

<https://doi.org/10.3176/biol.1984.1.02>

УДК 575.41; 598.422.2; 591.465.24

Райво МЯНД

ЕСТЕСТВЕННАЯ ЭЛИМИНАЦИЯ НОРМАЛЬНЫХ И НЕ ПОЛНОСТЬЮ ПИГМЕНТИРОВАННЫХ ЯИЦ ПОЛЯРНОЙ КРАЧКИ

Покровительственная окраска птичьих яиц считается настолько ярким примером адаптации, что без него редко обходятся даже в учебниках по эволюционной теории. Яйца птиц, гнездящихся в дуплах (совы, дятлы и др.), обычно бесцветные или одноцветные, а яйца птиц, гнездящихся в открытых местах, имеют видоспецифический рисунок. Окраска и рисунок яиц всегда соответствуют характеру гнездового субстрата (Яблоков, Юсуфов, 1976, с. 167). Внимания заслуживает факт, что покровительственная окраска отсутствует и у больших хищных птиц (Яблоков, Юсуфов, 1976). Соответствие окраски яиц субстрату продемонстрировано также внутри одного и того же вида (Хохлова, 1974 — о речной и малой крачках). Фактором отбора, образовавшим и поддерживающим покровительственную окраску в ходе эволюции, обычно считается хищничество. Ведь хищники замечают прежде всего те яйца, которые заметно отличаются от окружающего фона. В 1981 г. на островах Кыбая (Хаапсалуский р-н, ЭССР) автор данной статьи обнаружил достаточно много не полностью пигментированных (светло-синих) яиц полярной крачки (*Sterna paradisaea*) и использовал их в целях детального исследования естественной элиминации таких яиц. Типичные яйца крачек бежевые или светло-коричневые с коричневыми пятнами. На фоне типичного для них субстрата они трудноотличимы. Но иногда встречаются и светло-синие яйца равномерной окраски или с чрезвычайно слабым рисунком. По Фишеру (Головкин и др., 1978), окраска скорлупы яиц чаще всего обусловлена присутствием трех специфических яичных пигментов: ооциана, оопорфирина и оохлорина, дающих соответственно синюю, красновато-бурую и желтую окраски. Крап на яичной скорлупе выделяется только за счет одного пигмента — оопорфирина (Дементьев, 1940). Следовательно, считать светло-синюю окраску яиц крачек проявлением альбинизма неправильно, так как из пигментов в них присутствует ооциан. Из-за отсутствия лучшего термина такие яйца здесь и в дальнейшем будем называть не полностью пигментированными яйцами (НПЯ). Светло-синие НПЯ хорошо заметны на фоне субстрата.

Материал и методика

Большинство данных собрано на пяти островках Кыбая (табл. 1). Для сравнения использованы данные 1975—1976 гг., полученные в результате исследования двух соседних островков (Папилайд и Папиряху) Матсалуского государственного заповедника (табл. 2). Все найденные гнезда и яйца индивидуально маркировали. Измерены длина и наибольший диаметр всех яиц. Индекс формы яйца вычисляли по формуле $I=100 B/L$ (I — индекс формы, %; B — наибольший диаметр, см;

L — длина яйца, см), объем яйца — по формуле $V=0,51 LB^2$ (V — объем, мл). Константа 0,51 приблизительно подходит ко всем видам яиц, причем ошибка не превышает 2% (Hoyt, 1979). Гнезда проверяли через каждые 2—4 дня, регистрировали погибшие яйца и причины их гибели. Были зарегистрированы также погибшие в течение первых дней жизни птенцы, которых удалось найти. Гнезда, содержавшие НПЯ, непосредственно перед вылуплением птенцов окружали деревянными барьерами высотой 10—12 см, в которых птенцы задерживались в течение 4—6 дней после вылупления. Через каждые 1—2 дня птенцов взвешивали и измеряли длину их черепа.

