



Непревзойденно!
Наука
без претенциозных
технологий.

Дэвид Аттенборо

САМАЯ СОВЕРШЕННАЯ ВЕЩЬ НА СВЕТЕ

Внутри и снаружи птичьего яйца

Тим Беркхед

Шорт-лист Royal Society Insight
Investment Science Book Prize

Книга года, по версии Daily Mail

Одна из лучших
книг года о птицах,
по версии Forbes

Победитель
Zoological
Record Award
for Communicating
Zoology



Новый натуралист

Тим Беркхед

Самая совершенная вещь на свете

«Азбука-Аттикус»

2017

УДК 598.2+637.4
ББК 28.693.35

Беркхед Т.

Самая совершенная вещь на свете / Т. Беркхед — «Азбука-Аттикус», 2017 — (Новый натуралист)

ISBN 978-5-389-16532-8

Птичьи яйца – важная составляющая нашей культуры, символ плодovitости, неотъемлемый атрибут религиозных верований и мифологических представлений. Издревле за яйцами охотились коллекционеры и зачастую рисковали жизнью, взбираясь по скалистым склонам в поисках уникальных экземпляров. Казалось бы, яйцо устроено очень просто – но эта простота лишь кажущаяся. Один из ведущих орнитологов современности, известный британский популяризатор науки, обладатель множества наград за исследования в области поведенческой экологии и орнитологии, Тим Беркхед делится своими уникальными знаниями и раскрывает множество тайн этого настоящего чуда природы. «Я провел лучшие годы своей жизни – полных четыре десятилетия, – изучая самых разнообразных птиц и их яйца, и моя цель – пригласить вас в совершенно невиданное путешествие. Это странствие в тайный мир птичьего яйца; это территория, куда прежде заходили лишь немногие, и ни один не двигался тем маршрутом, который запланировал я. Мы будем путешествовать с поверхности яйца к его генетическому центру и по пути станем свидетелями трех крупных событий в ходе воспроизводства потомства у птиц. Мы увидим яйцо птицы тем, что оно представляет собой на самом деле – независимой и самодостаточной системой развития эмбриона».

(Тим Беркхед)

УДК 598.2+637.4
ББК 28.693.35

ISBN 978-5-389-16532-8

© Беркхед Т., 2017
© Азбука-Аттикус, 2017

Содержание

Пролог	8
1	13
2	25
3	42
4	58
5	69
6	84
7	99
8	119
Эпилог. Наследие Лаптона	134
Благодарности	144
Библиография	146
Глоссарий	158
Список видов птиц	161
Вкладка	165
Комментарии	

Тим Беркхед

Самая совершенная вещь на свете.

Внутри и снаружи птичьего яйца

© Tim Birkhead, 2017

© Волков П.И., перевод на русский язык, 2018

© Издание на русском языке, оформление. ООО «Издательская Группа «Азбука-Аттикус», 2019 КоЛибри®

* * *

Считайте эту книгу вашим путеводителем в путешествии, не похожем ни на какое другое.

Тим Беркхед

Гениально! Это так здорово, когда начинаешь читать о предмете, которым никогда не интересовался, и через несколько страниц понимаешь, что нет для тебя ничего увлекательнее. Книга Беркхеда о птичьих яйцах произвела на меня именно такое впечатление.

Билл Брайсон, автор бестселлера «Краткая история почти всего на свете»

Необычное исследование, раскрывающее множество захватывающих фактов и проиллюстрированное прекрасной подборкой фотографий, демонстрирующих необычайное разнообразие форм, размеров и расцветок яиц. Впечатляющий вклад в понимание окружающего мира и его необычайных природных чудес.

Стивен Мосс, орнитолог

Грандиозное путешествие от внешней оболочки яйца к его генетическому ядру, полное удивительных открытий и сфокусированное на двух основных вопросах: «как?» и «почему?».

The Independent

Взгляд автора в самую суть вопроса работает так же, как микроскоп ученого, извлекая на свет скрытые детали и заставляя нас по-новому взглянуть на знакомые вещи. Прочитайте эту книгу, и вы больше не сможете без трепета взирать на приготовленную вами яичницу, зная о сложности и хитроумном устройстве птичьего яйца.

The Observer

Точно и остроумно... Эта книга убеждает в том, что птичьи яйца великолепны, а может, и правда представляют собой самое совершенное чудо на Земле.

Nature

Предельно ясное и увлекательное описание птичьих яиц, включая происходящие внутри их процессы.

Highland News Group

Потрясающая книга. Глубокое знание автором предмета исследования гарантирует убедительность высказываемых гипотез.

The Wall Street Journal

Изумительное сочетание научности и остроумной манеры изложения.

BBC Wildlife

Весьма поучительно. Книга захватывает с первых строк и вызывает волнующее чувство осознания, что осталось еще немало обширных участков, не нанесенных на карту наших знаний и ожидающих, когда их откроют.

The Sunday Times

Превосходно! После прочтения этой книги становится очевидно, что невозможно знать слишком много и что наука на самом деле не может существовать в отрыве от глубоких чувств.

The Observer

Совершенно восхитительно! Любопытство автора заразительно, а его глубокое уважение к самому, казалось бы, обычному из творений природы поражает.

Booklist

Незабываемое погружение в мир орнитологии. Не нужно быть фанатом птиц, чтобы получить удовольствие от этой книги. Она, бесспорно, станет лучшим подарком для каждого, кто их любит.

The Kirkus Reviews

Блестящий анализ огромного объема материала. Не оставит равнодушным никого, даже тех, кто никогда не задумывался о значении яиц кайр.

Publishers Weekly

Одна из тех книг, которые ни в коем случае нельзя упускать из виду. Откройте ее и насладитесь богатым содержанием.

Natural History

Моей матери и Эрику Грину

Пролог

Эта книга высиживалась очень долго, но вызвало ее к жизни случайное событие. Однажды вечером в 2012 г. я смотрел по телевизору передачу о живой природе. Известный телеведущий оказался в музее рядом с витриной с экспонатами птичьих яиц. Открыв один из ящичков, он вынул оттуда яйцо. Я помню, что оно было белым, и он держал его перед камерой, чтобы продемонстрировать размер и необычную, заостренную на конце форму. Он объявил, что это яйцо кайры и причина его необычной формы состоит в том, что оно вращается вокруг своей оси и не скатывается с узких скальных карнизов, на которых гнездятся кайры. Чтобы продемонстрировать это, он положил яйцо на поверхность витрины и толкнул его; и действительно, яйцо развернулось на месте, словно положенная набок юла.

Я не мог поверить своим глазам. Но не потому, что это было удивительно, а потому, что я был ошеломлен тем, что столь уважаемый за свои знания о живой природе человек мог допустить такую ошибку. История о вертящемся-на-одном-месте яйце кайры была опровергнута больше века назад, а здесь ей давали новую жизнь в присутствии миллионной аудитории.

Вы можете раскрутить яйцо кайры вокруг продольной оси, особенно если, как сделал телеведущий, воспользуетесь выдутым (пустым) яйцом из музея. Но настоящее яйцо, содержащее либо желток и белок, либо развивающийся зародыш, ведет себя совсем иначе.

Когда я написал телеведущему, что рассказанное им неверно, его первый ответ был предсказуемо сердитым. Я предложил показать ему научные статьи по этой теме, чтобы он смог прочитать о соответствующих исследованиях. Я уже был готов отослать их по почте, когда внезапно почувствовал неуверенность в своей правоте. Я поучал телезвезду, как себя вести, когда мог ошибиться сам. И я решил перечитать статьи заново.

Я непрерывно изучал кайр еще с начала 1970-х гг. – в Англии, Уэльсе, Шотландии, Ньюфаундленде, Лабрадоре и Канадском Заполярье. Я жил и дышал кайрами целых сорок лет и не пропускал ни одной посвященной им публикации. Я пересмотрел статьи, касающиеся формы яйца кайры, за предыдущие двадцать лет, и именно поэтому внезапно усомнился в возможностях своей памяти и решил возвратиться к ним. Опубликованные данные и выводы из них показались теперь мне не столь ясными, гораздо более туманными, чем казалось ранее. Еще меня озадачило то, что многие из этих научных статей о форме яйца у кайры были написаны на немецком языке. У некоторых из них была аннотация на английском, но, как знает любой ученый, обзор или резюме, хоть и призваны дать точное краткое содержание статьи, зачастую оказывается витриной, где автор вольно или невольно создает видимость того, что его результаты выглядят убедительнее, чем есть на самом деле.

Первая статья, источник прописных истин, утверждала, что остроконечная форма яйца кайры позволяет ему не вертеться словно юла, а катиться по дуге, и это было то самое качение-по-дуге, которое, как считается, спасает его от падения.

По мере того как я читал резюме статьи и разглядывал графики и таблицы (используя словарь немецкого языка, когда переводил подписи к ним), возникало ощущение, что здесь что-то не то. Картина не становилась достаточно ясной. Я нашел на своей кафедре студента, говорящего по-немецки, и заплатил ему (довольно много) за дословный перевод статьи. Выводы из исследования выглядели далеко не очевидными, и, как мы увидим далее, даже причины и следствия качения-по-дуге казались не особо убедительными.

Я решил основательно проработать тему еще раз. Хотя она была не нова, повторное погружение в мир яиц кайры напоминало мне исследование нового мира, с тропинками, ведущими в разных новых направлениях. И оно со временем превратилось в захватывающее путешествие. С одной стороны, все это кажется тривиальным – кого волнует, почему кайры откладывают остроконечные яйца? Но с другой – эти изыскания были увлекательными, поскольку

стремились к поиску неизведанного, чем и должна быть наука. И я говорю об этом с должной скромностью. Многие в науке подверглись искажениям из-за правил, установившихся в ней в последнее время, согласно которым поощряется проведение краткосрочных исследований, движимых финансовыми соображениями. Их результаты зачастую оказываются значительно преувеличенными, а иногда прямо фальсифицированными. Мой же проект по исследованию яиц нес в себе дух приключений, и, по моему мнению, наука должна быть именно этим: приключением, о котором изначально неизвестно, куда оно выведет.

Первым делом я обнаружил, что яйцо кайры – и, если я не делаю оговорки, имеется в виду тонкоклювая кайра¹ – было самым популярным и востребованным в ранних орнитологических коллекциях. В прошлом, когда широко практиковали коллекционирование яиц, ваша коллекция, если в ней не было несколько яиц кайры, считалась бы неполной. Почему? Потому что яйца кайры завораживающе красивы – они крупные, яркие, бесконечно изменчивые по цвету и рисунку и, как мы увидели по телевизору, обладают очень необычной формой.

Мое исследование кайр началось в 1972 г. на острове Скомер близ западной оконечности Южного Уэльса, и с тех пор я ежегодно возвращался туда. Окруженный 200-футовыми базальтовыми утесами, Скомер представляет собой одну из важнейших в Британии колоний морских птиц. В наши дни он пользуется полной защитой, но в прошлом, как и почти все прочие британские колонии морских птиц, утесы Скомера были местом массового сбора птичьих яиц.

В мае 1896 г. Роберт Дрейн, основатель Общества натуралистов Кардиффа, сопровождал Джошуа Джеймса Нила, его жену и десятерых детей в поездке на Скомер. Об этой экскурсии есть два сообщения: Нила, вполне стандартное, и Дрейна – несколько сюрреалистическое. Дрейн озаглавил свое «Паломничество на Голгофу» (A Pilgrimage to Golgotha), но не раскрыл, где или чем была эта Голгофа, «чтобы избежать того, что увиденное нами принесет вред природе, придав того или иного рода известность местам, где были сделаны нижеследующие заметки». Голгофа – намек на библейскую Голгофу, но буквально означает «место черепов», потому что тогда, как и сейчас, Скомер был усеян черепами морских птиц, главным образом обыкновенных буревестников, убитых хищными морскими чайками. Хотя количество черепов и трупов казалось (и по-прежнему кажется) невероятным, столь же велика размножающаяся популяция буревестников, ведущих ночной образ жизни², оцениваемая сегодня в более чем 200 000 пар.

Во время их визита двое сыновей Нила лазили по утесам, собирая яйца кайр и гагарок для Дрейна. И не без риска. Нил лаконично описывает, как в одном из мест, когда его старший мальчик поднимался по скале к группе кайр, камень, за который он держался, откололся и остался у него в руке, и он опрокинулся навзничь, стукнулся об утес и, кувыкаясь, свалился в море. Неясно, насколько далеко он упал, но, к счастью, удар был не таким сильным, чтобы он лишился сознания, так что юнец смог поплыть к скалам. Брат был рядом и сумел втащить его в лодку. За день или около того мальчик оправился после падения, и, как прокомментировал его отец, «это излечило его от скалолазания»...

Нил не говорит о том, где случилось это происшествие, но есть не так уж много мест, где можно шагнуть из маленькой лодочки и полезть вверх по утесам Скомера. По моему предположению, это было, скорее всего, на восточной оконечности острова, в месте, известном как

¹ В роде *Uria* есть два вида кайр: тонкоклювая кайра *Uria aalge*, которая размножается на побережье Великобритании, и толстоклювая *U. lomvia*, гнездящаяся далее к северу. Оба вида гнездятся также в Атлантике и в Тихом океане. В Северной Америке эти два вида называют соответственно *common murre* (рифма со словом *fur* – мех) и *thick-billed murre*. Существуют другие, менее родственные виды, среди которых обыкновенный чистик [относится к роду *Cepphus*; его английское название буквально означает «черная кайра». – Прим. перев.], достаточно сильно отличающийся по биологии размножения. Научные названия птиц, упомянутые в тексте, даны в Списке видов птиц в конце книги. – Прим. автора.

² Этот вид переходит к ночному образу жизни только в период гнездования. – Здесь и далее, если не указано иное, прим. перев.

бухта Шэг Хоул (Бакланья Дыра), где по-прежнему живет множество кайр, тогда как бакланы, которые когда-то там гнездились, уже исчезли.

Перед тем несчастным случаем сыновья Нила собрали значительное количество яиц, которые в дальнейшем были выдуты и добавлены ко многим сотням яиц в Музее естествознания Кардиффа, которые собирали «друзья, ежегодно посещавшие побережья Южного Уэльса». Дрейн воспел красоту и разнообразие этих яиц в статье, опубликованной в «Трудах Общества натуралистов Кардиффа» (*Transactions of the Cardiff Naturalists' Society*). Он отобрал тридцать шесть яиц кайры и двадцать восемь гагарки, найденных на утесах Скомера, и скомпоновал литографии по четыре на странице, чтобы иллюстрировать необычайное разнообразие цветов, узоров, форм и размеров так, как не было сделано ни в одной другой публикации ни до, ни после этого. Изображения превосходны, но сопроводительный текст Дрейна, описывающий посещение Скомера и яйца, просто отвратителен^[1].

Конечно же Дрейн был не первым, кто собирал яйца кайр на Скомере. Есть фотография, датируемая концом 1800-х гг., на которой запечатлены дочери местного жителя Палмера Дэйвиса и их подруга – всем им около двадцати лет, – когда они выдувают яйца кайр для себя или чтобы отдать их на сувениры^[2].

Все, что в итоге оказывается в частной или музейной коллекции, – это скорлупки яиц, безжизненная, внешняя оболочка птичьего яйца. Само содержимое яйца, которое знаменовало собой создание новой жизни, было либо съедено, либо выброшено. У многих из нас в уме существуют два контрастирующих образа птичьих яиц. Первый – красивые, зачастую затейливо окрашенные скорлупки множества видов птиц, изображенные в книгах или лежащие в музейных витринах. Второй – яйцо вездесущей курицы: либо целое в пластиковой коробке, либо в виде желтого желтка, окруженного прозрачным «белком» на тарелке.

Но птичьи яйца – нечто гораздо большее, чем вмещает в себя любой из этих образов. Я провел лучшие годы своей жизни – полных четыре десятилетия, – изучая самых разнообразных птиц и их яйца, и моя цель – пригласить вас в совершенно невиданное путешествие. Это странствие в тайный мир птичьего яйца; это – территория, куда прежде заходили лишь немногие, и ни один не двигался тем маршрутом, который запланировал я. Мы будем путешествовать с поверхности яйца к его генетическому центру и по пути станем свидетелями трех крупных событий в ходе воспроизводства потомства у птиц. Мы увидим яйцо птицы тем, что оно есть на самом деле, – независимой и самодостаточной системой развития эмбриона.

Рассмотрев ни с чем не сравнимую внешнюю привлекательность яйца (глава 1), мы затем проанализируем самую заметную его часть – скорлупу и познакомимся с тем, как она формируется в организме самки (глава 2), как приобретает свою замечательную форму (глава 3), свои зачастую великолепные краски (глава 4), и узнаем, какую роль эти пигменты и узоры играют в жизни птицы. Одновременно мы зададимся вопросом о том, как и почему они возникли в ходе эволюции (глава 5). После этого, переместившись внутрь скорлупы, мы встретим там яичный белок, или альбумин, который, пока находится в своем натуральном, клейком, состоянии, редко заставляет нас сильно задумываться, но на самом деле оказывается гораздо более сложной субстанцией, критически важной для защиты эмбриона в процессе его развития (глава 6). Продолжив движение вглубь, мы достигнем желтка (глава 7). Это та самая яйцеклетка, эквивалентная человеческой, с той разницей, что у птиц она огромна, поскольку содержит большой объем питательных веществ для растущего эмбриона, то, что мы называем желтком. Генетический материал, полученный от самки, лежит крошечным бледным пятнышком на его поверхности, и, если случай предоставит этому зачатку возможность встретиться с генетическим материалом самца, представленного одним сперматозоидом (или несколькими), в итоге из этого содружества первичных клеток разовьется эмбрион. Наш маршрут извне вовнутрь яйца не будет прямолинейным, так что нам придется иногда заезжать на смотровые площадки, которые позволяют взглянуть со стороны туда, где мы уже были и куда

движемся. Рассказывая о желтке, например, я сделаю паузу, чтобы объяснить, как именно он образуется в яичнике птицы. Кульминационным моментом начального этапа всего процесса, как нетрудно догадаться, является оплодотворение – момент, когда объединяется генетический материал самки и самца. Но фактически оплодотворение представляет собой первое из трех основных событий в жизни яйца. Два других – его откладка и вылупление птенца, которое происходит от десяти до восьмидесяти дней спустя, в зависимости от того, к какому виду птиц принадлежит самка (глава 8).

Считайте эту книгу вашим путеводителем в путешествии, не похожем ни на какое другое. Как и во многих путеводителях, в моем есть дорожная карта – в данном случае показывающая план строения репродуктивного тракта самки птицы (см. рис. 2 на стр. 45). Он достаточно прямой – по сути, это автострада с въездом и выездом, несколькими отличающимися друг от друга участками, но совершенно без съездов в сторону. Мой путеводитель включает в себя три ключевых изображения некоторых особенностей строения яйца: два из них показывают, каким образом упорядочено его содержимое (см. рис. 3 и 8 на стр. 46 и 166), а третье (см. рис. 4 на стр. 67) иллюстрирует устройство яичной скорлупы. В книге есть и другие изображения, но эти три – самые важные.

Существует очень много литературы о птичьих яйцах, главным образом потому что миллионы фунтов стерлингов вложены в промышленное птицеводство ради производства безупречных яиц. Безупречных для рынка – но не обязательно для цыплят. Практически все, что мы знаем о птичьих яйцах, берет начало в исследованиях, впервые проведенных специалистами по биологии домашней птицы. И они проделали очень большую работу. Это трудоемкая наука, мотивированная, как минимум частично, коммерческим успехом, и исследования здесь зачастую ведутся с таким размахом, о котором другие биологи могут лишь мечтать. Но прежде чем мы отправимся в путь и увидим, что в итоге удалось узнать ученым, важно, чтобы вы имели в виду, что у меня, как и у научного сообщества в целом, нет ответов на все вопросы. Большая часть из выполненных исследований проводилась на единственном виде, и поэтому есть еще много того, чего мы не знаем. В текущей экономической ситуации среди исследователей существует тенденция оправдывать свое существование, придавая большее значение результатам своей работы, чем они того заслуживают, и преувеличивая собственные знания. Для меня же осознание того, что мы очень многого не знаем, чрезвычайно важно: именно это обстоятельство делает научное исследование захватывающим, – и я не стесняюсь открыто говорить о пробелах в наших знаниях. Я поступаю так в надежде на то, что это поощрит других исследователей заняться какими-то вопросами, на которые пока нет ответа.

Здесь я попытался свести воедино все те вопросы о яйцах, которые, я думаю, интересны с биологической точки зрения. Я попытался дать представление о том, как и когда были сделаны ключевые открытия. Куриные яйца были обычным продуктом питания в истории человечества, но люди едва ли задумываются о том, как они устроены или какова биологическая роль их отдельных компонентов. А из-за того, что яйца, которые мы покупаем в супермаркете, неоплодотворенные и не инкубировались, мы видим лишь малую часть того биологического чуда, которым являются яйца. Близкое знакомство с яйцами одного вида заслонило от нас необычайное разнообразие размеров, форм и строения яиц 10 000 других видов птиц, которые существуют в мире в настоящее время. Короче говоря, моя цель состоит в том, чтобы рассказать вам, что мы знаем, и вновь наполнить удивлением это вроде бы будничное чудо природы.

В 1862 г. американский борец за права женщин Томас Вентворт Хиггинсон написал: «Если бы от меня потребовали под страхом смерти назвать наиболее совершенную вещь во Вселенной, я назвал бы птичье яйцо»^{3[3]}.

³ Перевод Е. В. Соколовой. Цит. по: Романов А. Л., Романова А. И. Птичье яйцо. М.: Пищепромиздат, 1959.

И яйца *действительно* совершенны во многих отношениях. Им приходится быть такими, потому что птицы откладывают и высиживают их в почти невероятном разнообразии условий разных мест обитания и ситуаций – от полюсов до тропиков; в средах влажных, сухих, стерильных и переполненных микроорганизмами; в гнездах и без них; обогревая теплом собственного тела или не пользуясь им. Форма, цвет и размер яиц, а также состав их желтка и белка – все это составляет самый необычайный набор приспособлений для выживания. А тот факт, что птичьи яйца дали биологам первую догадку в отношении того, как сами люди воспроизводят потомство, делает историю их изучения еще более весомой.

Мы начнем наш путь не на острове Скомер, а на восточном побережье Англии, на Бемптонских утесах мыса Фламборо.

1

«Ск'лолазы» и коллекционеры

Без знаний о птицах философия естествознания была бы неполной.

Эдвард Тонселл, «Птицы небесныя, или История птиц» (The Fowls of Heauen or History of Birds; 1625)

Огромные отвесные известняковые утесы сияют ослепительной белизной в ярком солнечном свете. Следуя вдоль острого края земли на восток, вы можете увидеть мыс Фламборо; севернее лежит курортный городок Файли, а вне поля зрения на юге – Бридлингтон, еще один курорт. Но если смотреть на них с вершин Бемптонских утесов, то можно представить себе, что эти населенные пункты могли бы находиться и в сотнях миль отсюда, потому что вас отделяет от них дикая местность – располагающая к себе в ярких лучах солнца, но ужасная в дождливый и ветреный день. Однако этим ранним летним утром греют лучи солнца; всюду распевают жаворонки и проснянки, а вершины утесов горят от красной смолки. Тропинка вдоль верхнего края утеса тянется блуждающей линией, которая отмечает прерывистую границу возделываемых земель, и с каждого мыса, выступающего в море снизу, доносятся какофония звуков и причудливая смесь запахов. Над кобальтово-синим морем в неисчислимом количестве кружатся и парят птицы, но их еще больше в стаях, покачивающихся на воде.

Если взглянуть с края обрыва, то вы увидите, что крутые утесы облеплены тысячами и тысячами птиц. Самые заметные среди них – шеренги кайр, которые сидят, тесно прижавшись друг к другу. Все вместе они издали кажутся почти черными, но каждая в отдельности, если освещена солнцем, похожа на маленького пингвина, высотой сантиметров в тридцать, коричневая, цвета молочного шоколада сверху и белая снизу. Их густые бархатистые перья на голове и темные глаза наводят на мысль, что это существа кроткие, и большую часть времени они действительно ведут себя кротко, но если их раздражить, они могут весьма эффективно пустить в ход свой длинный острый клюв. Ниже поселения и над ними – белоснежные моевки, выкрикивающие свое «китти-уэйк»⁴ и визжащие из своих гнезд, свитых из травы и покрытых коркой экскрементов. Менее многочисленны гагарки, гнездящиеся в щелях между камнями. Они известны в этих краях как «лудильщики», названные так за свое словно закопченное на спине оперение. Есть здесь и «морские попугаи», или тупики, уже редко встречающиеся, с редкими красными клювами и лапами. Они, как и гагарки, скрытно гнездятся среди разломов в известняке. Звуковая гамма в этом скоплении птиц – это писклявое сопрано моевок, перекрывающее хор рычащих тенором кайр, в смеси с редким высоким гудением немногочисленных тупиков. А запах... ну, мне нравится он и вызываемые им ассоциации, но – здесь я рискую смешать в кучу свои метафоры – это сугубо приобретенная привычка.

Стоит июнь 1935 г. В том участке утеса, известном как Стэпл Нак⁵, перед нами захватывающее дух зрелище – человек, повисший над морем на веревке длиной около 100 метров. Опасно раскачиваясь возле отвесной стены известняка, он плавно возвращается к ней и вцепляется в ее выступ словно краб. С безопасного места на вершине утеса смотрит на него в полевой бинокль другой человек. Это Джордж Лаптон, богатый адвокат. В свои пятьдесят с небольшим он – мужчина ростом выше среднего, с небольшими усиками, глубоко посаженными глазами и выдающимся носом; воротник и галстук, твидовый жакет и манера держаться – все это говорит о его богатстве. Лаптон наблюдает, как человек на веревке заставляет кайр

⁴ Отсюда английское название этой птицы *kittiwake*.

⁵ В буквальном переводе – «колонна и угол». – *Прим. автора.*

взлетать, паникуя и оставляя на произвол судьбы драгоценные для них яйца; некоторые при этом скатываются вниз и разбиваются о камни внизу. Многие из тех, что удержались на карнизе, ориентированы своим заостренным концом к морю. Человек на веревке берет их одно за другим и складывает в холщовую сумку на длинном ремне, которая уже почти доверху набита его добычей. Он отталкивается ногами от выступа, где нет яиц, чтобы качнуться назад и вернуться уже в другое место, чуть дальше в сторону, и продолжить там грабеж колонии кайр. Забыв о безопасности скалолаза, Лаптон почти не помнит себя от переживаний за судьбу содержимого этого холщового мешка. На вершине утеса сидят в ряд еще трое мужчин с веревкой, надежно закрепленной вокруг их спин. Они готовы по первому сигналу тянуть ее в предвкушении того, как скалолаз покажется из-за края утеса – целый и невредимый.

Джордж Лаптон прибыл сюда поездом из своего дома в Ланкашире. Он здесь уже больше месяца, остановился в Бридлингтоне, как и многие другие коллекционеры яиц^[4]. Этим прекрасным утром вершины утеса были полны людей, царил праздничная атмосфера. Небольшие группы туристов в страхе смотрели, как «ск'лолазы» спускаются вниз, висят на веревках и втачиваются наверх по поверхности скалы со своей добычей.

Йоркширский диалект сократил слово «скалолаз» до «ск'лолаза», а прошедшее время для глагола 'climb' (лазать) до 'clumb'.

Мешок опустошен, яйца сложены в большие плетеные корзины. Глухое постукивание яиц с толстой скорлупой – музыка для ушей Лаптона. «Ск'лолаз» Генри Чандлер, все еще в своем защитном полицейском шлеме, улыбается про себя, потому что знает, что где-то в его мешке есть экземпляр, который Лаптон страстно желает получить и готов заплатить за него хорошие деньги. Это особым образом окрашенное яйцо, названное «метландским яйцом» по названию той части утеса, которая соседствует с фермой Метланд. Эти яйца землисто-коричневые с более темным красновато-коричневым поясом, каждый год, начиная с 1911-го, собирают ровно с одного и того же участка площадью в несколько квадратных дюймов, на протяжении более чем двадцати лет подряд^[5].

Джордж Лаптон – страстный коллекционер, сосредоточивший свои интересы на яйцах кайры. «Метландское яйцо», хотя оно и выглядит особым образом, – лишь одно из многих, заполучить которое он стремился. Скалолазы десятилетиями, а возможно, и веками, знали, что самки кайр из года в год откладывают яйца одной и той же расцветки на одном и том же месте. И конечно, скалолазы знают, что после первой «прополки» – первого в сезоне сбора яиц – пару недель спустя самки отложат почти такое же яйцо на замену в том же самом месте. После того как оно будет изъято, они отложат третье, а в очень редких случаях и четвертое. Страсть Лаптона означала, что за двадцатилетний период, пока «метландская» самка способна размножиться, ей ни разу не удавалось высидеть яйцо и вырастить птенца. То же самое справедливо для тысяч кайр и гагарок на этих утесах, поскольку «ск'лолазы» собирали здесь урожай яиц в промышленных масштабах.

Люди спускались по утесам Бемптона для сбора яиц морских птиц как минимум с конца 1500-х гг. Фермеры, чьи грязные поля простирались до края утеса, считали своей собственностью «землю» – в действительности же крошащуюся поверхность скал, которые тянутся по вертикали до самого моря внизу. Бригады из трех или четырех человек, включающие «ск'лолаза» и троих страхующих – часто из нескольких поколений одной и той же семьи, работали на утесах год за годом, десятилетие за десятилетием^[6].

Изначально яйца собирали для употребления в пищу людьми. Они вдвое превосходят по весу яйца курицы и великолепно подходят для приготовления яичницы. В вареном виде они чуть менее привлекательны – по крайней мере, для меня, – потому что «белок» (альбумин) остается немного голубоватым и становится менее твердым, чем в курином яйце. Это не мешало употреблению яиц кайры в пищу в невообразимом количестве везде, где они были доступны, – не только в Бемптоне, но и во всех прибрежных районах по всему Северному полу-

шарию. В местах, где кайры размножались на низких островах, как это происходит в Северной Америке, их колонии было легко эксплуатировать, что часто приводило их к локальному вымиранию.

Занятие не требовало большого труда: кайры гнездятся такими плотными скоплениями, что находка колонии напоминала выигрыш в лотерею. В конце концов, хоть какой-то шанс вырастить потомство был лишь у тех птиц, что размножались в самых отдаленных или недоступных местах. Одной из самых удаленных гнездовых колоний – сорок миль от северо-восточного побережья Ньюфаундленда – является остров Фанк⁶, название которого означает отвратительный (или просто птичий?) запах, исходящий от сотен тысяч птиц. До открытия Нового Света индейцы беотуки преодолевали коварные моря и гребли к острову Фанк в своих каноэ, чтобы устроить пир из яиц кайр и бескрылых гагарок, а также из самих птиц. Вероятно, их визиты были достаточно редкими и наносили небольшой урон, но, как только в 1500-е гг. остров Фанк и другие колонии морских птиц вдоль северного берега реки Святого Лаврентия обнаружили европейские мореплаватели, птицы были обречены^[7].

Как и везде, скалолазы из Бемптона гарантировали себе, что яйца, которые им предстоит собрать, будут свежими, если все, которые они обнаружат в свой первый визит, просто сбросить в море, а затем возвращаться сюда каждые несколько дней на протяжении всего сезона, чтобы собирать новые по мере их появления. Оценки количества яиц, которые ежегодно собирали в Бемптоне, столь непостоянны, что попытки установить правдоподобную цифру попросту безнадежны. Некоторые называют число свыше 100 000, другие – лишь несколько тысяч. Наверняка их были тысячи, и лучшие оценки 1920-х и 1930-х гг., когда создавал свою коллекцию Лаптон, указывают, что ежегодный общий сбор составлял около 48 000 штук. Когда-то в Бемптоне было очень много кайр, но по мере того как сбор яиц продолжался, численность птиц неизбежно сокращалась. Снижение ее ускорилось после прокладки железных дорог – к Бридлингтону в 1846 г. и годом позже – к самой деревне Бемптон, что обеспечило свободный подъезд из Лондона и других городских центров людям, ищущим дешевых острых ощущений от стрельбы по морским птицам. Стрельба не только истребляла и калечила сотни птиц, главным образом кайр и моевок, но и спугивала насиживающих птиц с их карнизов, и на камни или в море устремлялся целый водопад яиц^[8].

Лаптон – лишь один из нескольких коллекционеров, вступивших в сговор с бемптонскими «ск'лолазами». Это была выгодная договоренность с теми, кто рисковал жизнью, находясь на конце веревки, потому что они быстро научились распознавать блеск глаз коллекционеров и их ненасытную страсть к яйцам определенной окраски. Обладание ценной находкой было настолько важно для покупателя, что, торгуясь со «ск'лолазами», коллекционерам приходилось конкурировать и друг с другом. Бригады «ск'лолазов» ладили друг с другом, соблюдая границы своих территорий, но конкуренция между отдельными коллекционерами зачастую проходила весьма остро. Один из них, говорили, наставлял ружье на оппонента в качестве аргумента в споре за особо желаемое яйцо^[9].

Сэм Робсон, родившийся в 1912 г. и бывший одним из скалолазов, снабжавших Лаптона яйцами, вспоминал с замечательным йоркширским произношением, на что все это было похоже:

Ты ск'рее их по цвету берешь, яйца для коллекционеров: если видишь необычно окрашенное, тебе над'бы п'заботиться о нем и п'дождать, пока не придут эти коллекционеры. В те времена интерес к яйцам был тем же самым, что коллекционирование монет или что-то вроде того: п'лучив набор, они могли обменять или продать его по-быстрому. У них была привычка приезжать всем вместе, этим коллекционерам: вы бы встретили не меньше

⁶ Funk (англ.) – сильный запах, зловоние.

четверых или пятерых, ост'новившихся в деревне. Это была их профессия, собирать яйца и продавать их: многие из них были перекупщиками для других коллекционеров... Так что иной раз все это было более или менее похоже на аукцион на вершине утеса... Что они заплатят – было как азартная игра: потребуй много, и они бы торговались с тобой, как могут, чтобы сбить твою цену. Мы брали все, что могли взять, потому что хотели сбыть их: яйца нам были не нужны, нам нужны были деньги^[10].

Масштаб деятельности скалолазов и коллекционеров станет вполне очевидным, если вы посмотрите каталоги или посетите коллекции яиц в разных европейских и североамериканских музеях. Почти в каждом музее есть больше яиц из Бемптона, чем из любого другого места, даже больше, чем из страны, где он находится. Даже скромный учебный музей, который я курировал в Шеффилде, владеет двумя лотками яиц кайр, относящихся к 1830-м гг., на многих из которых нацарапаны полустертым карандашом слова: Бемптон, Бактон, Файли, Скарборо и Спитон – все это названия мест, откуда были получены яйца с мыса Фламборо.

Я родился и вырос в Йоркшире, и, когда в годы моей работы над докторской диссертацией остров Скомер был недоступен в зимние месяцы, я приехал в Бемптон, чтобы посмотреть, чем кайры занимаются во время своих таинственных внесезонных визитов. Покинув родительский дом близ Лидса в 3:00, я вел машину в темноте и добрался до утесов, когда уже светало, прямо перед тем, как кайры начали прилетать с моря. Они появились в полумраке совершенно внезапно, большими стаями, их многоголосье звучало празднично, и это был именно праздник: восторженная встреча партнеров и соседей, сопровождаемая хриплыми криками – кайры воссоединялись друг с другом.

Во время этих визитов на остров всегда было невероятно холодно; обычно с Северного моря дул сильный ветер, заставляя меня съезживаться за краем утеса в жалкой попытке сохранить хоть немного тепла. С записной книжкой в руке я таращился в подозрную трубу Hertel & Reuss, от которой потом долго болели глаза, и записывал, как вели себя птицы, взволнованный тем, что удавалось увидеть. Это было – и по-прежнему остается – необыкновенным спектаклем, разыгрываемым на подмостках дикой природы. Для меня это был опыт работы в безлюдной местности, поскольку в то время там не было ни построек заповедника, ни автостоянки и никого из людей – особенно в середине зимы. Я ощущаю глубочайшую духовную близость к Бемптону и конечно же ко всему мысу Фламборо, история которого наполняет мое воображение, словно гуано кайр, капающее с самих этих утесов. Для меня особенно важно осознание того, что скалолазы и коллекционеры – орнитологи-любители, – работая друг с другом и сами того не осознавая, заложили основы научного изучения биологии кайр.

Во времена Лаптона скалолазание было зрелищем для туристов, и вы могли купить на соседних курортах открытки с надписями вроде «хороший мешок» или «хорошая прополка», где изображались скалолазы, висающие на концах веревок или с корзинами яиц на вершине утеса. Сбор яиц был бизнесом, обслуживающим клиентуру самого разного характера – случайного визитера, который просто захотел приобрести яйцо кайры в качестве сувенира, более смелых туристов – главным образом женщин, – которые спустились за край утеса, чтобы взять яйцо для себя, фанатичных коллекционеров вроде Лаптона, патрулирующих вершину утеса, словно хищники, подстерегающие добычу и нетерпеливо ожидающие, пока «ск'лолазы» не предоставят им необычные образцы. Лаптон даже разрешал своей одиннадцатилетней дочери Патрисии спуститься за край утеса, чтобы собрать яйца для себя^[11].

Яйца кайры необычны в самых разных отношениях, но в особенности – из-за их изменчивости по размеру, окраске и рисунку. Многие из ранних авторов говорили, что ни в одной их паре не было двух одинаковых, и именно эта кажущаяся бесконечной изменчивость цвета гипнотизировала Джорджа Лаптона. И не его одного. Десятки коллекционеров были одержимы жадой приобретения все новых и новых яиц. Но Лаптон оставался единственным коллекци-

онером, или оологом, как они называли себя, для которого, пожалуй, не было в жизни ничего важнее, чем его коллекция яиц кайр. Он буквально отдал этой страсти всю свою жизненную энергию и содержимое своего бумажника. Другой бемптонский коллекционер, Джордж Рикаби из Ноттингема, назвал в 1934 г. коллекцию Лаптона из более чем тысячи необычных яиц кайры «лучшей во всем мире»^[12].

На 1930-е гг., когда на вершинах утесов Бемптона вели работу Лаптон, Рикаби и другие, приходится расцвет практики сбора яиц в Англии. Мы вспоминаем о тех временах и с любопытством, и с тревогой. Коллекционирование яиц, которое когда-то считалось безобидной забавой в детстве всякого деревенского мальчишки, а в редких случаях перерастало в хобби взрослых, сейчас признано недопустимым и незаконным. Ирония состоит в том, что в прошлом коллекционирование яиц было всего лишь одним из немногих в то время способов единения с природой. Для индивидов вроде Лаптона, которые не сумели отказаться от увлечения молодости, коллекционирование яиц стало подлинной страстью. Он продал свою коллекцию яиц кайры за десять лет до того, как Акт об охране птиц 1954 г. сделал преступниками тех, кто до этого были просто чудаками^[13].

Коллекционирование птичьих яиц началось в 1600-е гг., когда врачи, ученые мужи и другие люди, интересующиеся миром живой природы, начали собирать необычные природные объекты и артефакты для частных собраний диковинок. Одним из первых среди них был великий итальянский натуралист Улисс Альдрованди, чей музей открылся в 1617 г. Среди многих других экспонатов его коллекция содержала страусиное яйцо, удивительное своим исключительным размером, а также несколько чудовищно крупных и деформированных куриных яиц. В его коллекции также значились очень крупное (возможно, двухжелтковое) гусиное яйцо и яйцо от курицы, о которой было известно, что первоначально она была петухом^[14].

