deponowanych w jaju w dużym stopniu zależy od kondycji samicy i może być zależna od wielu procesów fizjologicznych, mających kluczowe znaczenie podczas formowania się jaja w jajowodzie.

Wielkość zniesienia

Oprócz cech anatomicznych i fizjologicznych samicy o kształcie ptasich jaj mogą decydować inne czynniki, takie jak **liczba jaj w lęgu oraz szeroko rozumiany wpływ środowiska podczas wysiadywania jaj**. O tym, że kształt jaj różni się w zależności od liczby złożonych w gnieździe jaj, wiadano już od kilku dekad, co potwierdzają modele matematyczne. Jeśli w lęgu znajdują się cztery jaja, ich kształt powinien być spiczasty. Z kolei, jeśli w gnieździe są dwa jaja, kształt takich jaj powinien być dwustożkowy. W lęgach złożonych z jednego lub więcej niż pięciu jaj ich kształt powinien być w przybliżeniu kulisty. Reguły te odnoszą się zarówno do zmienności kształtu jaj na poziomie międzygatunkowym, jak i wewnątrzgatunkowym (Barta i Székely 1997). Potwierdzają to także analizy porównawcze, które dowodzą, że u większości gatunków wielkość zniesienia wpływa negatywnie na wydłużenie jaja. W większych lęgach jaja muszą być bardziej kuliste z uwagi na ich właściwości termiczne (tj. mniejszy współczynnik strat ciepła ze względu na mniejszy stosunek powierzchni do objętości) oraz większą odporność na zgniecenie (skorupa jaja jest bardziej wytrzymała przy kulistym kształcie). W przypadku asymetrii jaja (mierzonej jako spiczastość jaja i asymetria biegu-

PLAMA ŁĘGOWA – nieopierzona przestrzeń na brzuchu ptaka, z silnie ukrwioną, obrzękłą skórą, pojawiająca się tylko w okresie lęgowym. Pozwala na bezpośrednie przyleganie skóry do jaj, przekazując ciepło z ptaka do wysiadujących jaj (bez izolującego wpływu upierzenia). Plama lęgowa występuje głównie u samic, zaś u samców tylko, jeśli biorą udział w inkubacji jaj.

GNIAZDOWNIKI, ZAGNIAZDOWNIKI – zob. definicja na stronie 21.

DOBÓR NATURALNY – proces biologiczny, w którym organizmy lepiej przystosowane do środowiska mają większe szanse na przeżycie i wyprodukowanie większej liczby potomstwa. Teoria doboru naturalnego po raz pierwszy została w pełni przedstawiona przez Karola Darwina i obecnie jest uważana za główny mechanizm, który prowadzi do ewolucji organizmów.

SUKCES KLUCIA (WYKLUWALNOŚĆ) – miara określająca liczbę wykłutych piskląt w odniesieniu do liczby zniesionych jaj, wyrażona jako proporcja lub procent wykłutych jaj. Czasami wykluwalność liczona jest na podstawie prawdopodobieństwa wykluć się pisklęcia z jaja.

nów jaja) zależność od wielkości zniesienia jest pozytywna w niektórych rodzinach i rzędach ptaków (tzn. nie ma wspólnego wzorca dla wszystkich gatunków), na przykład u ptaków wróblowych taką zależność obserwuje się w zniesieniach do sześciu jaj (Montgomerie i in. 2021). Obserwowane wzorce pomiędzy kształtem jaj a liczbą jaj w lęgu wynikają zapewne z wzajemnych relacji między typem gniazda (podłoża) i jego materiałem budulcowym, wydajnością inkubacji, rodzajem i wielkością **plam lęgowych*** (co wpływa na wydajność inkubacji), modelem rozwoju piskląt (**gniazdowniki, zagniazdowniki***), a także budową skorupy i związaną z tym wymianą gazową do i z jaja, utratą ciepła oraz odpornością skorupy na uszkodzenia mechaniczne.