Результаты и их обсуждение

Доля НПЯ на отдельных островках и в колониях очень различная (табл. 1 и 2). Так, например, в 1975—1976 гг. на островках Папилайд и Папиряху НПЯ обнаружены только в отдельно расположенной южной части островка Папилайд. В течение двух следующих лет процент НПЯ оставался там неизменным ($\approx 3\%$). На всех островках, вместе взятых, НПЯ составляли 1% всех яиц. В 1981 г. на островках Кыбая НПЯ было гораздо больше (в среднем 6%). При этом на островке Майেলাйд НПЯ было особенно много (14%), в то время как на островке Кингисепп не найдено ни одного.

Успешность вылупления птенцов из яиц полярной крачки и значения разных форм элиминации на отдельных островках отражены в табл. 3 и на рис. 1. Выяснилось, что основная часть яиц утонула во время наводнения. В общей сложности на всех островках утонуло 25% яиц. Из-за больших штормов и чрезвычайно высокого уровня воды доля утонувших гнезд фактически была гораздо больше (на островке Майе-

Таблица 1

Несение НПЯ полярными крачками на островках Кыбая в 1981 г.

Выборка	Наименования островков					
	Майе- лайд	Суур- Кыбая	Кинги- сепп	Валкаре	Лай- мадал	Итого
Всего снесено яиц	109	136	92	162	82	580
Снесено НПЯ	15	7	0	9	5	36
Процент НПЯ	14	5	0	5,5	6	6

Таблица 2

Несение НПЯ полярными крачками на островках Папилайд и Папиряху в 1975—1976 гг.

Годы	Выборка	Наименование островков					Итого
		Папилайд			Реев- тийру	Папи- раху	
		Север- ная часть	Сред- няя часть	Южная часть			
1975	Всего снесено яиц	55	56	154	85	99	449
	Снесено НПЯ	0	0	5	0	0	5
	Процент НПЯ	0	0	3	0	0	1
1976	Всего снесено яиц	45	59	149	39	65	357
	Снесено НПЯ	0	0	4	0	0	4
	Процент НПЯ	0	0	2,7	0	0	1

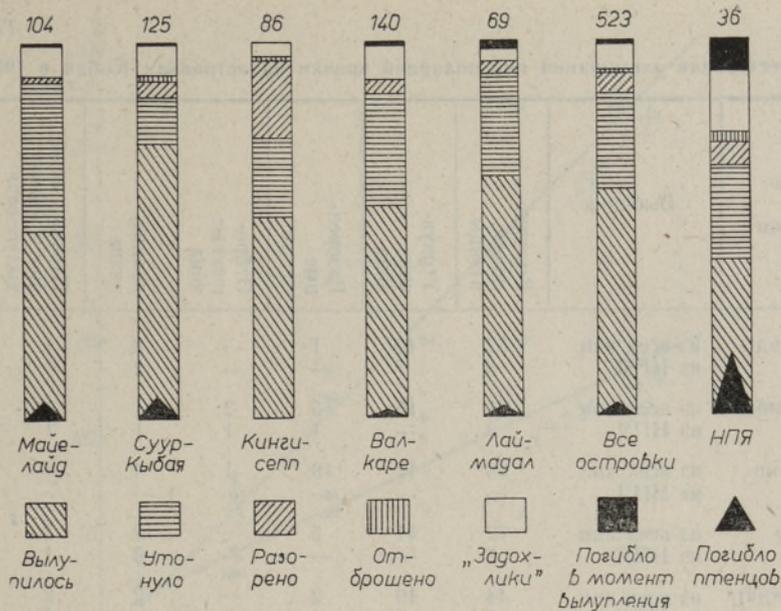


Рис. 1. Успешность вылупления и значение разных форм элиминации яиц полярной крачки на островках Кыбая в 1981 г. Цифры над столбцами обозначают количество яиц.

лайд — почти 100%), однако большая часть птенцов успела до того вылупиться. Следующим по важности фактором элиминации была эмбриональная смертность, т. е. появление «задохликов». На всех островках вместе «задохлики» составили 7% снесенных яиц. Важным фактором элиминации послужило также разорение гнезд крупными птицами (воронами и чайками). В общей сложности на островках было разграблено 6% яиц. Остальные причины (смерть птенцов в момент вылупления, оставление гнезд и т. д.) играли незначительную роль.

