

Райво МЯНД

О ВЛИЯНИИ ЕСТЕСТВЕННОЙ ЭЛИМИНАЦИИ НА РАЗМЕРЫ И ФОРМУ ЯИЦ СИЗОЙ ЧАЙКИ

В последнее время некоторые ученые (Яблоков, 1966; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Паавер, 1976 и др.) утверждают, что для познания закономерностей микроэволюции недостаточно одних только генетических исследований, для этого требуется комплексный подход с применением данных разных биологических дисциплин, в том числе и популяционной морфологии. Необходимость изучения фенотипической изменчивости вытекает из той важной роли, которую она играет в эволюции, прежде всего в связи с тем, что отбор, а тем самым и оценка наследственной информации в природе идут именно по фенотипам. В настоящей работе на основании морфологических данных яиц сизой чайки (*Larus canus* L.) рассматриваются некоторые аспекты естественной элиминации, действующей на фенотипы. Известно, что ежегодно по разным причинам гибнет значительная часть снесенных яиц. В данной работе нас интересуют в основном следующие вопросы: 1) случайная ли эта элиминация или дифференцированная? и 2) каковы средние размеры и форма успешно высиженных и давших жизнеспособных птенцов яиц по сравнению с размерами всех снесенных яиц?

Материал и методика

В работе используется материал по измерению яиц сизой чайки, проведенному в 1976 г. в Матсалуском государственном заповеднике сотрудниками Института зоологии и ботаники АН ЭССР (В. Лиллелехт, А. Лайдна, К. Раттисте) и Матсалуского государственного заповедника (Э. Мяги). За возможность использовать этот частично разработанный (в экологическом плане) материал автор выражает искреннюю благодарность коллегам. В работе использованы также данные из архива С. Онно, хранившегося в Институте зоологии и ботаники.

Исследования проводились в течение всего гнездового периода на островках Какрараху, Хоораху и Пальяраху. С помощью штанген-циркуля у более 800 яиц были измерены длина и наибольший диаметр (ошибка $\pm 0,05$ мм). Было установлено время снесения каждого яйца. Погибшие яйца (по возможности с установлением конкретной причины гибели), а также погибшие в течение первых дней жизни птенцы, которых удалось найти, регистрировались. Индекс формы яйца вычисляли по формуле $I = 100 b/l$ (I — индекс формы, %; b — наибольший диаметр, мм; l — длина яйца, мм), вес свежего яйца — по найденной эмпирически формуле С. Онно $P = 0,843l + 2,47b - 98,5$ (P — вес свежего яйца, г; l — длина, мм; b — наибольший диаметр, мм). Погибшие по вине исследователя яйца были изъяты из анализа.

Результаты и обсуждение

В табл. 1 приведены данные об изменениях средней длины, диаметра, веса и индекса формы яиц сизой чайки в результате естественной элиминации по трем островкам отдельно и вместе. Сравнивались средние показатели ($M \pm m$): а) всех яиц, б) успешно высиденных яиц, в) яиц с выжившими птенцами. Хотя разница между этими показателями оказалась небольшой, определенные тенденции к изменениям были хорошо видны.

В сводной выборке данных по всем островкам вследствие естественной элиминации отмечалось увеличение средних длины, диаметра и веса яиц в течение гнездового периода. Достоверность различий (по t -критерию) во всех случаях была ниже 0,95 (увеличение среднего веса наблюдалось на пороге вероятности 0,1). Индекс формы изменялся очень мало (если учитывать его большую вариабильность). Другая существенная тенденция, установленная в сводной выборке, — уменьшение вариабильности всех показателей. Вариабильность диаметра и веса яиц уменьшалась на пороге вероятности 0,05 (по F -критерию).