Miejsce inkubacji (gniazdo)

Poza wielkością lęgu bardzo istotną rolę w ewolucji i zmienności kształtu jaj u ptaków odgrywa miejsce, w którym jaja są wysiadywane. Najczęściej jest to gniazdo, chociaż część gatunków nie buduje gniazd, a jaja składa bezpośrednio na podłożu (np. w trawie, na piasku). O tym, że miejsce gniazdowania wpływa na kształt jaj, świadczą dostępne wyniki analiz porównawczych między różnymi gatunkami ptaków. Przykładowo, analiza filogenetyczna obejmująca 855 gatunków z 90 rodzin ujawniła, że rodzaj gniazda wpływa na kształt jaj (Nagy i in. 2019). Autorzy tej analizy podzielili gniazda na trzy główne typy: gniazda otwarte, półotwarte i zamknięte i stwierdzili, że kształt jaj ewoluował w określonym kierunku w zależności od danego

typu gniazda. I tak, jaja składane w gniazdach zamkniętych były bardziej kuliste, zaś jaja składane w gniazdach otwartych charakteryzowały się bardziej eliptycznym kształtem. W innej analizie stwierdzono, że u gatunków wysiadujących jaja w pozycji pionowej, na płaskim lub pochyłym podłożu (np. pingwiny), jaja mają typowo spiczasty kształt. Przeciwnie, gatunki wysiadujące jaja w gnieździe mającym kształt półkolistej czary zazwyczaj produkują jaja o kształcie zbliżonym do kulistego. Autorzy tej analizy wskazali, że miejsca lęgowe i postawa inkubacji wpływają na zdolność rodziców do manipulowania pozycją jaja, tym samym działanie **doboru naturalnego*** podczas inkubacji może być źródłem zmienności kształtu jaja wśród ptaków (Birkhead i in. 2019). Jeszcze w innych badaniach wykazano, że asymetria jaj jest najmniejsza w gniazdach, które efektywnie chronią jaja przed wychłodzeniem (np. kopce, nory, wnęki), przy czym asymetria jaj wzrasta, gdy jaja stają się bardziej odsłonięte (np. gniazda półotwarte, otwarte). Natomiast wydłużenie jaj wykazuje niejako przeciwny kierunek – jaja najbardziej wydłużone składane są w kopcach, po czym ich kształt zmienia się w kierunku bardziej kulistego w gniazdach coraz gorzej izolowanych termicznie. Reguła ta nie dotyczy gatunków składających jaja w dziuplach i norach, które są najmniej wydłużone (prawie kuliste). Wynika to prawdopodobnie stąd, że taki kształt pozwala zminimalizować szanse na pęknięcie skorupy w ciemnych i ciasnych przestrzeniach, z małą ilością lub brakiem wyściółki albo w celu zwiększenia wydajności cieplnej w przypadku dużych lęgów (Montgomerie i in. 2021).

Klimat

Czynniki klimatyczne, takie jak temperatura otoczenia i wilgotność również mogą być odpowiedzialne za różnorodność kształtu jaj u ptaków. Przede wszystkim dlatego, że jajo nie jest całkowicie odizolowane od środowiska, wręcz przeciwnie pozostaje z nim w dynamicznym współdziałaniu. Analiza porównawcza 310 gatunków ptaków wróblowych wykazała, że kształt jaj zawiązany jest zarówno z warunkami klimatycznymi, jak i typem gniazda (Duursma i in. 2018). Wzorec, jaki stwierdzono w tych badaniach pokazuje, że jaja są najbardziej kuliste w otwartych gniazdach znajdujących się w najgorętszych i suchych warunkach środowiskowych. Z kolei, jaja najbardziej wydłużone spotykane są w zamkniętych gniazdach, gdzie warunki otoczenia charakteryzują się wyższą wilgotnością i wyższym zacienieniem. Wyniki te sugerują, że warunki klimatyczne mogą odgrywać ważną rolę w ewolucji kształtu ptasich jaj. Podsumowując, **temperatura i wilgotność w środowisku, budowa i rozmiary gniazda oraz materiał gniazdowy, a także wielkość plamy lęgowej u wysiadujących rodziców (przeważnie samicy) mają kluczowe znaczenie dla tworzenia mikroklimatu w otoczeniu jaj**. Mikroklimat w gnieździe decyduje o stopniu utraty wody przez jaja, a w konsekwencji wpływa na ich żywotność i **sukces klucia*** (Deeming i Reynolds 2015).