Как видно по рис. 1, значение различных факторов элиминации было на отдельных островках разным. Особенно много яиц утонуло на островке Майелайд (40%), т. е. на самом низком и открытом для штормов островке, а меньше всех (12%) — на самом большом и высоком островке Суур-Кыбая. Процент «задохликов» был везде приблизительно одинаковым, только на островке Лаймадал он оказался незначительным (3%). Разорение гнезд на большинстве островков сыграло незначительную роль. Однако чрезвычайно много яиц (21%) было разграблено на островке Кингисепп, где действовала пара серых ворон, чье гнездо было уничтожено ранней весной. Островок Кингисепп изобилует деревьями и кустарниками, в которых воронам удобно прятаться от нападающих чаек и крачек. Такая возможность отсутствует на остальных открытых островках. Разница между отдельными островками в отношении удельного веса разных форм элиминации была проверена при помощи критерия «хи-квадрат» (табл. 4).

Сравнивая элиминацию НПЯ с элиминацией нормальных яиц (рис. 1), можно отметить следующее: 1) утонувшие НПЯ составили столько же процентов, сколько и все остальные яйца (что можно было предположить); 2) в некоторой степени неожиданно, что и процент разграбления НПЯ не отличался от общего процента разграбления; 3) доля «задохликов» и погибших в момент вылупления среди НПЯ значительно больше, чем среди остальных яиц (соответственно 25 и 8%). Характерен, например, факт, что из семи птенцов, погибших в момент

Естественная элиминация яиц полярной крачки на островках Кыбая в 1981 г.

Наименования островков	Выборка	Вылупившиеся птенцы	Утонувшие яйца	Разоренные гнезда	Отброшенные яйца	«Задохлики»	Птенцы, погибшие в момент вылупления	Птенцы, погибшие позже
Майেলাйд	из всех яиц	52	42	1	—	8	1	5
	из НПЯ	6	7	—	—	2	—	4
Суур-Кыбая	из всех яиц	91	15	5	2	11	1	8
	из НПЯ	3	—	1	1	1	1	1
Кингисепп	из всех яиц	46	17	18	1	4	—	—
	из НПЯ	—	—	—	—	—	—	—
Валкаре	из всех яиц	79	41	5	—	12	3	3
	из НПЯ	5	—	—	—	3	1	1
Лаймадал	из всех яиц	44	19	2	—	2	2	2
	из НПЯ	1	2	1	—	—	1	—
Итого	из всех яиц	317	134	31	3	37	7	18
	из НПЯ	15	9	2	1	6	3	6

Таблица 4

Межостровные различия структуры элиминации яиц полярной крачки

Наименования островков	Майেলাйд	Суур-Кыбая	Кингисепп	Валкаре
Суур-Кыбая	$p < 0,001$			
Кингисепп	$p < 0,001$	$p < 0,01$		
Валкаре	не существенно	$p < 0,01$	$p < 0,001$	
Лаймадал	не существенно	$p < 0,05$	$p < 0,05$	не существенно

Примечание. Цифры в таблице обозначают порог достоверности различий.

вылупления, трое были из НПЯ; 4) доля брошенных яиц оказалась настолько незначительной, что делать выводы не имеет смысла. Критерием «хи-квадрат» показано, что структура элиминации НПЯ существенно отличалась от общей структуры элиминации на островках Кыбая ($p < 0,01$).

Из рис. 1 следует также, что смертность в течение первых дней жизни птенцов, вылупившихся из НПЯ, была значительно выше средней их смертности на островках. Однако последний вывод необходимо еще проверить, потому что птенцы, не окруженные барьерами, покинули гнезда раньше, и найти их было труднее, чем птенцов, вылупившихся из НПЯ.

Для сравнения проследим судьбу НПЯ, найденных в 1975—1976 гг. на островке Папилайд. Структура элиминации была в этих колониях, разумеется, иная, чем на Кыбая (например утонувших яиц на Папилайд было гораздо меньше). Из пяти найденных в 1975 г. НПЯ два были брошены, одно разорено, один птенец умер, едва вылупившись, судьба одного яйца осталась неизвестной. Из четырех НПЯ, найденных в 1976 г., одно было неоплодотворено (т. н. болтун), одно разграблено, а из двух вылупились птенцы.