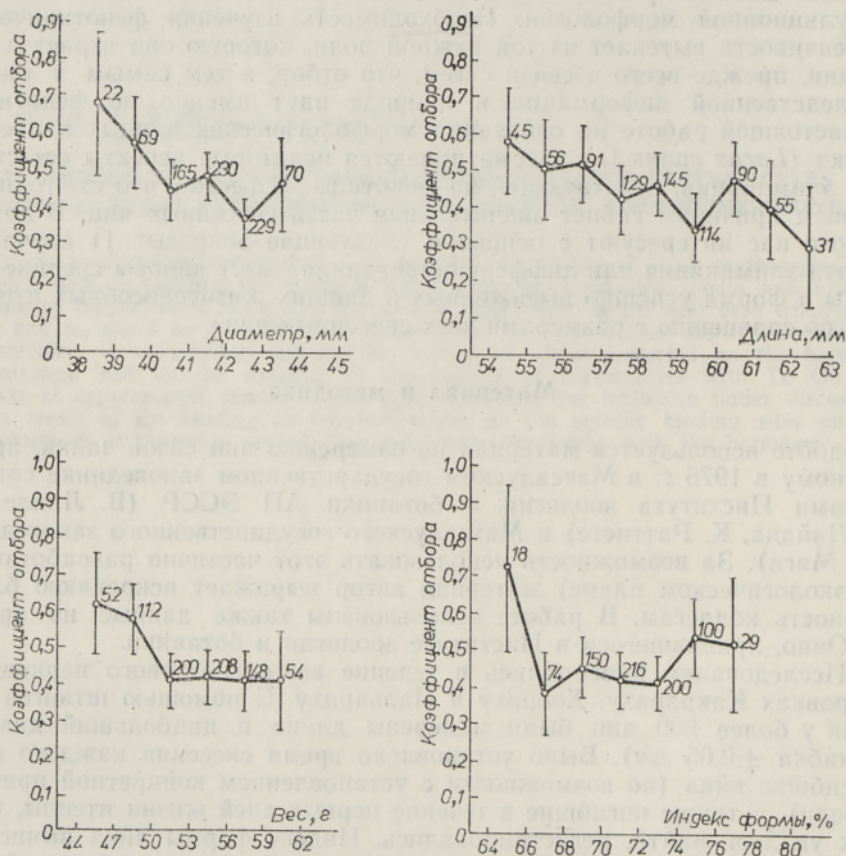


Рис. 1. Давление отбора на размеры и форму яиц сизой чайки в рассматриваемом отрезке онтогенеза.

Числа на кривых на всех рисунках обозначают количество яиц в каждом варианте. Доверительные границы на пороге 0,05.

Кроме того, обнаруживалось увеличение эксцесса вариационных кривых всех показателей.

Данные измерений яиц в некоторой мере различались по островкам. У чаек с островка Какрараху (где гнезилось больше половины рассматриваемых пар) в результате естественной элиминации увеличились средняя длина, диаметр ($P < 0,05$) и вес яиц ($P < 0,1$). Индекс формы яйца же изменился очень мало. По данным измерений яиц, проведенных на островках Хоораху и Пальяраху, оказалось, что динамика изменений рассматриваемых показателей несколько иная, однако достоверными эти различия не были из-за слишком малых выборок. Аналогичные различия обнаружены и в вариабильности морфологических показателей яиц. У яиц, измеренных на островке Какрараху, наблюдалось уменьшение вариабильности диаметра и веса ($P < 0,05$).

Рис. 1 характеризует давление отбора за рассматриваемый отрезок онтогенеза на размеры и форму яиц. Коэффициент отбора вычислен по формуле $S = n/N$, где S — коэффициент отбора, N — число всех снесенных яиц, n — число яиц, погибших за рассматриваемый отрезок онтогенеза.

Проверка показала, что общая картина изменений коэффициента не зависит от величины классовых интервалов. Ясно, что на мелкие яйца действует более интенсивный отбор, чем на средние и большие. Давление отбора на крайние варианты индекса формы более сильное, чем на средние.

Полученные данные свидетельствуют, по-видимому, о сдвиге модального фенотипа яйца в сторону увеличения размеров в результате естественной элиминации, т. е. в данном случае можно говорить о движущем отборе рассматриваемых показателей. Уменьшение же вариабильности индекса формы и увеличение эксцесса вариационной кривой этого индекса показывают действие стабилизирующего отбора. Однако возникает вопрос: отражается ли отбор, действующий на фенотип популяции, и в генофонде? Прежде чем ответить на этот вопрос, следует выяснить влияние других факторов.