Inne czynniki

Poza wcześniej wskazanymi grupami czynników, kształt jaja może się zmieniać

z uwagi na położenie geograficzne lub różnice siedliskowe. Encabo i inni (2002) stwierdzili, że kształt jaj u sikory bogatki zmienia się na terenie Europy w gradnicie północ-południe (jaja były najbardziej wydłużone na przeciwnych krańcach zasięgu, a najbardziej kuliste w centrum). Również Bán i inni (2011) wykazali, że jaja kukułki *Cuculus canorus* różnią się kształtem między dwoma odległymi rejonami geograficznymi – Węgrami i Japonią. W innych badaniach dotyczących sikory bogatki stwierdzono, że kształt jaj różnił się między siedliskami bogatymi i ubogimi w wapń – jaja były bardziej kuliste w siedlisku ubogim w wapń (Gosler i in. 2005). Z kolei w badaniach na sikorze modrej *Cyanistes cearuleus* wykazano, że jaja składane przez samice na terenach miejskich (park) były bardziej wydłużone aniżeli jaja składane przez ptaki zasiedlające tereny leśne (Bańbura i in. 2018). Ponadto jaja mogą różnić się kształtem w zależności od pozycji w kolejności zniesienia, jak na przykład u kuropatwy, gdzie wydłużenie jaj zmniejszało się, począwszy od pierwszego do ostatniego jaja (Cucco i in. 2012).

Czy i w jaki sposób kształt jaj wpływa na rozwój u ptaków?

Generalnie kształt jaj (podobnie jak ich wielkość i ubarwienie) uważany jest za cechę przystosowawczą, która zwiększa sukces rozrodczy u ptaków. Mimo że zaproponowano wiele hipotez tłumaczących funkcję przystosowawczą kształtu ptasiego jaja, zagadnienie to wciąż nie jest dostatecznie poznane i wymaga dalszych badań. Jednakże,

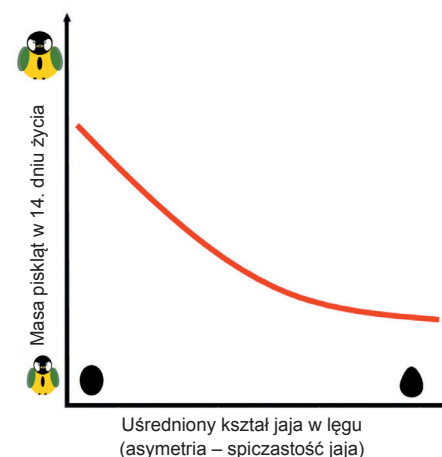
kluczowe hipotezy dotyczą roli, jaką odgrywa kształt ptasiego jaja podczas inkubacji. Po pierwsze odpowiedni kształt jaj może zapewniać dobrą stabilność jaj na niestabilnym podłożu i niwelować potencjalne uszkodzenie skorupy. Przykładowo, u ptaków morskich, takich jak alka, jaja przybierają kształt silnie wydłużonej gruszki, co zapewnia im wysoką stabilność i mniejsze szanse na jego przemieszczenie w trakcie wysiadywania jaj (Birkhead i in. 2019). Po drugie, optymalny kształt jaj w stosunku do wielkości zniesienia może zwiększać wydajność inkubacji i ograniczać straty ciepła, jak również pozwalać na bardziej efektywne wykorzystanie płamy lęgowej (Barta i Székely 1997). Na przykład typowe zniesienia u ptaków siewkowych składają się z czterech, silnie asymetrycznych (spiczastych) jaj. Taki kształt jaj pozwala na bardzo bliskie upakowanie ich obok siebie, co prawdopodobnie zwiększa wydajność ogrzewania jaj (Andersson 1978). Z kolei jaja bardziej kuliste cechują się mniejszymi stratami ciepła i optymalną wymianą gazową między zarodkiem a środowiskiem, ponadto są też bardziej odporne na zgniecenia (Deeming i Reynolds 2015; Montgomerie i in. 2021). Aczkolwiek, wykazano również, iż pewna asymetria w kształcie jaja powoduje zwiększenie objętości komory powietrznej na tępych biegach jaja i podniesienie jaja na tym końcu w trakcie inkubacji, co zapewnia odpowiednią jakość wymiany gazowej potrzebnej rozwijającemu się zarodkowi. Wydaje się, że taki kształt jaj jest przystosowaniem do stosunkowo suchych środowisk śródlądowych z uwagi na to, że istotnie polepsza wykluwalność piskląt (Mao i in. 2007). Stąd, **większość badaczy uważa, że**