Другим человеком эпохи Возрождения, в собрании которого имелись яйца, был Томас Браун, прекрасный врач, живший в Норидже, Англия. Широкий спектр интересов Брауна включал естествознание на новой научной основе, и среди множества его достижений было первое сообщение о птицах Норфолка. После визита к Брауну в 1671 г. Джон Эвелин, писатель, садовод и современник Сэмюэла Пэписа⁷, сообщил в своем дневнике 18 октября 1671 г.:

На следующее утро я пошел повидать сэра Томаса Брауна (с которым я какое-то время переписывался по почте, однако никогда до этого не виделся); весь его дом и сад представляют собой рай и собрание редкостей. И одна из наилучших коллекций, особенно медалей, книг, растений и прочих природных объектов, весьма хорошо восстановила мои силы после волнений последних ночей: у сэра Томаса была среди других диковинок коллекция яиц всех домашних и диких птиц, какие он смог приобрести; эти места (особенно мысы Норфолка) часто, как он сказал, посещаются некоторыми видами птиц, которые редко или никогда не заходят далеко на сушу, вроде журавлей, аистов, орлов и т. д., и разнообразных водоплавающих^[15].

⁷ Сэмюэл Пэпис (Пипс; 1633–1703) – английский чиновник морского ведомства, оставивший обширные заметки о повседневной жизни лондонцев в свои времена.

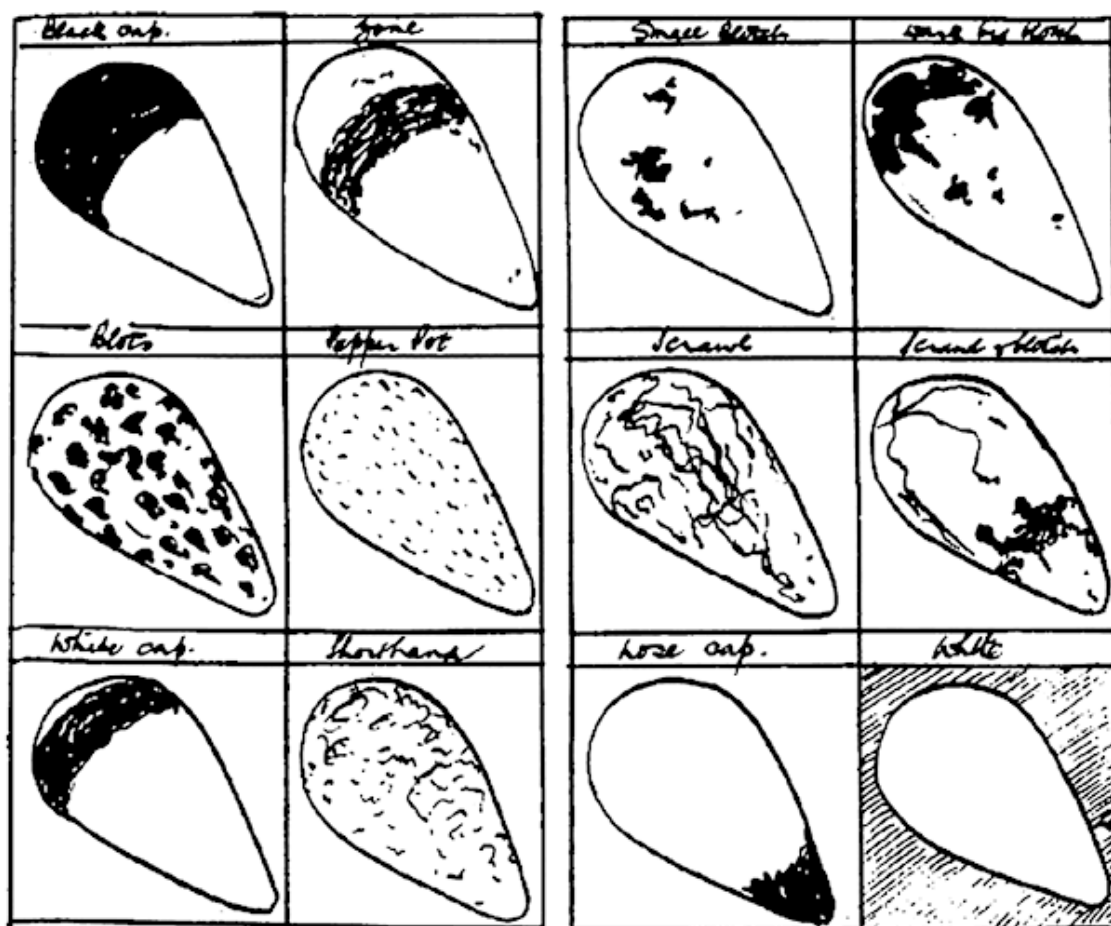


Рис. 1. Названия, используемые бемптонскими скалолазами для классификации расцветки яиц кайры. *Верхний ряд (слева направо):* черная шапочка, пояс, маленькое пятно, крупное темное пятно; *средний ряд:* пятна, перечница, каракули, каракули и пятно; *нижний ряд:* белая шапочка, скоропись, шапочка на носу и белое. Из дневника Джорджа Рикаби. См.: Whittaker, 1997

Возможно, наиболее видным среди этих первых натуралистов, проявлявших интерес к яйцам, был Фрэнсис Уиллоби, который в 1676 г. совместно с Джоном Рэем⁸ издал первую «научную» книгу о птицах. Она была написана вторым из этих естествоиспытателей и озаглавлена «Орнитология Фрэнсиса Уиллоби» (The Ornithology of Francis Willughby) в честь его друга и коллеги по работе, который умер в 1672 г. в возрасте всего лишь тридцати шести лет. Эту важную книгу, впервые изданную на латыни в 1676 г. и на английском языке в 1678 г., я называю просто «Орнитологией».

Уиллоби знал Брауна, и они, возможно, переписывались друг с другом, но мы не знаем, встречались ли они когда-нибудь и вдохновил ли Браун Уиллоби на коллекционирование яиц и других природных объектов. Но мы знаем, что Уиллоби когда-то содержал коллекцию диких винок, потому что его дочь Кассандра упоминает о ней в письме с перечислением имущества, принадлежавшего ее покойному отцу. Среди них были «прекрасное собрание ценных медалей и другие редкости, которые собирал мой отец, наряду с засушенными птицами, рыбами, насекомыми, раковинами, семенами, минералами и растениями»^[16].

Прочитав об этом, я предположил, что коллекция биологических диких винок Уиллоби, подобно коллекциям Альдрованди, Томаса Брауна и многих других, давно утрачена – сгнила

⁸ К слову, Джон Рэй первым доказал, что кит – это не рыба.

или была попросту выброшена на свалку. И представьте себе мое величайшее изумление, когда я выяснил, что собрание Фрэнсиса Уиллоби, в том числе его коллекция яиц, сохранилось как часть фамильного имения.

Собрание включает двенадцать ящиков, большинство из которых содержит ботанические образцы. Когда я фотографировал их для своего друга и вытянул под конец самый нижний лоток, то был ошеломлен, увидев птичьи яйца. Как и образцы растений, они были уложены – надо сказать, свободно – внутри отделений различной формы. Многие из яиц были разбиты, и все были покрыты липким слоем сажи, что не удивило меня, поскольку семейный дом находился некогда в самом сердце земель, отданных английской угольной промышленности. На некоторых яйцах было указано название вида, надписанное коричневыми чернилами: *Fringilla* [зяблик], *Corvus* [черная ворона или грач], *Buteo* [обыкновенный канюк], *Picus viridis* [зеленый дятел] и цапля [серая цапля].

То, что яйца уцелели, было чудом, а то, что они были маркированы, – чудом еще бо́льшим, поскольку именно это позволило мне убедиться в их подлинности. Многие из коллекционеров XX в., в том числе Джордж Лаптон, не позаботились о том, чтобы маркировать коллекционные яйца таким образом, который позволил бы кому-то другому, кроме них самих, выяснить их историю. Но многие из яиц, собранных Уиллоби, несли на себе названия видов, написанные прямо на скорлупе его безошибочно узнаваемой рукой.

Я предложил Дугласу Расселлу, куратору коллекции яиц в Музее естествознания, поехать вместе со мной, чтобы изучить собрание Уиллоби и высказать свое мнение эксперта. Как и меня, его ошеломил вид коллекции. Многие из яиц казались пугающе хрупкими, и даже яйца крупных видов выглядели настолько старыми, что, несмотря на сажу, вьезшуюся в скорлупу, они были почти прозрачными. Дуглас быстро убедился в подлинности коллекции, а следовательно – и в ее исторической ценности. Он сказал мне, что в мире нет ни одной другой столь же старой коллекции. Он добавил, что самым старым из известных яиц во всех существующих научных коллекциях было, вероятно, яйцо бескрылой гагарки, некогда принадлежавшее великому итальянскому ученому, священнику Лазаро Спалланцани и датированное 1760 г. Яйца из собрания Уиллоби старше на целый век.



Частные собрания диковинок, превращенные в 1800-е гг. в общественные музеи, подогрели интерес к коллекционированию птичьих яиц. Пополнение главных национальных хранилищ пошло быстрыми темпами, так что коллекции шкурок, скелетов птиц и их яиц начали накапливаться в них в огромных количествах. С этого времени орнитология, которую двигали вперед главным образом богатые любители, оказалась приравненной к коллекционированию этих объектов для последующей работы с ними музейных специалистов.

То же самое происходило в других отраслях зоологии, понятно ведь, что коллекционирование птичьих яиц и бабочек имеет много общего. И там и тут коллекционеров увлекала не только эстетика, но еще и желание охватить весь спектр вариаций внутри каждого конкретного вида – «страсть к красоте и жажда диковинок». Более того, некоторые коллекционеры бабочек сосредоточили внимание, подобно Лаптону, почти исключительно на каком-то одном-единственном виде. Но были другие, которые стремились, опять же как Лаптон, использовать свои трофеи для создания красочных композиций, ни на минуту не задумываясь о необходимости сохранить информацию о том, где и когда был добыт данный образец. Огромные кол-

лекции бабочек, многие из которых по-прежнему находятся в частных руках, а другие – в провинциальных и национальных музеях, могут служить свидетельством тех ненасытных исканий. Любопытно, однако, что коллекционеры бабочек, накопившие гигантские количества образцов, не впадали в такой экстаз, как коллекционеры яиц^[17].

Альфред Ньютон, основавший в 1850-е гг. Британский союз орнитологов (BOU), будучи коллекционером, превозносил достоинства коллекционирования яиц в типичной для Викторианской эпохи многословной манере: «Обаяние этого ребяческого занятия сохранялось в полной мере даже в старости – что само по себе не столь уж и удивительно. Если присмотреться к нему, то едва ли какая-либо иная отрасль практического изучения естественной истории позволяет исследователю установить такой близкий контакт с многими из ее тайн»^[18]. Как писал Ньютон, коллекционирование яиц мальчиками (девочки никогда этим не занимались) внесло существенный вклад в познание природы. Все известные натуралисты и защитники природы XX в., в том числе Дэвид Аттенборо, Билл Одди и Марк Кокер, признавались, что собирали птичьи яйца в молодости. И это занятие, по-видимому, сыграло важную роль в становлении их как ученых^[19].

Подлинным основанием для коллекционирования птичьих яиц было то, что они наряду со шкурками или скелетами птиц позволяли выявить естественный порядок в мире пернатых. И действительно, попытка расшифровать план, которым руководствовался Создатель, была главной целью «научной» орнитологии, изложенной в книге Уиллоби и Рэя. Ту же самую задачу ставили перед собой все прочие натуралисты, как зоологи, так и ботаники. Вопрос звучал так: находятся ли виды, обладающие похожими качествами, в родстве друг с другом? Было очевидно, что зеленушки и щеглы больше сходны друг с другом, чем с глупой ржанкой или малой поганкой, но основания для установления предполагаемого родства зачастую оставались неясными. В те времена единственными подсказками для создания научной классификации птиц были особенности их внешнего облика и внутреннего строения: окраска и рисунок оперения, с одной стороны, кишечник, череп или нижняя гортань – с другой. Но возникло и предположение, что окраска, форма и другие качества птичьих яиц можно использовать в тех же целях.

Если бы Бог не был бы таинственным образом одержим выдумкой головоломных интеллектуальных загадок для нас, простых смертных, картина, возможно, не оказалась бы столь запутанной. Но то, что сегодня биологи называют филогенетическим древом птиц, – не продукт божественной мудрости. Это результат миллионов лет эволюции, пути которой также загадочны и зачастую выглядят непостижимыми. Эволюционные процессы особенно замечательны тем, что их результатом иногда бывает несомненное сходство в особенностях строения у неродственных видов. Колибри в Новом Свете и нектарницы в Старом питаются нектаром, который они добывают из цветов, пользуясь длинным клювом и сильно вытянутым языком. И у тех, и у других яркое, блестящее, переливающееся оперение. Несмотря на все признаки сходства в их внешнем облике и поведении, колибри и нектарницы не произошли от общего предка и эволюционировали совершенно независимо. Сходство в условиях их обитания создает там и тут сходное давление отбора, а итогом оказывается «конвергентная эволюция». Долгое время после того, как идея божественной мудрости в форме естественной теологии уступила место дарвиновской теории естественного отбора, явление конвергентной эволюции оставалось и остается сейчас не только лучшим свидетельством в пользу ее истинности, но и проблемой для тех, кто пытался понять родственные отношения между сходными друг с другом видами птиц. Так она существовала до начала XXI в., когда были отработаны молекулярные методы выяснения родства⁹, которые предоставили возможность решать этот вопрос на устойчивой объективной основе. Тогда ученые почувствовали наконец, что у них

⁹ В действительности они начали широко использоваться с середины XX в. – *Прим. науч. ред.*

в руках обоснованная картина эволюционной истории класса птиц и родственных отношений между его подразделениями^[20].

На протяжении всех 400 лет, когда орнитологи пытались уяснить родственные отношения между видами, родами, семействами и более крупными категориями в систематике птиц, музейные образцы были основой для этой работы. Шкурки и скелеты были необходимы, поскольку путем их сравнения можно было увидеть, по крайней мере, некоторые закономерности. Но яйца оказались в этих исследованиях почти бесполезными. Осознав это ближе к концу жизни, Альфред Ньютон написал: «Я должен признаться в некотором разочаровании относительно выгод, которые, как ожидалось, принесет изучение яиц орнитологической систематике... Оология в отрыве от всех прочих сведений по птицам оказывается таким же обманчивым руководством, как любой другой произвольно выбранный отличительный признак»^[21]. Таким образом, обосновывать продолжительный сбор яиц для научных целей становилось все труднее и труднее.

Надо сказать, что яйца птиц, будучи компонентом полового размножения, обладают некой эротической аурой. Возможно, их замечательные округлости запускают глубоко укоренившиеся зрительные и осязательные ощущения у мужчин. Словно в подтверждение этого, одна найденная мною книга о коллекционировании яиц проводит параллели между яйцами и формой тела женщины^[22]. Это также может быть одной из причин того, что яйца Фаберже настолько популярны: ведь это дорогой подарок, который объединяет чувственность формы и первичный символ плодovitости.

Больше, чем простой намек на нечто сексуальное, можно увидеть в воспоминаниях Филипа Мэнсона-Бара об Альфреде Ньюtone: «Даже будучи убежденным женоненавистником, он мог быть очаровательно вежливым с лицами противоположного пола, но твердо придерживался своих принципов, согласно которым его музей и хранимые там сокровища не были предназначены для женских глаз, и он никогда не удостоил бы представительниц слабого пола правом хотя бы просто бросить взгляд на его коллекцию яиц... Наблюдать, как Ньютон созерцает свое собрание яиц – это было совсем другое дело. Он их просто обожал»^[23].

Есть еще одна причина полагать, что красота яиц таится именно в их округлой форме. По сравнению с изображениями самих птиц, которые так широко представлены в произведениях искусства, их яйца чрезвычайно редко попадали на полотна художников. Можно подумать, что изображение их на плоскости просто не в состоянии передать их прелесть для большинства людей. И, напротив, скульптуры яйцевидной формы, подобные изваянным, например, Барбарой Хепворт и Генри Муром, обладают для многих колоссальной привлекательностью^[24].



В холодный зимний день в самом начале 2014 г. я посетил отдел орнитологии в Музее естествознания в Тринге (Хартфордшир), чтобы ознакомиться с собранием Лаптона из более чем тысячи яиц кайры, собранных в Бемптоне. Поскольку многие коллекционеры яиц оставили записи о том, где и когда они получили свои экземпляры, я наивно полагал, что и Лаптон делал то же самое. Куда там! Похоже, что он полагался почти полностью на свою память в том, как он приобрел тот или иной из своих экземпляров. Откровенно говоря, коллекция Лаптона – сплошная неразбериха, но именно так она и выглядела, когда ее приобрел музей^[25].

Меня как ученого она привела в полное уныние – так много ценной информации было безнадежно утрачено! Возможно, заполнение карточек первичными данными не имело осо-

бого значения для людей вроде Лаптона, чей интерес был скорее эстетическим, чем научным. Некоторые из его витрин в Тринге действительно красивы. Есть лотки, содержащие почти идентичные пары, тройки и четверки яиц явно от одной и той же самки кайры за один и тот же год; или от одной и той же за разные годы. Еще один лоток содержит тридцать девять необычайно бледно окрашенных, почти белых яиц без отметин, которые, как указывает Лаптон в небрежно нацарапанном примечании, происходят от трех разных самок с одного и того же скального карниза в Бемптоне! В другой коробке я увидел двадцать яиц необычной окраски – белый фон, покрытый чем-то напоминающим красную скоропись Питмана¹⁰, но на сей раз – что маловероятно – из далеких друг от друга мест по британскому побережью, хотя это противоречит поверью о том, что никакие два яйца кайры не похожи друг на друга.

Смесь разочарования и благоговейного трепета – именно с таким чувством я смотрю на яйца из коллекции Лаптона. Я разочарован, потому что без карточек с данными это огромное множество замечательных яиц не имеет почти никакой научной ценности. Но я поражен невиданным разнообразием яиц, а также масштабом страсти коллекционера и его художественной изобретательностью. Когда я изливаю свое огорчение по поводу отсутствия данных Дугласу, хранителю музея, он в ответ спрашивает: мой стакан наполовину пуст или все же наполовину полон, ведь без коллекции Лаптона было бы не о чем писать или думать. Мой стакан наполовину полон. Фактически же он полон еще больше, чем наполовину, потому что я могу представить себе всю меру эстетического наслаждения Лаптона, которое он испытывал, рассматривая свою коллекцию. Кроме того, я порадовался, что никто не взялся курировать ее, потому что это наверняка разрушило бы все изящество размещения яиц.

Если позже кто-нибудь обнаружит карточки с данными Лаптона, то, возможно, мы сможем найти соответствующие им яйца и начнем узнавать, насколько существенной была изменчивость яиц по размерам в разные годы; насколько похожими бывают цвет и форма у яиц, отложенных одной и той же самкой за сезон, или, как в случае с «метландскими яйцами», на протяжении большей части жизни самки^[26]. Мы много о чем могли бы деликатно «расспросить» экспонаты коллекции Лаптона. Это еще может оказаться возможным.

Но я подозреваю, что *не существует* никаких карточек и никакого сводного листа данных, который позволил бы нам взломать код. Все, что я могу увидеть в коллекции Лаптона, источает эстетику и исключает науку. Возможно, самыми красноречивыми оказываются клочки светло-зеленой бумаги с почти неразборчивыми карандашными каракулями, помещенные внутрь ящиков музейного шкафа – многие из них подписаны его инициалами. Сообщения на этих кусочках бумаги, вроде «x4» или «x3», в равной степени кратки и загадочны. Да и зачем кому-то понадобилось класть такие этикетки в лотки с яйцами, если бы у него уже имелись карточки с данными или оригинальные записи?

Покрытые стеклом лотки с яйцами из коллекции Лаптона размером два на два фута (60×60 см) в настоящее время лежат в белых пластмассовых ящиках шкафов Британского музея. По предложению Дугласа мы вынули их – все тридцать семь – и разложили друг против друга на столах, скамьях и на полу. Лишь тогда все визуальное воздействие собрания стало очевидным. Наверное, Лаптон потратил месяцы, сортируя яйца, останавливаясь на различных вариантах расположения, а затем подыскивая те яйца, которые сделают расклад полным, поскольку конечной целью этого было продемонстрировать именно такую законченную картину. Лотки с яйцами были словно отдельными перьями в роскошном надхвостье павлина; каждое яйцо – глазчатое пятно на пере, и вся экспозиция столь же смелая, сколь впечатляющая и не оставляющая надежды рационально истолковать каждый ее фрагмент.

Коллекция Лаптона организована в соответствии почти со всеми мыслимыми оологическими критериями, которые можно себе представить: по цвету, размеру, форме и текстуре.

¹⁰ Скоропись Питмана – система стенографии для английского языка, разработанная Айзеком Питманом в XIX в.

Но эти термины не раскрывают истинной сущности этих качеств. Например, говоря о цвете, следует различать окраску фона, характер и тон отметин, а также рисунок распределения пестрин по поверхности скорлупы. Одна из самых изящных композиций включает в себя двенадцать групп, каждая из четырех горизонтально расположенных яиц. Все они несут мелкую пятнистость типа «перец с солью» на фоне – бледно-голубом, бледно-зеленом, охристо-желтом и белом, и с дополнительными группами яиц, размещенными как зеркальные отражения друг друга. Это иначе как искусством не назовешь.

В другом ящике вы видите нечто еще более необычное – пары, состоящие из яиц кайры и гагарки, которые явственно различаются по форме (яйцо гагарки значительно менее остроконечное), но абсолютно идентичные по окраске и узору. Это довольно примечательно. Гагарки, которые в типичном случае размножаются среди кайр, но всегда обособленно и в щелях между камнями, откладывают яйца гораздо менее изменчивые, менее красочные, чем кайры. Я полагаю, что смог бы правильно идентифицировать значительно больше 90 % яиц гагарок или кайр, основываясь только на их окраске и узоре. Но Лаптон обнаружил ту крохотную долю предстателей обоих видов, яйца которых были практически одинаковыми по окраске, и это заставляет меня задаться вопросом о том, какая доля генов, отвечающих за цвет яиц, является общей для этих двух видов.

Я попробовал представить себе, как Лаптон год за годом раскладывает яйца в том или ином порядке. Расхаживающий по вершинам Бемптонских утесов, разглядывающий яйца, ставшие добычей «ск'лолазов», и уверенный в том, какие именно требуются ему в данный момент для коллекции. Всю зиму напролет он, должно быть, проводил долгие часы, исследуя эти находки, чтобы точно знать, что он уже получил и что ему нужно еще. Я могу представить себе, как он вновь и вновь переживает те моменты, когда у него дух захватывало от волнения при виде того самого яйца, приобретение которого делало коллекцию еще на шаг ближе к совершенству.

Лаптон – это история; коллекционирование яиц – тоже в значительной степени история. Хотя их научная значимость может быть ограниченной, коллекции вроде собранной Лаптоном, по-прежнему имеют ценность. Несколько музейных хранителей, с которыми я разговаривал, пока писал эту книгу, рассказали мне, как в прошлом они уничтожили сотни яиц кайр – главным образом из Бемптона, – потому что при них не было никаких сопроводительных данных, так что они «не представляли ценности с научной точки зрения». Это несколько раздосадовало меня. Так часто нечто когда-то считавшееся бесполезным фактически оказывалось ценным, если рассматривать его в ином свете или с помощью другой технологии. Используя приемы, о которых прежние коллекционеры не могли иметь ни малейшего представления, сегодня можно взять крохотный фрагмент яичной скорлупы и извлечь из него ДНК, что позволит идентифицировать генотип самки, отложившей яйцо^[27]. И кто знает: по мере того как продолжают совершенствоваться молекулярные методы, не станет ли в дальнейшем возможным восстановление отсутствующих данных по генетической информации, содержащейся в скорлупе. Коллекции вроде собранной Лаптоном обладают и культурной ценностью. Будучи ученым, я слишком хорошо знаю, что очень легко рассматривать мир сквозь единственные очки – ученые в очках часто полагают себя существами высшего порядка. Художественная компоновка яиц кайр Лаптона уникальна: она достойна выставки сама по себе, и я легко могу представить, что, если бы их вынесли из темных хранилищ Музея естествознания в Тринге, они вдохновили бы художников и других людей, позволив им увидеть мир природы в ином свете.

Художники смогли бы увидеть не только эстетическое совершенство яиц; они смогли бы задуматься об их биологическом совершенстве – о том, как они устроены и как можно объяснить кажущиеся бесконечными варианты окраски; почему яйца так сильно изменчивы по форме и размеру; почему их желток и белок, которые на первый взгляд выглядят такими аморфными, в действительности обладают дифференцированной структурой; как один или

несколько сперматозоидов зажигают жизнь в единственной женской клетке и как спустя несколько недель новая жизнь прорывается наружу сквозь хрупкую, но все же прочную оболочку, которую мы называем скорлупой.

Так вот, скорлупа – это то самое место, где мы начнем наше путешествие, отправляясь в путь с поверхности внутрь птичьего яйца.

2

Создание скорлупы

*Биологи могут многое узнать о видах птиц по их яйцам.
Р. Пуцелл, Л. С. Холл, Р. Кордсоу, «Яйцо и гнездо» (Egg & Nest; 2008)*

Психологическое расстояние между музейным ящиком, полным безжизненных яичных скорлупок, и яйцеводами живых птиц, в которых формировались яйца, бесконечно. Во многих случаях оно столь же велико географически. Мало кто из тех, кто разглядывает яйца в музее, хоть раз задумывался об этом. Одна из причин этого несовпадения состоит в том, что не у многих из нас сегодня есть возможность увидеть воочию или потрогать пальцем живые, дышащие яйца диких птиц.

Развивающийся эмбрион защищен от внешнего мира прочной известковой скорлупой яйца, но она также связывает его с внешним миром. Как бы вы изготовили конструкцию, которая не пропускает чужаков-микробов, но в то же время позволяет эмбриону дышать; оболочку достаточно прочную, чтобы выдерживать полный вес насиживающего родителя, но достаточно хрупкую, чтобы позволить птенцу в конце концов выбраться на свободу? Эволюция проделала прекрасную работу по изобретению «самодостаточной системы жизнеобеспечения», которая, по сути, является союзом отдаленного подобия матки¹¹ плаценты и незрелого детеныша^[28].

Многое из того, что мы знаем о строении яичной скорлупы, пришло к нам из исследований, которые впервые предпринял живший в XIX в. немец по имени Вильгельм фон Натузиус – человек, технически изобретательный, но в биологии не сведущий. Родившийся в 1821 г. в богатой аристократической семье, он обучался химии в Париже с намерением устроиться на семейный фарфоровый завод. Однако позже он предпочел заняться сельским хозяйством и, получив в управление одно из семейных поместий в Магдебурге на реке Эльбе, провел остаток своей активной жизни, развивая новые методы сельского хозяйства. Он опубликовал много работ на сельскохозяйственную тему и за свои усилия был в 1861 г. возведен прусским королем в рыцарское достоинство. Яичные скорлупки были его хобби, но биологические взгляды Натузиуса были далеки от принятых в его время. Он входил в группу немецких биологов, которые не принимали теорию Дарвина и отвергали недавнее новаторское открытие Матиаса Шлейдена и Теодора Шванна, утверждавших, что все организмы построены из клеток, растительных и животных, так что они являются основой жизни.

Старомодные взгляды Натузиуса не помешали ему провести сравнительное исследование скорлупы птичьих яиц настолько детальное, что оно остается непревзойденным до сих пор. Он жил далеко от какого-либо из университета, работал скорее всего в одиночку в собственной лаборатории и был необычайно изобретателен в разработке новых методов микроскопии. Применив множество едких химикатов, цветных красителей и величайшую изобретательность, Натузиус открыл способы анализа и описания тонкого строения яичной скорлупы не менее чем шестидесяти различных видов птиц, среди которых страусы, киви, удоы, вертишейки, журавли и кайры, все из его коллекций. Но подход Натузиуса был на удивление узким, поскольку он полагал, что наука должна включать лишь немногие описания. Он отверг теоретические построения Дарвина, Шлейдена и Шванна именно на том основании, что считал их идеи не подкрепленными фактическим материалом^[29].

В 1960-е гг. другой исследователь яичной скорлупы, Сирил Тайлер, биологиз Университета Рединга в Великобритании, перевел на английский язык тридцать статей Натузиуса

¹¹ Истинная плацента существует только у живородящих животных. – *Прим. науч. ред.*

и обобщил их содержание в едином обзоре. Тайлер был поражен достижениями Натузиуса и одновременно огорчен его многословием и множеством повторений одного и того же. Тайлер комментирует жалобы Натузиуса на то, как трудно было издавать его работы. Это вряд ли удивительно, если принять во внимание узость его биологических взглядов: Натузиус был противником Фридриха Куттера – президента Германского орнитологического общества, который значительно лучше разбирался в науке и был к тому же дарвинистом. Для меня Натузиус – интересный пример человека, который значительно обогатил фактами одну из областей науки, несмотря на отсутствие какого-либо теоретического знания биологии, – все равно что хирург, который может блестяще оперировать, ничего не зная о том, как эволюция создавала тела, которые он вскрывает и лечит^[30].

Давайте же посмотрим на путь яйца вниз по яйцеводу, когда оно добирается до того его участка, где должно начаться формирование скорлупы, примерно через шесть часов после того, как оно покинуло яичник и произошло оплодотворение.

В это время на входе в скорлуповую железу (часто именуемую маткой¹²) «яйцо» покрыто лишь мягкой перепонкой, оно эластично на ощупь. Вы очень легко можете воссоздать для себя эту стадию формирования яйца (подойдет куриное), поместив его на ночь в банку от варенья с разведенным уксусом. Воспользовавшись сочно-зеленым яйцом кайры, которое я нашел брошенным в трещине, я поступил таким образом и наблюдал, как на поверхности скорлупы появились тысячи крошечных пузырьков углекислого газа – результат реакции уксусной кислоты, содержащейся в уксусе, с карбонатом кальция скорлупы. Пузырьки увеличивались, затем отрывались и всплывали на поверхность жидкости. Это напоминало наблюдение за таблеткой «Алкозельцер» в воде в сильно замедленной киносъемке. Через сорок восемь часов скорлупа исчезла полностью, а когда я вынул яйцо из уксуса, его поверхность оказалась мягкой и морщинистой. Яйцо, теперь уже без скорлупы, лежало у меня в руке влажное и дряблое – прямая противоположность тому, с которым я начал опыт, но в данном случае по-прежнему зеленое и с некоторым количеством темных отметин, первоначально испещрявших его поверхность. Положив яйцо в емкость с водой, я был удивлен, увидев, что кожистая перепонка сохраняла точно такую же форму яйца, как в то время, когда у него была настоящая скорлупа.

Уксус всего лишь обратил вспять процесс формирования скорлупы, разрыв карбонат кальция с наружной стороны. Часть уксуса может фактически проникать в толщу скорлупы сквозь поры (о которых немного позже), но я в этом не уверен.

Так вот, именно так выглядит «яйцо» в тот момент, когда оно добирается до входа в скорлуповую железу: желток, окруженный тонким слоем очень вязкого белка, содержащийся внутри яйцевидного мешочка – подскорлуповой оболочки – и поддерживаемый ею.

¹² В научной орнитологической литературе обычно используют словосочетание «скорлуповая железа». Это анатомический термин, говорящий о функции образования. «Матка» в данном случае – скорее слово быденного языка, которое, применительно к птицам, может вводить в заблуждение. В строгом смысле «матка» – орган, обладающий *плацентой*, через которую осуществляется тесная связь между организмом зародыша и матери посредством кровеносной системы. Матка с плацентой существует только у живородящих животных, она особенно характерна для млекопитающих. – *Прим. науч. ред.*

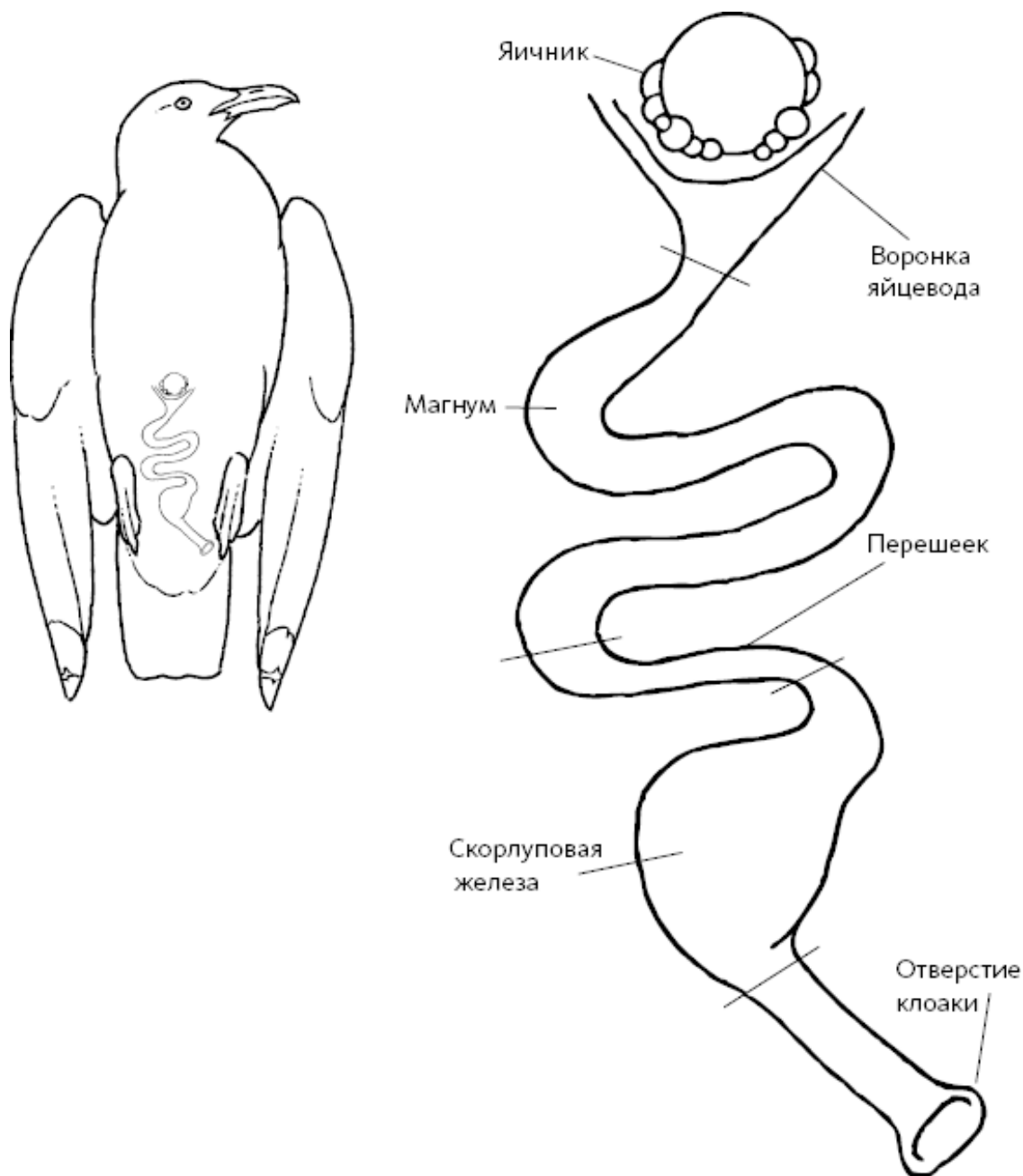


Рис. 2. Яичник птицы и яйцевод. Отмечены области, в которых протекают различные этапы процесса образования яйца. Это схематическое представление – в действительности яйцевод сильно скручен

Фактически двухслойная пленка состоит главным образом из белка, смешанного с небольшим количеством коллагена. Она образуется в той области, которая именуется перешейком яйцевода, прямо перед скорлуповой железой.

Иногда, когда вы очищаете сваренное вкрутую куриное яйцо от скорлупы, можно увидеть фрагменты пленки, прилипшей к внутренней части скорлупы. Внешне и на ощупь она похожа на очень тонкий пергамент, но под микроскопом видно, что она представляет собой переплетение волокон. Эти волокна были выдавлены – словно в игрушке «Глупая ниточка»¹³ – из тысяч крохотных желез в районе перешейка яйцевода и образовали то, что под микроско-

¹³ «Глупая ниточка» (Silly String) – игрушка, в которой жидкое содержимое аэрозольного баллончика мгновенно застывает на воздухе, образуя причудливо изогнутую нить из полимерного материала.

пом напоминает покров кокосового ореха. Эта рыхло сотканная структура позволит пленке растягиваться, когда чуть позже белок разбухнет от воды. Подскорлуповая оболочка однородна по толщине и у большинства видов птиц чрезвычайно тонка, хотя в крупных яйцах она толще: около 5 мк¹⁴ в яйце зебровой амадины; 6 мк у курицы; добрых 100 мк в яйце кайры и 200 мк – в яйце страуса. Для сравнения: у обычного листа бумаги для принтера (80 г/м²) толщина около 90 мк^[31].

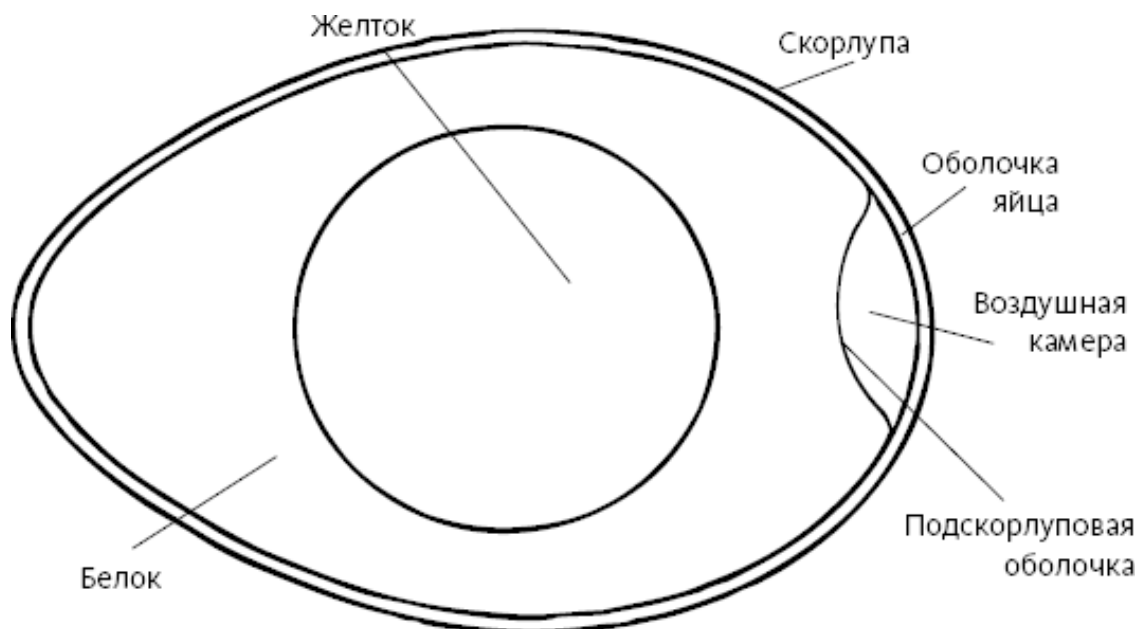


Рис. 3. Строение птичьего яйца

Чтобы увидеть, что задействовано в процессе создания скорлупы, давайте создадим скорлупу птичьего яйца. Мы начнем с того момента, когда «яйцо» добирается до входа в скорлуповую железу. В этой точке «яйцо» напоминает то, которое я вымочил в уксусе, – по сути, это воздушный шарик, частично заполненный водой. Мысленно возьмите его в ладони, сложенные чашечкой, и представьте себе, что на них находятся десятки крошечных аэрозольных разбрызгивателей самого различного устройства. Те из них, которые первыми вступают в дело, мягко выдавливают из себя концентрированный известковый раствор карбоната кальция, который ложится, словно нестойкие порции пены, на поверхности воздушного шарика, и каждая порция высыхает в ступок вроде десерта безе. Многочисленные – вероятно, их сотни – расположенные рядом друг с другом разбрызгиватели заняты одной и той же работой, так что спустя несколько часов вся поверхность воздушного шарика оказывается покрытой небольшими приземистыми башенками застывшей пены (технически они известны как сосочки и названы так за свою форму, напоминающую соски женской груди). Теперь яйцо перемещается из «красной области» яйцевода, чье название говорит само за себя – это область, густо снабженная кровеносными сосудами, – в скорлуповую железу, и здесь другой набор распылителей начинает впрыскивать воду *между* порциями затвердевшей пены. Вода просачивается сквозь поверхность воздушного шарика – волокнистую оболочку яйца – в белок, лежащий под ней. Этот процесс известен как «набухание», возможно, потому что он заставляет белок увеличиваться в объеме, и, по мере того как происходит этот процесс, воздушный шарик раздувается почти до полного объема. Затем начинает действовать набор распылителей, разбрызгивающих концен-

¹⁴ Микрон (мк) – миллионная часть метра; тысячная часть миллиметра. – Прим. автора.