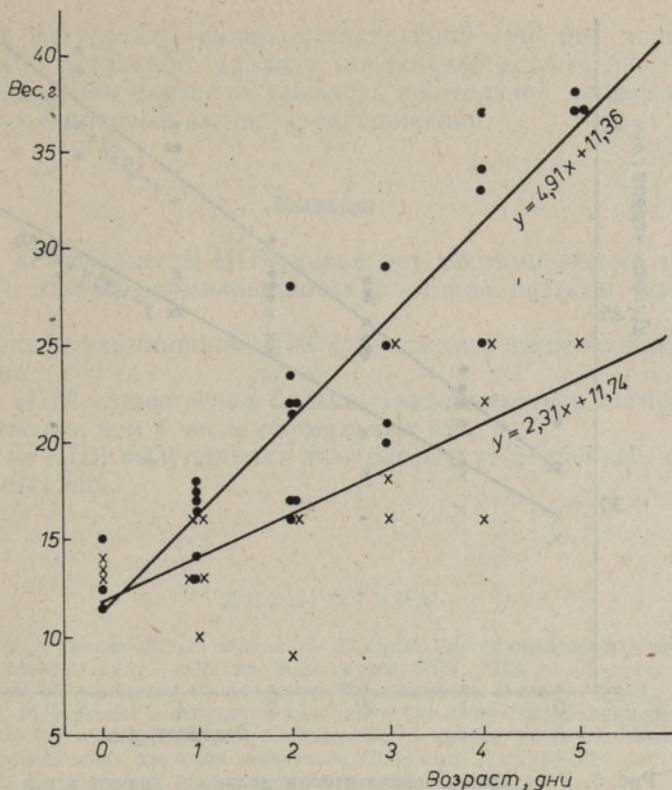


Рис. 2. Увеличение веса птенцов полярной крачки в первые дни жизни. Кружками обозначены птенцы, вылупившиеся из нормальных яиц, крестиками — птенцы, вылупившиеся из НПЯ.

В 1981 г. НПЯ были существенно длиннее и продолговатее, чем нормальные яйца (табл. 5). Рис. 2 и 3 отражают разницу в росте птенцов, вылупившихся из НПЯ и из нормальных яиц тех же самых кладок. Видно, что вес и длина черепа птенцов из НПЯ увеличиваются гораздо медленнее, чем у остальных птенцов. Разница весьма достоверна ($p < 0,001$ по критерию «хи-квадрат»). Такие разные темпы роста объясняются тем, что во всех случаях, кроме одного, птенцы из НПЯ вылупились последними. Однако последние птенцы выводков не могут

Таблица 5

Размеры и форма яиц полярной крачки

Параметры	Все яйца				НПЯ				p
	n	M	m	с. в.	n	M	m	с. в.	
Длина (мм)	579	40,98	0,07	4,2	35	42,03	0,29	4,1	0,001
Диаметр (мм)	579	29,65	0,04	3,2	35	29,39	0,13	2,6	несущ.
Индекс формы (%)	579	72,48	0,14	4,6	35	70,16	0,53	4,5	0,001
Объем (мл)	579	17,90	0,06	8,1	35	17,98	0,21	6,9	несущ.

Примечание. n — число измерений; M — среднее арифметическое; m — ошибка репрезентативности; с. в. — коэф. вариации (%); p — показатель степени различия.