kształt jaj w największym stopniu wpływa na rozwój zarodkowy u ptaków i decyduje o wysokim lub niskim prawdopodobieństwie wyklucia się z jaja. Faktycznie, część badań udowodniła, że kształt jaj determinuje ryzyko obumarcia zarodka na wczesnych etapach inkubacji oraz ewidentnie wpływa na sukces klucia (Özbey i Esen 2007; Alasahan i Copur 2016). Przykładowo u kuropatwy najgorszą wykluwalność miały jaja najbardziej i najmniej wydłużone, przy czym jaja w środku tego zakresu wyróżniały się największą proporcją wykłutych piskląt (Cucco i in. 2012). Niemniej jednak, szereg badań nie potwierdziło, aby kształt jaj wpływał na prawdopodobieństwo wyklucia się piskląt.

Kwestia dotycząca znaczenia kształtu jaj dla rozwoju piskląt już po wykluciu jest jeszcze bardziej niepewna. Większość dotychczasowych badań nie wykazała, aby taki efekt był obserwowany u ptaków, na przykład w odniesieniu do tempa wzrostu lub masy ciała piskląt – w przeciwieństwie do rozmiarów jaja, gdzie taki wpływ wielokrotnie udowodniono. Generalnie, kształt jaja i jego wpływ na rozwój piskląt po wykluciu nie był dotychczas intensywnie eksplorowany w kontekście cech potomstwa związanych z jego przeżywalnością i kondycją podczas okresu gniazdowego. Jednakże, badania dotyczące kształtu jaj u sikory bogatki ujawniły, że kształt jaj może wpływać na kondycję piskląt już po wykluciu. Mianowicie, w badaniach tych stwierdzono, że masa opierzonych piskląt w 14. dniu po wykluciu, czyli tuż przed wylotem z gniazda, jest zależna od średniej miary kształtu jaja w lęgu. I tak, pi-

DOSTOSOWANIE – miara używana w biologii ewolucyjnej do określenia różnic w długości życia i liczbie wyprodukowanego potomstwa między poszczególnymi osobnikami w populacji.

skłeta wykłute w gniazdach z jajami mniej asymetrycznymi (bardziej eliptycznymi) osiągały największą masę ciała, po czym wraz ze wzrostem asymetryczności (spiczastości) jaj masa ciała piskląt sukcesywnie się zmniejszała (R. Martyka i P. Skórka – niepubl.). Zależność ta miała charakter nieliniowy, co sugeruje, iż na pewnym poziomie asymetryczność jaj nie miała już wpływu na masę ciała piskląt. Masa ciała piskląt u sikory bogatki tuż przed wylotem z gniazda pozytywnie koreluje z przeżywalnością potomstwa i szansą na jego przystąpienie do gniazdowania w przyszłości (Both i in. 1999; Naef-Daenzer i in. 2001). Wyniki te sugerują, iż kształt jaj może być równie ważną cechą jaja, podobnie jak jego rozmiar, w kontekście cech związanych z **dostosowaniem***.



4 | Nieliniowa zależność między kształtem jaja (asymetria wyrażona za pomocą spiczastości jaja) a masą ciała opierzonych piskląt (14. dzień życia) u sikory bogatki