трированный раствор карбоната кальция на вершущи пенных капелек^[32]. Это происходит по всей поверхности яйца продолжительными всплесками активности, поэтому примерно через двадцать часов они образуют высокие колонны, тесно прижатые друг к другу, словно частокол забора. Их называют губчатым слоем, который заключает в себе вертикальные кристаллы кальция (разновидность кристаллического карбоната кальция). Когда эти столбики затвердеют, перед нами почти готовая скорлупа, но это еще не все. В некоторых местах столбики не соприкасаются друг с другом, оставляя крохотные вертикальные пустоты. Они становятся поровыми каналами – воздуховодами, которые соединяют подскорлуповую оболочку с полостью яйцевода, чтобы газы и водяной пар могли просачиваться сквозь скорлупу внутрь и наружу, позволяя эмбриону дышать. Как определяются количество и размер пор в яичной скорлупе – а они заметно различаются от вида к виду, – совершенно неизвестно.

Хотя прошло около двадцати часов с момента, когда дряблый воздушный шарик попал в яйцевод, процесс еще не завершился. В следующие и заключительные два или три часа еще один набор разбрызгивателей приходит в действие и начинает распылять цветные красители. Пигмент смешивается с последними слоями карбоната кальция и создает фоновую окраску поверхности яйца. Как только нанесение фонового цвета оказывается законченным, а иногда еще до этого, другой набор красящих орудий создает на поверхности яйца рисунок из пятен и полос, называемый пигментацией. Как именно красящие орудия производят и наносят пигменты на скорлупу – процесс сложный, и более подробно он будет обсуждаться далее. Последняя часть формирования скорлупы задействует еще одну группу распылителей, которая накладывает заключительный слой, похожий скорее на восковой слой на новом автомобиле. Но это не воск – это липкий белок, и в зависимости от видовой принадлежности самки он может смешиваться с каким-либо пигментом, но покрывает всю поверхность скорлупы и высыхает.

Аристотель по какой-то причине полагал, что скорлупа яйца остается мягкой, когда оно снесено, и затвердевает, охлаждаясь при контакте с воздухом¹⁵. Как объясняет Уильям Гарвей, с взглядами которого мы познакомимся в следующей главе, Аристотель считал так, думая, что яйцо с мягкой скорлупой не причинит самке боль во время его откладки «по той же самой причине, что яйцо, размягченное в уксусе, можно, как говорят, легко протолкнуть сквозь узкое горлышко бутылки». Гарвей комментирует: «Я соглашался с этим мнением Аристотеля в течение долгого времени, пока не провел собственный, совершенно убедительный опыт. А именно, я установил наверняка, что яйцо в матке почти всегда покрывается твердой скорлупой»^[33].

В течение двадцати четырех часов, предшествующих снесению первого в кладке яйца, самка очень занята и переживает стресс. Снесение яйца требует большого количества дополнительных питательных веществ, но труднее всего организму самки выработать кальций для скорлупы. Отчасти это происходит из-за того, что многие птицы не носят в своем теле больших запасов резервного кальция и зависят от получения его извне в сжатые сроки. Проблема стоит особенно остро для птиц вроде колибри, танагр и ласточек, чей типичный рацион не содержит большого количества кальция. Мой коллега, который исследовал деревенских ласточек, рассчитал, что в их обычном рационе из летающих насекомых содержится очень мало кальция. Поэтому, если бы у них не было альтернативного источника кальция, самка должна бы – что невозможно – кормиться на протяжении целых тридцати шести часов просто для того, чтобы накопить достаточно этого вещества для образования одного яйца^[34].

Количество кальция, необходимое для построения скорлупы, различается: оно больше у видов, которые формируют относительно толстую яичную скорлупу или имеют большие кладки, как, например, синица-лазоревка, способная отложить шестнадцать и более яиц. В действительности самка лазоревки вынуждена потреблять для скорлупы своих яиц больше кальция, чем есть во всем их скелете.

¹⁵ Так может происходить у рептилий, например у ящериц гекконов.

Откуда же поступает этот дополнительный карбонат кальция?

Конечно, в итоге он поступает из того, чем птица питается. Если в обычном рационе птицы присутствует много кальция – как у бородачей-ягнятников, значительную часть пропитания которых составляют кости их жертв, и у хищных птиц, сов и морских птиц вроде кайры, которые глотают свою животную добычу целиком, – никаких проблем нет. Проглоченный кальций поступает из кишечника в кровоток, временно в скелет, а затем в скорлуповую железу. Если в рационе достаточное количество кальция отсутствует, то самка может задействовать кальций из своего скелета, но это свойственно лишь немногим видам птиц. Исландский песочник – один из них, но здесь самка располагает запасами кальция, достаточными лишь для двух из четырех яиц ее кладки; остальное поступает из тех кормовых объектов, которые она может найти в те дни, когда в ее яйцеводе происходит образование яичной скорлупы^[35].

Во время формирования яичной скорлупы самки ищут источники кальция и отчетливо проявляют определенное пристрастие к нему. Я нахожу это одновременно и замечательным, и мало чем примечательным. Явление не должно удивлять нас, поскольку если бы у них не было такого пристрастия, их организм не смог бы создать отвечающую всем требованиям яичную скорлупу. А замечательно здесь то, что самка способна видеть разницу между бедными и богатыми кальцием видами пищи, а также то, что это пристрастие действует только в период формирования яичной скорлупы, обычно лишь по вечерам. Имея возможность выбора, домашние куры точно знают, что им нужно, и жадно набрасываются на пищу, к которой добавлены толченые раковины устриц (превосходный источник кальция)^[36].

Как самки птиц могут определить, что они нашли источник кальция? Исследования на домашних курах предполагают, что в поиске кальция присутствует как врожденный, так и полученный путем обучения компонент. Пока неизвестно, какими чувствами пользуются птицы для поиска кальция. Могут ли они чувствовать его запах? Могут ли они его видеть? Могут ли они ощущать его вкус? Мы этого просто не знаем. Разводимым в неволе птицам вроде волнистых попугайчиков и канареек обычно дают муку из скелета каракатицы¹⁶, которой они никогда не могли видеть до этого: как же они узнают, что им следует начать потреблять ее перед кладкой яиц?



Из всех способов восприятия, которыми обладают птицы, наиболее полезными при поисках кальция оказываются, вероятно, обоняние и вкус. Люди могут обнаруживать кальций по запаху, но свидетельства в пользу того, что мы можем распознавать кальций на вкус, до недавнего времени были гораздо менее определенными. Похоже, что нам не слишком хочется признавать, что млекопитающие (вроде нас самих) или птицы могли бы обладать определенными рецепторами на вкус кальция, потому что это опровергнет мнение о том, что мы обладаем лишь небольшим количеством основных вкусовых рецепторов (на сладкое, кислое, соленое и т. д.)^[37].

В хитроумном эксперименте, проведенном в 1930-е гг., Х. Гельвальд скармливал лишенным кальция курам либо чистые макароны, либо макароны, наполненные толченой яичной скорлупой, так, чтобы они не могли ощущать вкуса яичной скорлупы. Через четыре часа птицам открывали свободный доступ к толченой яичной скорлупе, и Гельвальд регистрировал,

¹⁶ Маленькая известковая пластинка, рудимент раковины у головоногих моллюсков каракатиц.

сколько ее они поедали. Птицы, которые не сознавали, что потребляют яичную скорлупу, спрятанную в макаронах, во второй части эксперимента съедали ее гораздо меньше, чем те, которым давали чистые макароны. Можно, таким образом, предположить, что куры, усвоившие невидимый ими кальций, так или иначе «узнали», что в их организме его оказалось достаточно, даже не испытав присутствия вещества на вкус. Однако этот эксперимент явно не устраняет возможности того, что куры могут ощущать вкус кальция. Кроме того, как вам скажет любой, кто был вынужден получать питание через трубочку, сам аппетит легко утоляется без необходимости ощущать вкус пищи. По-прежнему еще нужно показать, какими чувствами пользуются птицы для обнаружения кальция. У млекопитающих недавно был обнаружен ген рецептора вкуса кальция, и этот же самый ген может существовать у птиц. Также известно, что у различных видов животных вкусовые почки иногда действуют сообща, одновременно воспринимая разные вкусовые ощущения. Поэтому наверняка может оказаться, что у птиц в полости рта присутствуют специфические кальциевые рецепторы^[38].

Клесты – редкие обитатели угодий, где я живу, – на краю национального парка Пик-Дистрикт. По моим случайным наблюдениям – это птицы, пролетающие над моей головой или сидящие в кронах хвойных деревьев и извлекающие и поедающие семена из сосновых шишек. Когда я искал информацию о птицах, потребляющих кальций, я нашел несколько упоминаний о клестах. Орнитолог Роберт Пейн сообщил о том, как он удивился, наблюдая в Калифорнии клеста, кормившегося на земле, и не просто на земле, но клевавшего помет койота. Фактически птица – самка, строящая гнездо, – выбирала из фекалий хищника рассыпчатые фрагменты костей грызунов. В другом сообщении группу, насчитывавшую около пятидесяти особей, наблюдали во время клевания ими известкового раствора. Это заставило меня задаться вопросом о том, вынуждены ли самки клестов, у которых проходит формирование яиц, разыскивать специальные источники кальция в дополнение к своему обычному рациону из сосновых семян, бедному этим элементом^[39].

Для нескольких видов мелких куликов, гнездящихся в арктической тундре, кости грызунов являются основным источником кальция в составе их рациона. Самки, откладывающие яйца, выбирают косточки и зубы сибирских леммингов либо из скелетов, которые они находят, либо из погадок, которые отрыгивают поморники, поедающие леммингов^[40].

Деревенские ласточки, о которых я упоминал ранее, получают нужный им кальций, заглатывая богатый известью гравий, но многие мелкие птицы, похоже, полагаются на богатые кальцием ракушки улиток, которые они ищут на земле в период кладки яиц. Поиск улиток отмечен для многих видов, в том числе для больших синиц, желтоголовых и красноголовых королек и североамериканских трехпалых дятлов (*Picoides borealis*). Поиск кальция идет по вечерам, потому что формирование яичной скорлупы протекает главным образом ночью. Самки устраиваются на ночлег с животами, набитыми фрагментами раковин улиток, кальций из которых извлекается в течение ночи и откладывается в их яичной скорлупе. Эксперименты с домашними курами показали, что яйца самок, которым давали толченые раковины устриц в конце дня, гораздо реже имели дефектную скорлупу, чем у тех, которым скормливали толченые раковины только по утрам^[41].

Как показывает этот пример и как известно всем птицеводам, недостаток кальция может вызвать нарушение процесса размножения. Дефектные яичные скорлупки – лишь один показатель этой закономерности; без достаточного количества кальция птицы могут откладывать яйца без скорлупы заключенными лишь в подскорлуповую оболочку, и они, конечно, обречены. При нехватке кальция некоторые птицы будут вообще не в состоянии размножаться. Легко представить себе, что у домашней или клеточной птицы нехватка кальция будет результатом небрежного ухода, но верно ли, что дикие птицы всегда могут найти достаточное количество кальция?

Неверно. В 1980-е гг. в Нидерландах Питер Дрент и Ян Вийбо Вольдендорп обнаружили, что большие синицы с трудом получали количество кальция, достаточное для формирования нормальной яичной скорлупы. У голландцев есть несколько поводов быть знаменитыми, в том числе потому что их сельское хозяйство и индустриализация – одни из самых интенсивных в Европе. Обе эти отрасли экономики ответственны за выпадение кислотных дождей. Те, в свою очередь, вызвали ухудшение качества почвы, сокращение площади лесных местностей и резкое сокращение численности улиток^[42].

Кислотные дожди впервые появились в XIX в.; они выпадают, когда загрязнители вроде диоксида серы и оксида азота (главным образом от работающих на угле электростанций) выбрасываются в атмосферу, где растворяются в капельках воды облаков и оседают на землю в виде дождя или снега. Результат – закисление водоемов, а также пагубное воздействие на почвы и растительность. Лишь в 1970-х гг. стали очевидными все последствия кислотных дождей: гибель рыбы, ускоренное разрушение старинных зданий и исчезновение из почвы (так называемое выщелачивание) карбоната кальция, губительно влияющее на популяции улиток^[43].

Отсутствие улиток, особенно в местах с бедными песчаными почвами, где мало альтернативных источников кальция, приводило к тому, что голландские большие синицы и другие мелкие птицы откладывали яйца, скорлупки которых обычно были «очень тонкие, зернистые, пористые, хрупкие и без цветных пятен». В бедных кальцием лесистых местностях самки больших синиц тратили много времени на поиски улиток, а когда не могли найти их вообще (или в достаточном количестве), в отчаянии поедали гравий и песок. Некоторые самки вообще не сумели отложить яйца, в яйцеводах других формировалась дефектная скорлупа, а иногда птицы откладывали яйца вообще без скорлупы^[44]. Единственными пернатыми, которых это, похоже, не затронуло, были те из них, чьи территории перекрывали популярные места для пикников, где они могли найти достаточно фрагментов скорлупы от сваренных вкрутую куриных яиц, оставленных неопытными участниками пикников! Что любопытно, мухоловки-пеструшки, гнездящиеся в том же самом лесу, что и большие синицы, не испытывали никаких проблем, формируя нормальную яичную скорлупу. Изначально причину этого видели в том, что у мухоловок (перелетных птиц, в отличие от синиц) яйца начинали формироваться вскоре после прилета из Африки, но позже выяснилось, что мухоловки-пеструшки ищут многоножек и мокриц, экзоскелеты которых богаты кальцием. Неясно, почему этого не делают большие синицы^[45].

Понимание того вреда, который несут кислотные дожди, пришло с запозданием, но позже оказалось, что они оказывали отрицательное влияние на скорлупу птичьих яиц еще со времен промышленной революции, и положение неуклонно ухудшалось. Это изящно продемонстрировало исследование Риса Грина, и он сделал данное открытие почти случайно. Грин, одновременно работавший в Кембридже и Королевском обществе защиты птиц (Royal Society for the Protection of Birds, RSPB), искал возможные причины снижения численности британских белозобых дроздов. Он задался вопросом, могло ли продолжающееся закисление горных местообитаний белозобого дрозда привести к уменьшению толщины яичной скорлупы и к снижению успеха в размножении, как в случае с голландскими большими синицами. При этом он предполагал, что на другие виды дроздов – черного дрозда, певчего дрозда и дерябы, размножающихся в низменностях, где воздействие закисления было гораздо менее очевидным, – оно так не повлияет. Используя музейные коллекции яичной скорлупы, собранные с 1850 г., Грин сумел отследить изменения в толщине скорлупы во времени. Яичные скорлупки у белозобых дроздов демонстрировали непрерывное уменьшение толщины, но то же самое происходило со скорлупой трех других видов дроздов. Похоже, все они пострадали от последствий закисления и, что было критически важно, от исчезновения улиток^[46].

Изменения в законах, регулирующих промышленные и сельскохозяйственные выбросы, уменьшили выпадение кислотных дождей, так что популяции улиток и качество яичной скор-

лупы у синиц и дроздов начали восстанавливаться, но скорлупа по-прежнему остается тоньше, чем была раньше^[47].

Кислотный дождь был не единственной связанной с кальцием проблемой, выпавшей на долю птиц из-за вреда, причиняемого людьми окружающей среде. Гораздо более серьезная и коварная проблема появилась в период между 1940-ми и 1970-ми гг. из-за пестицидов. Изобретенное в 1939 г. хлорорганическое соединение, известное как ДДТ (дихлордифенилтрихлорэтан), оказалось настолько эффективным в предотвращении распространения человеческих болезней, переносимых насекомыми, что это, как говорили, даже помогло союзникам выиграть Вторую мировую войну. Эффективность его была такова, что к 1970-м гг. ДДТ использовался по всему миру. Его отрицательное действие на живую природу, и на популяции диких птиц в том числе, стало очевидным почти с момента изобретения препарата, но его изготовители потрясюще преуспели в обмане или, возможно, действовали в сговоре с правительством США, поэтому могли использовать его в сублетальных дозах на обширных территориях суши. В 1940-е и 1950-е гг. власти США даже разбрызгивали ДДТ на занятых людьми пляжах, чтобы оградить купальщиков от кусачих мух: «услуга» рекламировалась с использованием изображений беззаботных детей, резвящихся в облаках ДДТ.

ДДТ накапливается (в чуть измененной форме, называемой ДДЭ – дихлордифенилди-хлорэтилен) вверх по пищевой цепи, поэтому было обнаружено, что его содержание у высших хищников вроде хищных птиц, сов и цапель в итоге оказалось очень высоким. В настоящее время его воздействие на эти виды птиц хорошо изучено. Начиная с 1960-х гг. обнаруживалось, что хищные птицы откладывали яйца с исключительно тонкой скорлупой, которую насиживающая птица всякий раз раздавливала. Измерения яичной скорлупы из музейных коллекций слишком красноречиво показывали, что уменьшение толщины скорлупы точно совпадало с началом использования ДДТ. Потребовалось гораздо больше времени, чтобы установить ответственный за это физиологический механизм: ДДТ мешал работать должным образом ферменту, важному для формирования яичной скорлупы. Фактически ДДЭ останавливал секрецию необходимого для скорлупы кальция быстрее, чем это происходило бы в отсутствие вещества, что приводило к резкому уменьшению ее толщины. Истончение яичной скорлупы в 1960-х гг. происходило не из-за нехватки кальция, а из-за химического вещества, которое мешало птицам его использовать. Как заметил Марк Кокер в своей книге «Клакстон: полевые заметки с маленькой планеты» (Claxton: Field Notes from a Small Planet), для птиц вроде соколов-сапсанов «разница между выживанием и вымиранием... покоилась на половине миллиметра кальция»^[48].

Использование ДДТ и других ядовитых пестицидов было в конце концов запрещено в Великобритании и Северной Америке в 1970-х гг., а в 2001 г. – во всем мире. Толщина яичной скорлупы хищных птиц вновь быстро увеличилась, но поводов для самоуспокоения у нас нет. В 2006 г. защитники природы обрадовались, обнаружив, что пара калифорнийских кондоров – вида, находящегося на грани полного исчезновения, – загнездилась в районе Биг-Сур на побережье Калифорнии. Но радость была недолгой: едва снеся яйца, родители сразу раздавили их в гнезде. Скорлупа яиц оказалась очень тонкой, а анализ показал, что она переполнена ДДЭ. Это была загадка. ДДТ был запрещен уже сорок лет – как же это могло случиться? Ответ удручает. Между 1950-ми и 1970-ми гг. химическая компания «Монтроуз», которая выпускала ДДТ, очевидно, сбрасывала его сотнями тонн в лосанджелесскую канализацию, откуда он проделал свой коварный путь из накопившихся морских отложений в ткани рыбы и морских львов, чьими трупами кормятся прибрежные кондоры^[49].

Мы должны поблагодарить Рэчел Карсон и ее книгу «Безмолвная весна» (Silent Spring; 1962) за спасение нас и нашей живой природы от жадного, неэтичного бизнеса производителей пестицидов. Карсон, проигравшая собственную битву с раком в 1964 г., начала движение за охрану окружающей среды, но эта битва, увы, еще далека от завершения^[50].



В июле 2013 г. мне рассказали об одной публикации в Интернете, где утверждалось, что яйца кайры могут быть самоочищающимися. Я бы покривил душой, сказав, что когда-либо слышал об этом. За годы наблюдений за кайрами я знал, что их яйца неизменно были покрыты грязью, и совершенно непонятно, как она могла быть удалена. Заинтересовавшись, я посетил вебсайт и оказался заинтригован вдвойне. Это было сообщение о докладе, сделанном на конференции в Испании человеком с истинно португальской фамилией – Стивом Португалом. Оно вызвало огромный интерес: во-первых, из-за того что ученые редко разглашают свою работу до того, как ее рассмотрят их коллеги и она будет издана, во-вторых, как раз из-за самого открытия.

Португал случайно пролил немного воды на яйцо кайры, лежавшее у него на столе, и заметил, что вместо того, чтобы покрыть всю его поверхность, вода собралась в виде отдельных серебристых капелек. Эффект в точности напоминал то, что можно увидеть на листьях лотоса и многих других растений. Португал понимал, что причина кроется в строении листа или скорлупы, и, по крайней мере, для лотоса эффект самоочистки был известен. Дело в том, что вода, образуя почти сферические капельки, убирает с поверхности листьев все постороннее, и, когда лист наклонен, вода скатывается с него, унося загрязнение с собой.

Я никогда не задумывался о микроструктуре скорлупы яйца кайры. Сразу после прочтения статьи я перешел из своего кабинета в лабораторию и поместил яйцо кайры под препаровальную лупу. При большом увеличении поверхность яйца напоминала горный хребет Гуйлинь в Китае – множество остроконечных пиков. Затем я заменил яйцо кайры яйцом гагарки и посмотрел его под микроскопом. Для двух столь близкородственных видов отличия были примечательными: теперь я смотрел на низкие округлые холмы Саут-Даунс в Англии. Я не мог поверить, что никогда не задумывался рассматривать яичную скорлупу таким образом. Из-за случайно пролитой воды Португал заметил, что ландшафт из островерхих гор на яйце кайры был очень похож на прыщеватую поверхность листьев лотоса – отсюда и способность обоих объектов заставлять воду собираться в крохотные шарики. Поверхность такого рода известна как гидрофобная (от слов *hydro* – вода, *phobic* – пугающий, то есть отталкивающий).

Объяснение Португала состояло в том, что кайрам необходим механизм для борьбы с брызгами соли с моря и с множеством отходов от других птиц в местах их гнездования. Отходы – это то, что известно среди исследователей морских птиц под обозначением «дерьмо». И хотя кайры действительно насиживают яйца в условиях, далеких от гигиенических, я упустил из вида возможность, что их яйца могут быть самоочищающимися. Однако различия между поверхностью скорлупы яиц гагарки и кайры заставили меня задаться вопросом: а играет ли гигиеническую роль прыщеватая поверхность яйца кайры, как это думает Стив Португал? Яйца гагарки вряд ли когда-нибудь пачкаются фекалиями, потому что эти птицы гнездятся обособленно и достаточно заботливы, чтобы выбрызнуть свои жидкие экскременты поодаль от гнезда. Кайры, в противоположность им, напоминают неосторожных инвалидов, страдающих недержанием.

Препаровальная лупа – не лучший способ исследования поверхности яйца. Гораздо больше открывает нам растровый электронный микроскоп, который дает превосходные, четкие трехмерные изображения в более сильном увеличении. Я предоставил несколько фрагментов скорлупы нашей университетской службе по работе с электронным микроскопом,

и несколько часов спустя у меня было несколько красивых изображений, которые сделали различие между скорлупой яиц кайры и гагарки еще более очевидным.

Четкие черно-белые изображения на экране компьютера заставили меня подумать о яйцах бескрылой гагарки – вымершего гигантского родственника кайры и гагарок. Мы знаем, что бескрылые гагарки гнездились большими колониями, но теснились ли они бок о бок в фекальной грязи, как кайры, или держались на расстоянии друг от друга из гигиенических соображений, как гагарки? Возможно, поверхность скорлупы их яиц могла рассказать мне об этом.

Но каким же образом можно исследовать поверхность яйца бескрылой гагарки? Это вымерший вид, и по всему миру в различных музейных коллекциях находится очень мало яиц. Кто позволил бы мне исследовать один из этих почти бесценных экземпляров? За двадцать лет до этого я посещал университетский Музей зоологии в Кембридже, чтобы спросить хранителя, можно ли мне исследовать одно из их восьми яиц бескрылой гагарки для другого проекта. Он согласился, но, когда показывал мне яйцо, произнес то же самое предписание, какое однажды использовал мой дед, сказав о женщинах: смотреть можешь, но дотрагиваться – ни-ни.

Что мне действительно было нужно – это фрагмент яичной скорлупы бескрылой гагарки, который я мог бы исследовать с использованием растрового электронного микроскопа. Существует два иллюстрированных каталога почти всех известных яиц бескрылой гагарки, и по изображениям было ясно, что за прошедшие годы одно или два были повреждены. Это позволяло предположить, что могли существовать осколки скорлупы, находящиеся на дне выставочных ящиков, которые я мог бы получить. Я написал в несколько музеев, в том числе в Музей естествознания в Тринге, но все они сказали мне одно и то же: никаких осколков у них не было. Любые кусочки яичной скорлупы расценивались как беспорядок, и их, похоже, просто выбросили. Я был разочарован, если не сказать больше, но у меня оставался другой путь – посмотреть, не позволит ли мне музей исследовать их целые яйца под моей препаровальной лупой.

Я не стал обращаться в Кембридж, но не потому, что они отказали ранее, а потому что музей находился в процессе перемещения на новое место и все их образцы были запакованы и недоступны. Поэтому я начал с просьбы к Дугласу Расселу из Музея естествознания в Тринге. Он согласился с некоторыми условиями, и через несколько дней мы с моим научным ассистентом Джейми Томпсоном выехали из Шеффилда в Тринг с препаровальной лупой, камерой, компьютером и массой другого оборудования в багажнике взятого напрокат автомобиля. Оказавшись в музее, мы устроили временную лабораторию на скамейке среди кажущихся бесконечными музейных витрин с яйцами. Мы забаррикадировались во избежание разного рода случайных встреч. Дуглас дал нам слепок парижского яйца бескрылой гагарки, чтобы попрактиковаться на нем. Такие точные копии не являются чем-то необыкновенным. Некоторые из них изящно окрашены, чтобы соответствовать настоящим яйцам. Было вполне разумно отработать наш порядок фотосъемки на муляжах яиц, прежде чем посмотреть настоящие.

Убедившись, что нам можно доверять, Дуглас предоставил нам в надлежащем порядке шесть драгоценных яиц – каждое в своей коробке, покрытой сверху стеклом. Они действительно внушали благоговение. Будучи значительно большего размера, чем яйца кайры или гагарок, по форме они представляли собой нечто среднее между ними. Каждая коробка была немногим больше, чем сами яйца, а на вате, в которой покоилось каждое яйцо, лежала напечатанная этикетка с краткой историей каждого из них. Поскольку эти замечательные яйца, с одной стороны, являются такой редкостью, а с другой – хорошо известны специалистам, история судьбы каждого яйца в руках коллекционеров была придирчиво отслежена – кое-кто мог бы сказать, патологически придирчиво.

Мы осмотрели их и решили, что начнем с четырех самых безупречных яиц, оставив два слегка поврежденных напоследок.

Первая коробка содержит яйцо, известное как яйцо Тристрама и происходящее из Исландии, вероятно, с острова Элдей, где в июне 1844 г. были истреблены последние – самые последние – бескрылые гагарки. После нескольких смен владельца яйцо было куплено в 1853 г. орнитологом священником Генри Бейкером Тристрамом, который благодаря своему общению с Альфредом Ньютоном был первым, кто понял, что естественный отбор может объяснять внешний вид птиц и их яиц. Это могло бы сделать его героем-эволюционистом, но, увидев, как Томас Генри Гексли разгромил епископа Уилберфорса во время их знаменитого спора «религия против эволюции» в Оксфордском музее в 1860 г., Тристрам отрекся от своей веры в естественный отбор. Для многих та встреча превратилась в водораздел между могуществом Бога и естественного отбора в сфере объяснений мира природы, где Гексли выступал в роли рупора Дарвина, а Уилберфорс, епископ Оксфордский, сражался за церковь. Когда Тристрам умер в 1906 г., его огромная коллекция вместе с яйцом бескрылой гагарки была куплена неким мистером Кроули, который передал ее Музею естествознания в 1937 г., где она и пребывает с тех пор.

Мы осторожно сняли стеклянную крышку и поместили коробку под препаровальную лупу. Я затаил дыхание. Одно неверное движение – и моя орнитологическая репутация могла рухнуть. Я поместил коробку под линзу, установил самое малое увеличение, пока поверхность яйца не оказалась в фокусе, и начал усиливать увеличение. Изображение было потрясающим. Я сразу же увидел, что здесь нет никакого сходства с поверхностью скорлупы яиц кайры. Там не было никаких островерхих гор; вместо этого я увидел открытый дворик, вымощенный плоскими плитами, более грубыми, чем на скорлупе виденных нами ранее яиц гагарки. Между плитами я едва мог разглядеть отверстия пор. Подогретые любопытством и вполне удовлетворенные, мы сделали фотографии и записали самое важное из увиденного.

Следующим было яйцо из коллекции Спалланцани. Названное по имени итальянского священника и ученого XVIII в., оно было, как говорилось выше, возможно, самым старым экспонатом такого рода во всем музее. Оно бесспорно было приобретено Спалланцани в 1760 г., но где? Никто не знал. В итоге оно оказалось в коллекции лорда Ротшильда, заплатившего в 1901 г. за него «существенную сумму», а когда тот умер в 1937 г., его коллекция была завещана Музею естествознания. Это одно из самых красивых среди яиц бескрылых гагарок, с замечательными карандашными каракулями цвета зеленого мха на тупом конце. При рассмотрении через лупу его поверхность походила на яйцо, принадлежавшее Тристраму. Я почувствовал облегчение: это было начало некоторой закономерности.

Названное по имени своего владельца, передавшего его музею в 1949 г., яйцо лорда Лилфорда оказалось не столь привлекательным, как два предыдущих, с менее отчетливыми значками, оставленными коллекционером. Двигая открытую коробку по основанию препаровальной лупы, я отрегулировал фокус, но не мог поверить тому, что видел. Поверхность яйца выглядела совершенно гладкой, испещренной лишь отверстиями пор, которые пронизывали ее поверхность, и напоминала яичную скорлупу страуса. Это был сильный удар. Это означало, что между отдельными особями бескрылой гагарки существовала огромная изменчивость по строению поверхности их яиц. Но в то же самое время это казалось невероятным: прежде я не видел такой изменчивости, но как же иначе можно было объяснить этот резко различающийся ландшафт? Я глубоко вздохнул и, вновь припав к окулярам препаровальной лупы, начал рассматривать поверхность яйца. Вновь и вновь она оказывалась невыразительной, словно тундра. Однако в одном месте я заметил несколько отметин, и некоторые из них тянулись параллельно друг другу по короткой широкой дуге. Это были неглубокие канавки, и они вызвали у меня вспышку разочарования и осознания – с яйца соскребли его неровную облицовку. Преодолевая смятение, нахлынувшее на меня, я вспомнил сказанное в некоторых старых книгах, что коллекционеры яиц часто использовали едкие смеси для удаления с яиц птичьего помета, грязи и грибковых наростов.

Когда я обдумывал это, Дуглас появился вновь и спросил, как наши успехи. Рассказав ему о почищенном яйце, я видел по его лицу, что он расстроился так же, как и мы. Он исчез, но лишь затем, чтобы вернуться, держа книгу, посвященную восстановлению и очистке яиц. «Да, – сказал он, – едкая сулема – вот что использовали коллекционеры прошлого; она также известна как хлорид ртути». Затем он объяснил, что из-за того, что яйца бескрылых гагарок были настолько драгоценными, а коллекционеры так сильно желали похвастаться своими трофеями, они сделали всё, чтобы яйца были чисты и свободны от грибков. Удивительно, что мы были первыми, кто заметил, что часть яиц бескрылой гагарки из Музея естествознания была испорчена таким способом^[51]. Позже я нашел письменное свидетельство того, что яйца действительно очищались подобным образом: Саймингтон Грив в своей монографии 1885 г. о бескрылой гагарке упоминает яйцо, которое было настолько грязным, что трудно было судить о том, что это вообще за предмет; затем в 1840-е гг. оно было куплено Фридрихом Тинеманном, который понял, с чем имеет дело, почистил его и приобщил к своей коллекции^[52].

Будь это яйца почти любого другого вида, я бы не стал беспокоиться о том, что с них полностью соскребли внешний слой – но это же яйца бескрылой гагарки! Убийственной иронией казалось то, что в попытке восславить красоту принадлежащих им яиц люди невольно избавились от их существенной, хотя в значительной степени невидимой части.

Из оставшихся трех яиц два других также обскребли до гладкости – и они были бесполезны для нашего исследования. Единственным утешением служило то, что эти операции открыли невидимые до того поры, что позволило нам картировать их распределение и оценить их количество. Это принесло некоторое утешение, потому что, вероятно, нет никакого другого способа, при помощи которого мы могли бы легко получить такую информацию (см. ниже)^[53].

В недавнем сообщении об одном из последних трех яиц бескрылой гагарки, которые мы исследовали, говорится: «Принадлежность этого яйца, ныне выцветшего и разбитого, можно отследить до того момента, когда им владел Уильям Буллок, ювелир, торговец редкостями и страстный коллекционер»^[54]. Как было очень хорошо видно сквозь стеклянную крышку коробки, это яйцо повреждено: около трети его скорлупы отсутствовало. И до того как мы начали разглядывать поверхность яичной скорлупы через препаровальную лупу, я не мог не подумать, что это сулит нам возможность заполучить фрагмент для исследования под растровым электронным микроскопом, но не смел попросить об этом. Если бы такое предложение последовало, все было бы хорошо и прекрасно; если бы его не было, я бы отдал дань уважения честности хранителя Дугласа.

Мы ехали обратно в Шеффилд по унылым дорогам города Милтон-Кинс, преследуемые образами яиц, испорченных чисткой, но удовлетворенные тем, чего смогли добиться, работая с тремя хорошо сохранившимися экземплярами, и очень благодарные хранителю за его активную помощь.

На следующий день после того, как я загрузил на компьютер все наши фотографии и начинал уже обдумывать, как мы будем их анализировать, зазвонил телефон. Это был Дуглас. «Хорошие новости», – произнес он в явном возбуждении. Он рассказал, что, когда клал яйцо на его надлежащее место в музейном шкафу, то заметил в ящике небольшой пакет. Его сопровождало письмо, датированное 19 января 2001 г., от археолога Джейн Сайдел, в котором она благодарила предыдущего хранителя Майкла Уолтерса за то, что тот предоставил ей кусочек скорлупы яйца бескрылой гагарки для того, чтобы сделать несколько снимков при помощи растрового электронного микроскопа. Первой реакцией Дугласа было потрясение. Он был ошеломлен и просто не мог представить себе, что его предшественник подверг опасности образец бескрылой гагарки для этой цели – пусть даже весьма важной для науки. Далее в письме говорилось, что изображения были получены, но остались неопубликованными. Пока Дуглас говорил со мной по телефону, я нашел в Google имя Джейн Сайдел вместе со словами «бескрылая гагарка», из чего выяснилось, что даже через тринадцать лет ничего не было опубликовано.

Дуглас сказал, что в пакете есть еще и фрагмент скорлупы и что я мог бы одолжить его, чтобы сделать свои снимки при помощи РЭМ. В противном случае он готов сам выяснить, есть ли у Джейн собственные оригинальные фотографии, чтобы прислать их мне. Тут мне пришлось задуматься, от какого же яйца этот фрагмент? Я мог слышать, как Дуглас перелистывает страницы письма, отыскивая номер образца. Какой из них это был? «Буллока?» – кажется, спросил я. Так как это действительно оказалось яйцо из коллекции Буллока – одно из тех, поверхность которых отскребли дочиста, сердце у меня упало, но я понял сразу, что это должно быть именно то яйцо. Взять кусочек от поврежденного яйца Буллока и было *моей* первой мыслью, едва я увидел его. Хвала небесам, я ничего не просил, и мое желание исполнилось. Удачей было то, что Джейн из-за загруженности работой не смогла вернуться к публикации, потому что сделай она это, не осознав того, что яйцо обскребли, пока чистили, – и мы покатались бы вниз по неверной и неровно мощенной дорожке.



Будучи заключен в скорлупу яйца, эмбрион птицы должен каким-то образом дышать. Но, вместо того чтобы использовать легкие, как делаем мы, втягивая в себя воздух и выбрасывая наружу двуокись углерода и водяной пар, он на протяжении большей части своего развития полагается на «диффузию» – естественное движение газов, – процесс во многом тот же, какой мы видим у насекомых (которые тоже лишены легких). Фактически для газообмена с внешней средой и у насекомых, и в яйце птиц используется один и тот же механизм: крошечные поры и поровые каналы, которые соединяют внешнюю среду с внутренней организма. Сотни и тысячи крошечных пор распределены по всей поверхности скорлупы птичьего яйца. Через них кровеносная система эмбриона открыта для обмена газами с внешним миром¹⁷. Часть сети кровеносных сосудов эмбриона находится вне его тела и ветвится под яичной скорлупой, собирая кислород и выпуская наружу углекислый газ. Эта структура носит неуклюжее название «аллантаис» и аналогична плаценте у млекопитающих^[55].

¹⁷ У насекомых механизм доставки кислорода из воздуха в организм несколько иной: все их тело пронизано сетью трубочек-трахей, которые доставляют кислород непосредственно к тканям. У эмбриона птицы в процессе переноса кислорода между внешней средой и тканями тела имеется посредник – кровь.