Анализ имеющегося материала показывает, что яйца, снесенные позже, элиминируются интенсивнее, чем яйца, снесенные раньше. Это отмечено и у других видов: у обыкновенной чайки *Larus ridibundus* (Patterson, 1965), у хохлатой чернети *Aythya fuligula* (Михельсон и др., 1968; цит. по С. Онно, 1975).

Многие исследователи установили, что молодые птицы начинают яйцекладку позднее, чем старые; например, трехпалая чайка *Rissa tridactyla* (Coulson, 1963), хохлатая чернеть (Kastepöld, 1973), австралийская чайка *Larus novaehollandiae* (Mills, 1973), сизая чайка (Онно, 1975), делаверская чайка *Larus delawarensis* (Ryder, 1975), речная крачка *Sterna hirundo* (Hays, 1978). Следовательно, можно полагать, что элиминация яиц у впервые гнездящихся особей более значительна, чем у более опытных птиц, о чем и говорят наши результаты (рис. 2).

Рис. 2. Давление отбора на яйца сизой чайки в зависимости от опыта гнездования родителей (сплошная линия — самки; прерывистая — самцы).

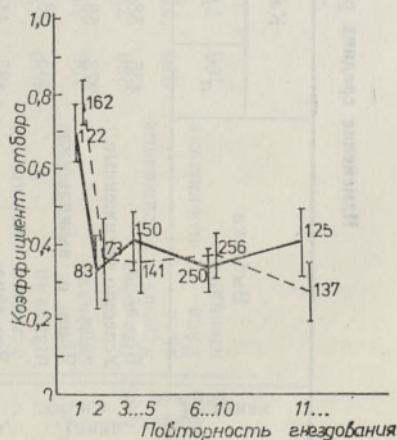


Таблица 1
Изменение средних размеров и вариабильность яиц сизой чайки в результате естественной элиминации

Признак	Выборка			Какараруху			Хоораруху			Пальяраруху			Итого					
	n	M	m	c. v.	n	M	m	c. v.	n	M	m	c. v.	n	M	m	c. v.	Ex.	
Длина, мм	Все яйца	435	58,40	0,12	4,1	171	58,40	0,20	4,5	198	58,12	0,10	2,4	804	58,33	0,09	4,2	0,175
	Успешно высиженные яйца	273	58,47	0,15	4,2	112	58,36	0,24	4,6	132	58,36	0,20	3,9	517	58,43	0,11	4,1	0,312
	Яйца с выжившими птенцами	235	58,66	0,16	4,1	82	58,27	0,30	4,7	126	58,50	0,20	3,8	443	58,53	0,11	4,1	0,462
Диаметр, мм	Все яйца	435	41,43	0,06	3,2	171	41,75	0,10	3,2	198	41,70	0,10	3,2	804	41,55	0,05	3,1	0,048
	Успешно высиженные яйца	273	41,61	0,07	3,0	112	41,71	0,13	3,2	132	41,72	0,12	3,3	517	41,65	0,05	3,0	0,256
	Яйца с выжившими птенцами	235	41,64	0,08	3,0	82	41,66	0,16	3,4	126	41,62	0,11	2,9	443	41,67	0,06	3,0	0,222
Вес, г	Все яйца	435	52,97	0,22	8,7	171	53,67	0,37	8,9	198	53,48	0,31	8,2	804	53,22	0,16	8,4	0,056
	Успешно высиженные яйца	273	53,40	0,26	8,1	112	53,42	0,47	9,3	132	53,73	0,37	7,8	517	53,51	0,19	8,0	0,342
	Яйца с выжившими птенцами	235	53,62	0,28	8,0	82	53,44	0,58	9,8	126	53,86	0,37	7,8	443	53,65	0,20	8,0	0,341
Индекс формы, %	Все яйца	435	71,03	0,14	4,1	171	71,63	0,23	4,2	198	71,88	0,22	4,4	804	71,36	0,10	4,1	0,118
	Успешно высиженные яйца	273	71,17	0,17	3,9	112	71,83	0,28	4,2	132	71,58	0,27	4,3	517	71,43	0,12	4,0	0,122
	Яйца с выжившими птенцами	235	71,04	0,18	3,9	82	71,90	0,33	4,1	126	71,43	0,27	4,2	443	71,32	0,13	4,0	0,317

n — объем выборки; M — среднее арифметическое; m — ошибка репрезентативности; c. v. — коэффициент вариации, %; Ex. — эксцесс.