Kształt jaj a zmiany klimatu i ochrona różnorodności ptaków

Badania jaj ptaków, w tym także dotyczące ich kształtu, wydają się mieć istotne znaczenie dla ochrony różnorodności gatunkowej ptaków oraz monitorowania zmian zachodzących w środowisku naturalnym (zmiany klimatu, zanieczyszczenia). Ptasie jaja odegrały ważną rolę w długoterminowych akcjach monitoringu środowiska, zwłaszcza dotyczących wykrywania i określania poziomu zanieczyszczeń chemicznych. Przykładowo, od końca lat 40. do lat 80. ubiegłego wieku przeprowadzono setki badań nad kruchością skorupki jaj, skażeniem zawartości jaj i wadami rozwojowymi zarodków, które były wynikiem masowego stosowania DDT (dichlorodifenylotrichloroetan – środek owadobójczy) w rolnictwie i leśnictwie. Z kolei, olbrzymie kolekcje jaj wielu gatunków, często pospolitych, które były gromadzone przez długie okresy czasu i pochodzą z różnych obszarów geograficznych, dostarczają wyśmienitego materiału naukowego do śledzenia długofalowych zmian w różnorodności gatunkowej ptaków, spowodowanych zanikiem siedlisk, czy też globalnymi zmianami klimatu. Kolekcje te mogą dostarczać istotnych informacji na temat wpływu zmian klimatycznych i siedliskowych na reprodukcję u ptaków w perspektywie przeszłych dekad. W tym wszystkim szczególną rolę, oprócz ubarwienia, wielkości i struktury skorupy jaj, może odgrywać także kształt ptasich jaj. Czy zatem kształt jaj może stanowić dobry wskaźnik zmian zachodzących w środowisku naturalnym?

Uważamy, że tak, choć na ten moment jego wykorzystywanie nie jest powszechne. Z uwagi na to, że kształt jaj jest powiązany z oddziaływaniem czynników klimatycznych, ta cecha jaja może mieć szczególne znaczenie w śledzeniu zmian wynikających z ocieplaniem się klimatu. Wiadomo, że globalny wzrost temperatury prowadzi do zmian w wielkości zwierząt (zmniejszanie rozmiarów ciała), w tym i ptaków. Pozwala to przypuszczać, że na skutek zmian anatomicznych i fizjologicznych wywołanych ociepleniem klimatu, wygląd jaj, szczególnie ich kształt i wielkość także będą ulegać podobnym zmianom. W ten sposób kształt jaj może być ważnym i stosunkowo łatwo mierzalnym markerem zmian zachodzących w populacjach ptaków w wyniku zmian środowiskowych. Podobnie, kształt ptasich jaj może informować o zmianach siedliskowych, czy też kondycji ptaków, co w przypadku gatunków rzadkich i wymagających czynnej ochrony może w prosty i mało inwazyjny sposób ułatwiać ich monitorowanie.

Rafał Martyka

martyka@iop.krakow.pl

Instytut Ochrony Przyrody

Polskiej Akademii Nauk

al. Adama Mickiewicza 33, 31-120 Kraków

Ewa B. Śliwińska

ewa.b.sliwinska@gmail.com

LITERATURA

Alasahan S., Copur G. 2016. Hatching characteristics and growth performance of eggs with different egg shapes. *Brazilian Journal of Poultry Science* 18: 1–8. <https://doi.org/10.1590/1516-635X1801001-008>

Andersson M. 1978. Optimal egg shape in waders. *Ornis Fennica* 55: 105–109.

Bán M., Barta Z., Muñoz A. R., Takasu F., Nakamura H., Moskát C. 2011. The analysis of common cuckoo's egg shape in relation to its hosts' in two geographically distant areas. *Journal of Zoology* 284: 77–83. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2011.00795.x>

Bańbura M., Gładalski M., Kaliński, A., Markowski M., Skwarska J., Wawrzyniak J., Zieliński P., Bańbura J. 2018. A consistent long-lasting pattern of spatial variation in egg size and shape in blue tits (*Cyanistes caeruleus*). *Frontiers in Zoology* 15: 34. <https://doi.org/10.1186/s12983-018-0279-4>

Barta Z., Székely T. 1997. The optimal shape of avian eggs. *Functional Ecology* 11: 656–662. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1997.00136.x>

Biggins J.D., Thompson J.E., Birkhead T. 2018. Accurately quantifying the shape of birds' eggs. *Ecology and Evolution* 8: 9728–9738. <https://doi.org/10.1002/ece3.4412>

Birkhead T. 2016. *The most perfect thing: inside and outside a bird's egg*. Bloomsbury Publishing, London.