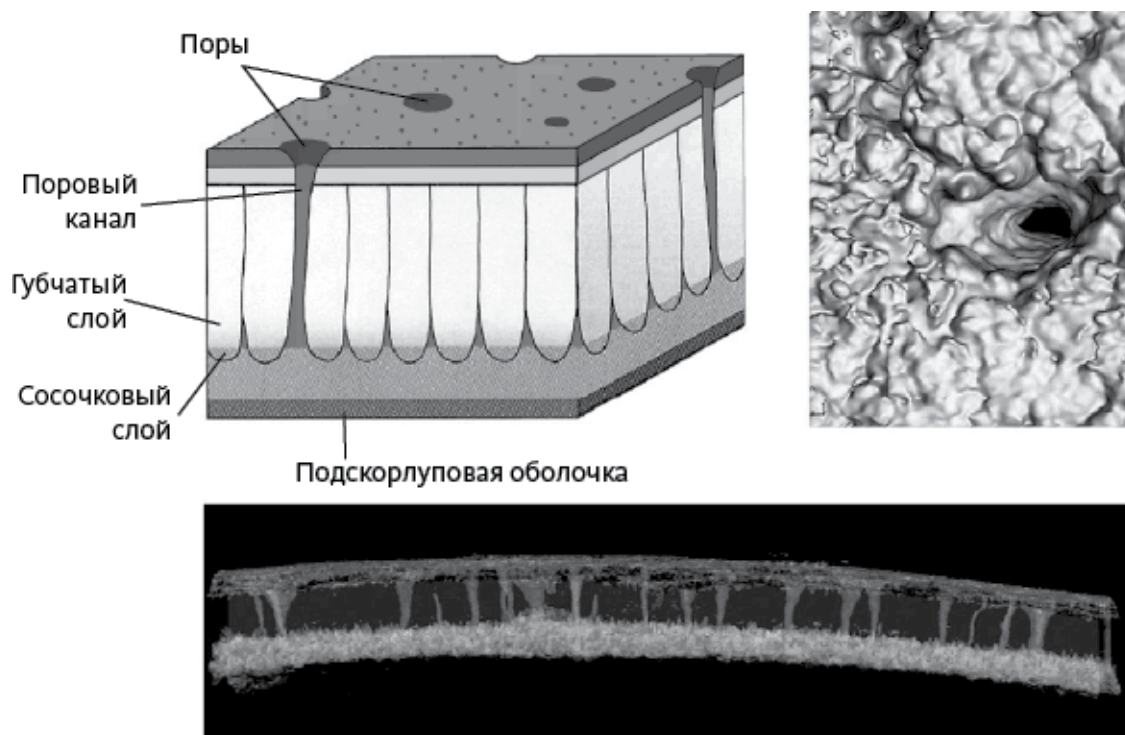


Рис. 4. Скорлупа яйца. *Вверху слева:* трехмерное изображение кусочка скорлупы. *Вверху справа:* отверстие поры – вид сверху – на внешней поверхности яйца кайры. *Внизу:* созданное методом компьютерной томографии микроскопическое изображение (по сути, микрорентгеновский снимок) кусочка скорлупы кайры, демонстрирующее воронкообразные поры, тянущиеся от внешней (вверху) к внутренней стороне скорлупы. Толщина скорлупы – около 500 мкм

Поры в скорлупе птичьих яиц обнаружил в 1863 г. Джон Дэви, брат известного химика сэра Хэмфри Дэви. Джон был медиком и ученым-любителем, который помогал брату с его экспериментами. Известный своим «довольно поверхностным любопытством»^[56], Джон стал пионером в исследовании птичьих яиц и сообщил некоторые свои наблюдения на осенней встрече Британской ассоциации содействия развитию науки в Ньюкасле в 1863 г. Находясь под впечатлением от огромной изменчивости толщины яичной скорлупы у различных видов, он исключительно логическим путем сделал вывод: толщина яичной скорлупы связана с весом насиживающей птицы. Затем он отметил:

Безотносительно степени толщины скорлупы она неизменно проницаема для воздуха, прежде всего, полагаю, посредством крохотных отверстий – каналов – в корке [скорлупе]... Каждый раз, когда я помещал яйцо под воду, при помощи воздушного насоса лишенную воздуха [то есть в вакуум] ... было заметно, как воздух поднимался потоками из определенных точек, представляя доказательство таковых каналов^[57].

Количество пор в яйце заметно меняется от вида к виду, что частично, хотя и не полностью связано с размером яйца, в порядке уменьшения: примерно 30 000 в яйце страуса эму; 10 000 в курином яйце; 2200 в яйце алеутского пыжика, около 300 в яйце крапивника и, по нашей приблизительной оценке, около 16 000 в яйце бескрылой гагарки. В куриных яйцах плотность пор сходна в середине и на тупом конце яйца, а самая низкая – на остром конце^[58]. Поскольку поры довольно прямолинейны и тянутся вертикально от внутренней до внешней стороны скорлупы, их длина обычно сходна с толщиной скорлупы. У большинства видов поры – простые одиночные трубочки, но у страусов, чья скорлупа яиц очень толстая, поры иногда могут иметь два или три ответвления. Яйцо крапивника, весящее около одного

грамма, имеет каналы пор диаметром около 3 мкм. На другом конце шкалы стоят поры в яйце эму, весящем 800 г – они достигают ширины 13 мкм^[59].

В целом число и размеры пор определяют, в каком количестве и насколько быстро кислород проникает в яйцо. Помимо удаления нежелательного углекислого газа, поры позволяют развивающемуся эмбриону избавляться от водяного пара. Во время роста эмбрион выделяет воду, называемую метаболической и образующуюся в результате метаболизма пищи. У нас происходит тот же самый процесс: мы выделяем метаболическую воду и избавляемся от ее части, по крайней мере в виде водяного пара, когда дышим. Различные виды пищи высвобождают разное количество метаболической воды: например, 100 г жира производят 110 г воды, 100 г крахмала создают 55 г воды, а 100 г белка высвобождают 41 г воды.

Если представление о метаболической воде кажется трудным для понимания, позвольте мне рассказать вам о зебровой амадине, крохотной птичке из Австралии, которая великолепно приспособлена к выживанию в очень засушливых условиях пустыни, но более знакома в наши дни как клеточная птица. В неволе и при кормлении только стандартными сухими семенами для птиц, зебровые амадины способны выжить без воды в течение как минимум восемнадцати месяцев^[60]. Они могут делать это, используя метаболическую воду, выделяемую, когда они переваривают сухие семена. Именно этот физиологический подвиг позволяет зебровой амадине выживать в самых засушливых пустынях Австралии. Это частично объясняет их появление в Европе в качестве клеточных птиц в начале 1800-х гг. – возможно, потому что они смогли пережить шестимесячный морской путь до Европы, часто, как мне кажется, без свободного доступа к воде.

В процессе роста развивающийся внутри яйца птенец выделяет большое количество метаболической воды из богатого жиром желтка. Эта вода должна быть удалена, иначе эмбрион утонул бы, если так можно выразиться, в собственных соках, и он справляется с проблемой, позволяя воде диффундировать в виде водяного пара сквозь поры в скорлупе. В результате в ходе инкубации яйца теряют вес. Замечательно, что, несмотря на огромную изменчивость между видами птиц по размеру яиц (от 0,3 г до 9 кг по весу), по продолжительности инкубации (10–80 дней) и относительному размеру желтка (от 14 до 67 %), потеря воды за время между откладкой яйца и вылуплением птенца всегда составляет примерно 15 % от исходного веса яйца. Водяной пар, улетучившийся во время инкубации, гарантирует, что относительное количество воды в яйце у птенца во время проклева останется тем же самым, каким было, когда яйцо было отложено. Иными словами, посредством естественного отбора состав свежеснесенного яйца эволюционировал, чтобы гарантировать правильное состояние тканей только что вылупившегося птенца в отношении содержания в них воды. За счет естественного отбора была достигнута такая суммарная эффективность движения газов через поры, что птенец перед вылуплением избавляется от всей метаболической воды, вырабатываемой им в ходе развития. Одно из последствий этой потери водяного пара – пространство в яйце, составляющее примерно 15 % от его объема, которое превращается в воздушную камеру на тупом конце яйца и снабжает птенца – как мы увидим в главе 8 – необходимым количеством воздуха прямо перед тем, как он выклюнется^[61].

Воздушная камера формируется между внутренней и наружной подскорлуповыми оболочками, когда яйцо откладывается. Когда оно охлаждается, а его содержимое сжимается после того, как яйцо покидает тело самки, воздух втягивается в него сквозь поры и накапливается в линзовидной полости на его тупом конце. Если вы поместите куриное яйцо против источника яркого света, то сможете увидеть воздушную камеру.

Когда вы чистите сваренное вкрутую яйцо, присутствие воздушной камеры выдает уплощенная поверхность белка на его тупом конце, где воздушная камера прижималась к белку. В 1600-х гг. Уильям Гарвей был первым, кто задумался о роли воздушной камеры, отвергая широко распространенное в те времена поверье о том, что ее положение в яйце указывает на

пол птенца. По мере развития воздушное пространство увеличивается в размере, и благодаря этому вы можете оценить возраст яйца или стадию его развития, глядя на то, как оно плавает в воде: очень свежее яйцо, в котором фактически нет никакой воздушной полости, тонет; более старые яйца плавают.

Поскольку газы ведут себя под давлением иначе, мы могли бы ожидать, что размер и количество пор (эффективная площадь пор) будут отличаться у птиц, размножающихся на различной высоте над уровнем моря. А именно, на больших высотах потеря газов будет меньше. И это подтверждается сравнением птиц, размножающихся на различных высотах над уровнем моря: у видов, обитающих на больших высотах, в скорлупе яиц пор меньше и сами они более узкие. Это говорит о способности птиц веками приспосабливаться к местным условиям. Иными словами, птицы, размножающиеся на различных высотах над уровнем моря, в ходе эволюции приобрели различную эффективную площадь пор, подобную тому, как у зверей, размножающихся ближе к полюсам, поверхность ушей и других выступающих частей тела будет иметь меньшую площадь. Однако тот факт, что одинаковые закономерности в эффективности площади пор наблюдались у домашних кур, содержащихся на различной высоте над уровнем моря, говорит о том, что возможность адаптации к местным условиям здесь маловероятна. Серьезной проверкой этого было исследование яиц от одних и тех же особей – в данном случае опять-таки кур, содержавшихся на малых и больших высотах. Когда такое исследование провели, оказалось, что эти птицы способны определять разницу в высоте над уровнем моря и обладают физиологической гибкостью формировать яичную скорлупу, поры в которой соответствующим образом различаются по размерам и количеству. Это открытие, сделанное одним из величайших пионеров в области биологии яйца и яичной скорлупы, Германом Раном и его коллегами в 1970-е гг., позволило выявить одно из самых замечательных приспособлений среди всех наблюдаемых у птиц^[62]. Просто задумайтесь над возможными механизмами, благодаря которым это происходит: птица должна быть способна определять атмосферное давление и каким-то образом передавать сигнал через мозг к скорлуповой железе, где формируется скорлупа, чтобы создать яичную скорлупу с соответствующим количеством пор. Просто невероятно!

Поры позволяют эмбрионам, близким к вылуплению, воспринимать сигналы из внешнего мира – по крайней мере, его звуки и запахи. Эксперименты с курами показывают, что после того, как эмбрион продырявил клювом стенку (глава 8), но еще до того, как разрушена сама скорлупа, цыпленок может распознавать различные запахи. Эмбрионы, подвергнутые на этой стадии воздействию запаха некоторых веществ, после вылупления из яйца оказывали предпочтение ассоциирующимся с этим запахом видам пищи^[63]. На мой взгляд, это напоминает слегка нереалистичный эксперимент с довольно странной интерпретацией. Сложно представить себе насиживающую родительскую особь, от которой исходит достаточно ощутимый запах пищи, которую она потребляла. Более вероятно, что эмбрион запоминает запах насиживающего родителя (или обоих родителей) и позднее использует его наряду с некоторыми другими подсказками, в том числе звуковыми, чтобы держаться поближе к взрослым, которые будут о нем заботиться. Я могу представить себе, как это происходит у кайр, хотя пока это предположение остается непроверенным.

А сейчас мы переходим от обзора строения скорлупы к рассмотрению причин, определяющих форму птичьих яиц.

3

Форма яиц

*Также и форма яйца имеет свое определенное значение¹⁸.
О. Хейнрот, «Из жизни птиц» (1938)*

Куда ни бросишь взгляд – всюду яйца: голубые, зеленые, ржаво-рыжие, белые, но главным образом нейтрального цвета хаки. Почти все они целы, но некоторые разбиты, а их оранжево-желтый желток и окровавленные недоразвитые эмбрионы распластались по камням... Есть яйца, лежащие кучками в углах, яйца в лужах, полных нечистот, и яйца, забившиеся в щели. Сотни, а возможно, тысячи яиц кайр укатились из мест, где они были отложены, и теперь лежат, холодные и брошенные.

Я нахожусь в отдаленной группе островов, населенных морскими птицами и известных как острова Ганнет у побережья Лабрадора в Канаде. В 1980-е гг. мне посчастливилось провести здесь три лета, изучая кайр и других морских птиц. К своему удивлению, на этот раз – а сейчас 1992 год – я обнаружил, что несколько песцов обосновались на островах и сеют опустошение, убивая тупиков и спугивая кайр и гагарок в их колониях. Местные жители на материке рассказывают мне, что зимой песцы не представляют редкости здесь, но весной, когда морской лед отступает, обычно уходят обратно на север. В этом году несколько песцов не успели за льдом и оказались пойманными в ловушку на островах на все лето – хотя еды у них более чем вдоволь.

Архипелаг Ганнет включает шесть мелких островков, пять из которых служат домом для десятков тысяч морских птиц: кайр (обоих видов), тупиков, гагарок, обыкновенных чистиков, моевок, глупышей и чаек. Тонкоклювые кайры гнездятся тесными группами на плоских скалах рядом с морем, потому что на этих низких островах почти нет утесов. Мы обнаружили песцов на двух из шести островов, но, что любопытно, не на том, где были разбиты яйца кайр. Я предположил, что песец побывал там, возможно, преодолев немногие десятки метров между островами, прыгая по плавающим льдинам. Я мог лишь представить себе панику, когда взрослые птицы бросались в разные стороны в отчаянной попытке спастись от песка, который с удовольствием съел бы любую из них. Было почти чудом, но и довольно трогательно, увидеть двух или трех кайр, которые вернулись, нашли свои яйца и продолжили их насиживать среди хаоса. Без соседей, которые помогают защитить яйца от хищных чаек и воронов, их шансы на успешное выращивание птенцов явно были призрачными.

Зрелище такого множества брошенных яиц заставило меня затаить дыхание – я редко наблюдал такие масштабы разорения колоний. Но увиденное заставило меня еще раз задуматься о любопытной конической форме яиц кайры. Она резко отличается от конфигурации яиц почти всех прочих видов птиц и именуется *грушевидной*^[64]. Но это не слишком подходящее сравнение, потому что сами груши бывают самой различной формы и размеров, и ни одна никогда не напоминала мне яйцо кайры. Отчетливо заостренная на одном конце, тупая и закругленная на другом, независимо от того, как мы решили ее назвать – грушевидной, конической или остроконечной, – эта форма, как обычно считается, сложилась в процессе эволюции, чтобы предотвращать падение яиц кайры с высоты^[65]. Опыт работы на Лабрадоре заставил меня задаться вопросом о том, не существует ли объяснения получше.

¹⁸ Здесь и далее книга О. Хейнрота «Из жизни птиц» цитируется в переводе Н. А. Гладкова.



Разные виды птиц имеют характерную форму яйца, которую орнитологи описывают различным образом – как овальную, сферическую, эллиптическую, биконическую или грушевидную. Однако это нечетко отграниченные категории, и они переходят друг в друга.

Когда я начал писать о яйцах птиц, то спросил себя: выяснял ли кто-нибудь, какая из названных форм наиболее обычна? Очевидно, когда мы говорим о чем-либо имеющем яйцевидную форму, мы обычно думаем о яйце курицы, которое является «овальным», но с выраженными тупым и острым концами и у которого максимальная ширина находится ближе к тупому концу. К моему удивлению, похоже, никто не определял разнообразие и количество форм яиц, встречающихся у птиц вообще. Часть затруднений, конечно, состоит в том, чтобы придумать достаточно простой критерий формы. Исследователи изобрели несколько сложных способов описания очертаний яйца, но не существует единого математического понятия, которое охватывает весь спектр форм. По этой причине в большинстве книг, когда их авторам требуется рассказать о форме яиц, они просто показывают – и я поступаю здесь так же – серию контуров или силуэтов, иллюстрирующих различные существующие типы.

Одно несомненно – будучи характерной для конкретного вида, форма остается довольно характерной и для определенных семейств птиц. Совы, например, в типичном случае откладывают сферические яйца; ржанкообразные (околоводные птицы)¹⁹ – грушевидные; яйца рябков – овальные или эллиптические, а поганок – биконические^[66].

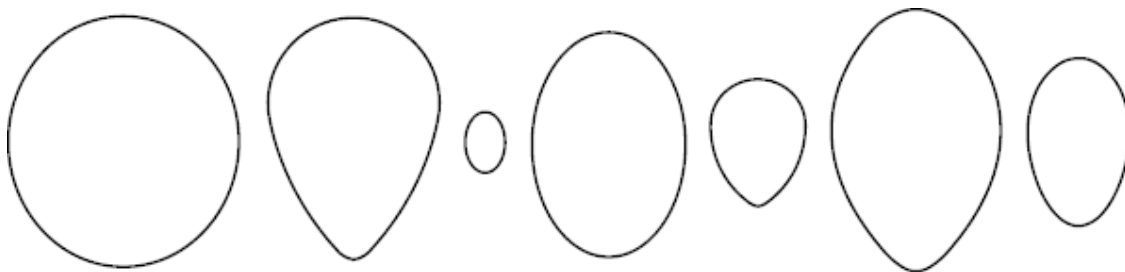


Рис. 5. Различные формы птичьих яиц. Слева направо: центральноафриканский гологлазый турако (сферическая), турухтан (грушевидная), колибри (продолговато-овальная или эллиптическая), рыжешапочный рябок (продолговато-овальная или эллиптическая), западноафриканский дрозд (овальная), красношейная поганка (биконическая или продолговато-субэллиптическая), белобрюхий стриж (овально-эллиптическая или вытянутая овальная). Из кн.: Thomson, 1964

Мне, как биологу, приходят на ум два вопроса. Как яйцо приобретает свою форму в яйцеводе и почему именно ту, которая свойственна данному виду птиц? Первый вопрос касается механики формирования яйца; второй нужен для понимания адаптивного значения той или иной формы яиц.

¹⁹ К ржанкообразным относятся не только околоводные, но и водные птицы. – Прим. науч. ред.



При мысли о том, каким образом самка птицы производит яйцо особой формы, естественно предполагать, что форма определяется скорлупой: скорлупа и ее форма образуют друг друга. Однако в действительности все не так просто. Контуры яйца определяются скорее его пленочной оболочкой, похожей на пергамент слоем *внутри* скорлупы, а не самой скорлупой, что показал уже мой эксперимент с вымачиванием яйца в уксусе. Теперь, когда мы знаем, что форму определяет оболочка, сам процесс представить себе не так уж сложно.

В остроумном исследовании формирования яйца с использованием рентгеновской техники, проведенном в конце 1940-х гг., Джон Брэдфилд сумел увидеть, что форма яйца курицы определялась *до того*, как скорлупа начинала образовываться. Еще перед входом в скорлуповую железу, а именно в перешейке – той области яйцевода, которая непосредственно предшествует ей, – вокруг яйца образуется подскорлуповая оболочка. Ученый установил, что часть перешейка, соседствующая со скорлуповой железой, «более сократима и больше напоминает сфинктер», чем другой конец, прилегающий к белковому отделу яйцевода. В статье сказано: «Поскольку яйцо сильно растягивает узкий перешеек, следует ожидать, что хвостовой конец яйца, находящийся в той части перешейка, которая сжимается сильнее, будет более заостренным, чем передний конец». Однако исследователь добавляет, что это предположение далеко от доказанного и «у проблемы пока нет четкого решения»^[67].

На том конце всего спектра форм яиц, который противоположен грушевидным яйцам кайры, можно разместить почти шарообразные яйца некоторых видов сов, тинаму и дрофы. Как объяснить это? Разве у названных птиц в перешейке нет сфинктера, о роли которого Брэдфилд рассуждает, имея в виду кур? Или, может быть, яйцо, скажем, совы непрерывно поворачивается, и потому оболочка формируется при условии, что сфинктер оказывает однородное давление по всей поверхности яйца? Мы не знаем.

У человека размеры ребенка при рождении лимитируются шириной «родового канала», то есть внутренним диаметром тазового пояса. Кесарево сечение снимает это ограничение, но до XX в., когда оно вошло в обыденную практику, слишком крупные или имеющие чересчур большую голову дети не могли выбраться и погибали, обычно вместе с матерью. Но поскольку кости человеческого черепа еще не срастаются до рождения, эта структура проявляет определенную гибкость (в буквальном смысле), что позволяет ей изменять свою форму по ходу движения плода и дает возможность родиться некоторым сравнительно большеголовым младенцам.

Различия в форме яиц могут быть обусловлены потребностью вложить в скорлупу определенный объем содержимого. Если диаметр яйца птицы ограничен (поскольку яйцевод или клоака могут растягиваться лишь до некоторого предела), как и размер головы у человеческих младенцев, то один из способов упаковать в одно яйцо побольше содержимого состоит в том, чтобы откладывать более удлиненные и более тонкие яйца.

Лучшие свидетельства в пользу такого эффекта – те виды птиц, которые откладывают особенно крупные яйца по отношению к размеру тела, например буревестники. Великий патриарх изучения буревестников, Джон Уорхэм, который умер в 2010 г., предоставляет в своей энциклопедической книге об этих пернатых всю необходимую информацию, необходимую для таких сопоставлений, – и наше предположение оказывается неверным! Яйца тех видов, которые откладывают самые крупные экземпляры – более 20 % от веса тела взрослой особи, – ока-

зываются *более*, а не менее округлыми, чем у тех видов, для которых характерны яйца относительно меньшего размера^[68].

Здесь стоит отметить, что в целом более мелкие птицы откладывают относительно более крупные яйца, хотя в плане абсолютных величин их яйца крохотные. Желтоголовый королек весит 5 г, а масса каждого из его яиц не превышает 0,8 г (16 % от веса тела). Еще большую крайность мы находим у прямохвостой качурки – самой мелкой нашей²⁰ морской птицы, яйцо которой весом 6,8 г составляет 24 % от веса тела самки (28 г). Другую крайность представляют собой яйца, которые оказываются самыми крупными по шкале абсолютных величин, вроде яиц страуса или еще более крупной слоновой птицы с Мадагаскара, которая вымерла лишь в прошлом тысячелетии²¹. Самки этих гигантов из мира пернатых откладывают яйца, наименьшие по отношению к размеру их тела: в обоих случаях примерно 2 % от веса взрослой особи. Достаточно ясно, что ни размер, ни форма яиц у птиц не ограничены столь сильно, как в случае с головой человеческого младенца. Средний вес ребенка составляет около 7,5 фунта (3,4 кг), или 6 % от веса матери до беременности. Если бы женщинам пришлось приносить потомство весом до 24 % от собственного веса, как это происходит у прямохвостых качурок, ребенок весил бы совершенно невообразимые 30 фунтов (14 кг)! Разница состоит в том, что у птиц таз «неполный», то есть не образует костяного кольца, характерного для млекопитающих.

Из этого не следует, однако, что между строением таза и формой яйца у птиц нет никакой взаимозависимости. В 1960-е гг. Майкл Принн высказал мысль, что форма яиц подобна форме птиц, которые их откладывают: длинные и тонкие у гагар и поганок, округлые у сов, сидящих в вертикальном положении. Принн был оологом, чьи пятнадцать минут славы случились на телевикторине, где он продемонстрировал способность незаметно восстанавливать разбитую яичную скорлупу. Он был мало осведомлен в науке, и он мог знать, а мог и не знать, что двадцатью годами ранее немецкий зоолог Бернхард Ренш прокомментировал возможную взаимосвязь между формой яйца и строением таза птиц. Например, у поганок таз очень уплощен, а яйца удлинённые, тогда как хищные птицы и совы обладают прямоугольным тазом. Позднее Чарльз Диминг предположил, что форма таза едва ли может диктовать или ограничивать форму яйца, но эта часть скелета, возможно, помогает удерживать относительно крупное или коническое яйцо в нужном положении внутри скорлуповой железы, прежде чем оно будет отложено^[69].



Так можно ли приписать форме яйца то или иное приспособительное значение? Хотя уже миновали несколько веков оологического фанатизма, мы на удивление мало знаем о том, почему яйцам данного вида свойственна та или иная форма. Исключением можно считать лишь некоторые грушевидные яйца. В остальном многие орнитологи и оологи считают, что форма яиц имеет небольшое значение для эволюции^[70].

Помимо кайр и куликов, у которых яйца грушевидно-остроконечные, единственные птицы, откладывающие яйца похожей формы, – королевский и императорский пингвины, к которым мы вскоре вернемся. Мало того, что мы не знаем, почему их яйца выглядят так, но никто ни разу даже не задумался об этом. Мы не можем свалить вину за это отсутствие

²⁰ Вид характерен для фауны Западной Европы, в России встречается как залетный и не гнездится.

²¹ Эпиорнис (Aepyornis), или слоновая птица, вымер предположительно к XVII в. Крупнейший из их видов, в настоящее время выделенный в особый род *Vogombe*, достигал веса 800 кг.

каких-либо предположений на антарктическую недоступность этих птиц, поскольку и сами они, и их яйца были известны путешественникам и исследователям значительно больше столетия. Я подозреваю, что раздумья на эту тему были вытеснены из умов биологов, изучающих пингвинов, некоторыми событиями, случившимися в 1911 г. во время роковой экспедиции судна Роберта Скотта «Терра Нова» в Антарктиде. В том году орнитолог Эдвард Уилсон в сопровождении Генри «Берди» Бауэrsa и Эпсли Черри-Гаррарда отправился с базы Скотта на мысе Эванс за шестьдесят пять миль (95 км) к мысу Крозье на поиски размножающейся колонии императорских пингвинов. Цель Уилсона состояла в том, чтобы добыть развивающиеся яйца пингвинов, потому что предполагалось, будто их эмбрионы хранили тайну того, как птицы эволюционировали из рептилий. Императорские пингвины размножаются в середине антарктической зимы, так что путешествие к их колонии и обратно оказалось необычайно сложным. В условиях температур, падавших до -60°C , отсутствия дневного света, метелей, потери палатки и нехватки продовольствия эти три человека едва смогли выжить. Позже Гаррард описал, что случилось тогда, в своей книге «Самое ужасное путешествие». Три из пяти собранных яиц уцелели, и эмбрионы, которые они содержали, прибыли в Британский музей. Весьма прискорбно, но все эти усилия оказались тщетными, ибо эмбрионы, как выяснилось, не скрывали никаких научных загадок. И никто тогда не задался вопросом, почему яичные скорлупки, из которых их извлекли, были такими остроконечными^[71].

Для ржанкообразных вроде бекасов и кроншнепов объяснение конической формы их яиц появилось в 1830-х гг. Уильям Хьюитсон, описывая кулика-перевозчика, который, как и другие кулики, постоянно откладывает четыре яйца, сказал следующее: «Как я уже упомянул в описании яиц пигалицы, ее яйца превосходно приспособлены своей формой и расположением в гнезде для минимально возможного покрытия; это необходимо, поскольку эти яйца, как и у всех куликов, очень крупны по отношению к размеру птицы, если сравнивать их с такими у большинства других видов»^[72].



Рис. 6. Расположение и количество наседных пятен у разных видов птиц. Слева направо: черный дрозд (одиночное большое пятно), грач (одиночное пятно), тонкоклювая кайра (одиночное пятно, расположенное по центру), гагарка (два наседных пятна, хотя она откладывает только одно яйцо; два расположенных по бокам пятна позволяют птице инкубировать яйцо с любого бока) и серебристая чайка (три пятна, чтобы обеспечить обогревом три яйца)

У всех видов куликов полная кладка состоит из четырех яиц, которые, будучи уложены острыми концами к центру гнезда, занимают минимум места и складываются в поверхность, плотно прилегающую к наседному пятну насиживающей птицы. Это область кожи на брюшке птицы, лишенная перьев, которая посредством усиленного притока крови снабжает яйца теплом.

Все, что орнитологи узнали позже, дало убедительные свидетельства в пользу идеи Хьюитсона: остроконечная форма яиц куликов увеличивает эффективность инкубации, потому

что в контакте с наседным пятном птицы-наседки находится бо́льшая часть поверхности яиц, чем это было бы в случае шарообразности яиц. Остроконечные яйца вдобавок «обеспечивают контакт с наседным пятном площади поверхности яиц на 8 % большей, чем в случае, если бы яйца были шарообразными». Иными словами, кулики ухитряются насиживать яйца, содержание которых на 8 % превышает «начинку» шарообразных яиц сходного размера. Это важно, поскольку большое яйцо дает простор для более крупного желтка, что, в свою очередь, позволяет птенцам околоводных птиц выклевываться на более поздней стадии развития^[73].



История о важности формы яйца кайр для их выживания весьма примечательна. Она началась в Шотландии в мае 1633 г., когда Уильям Гарвей сопровождал короля Англии Карла I во время его путешествия из Лондона в Эдинбург, где тому предстояло получить еще и титул короля Шотландии. Гарвей был королевским врачом, заслужившим известность благодаря открытию им кровообращения, а теперь он задумал проникнуть в тайны оплодотворения. Яйца птиц содержали в себе ключ к загадке. Однажды в июне того же года он совершил путешествие на восток от Эдинбурга, взяв судно – без короля – для плавания в залив Ферт-оф-Форт, чтобы посетить скалу Басс, уже тогда известную изобилием яиц морских птиц.

Скала Басс, вулканическая жерловина, возвышающаяся на 350 футов (107 м) над морем, – это внушительное зрелище. Гарвей был поражен увиденным и записал, что остров «сиял белой глазурью, и утесы напоминают гору чистейшего мела». Скала грубой куполообразной формы, естественного черного цвета была покрыта богатым кальцием гуано множества морских птиц, в особенности глупышей²² (олуш). Гарвей сравнил скалу с огромным яйцом, покрытым известковой скорлупой.

Хотя остров был (и по-прежнему остается) наиболее известным своей гнездовой колонией белоснежных олуш, воображение Гарвея захватила совсем другая морская птица. В тот день его проводник рассказал ему о птице, еще более замечательной, чем олуша: о птице, которая прикрепляет свое единственное крупное яйцо к остроконечному камню. Гарвей написал: «Одна птица, показанная мне наряду со всеми прочими, откладывает одиночное яйцо, закрепляя его на крутом боку острого камня». Это была кайра, и Гарвей, должно быть, видел их насиживающими на ненадежных узких карнизах утесов посреди колонии олуш. Наверное, ему рассказали, что единственный способ, при помощи которого кайра, не строящая никакого гнезда, может насиживать на таких крутых скальных карнизах, состоит в том, чтобы приклеить свое яйцо к утесу^[74].

Эта идея не настолько нелепа, как кажется, поскольку самки, по крайней мере одного вида птиц – пальмового стрижа, фактически приклеивают свое единственное яйцо к листьям пальмы, на которых его и насиживают. Однако Гарвея ввели в заблуждение, но сама история почти наверняка зиждется на том, что брошенные яйца кайр часто покрываются гуано и приклеиваются к карнизу. А правда о том, как кайры успешно сохраняют свои яйца, когда гнездятся на крутых и узких скальных карнизах, еще более необычна.

За кратким упоминанием Гарвея о яйце кайры последовали другие сообщения, но достоверное описание феномена и попытки его объяснения задержались на многие десятки лет. Датский священник XVII в. Лукас Якобсен Дебес, писавший в 1673 г. о многочисленной колонии

²² В данном случае употребляется неверное старое название данного вида птиц.

морских птиц на Фарерских островах, описывает, как кайры откладывают по единственному яйцу на расстоянии в «ширину трех пальцев» от тех, что принадлежат их соседям. По его словам, «когда птицы взлетают, яйца часто скатываются вниз, в море». Однако этот наблюдатель не оставил никаких упоминаний об их форме^[75]. Другое сообщение XVII в., принадлежащее перу Мартина Мартина, который посетил архипелаг Сент-Килда в 1697 г., похоже, первое, где упоминается яйцо кайры необычной формы: «Ее яйцо по величине близко к яйцу гуся, острое на одном конце и тупое на другом». Мартин добавляет, что окраска яйца кайры – «изящно смешанные зеленый и черный; другие из них бледного цвета, с красными и бурыми полосами; но этот последний очень редок; это яйцо – обычная пища жителей и прочих, наиболее предпочтительная из всех яиц, которые здесь есть»^[76].

При написании «Британской зоологии» (British Zoology) в 1768 г. Томас Пеннант, один из основных корреспондентов Гилберта Уайта, полагал, что у кайр есть уловка, позволяющая им уравновесить свое яйцо на узких скальных карнизах. Он писал: «Что может служить поводом для великого изумления, так это, как они [кайры] устраивают свое яйцо на гладкой скале в таком точном равновесии, сохраняющем его от скатывания, что, если его заберет человеческая рука, а затем попытается положить обратно, вернуться к его прежнему равновесию чрезвычайно трудно и даже невозможно». Не приклеенное к скале, но прекрасно уравновешенное^[77].

В 1834 г. один из первых защитников природы, сильно оклеветанный, но полный благих намерений Чарльз Уотертон, сквайр Уолтон-Холла близ Уэйкфилда, Йоркшир, посетил Бемптон и договорился со «ск'лолазами», чтобы его спустили к карнизам, где гнездились кайры. Он проявлял прекрасные способности к покорению высоты: за двадцать лет до этого поднялся на базилику Святого Петра в Риме (425 футов) и оставил свои перчатки на громоотводе в качестве визитной карточки. Папа Римский, рассерженный смелостью Уотертона, приказал, чтобы он убрал их – и он это сделал. В коротком очерке о своем опыте в Бемптоне Уотертон пишет следующее:

На голых и ровных карнизах скал, шириной зачастую не более шести дюймов [15 см], лежат яйца кайр. Некоторые были помещены параллельно направлению карниза, другие близко к этому, а третьи – беспорядочно направлены на море своими тупыми и острыми концами. Они не были закреплены на скале ни каким-либо клейким веществом, ни каким-либо чужеродным телом: они лежат открыто и не прикрепленные, словно на ладони вашей вытянутой руки^[78].

Уотертон явно знал про рассказы о яйцах, приклеенных к скале, которые наболтали Гарвею, и развеял их своими непосредственными непредвзятыми наблюдениями. Он знал, что никакого трюка с равновесием не существует. Мало кто из авторов вновь допустил бы какую-то из этих прежних ошибок. В своем комментарии Уотертон упоминает и о том, насколько высока изменчивость яиц кайры: «...они разнятся по размеру, форме и цвету так, что в это трудно поверить. Одни большие, другие маленькие; одни чрезвычайно острые с одного конца, а другие – почти округлые»^[79].

В начале 1800-х гг. интерес к сбору коллекций яиц постепенно усиливался, и одной из первых книг, где яйца птиц были точно изображены в цвете, стала работа Уильяма Хьюитсона. Будучи увлеченным коллекционером бабочек и птичьих яиц, он пишет следующее:

Если бы яйца кайр были подобны формой таковым у большинства птиц, ничто не могло бы спасти их. Форма, которая присуща лишь им одним среди яиц морских птиц, является их единственной защитой. Она придает им большую устойчивость, когда яйцо неподвижно, а там, где достаточно места, чтобы катиться, больший конец движется вокруг меньшего по кругу,

сохраняя яйцо в первоначальном положении; если поместить его в центре стола и привести в движение, оно не укатится далеко.

Просто перечитайте: «большой конец движется вокруг меньшего по кругу, сохраняя яйцо в первоначальном положении». Эта идея привлекательна: легкий толчок – и яйцо вращается вокруг своей продольной оси. Это как раз то, что сделал телеведущий, о котором я упомянул в предисловии. Подозреваю, что он, как и Хьюитсон в свое время, убедился в этом, используя выдутую, пустую яичную скорлупу^[80].

Идею Хьюитсона повторил, но без подтверждения, великий популяризатор орнитологии XIX в. – преподобный Фрэнсис Орпен Моррис. В 1850-е гг. цветная печать только-только стала коммерчески оправданной, и Моррис, работая с печатником Бенджамином Фосеттом и иллюстратором Александром Лидоном, выпустил серию привлекательных и очень популярных книг по естествознанию. Однако его знание птиц и других аспектов естествознания было ограниченным, и позже его называли «автором одаренным, обладающим большей энергией, чем пошло бы ему на пользу, и угрожающе легкомысленным». В «Истории британских птиц» (*History of British Birds*) Моррис пишет: «Форма яйца [кайры], которое сильно сужается, предотвращает его от скатывания в море, поскольку, перемещаемое ветром или другими обстоятельствами, оно лишь катится по своему собственному кругу, не меняя изначального положения»^[81]. Это выглядит подозрительно похожим на слова Хьюитсона.

Вскоре после того, как в 1856 г. была издана книга Морриса, один из самых проницательных орнитологов XIX в. Уильям Макгилливрей (1852) сказал о кайре следующее: «Очень маленькой неровности достаточно, чтобы придать яйцу устойчивость, и далее качению препятствует его грушевидная форма, которая, однако, не обладает всем тем влиянием, которое обычно предполагается»^[82]. Весьма показательно, что Макгилливрей ничего не рассказывает нам ни о том, что именно «обычно предполагается», ни о своих противоположных взглядах... но я подозреваю, что он пересказывает слова Хьюитсона о «вращении на месте», столь легко списанные Моррисом.

Представление, согласно которому остроконечная форма яиц кайры едва ли предотвращает их скатывание с карнизов, укрепилось благодаря комментарию орнитолога Викторианской эпохи Генри Дрессера: «Мысль о том, что птицы скорее умышленно уничтожат собственные яйца, чем бросят их, отдав в руки охотника на птиц, все еще распространена на Шетландских островах»^[83].



На протяжении всего XIX и значительной части XX в. колонии кайр безжалостно разграблялись ради их яиц. Огромные колонии в арктической Северной Америке и России, вероятно, веками подвергались набегам местных жителей, но когда эти места стали доступны исследователям с юга, заготовка яиц и взрослых птиц достигла новых, и зачастую губительных масштабов. С середины XIX в. десятки тысяч яиц ежегодно собирали в колониях в Мурманске и на Новой Земле в Русской Арктике всеми, кому случалось проплывать мимо. К началу XX в. промысел не контролировался; сотни тысяч яиц изымали главным образом для изготовления мыла, а десятки тысяч взрослых птиц убивали для употребления в пищу людьми.

После революции 1917 г. и образования Советского Союза большевики запретили коммерческую эксплуатацию арктических колоний морских птиц всем, оставив это право только государственным учреждениям. Но вдобавок к этому в СССР начали изучать колонии мор-

ских птиц Советского Союза^[84]. В результате этого необычайно дальновидного хода целая плеяда биологов, работавших в условиях, которые наверняка были весьма суровыми, накопила огромное количество информации, касающейся биологии арктических морских птиц. Их цель состояла в установлении «экологических характеристик каждого вида», чтобы «охранять и эксплуатировать запасы» птиц. Иными словами, задача состояла в том, чтобы в конечном итоге увеличить объемы промысла яиц и взрослых морских птиц^[85].

Среди этих биологов одним из самых талантливых был Лев Белопольский, который в двадцать с небольшим лет был отобран для участия в грандиозной арктической экспедиции, которая должна была следовать на пароходе «Челюскин» из Мурманска на северо-западе Советского Союза во Владивосток на Тихом океане^[86]. Судно отправилось в путь в августе 1933 г., но к сентябрю попало в ледовый плен в Беринговом проливе, где в итоге затонуло 13 февраля 1934 г. Белопольский и почти все члены команды из более чем ста человек, кроме одного, сумели высадиться на лед, где организовали временный лагерь. Они построили взлетную полосу и восстанавливали ее не менее тринадцати раз, прежде чем наконец были спасены в апреле советской военной авиацией. По возвращении в цивилизацию начальник экспедиции, пилоты-спасатели и некоторые члены команды, в том числе Белопольский, были встречены как герои. Они были представлены к самым высоким наградам Советского Союза, что сопровождалось предоставлением множества привилегий, которые в случае с Белопольским включали назначение его главой заповедника «Семь островов» (места гнездования морских птиц) в Баренцевом море. Учреждение этого арктического заповедника живой природы совпало с началом рыбного промысла в открытом море, и важной целью работы Белопольского было накопление информации о биологии морских птиц для повышения успешности торгового рыболовства^[87].