Таблица 2

Изменение средних размеров и вариability яиц сизой чайки
(исключены данные о первых гнездящихся особях) в результате естественной элиминации

Признак	Выборка	Какараруху				Хоораруху				Пальаруху				Итого				
		n	M	m	c. v.	n	M	m	c. v.	n	M	m	c. v.	n	M	m	c. v.	Ex.
Длина, мм	Все яйца	280	58,57	0,15	4,3	133	58,10	0,20	4,0	144	58,38	0,18	3,8	557	58,37	0,10	4,2	0,169
	Успешно яйца	230	58,57	0,17	4,4	103	58,07	0,23	4,0	111	58,26	0,21	3,8	444	58,35	0,12	4,3	0,145
	Яйца с выжившими птенцами	196	58,74	0,18	4,4	77	58,01	0,28	4,2	107	58,46	0,22	3,8	380	58,49	0,13	4,3	0,159
Диаметр, мм	Все яйца	280	41,70	0,07	2,9	133	41,77	0,11	3,1	144	41,82	0,10	2,7	557	41,75	0,05	2,9	0,289
	Успешно яйца	230	41,62	0,09	3,2	103	41,77	0,13	3,2	111	41,80	0,11	2,8	444	41,72	0,06	2,9	0,409
	Яйца с выжившими птенцами	196	41,71	0,08	2,9	77	41,79	0,16	3,3	107	41,82	0,12	2,8	380	41,73	0,06	2,9	0,224
Вес, г	Все яйца	280	53,77	0,27	8,3	133	53,37	0,39	8,4	144	53,92	0,34	7,5	557	53,66	0,18	8,0	0,320
	Успешно яйца	230	53,57	0,29	8,3	103	53,31	0,45	8,6	111	53,86	0,39	7,7	444	53,52	0,21	8,1	0,342
	Яйца с выжившими птенцами	196	53,69	0,31	8,0	77	53,10	0,55	9,1	107	54,00	0,40	7,7	380	53,66	0,22	8,2	0,314
Индекс формы, %	Все яйца	280	71,40	0,17	3,9	133	72,02	0,23	3,6	144	71,72	0,22	3,7	557	71,63	0,12	3,8	0,257
	Успешно яйца	230	71,32	0,18	3,9	103	72,09	0,25	3,6	111	71,94	0,27	3,9	444	71,66	0,13	3,9	0,121
	Яйца с выжившими птенцами	196	71,18	0,20	3,9	77	72,10	0,30	3,7	107	71,77	0,27	3,8	380	71,54	0,14	3,9	0,319

На это указывают и другие исследователи. В частности, К. Раттисте (Rattiste, 1978) считает, что успех гнездования у сизой чайки повышается с возрастом (см. также Ryder, 1975 — о делаверской чайке).

Нами показано, что размеры яиц увеличиваются с возрастом самки. Особенно заметно увеличиваются вес и индекс формы ($P < 0,01$). Аналогичные данные имеются и в литературе о великопальмовом пингвине *Megadyptes antipodes* (Richdale, 1955; цит. по Coulson, 1963), трехпалой чайке (Coulson, 1963), длинноносом баклане *Phalacrocorax aristotelis* (Coulson и др., 1969), делаверской чайке (Ryder, 1975) и о сизой чайке (Онно и др., 1977).

Эти данные говорят о том, что вышеописанное увеличение средних размеров яиц в течение рассматриваемого периода онтогенеза обусловлено главным образом более интенсивным уничтожением яиц молодых особей. Следовательно, если из анализа исключить данные впервые гнездящихся особей, описанное изменение не должно проявляться. Это показывает и табл. 2 (аналогична табл. 1). Средние показатели яиц в выборке повторно гнездящихся особей остаются в течение всего периода насиживания чрезвычайно константными. Статистически достоверных различий не отмечено, и, кроме того, изменения не имеют определенного направления. Очень мало изменяется и вариабильность. В сводной выборке (по трем островкам) она, кажется, несколько увеличилась, но эти различия оказались не достоверными. Вариационные кривые существенно не изменяются, что следует и из рис. 3. Если на рис. 1 хорошо видно значительное уничтожение маленьких яиц, то на рис. 3 это уже не обнаруживается. Что же касается индекса формы, то давление отбора более сильное на большие значения его (т. е. на более круглые яйца).