Birkhead T., Thompson J.E., Biggins J.D., Montgomerie R. 2019. The evolution of egg shape in birds: selection during the incubation period. *Ibis* 161: 605–618. <https://doi.org/10.1111/ibi.12658>

Both C., Visser M.E., Verboven N. 1999. Density-dependent recruitment rates in great tits: the importance of being heavier. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 266: 465–469. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0660>

Cucco M., Grenna M., Malacarne G. 2012. Egg shape in the grey partridge. *Journal of Zoology* 287: 186–194. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2012.00902.x>

Deeming D.C. 2018. Effect of composition on shape of bird eggs. *Journal of Avian Biology* 49: jav-01528. <https://doi.org/10.1111/jav.01528>

Deeming D.C., Reynolds S.J. 2015. *Nests, eggs, and incubation: new ideas about avian reproduction*. Oxford University Press, Oxford.

Duursma D.E., Gallagher R.V., Price J.J., Griffith S.C. 2018. Variation in avian egg shape and nest structure is explained by climatic conditions. *Scientific Reports* 8: 4141. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-22436-0>

Encabo S.I., Barba E., Gil-Delgado J.A., Monrós J.S. 2002. Geographical variation in egg size of the Great Tit *Parus major*: a new perspective. *Ibis* 144: 623–631. <https://doi.org/10.1046/j.1474-919X.2002.00099.x>

Gosler A.G., Higham J.P., Reynolds S.J. 2005. Why are birds' eggs speckled? *Ecology Letters* 8: 1105–1113. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00816.x>

Gotzman J., Jabłoński B. 1972. *Gniazda naszych ptaków*. PZWS, Warszawa.

Lack D.L. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.

Mao K.-M., Murakami A., Iwasawa A., Yoshizaki N. 2007. The asymmetry of avian egg-shape: an adaptation for reproduction on dry land. *Journal of Anatomy* 210: 741–748. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2007.00737.x>

Marini M.A., Hall L., Bates J., Steinheimer F.D., McGowan R., Silveira L.F., Lijtmaer D.A., Tubaro P.L., Córdoba-Córdoba S., Gamauf A., Greeney H.F., Schweizer M., Kamminga P., Cibois A., Vallotton L., Russell D., Robinson S.K., Sweet P.R., Frahnert S., Corado R., Heming N.M. 2020. The five million bird eggs in the world's museum collections are an invaluable and underused resource. *The Auk* 137: ukaa036. <https://doi.org/10.1093/auk/ukaa036>

Montgomerie R., Hemmings N., Thompson J., Birkhead T. 2021 (w druku). The shapes of bird's eggs: evolutionary constraints and adaptations. *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/716928>

Mousseau T.A., Fox C.W. 1998. *Maternal effects as adaptations*. Oxford University Press, New York.

Naef-Daenzer B., Widmer F., Nuber M. 2001. Differential post-fledging survival of great and coal tits in relation to their condition and fledging date. *Journal of Animal Ecology* 70: 730–738. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00533.x>

Nagy J., Hauber M.E., Hartley I.R., Mainwaring M.C. 2019. Correlated evolution of nest and egg characteristics in birds. *Animal Behaviour* 158: 211–225. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.10.015>

Narushin V.G., Romanov M.N., Griffin D.K. 2021 (w druku). Egg and math: introducing a universal formula for egg shape. *Annals of the New York Academy of Sciences*. <https://doi.org/10.1111/nyas.14680>

Özbek O., Esen F. 2007. The effects of different breeding systems on egg productivity and egg quality characteristics of rock partridges. *Poultry Science* 86: 782–785. <https://doi.org/10.1093/ps/86.4.782>

Shatkovska O.V., Ghazali M., Mytai I.S., Druz N. 2018. Size and shape correlation of birds' pelvis and egg: Impact of developmental mode, habitat, and phylogeny. *Journal of Morphology* 279: 1590–1602. <https://doi.org/10.1002/jmor.20888>

Stoddard M.C., Yong E.H., Akkaynak D., Sheard C., Tobias J.A., Mahadevan L. 2017. Avian egg shape: form, function, and evolution. *Science* 356: 1249–1254. <https://www.science.org/lookup/doi/10.1126/science.aaj1945>

Williams T.D. 2012. *Physiological adaptations for breeding in birds*. Princeton University Press, Princeton.