Поначалу все складывалось хорошо. Затем, во время Второй мировой войны, Белопольскому предложили найти практическое применение своим знаниям о морских птицах. Ему доверили командование собственным судном, и его главной задачей стала заготовка яиц морских птиц и самих птиц в помощь снабжению продовольствием рядовых граждан Мурманска, которые столкнулись с отчаянной нехваткой пищевых продуктов. Небольшую долю добычи переправляли на нужды Красной армии. Успех Белопольского позволил ему продолжить изучение биологии арктических морских птиц и после войны.

Для увеличения количества яиц кайр, которые могли быть заготовлены для питания людей, желательно было сократить до минимума долю тех из них, что падали со скальных карнизов. Важнейшей задачей для Белопольского стало снижение числа падений с гнездовых карнизов огромного количества яиц, «потраченных впустую». Эти потери были непосредственным результатом таких методов исследования, которые по нынешним меркам являются очень грубыми: это хождение исследователей по скальным карнизам, что, естественно, приводит к ситуации, напоминающей воздействие песцов на колонию кайр на Лабрадоре.

Белопольский хорошо знал по собственным наблюдениям, а также по сведениям другого русского исследователя морских птиц Ю. Кафтановского, что идея о яйцах кайры, крутящихся наподобие волчка, была глупостью. Кафтановский писал в 1941 г.: «Не следует думать, что яйца кайр являются своего рода “волчками”, т. е. при всяких толчках и на сильном ветру только крутятся на одном месте (как об этом иногда говорится в популярной литературе)... тем не менее грушеобразная форма затрудняет скатывание, особенно при наличии неровностей на уступе, и несомненно, яйца другой формы падали бы несравненно чаще»^{23[88]}. Белопольский отмечал, что хотя и согласен с Кафтановским, но не удовлетворен его объяснением, и вопрошал: «Какова же собственно устойчивость яиц грушевидной формы, при каких обстоятель-

²³ Здесь и далее цит. по: Белопольский Л. О. Экология морских колониальных птиц Баренцева моря. Акад. наук СССР. Карел. филиал. М.; Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1957.

ствах они становятся действительно устойчивыми или, наоборот, теряют устойчивость и скатываются вниз?»^[89]

Похоже, что отправной точкой для исследований Белопольского послужило случайное наблюдение: многие из яиц кайр, которые скатились с карнизов и разбились о камни внизу, содержали крохотные эмбрионы. Это позволило ему предположить, что недавно отложенные яйца были в большей степени подвержены опасности скатывания с карнизов, чем уже хорошо насиженные. Чтобы проверить это, Белопольский и его коллеги провели эксперимент, в ходе которого слегка подталкивали яйца, высиженные в течение всего лишь нескольких дней, – все они скатывались с утеса. Позже они провели такой же эксперимент с яйцами, которые высиживались «более продолжительное время», и обнаружили, что «в последнем случае яйца, как правило, буквально катались по дуге небольшой окружности и оставались на карнизе»^[90].

Описания этих экспериментов, по сегодняшним стандартам, в высшей степени расплывчатые и вряд ли убедительны – в немалой степени потому, что при небольшом количестве подробностей, приведенных там, невозможно точно уяснить, что именно эти исследователи делали и сколько яиц они подвергли испытанию.

Белопольский описал, как позднее он попросил коллегу Савву Михайловича Успенского провести то, что он называет «массовым экспериментом»: кайр, лишь недавно отложивших яйца, спугивали с гнездовых карнизов выстрелом. В ответ на выстрел, говорит Белопольский, яйца начали падать «дождем» – что вряд ли оказалось сюрпризом. Затем исследователи вернулись к тому же самому карнизу, когда яйца были близки к вылуплению потомства, и повторили эксперимент: ба-бах! «Так же сорвалась громадная масса птиц, но ни одного яйца не упало с карниза базара»^[91].

И опять о ценности этого «эксперимента» трудно судить из-за того, что приводится так мало подробностей. Однако Белопольский не стал обсуждать самую очевидную причину того факта, что во второй части эксперимента ни одно яйцо «не упало с карниза»: довольно очевидно, что все уязвимые яйца уже пропали, когда птиц спугнули с их недавно отложенных яиц первым выстрелом.

Примечательно, что в поисках объяснения этого очевидного эффекта Белопольский отметил, что по мере продолжения инкубации центр тяжести яйца кайры менялся так, что тупой конец яйца приподнимался над поверхностью скалы, на которой оно было отложено, чего не наблюдали в отношении яиц, которые насиживались в течение более короткого времени. Этот эффект – следствие того, что воздушная камера на тупом конце яйца увеличивается в размерах в ходе инкубации (см. об этом в главе 2). Из-за сдвига центра тяжести сильно насиженное яйцо катится по более короткой дуге, чем свежее, – и, следовательно, скатится с карниза с несколько меньшей вероятностью.

Белопольский предполагает, что это смещение центра тяжести – адаптивное приспособление, которое улучшает устойчивость яйца. Однако поскольку яйца всех видов птиц претерпевают подобное изменение независимо от их формы, это вряд ли будет приспособлением, а вероятнее – лишь следствием изменения центра тяжести. Но возможно, что в остроконечном яйце эффект проявляется более метко и, следовательно, улучшает его устойчивость.

Вывод русских биологов, согласно которому форма яиц кайры есть приспособление к гнездованию на карнизах, стал в значительной мере следствием их методов работы: хождения по гнездовым карнизам, ружейной пальбы в колонии и, как результат, создания паники среди насиживающих кайр. Если их не беспокоить, кайры почти никогда не бросают свои яйца без присмотра и редко делают это в панике. Лишь в присутствии людей или хищников вроде белых медведей и песцов возникает беспокойство, которое зачастую сопровождается значительными потерями яиц, когда они скатываются со скалы. Удивительно, что Белопольский и его коллеги вообще придерживались дарвинизма, учитывая, что в эволюционном учении в сталинской Рос-

сии господствовала ошибочная ламаркистская философия, так настойчиво провозглашаемая советским руководителем сельскохозяйственной науки Трофимом Лысенко²⁴[92].

Годы, затраченные Белопольским на исследование морских птиц, увенчались в итоге выходом в свет в 1957 г. солидного издания «Экология морских колониальных птиц Баренцова моря»; английское издание вышло в 1961 г. В 1970-е гг., когда я был аспирантом, книга Белопольского оставалась важным источником информации. Однако ее плохое оформление, крохотные рисунки, мутные фотографии, несколько сомнительный перевод и скверная тонкая бумага словно сговорились принизить научную ценность издания в моих глазах. Однако недавно, когда я ее перечитывал, мое мнение изменилось. Я понял, что в те времена наука делалась иначе и что достижения Белопольского были просто замечательными и значительно опережали исследования морских птиц, проводимые примерно в то же самое время в других странах. Среди самых поразительных вещей, которые я заметил, перечитывая его книгу, были, помимо биологических выводов, отрицательные комментарии автора о Лысенко и о советской политической системе.

Лишь покопавшись в прошлом Белопольского, я обнаружил причину этого. В 1949 г., в ходе так называемого Ленинградского дела, когда параноик Иосиф Сталин заподозрил высокопоставленных коллег-коммунистов в измене, были арестованы брат, жена и отец Белопольского. Ревнивый и подозрительный в отношении молодых коммунистов Ленинграда, Сталин сфабриковал против них политические и уголовные дела. Брат Белопольского, работавший начальником курорта для коммунистической элиты, был ложно обвинен в шпионаже в пользу Англии. Сталин расстрелял его. Три года спустя, в 1952 г., сам Белопольский попал под подозрение – возможно, был признан виновным автоматически и исключен из Коммунистической партии. Даже притом что статус Белопольского как национального героя экспедиции «Челюскина», казалось бы, мог дать ему политическую неприкосновенность, у системы был способ игнорировать это обстоятельство: вызванный в суд, он был вынужден подписать отказ от такой неприкосновенности. Лишившись, таким образом, своих привилегий, Белопольский был отправлен в ссылку в Новосибирскую область в Сибири (восточнее Омска и где-то в 500 км к северо-востоку от Астаны, столицы нынешнего Казахстана) на пять лет, и это власти посчитали легким приговором. Каково же было обвинение? Виновен в том, что был братом своего брата. К счастью, после смерти Сталина в 1953 г. Белопольского освободили и реабилитировали. В 1956 г. он основал биологическую станцию «Рыбачий» на Куршской косе на Балтике – постоянный стационар наблюдений за птицами на важном маршруте их сезонных миграций. Ученый умер в 1990 г. в возрасте восьмидесяти трех лет^[93].



Русские исследования формы яйца кайры не были окончательными. Свидетелями новой эры в исследовании кайр стали 1950-е годы. Она началась в 1956 г., когда швейцарский преподаватель биологии Беат Чанз совместно с коллегой по профессии и хранителем Музея естествознания в Берне, Швейцария, совершил трехнедельное путешествие на населенный морскими птицами остров Верей в Лофотенском архипелаге близ норвежского побережья. Чанз был очарован кайрами и, хотя ему было уже больше тридцати, решил вернуться в универси-

²⁴ Антинаучные идеи Лысенко, несмотря на давление правящей верхушки СССР, которая поддерживала его, не были приняты большинством биологов-профессионалов в стране. – *Прим. науч. ред.*

тет и выполнить научную работу об их поведении на соискание степени доктора философии. К сожалению, я ни разу не встречался с Чанзом, но меня заинтриговал тот факт, что кто-то из страны, где нет ни морских берегов, ни морских птиц, захотел избрать темой научной работы биологию кайр^[94].

Чанза пленил способ размножения кайр в составе чрезвычайно плотных групп на ненадежных карнизах утесов, да еще и без гнезд. Он стремился исследовать, как кайры справляются с задачей размножения в столь неблагоприятной среде или, точнее, какими приспособлениями, позволяющими им гнездиться таким образом, они обладают.

В конце 1950-х гг. изучение адаптаций начало приобретать все большую актуальность. В таком духе было поставлено исследование приспособлений к гнездованию на утесах у чайки моевки одной из студенток Нико Тинбергена в Оксфорде – Эстер Куллен^[95]. Сам Тинберген, позже удостоенный Нобелевской премии (вместе с Конрадом Лоренцом и Карлом фон Фришем) за вклад в исследование поведения животных, на протяжении нескольких лет проводил исследование визуальных и вокальных демонстраций у чаек. Моевка была одним из многих видов чаек, изученных им и его студентами, но это был единственный их вид, гнездящийся на утесах. Сравнивая поведение моевки с поведением всех других чаек, которые гнездятся на ровных поверхностях, Куллен сумела выявить приспособления, позволяющие моевке успешно освоить гнездование на крошечных выступах вертикальных скал.

Исследования, проводимые Чанзом на кайрах, которые он вел на протяжении нескольких десятилетий, сосредоточились на трех основных темах, две из которых относятся к проблеме, связанной с размножением в очень плотной группе: (1) как узнать собственное яйцо (глава 5); (2) как узнать своего птенца (глава 8); а третья относится к размножению на узких выступах утесов без гнезда – форма яйца. В середине 1960-х Чанз несколько раз ездил в Англию, чтобы встретиться с Тинбергеном, которого впечатлили данные по узнаванию яйца и птенца, полученные Чанзом. По предложению Тинбергена тот даже провел совместные с ним эксперименты на озерных чайках. Как и Тинберген, Чанз использовал для выявления адаптаций сравнительный подход, сопоставляя поведение кайр и некоторых близких им видов, главным образом гагарок, но также тупиков и обыкновенных чистиков. Пусть даже русские ученые провели уже, как мы видели, немало исследований, касающихся формы яйца кайры, Чанз очень хотел провести собственные независимые исследования и заново оценить и расширить некоторые из их идей^[96].

Первые результаты исследований в отношении формы яйца, проведенных Чанзом совместно с Полом Ингольдом и Хансюргом Ленгахером, опубликованные в 1969 г., дают четкие свидетельства адаптивного значения остроконечной формы яйца. Руководствуясь изменчивостью формы, которая, как указывал еще в 1834 г. Уотертон, изумительно велика, они распределили яйца кайр по трем категориям: слегка остроконечные, умеренно остроконечные и крайне остроконечные. Затем они решили узнать, будут ли яйца каждой из этих категорий скатываться с карниза утеса, если их подтолкнуть. Для сравнения они включили в работу значительно менее остроконечные яйца близкородственной гагарки. Результат этих экспериментов был таков: чем более остроконечно яйцо, тем менее вероятно, что оно скатится с карниза утеса^[97].

Позже голландский орнитолог Руди Дрент так комментировал эти результаты:

Вопрос о том, насколько эти опыты отвечают происходящему в естественной обстановке, проверяли так: родительским особям кайр и гагарок предлагали насиживать искусственные яйца из гипса на карнизах и наблюдали рост потерь с течением времени. Яйца кайр сохранялись лучше, чем яйца, того типа, который свойственен гагаркам; в самой обширной серии наблюдений значительно лучше (42/50 [84 % для яиц кайры] по сравнению с 35/50 [70 % для яиц гагарки]).

Казалось бы, эти результаты предоставляли окончательное свидетельство в пользу того, что остроконечная форма яйца кайры действительно является приспособлением, уменьшающим вероятность его скатывания с гнездового карниза. Казалось, Дрент, который был чрезвычайно проницательным биологом, почти готов принять выводы Чанза. Между тем различия в потенциальной сохранности *искусственных* яиц кайр и гагарок не были высокодостоверными статистически – вопреки мнению Дрента, и большинству биологов следовало бы быть чуть более осторожными, соглашаясь с тем, что несходство было биологически убедительным^[98].

Если бы они проявили осторожность, то оказались бы правы. Фактически Чанз и его коллега Пол Ингольд в дальнейшем были вынуждены признать, что проведенные эксперименты, несмотря на их кажущиеся однозначными результаты, не были столь однозначными, как казалось сначала. Во-первых, яйцо, сделанное из гипса, ведет себя не так, как настоящее. Такой артефакт весит меньше, а распределение массы внутри его сильно отличается от таковой у натурального яйца. Во-вторых, они осознали, что подложка, на которой лежит яйцо, оказывает значительное влияние на то, как оно покатится. И, в-третьих, исследователи признали, что птицы-родители должны играть существенную роль в удержании яйца на карнизе.

Ингольд опять начал с нуля, и, если вкратце рассказать историю, описанную в длинной, на сорок семь страниц, статье, то вот что он сделал и обнаружил. Он сравнил траектории движения катящихся настоящих яиц кайр и гагарок на карнизах с различными естественными подложками и выяснил, что яйца первого вида скатываются вниз с не меньшей вероятностью по сравнению с яйцами второго. В ходе экспериментов на искусственной (относительно гладкой) поверхности с разным наклоном яйца кайры из-за своей более остроконечной формы катились по меньшей дуге, чем яйца гагарки. Однако на природной, гораздо более неровной поверхности у этих двух видов не было никаких отличий в движении яйца по дуге. Это было следствием меньшего веса яйца гагарки по сравнению с яйцом кайры. Таким образом – и это критически важный и трудноуловимый момент – из-за того, что яйца кайры крупнее и тяжелее (110 г), чем яйца гагарки (90 г), первые *могли бы* подвергнуться большему риску падения, если бы они были такой же формы, как яйца гагарки. Иными словами, учитывая то, что кайры изначально вынуждены откладывать яйца определенного размера, остроконечная форма обеспечивает им некоторую защиту от падения со скалы.

Вдобавок, и неизбежно, Ингольд показал, что крутизна наклона и характер поверхности – гладкая или каменистая – оказывает серьезное влияние на предрасположенность яйца скатываться по ней. Он отметил явные отличия в поведении в ходе насиживания у этих двух видов: кайры насиживали более усердно, с меньшим количеством более коротких перерывов, чем гагарки, что может быть (хотя и не обязательно) приспособлением кайр, позволяющим сохранить яйца в безопасности и с меньшей вероятностью утратить их, когда брачные партнеры меняются ролями в ходе насиживания.

Установленный Ингольдом факт, что вес яйца влияет на его поведение при движении, всегда ставил меня в тупик, поскольку толстоклювые кайры, хотя всегда гнездятся на более узких карнизах и из-за этого их яйца подвергаются еще большему риску падения, откладывают *менее* остроконечные яйца, чем тонкоклювые кайры. И действительно, многие из яиц толстоклювой кайры напоминают по форме скорее яйца гагарки. Ингольд предположил, что, поскольку толстоклювая кайра – в среднем более мелкая птица, чем тонкоклювая, и потому откладывает яйцо меньшего размера (весьящее около 100 г), она может избежать неприятностей, откладывая не столь остроконечное яйцо.

Если Ингольд прав, то существует способ, при помощи которого мы смогли бы проверить его гипотезу: мы могли бы сравнить форму, в частности, степень остроконечности яйца у различных популяций обоих видов кайр. Если гипотеза качения по дуге выйдет правильной, можно было бы предсказать, что чем крупнее и тяжелее яйцо, тем более остроконечным оно будет. Подобно многим видам птиц, кайры демонстрируют тенденцию становиться тем круп-

нее, чем севернее они гнездятся, а более крупные птицы склонны откладывать более крупные (и более тяжелые) яйца. Увеличение размеров тела, связанное с географической широтой, называется правилом Бергмана в честь немецкого анатома и врача XIX в. Карла Бергмана, который высказал мысль о том, что более крупные животные имеют меньшую площадь поверхности по отношению к объему и, следовательно, лучше сохраняют тепло в более холодных широтах^[99].

Музеи владеют большими коллекциями яиц обоих видов кайр, причем из различных частей их географического ареала, то есть из различных широт, поэтому казалось не столь уж сложной задачей собрать данные, необходимые для проверки этой идеи. В течение нескольких месяцев мы с моим научным ассистентом посетили многие основные европейские музеи, сфотографировав и измерив больше тысячи яиц кайр. Прodelав все это, мы не нашли никаких свидетельств в пользу идеи Ингольда. Во-первых, хотя яйца толстоклювой кайры были в среднем значительно менее остроконечными, чем яйца тонкоклювой кайры (что уже было известно), у их яиц был ровно такой же объем (по сути, и такой же вес в свежем виде), как у яиц тонкоклювой кайры. Это наводило на мысль, что идея Ингольда не выдерживает уже самой первой проверки. Во-вторых, более крупные яйца у обоих видов демонстрировали тенденцию быть более остроконечными, как и предсказывал Ингольд, но настолько незначительную, что она, вероятно, оказывается биологически несущественной^[100]. Эти результаты настоятельно указывают на то, что остроконечная форма может быть связана с какой-то иной функцией. Тайна формы яйца кайры остается заманчивой биологической загадкой.



Коллекционер Лаптон был очарован яйцами кайр из-за их нестандартных форм и разнообразия окраски. Среди его коллекций есть ящики с карликовыми и гигантскими яйцами кайр. Карликовые яйца были известны с тех пор, как люди начали содержать кур. Они представляют собой редкость, и в прошлом их появление часто связывалось с различными суевериями, в том числе с заблуждением о том, что их откладывали петухи. По этой причине их иногда именовали «петушиными яйцами». Иногда их также называли «яйцами ветра» из-за древнего представления о том, что они были оплодотворены ветром, задувающим в яйцевод курицы, что было неверно в обоих смыслах, и не в последнюю очередь потому, что такие яйца неизменно оказывались неоплодотворенными. Карликовые яйца в типичном случае лишены желтка и возникают из-за того, что воронка яйцевода не смогла уловить яйцеклетку, когда та покинула яичник. Без желточной массы яйцевод образует миниатюрное безжелтковое яйцо. В других случаях крошечный фрагмент тканей, отслоившийся со стенки яйцевода, обманом заставляет яйцевод запустить процесс формирования яйца, но без желтка, так что получается карликовое яйцо^[101].

Реже куры производят очень большие яйца, которые, если их вскрыть, содержат два желтка. Именно поэтому двухжелтковые яйца относительно крупные^[102]. Они обычно образуются, когда две яйцеклетки одновременно развиваются в яичнике и выходят из него в одно и то же время. Это редкость: за сорок лет полевых исследований я нашел двухжелтковое яйцо кайры лишь один раз – на Лабрадоре. В Бемптоне, однако, двухжелтковые яйца кайр, похоже, – явление относительно обычное. Рикаби несколько раз упоминает о них в своем дневнике и вспоминает, как два двухжелтковых яйца были найдены на одном участке утеса в один и тот же день!^[103] Лаптону нравились двухжелтковые яйца, и за много лет он приобрел их сорок четыре

штуки, в том числе одно, которым он особенно гордился и которое весило шесть унций – это 170 г, значительно больше, чем среднее значение для яиц кайры из Бемптона (110 г). Яйцо кайры весом 170 г было бы эквивалентно рождению у женщины ребенка весом 12 фунтов (5,4 кг) – трудно, но не невозможно.

Хотя внутри двухжелтковых яиц часто развиваются два эмбриона, существует очень мало сообщений о птицах-близнецах любого вида, вылупившихся из таких яиц и выживших – в них просто не доставало бы белка (см. главу 6).

У кур частота появления двухжелтковых яиц – около одного на тысячу^[104]. Если предположить, что в Бемптоне каждый год собирали около 10 000 яиц кайр, и если частота появления двухжелтковых яиц у кайр и кур одинакова (а этого мы не знаем), то скалолазы могли бы рассчитывать наткнуться примерно на десяток таких яиц в год.

Наряду со сверхкрупными и сверхмелкими образцами коллекция Лаптона включает несколько уродливых яиц, формы которых выбиваются за рамки тех, что появляются естественным образом почти у любого вида птиц. Эти уродства у кайр разнятся от почти сферических карликовых яиц через удлиненные трубообразные остроконечные, удлиненные симметричные к асимметричным, имеющим форму плода манго. Единственная другая птица, у которой нам известен подобный диапазон причудливых форм яиц – курица, и это неудивительно, принимая во внимание, что во всем мире живут шесть миллиардов кур-несушек, откладывающих триллион яиц каждый год.

Яйца кайр необычной формы, собранные Лаптоном, показывают, что яйцевод птицы в силу некоторых обстоятельств способен создавать яйца почти любой округленной формы. Чего мы не знаем – смог бы хоть какой-то птенец вылупиться из яиц кайры странной формы, если бы их не забрали коллекционеры. Я полагаю, что сравнительно немногие смогли бы выжить на протяжении всего периода инкубации. Я подозреваю также, что присутствие таких яиц в коллекционных шкафах Лаптона было следствием регулярных визитов «ск'лолазов» на скальные карнизы. И действительно, скорее всего сами «ск'лолазы» могли быть отчасти виновны в появлении исключительного множества яиц кайр неправильных форм, размеров и окрасок, полученных из Бемптона. Возможно, постоянное беспокойство нарушало ход формирования птичьего яйца. За все годы исследования кайр в относительно спокойно живущих колониях я лишь дважды видел карликовое яйцо и никогда не встречал очень укороченного или явственно асимметричного яйца.

Среди деформированных яиц кайр в лотках Лаптона те, что заинтриговали меня больше всех, напоминают манго – слегка уплощенные с боков и с явно выраженной кривизной в форме. Если бы вам нужно было спроектировать яйцо, чтобы оно не перекатывалось и не падало с карниза, то это оно и есть. Тот факт, что самка кайры *может* отложить такое асимметричное яйцо, предполагает, что, если бы из таких яиц выводились птенцы, то, возможно, имел бы место отбор в этом направлении.



Давайте закончим рассказ, взглянув на обычные «яйцевидные» яйца. Может ли оказаться справедливым, как утверждают некоторые орнитологи, будто у большинства видов форма яйца дает малое преимущество в процессе отбора или же вовсе не дает его?

В прошлом считалось, что форма яйца так или иначе диктовалась формой птенца, который из него появится. Вот что сказал в 1600-е гг. Иероним Фабриций: «Яйца почти всех птиц

на самом деле не совершенно круглой формы, но удлинённые... потому что птенец скорее длинный, чем широкий; опять же, яйцо не строго овальное и равномерно удлинённое, но более тупое, более широкое и более толстое с одного конца... поскольку птенец шире на своем верхнем конце, где расположены голова и грудная клетка»^[105].

Он продолжил обсуждать изменчивость в форме яйца у кур, вытаскивая на свет старую идею об отношении между формой яйца и полом цыпленка внутри его и о том, что относительно широкие яйца дают самок, потому что ошибочно верил, будто курочки, подобно женщинам, шире в бедрах, чем петушки и мужчины. Уильям Гарвей разочаровался в своем наставнике: «...причины, которые Фабриций выдвигает для объяснения формы яиц, я с радостью пропускаю, поскольку они совершенно необоснованные»^[106].

Совершенно очевидно, что фактически у всех организмов главным ограничением, налагаемым на форму яйца, является то, что оно должно быть круглым – более или менее – в поперечном сечении, чтобы оно могло свободно перемещаться по яйцеводу. Но должны ли яйца быть симметричными по своей длинной оси?

Тот факт, что для птиц «яйцевидное» означает «не сферическое», очень важен. Яйца многих других животных, вроде рыб, лягушек и морских черепах, являются сферическими. Это позволяет полагать, что слегка удлинённая форма яиц у птиц, а также у рептилий вроде змей, ящериц и крокодилов, дает какое-то селективное преимущество. Существует несколько возможных версий.

Первая связана с тем фактом, что сфера обладает наименьшим соотношением поверхности и объема среди всех форм. Поэтому любое отклонение от сферической формы означает, что площадь поверхности будет больше по отношению к объему яйца; у птиц это может быть важно для увеличения эффективности передачи тепла от наседного пятна к яйцу. Конечно, яйцо несферической формы быстрее остынет в отсутствии наседки. Овальная форма яиц у большинства видов птиц может быть компромиссом между тем, насколько эффективно его можно нагреть при насиживании и насколько быстро оно остынет, когда этого не происходит. В этом отношении на форму могут повлиять среднее количество яиц в кладке и количество наседных пятен у самки данного вида^[107].

Поскольку яйца многих рептилий, которые не насиживают свои яйца посредством контакта с наседным пятном, – также удлинённые, важным может быть и другой фактор. Вероятнее всего – связанный с «упаковкой». Мы не знаем наверняка, существуют ли у змей, ящериц и крокодилов ограничения на величину диаметра яиц, но они могут существовать, поскольку у этих животных тело удлинённое и узкое. Однако в случае крупных крокодилов, которые откладывают относительно небольшие, но удлинённые яйца, маловероятно, что именно размеры тела определяют максимальный диаметр для размера яйца.

Третьим ограничением для птичьих яиц должна быть прочность скорлупы: яйцам необходимо быть достаточно прочными, чтобы принять на себя вес насиживающей взрослой особи, но при этом и достаточно хрупкими для того, чтобы полностью развитый птенец взломал скорлупу, когда он появляется на свет. И опять же, сферическое яйцо должно быть оптимальным в плане сопротивления весу насиживающей птицы. Но возможно, что слегка удлинённое яйцо обеспечивает птенцу больше места для ног и, следовательно, большее усилие, помогающее выходу птенца из скорлупы, когда настало время вылупиться^[108].

Весьма примечательно, что после столь значительного числа исследований, проведенных в минувшие десятилетия на яйцах птиц, все еще остается так много вопросов, на которые у нас пока нет ответа.

Давайте же посмотрим, лучше ли обстоят дела с нашим пониманием окраски птичьих яиц.

4

Окраска яиц – как?

*...Но там, где страсть еще не родилась,
Лежит, сокрытая, под музыку луны,
И спит в яичке скромном соловья.*

Лорд Альфред Теннисон, «Поле Эйлмера» (Aylmer's Field)

Посетив однажды Музей естествознания в Тринге, чтобы взглянуть на коллекции яиц, я представил себе, как мы зашли туда с Джорджем Лаптоном и как мы вдвоем стоим рядом перед открытым лотком, в котором лежат десятки яиц кайры. Я спрашиваю Лаптона, что он видит. «Настоящая красота, – говорит он, – форма, размер, и, что превыше всего, разнообразная, однако гармоничная палитра красок и узоров». Затем он спрашивает, что же вижу я. «Данные, – отвечаю я, – утраченные данные», потому что у большинства яиц перед нами нет никаких этикеток и никакой сопровождающей информации. Потом я добавляю, что не безразличен к эстетике яиц, но как ученый думаю прежде всего о том, что эти яйца могли бы рассказать нам о жизни птиц, если бы у них были этикетки с данными. Но я думаю и о том, о чем еще могут нам рассказать музейные яйца: мы еще не закончили расспрашивать яйца, хотя бы даже анонимные. Потом Лаптон поворачивается ко мне и спрашивает, что я подразумеваю под «данными». Это риторический вопрос, поскольку он все же был знаком с несколькими коллекционерами, способными мыслить в научном ключе. Но эта реплика Лаптона предоставляет мне возможность подумать. Что я подразумеваю под данными?

Данные – это единицы информации, которую я использую для истолкования мира природы. Это то, чем занимаются ученые: в этом их цель. Я хочу понять, почему яйца совы белые, почему яйца кайры настолько изменчивы по окраске, почему яйца дрозда голубые и почему яйца некоторых тинаму окрашены в потрясающий цвет травяной зелени. Мы, ученые, достигаем понимания, делая наблюдения – рассматривая материал так же, как мы с Лаптоном смотрим на этот лоток с яйцами, и выясняя: *почему то? Почему это?* Лаптон рассказывает мне, что и он делал то же самое, и потому я склонен и его отнести к числу ученых. Разница лишь в том, что мне недостаточно задать вопрос как таковой; я должен сделать еще один или несколько шагов. «Почему так?» превращается в «возможно, так». То есть я сформулировал гипотезу, утверждение, которое в моем представлении могло бы стать объяснением.

Тинаму откладывают самые необычные и красивые яйца, напоминающие глазурированный фарфор, и у разных видов они голубые, зеленые, розовые или фиолетовые. Если я серьезно намерен отыскать ответы на свои вопросы, то приходится решать, как именно проверить мою гипотезу, подвергая ее самому безжалостному и тщательному испытанию. Я спрашиваю себя: что могло бы свести ее на нет? Чего я, вероятнее всего, не делаю – не ишу с упорством те свидетельства, которые работали бы в ее пользу. Если моя гипотеза все еще держится после самой жесткой проверки, можно думать, что мы понимаем, почему яйца тинаму такого цвета, какого они есть²⁵.

²⁵ Здесь автор излагает основы методологического принципа фальсификации гипотезы. Суть его в том, что проверка правдоподобия научной гипотезы должна быть основана не на упорных поисках все новых и новых фактов, якобы подтверждающих ее (верификация), а на попытках опровергнуть высказанные в ней предположения. Хорошим примером служит история опровержения представлений о так называемом языке пчел, изложенная в книге: Веннер А., Уэллс П. Анатомия научного противостояния. Есть ли «язык» у пчел? М.: Языки славянских культур, 2011. – Прим. науч. ред.

Чтобы предложить разумную гипотезу, нужно что-то знать о биологии птиц. Джордж Лаптон узнает яйцо тинаму, когда видит его, но он не бывал в Центральной Америке и никогда не видел само гнездо, так что его положение – не лучшее для выдвижения правдоподобной гипотезы. Я видел тинаму в дикой природе и даже курировал студента, который изучал биологию этих пернатых, поэтому я знаю, что самка откладывает яйца на землю во влажную листовую подстилку, и, когда насиживающая птица (у тинаму это обычно самец) не сидит на них, они ярко блестят в лесном полумраке. Почему они столь заметны? Одна из гипотез, фактически единственная, которую я могу предложить Лаптону, состоит в том, что яйца тинаму обладают неприятным вкусом и несъедобны, поэтому их блеск предупреждает: «не ешь меня, а то заболеешь». Эту идею сравнительно легко проверить. Не убежденный ею, Лаптон глубокомысленно кивает и бормочет: «Хммм, возможно». Сделав короткую паузу, он добавляет: «Возможно, яйца тинаму ярко окрашены и блестят из-за того, что они сделаны из иной формы карбоната кальция, чем яйца других птиц»^[109].

Теперь уже моя очередь делать паузу. Объяснение или гипотеза Лаптона существенно отличается от моей. Они не альтернативны друг другу. Различие едва уловимо, но существенно для понимания того, каким образом ученые интерпретируют мир. Наши две гипотезы имеют одинаковую силу, но они выглядят как взгляды на мир с разных точек зрения. Моя гипотеза говорит о приспособительном значении окраски яиц, как оно могло сложиться в ходе эволюции, то есть о том, увеличивает ли яркая, блестящая скорлупа яйца тинаму его шансы превратиться во взрослого тинаму. Это все равно что спрашивать, *почему* тинаму создают скорлупу яиц вроде этой. А вопрос Лаптона – это вопрос «как?»: *как* тинаму добываются такого безупречного глянца? Его вопрос касается механики, или процессов создания яичной скорлупы. Оба подхода имеют одинаковую силу, но они различны по существу и их следует обдумывать по отдельности – по крайней мере, первоначально. Если их смешивать, то это приведет попросту к неразберихе. Моя гипотеза настолько же неспособна ответить на вопрос «как?», как гипотеза Лаптона не может объяснить, *почему* тинаму откладывают такие яйца, хотя механистический подход может предоставить немало информации эволюционному. Но обратное не всегда верно.

Вот причина, по которой биологи упорно стремились издавна разграничить эти два подхода к пониманию мира природы. Конечно, до того, как в середине 1800-х гг. Дарвин выдвинул теорию естественного отбора в качестве объяснения механизма эволюции, не было принято рассматривать вопросы из категории «почему?», хотя ранее некоторые проникательные мыслители уже думали в таком направлении, признавая, однако, божественную мудрость в качестве главного и окончательного объяснения^[110]. Важно заметить, что вопросы «как?» и «почему?» одинаково правомерны, поэтому многие биологи уверены в том, что следует получить ответы на тот и на другой, чтобы полностью понять систему, которую они изучают. Но действительность такова, что загадки природы безграничны и, чтобы добиться успеха в их расшифровке, ученому необходимо специализироваться в своем подходе к объекту познания, в частности, сосредоточившись поначалу либо на вопросах «как?», либо «почему?».

Надо сказать, что популярность этих двух типов вопросов в среде ученых заметно менялась во времени. Например, после революции в понимании естественного отбора, когда в конце 1960-х и в начале 1970-х гг. в центре внимания оказались представления об «эгоистичном гене»²⁶, вопросы «почему?» стали казаться исследователям гораздо более важными, чем вопросы «как?»^[111]. Это, в свою очередь, означает, что с тех пор было профинансировано

²⁶ Это была не революция, а кратковременное (в масштабах истории биологии) заблуждение, когда часть научного сообщества ушла от теории, построенной на фактах, в область умозрительных схоластических спекуляций о неких мифических «генах эгоизма и альтруизма». Первая статья на эту тему была опубликована в 1964 г., а уже в 2010 г. от этих построений категорически отказались даже те, кто первоначально активно их пропагандировал. Подробнее об этом см.: *Панов Е. Н.* Человеческий эгоизм – создатель и разрушитель. Эволюция поведения и социальной организации. М.: Языки славянских культур, 2017. С. 35–40. – *Прим. науч. ред.*

большее число исследований, пытавшихся ответить на вопросы из области «почему?». Думается, что, когда будут найдены ответы на все вопросы «как?», более продуктивным, более волнующим и более содержательным станет обращение к оставшимся без ответа «почемучкам».

Я – твердый сторонник необходимости знать ответы на оба типа вопросов, и в этой и следующей главах собираюсь рассказать о вопросах «как?» и «почему?» соответственно применительно к цвету яйца. Здесь мы сосредоточимся на вопросах «как?», а затем, в следующей главе, рассмотрим существующие представления о том, *почему* яйца могут быть окрашены так, а не иначе.



Меня удивило и изрядно воодушевило, что одним из первых, кому пришлось исследовать химическую природу пигментов яиц, был человек, способствовавший основанию Шеффилдского университета, где я проработал большую часть своей карьеры. Как и многие другие ученые середины XIX в., Генри Клифтон Сорби владел приличным состоянием. Он был эрудитом, известным в основном за изобретение метода обогащения стали углеродом, который позволил получать гораздо более прочные сплавы. Это способствовало тому, что Шеффилд получил известность как «город стали». В сфере других интересов Сорби была морская биология, и он разработал остроумный метод изготовления плоских препаратов из экземпляров червей, медуз и гребневиков без нарушения их строения.

Сорби был фанатиком цвета. Он сконструировал в 1870-х гг. микроскоп и придумал способ распознавания пигментов, окрашивающих скорлупу яиц. Правда, яичная скорлупа была лишь одним из множества окрашенных биологических материалов, которые он анализировал таким образом. Принцип напоминал «огненный тест», которым я развлекался, еще будучи школьником. Суть его в том, что подобно тому как различные вещества по-разному поглощают свет, они при сжигании дают пламя разных цветов. Сорби понял, что это можно использовать для распознавания пигментов.

Спектральный анализ, как его называли тогда, был горячей темой в науке в 1860-е гг. В те времена эффективность метода доказывалась тем, что при его использовании удалось открыть два новых химических элемента²⁷. Сорби понял, что спектроскопию можно применять совместно с микроскопом: «Если поместить раствор или прозрачное вещество между источником света и устройством из призм, черные линии, образовавшиеся в определенных частях наблюдаемого спектра из-за поглощения лучей света веществом, можно использовать в целях его идентификации»^[112].

Взяв куски яичной скорлупы и растворив содержащийся в них кальций, Сорби смог перевести пигменты в раствор. Он пропустил сквозь него свет и выяснил, на месте каких цветов оказались черные полосы.

До экспериментов Сорби некоторые исследователи думали, что пигменты яичной скорлупы были побочным продуктом процесса откладки яйца, например результатом просачивания крови сквозь стенку матки или загрязнения желчными пигментами. Некоторые даже считали, что окраска и отметины на яйцах появлялись из-за непреднамеренного загрязнения скорлупы фекалиями, когда яйцо проходило через клоаку^[113]. Эти идеи впервые начали витать в воздухе в начале 1800-х гг., и на протяжении последующего века у них было множество вос-

²⁷ Цезий (1860) и рубидий (1861), названные по линиям спектра (соответственно небесно-голубой и рубиново-красной).

торженных сторонников. Примечательно, насколько стойкими эти представления оставались даже после того, как влюбленный в загадки биологии кукушки Эдуард Опель в 1850-х и очарованный кайрами Генри Дрессер в 1870-х гг. сообщили, что обнаружили полностью окрашенные яйца в яйцеводах птиц, которых они анатомировали, то есть до того, как эти яйца попали в клоаку^[114].

Тщательные анализы Сорби продемонстрировали, что цвет яичной скорлупы определялся веществами, которые присутствуют в крови и желчи, но не они окрашивали скорлупу, как думали многие его предшественники. Он идентифицировал семь различных пигментов и пришел к выводу: «Насколько я могу судить по тому, что известно в настоящее время, окраска яиц возникает за счет вполне определенных физиологических продуктов, а не из-за случайного загрязнения веществами, функция которых в целом иная»^[115]. По сути дела, то же самое, что он выяснил ранее в отношении красителей у растений, оказалось верным и для птичьих яиц; причиной было «относительное и общее количество ограниченного числа определенных и четко обозначенных веществ»^[116].