Итак, на основании данных измерения яиц повторно гнездящихся более опытных птиц уже не удается доказать действия движущего и стабилизирующего отбора. Ослабление элиминации яиц в зависимости от повышения опыта гнездования особей указывает на то, что в рассматриваемых колониях естественная элиминация определяет в первую очередь не размеры яйца, а самый плодовитый репродуктивный возраст особей.

Зависимостью средних размеров яиц от возрастного состава колонии можно объяснить и разницу между данными с отдельных островков (табл. 1 и 2). Для островка Какрараху (по сравнению с остальными островками) в год наблюдения были характерны относительно большой удельный вес впервые гнездящихся чаек и малая доля старых особей. Достоверность разницы по критерию $\chi^2 < 0,95$ (Плохинский, Маркелова, 1978). Соответственно средний диаметр, вес и индекс формы яиц, измеренных на островке Какрараху, были вначале меньше, чем на островках Хоораху и Пальяраху. По мере элиминации кладок молодых особей средние показатели по островкам постепенно сближались (табл. 1).

Из сказанного вытекает ряд связанных друг с другом проблем. Действие отбора на размеры яиц повторно гнездящихся особей в рассматриваемой выборке установить не удалось. В то же время очень малая вариабильность размеров яиц указывает на то, что средние размеры яиц сизой чайки — величина строго фиксированная. Однако, чем вызвана эта фиксированность? Следует учитывать, что наши исследования охватывают относительно короткий этап онтогенеза (от снесения яйца до первых дней жизни птенца) в конкретном году, в определенной части популяции. Интенсивность отбора, по современным представлениям, не является постоянно направленным константным по

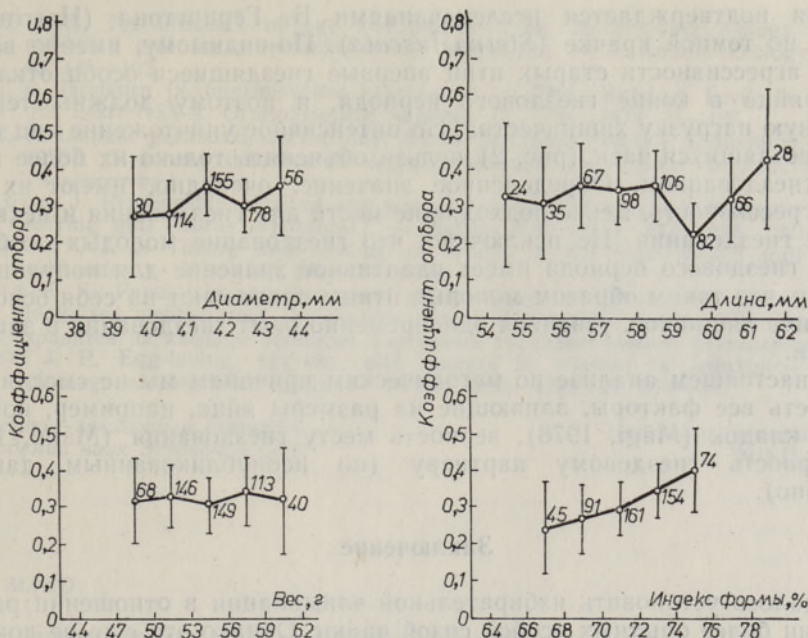


Рис. 3. Давление отбора на размеры и форму яиц сизой чайки (кроме особей, гнездящихся впервые) в рассматриваемый отрезок онтогенеза.