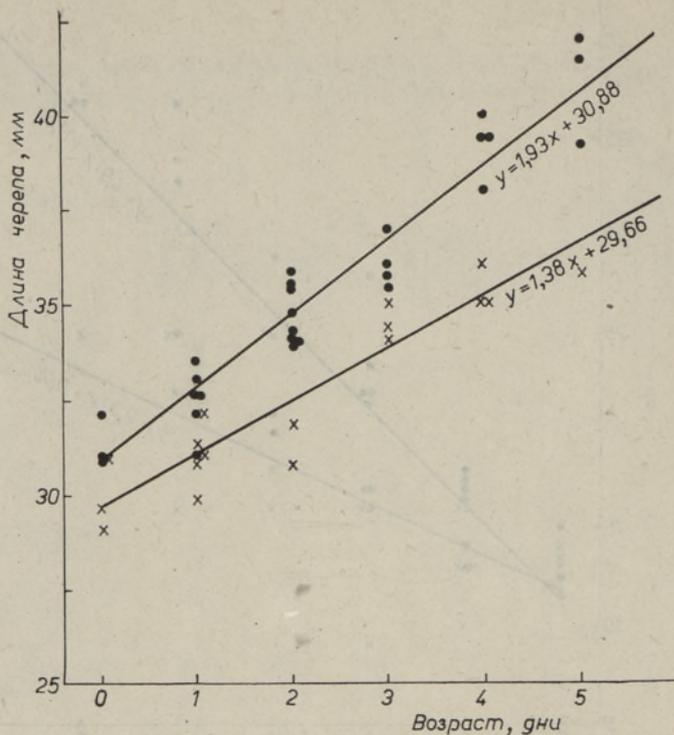


Рис. 3. Рост длины черепа птенца полярной крачки в первые дни жизни. Условные обозначения см. на рис. 2.

конкурировать со старшими в добывании пищи и их рост заторможен, как это ранее показано на примере речной (Langham, 1972; LeCroy, LeCroy, 1974; Mänd, 1980) и полярной крачек (Lemmetynen, 1970).

Итак, естественная элиминация НПЯ значительно сильнее, чем элиминация нормальных яиц. Выяснилось, что такая повышенная элиминация продолжается и в постэмбриональной стадии: птенцы из НПЯ растут медленнее и, вероятно, погибают чаще, чем птенцы из нормальных яиц. Однако, по нашим данным, эту повышенную элиминацию НПЯ нельзя объяснить хищничеством. Частота разграбления НПЯ не отличалась от частоты разграбления других яиц. Зато повышенным оказался процент «задохликов» и погибших в момент вылупления птенцов. Приведенные результаты указывают на то, что откладывание НПЯ связано, очевидно, с таким физиологическим состоянием самки, которое не только затормаживает отложение пигмента, но и снижает биологическую ценность яйца.

Однако наши данные не отрицают полностью значения хищничества как фактора повышенной элиминации НПЯ. Внимание привлекает тот факт, что на островке Кингисепп, где уровень хищничества был чрезвычайно высоким, не нашлось ни одного НПЯ. Можно предположить, что большинство НПЯ крадут сразу же после того, как птица снеслась, когда связь родителей с гнездом еще слабая. Зато те НПЯ, которые остаются, родители позже защищают удачно.

Кроме того, наши результаты свидетельствуют о том, что склонность откладывать НПЯ может оказаться наследственной и быть местами более распространенной. Такое явление может быть вполне объяснено сильным гнездовым консерватизмом крачек (Austin, 1949; Onno, 1965; Mänd, 1982).

Наконец, результаты наших исследований еще раз подтверждают необходимость детального анализа механизмов естественного отбора в каждом конкретном случае и важности тщательной проверки каждого из очевидных на первый взгляд предположений.

Выводы

1. Частота встречаемости НПЯ варьирует местами весьма широко.
2. Значение разных элиминационных факторов местами также варьирует.
3. Естественная элиминация НПЯ существенно выше элиминации нормальных яиц.
4. В числе НПЯ существенно больше «задохликов» и погибших в момент вылупления, чем в числе нормальных яиц.
5. Птенцы из НПЯ вылупляются позже и растут медленнее, чем птенцы из нормальных яиц.