Сорби дал своим семи пигментам яичной скорлупы довольно причудливые названия, хотя они логичны и поддаются расшифровке, а особенно явно – те из них, что несли приставку *oo-*, которая означает просто яйца: (1) оороедин, (2) ооциан, (3) полосчатый ооциан (здесь первое слово указывает на полосу, обнаруженную в спектре в ходе анализа), (4) желтый ооксантин, (5) красный ооксантин, (6) неизвестный красный и (7) лихноксантин.

Нам не стоит переживать о сложности этих терминов, потому что, даже когда в дальнейшем их заменили более удобоваримыми названиями, в действительности существуют лишь два класса пигментов яичной скорлупы – протопорфирин и биливердин. Они оба участвуют в синтезе и распаде гема – вещества на основе железа, которому обязаны своим цветом красные кровяные тельца (эритроциты). Протопорфирин и биливердин – тоже мудреные названия, но их всего два.

Порфирин, который придает красновато-коричневые цвета, как правило, называют порфирин-IX (это «IX» относится к особенностям его химического строения), чтобы отличить его от других порфиринов, которые настолько широко распространены в органических материалах, что их называли «жизненно важными пигментами»^[117]. Биливердин был тем, что Сорби назвал «ооцианом». Он окрашивает скорлупу в голубовато-зеленый цвет («оо» = яйцо, «суап» = голубой/зеленый). Это продукт распада гемоглобина. Он отвечает за зеленый цвет, иногда заметный в синяке после удара^[118]. Именно смешивание этих двух пигментов придает яйцам замечательное богатство оттенков, которое, конечно, вносит свой вклад в их невероятную зрительную привлекательность как своего рода естественных произведений искусства.

Я заинтересовался тем, насколько много времени потребовалось идеям Сорби, чтобы проникнуть в зоологическую литературу, и почему через сорок пять лет после его открытий, в 1920-е гг., Артур Томсон все еще полагал, что красители были отходами, «выделившимися» на поверхность яиц, и потому неадаптивными признаками. Он написал в «Биологии птиц» (Biology of Birds) следующее:

Весьма вероятно, что они [красители] являются незначительными побочными продуктами или отходами обмена веществ птицы, которые просачиваются внутрь яйцевода через его стенку вместе с некоторыми важными питательными соками и выделениями^[119].

Томсон пытался подкрепить свой довод, привлекая аналогию из ботаники:

Пигменты в увядающих листьях весьма яркие и очень красивые, но, насколько мы знаем, они лишены биологического смысла, представляя собой лишь конечные побочные продукты в важной повседневной химической работе зеленого листа^[120].

Комментируя изменчивость цвета яиц, он заметил:

Если бы она [окраска] приобрела ценность для выживания, о чем позволило бы судить яйцо кайры или кукушки, то должна была остановиться на каком-то определенном оттенке; найдется много сырого материала, над которым мог бы поработать процесс естественного отбора^[121].

Подводя итог, Томсон писал:

Наш аргумент состоит в том, что нет никакой необходимости слишком старательно искать утилитарное значение бросающейся в глаза окраске птичьих яиц. Пигментация может быть игрой обмена веществ, а постоянство узора – проявлением упорядоченной конституции видовых свойств. Только и всего^[122].



Изучение пигментов яичной скорлупы сделало шаг вперед в 1970-е гг., когда Гильберт Кеннеди и Гвинн Веверс определили относительные количества двух основных пигментов в скорлупе яиц 106 видов птиц. Белые яйца без явно заметного красителя, видимого невооруженным глазом, оказались особенно показательным примером: скорлупа яиц глупыша, обыкновенной оляпки и индийского кольчатого попугая не содержала никаких пигментов; у белого аиста, совы-сплюшки и обыкновенной сизоворонки это был протопорфирин, но не биливердин, тогда как у некоторых пингвинов и голубя-вахиря присутствовали оба пигмента^[123].

Теперь мы знаем, что пигмент может содержаться в любом из слоев или во всех слоях скорлупы. У некоторых видов пигментирована даже подскорлуповая оболочка; у других окрашен кальциевый слой скорлупы, а у третьих, как у домашней птицы, распространение пигмента ограничено кутикулой – самым наружным и очень тонким слоем твердой оболочки яйца. У некоторых птиц, в том числе хищных, отдельные пигментные пятна погружены глубоко в скорлупу и невидимы снаружи. Один исследователь обнаружил, что при растворении поверхности скорлупы эти пигментные пятна «постепенно проявляются, распадаются и расплываются»^[124].

У тундряной и белой куропаток, не очень дальних родственников домашней птицы, вся поверхность яйца в момент его выхода из клоаки влажная. Мой коллега Боб Монтгомери, который изучал куропаток в Канаде, сообщил, что нет ничего необычного в том, что на только что отложенном яйце остается отпечаток пера в том месте, где наседка коснулась им яйца сразу после снесения. А когда Боб брал в руку свежеснесенное яйцо, на его поверхности оставались отпечатки пальцев. Вдобавок ко всему и фоновый цвет, и пятнистость за первые сутки или двое меняют оттенок с красноватого на коричневатый за счет процессов окисления.

Любопытно, что Вильгельм Натузиус в исследовании 1868 г. утверждал, что пигмент только что отложенного яйца кайры влажный и грязный, как у белых куропаток. Меня удивляет, откуда он это знал. Мне не встречались другие упоминания этого явления в известной Натузиусу литературе, и можно только гадать, что об этом сказали бы «ск'лолазы» Бемптона. Сам я этого не замечал^[125].

В прошлом исследователи иногда находили белые яйца у вскрытых самок тех видов, которые обычно откладывают цветные яйца. Например, у обыкновенной пустельги, которую в 1878 г. анатомировал Фридрих Куттер. Он заметил крошечные пятнышки красно-коричневого пигмента на внутренней поверхности скорлуповой железы. Легко представить себе, что

он сложит два и два и сделает из этого вывод, что яйцо было почти готово приобрести свой цвет и что источником пигмента был как раз этот участок яйцевода. Но он этого не сделал, а предположил, что зернышки пигмента спустились вниз из яичника. В дальнейшем некоторые исследователи последовали его примеру, но, как мы уже видели, в XIX в. существовали самые разные представления относительно способов приобретения яйцами своей окраски. Уже в 1940-е гг. Алексей и Анастасия Романовы в обширной монографии по биологии яйца «Птичье яйцо» писали: «Все данные свидетельствуют о том, что местом секреции пигмента является матка»²⁸. А в обзоре, составленном в 1970-е гг. другим экспертом по оологии, Аланом Гилбертом, сказано, что теперь уже совершенно ясно, что источники пигментов должны находиться в скорлуповой железе, но по-прежнему остается неизвестным, что именно они собой представляют^[126].

В 1960-е гг. японские исследователи, изучавшие анатомию японского перепела с помощью микроскопа, анализировали, в частности, эпителиальные (от слов *epi* – на, *thele* – сосок, поскольку термин вначале использовали по отношению к тканям с поверхностью, неровности которой навели ученых на подобные ассоциации) клетки выстилки скорлуповой железы и заметили крохотные капельки пигмента, находящиеся внутри их и ожидающие, когда их выпустят в нужный момент, словно краску из крохотного окрасочного пистолета. Это же исследование показало, что выделение и высвобождение пигмента происходят в строго определенное время. Если вы станете исследовать скорлуповую железу в неподходящий момент – до или после высвобождения пигмента, – эпителиальные клетки окажутся совсем пустыми^[127].

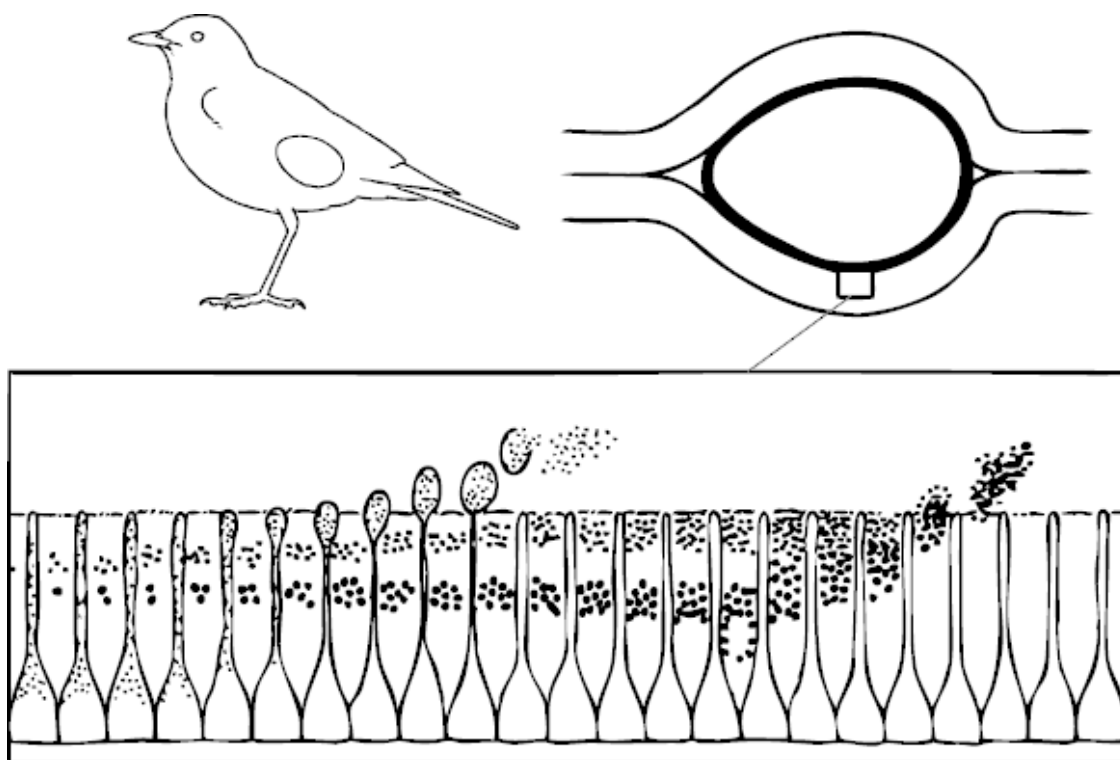


Рис. 7. Схема, показывающая возможный способ нанесения пигмента на яичную скорлупу в матке птицы. *Вверху:* контур птицы, показывающий положение яйца внутри ее тела; *справа:* яйцо после того, как оказалось в матке; *внизу:* выделяющие пигмент клетки, выстилающие матку, – базальные клетки (с широким основанием) и апикальные клетки (с узким основанием). Синтез и высвобождение пигментов в яйцевод и на скорлупу читается слева направо. Из кн.: Tamura, Fuji, 1966

²⁸ Цит. по: Романов А. Л., Романова А. И. Птичье яйцо. М.: Пищепромиздат, 1959.

Наши скудные познания относительно процесса окрашивания скорлупы – это огрех, вина за который полностью лежит на домашней птице. Из-за того что куры откладывают яйца без отметин, у исследователей домашней птицы никогда не было финансового стимула – или больших возможностей – для изучения образования и отложения цветowych отметин на яйцах. Они были заинтересованы фоновым цветом, потому что хозяйки предпочитали яйца определенного цвета – коричневые в Великобритании, белые – в Северной Америке. В результате ученые сосредоточились на исследовании природы этих различий, которые оказались генетическими^[128].

В прошлом, когда я посещал изучаемые колонии кайр на Скомере, обычно нужно было пересечь несколько колоний чаек. В 1970-е гг. там было так много серебристых чаек и клуш, что миновать их поселения было просто невозможно. Там мне частенько приходилось видеть кладки, в которых самое маленькое яйцо, отложенное последним, было бледно-голубым, а не типичного цвета хаки с пятнистым узором, как два других яйца.

Нечто подобное встречается у обитающего в Евразии ястреба-перепелятника: у него последние одно или два яйца в кладке (которая может насчитывать целых семь яиц) зачастую гораздо бледнее и с меньшим количеством отметин, чем отложенные раньше. А повторные кладки у ястребов-перепелятников, отложенные после гибели первой, всегда относительно бледной окраски^[129].

Это можно истолковать как исчерпание самкой пигмента. Если объяснение действительно таково, оно все равно оставляет без ответа вопрос о том, насколько важен цвет яйца. Другое возможное объяснение состоит в том, что уменьшение яркости последнего яйца в первой кладке и большинства или всех в повторных есть проявление некой адаптации. Согласно одному из нескольких предположений, яйца, отложенные последними, менее ценны, служа для отвлечения потенциальных хищников, или ранее отложенные яйца более уязвимы, потому что их насиживание родителем начинается не сразу, а лишь после завершения кладки и потому нуждаются в лучшей маскировке. Ни одно из этих объяснений не выглядит слишком убедительным. Еще одна идея сводится к тому, что последнее яйцо в кладке, окрашенное иначе, чем все прочие, сигнализирует потенциальным гнездовым паразитам вроде кукушек, что кладка завершена и потому не стоит паразитировать на ней. Это также не кажется разумным, потому что в таком случае гнездовой паразит получил бы выгоду, съев или уничтожив яйца, чтобы заставить хозяина сделать повторную кладку^[130].

Еще одно предположение основано на том факте, что свет, проникающий сквозь яичную скорлупу, оказывает положительное воздействие на развивающийся эмбрион. Как ни странно, из яиц домашних кур и японских перепелов птенцы проклеваются быстрее, если эмбрион может получить некоторое количество света, проходящего сквозь скорлупу^[131]. Справедливо ли это для других птиц, еще следует выяснить, но сам эффект позволяет предположить, что яйца, отложенные позже, должны нести меньше отметин. Их скорлупа может пропускать больше света к эмбриону и, следовательно, ускорить его развитие. Это может дать преимущество тем птенцам чайки, которые вылупляются позже своих собратьев по кладке или братьев и сестер из повторных кладок ястреба-перепелятника.

Однако для того, чтобы убедиться, что дело обстоит именно так, следовало бы показать: (а) что яйца с менее насыщенными отметинами действительно проклеваются скорее, (б) что более быстрое развитие – и в самом деле непосредственный результат того, что эмбрион получает больше света, и (в) действительно ли время, которое он при этом выигрывает, достаточно продолжительно, чтобы существенно улучшить перспективы его выживания. Если свет действительно оказывает положительное влияние на развитие эмбриона, то это может благоприятствовать появлению белых яиц у многих видов, гнездящихся в укрытиях. Несколько менее очевидно, что гипотеза о важной роли света, проходящего через скорлупу, может объяснить

очень давнюю загадку – почему так много видов птиц, строящих открытые чашевидные гнезда, вроде дроздов, откладывают светлые голубые яйца. Именно голубой свет сильнее всего воздействует на рост эмбриона у домашней птицы. Так как цвет яичной скорлупы диктует длину волны света, проникающего к эмбриону, именно голубая скорлупа может увеличить до максимума количество света этой зоны спектра и свести к минимуму продолжительность инкубации, а следовательно, уязвимость яиц для хищников^[132].

Одна из по-настоящему удивительных вещей в яйцах кайр – то, что в пределах единственного вида существует почти любой из возможных цветов и типов отметин, которые можно найти среди всех 10 000 других видов птиц. Комментарий Уоллеса о том, что кайры при производстве яиц «сошли с ума», вполне справедлив. Джордж Рикаби, один из коллекционеров яиц, современник Джорджа Лаптона, оставил дневник своих оологических изысканий, в котором, как мы уже видели в главе 1, он включил иллюстрации двенадцати основных типов яиц кайры с их названиями, среди которых есть «перечница», «скоропись», «каракули» и «шапочка на носу». Эти отметины могут возникать на фоне почти любого цвета. Анализ цвета яиц толстоклювой кайры и типов отметин на них показал, что связь между тем и другим не случайна и яйца с темным фоновым цветом чаще несли отметины большего размера, чем яйца с более светлым цветом фона^[133]. Классификация типов яиц по Рикаби наверняка сложилась среди скалолазов и коллекционеров для удобства обозначения их находок. Если бы весь спектр изменчивости яиц кайры охватывал лишь двенадцать типов, все было бы просто, но Рикаби указывает, что на деле изменчивость бесконечна, о чем говорят дополнительные термины, которыми пользовались коллекционеры: «зеленый лепесток», «густая бурая подложка», «сильный рыжий», «голубой перец с солью», «карандаш в скорлупе» и т. д.^[134].



На исследования, касающиеся формирования и структуры яичной скорлупы у домашней птицы, потрачены миллионы фунтов стерлингов и долларов, но до недавнего времени почти ничего не было известно о том, как образуются цветовые отметины на скорлупе яиц у других видов. Исследования на японском перепеле, яйца которого испещрены множеством пятен, показывают, что они появляются только за три или четыре часа до снесения кладки. У таких видов, как хищные птицы и кайры, часть пятен лежит глубже в толще скорлупы, поэтому пигмент должен выделяться раньше. На многих яйцах кайры хорошо видно, что участки пигмента перекрывались дополнительным кальцием и дополнительным фоновым цветом, как отмечал еще Натузиус в 1800-е гг.^[135].

В главе 2 говорилось, что матка снабжена огромным количеством желез, работающих как миниатюрные окрасочные пистолеты для нанесения пигмента на скорлупу. В такой форме объяснение звучит слишком прямолинейно, и чем больше я обдумываю это утверждение, тем менее удовлетворительным оно кажется. Цвет, узор и распределение отметин на яйцах кайры зачастую необычайно многоплановы. Лучший способ оценить уровень их сложности – попробовать создать убедительное цветное изображение яиц кайр. Я попытался это сделать, и это оказалось делом непростым. Как-то раз мне понадобилось раскрасить модели яиц кайры для некоторых экспериментов, и тогда выяснилось, что придать модели облик настоящего яйца гораздо труднее, чем я предполагал. Я испытываю величайшее восхищение перед теми художниками (чьи имена обычно не указывались), которые создали убедительные изображения яиц кайр и других видов в первых книгах по оологии. Раскрасить собственную модель яйца кайры –

тоже поучительное упражнение, когда пытаешься представить себе всего лишь, каким образом эти узоры наносятся на настоящее яйцо.

Для некоторых яиц кайр, таких как «черная шапочка» в терминологии Рикаби, имеющих лишь несколько крупных черных капель на тупом конце яйца, это не сложно. Я мысленно представляю себе яйцо, неподвижно лежащее внутри скорлуповой железы, и несколько «окрасочных пистолетов» с широкими соплами, направленными на его тупой конец и работающими, пока покрытие не будет сплошным. Подобным же образом для яиц с чуть более сложным характером окраски, известной как «перечница», где крошечные пигментные отметины равномерно распределены по скорлупе, процесс кажется сравнительно простым. Тут я представляю себе тысячи крохотных окрасочных пистолетов, равномерно покрывающих внутреннюю поверхность скорлуповой железы и стреляющих в течение нескольких мгновений для создания этого простого, но чудесного пестрого узора.

Гораздо труднее представить себе, как все происходит при окрашивании яиц, полностью покрытых узором, детали рисунка которого растекаются или смешиваются друг с другом. Такой дизайн гораздо чаще встречается на яйцах гагарки и очень редко, как показывает коллекция Лаптона, на яйцах кайры. На такие яйца краска, кажется, накладывается слоями, и каждый из них последовательно перекрывается кальцием, создавая цветовые переходы. Однако это еще не все: похоже, будто красочные отметины на этих яйцах смазаны точно контролируемым движением. Возможно, когда работали разные окрасочные пистолеты, яйцо слегка поворачивалось в скорлуповой железе, создавая эффект, сильно напоминающий тот, который получился бы при попытке очень осторожно смазать влажную краску пальцем.

Самые причудливые и интригующие узоры, возможно, наиболее важные для дальнейших размышлений, – это те, которые Рикаби обозначил как «скоропись» или «каракули», а я всегда называл «карандашным рисунком». Это яйца с белым, кремовым или светло-голубым цветом фона, украшенного элементами, которые напоминают беспорядочную сплошную каллиграфическую надпись, сделанную бурым или черным окрасочным пистолетом. В одних случаях все выглядит так, словно он был единственным в работе, в других, похоже, их трудилось несколько.

Я упорно пробовал представить себе, как могли быть нанесены такие отметины. Наиболее вероятная возможность состоит в том, что, как только приводится в действие окрасочный пистолет, яйцо поворачивается внутри скорлуповой железы так, что на нем образуются беспорядочно нанесенные каракули. Представьте себе художника Джексона Поллока, который разбрасывает по холсту краску, размахивая кистью, напившейся ее с избытком, или же пьяного человека, несущего две или три дырявые канистры с краской, болтающиеся над ровно забетонированным внутренним двориком. Однако если «карандашный рисунок» наносится именно так, то мы могли бы ожидать некоторую согласованность между отметинами, сделанными различными окрасочными пистолетами. На многих таких яйцах явная согласованность отсутствует, хотя никто не пытался проанализировать узоры с применением строгих математических исследований. Я хотел бы поработать совместно с кем-нибудь, кто мог бы это сделать. Думаю, для этого следовало бы снять скорлупу с яйца, перенести с нее узор на плоскость, составить карту различных линий и поискать черты сходства, которые могли бы в этом случае раскрыть тайну нанесения рисунка.

Не будучи математиком и пока еще не встретив того, кто согласился бы выполнить такую работу, я предпринял следующий шаг. Взяв куриные яйца, я предположил для простоты, что скорлуповая железа обладает лишь тремя окрасочными пистолетами, и поместил три фломастера разного цвета в отдельные лабораторные зажимы с расстоянием около трех сантиметров между ними, и направил каждый внутрь воображаемого кольца. Взяв яйцо за его острый конец, я поместил его между фломастерами так, чтобы их кончики касались яичной скорлупы, а затем повернул яйцо. Как я и рассчитывал, на скорлупе появились отметины, похожие на карандаш-

ные, но вопреки моим ожиданиям сложно было выявить какую-либо «согласованность» между этими тремя цветами.

Еще одна вещь, которую мы видим на линиях, оставленных карандашом на бумаге, – их одинаковая ширина (около миллиметра) и четкость. Ранее я уже говорил, что отметины на яйцах гагарки часто кажутся размытыми. На яйцах кайры «карандашные каракули» не размыты, а имеют четкий край и не просачиваются в области фоновой окраски. Таким образом, если бы вы сами воспользовались окрасочным пистолетом, чтобы создать на поверхности скорлупы похожий рисунок, вам потребовалась бы очень быстро высыхающая краска. И было бы лучше взять скорее что-то вроде фломастера, чем аэрозольный баллончик или большую кисть, пропитанную водянистой краской. Если яйцо кайры действительно поворачивалось внутри скорлуповой железы при отсутствии очень быстро сохнущей краски, трудно понять, как могли бы получаться несмазанные и четкие линии.

Самки лишь немногих видов птиц создают на своих яйцах рисунок, напоминающий карандашный. Некоторые шалашники, гнездящиеся в Австралии и на Новой Гвинее, в том числе пятнистая и большая, а особенно желтогрудая (она же шалашник Лаутербаха) беседковые птицы, откладывают яйца с удивительными отметинами; это же делают и яканы – похожие на камышниц тропические птицы. Если искать ближе к дому, европейская обыкновенная овсянка, когда-то известная как «свертушка», откладывает яйца, на которых темные карандашные линии изменчивы по толщине и, в противоположность яйцам кайры, часто предательски просачиваются в фоновый цвет, напоминая выполненные смесью крови и земли изображения животных, украшающие пещеры в Фон-де-Гом, Нио и Руфиньяке во Франции.

Поэт Джон Клэр прекрасно уловил это:

Пять маленьких яиц, украшенных штрихами –
Фантазии полет их делает словами
Стихов природы, песен пастуха:
Овсянка здесь гнездо свое свила...^[136]

Возможно, яйца кайры и овсянок интенсивно движутся в скорлуповой железе, когда на них наносится пигмент. Чтобы создать некоторые из наблюдаемых узоров, эти движения должны быть достаточно разнообразными, сложными и направленными, вероятно, в разные стороны. Согласно другим предположениям, не яйцо вращается внутри скорлуповой железы, оставаясь скорее неподвижным, а движутся окрасочные пистолеты. Спрашивается, существуют подвижные красящие приспособления, которые наносят краситель в процессе собственного движения? Или, возможно, существуют участки скорлупы – линейные или иной формы, – предрасположенные к захвату пигмента? Обе идеи кажутся невероятными, но на данном этапе нам нужно подумать и о них.

Иногда мы можем узнать многое, наблюдая за системами, когда те работают неправильно. Частью страсти Лаптона к яйцам кайры было восторженное отношение к нескольким типам окрасок, которые, как мы знаем в настоящее время по исследованиям кур, представляли собой отклонения от нормы. Один из них – это яйца, которые он и другие оологи называли «опоясанными», с бледной или непигментированной полосой вокруг их средней части. У кур и, возможно, у других птиц такой узор является результатом какого-то потрясения самки в тот момент, когда на скорлупу наносится фоновая окраска. Внешнее проявление этого нарушения на яйце кайры в виде полосы шириной два или три сантиметра указывает на то, что цвет фона и рисунок наносятся скорее последовательно по длине яйца, нежели одновременно по всей его поверхности.

Другой тип окраски, который Рикаби назвал «шапочкой на носу», можно видеть на яйцах, у которых темным пигментом покрыты острые концы, а не тупые, как это бывает у многих

чаще. «Шапочки на носу» могли бы возникать в случае, когда положение окрасочных пистолетов с темным красителем изменено на противоположное. Или такую окраску получают яйца, которые не успели развернуться на 180° перед откладкой, что, как известно, происходит у других видов птиц. Если типичная концентрация красителя на тупом конце яйца получается из-за того, что темные окрасочные пистолеты большого калибра лежат только в одном крайнем секторе скорлуповой железы, то легко представить себе, как яйцо, которое не сможет развернуться, может в итоге получить пигмент на «неправильный» конец^[137].

На настоящий момент выяснение того, как идет создание сложных узоров на яйцах некоторых видов птиц, еще остается в моих планах на будущее.

5

Окраска яиц – почему?

Со странным упрямством многие из тех, кто обсуждал этот вопрос, склонны считать непреодолимыми трудности в объяснении отсутствия защитной окраски, встречающейся у подавляющего большинства окрашенных яиц. Но в таких случаях яйца почти всегда бывают отложены в гнездо, которое само по себе весьма часто бывает заметным объектом.

У. П. Пайккрафт, «История птиц» (A History of Birds; 1910)

Наше исследование эволюции цвета яиц начинается не с Дарвина, как вы могли бы ожидать, а с Альфреда Рассела Уоллеса.

Соперник Чарльза Дарвина, претендовавший на приоритет в создании концепции естественного отбора, Альфред Рассел Уоллес всегда оставался в тени своего великого современника. В 2013 г., в сотую годовщину со дня его смерти, были предприняты огромные усилия, призванные возродить научную репутацию Уоллеса посредством множества торжественных научных совещаний и телепрограмм. Не знаю, насколько это было успешным, но, по крайней мере, сейчас его имя известно лучше, чем до того момента.

Открытие естественного отбора Дарвином и Уоллесом дало нам совершенно новый способ объяснения мира природы. Впервые признав существование этого явления в 1830-е гг. после возвращения из своего судьбоносного путешествия на «Бигле», Дарвин провел следующие двадцать лет, обдумывая свои заключения, прежде чем решился их опубликовать. Однако Уоллес пришел к осознанию идеи естественного отбора позже, в 1858 г.

В настоящее время известно, что Уоллес, будучи тогда в Индонезии, рассказал в письме Дарвину о своей идее. Тот, глубоко потрясенный, сильно беспокоился о том, кому же достанется приоритет открытия, и написал своим близким коллегам Чарльзу Лайелю и Джозефу Гукеру с просьбой дать совет. Они знали, что Дарвин уже долгое время в поте лица прорабатывал теорию естественного отбора, но решили, что в данных обстоятельствах самым лучшим, что можно сделать, было бы совместное официальное представление идей обоих мужей. Они подготовили чтение очерка Уоллеса вместе с кратким обзором идеи Дарвина для представления обоих текстов перед Линнеевским обществом в Лондоне, запланированного на 1 июля 1858 г.

Предложение звучало так:

Прилагаемые работы, которые мы имеем честь предоставить Линнеевскому обществу и которые все касаются одного вопроса, а именно законов, порождающих образование разновидностей, рас и видов, представляют результаты исследований двух неутомимых натуралистов – м-ра Чарльза Дарвина и м-ра Альфреда Уоллеса^{29[138]}.

На этом заседании не присутствовал ни один из основных игроков, и встреча прошла почти без комментариев. Похоже, мало кто из пришедших на встречу понял значение того, о чем только что услышал. Дарвину это было полезно, поскольку дало ему определенную возможность вздохнуть с облегчением, отбросить колебания и взяться за перо, чтобы написать свой труд «Происхождение видов...», изданный в следующем году.

²⁹ Перевод К. А. Тимирязева. Цит. по: Дарвин Ч. Сочинения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 3.

Похоже, Уоллес был рад остаться в тени Дарвина и провел значительную часть оставшейся жизни, исследуя значение и границы применения естественного отбора. Он изучил широкий круг вопросов и описал свои разнообразные находки и идеи не менее чем в десяти книгах. Возможно, самая интригующая среди них, изданная в 1889 г., через семь лет после смерти Дарвина, носит простое и почтительное название: «Дарвинизм».

Уоллес и Дарвин разделяли мнение о важности и эффективности естественного отбора, но не были согласны друг с другом в отношении своеобразной идеи Дарвина о половом отборе. Дарвин, озадаченный тем фактом, что самцы и самки часто отличаются друг от друга внешне и по поведению, высказал остроумную идею, согласно которой половой отбор может благоприятствовать, например, развитию в эволюции ярко окрашенного оперения у самцов птиц, если снижение их выживания за счет возрастающей от этого заметности для хищников компенсируется повышенным успехом в размножении. Другими словами, длинный и броско окрашенный хвост самца фазана аргуса, например, может поставить под угрозу его способность спастись от хищников. Но если это украшение делает его неотразимо привлекательным для самок, он оставит больше потомков, чем самец с менее броским оперением. Эволюционный успех измеряется в количестве оставленного потомства.

Дарвин утверждал, что половой отбор работает, во-первых, в сфере состязания между самцами за доступ к самкам, и, во-вторых, на почве выбора их самками^[139]. Ученый допускал, что отправной точкой для полового отбора было тусклое оперение самцов, подобное тому, что наблюдается у самок многих птиц вроде утки-кряквы, и что при таком положении вещей самцы, демонстрировавшие чуть более яркие цвета, получали в награду больший успех в размножении. Иными словами, Дарвин представил себе половой отбор как процесс, благоприятствующий эволюции ярко окрашенного оперения самцов.

Уоллес с этим не согласился. Во-первых, он не приписывал половому отбору такой же важности, как Дарвин, а во-вторых, предполагал, что эволюция началась с яркого оперения, а отбор благоприятствовал сложению тусклого оперения у самок. Причиной различий в точках зрения Уоллеса и Дарвина было предположение Уоллеса, будто окраска самцов была яркой из-за их большей активности и энергичности. То есть он допускал, что яркие цвета у самцов были просто побочным результатом большей жизненной энергии и что отбор благоприятствовал тусклым самкам маскировочной расцветки, потому что при высиживании яиц они могли успешнее избежать обнаружения их хищниками.

По поводу полового отбора Уоллес сказал: «Единственный способ, которым мы можем объяснить наблюдаемые факты, – допустить, что цвет и украшение строго коррелируют со здоровьем, энергией и общей приспособленностью ради выживания»^[140].

Миролюбивые дебаты Уоллеса и Дарвина относительно полового отбора и эволюции яркой окраски длились годами. И хотя в дальнейшем все пришли к соглашению, что прав был Дарвин, Уоллес сделал несколько важных открытий^[141].

Один из его выводов касался расцветки гусениц. Дарвину она представлялась загадкой: он признавал, что их окраска, зачастую весьма яркая, едва ли могла эволюционировать посредством полового отбора, поскольку гусеницы не способны воспроизводить потомство (это могут делать лишь взрослые формы – дневные и ночные бабочки). А Уоллес сделал верный вывод о том, что яркие цвета у некоторых гусениц появились в процессе эволюции для защиты от хищных птиц; их яркие цвета предупреждают о неприятном вкусе гусеницы^[142].

Второй загадкой, к которой обратился Уоллес, был цвет птичьих яиц. Этой темы Дарвин не касался, в отличие от своего деда Эразма Дарвина, который оставил комментарий об окраске птичьего яйца в своей книге «Зоономия» (*Zoonomia*)^[143]. Загадка такова: как цвета яиц, зачастую броские, могли быть адаптивными? Уоллес долгое время думал об этом и начал замечать некоторые закономерности, в том числе то, что цвет яйца, по предположению Эразма Дарвина, может давать ему определенную защиту от хищников. Уоллес говорил, что яйца полезно для

начала разделить на две группы – белые, по сути, не имеющие красителей, и окрашенные. Поскольку яичная скорлупа построена из карбоната кальция, или карбоната извести, обладающего белым цветом, «примитивный» цвет птичьих яиц должен быть белым, таким же как у их рептильных предков^[144]. Далее он указал, что все те птицы вроде зимородков, шуток, дятлов, трогонов и сов, которые насиживают кладку в норах и дуплах, откладывают белые яйца. Уоллес предположил, что в этих обстоятельствах, когда яйца невидимы извне и, следовательно, ограждены от сил естественного отбора, белые яйца не представляли собой никакого неудобства и потому сохранили свое предковое состояние, оставшись неокрашенными. Мысль о связи между гнездованием в полостях и белыми яйцами часто приписывается Уоллесу, но я не уверен, не почерпнул ли он эту идею у Хьюитсона, который, насколько я могу судить, был первым, кто упомянул об этом^[145].

Из этих соображений Уоллеса о белых яйцах можно сделать вывод: в тех случаях, когда яйца на виду, их окраска, возможно, будет приспособительной. Но до того, как обсуждать этот вопрос, Уоллесу следовало разобраться с теми видами птиц, которые гнездятся открыто, но откладывают белые яйца, что грозит опровержением его идей. Некоторые голуби, козодой и болотная сова насиживают яйца в открытых гнездах, но, писал Уоллес, их белые яйца редко бывают оставлены наседкой без присмотра, а хищники им не страшны, потому что сами птицы-родители, сидящие на гнезде, обладают защитной окраской. Впрочем, этим птицам не мешало бы иметь окрашенные в защитные цвета яйца на тот случай, когда они оказываются без присмотра, если, конечно, белая окраска не является адаптивной сама по себе³⁰. Мы вернемся к этому вопросу немного позже.

Уоллес продолжал: «Сейчас мы подходим к большому классу окрашенных или сильно испещренных яиц, и здесь перед нами встает более сложная задача оценки их приспособительных свойств, хотя многие из них несомненно демонстрируют покровительственные оттенки окраски или защитный рисунок». Далее он перечислил ряд видов птиц, в том числе малую крачку и зуйка-галстучника, чьи яйца настолько точно подходят по цвету к гальке, на которую отложены, что это обеспечивает им превосходную защиту от хищников вроде ворон и лисиц.

О кайрах Уоллес говорил, что их яйца показывают прямо противоположный пример в плане их ослепительной заметности и – как полагал Уоллес – неуязвимости для хищников. Он писал:

Замечательный разброс цвета и отметин на яйцах кайры можно отнести на счет недоступности скал, на которых они размножаются, что дает им совершенную защиту от врагов... [Яйца] стали интенсивнее окрашенными, пятнистыми и испещренными самым изумительным разнообразием узоров вследствие того, что отсутствовало действие отбора, способное воспрепятствовать проявлению полного спектра индивидуальной изменчивости^[146].

Иными словами, Уоллес полагал, что яйца кайр полностью избежали давления отбора и в результате получили возможность приобрести в ходе эволюции наблюдаемое сейчас замечательное разнообразие красок. Идея о «проявлении полного спектра изменчивости», как он это называл, совпадает с его мыслью о том, что интенсивность окраски яйца и оперения определяется некой жизненной «энергией» и различные виды птиц вырабатывают пигмент как несущественный побочный продукт своей жизненности... и если он не находится под контролем, как это происходит за счет воздействия хищников (на популяции у галстучников и крачек, например), то его усиление и варьирование ничем не сдерживается. Здесь мнение Уоллеса о том, как работает естественный отбор, напоминает воздействие родителей на ребенка, находяще-

³⁰ Например, потому что пропускает много света к эмбриону. – *Прим. науч. ред.*

гося под их контролем, но который, оказавшись вне его, убегает, скачет и играет, всячески проявляя свою природную живость. Мы еще увидим далее, что при всей своей гениальности Уоллес был здесь неправ. Неправ он в отношении белых яиц у птиц, гнездящихся в закрытых убежищах, считая, что они не подвержены действию естественного отбора. В дальнейшем было установлено, что он ошибался, полагая, что яйца кайр безразличны к естественному отбору, поскольку считал их гнездовые участки недоступными для хищников. Согласно Уоллесу, кажущееся отсутствие естественного отбора в одном случае дает отсутствие окраски, а в другом – буйство красок, и, на мой взгляд, все выглядит так, будто Уоллес захотел соединить несоединимое. В крайнем случае он мог бы утверждать, что кайры в целом более «энергичны», чем птицы, гнездящиеся в укрытиях, однако он этого не сделал.

Одна из причин того, что концепция естественного отбора оказалась столь сложной для восприятия множества людей, далеких от науки, и даже для некоторых ученых, кроется в том, что почти всегда бывает трудно увидеть, как он работает. Например, Артур Томсон, с которым мы встречались в предыдущей главе, пересмотрел в 1920-е гг. идеи Уоллеса, касающиеся белых яиц, написав следующее:

Возможно, более серьезным решением вопроса о белых яйцах было бы утверждение, что отсутствие пигмента в скорлупе – это примитивная особенность, как это видно у рептилий, и что птицы, которые продолжают сохранять белые яйца, вынуждены искать укромные места или строить хорошо закрытые гнезда^[147].

Это высказывание типично для споров об эволюции, проходивших в 1920-е гг., до того, как теория естественного отбора объединилась с генетикой в синтетическую теорию эволюции для объяснения биологических явлений во всей их полноте. По сегодняшним стандартам, аргумент Томсона выглядит довольно запутанным: он предполагает, что цвет яйца «закреплен» в биологических особенностях вида, а выбор места для гнезда свободен от ограничений. Иными словами, что естественный отбор больше влияет на выбор места для гнезда, чем на окраску яйца. Сегодня такое предположение выглядело бы неубедительно.

В настоящее время мы знаем, что естественный отбор воздействует на изменчивость в том числе и окраски яиц и что эта изменчивость должна быть закодирована в генах, без трансформаций которых не может быть никаких эволюционных изменений. Мы знаем, что изменчивость возникает как результат генетических мутаций, и если бы Томсон изложил свой аргумент в отношении белых яиц в наши дни, он мог бы сказать, что: (а) у некоторых видов, возможно, никогда не возникало мутаций, вызывающих появление различий в цвете яиц, на которые мог воздействовать естественный отбор, и (б) у таких видов отбор мог благоприятствовать иным особенностям вроде выбора более укромных мест для устройства гнезда, маскировочного оперения взрослых птиц или более решительного поведения защищающих гнездо родителей.