величине вектором, а колеблется даже в разные времена суток, не говоря уже о временах года и годах и пр. (Яблоков, 1966). По Р. Левонтину (1978), направление и интенсивность отбора могут колебаться во времени (на разных стадиях гаметы или зиготы). Например, элиминация слишком больших яиц может состояться уже на ранних стадиях развития яйцеклетки или зародыша. Правильность этого допущения подтверждает то, что средняя величина «тухлых яиц» (с погибшими зародышами и неоплодотворенных) оказалась существенно больше, чем средняя величина всех яиц ($P < 0,01$). Кроме того, дифференциальная элиминация яиц с крайними размерами в принципе может состояться и после вылета из гнезд вылупившихся птенцов. В пользу этого предположения говорит тот факт, что, по данным А. Лайдна и Э. Мяги (Laidna, Mägi, 1977), среди впервые гнездящихся особей сизой чайки меньше всего третьих птенцов выводка. Наш материал показывает, что последнее яйцо в трехъяйцевых кладках сизой чайки в среднем меньше, чем два первых ($P < 0,01$). Это наблюдается у многих чайковых (Parsons, 1970).

Интенсивность и направление отбора могут различаться и по разным экотопам и географическим участкам. Кроме того, интенсивность отбора может оказаться настолько слабой, что на ограниченном материале статистические методы не позволяют его установить. Избирательный эффект отбора может быть скрыт неизбирательной элиминацией (Шмальгаузен, 1968). Особо следует подчеркнуть, что для сохранения хорошо стабилизированной формы достаточно и относительно слабого давления отбора. Обнаружению действия отбора в нашем материале мешает также влияние полевых работ на гнездование птиц.

Чем же оправдано гнездование молодых птиц, если, как мы видели, большинство их яиц и птенцов погибает? Можно предположить, что это неизбежно для приобретения опыта гнездования. Правильность такого

мнения подтверждается исследованиями Б. Герингтона (Harrington, 1974) по темной крачке (*Sterna fuscata*). По-видимому, именно вследствие агрессивности старых птиц впервые гнездящиеся особи откладывают яйца в конце гнездового периода, и поэтому должны терпеть основную нагрузку хищничества. Но интенсивное уничтожение яиц впервые гнездящихся чаек (рис. 2) нельзя объяснять только их более поздним гнездованием. Определенное значение, очевидно, имеют их слабая агрессивность, менее подходящие места для гнездования и нехватка опыта гнездования. Не исключено, что гнездование молодых особей в конце гнездового периода имеет адаптивное значение для популяции и потому, что таким образом молодые птицы принимают на себя основное давление хищников, усваивая одновременно опыт гнездования и защиты кладки.

В настоящем анализе по методическим причинам мы не смогли рассмотреть все факторы, влияющие на размеры яйца, например, повторность кладок (Mägi, 1978), верность месту гнездования (Mänd, 1978) и верность гнездовому партнеру (по неопубликованным данным С. Онно).

Заключение

Не удалось установить избирательной элиминации в отношении размеров яиц более опытных особей сизой чайки. Однако это еще не доказывает отсутствие избирательной элиминации вообще. Интенсивность естественной элиминации зависит от многих факторов, в том числе от возрастного состава популяции. Эти факторы сильно скрывают результаты элиминации определенных генотипов и способны ввести в заблуждение исследователей. Следовательно, чтобы изучать механизмы микроэволюции с помощью морфологических методов, необходимо учитывать экологическую структуру популяции.