ЛИТЕРАТУРА

- Головкин А. Н., Гуревич В. И., Флинт В. Е. Опыт биогеохимического изучения скорлупы птичьих яиц. — Сб. тр. Зоол. музея МГУ, 1978, т. 17, с. 141—163.
- Дементьев Г. П. Руководство по зоологии. Позвоночные. Птицы, М.—Л., 1940, 6.
- Хохлова Н. А. Материалы о структуре колонии и биологии гнездования речной (*Sterna hirundo* L.) и малой (*Sterna albifrons* Pall.) крачек. — В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных, 1974, вып. 2, с. 24—30.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. М., 1976.
- Austin, O.-L. Site tenacity, a behaviour trait of the common tern. — Bird-Band., 1949, 20, 1—39.
- Hoyt, D. F. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. — Auk, 1979, 96, 73—77.
- Langham, N. P. L. Chick survival in terns (*Sterna* spp.) with special reference to the common tern. — J. Anim. Ecol., 1972, 41, 385—395.
- LeCroy, M., LeCroy, S. Growth and fledging in the common tern (*Sterna hirundo*). — Bird-Band., 1974, 45, 326—340.
- Lemmetynen, R. Growth and mortality in the chicks of Arctic terns in the Kongsfjord area, Spitsbergen in 1970. — Orn. Fennica, 1970, 49, 45—53.
- Mänd, R. Jõgitiiru poegade kasvu seos koorumisjärjekorraga. — Rmt.: Loodusvaatlusi 1978, 1. Tallinn, 1980, 38—44.
- Mänd, R. Võrdlevaid andmeid jõgi- ja randtiiru pesitsuskonservatismist Matsalu Riikliku Looduskaitsealal. — Rmt.: Eesti NSV riiklike looduskaitsealade teaduslikud tööd. III. Tallinn, 1982, 96—108.
- Onno, S. Attachment to the nest (Ortstreue) in the common gull, common tern and Arctic tern. — In: Communications of the Baltic Commission for the Study of Bird Migration. Tartu, 1965, N 3, 140—162.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
24/II 1983

Raivo MÄND

RANDTIIRU NORMAALSETE JA PUUDULIKULT PIGMENTEERUNUD MUNADE LOODUSLIK ELIMINATSIOON

Avaspesitsejate lindude munadel on evolutsioonis välja kujunenud varjevärvus. Munakoore värvuse määrab tavaliselt kolme spetsiifilise pigmendi — ootsüaani, ooporfüriini ja ookloriini koostoine. Randtiiru normaalsed munad (NM) on beežid kuni helepruunid pruunide täppidega, mistõttu jäävad substraadil peaaegu märkamatuks. Mõnikord leitakse aga ühevärvilisi helesiniseid mune (PPM), milles pigmentidest esineb vaid ootsüaan. Käesoleva tööga seoses uuriti randtiiru PPM-ide levikut ja looduslikku eliminatsiooni.

Leiti, et PPM-ide esinemissagedus varieerub kohati laiades piirides, nende eliminatsioon osutus oluliselt tugevamaks NM-ide eliminatsioonist. Seejuures oli erinevate eliminatsioonifaktorite suhteline osatähtsus NM-ide ja PPM-ide eliminatsioonis erinev. PPM-ide seas esines oluliselt rohkem hukkunud lootege mune kui NM-ide seas. PPM-idest koorunud pojad hukkusid koorumismomendil sagedamini ja kasvasid aeglasemalt kui NM-idest koorunud pojad. Seevastu PPM-ide rüüstamine ei osutunud suuremaks NM-ide rüüstamisest. Need tulemused näitavad, et PPM-ide munemine on seotud emalinnu niisuguse füsioloogilise seisundiga, mis mitte üksnes ei pärsi pigmendi normaalselt ladestumist koorde, vaid ühtlasi põhjustab bioloogiliselt väheväärtuslikke mune.

Raivo MAND

NATURAL ELIMINATION OF NORMAL AND INCOMPLETELY PIGMENTIZED EGGS IN ARCTIC TERN

In the eggs of the open-nesting birds the protective coloration has been formed during the evolutionary process. The colouring of the egg shell is mostly determined by three specific pigments: oocyan, ooporphyryne, and oochlorine. The normal eggs (NE) of the Arctic terns are beige or brownish, with brown spots, and remain almost invisible against the background of the substrate. Sometimes unicoloured light blue eggs (IPE) are found. In the shells of those eggs apparently only oocyan occurs. The distribution and natural elimination of IPE was studied on the islets of Moonsund, the Estonian SSR. It was found that the frequency of IPE varies largely in places. The elimination of IPE was significantly higher than the elimination of NE. At that the relative importance of the single factors of elimination in case of NE and IPE was different. The embryonal mortality of IPE was significantly higher than that of NE. The survival and growth rate of the chicks hatched from IPE were lower than those hatched from NE. However, the predation of IPE was not higher than that of NE. The results of our studies show that the laying of IPE is connected with such a physiological condition of the female which not only brakes the normal deposition of shell pigment, but also causes the laying of eggs of biologically low quality.