Существует несколько гипотез, объясняющих связь между белыми яйцами и укромными полостями для гнездования. Одна из них, предложенная Александром Морисоном Макалдоуи в 1880-е гг., гласит, что пигмент в яичной скорлупе защищает развивающийся эмбрион от солнечного излучения и, следовательно, не обязателен для птиц, гнездящихся в темных полостях^[148].

Как признавал Уоллес, яйца первых птиц были, вероятно, белыми и без отметин, как яйца их рептильных предков. Рептилиям не нужны окрашенные яйца, потому что они прячут их в земле, в полостях или под растительностью, поэтому они находятся в относительной безопасности как от хищников, так и от солнечного излучения. С тех пор как птицы появились в процессе эволюции и начали использовать различные типы подложек для устройства гнезд, их яйца неизбежно оказывались выставленными на дневной свет и потому были более

уязвимы для хищников. Кажется разумным предложить, что в таких обстоятельствах коричневые и пестрые яйца будут менее заметными и менее уязвимыми для хищников, чем белые, и именно так считали Эразм Дарвин и Уоллес.

Есть два способа проверить гипотезу Уоллеса о том, что окрашенные и покрытые узором яйца больше защищены от хищников, чем белые, лишенные пятен. Во-первых, мы могли бы исследовать в сравнительном плане окраску яиц у птиц, гнездящихся в различных местах, и посмотреть, наблюдаются ли какие-либо общие закономерности^[149]. Во-вторых, мы могли бы провести эксперимент, и самый очевидный из них – изменить цвет яиц и проверить, повлияет ли это на вероятность их обнаружения хищниками. Немало таких опытов уже было сделано, часто с использованием куриных яиц, которые окрашивали либо в белый цвет, либо в маскировочный и оставляли на виду в искусственных гнездах, а затем прослеживали их уязвимость к воздействию хищничества. Эти эксперименты выглядят столь показательными, а их результаты – настолько очевидными, что их едва ли стоит повторять. Надо сказать, что в целом эти результаты мало соответствуют предсказаниям гипотезы Уоллеса. В большинстве случаев белые яйца оказывались не более уязвимыми для хищников, чем яйца, окрашенные в маскировочный цвет. Означает ли это, что Уоллес был неправ? Возможно. Но не исключено, что эксперименты были некорректно поставлены, без соблюдения тех или иных предосторожностей. Например, окрашенные экспериментальные яйца могли издавать запах и тем самым привлекали хищников-млекопитающих, которые разыскивают добычу главным образом при помощи обоняния. Далее, эксперименты могли не учитывать, что зрение птиц отличается от нашего. В таком случае возможно, что, несмотря на порывы художественного творчества исследователей, яйца, окрашенные ими в маскировочный цвет, были не слишком хорошо спрятаны от птиц-хищников вроде ворон и сорок. В-третьих, во многих из этих экспериментов окрашенные яйца размещали в искусственных гнездах, которые, возможно, были заметными для хищников уже сами по себе.

Для тех, кому близка мысль о том, что окраска птичьих яиц обеспечивает их защиту от хищников, проблемой всегда были голубые яйца вроде тех, которые свойственны европейскому певчему дрозду или странствующему дрозду, обитающему в Северной Америке. Они резко бросаются в глаза в своих бурых чашевидных гнездах – по крайней мере, в глаза человеку³¹. Эразм Дарвин предполагал, что этот цвет можно назвать маскировочным, потому что при взгляде снизу сквозь то, что он назвал «их плетеными гнездами», они менее заметны на фоне голубого неба. Это неверно сразу во многих отношениях, в том числе из-за того, что гнезда видов вроде певчего и странствующего дроздов обмазаны изнутри глиной и увидеть что-либо сквозь них невозможно; кроме того, неверным было предположение, будто хищники будут непременно видеть гнезда снизу.

В целом существует три основные категории эволюционных объяснений цвета яиц, и мы рассмотрим каждую из них по очереди: камуфляж в противоположность заметности, защита от пернатых гнездовых паразитов и индивидуальное опознавание собственных яиц особями-родителями.



³¹ Ярко-голубыми бывают яйца и у птиц, гнездящихся в глубоких нишах каменистых обрывов, например у каменок рода *Oenanthe*. – Прим. науч. ред.

Если вам когда-нибудь пришлось пересечь галечную отмель под пронзительные крики целой орды пестроносых крачек, вы должны знать, сколько внимания требуется, чтобы не наступить случайно на их гнездо с чудесно камуфлированными яйцами. Тогда вам, возможно, даже не повезло, и вы испытали ужасное ощущение от треска яйца, не выдержавшего тяжесть вашей ноги. Яйца многих птиц, гнездящихся на земле, вроде крачек, зуйков, прочих куликов и перепелов часто обладают настолько совершенным камуфляжем, что допустить такую ошибку совсем не трудно. Легко представить себе, каким способом естественный отбор совершенствовал в последовательном ряду поколений сходство между яйцами и фоном субстрата. Яйца, которые сильно отличались от него, хищники обнаруживали и поедали, так что гены, ответственные за это несоответствие, просто не передавались следующему поколению. То же самое имело место в классическом примере естественного отбора в действии, описанном для бабочки березовой пяденицы *Biston betularia*. На деревьях, сплошь покрытых сажей – детищем промышленной революции, отбор благоприятствовал особям, обладавшим более темной окраской крыльев и поэтому лучше замаскированным от внимания хищных птиц. Последующие исследования на березовой пяденице и на других видах бабочек выявили важный дополнительный аспект их камуфляжа: по мере того как естественный отбор поколение за поколением совершенствовал их покровительственную окраску, он благоприятствовал особям, предпочитавшим держаться на поверхностях, фон которых максимально соответствовал их собственной окраске^[150]. Это ставит вопрос о том, не выбирают ли птицы вроде крачек или куликов такие места гнездования, которые обеспечивают лучший камуфляж их кладкам. Недавние исследования на японском перепеле, яйца которого, как мы уже видели, сильно испещрены отметинами, установили, что самки, похоже, «знают» окраску собственного яйца и выбирают участок для гнездования, который обеспечивает наилучшее из возможных совпадение по цвету яиц и подложки. Этот поведенческий компонент заметно усиливает эффективность камуфляжа. Главный вопрос здесь: откуда самки перепела *знают*, как выглядит их собственное яйцо, – узнают ли они об этом при первой своей попытке размножения или же это врожденное знание, подобное генетически закрепленным стандартам окраски самих яиц или манеры выбора мест для размножения?^[151]

А как насчет пятен и полос на яйцах тех птиц, которые размножаются в убежищах, куда не поступает свет, – для чего нужны они? Одна группа исследователей посчитала, что нашла ответ на этот вопрос. Они обнаружили, что пятна пигмента (главным образом порфирина) размещаются, по-видимому, чаще всего на тонких участках скорлупы. Было высказано предположение, что функцией пигмента могло быть усиление прочности, компенсирующее недостаток кальция в этих частях скорлупы. Однако последующее исследование, проведенное другими орнитологами, не нашло ни малейших свидетельств в пользу этого заключения. Мы по-прежнему блуждаем в тумане, когда речь заходит о том, как объяснить значения пятен на скорлупе яиц у птиц, которые устраивают гнезда в закрытых убежищах^[152].

Яркие расцветки некоторых яиц объясняются тем, что они эволюционировали таким образом, чтобы быть максимально заметными. Эта идея была впервые предложена в начале 1900-х гг. Чарльзом Суиннертоном, заядлым коллекционером яиц, который не соглашался со многим из того, что говорил об окраске яиц Уоллес. Суиннертон предположил, что ярко окрашенные яйца могут иметь неприятный вкус, то есть их окраска менялась в процессе эволюции примерно так же, как у ядовитых насекомых – чтобы хищник, увидев такую кладку, отказывался полакомиться ею. Он проверил свою идею, предлагая яйца множества разных видов птиц нескольким (прирученным) хищникам из числа млекопитающих, в том числе крысе, галаго и обыкновенному мангусту. Он также использовал в качестве объектов исследования людей и записывал их реакцию на вкус яиц. Один из его корреспондентов, г-н Г. М. Уоллис, описал, как вместо того, чтобы выдувать яйца (для получения скорлупы в коллекцию), он иногда высасывал их и обнаружил, что вкус их содержимого может быть весьма различным: «Так, у мали-

новки, соловья и ласточки яйца отвратительны. Но белые яйца малой выпки сладки и приятны на вкус, будто сливки». Похоже, что ручной мангуст Суиннертона также уяснил себе, что вкусными будут лишь немногие яйца. Он с жадностью поедает голубые яйца лесной завирушки и черного дрозда, но отвергал белые яйца крапивника и большой синицы.

Суиннертон был внимательным наблюдателем и проявил похвальную сообразительность в попытках *проверить* (но не доказать) свою гипотезу о неприятном вкусе броско окрашенных яиц. Он был достаточно умен, чтобы признать недостатки своих многочисленных экспериментов и тот факт, что свидетельств в пользу какой-либо связи между окраской и съедобностью яиц очень мало^[153].

Несмотря на заключения Суиннертона, тридцать лет спустя, в 1940-х гг., зоолог Хью Котт еще раз обратился к той же идее, что ярко окрашенные яйца могут быть неприятными на вкус. Котт был одержим мыслью о взаимосвязи между заметностью броского оперения птиц и несъедобностью не только их мяса, но и яиц³². К сожалению, он оказался плохим экспериментатором, обманутым собственным энтузиазмом. Даже с учетом различий в способах, которыми продвигалась наука в те времена и сейчас, и с тем, что представляло собой «свидетельство» в 1940-е гг., исследования Котта в отношении съедобности птичьей плоти (не яиц) были некорректны, а позднее выяснилось, что они неверны. Он обнаружил, что хорошо заметные яйца были менее приятными на вкус, чем те, что обладают маскировочной окраской. Но и это исследование таило в себе изъян. Его программа исследований включала в себя предоставление частично приготовленной яичницы из яиц разных видов птиц группе людей-дегустаторов. Приготовленной? Какие же хищники хоть раз пробовали приготовленные яйца? Существовали и другие методологические недостатки. Например, Котт считал, будто яйца всех воробьинообразных птиц, в том числе голубые яйца черных дроздов, имеют маскировочную окраску. В целом же существует очень мало свидетельств в пользу того, что заметная окраска яичной скорлупы сигнализирует об их неприятном вкусе^[154].

Естественный отбор действует такими способами, которые могут показаться нам загадочными, особенно если цель отбора неясна. Предположения относительно этой цели ограничены лишь нашим воображением, и исследователи – обычно специалисты в области экологии поведения, которые занимаются проблемами вроде адаптивного значения окраски яиц, – гордятся своими «хитроумными» гипотезами. Для объяснения броско окрашенных яиц они сформулировали три такие гипотезы.

Первая называется «гипотезой шантажа». Она предполагает, что яйца яркой окраски появились в ходе эволюции для того, чтобы принудить самцов проявлять дополнительную родительскую заботу в форме насиживания яиц либо кормления насиживающей самки для защиты яиц от хищников. Ее смысл состоит в том, что самки в процессе эволюции приобретают яйца броской окраски, которые, будучи покинутыми, привлекают хищников и ставят под угрозу попытку размножения. Чтобы не допустить этого, самцы были вынуждены насиживать какое-то время сами, или же обеспечивать насиживающую самку достаточным количеством пищи, чтобы она с меньшей вероятностью кормилась самостоятельно и оставляла яйца без присмотра. Хммм...

Вторая идея состоит в том, что броская окраска яиц отражает качество самки и что чем ярче ее яйца, тем вероятнее, что ее партнер-самец будет вкладывать усилия в эту самку и ее кладку. А именно, суть гипотезы состоит в том, что повышенная концентрация биливердина, который обладает антиоксидантными свойствами, позволяет оценить качество самки и, возможно, ее потомства. В результате чем больше биливердина может вложить самка в окраску яйца, тем больше усилий, вероятно, проявит и ее партнер. Уже давно было известно, что куры, которые находятся в состоянии стресса, либо больны, либо страдают от обоих факторов,

³² См.: Котт Х. Приспособительная окраска животных. М.: Изд-во иностранной литературы, 1950. – Прим. науч. ред.

откладывают яйца с меньшим количеством пигмента, так что эта идея не лишена смысла^[155]. Интересно, что мухоловка-пеструшка дает нам свидетельство в пользу этой идеи: лучшие по своим качествам самки – те, у которых организм в хорошем состоянии, – откладывают яйца более интенсивного голубого цвета, а самки, откладывающие ярче окрашенные яйца, получают больше помощи от своего партнера^[156]. Другие исследователи подвергли сомнению эту идею, задавшись вопросом, насколько видны снаружи яйца у видов, гнездящихся в укрытиях, как мухоловка-пеструшка^[157]. Напротив, в тех открытых чашевидных гнездах американского странствующего дрозда, где экспериментаторы заменяли бледно-голубые яйца на ярко-голубые, самцы-хозяева этих гнезд приносили птенцам большее количество корма, чем обладатели гнезд со светлыми яйцами^[158]. Казалось бы, эти два исследования дают нам четкое свидетельство в пользу гипотезы, о которой идет речь, но к единому мнению ученые еще не пришли. Только после того, как будут проведены соответствующие опыты на большем числе видов, и если результаты повторятся, мы сможем быть уверены, что описанная интерпретация экспериментов со странствующими дроздами была верной.

Третья идея – о том, что хорошо заметные яйца, и в частности белые, которые самки откладывают в открытые гнезда на земле, представляют собой адаптивный вариант, потому что их скорлупа в этих условиях дает эмбриону защиту от солнечной радиации и ультрафиолетового излучения, потенциальная вредоносность которых подтверждена экспериментально. Проведенное в 1970-х гг. исследование, в ходе которого яйца курицы и ацтекской чайки окрашивали в цвет хаки либо в белый и выставляли на солнце в полуденные часы, показало, что внутренняя температура яиц, окрашенных в цвет хаки, была на 3 °C выше, чем у белых. Схожий эксперимент, в котором яйца страуса с белой или кремовой естественной окраской были затемнены коричневыми мелкими пятнышками и выставлены на кенийское солнце, дал, по сути, такой же результат. Затемненные яйца были на 3,6 °C теплее, чем белые, и их внутренняя температура достигла в среднем 43,4 °C, что превышает летальный порог (42,2 °C) выживания эмбриона^[159]. Поэтому можно задаться вопросом о том, почему яйца у ацтекской чайки – цвета хаки, а у страуса – белые. Ответ таков: ацтекские чайки размножаются в областях, где дневные температуры никогда не бывают такими высокими, как в Кении. Кроме того, из-за хищничества со стороны ворон и воронов чайки редко оставляют свои яйца без присмотра, поэтому те редко подвергаются воздействию прямых солнечных лучей. В то же время страусы часто оставляют свои яйца без присмотра, но они подвергаются лишь нападениям обыкновенных стервятников, которым взрослые страусы легко могут противостоять³³. Таким образом, в обоих случаях между хищничеством и тепловым стрессом устанавливается подвижный компромисс. Когда речь идет о чайке, слегка преобладает опасность хищничества, и потому отбор благоприятствует темному яйцу с маскировочной окраской, тогда как у страуса больший риск представляет перегрев, и это благоприятствует присутствию в кладках очень светлых, хорошо заметных яиц.



Второе объяснение цвета птичьих яиц связано с вопросом о том, как могут птицы противостоять пернатым гнездовым паразитам. Как же тем, наподобие обыкновенной кукушки,

³³ К слову, стервятник не умеет взламывать яйцо страуса своим слабым клювом, поэтому для разбивания скорлупы использует камни.

удается столь точно имитировать в своих яйцах облик яиц тех видов, на которых они паразитируют? Было время, когда считали, что самка кукушки внимательно рассматривала яйца своего вида-хозяина, запечатлевала их образ в своем мозгу, а затем передавала этот образ в матку, где он воспроизводился на поверхности яйца, которое она собиралась откладывать. Цветовые сканеры на это способны, но для кукушки эта задача, понятно, невыполнимая. Но даже в те времена, когда некоторые верили в эти небылицы, мало кто из коллекционеров яиц или орнитологов верил в них. Они знали, что каждая отдельно взятая самка обыкновенной кукушки всегда откладывала яйца одной и той же окраски, и это означало, что они не регулировали цвет своих яиц или не могли этого делать^[160].

Так как же возникает такое соответствие? Существует несколько возможных объяснений, в том числе предположение, что кукушка упорно разыскивает гнезда таких видов, чьи яйца похожи на ее собственные, и только на них останавливает свой выбор. Чтобы оценить справедливость этой точки зрения, давайте перенесем внимание с европейской обыкновенной кукушки на другого, гораздо менее известного гнездового паразита – кукушкового ткача.

Стоит жара, около 40 °С, дышать трудно. Воздух насыщен запахом опаленной солнцем травы. Ранее днем я прилетел самолетом из Лондона и теперь нахожусь в Чоме, Замбия, с визитом у коллеги Клэр Споттисвуд, которая изучает пернатых гнездовых паразитов. Наш поход по магазинам завершился, мы движемся через захудалые городские предместья по грязным дорогам, направляясь в то место, которое, на мой взгляд, выглядит диким бушем, но с точки зрения замбийцев представляет собой сельскохозяйственные угодья. Преодолев несколько миль, мы добираемся до фермы мэра Джона Коулбрука-Робджента – эмигранта, который выращивает табак. Его чернокожие работники живут на территории, именуемой «компаунд», в крохотных глинобитных хижинах, реже – в домишках из самодельного кирпича с минимальными удобствами. Я бывал здесь и раньше и встречал этих мужчин (но мало кого из их жен) и всякий раз удивлялся тому, насколько они разнятся друг от друга по внешности и манере поведения. Вы были бы рады приятной беседе с одними из них; других вы обошли бы десятой дорогой даже при свете дня, если бы не знали их. Они – искатели гнезд. Они в высшей степени успешно разыскивают гнезда как для мэра, так и для Клэр, которая изучала принадлежащую ему скрупулезно каталогизированную коллекцию яиц гнездовых паразитов для своего исследования.

Мэр умер в 2008 г. в возрасте семидесяти двух лет; его пережила его жена Ройс, с которой я до этого не был знаком. Когда мы приехали, она прогуливалась в саду, и, увидев ее издали, я подивился тому, как молодо она выглядит. Но позже оказалось, что на этот раз она была в белом парике, который сильно молодил ее. Без него она выглядела на свой действительный возраст. Мэр вырос в Лондоне в 1930-е гг. и был, подобно многим его современникам, увлеченным коллекционером яиц. Его детское хобби переросло с годами в навязчивую страсть, и позже он стал «одним из самых замечательных оологов XX в.»^[161]. Окончив школу, Робджент вступил в армию и после нескольких переводов по службе был направлен в 1963 г. в Африку. Однако в 1969 г. он оставил службу и, несмотря на отсутствие предыдущего опыта в сельском хозяйстве, поселился в Замбии, где решил заняться выращиванием табака.

Но интерес к фермерству быстро сменился страстным увлечением птицами. Робджент обучил деревенских мальчишек искать гнезда, изготавливать коллекционные тушки птиц и правильно надписывать их. Одним из его учеников был Лазаро Хамусикили, который пристратился к этим занятиям в десятилетнем возрасте и стал в итоге весьма опытным, обязательным и ответственным коллекционером. Успехи Лазаро вознаграждались звонкой монетой, которую, став старше, он тратил на алкоголь, и тогда мог временами пропадать на несколько дней. Когда я впервые встретился с ним в 2008 г., Лазаро едва разменял четвертый десяток лет, незадолго до того, как умер Робджент.

Ройс пригласила нас с Клэр в дом и разрешила осмотреть шкафы, где хранились коллекции ее покойного мужа. Яиц было великое множество, и, в противоположность яйцам кайр

из собрания Лаптона в Музее естествознания в Тринге, все они были скрупулезно снабжены этикетками.

Робджент похоронен в буше неподалеку от дома, но его репутация тянется за ним, словно сотканный из противоречий кометный хвост. Частью это был перечень его разнообразных успехов; частью его репутация мало чем отличалась от реноме заурядного преступника. Какую трактовку вы предпочтете, зависело от вашей точки зрения. Страсть Робджента к птичьим яйцам была широко известна в кругах орнитологов и в природоохранных кругах. Иллюстрацией может служить запись в дневнике Робджента от 6 октября 1988 года: «Утром меня посетила команда во главе со старшим помощником комиссара Анतिकоррупционной комиссии, четверо его подчиненных, а также два человека из Музея Ливингстона и два скаута из Службы национальных парков и дикой природы... Они забрали... некоторые папки, письма, реестры, списки и дневники». По запросу евангелистских защитников дикой природы, Управление по делам дикой природы Замбии (ZAWA) обвинило Робджента в том, что у него нет лицензии или сертификата на коллекционирование яиц некоторых редких видов птиц. Суд состоялся в Чоме 22 декабря того же года. Как отметил в дневнике сам Робджент, на суде присутствовало много местных жителей и друзей, один из которых сделал «красивый жест» – захватил с собой пачку наличности на случай возможного назначения штрафа. Суд, начавшийся в 11:00, завершился в 12:30. В дневнике сказано: «Услышав от нескольких человек о превосходной работе, которую я проделал, судья сказал, что убедился в том, что моя деятельность способствовала важному вкладу в орнитологию Замбии, так что ее результаты пойдут на пользу нашим детям и детям наших детей... Так я был освобожден от уголовной ответственности. Судья также посоветовал властям оказать мне всяческую поддержку и предоставить разрешение на коллекционирование яиц». Надо сказать, однако, что разрешение так и не появилось^[162].

О скрупулезно каталогизированной коллекции яиц и шкурок Робджента было известно работникам британского Музея естествознания, и после его смерти они предприняли меры для ее перевозки в Тринг. Если вы думаете, что все прошло без сучка без задоринки и в обстановке доброжелательности между властями Замбии и ее прежним колониальным сюзереном (Замбия получила независимость от Великобритании в 1964 г.), а все дело ограничилось лишь обменом небольшим количеством бумажных документов, то сильно ошибаетесь. Главным камнем преткновения оказался отказ Министерства природы Замбии выдать Робдженту необходимые разрешения, что стало непреодолимым препятствием для перемещения коллекции в Великобританию. К счастью, вскоре после смерти Робджента Дуглас Расселл, хранитель коллекции яиц в Тринге, выехал в Замбию, составил каталог коллекции, упаковал ее и перевез на другую ферму для сохранности. И очень хорошо, что он это сделал, потому что через пару лет, когда мы с Клэр вернулись в Замбию, Ройс умерла, и хотя дом был заперт и якобы охранялся, в нем успели похозяйничать. Как бы кто ни относился к коллекционированию яиц, стало бы катастрофой, если бы записные книжки Робджента и многое другое из его достояния были украдены или втоптаны в грязь на полу бывшего его дома. Значительная часть документации все же была утрачена – факт, наносящий ущерб коллекции, как это произошло с собранием яиц кайр Лаптона^[163].

Предметом особого интереса Робджента были гнездовые паразиты и их хозяева, в частности кукушковый ткач, основными хозяевами которого являются коричневобокая приния, краснолицая цистикола и горстка других мелких невзрачных птичек, принадлежащих видам, которые остались не определенными. Самец кукушкового ткача, известного также как ткач-паразит, – прекрасного шафранно-желтого цвета, тогда как самка имеет скромную неброскую пятнистую бурую окраску, как и большинство самок ткачиков. Научное название птицы *Anomalospiza* переводится с латыни как «странный вьюрок»^[164].

Кукушковый ткач заинтересовал Робджента необычайной изменчивостью окраски яиц (как и яиц одного из его хозяев, коричневобокой принии), но еще и сходством, зачастую просто

поразительным, между яйцами этих двух видов, когда их находили в одном и том же гнезде. Сходство между яйцами гнездовых паразитов и их хозяев приводило в восторг многие поколения коллекционеров яиц. Возможно, самым известным (или бесславным) среди них был Эдгар Чанс, богатый английский бизнесмен, который в самом начале XX в. накопил около 1600 яиц обыкновенной кукушки, которые хранились вместе с кладками птиц-хозяев, куда они были подброшены. Орнитологическое сообщество подвергло его остракизму за нечестные сделки с незаконно добытыми яйцами. Но Чанс провел ряд проницательных наблюдений и выпустил две важные книги, которые внесли существенный вклад в наши знания о биологии обыкновенной кукушки^[165].

Опираясь на содержимое своей коллекции, Робджент знал, что должны существовать различные «расы» самок кукушкового ткача, каждая из которых откладывает яйца определенного типа, подбрасывая их только в гнезда определенного вида-хозяина, будь то приния или краснолицая цистикола^[166].

Робджент так и не удосужился описать свои наблюдения над кукушковым ткачом, но незадолго до его смерти к нему приезжала Клэр. Познакомившись с его коллекцией яиц, она решила, что кукушковый ткач должен быть гораздо более многочисленным, чем ей казалось ранее, и мог стать, с помощью обученных Робджентом искателей гнезд, прекрасным объектом тщательного изучения. Она втянулась в эту работу и в течение нескольких следующих лет всячески помогала мэру, вербовала мальчишек для поиска гнезд и сделала параллельно несколько замечательных открытий.

Когда парочка приний становится объектом паразитизма кукушкового ткача, родители тратят понапрасну много времени и сил, выращивая потомство кукушкового ткача вместо собственного. В типичном случае самка кукушкового ткача откладывает яйцо в гнездо принии, когда его хозяйка еще не завершила кладку, состоящую в законченном виде из двух, трех или четырех яиц. Яйцо кукушкового ткача проклевывается на день или два раньше, чем яйца хозяйина, и его птенец монополизирует доступ к корму, доставляемому в гнездо приемными родителями, поэтому, когда выклеваются птенцы хозяйина, они быстро умирают от голода. С эволюционной точки зрения все усилия, которые предпринимает приния в данном случае, – это в буквальном смысле «выстрел вхолостую». Поэтому вряд ли будет удивительно, что, если бы принии умели отличать яйца кукушкового ткача и выбрасывать их из своих гнезд, они достигли бы большего успеха в размножении. Однако чем лучше хозяева гнезд вроде приний научаются этому, тем больше давление отбора на способности кукушкового ткача откладывать яйца, которые принии не смогли бы отличить от своих. Все это привело к явлению, именуемому мимикрией яиц у гнездовых паразитов. Идет своего рода гонка вооружений. Один из ее результатов состоит в том, что самки вида-хозяина откладывают яйца все более и более разнообразной окраски: именно так и случилось с приниями. Яйца разных самок этого вида весьма изменчивы по окраске: их фоновый цвет меняется от бледно-голубого до оливково-бурого и даже лисье-рыжего; они могут быть испещрены пятнами или загогулинами цвета хаки, черными или рыжими.

Когда Клэр начала работу в поле, она заметила, что многие из яиц кукушкового ткача, которые она находила, обладали голубым фоновым цветом, тогда как многие из яиц в коллекционных шкафах Робджента, собранные в 1980-е гг. точно в том же месте, были преимущественно рыжими. Все выглядело так, словно произошла подмена.

Тщательный анализ Клэр показал, что на протяжении всего лишь сорока лет изменилась расцветка не только яиц кукушкового ткача, но и яиц хозяев; оба вида шли по этому пути почти параллельно. Оказалось, что по мере того, как яйца хозяйина приобретали по ходу этого процесса все более экзотические расцветки, кукушковые ткачи словно своевременно отслеживали эти изменения. Как сказала Клэр: «Это имеет смысл, поскольку преобладающие окраски и узоры яиц принии служат хорошей защитой лишь до тех пор, пока мимикрия кукушкового

ткача не наверстывает упущенное. В такой момент естественный отбор должен начать благоприятствовать приниям, откладывающим яйца с новым внешним видом, которые делают яйца кукушкового ткача заметными»^[167]. Было бы трудно найти лучший пример коэволюционной гонки вооружений между хозяином и паразитом.

По окраске и узору необычайно изменчивые яйца принии напоминают миниатюрные яйца кайры. У обоих видов эта изменчивость является результатом интенсивного отбора, причем в случае принии это происходит на фоне гнездового паразитизма, а у кайр – за счет их способности индивидуального распознавания яиц.



Мне нравится вера Уоллеса в то, что яркая окраска и сложные узоры яиц кайры могли возникнуть благодаря естественной живости этого вида. Кайры и впрямь очень жизнерадостные птицы. Это одна из причин, по которой я так сильно люблю их, но, увы, они откладывают столь замечательные яйца вовсе не из-за этого.

Видимо, Томас Пеннант в конце 1700-х гг. был первым, кто предположил, что колоссальная изменчивость яиц по окраске и рисунку могла бы позволить кайрам узнавать свои. Конечно, это было лишь предположение, и Пеннант не предоставил никаких аргументов в поддержку своего суждения^[168]. Спустя век, в 1878 г., банкир и орнитолог-любитель Джон Герни, описывая сбор яиц в Фламборо, упомянул замечание некоего мистера Ленга, который «подтверждает, будто они знают собственные яйца, и я [Герни] верю этому: ради какой иной цели им может быть дано столь огромное разнообразие отметин?»^[169].

Больше сказано в великолепном многотомном труде Генри Дрессера «Птицы Европы» (Birds of Europe), изданном в 1880-х гг. Автор пишет, что мистер Грей, «который в своем привлекательном описании острова Эйлса-Крейг... остроумно предполагает следующее: «там, где скапливается такое большое количество яиц, большое разнообразие отметин и окрасок может позволить каждой птице распознать свое», но затем говорит, что в дождливую погоду яйца становятся грязными, и потому сомневается в этом»^[170]. По утверждению Грея, изменчивость в окраске яиц служит приспособлением к размножению в очень плотной группе, поскольку позволяет кайрам распознавать свои яйца и заботиться лишь о них.

Наука движется вперед благодаря проверке гипотез и зачастую путем постановки экспериментов, которые могут дать свидетельство в поддержку гипотезы, но могут и не давать его. Беат Чанз, с которым мы уже встречались, решил проверить эту гипотезу в конце 1950-х гг. именно таким способом, о чем я расскажу далее.

Но давайте подумаем, как бы *вы* поставили такой опыт сами? Один из способов состоит в том, чтобы подняться на карниз, где размножаются кайры, вспугнуть всех птиц, а когда дело сделано – поменять яйцо кайры на другое, иной окраски, и посмотреть, будет ли оно принято вернувшимся родителем. В действительности же, если вы поступите именно так, по примеру того, как в 1950-е гг. на острове Фанк повел себя любитель кайр Лес Так, нанятый Канадской службой охраны диких животных, то итог будет следующим: «Когда птицы вернулись на свои гнездовые участки, они неизменно приступали к насиживанию на своем прежнем месте, отказываясь недоверчиво реагировать на подмену их собственных яиц». На основании простых экспериментов Так заключил, что изменчивость в окраске яиц не имела ничего общего с их распознаванием, а служила лишь камуфляжем^[171].

Эксперимент Така был слишком простым. Планирование качественного, биологически корректного эксперимента возможно при хотя бы элементарном знании биологии птиц и требует некоторого здравого смысла. Представьте себе, что вы – кайра. Кто-то приходит и спугивает вас с вашего яйца. Вы улетаете в море, делаете огромную петлю в воздухе, затем возвращаетесь туда, где, как вы знаете, оставили свое яйцо. Яйцо находится там же, но выглядит не так, как то, которое вы покинули. Вы можете выбрать одно из двух: принять его и продолжить насиживание или же отвергнуть его. Если вы выбираете «отвергнуть», то у вас, вероятно, не будет никакого успеха в размножении в текущем году. Если же вы примете его, то из-за сохранения шанса на то, что это могло быть ваше яйцо – пусть и несколько отличающееся внешне – ваш успех в размножении будет больше нуля. В конце концов, яйцо находилось в правильном месте и, кроме того, яйца иногда бывают забрызганы грязью, меняя свой внешний вид, поэтому – если взвесить все «за» и «против» – лучшим выбором будет принять его.

Теперь подумайте, как можно поставить эксперимент получше, лишенный недостатков опыта Така. Очевидным способом постановки опыта, который позволит проверить, способны ли кайры отличать свое яйцо от яйца соседа, будет предоставление им выбора или скорее принуждение их сделать этот выбор. Поскольку участок для размножения – область в половину вашей ладони – настолько много значит для птицы, вам нужно будет продумать, каким образом отделить предпочтения птицы в отношении места от предпочтений в отношении яйца. Вы смогли бы сделать это, воссоздавая биологически реалистичную ситуацию – переместив яйцо на расстояние нескольких сантиметров от участка для размножения, словно оно слегка откатилось, и еще поместив на таком же расстоянии другое яйцо – так, чтобы кайра по возвращении должна будет решить, какое из этих двух яиц вернуть себе и начать насиживать.

По сути, именно это и сделал Чанз и выяснил, что кайры распознают и забирают собственное яйцо. Его исследования позволили предположить, что они *запомнили* цвет своего яйца. Чанз установил, что вскоре после кладки он мог заменить яйцо кайры другим с иным внешним видом, и родители его принимали, возможно, потому что они еще не запомнили до конца окраску и узор. Позже в ходе насиживания птицы гораздо менее охотно принимали незнакомое яйцо. Однако если окраску яйца меняли постепенно, что равнозначно проблеме, с которой сталкиваются птицы, когда их яйцо оказывается испачканным грязью и пометом, то кайры могли принять яйцо иной окраски. Если учесть, что на протяжении своей жизни самки откладывают очень похожие яйца, интересно, до какой степени они могут из года в год запоминать, как выглядит их яйцо. Самцы кайр сталкиваются с несколько иной проблемой, поскольку должны учиться узнавать яйцо своей партнерши, и они, вероятно, должны проявлять больше гибкости в этом отношении, потому что на протяжении своей жизни они могут размножаться в парах больше, чем с одной самкой.

Чанз решил узнать, принимают ли кайры во внимание форму яйца, которая изменчива у разных самок, но неизменна у каждой из них, для его распознавания. Но никаких свидетельств в пользу этого не было. Пока объект имеет соответствующий размер и обладает «правильными» окраской и узором, птицы принимают и насиживают его, независимо от того, имеет ли оно форму куба, прямоугольного блока или усеченной пирамиды^[172].

В конце 1980-х и в начале 1990-х гг. Тони Гастон, работавший на острове Коутс на севере Гудзонова залива, решил повторить эксперименты Чанза (1959) по узнаванию яйца у другого вида – кайры толстоклювой. Оба вида кайр демонстрируют значительную изменчивость в окраске и рисунке яйца, и оба размножаются очень плотными группами, но толстоклювые кайры никогда не гнездятся на широких плоских поверхностях или такими плотными колониями, как тонкоклювые. Гастон и его коллеги выяснили, что птицы, поставленные перед выбором из двух яиц, одно из которых их, а другое чужое, на расстоянии в несколько сантиметров от привычного места насиживания обычно опознавали собственное яйцо, а затем либо садились на него и начинали насиживать, а потом перекачивали его к первоначальной точке, либо

сразу после посадки, пользуясь клювом и лапами, ловко передвигали свое яйцо обратно на нужное место. Так было получено достоверное свидетельство того, что толстоклювые кайры, как и тонкоклювые, узнают собственное яйцо.

Однако Гастон и его коллеги заметили, что толстоклювые кайры с большей вероятностью принимали чужое яйцо, чем тонкоклювые, – возможно, из-за того, что более широкие карнизы, на которых гнездится тонкоклювая кайра, дают им больше стимула тщательнее следить за своими яйцами и осматривать более обширную территорию после того, как их побеспокоили. Наблюдали, что тонкоклювые кайры возвращали свое яйцо с расстояния до четырех метров от его исходного местоположения, тогда как для толстоклювой кайры максимальное расстояние, на которое они когда-либо удаляются от своего яйца, – лишь несколько сантиметров вдоль скального карниза. Тот факт, что толстоклювые кайры несколько менее разборчивы в распознавании собственного яйца, может объяснить, почему, вернувшись на свою территорию и обнаружив, что их собственное яйцо отсутствует, они иногда крадут соседское яйцо; проявление подобного поведения неизвестно у тонкоклювых кайр^[173].

Существует немного других видов птиц, брачные пары, которые гнездятся в таком же тесном соседстве, не устраивая гнезд, как эти два вида кайр. Некоторые виды крачек вроде королевской крачки и чегравы гнездятся примерно таким же образом. Они способны отличать свои яйца, которых в кладке бывает три-четыре, от чужих, но только если различия явно выражены. Пестрый рисунок на скорлупе яиц у крачек, появился, вероятно, в ходе эволюции скорее для маскировки, чем для облегчения индивидуального узнавания.

Некогда считалось, что мелкие птицы, которые играют роль хозяев для обыкновенной кукушки, также распознают собственные яйца – как же еще они смогли бы выбросить из гнезда кукушечье яйцо, что они зачастую и делают? Однако некоторые исследования, а их было сделано крайне мало, наводили на мысль о том, что такая способность опознавать яйцо кукушки основана не на знании того, как выглядит собственное яйцо, а просто на том, что яйцо кукушки отличалось от их собственного. В основе этой точки зрения лежит эксперимент, проведенный Бернхардом Реншем в 1920-е гг. Он подменял яйца садовой славки яйцами славки-завирушки, как только первые были отложены. Когда садовая славка отложила четвертое яйцо, которое Ренш оставил в гнезде, она его выбросила. Ренш предположил, что она сделала это, поскольку четвертое яйцо просто отличалось от других в гнезде, но настолько же вероятно, что за предыдущие несколько дней птицы-родители запомнили, как выглядели те яйца, которые они уверенно считали своими. Как показало еще одно исследование, проведенное в Северной Америке на кошачьем пересмешнике, на котором паразитирует буроголовый коровий трупиял (воловья птица), запоминание – критически важная часть узнавания яйца и избегания яиц паразитов^[174].

Кукушки и воловьи птицы – межвидовые гнездовые паразиты, откладывающие яйца в гнездах иных видов, а не своего. Возможно, более коварен внутривидовой гнездовой паразитизм, обнаружить и изучать который еще сложнее. Откладывание яиц в гнезда представителей собственного вида наблюдается у нескольких видов птиц, в том числе у обыкновенных скворцов, некоторых ткачиков, лысух и болотных курочек³⁴. Легко понять, что способность заметить, что на тебе паразитируют, и способность что-то с этим сделать будет выгодной. Конечно, с точки зрения паразита это последнее, чего ему хотелось бы, поэтому, как и в случае с принией и кукушковым ткачом, между хозяевами и паразитами идет гонка вооружений.

Один из лучше всех изученных внутривидовых гнездовых паразитов – американская лысуха. В популяции из Британской Колумбии, исследованной Брюсом Лионом из Калифорнийского университета в Санта-Крузе, в среднем 13 % всех яиц в гнездах этого вида при-

³⁴ В этом списке не упомянуты гуси и утки, у которых внутривидовой и межвидовой гнездовой паразитизм зафиксирован у 32 видов, а самки южноамериканской утки гетеронетта (*Heteronetta atricapilla*) почти полностью перешли от насиживания собственных яиц к гнездовому паразитизму.

надлежали самкам-паразитам. Поскольку птенцы лысух-паразитов выживают за счет птенцов хозяина, паразиты оказывают существенное отрицательное воздействие на успех размножения обладателей гнезд, так что следовало бы ожидать, что в процессе эволюции лысухи должны были выработать способы снижения этой угрозы. Яйца лысух обладают очень изменчивыми фоновой окраской и отметинами, и лысухи-хозяева используют эту изменчивость для идентификации чужих яиц, которые они просто закапывают в материал гнезда. Тот факт, что яйца, с которыми поступают подобным образом, менее схожи с яйцами хозяина, чем незакопанные, явно свидетельствует о том, что узнавание основано на данных характеристиках яиц^[175]. В дальнейшем Лион тщательнейшим образом проверил, что именно хозяева отвергали на основании истинного узнавания, а не просто отличий чужого от своего, как истолковывал Ренш свои опыты с садовой славкой. Обменивая яйца между гнездами, Лион формировал кладки, в которых доли яиц хозяина и паразита оказывались равными, и в восьми из двенадцати таких экспериментальных кладок родители-лысухи предпочитали закапывать или отпихивать на край гнезда яйца паразита, а не свои, и ни в одном из этих двенадцати гнезд не было ни одного яйца хозяина, с которым обращались бы подобным образом^[176].