ЛИТЕРАТУРА

- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М., 1978.
- Онно С. Время гнездования у водоплавающих и прибрежных птиц в Матсалуском заповеднике (Эстонская ССР). — В кн.: Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграции птиц. № 8. Тарту, 1975, 107—155.
- Онно С., Бугаев Л., Горяйнова Г. Изменчивость физических характеристик яиц сизой чайки. — Тез. докл. VII Всес. орнитол. конф. Ч. I. Киев, 1977, 294—295.
- Паавер К. Вопросы синтетического подхода в биоморфологии. Таллин, 1976.
- Плохинский Н., Маркелова И. Определение достоверности расхождения двух эмпирических распределений. — В кн.: Методы современной биометрии. М., 1978, 188—193.
- Тимофеев-Ресовский Н., Яблоков А., Глотов Н. Очерк учения о популяции. М., 1973.
- Шмальгаузен И. Факторы эволюции. М., 1968.
- Яблоков А. Изменчивость млекопитающих. М., 1966.
- Coulson, J. C. Egg size and shape in the kittiwake (*Rissa tridactyla*) and their use in estimating age composition of populations. — Proc. Zool. Soc. London, 1963, 140, 211—227.
- Coulson, J. C., Potts, G. R., Horobin, I. Variation in the eggs of the shag (*Phalacrocorax aristotelis*). — Auk, 1969, 86, 232—244.
- Harrington, B. A. Colony visitation behaviour and breeding ages of sooty terns (*Sterna fuscata*). — Bird-Banding, 1974, 35, 115—144.
- Hays, H. Timing and breeding success in three to seven-year-old common terns. — Ibis, 1978, 120, 127—128.
- Kasteppõld, E. Tuttvardi pesitsusajast Matsalu Riiklikul Looduskaitsealal. — Matsalu maastik ja linnud. Ornitoloogiline kogumik VI. Tln., 1973, 98—105.
- Laidna, A., Mägi, E. Operatsiooni «Larus» tulemustest 1976. aastal. — Loodusvaatlusi 1976. I vihik. Tln., 1977, 28—40.

- Mills, J. A. The influence of age and pair-bond on the breeding biology of the red-billed gull *Larus novaehollandiae* Scopulinus. — J. Animal Ecology, 1973, 42, 147—162.
- Mägi, E. Järelkurn ja munemisevõime kalakajakal. — Rmt.: Kajakad. Levik ja ökoloogia Eesti NSV-s. Ornitolooiline kogumik IX. Tln., 1978, 81—107.
- Mänd, R. Lindude pesitsuskonservatismist (rand- ja jõgitiiru näitel). Diplomitöö. Tartu, 1978). (Рукопись хранится на кафедре зоологии Тартуского государственного университета.)
- Parsons, J. Relationship between egg-size and post-hatching chick mortality in the herring gull (*Larus argentatus*). — Nature (Gr. Brit.), 1970, 228, 1221—1222.
- Patterson, I. J. Timing and spacing of broods in the black-headed gull *Larus ridibundus*. — Ibis, 1965, 107, 433—459.
- Rattiste, K. Populatsiooni uueningest põlvkondade vahetumise teel ja selle ökoloogilised mehhanismid (kalakajaka näitel). Diplomitöö. Tartu, 1978. (Рукопись хранится на кафедре зоологии Тартуского государственного университета.)
- Ryder, J. P. Egg-laying, egg-size, and success in relation to immature—mature plumage of ring-billed gulls. — Wilson Bull., 1975, 87, 534—542.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
29/XII 1978

Raivo MÄND

LOODUSLIKU ELIMINATSIOONI MÕJUST KALAKAJAKA MUNA MÕOTMETELE JA KUJULE

1976. aastal Matsalu Riiklikult Looduskaitsealalt kogutud materjali põhjal võib järeldada, et kalakajaka populatsioonis on haudeperioodi jooksul kõige suurem väikeste ja eriti ümarate või piklike munade eliminatsioon. See toimub peamiselt esmaspesitsejate (munevad keskmisest väiksemaid mune) kurnade hukkamise tõttu. Kogenud pesitsejate osas pole valikulist eliminatsiooni võimalik osutada, mis aga ei tõesta veel selle puudumist. Eliminatsiooni intensiivsus sõltub paljudest teguritest, sealhulgas populatsiooni vanuselisest koostisest. Mikroevolutsiooni mehhanismide uurimisel tuleb arvesse võtta populatsiooni ökoloogilist struktuuri.

Raivo MÄND

ON THE EFFECT OF NATURAL ELIMINATION ON THE SIZE AND SHAPE OF COMMON GULL'S EGGS

A material collected in Matsalu State Nature Reserve (Estonian SSR) in 1976 was analyzed. It was found that there occurred an increased elimination of small and extremely rounded or elongated eggs in the population of gulls during the breeding period. This was mainly because of the failure of the first-year-breeders, whose eggs were smaller than the average value. It was impossible to discover a selective elimination of eggs of experienced nesting birds. This does not prove a lacking of selective elimination altogether. The intensity of elimination depends on many factors, including the age structure of the population. When studying the mechanisms of microevolution, it is necessary to consider the ecological structure of the population.