Фактически все исследования, проведенные на семнадцати разных видах, свидетельствуют о том, что способом идентификации птицами их яиц служит истинное узнавание. Возможно, истинное узнавание включает простое запоминание внешнего вида собственных яиц, тогда как идентификация, основанная на различиях, требует узнавания, а в тех случаях, когда в кладке несколько яиц, – способности оценивать их особенности, относящиеся к двум или нескольким окрасочным вариантам.

Истинное узнавание встречается у страуса, когда несколько самок откладывают яйца в одно гнездо и огромную кладку насиживает преимущественно единственный самец. Старшая самка остается с ним, а остальные уходят – возможно, искать другое гнездо, чтобы отложить в него еще несколько яиц. Задача старшей самки – убедиться в том, что партнер надлежащим образом насиживает как можно больше именно ее яиц, поэтому она выталкивает яйца других самок на край гнезда либо вообще за его пределы. Похоже, что она способна узнавать свои яйца по узору, складывающемуся из отверстий пор на кремово-белой, лишенной отметин поверхности яйца^[177].

Со времени дарвинистских предположений Альфреда Рассела Уоллеса изучение окраски яиц проделало долгий путь. Как и многие другие области биологии, эти исследования ускорились благодаря появлению различных технологических новшеств. В последние десятилетия исследователям принесли немалую пользу цифровые камеры, которые позволяют измерять и количественно определять окраску относительно легче и точнее, чем это делалось раньше. Кроме того, мы стали гораздо лучше понимать, как птицы видят мир, в том числе свои яйца, и узнали, что они способны видеть ультрафиолетовую часть спектра и различать больше цветов, чем мы. Все это способствовало прогрессу, который некоторые ведущие исследователи в данной области назвали «Возрождением в изучении пигментации яичной скорлупы». Помимо того, что мы получили немало ответов на ряд важных вопросов, эти исследования улучшили наше понимание необычайного разнообразия окрасок и узоров яичной скорлупы, созданных, по сути, при участии всего лишь двух пигментов. Наконец, как и всякое заметное движение вперед, это «возрождение» поставило перед нами множество новых вопросов^[178].

Дальше мы переходим от красочной наружности яиц к их бесцветному внутреннему наполнению, а именно – к белку.

6

Много шума вокруг белка. Война с микробами

Количество белка и консистенция его в яйцах птиц различна... к моменту выхода птенца из яйца [он] бывает, в противоположность желтку, полностью израсходован.

О. Хейнрот, «Из жизни птиц»

В отношении белка бытует мнение о его «несущественности». По ряду причин он выглядит самой неприметной частью птичьего яйца. Во-первых, он бесцветен, вопреки тому обстоятельству, что его название³⁵ происходит от слова *albus*, означающего «белый». Но он становится таким лишь после денатурирования в результате кулинарной обработки. Во-вторых, белок выглядит бесструктурным: расплывчатый сгусток похожего на слизь вещества. В-третьих, белок – на 90 % вода, о чем мне сказали еще в детстве, сразу укрепив представление о его незначительности: если это большей частью вода, стоит ли ожидать от него слишком многого?

Но на самом деле белок – далеко не самая бесполезная часть яйца. Это абсолютно уникальное вещество, полное загадок. Его роль в развивающемся яйце жизненно важна: он снабжает растущий эмбрион водой и белками, но одновременно служит ему подушкой безопасности от физических повреждений, когда яйцо переворачивается или перекачивается внутри гнезда. И что еще важнее, белок выстраивает сложный биохимический заслон на пути микробов, которые, получив самый незначительный шанс, поглотили бы развивающегося зародыша.

В этой главе рассматривается замечательная последовательность барьеров, сформировавшихся в ходе эволюции для защиты птичьих яиц от вторжения микробов. Самым важным из этих барьеров является белок. Поскольку над выполнением этой задачи совместно работают несколько различных механизмов, нам придется порой возвращаться к уже сказанному, так что будьте к этому готовы.

Для начала давайте познакомимся с тем, как и где образуется белок. Для древнегреческих мыслителей вроде Аристотеля и для ученых начала эпохи Возрождения, таких как Фабриций и Уильям Гарвей, было загадкой, почему яйцо образовано из двух сильно различающихся частей – белка и желтка. Если развивающемуся эмбриону было нужно питание, почему недостаточно всего одного вещества? И что еще загадочнее, откуда появляется белок? Сказанное Аристотелем начинается с того, что он развенчивает поверья, согласно которым эти две составляющие происходят из двух разных источников: желток от самки, а белок от самца. Он утверждает, напротив, что оба они рождаются от самки, и предполагает, хотя иносказательно, что белок вырабатывается самим желтком^[179]. Примерно 2000 лет спустя Фабриций дал гораздо более точное описание:

Пока желток медленно катится вниз внутри... матки, он постепенно собирает часть белка, который там выделился и подготовлен, чтобы отложиться вокруг желтка, а потом, преодолев все трудности, желток вместе с белком яйца, окружающим его, в конце концов, оборачивается пленками и обретает скорлупу^[180].

В ответ Гарвей сделал весьма неожиданный вывод: «Наученный опытом, я больше склоняюсь к мнению Аристотеля»^[181]. Мне совершенно непонятно, чем вызвано это заключение. Гарвей критиковал Фабриция за следующее его высказывание:

³⁵ В английском языке белок птичьего яйца называется *albumen*. В химии альбуминами называется целый класс водорастворимых белков, встречающихся в том числе в курином яйце и в сыворотке крови.

Белок, если он отделен от желтка, приносит иного рода пользу, а именно то, что плод может плавать в нем и тем самым поддерживаться, чтобы не погрузиться вниз под собственным весом... И этому способствуют вязкость и прозрачность белка. Поскольку, если бы плод остался в желтке, он легко погрузился бы в его глубины и даже разорвал бы желток^[182].

Это совсем не нравилось Гарвею, который возразил так: «Все совершенно никуда не годится! Потому что, во имя всего святого, какое отношение имеет прозрачность белка к поддержанию плода? Или как может более жидкий белок легче поддерживать его, чем желток, который и гуще, и плотнее?» Он добавил, что плод «плавает не в толще белка или в желтке, а в жидкости, которую я назвал “колликвамент” [жидкость под тем местом, где начинает развиваться эмбрион, технически – под бластодермой³⁶]»^[183].

Открытие, установившее, что белок образуется в том участке яйцевода, который именуется его белковой частью, состоялось в середине XIX в., когда зоологи начали детально исследовать органический мир при помощи быстро улучшавшихся микроскопов^[184]. Посмотрим теперь, из чего же состоит белок.

Когда я был ребенком, мама регулярно подавала нам на ужин любимое блюдо – яйца всмятку с «солдатиками»³⁷. Однажды, будучи очень голоден, я снес с яйца верхушку, погрузил в него ложку, а затем сунул ее в рот. Но лишь только яйцо попало мне в рот, как я выплюнул все прямо на стол, испытав сильнейшее отвращение. Яйцо было испорченным, тухлым – как хотите, так и назовите. Ни до, ни после этого случая я никогда не пробовал на вкус ничего столь же отвратительного.

Мама тогда довольно спокойно отнеслась к случившемуся за ужином, потому что, как я узнал позже, это было время, когда длительное хранение яиц на фермах и в магазинах – иной раз почти целый год – было обычным делом, и протухшие яйца не представляли собой чего-то необыкновенного. Она сказала мне, что мое тухлое яйцо, вероятно, пролежало в запасах так долго, что, понятное дело, пришло в негодность. Это яйцо сеяло вкусовой хаос у меня во рту всего несколько секунд, но навсегда зафиксировалось в памяти. Это было яйцо, у которого отказала система защиты от микробов. Характерный запах (и вкус) тухлого яйца – это сероводород, побочный продукт деятельности микробов. Возможно, нам не стоит удивляться тому, что яйца с птицефабрик иногда кишат микробами; в конце концов, мы мало представляем себе те условия, в которых эти яйца собирали, хранили и перевозили. Было ли мое тухлое яйцо результатом заражения курицы? Могло ли так случиться, что скорлупа треснула во время перевозки, позволив микробам пробраться внутрь? Или, возможно, оно не было повреждено, как я, кажется, припоминаю, но лежало недели или месяцы в контакте с инфицированными яйцами?

Хорошо зная о риске заражения микробами, крупные производители яиц в 1960-е гг. мыли яйца, пытаясь удалить со скорлупы все возможные источники заразы еще до того, как товар попадет на рынок. Как ни странно, мытье лишь усугубляло опасность порчи яиц, поскольку при этом удалялась кутикула, самый верхний тонкий слой скорлупы, назначение которой и состоит в том, чтобы не пропускать микроорганизмы в ее поры; если температура влаги, покрывающей скорлупу, ниже, чем самого яйца, микробы затягиваются в поры, когда яйцо высыхает. Вместо того чтобы препятствовать заражению яйца микробами, мытье фактически способствует тому, чтобы они проникли внутрь него^[185]. В итоге проблема была решена в Америке при помощи более сложной системы мытья и сушки. В Европейском союзе мытье

³⁶ Бластодерма (*др.-греч.* βλαστός – росток, зародыш; δέρμα – кожа, слой) – слой клеток, из которых состоит зародыш многоклеточных животных. Термин вошел в употребление в самом начале XIX в., когда им называли зародышевый диск куриного яйца в тот момент, когда начинается насиживание. – *Прим. науч. ред.*

³⁷ Имеются в виду гренки, нарезанные в виде тонких полосок. Во время еды их обмакивают в жидкое содержимое яйца.

яиц запрещено вообще из тех соображений, что, не будучи вымыты, они более безопасны. Немногие статистические данные, найденные мною в Интернете, похоже, подтверждают это.

Загрязнение яиц куриным пометом еще более усиливает риск заражения их микробами. Один человек из технического персонала нашего факультета на протяжении многих лет содержал дома кур и приносил на работу яйца на продажу. Они были недешевыми, но популярными у нас, так как, по словам продавца, были «органичными». Чтобы подтвердить это, он намеренно бросал в картонную коробку с товаром перо, подобранное с пола, или легким движением наносил куриный помет на одно из яиц. Однажды он разоткровенничался и рассказал мне, что многие из яиц, которые он нам продал, он купил по дешевке в супермаркете. Нужно признать, что демонстративный мазок куриным пометом, который заставлял считать те яйца такими притягательными, как раз мог в итоге стать причиной отравления ими.

К числу микроорганизмов, которыми могут быть заражены яйца, относятся бактерии, вирусы, дрожжи и грибки. В том детском происшествии мне повезло в том смысле, что все ограничилось тем, что я испытал всего лишь вкусовое отвращение, а не заразился самым обычным паразитом куриных яиц – сальмонеллой, возбудителем серьезного заболевания^{38[186]}. Именно благодаря риску для здоровья мы так много знаем о защитных механизмах яиц.

Риск, который несут микробы в яйцах, оказался в центре самого пристального внимания в 1988 г., когда Эдвина Керри, заместитель министра здравоохранения в правительстве консерваторов Великобритании, объявила, что «большая часть яичной продукции [в Великобритании] в настоящее время, к сожалению, заражена сальмонеллой». Это заявление вызвало смятение: продажа и потребление яиц начали падать, а миллионы кур подлежали забою. Но Керри должна была сказать другое, именно, что сальмонеллой были заражены многие *промышленно разводимые* популяции кур, но отнюдь не большая часть этих птиц. Эта неточность ответственного лица дорого обошлась как британскому птицеводству, так и правительству, которому пришлось выплатить огромные суммы производителям яиц в качестве компенсации. Это дорого обошлось и самой Керри, которая вынуждена была уйти в отставку.

Важно подчеркнуть, что источник инфекции таился в организмах птиц из промышленно разводимых популяций и соответственно в откладываемых ими яйцах. Спустя годы выяснилось, что Керри была права: в конце 1980-х гг. в Великобритании действительно разразилась эпидемия сальмонеллы в яйцах, но правительство долгое время ее скрывало^[187].

Впоследствии британская птицеводческая отрасль затратила миллионы фунтов в надежде выпускать на рынок яйца, не зараженные сальмонеллой. Была разработана вакцина против этой бактерии. К счастью для жителей Великобритании, производители в этом сильно преуспели. Например, в 1997 г., до начала широкого применения вакцинации, в Великобритании было зарегистрировано 14 700 случаев заражения сальмонеллой, но к 2009 г. их количество снизилось примерно до 600. В настоящее время по-прежнему сохраняется риск со стороны импортированных яиц, поступающих от кур, которые не подвергались вакцинации. В США ежегодно фиксируют свыше 100 000 случаев заражения сальмонеллой – потому что, как утверждают, стоимость вакцины слишком высока^[188].

А как обстоят дела в популяциях диких птиц? Восприимчивы ли их яйца к вторжению микробов? Положительный ответ кажется весьма вероятным, если не считать, что заражение микробами куриных яиц есть исключительно следствие их массового производства и переработки куриных яиц. Интересно, что заражение куриных яиц микробами *через поры* было продемонстрировано еще в 1851 г., однако о том, что яйца диких птиц тоже восприимчивы к микробному заражению, мы узнали лишь в самом начале 2000-х гг.^[189] Гораздо раньше мы знали, что бактерии и другие микробы присутствуют повсюду и процветают везде, где есть хорошие

³⁸ Сальмонеллез поражает в первую очередь органы желудочно-кишечного тракта. Для болезни характерно тяжелое течение, а риск заражения ею достаточно велик. – *Прим. науч. ред.*

запасы пищи, в том числе в тканях почти любого живого организма. Животные вроде нас, в том числе и взрослые птицы, защищают себя от нападения микробов посредством иммунной системы. Яйцо – это богатый источник питательных веществ, но иммунной системы оно лишено. Птицы обошли эту специфическую трудность, создав яйца с множеством защитных слоев, среди которых ключевую роль играет белок. Однако ни одна биологическая система не совершенна, и едва яйцо приобретает в ходе эволюции некий способ обуздания заразы, как на микробы сразу начинается давить необходимость найти другой путь проникновения внутрь яйца. Это гонка вооружений между птицами и возбудителями болезней.

Даже после того, как яйцо проходит через отверстие клоаки в момент откладки, на его поверхности мы найдем на удивление мало бактерий. Но они присутствуют в гнездах птиц, поэтому на скорлупе очень скоро появляются бактерии. И если, находясь на поверхности яйца, они не могут причинить большого вреда, то, проникнув внутрь него сквозь поры или едва заметную трещинку на скорлупе, они могут обречь эмбрион на гибель.

Одним из первых, кто понял, что поры в яичной скорлупе представляют собой открытую дверь для микробов, был Джон Дэви, с которым мы уже встречались ранее и который в 1860-х гг. писал, что при вскрытии яйца, которое двадцать два дня находилось под курицей, «обнаружил, что его внутренняя пленка частично покрыта плесенью (*Mucor mucedo*), споры которой проникли предположительно сквозь foramina [поры] в оболочке [скорлупе]»^[190].

В 1970-е гг. Рон Борд подтвердил, что самый наружный слой скорлупы яйца – основной барьер, предотвращающий проникновение микробов через поры. Поступив в Бристольский университет в 1950-е гг., он защитил в Эдинбурге докторскую диссертацию по бактериальному заражению куриного яйца, а затем получил должность преподавателя во вновь учрежденном Университете Бата. Представляясь как «деревянный по фамилии, но не по природе»³⁹, он считал себя «микробиологом на службе продовольственной безопасности». Это звучит не так уж увлекательно, но на самом деле он очень интересовался зоологией и получал удовольствие от содержания в своем саду декоративной и водоплавающей домашней птицы. Во многих отношениях Рон Борд был воплощением успешного естествоиспытателя 1960-х и 1970-х гг. Он щеголял в твидовом жакете, попыхивая курительной трубкой, и получал удовольствие от научной свободы и щедрого финансирования, которые были специфичным явлением той золотой эры, увенчавшейся в его случае несколькими фундаментальными открытиями, связанными с яйцами диких птиц^[191]. Поворотный момент в карьере Борда настал летом 1973 г., когда он исследовал поверхность нескольких яичных скорлупок с помощью растрового электронного микроскопа.

Сканирующий (растровый) электронный микроскоп (СЭМ), изобретенный в 1930-х гг., до самой середины 1960-х гг. не был из-за своей дороговизны коммерчески доступной и обыденной частью инструментария научных и технических кафедр университетов. СЭМ дает завораживающе красивые и наглядные трехмерные изображения, и Борд легко отвлекся от направления своих исследований.

Прежде чем описывать результаты работы Борда, нам следует вернуться в начало пути и задержаться на поверхности яйца. Исследования 1840-х гг. показали, что внешний тонкий слой на скорлупе куриного яйца образован органическим материалом, который позже назвали кутикулой^[192]. Похожая органическая кутикула белкового строения встречается на яйцах других птиц вроде тинаму, киви и якан. В противоположность им поверхность яиц морских птиц, в том числе олуш, бакланов и пеликанов, а также кукушек гуира, фламинго и поганок, состоит из неорганического материала, в том числе солей кальция^[193]. В действительности же существует два типа кальция: растворимая форма карбоната кальция, известная как фатерит, и более устойчивый фосфат кальция. Поскольку самый наружный покров яйца может быть

³⁹ Игра слов: *board* по-англ. означает «доска».

либо органическим (как кутикула), либо неорганическим (соли кальция), для обозначения обоих этих типов покрова было решено использовать термин «дополнительный материал скорлупы»⁴⁰ (shell accessory material; ДМС/SAM). Независимо от того, является ли этот внешний покров органическим или неорганическим, толщина слоя ДМС, которая варьирует от 30 мкм у змеешейки до 60 мкм у олуши, составляет около 11 % от общей толщины скорлупы^[194].

Борд исследовал яичную скорлупу у самых разнообразных видов птиц и заметил, что у тех из них, которые откладывают и высиживают яйца во влажных или загрязненных местах, вроде поганок и фламинго, поверхность яиц необычна. Используя возможности сильнейшего увеличения СЭМ, удалось установить, что она покрыта массой крошечных сфер, каждая диаметром всего лишь около половины микрона.

Уже тогда было известно, что на скорлупе яиц разных водяных птиц имеется необычный налет – иногда порошкообразный, иногда меловой, а иногда восковой, – и в 1960-х гг. один из моих орнитологических кумиров, Дэвид Лэк, директор Института полевой орнитологии имени Эдварда Грея в Оксфорде, предположил, что назначение этих наслоений состоит в том, чтобы сделать поверхность яиц водоотталкивающей. Однако, как заметил Борд, Лэк не сумел объяснить, *почему* водоотталкивающие свойства могли быть важными в этих условиях^[195].

На самом деле Дэвид Лэк должен был понимать, что эмбрион не сможет дышать, если поры в скорлупе покрыты или заполнены водой. Чего он знать не мог, это того, как именно приобретались водоотталкивающие свойства, поскольку это как раз то, что открыл Борд. По его словам, «никто, по-видимому, не писал о том, что погружение яиц в воду приводит к удушью эмбрионов, но опыт промышленного птицеводства не оставляет сомнений: попадание в несколько пор загрязненной воды – это первый шаг в процессе, приводящем к порче яиц»^[196].

Здесь мы видим намек на то, что потенциально опасным для водяных птиц было не просто удушье. Опасность представляло также заражение яиц микробами. В одной из своих первых статей Борд изложил суть проблемы: яйца *могут* быть инфицированы бактериями, и их путь внутрь протекает сквозь поры яйца. Микроорганизмы успешнее всего переносятся водой, поэтому именно водоотталкивающие свойства яичной скорлупы не позволяют микробам проникнуть внутрь. Однако яйцо должно приобрести водоотталкивающие свойства таким способом, который позволил бы эмбриону дышать внутри него (весьма похоже на биологический вариант ткани гортэкс⁴¹). Борд выяснил, что это достигается путем покрытия отверстий пор дополнительным материалом, и успешнее всего – слоем микроскопических сфер. Как мы видели в главе 2, в результате формируется поверхность, которая благодаря своей физической природе оказывается несмачиваемой.

Борд знал, что яйца обладают второй линией обороны, помимо кутикулы. Это пленка подскорлуповой оболочки, ультратонкая сетчатая структура, которая, как считается, действует наподобие сети для ловли бактерий^[197]. Подскорлуповая оболочка – не непреодолимый барьер: некоторым бактериям удастся проделывать отверстия в этой волокнистой оболочке, проникая через которые они получают доступ к следующему слою – белку, окружающему зародыш. Это хороший пример продолжающейся гонки вооружений между микробами и структурами, призванными защищать от них птичьи яйца.

С начала 1900-х гг. было известно, что культуры некоторых бактерий (виды рода *Bacillus*) не в состоянии расти на яичном белке. Это наглядно демонстрирует тот факт, что если вы оставите каплю белка в блюде на два или три месяца, в ней так и не заведутся бактерии. Это был первый признак присутствия в белке чего-то необычного, и Александр Флеминг, извест-

⁴⁰ Термин используется в англоязычной научной литературе, аналогичного русского термина не существует.

⁴¹ Современная непромокаемая ткань фирмы W. L. Gore and Associates, изобретенная в 1969 г. Состоит из двух или трех слоев и обладает высокой паропроницаемостью. При повышении температуры тела влага от потоотделения выводится наружу через мембраны с поровой структурой. – *Прим. науч. ред.*

ный благодаря открытию им пенициллина, в 1922 г. установил, в чем тут дело^{42[198]}. Яичный белок содержит фракцию, разрушающую ткани бактерий, которую ученый назвал лизоцимом, от слов *lysis* – разрушать (в данном случае клеточные стенки бактерий) и *zyme* – фермент. С тех пор лизоцим был обнаружен в слезной жидкости и в слюне человека и прочих млекопитающих, а также в некоторых других жидкостях тела, где важны его антисептические свойства^[199]. Но лизоцим – лишь один из нескольких антимикробных белков в составе яичного белка. Уже к сороковым годам прошлого века были идентифицированы не менее пяти белков, способных останавливать рост микробов. К 1989 г. это число выросло до тринадцати; а затем, с появлением в начале XXI столетия новых технологий вроде протеомики⁴³, в яичном белке удалось обнаружить более ста антимикробных фракций белков, и представляется весьма вероятным, что значительно большее число их вариантов еще предстоит открыть^[200].

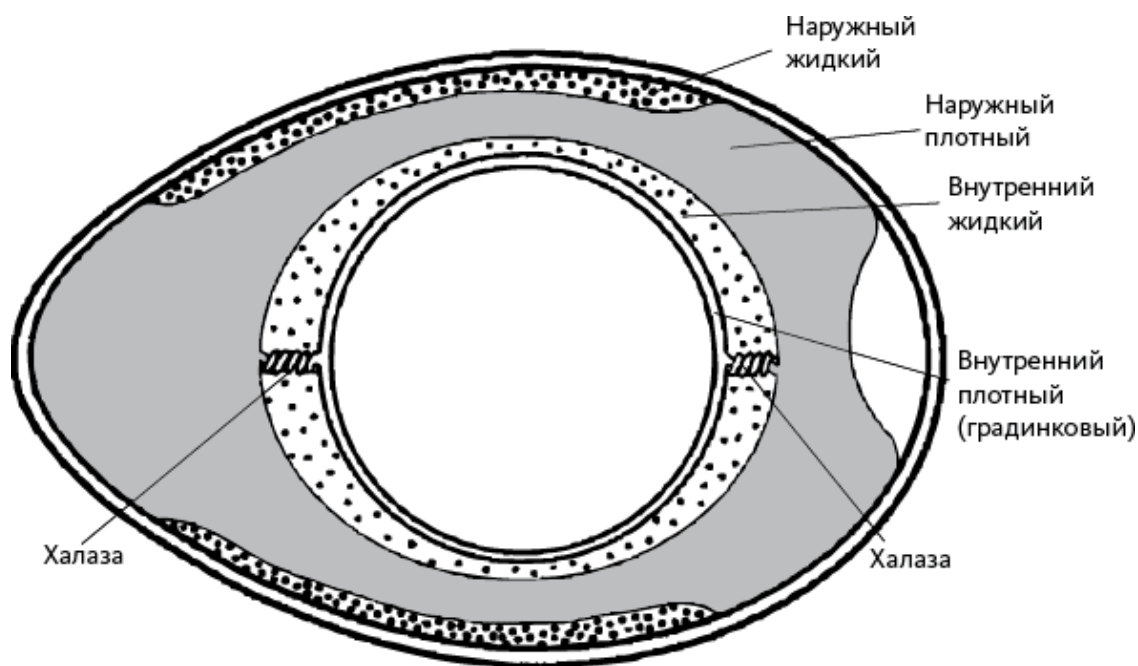


Рис. 8. Четыре типа белка и их расположение в птичьем яйце. Из кн.: *Romanoff, Romanoff*, 1949

Давайте рассмотрим яичный белок более подробно. На первый взгляд здесь мало что бросается в глаза, но, если разбить свежее куриное яйцо на блюдце, сразу становится очевидным, что белок не однороден. Не менее четырех типов белка образуют столько же концентрических слоев внутри скорлупы. Если бы мы на мгновение получили техническую возможность двигаться снаружи внутрь яйца, то прошли бы сначала сквозь самый наружный жидкий слой (23 % всего объема белка). За ним следуют плотный вязкий слой (57 %), внутренний жидкий слой (17 %) и, наконец, прилегающий к желтку и окружающий его более плотный градинковый слой (3 %). Вероятно, именно этот внутренний слой, выделяемый воронкой яйцевода, образует тонкие нити на противоположных сторонах яйцеклетки, которые, перевиваясь с другими нитями, образуют две халазы⁴⁴. Это белые аморфные волокнистые частицы, которые мы видим,

⁴² Бактерицидные свойства белка куриного яйца открыл в 1909 г. доктор медицинских наук Павел Николаевич Лашенков (1864–1925). Позднее этот факт признал сам Флеминг.

⁴³ Протеомика – раздел молекулярной биологии, посвященный идентификации и количественному анализу белков. Термин был предложен в 1997 г. Совокупность всех белков клетки называют протеомом. – *Прим. науч. ред.*

⁴⁴ Другие названия – градинки или канатики.

когда разбиваем яйцо, но чаще всего ощущаем их на языке, когда едим яичницу, как клейкие узловатые комки. Халазы образуются, когда яйцеклетка опускается по скрученной белковой области яйцевода. Их назначение – поддерживать желток внутри белка, и они справляются с этим, потому что один конец каждой халазы прикреплен к самой яйцеклетке (при помощи градинового слоя белка), а другой прочно закреплен в слое плотного вязкого белка, непосредственно прилегающего к подскорлуповой пленке на остром и тупом концах яйца. Халазы позволяют желтку вращаться, когда яйцо поворачивается таким образом, чтобы эмбрион всегда оставался на вершине желтка и во внутреннем жидком слое белка^[201]. Эта способность к «саморегулированию» достигается благодаря тому, что эмбрион развивается на менее плотной стороне желтка. Такое местоположение эмбриона сверху гарантирует, что он всегда будет находиться в максимальной близости от наседного пятна родителя, чтобы получать как можно больше тепла, а также ближе к внутренней поверхности скорлупы, через поры которой к эмбриону поступает кислород^[202].

Возможно, самая удивительная причина, по которой белку удается сдерживать натиск микробов, – то, что в нем не содержится ничего такого, что нужно микробам или может ими использоваться: кажущаяся «несущественность» белка здесь вполне оправдывается. Он содержит мало питательных веществ, которые могли бы поддерживать жизнь микробов, а те из них, которые там присутствуют, заблокированы некоторыми разновидностями белков, которые делают их недоступными для бактерий. Для микроорганизма путешествие через белок от подскорлуповой пленки до желтка сопоставимо с попыткой человека пересечь пустыню Атакама: там нет ничего для поддержания жизни. Сложно было бы представить себе более экономный способ сдерживания бактерий и грибов. Можно было бы задуматься и о том, не определяются ли, хотя бы отчасти, количество белка в яйце и, следовательно, его размеры потребностью держать микробов подальше от желтка.

Если все сказанное выше трудно уяснить, то попробуйте сделать следующее: положите куриное яйцо набок и вырежьте острыми ножницами круглое окошечко в скорлупе размером в пару сантиметров в поперечнике. Теперь загляните внутрь. Вы увидите расположенный по центру желток, подвешенный на молочно-белых халазах и окруженный сизоватым белком. Затем представьте себе, что вы микроб-сальмонелла длиной всего лишь 2 мкм, который только что внедрился сквозь пору и двойную пленку скорлупы, но которого, словно путника, стоящего на краю пустыни, останавливает перспектива попытаться преодолеть эту последовательную цепочку из четырех обширных зон, лишенных жизни.

Однако у белка припрятаны в рукаве еще две стратегии защиты. Во-первых, это его щелочная природа (рН 9 или 10) – факт, впервые замеченный Джоном Дэви в 1863 г., которая определенно неблагоприятна для микробов. Во-вторых, многие из антимикробных составляющих яичного белка наиболее успешно работают при относительно высокой температуре, в особенности той, что поддерживается при инкубации яйца^[203].



Если мы хотим узнать, насколько серьезную угрозу таят в себе микробы для птичьих яиц, и если хотим понять, как птицы преодолели риск микробной инфекции, то должны рассмотреть те их виды, которые размножаются во влажных и загрязненных условиях, где процветают микробы.

По моему мнению, искать следует среди трех следующих категорий пернатых: жителей влажных тропиков; строителей так называемых подземных инкубаторов – курообразных птиц большеногов, самки которых откладывают яйца в кучи гниющей растительности вместо того, чтобы насиживать их, используя тепло собственного тела; и кайр, которые часто высидывают свое единственное яйцо на поверхности, покрытой их пометом.

Изучение микробов в птичьих яйцах – относительно новая область исследований. Даже в 2004 г. еще не было известно наверняка, может ли микробная инфекция убивать эмбрионов в яйцах *диких* птиц^[204].

Один из ответов на этот вопрос был получен случайно. Стив Бейссингер, орнитолог из Калифорнийского университета в Беркли, решил выяснить, почему некоторые тропические птицы – в противоположность многим их видам из умеренных широт – начинают насиживать яйца сразу после того, как они их отложили. Самка откладывает по одному яйцу каждый день, а поскольку у некоторых видов кладка состоит из десятка яиц, то если бы инкубация началась тогда, когда отложено последнее яйцо, как это происходит у многих птиц, размножающихся в умеренном климате, то первое оставалось бы без обогрева целых десять дней до начала насиживания^[205]. Пониженная температура окружающей среды, в которой живут птицы в областях умеренного климата, поддерживает эмбрион внутри яйца в состоянии замедленной жизнедеятельности на протяжении двух или более недель. Однако в тропиках более высокая температура окружающей среды не позволяет им находиться в этом уравновешенном состоянии замедленной жизнедеятельности. Бейссингер и его коллеги решили проверить идею о том, что тропические птицы начинают насиживать немедленно из-за того, что у их яиц более короткий срок годности, чем у птиц из умеренных широт.

Во время работы на карибском острове Пуэрто-Рико Бейссингер изучал птиц, носящих чудесное название – жемчужноглазый крикливый пересмешник, в чем-то похожих на дрозда. Идея состояла в том, чтобы перемещать недавно отложенные яйца пересмешника из теплых сухих низин в прохладные влажные высокогорья – вверх и вниз по высотному градиенту – и держать их там в течение недели перед тем, как подложить под насиживающих самок. Ожидалось, что яйца, которые держали в прохладе на большей высоте, будут иметь более долгий срок годности до инкубации.

Оказалось, что срок годности яиц пересмешника был чрезвычайно ограниченным: доля невыклевывшихся яиц возрастала с 21 % для яиц, выдержанных один день, до 98 % для тех, что выдерживались в течение семи дней. Но, что примечательно, между яйцами, которые выдерживали описанным образом на разных высотах, никаких различий в этом плане выявить не удалось. Стало ясно, что не температура окружающей среды была наиболее важным фактором. Более того, Бейссингер и его коллеги обнаружили, что многие из яиц, выдержанных на прохладном и влажном высокогорном участке, были поражены грибковой инфекцией, которая убила эмбрионы.

Это неожиданное открытие заставило Бейссингера призадуматься. Он знал, что биологи, работающие с домашней птицей, уже затратили много усилий, изучая воздействие микробов на яйца. Он задался вопросом, могли ли полученные ими результаты помочь ему в объяснении новых данных о яйцах пересмешников. В действительности же подход Бейссингера за тридцать лет до этого предвосхитил Рон Борд: «Сравнительные исследования скорлупы... и белка... яиц других видов дают основание полагать, что принципы, полученные в ходе исследований домашней птицы, могут наверняка быть общезначимыми»^[206].

В естественных условиях самки жемчужноглазых пересмешников начинают насиживание сразу после того, как отложили первое яйцо. Тепло, вырабатываемое насиживающей птицей, жизненно важно, потому что оно доводит температуру яйца до такого уровня, при котором антимикробные ферменты в белке работают, вероятно, особенно успешно. Это служит мерой контроля количества микробов, притом что инкубация поддерживает поверхность яйца еще

и в сухости. И действительно, инкубация настолько эффективна, что в исследовании Бейссингера ни одно из естественно инкубируемых яиц не оказалось инфицированным^[207].

Из этого следует, что, если бы пересмешники следовали той же стратегии, что и некоторые птицы, размножающиеся в умеренном климате, и отложили бы насиживание до момента, когда кладка станет полной, значительно больше яиц не смогли бы нормально развиваться из-за заражения микробами. Чтобы проверить, верно ли это заключение, Бейссингер и его коллеги провели другое исследование подобного рода, но на сей раз на птицах, гнездящихся в умеренных широтах. Как и предполагалось, они не обнаружили никакого усиления зараженности микробами за то время, когда яйца еще не насиживались. Поэтому похоже, что яйца птиц, размножающихся в тропиках, более подвержены микробному заражению^[208].



На самой заре научных исследований, в 1660-е гг. Фрэнсис Уиллоби и Джон Рэй решили, что их «Орнитология» (см. главу 1) должна включать в себя описание и изображение каждого известного вида птиц. В то время считали, что их существует примерно пятьсот (на самом деле их около десяти тысяч), но замысел был все равно на редкость честолюбивым, потому что знания оставались весьма ограниченными, особенно о птицах, обитающих за пределами Западной Европы. Из-за этого Уиллоби и Рэй часто полагались на беглые сообщения путешественников, и во многих случаях им было очень сложно отличать правду от вымысла. Что принять как истину, а что отбросить как чепуху? Чтобы не выплескивать орнитологического младенца с водой из купели, они к своей энциклопедии добавили приложение о «таких птицах, каких мы считаем сказочными». Один из видов, включенных в этот список, они называли «дайе»; о нем там сказано следующее:

Весьма странно (смею утверждать, что скорее странно, чем истинно), будто такая маленькая птица должна откладывать такие большие яйца и так много вместе, в таких глубоких хранилищах под землей, что, зарытые там, они должны проклюнуться совершенно без насиживания и заботы взрослых и что молодняк, едва вылупившись, должен сразу же самостоятельно улетать прочь^[209].

Рэй так подвел итог сказанному: «Смею откровенно сказать, что эта история [рассказ] полностью ложна и выдумана». Но оказалось, что он ошибался. «Дайе» – это филиппинский большеног, а то описание – которое изначально сделал Антонио Пигафетта, сопровождавший Магеллана в его экспедиции 1519–1521 гг. в Ост-Индию и на Филиппины⁴⁵, – замечательно близко к удивительной истине. Филиппинский большеног – один из видов группы большеногих птиц из Индийско-Тихоокеанского региона и Австралазии, которые выводят потомство, закапывая яйца либо в теплой вулканической почве, либо в гниющих растительности^{46[210]}.

Два самых известных вида большеногов – глазчатая курица лейпоа и кустарниковый большеног. Оба они обитают в Австралии, и для обоих характерно инкубирование яиц в кучах

⁴⁵ Речь идет о кругосветном путешествии Ф. Магеллана, искавшего морской путь в Индию с Востока и наткнувшегося на Филиппины совершенно случайно. – *Прим. ред.*

⁴⁶ Большеноги, или сорные куры, – птицы семейства Megapodiidae из отряда куриных (19 видов). – *Прим. науч. ред.*

гниющей растительности⁴⁷. Неудивительно, что такая необычная система кладки привела к появлению необычных адаптаций. Эти кучи гниющей растительности не только чрезвычайно влажны – они полны микробов, и, конечно, это именно те микроорганизмы, которые производят тепло, создающее условия для успешного развития яиц.

В начале 1980-х гг. Борд исследовал яйца глазчатой курицы, подозревая, что они могли скрывать что-то необычное. Почти как по заказу, самая наружная оболочка их яиц содержит огромное количество крохотных сфер, которые, как предположил Борд, предохраняют поры от попадания влаги и микробов. Кроме того, сферы содержат очень мало органического вещества, что может уберечь их от разъедания микроорганизмами^[211]. Через тридцать лет, сразу после смерти Борда, другая исследовательская группа изучила яйца австралийского кустарникового большенога, также обладающие наружным покровом из многочисленных крошечных сфер фосфата кальция^[212].

Не только яйца птиц подвержены заражению микробами. Яйца крокодилов и аллигаторов, как и яйца сорных кур, инкубируются в кучах гниющей растительности. Хотя их вряд ли исследовали всерьез, известно, что белок в яйцах этих рептилий также обладает антимикробными свойствами^[213]. Это может быть очень древним признаком, потому что белки яиц моллюсков, рыб и лягушек тоже могут сопротивляться заражению микробами^[214].

Начиная с сороковых годов прошлого века было известно, что способы взаимодействия яичного белка с микробами существенно различны у разных видов птиц^[215]. Поэтому исследователи, изучающие яйца кустарникового большенога, ожидали, что содержащийся в них белок может оказаться особенно стойким к воздействию микробов. Но, насколько удалось выяснить, по этим качествам он не отличается от белка куриных яиц. Должен признаться, что меня этот результат удивил, ибо какими бы эффективными ни были защитные свойства самой наружной оболочки, природа могла бы, как обычно, создать несколько дополнительных средств противодействия заражению. Представьте себе микроба-мутанта, нашедшего способ обхода той оболочки, которая охраняет поверхность скорлупы яиц кустарникового большенога. Без антимикробных лизоцимов в яичном белке не осталось бы ничего, что может помешать проникновению микроба в желток и разрушению эмбриона. Авторы упомянутого исследования предлагают несколько противоречащее интуитивному ожиданию объяснение своим результатам: они полагают, что добавление к яичному белку веществ, делающих его более эффективным против микробов, может оказать отрицательное воздействие на сам развивающийся эмбрион.

Эта идея – по сути, та же, какую предложили в 1970-е гг. американские биологи Гордон Орианс и Дэн Дженсен в статье с провокационным названием «Почему эмбрионы такие вкусные?». Суть их идеи была в том, что столь привлекательные и вкусные для хищников яйца выиграли бы от содержания вещества, делающего их неприятными на вкус – как у некоторых гусениц. Тот факт, что практически ни у одного вида птиц яйца не являются неприятными на вкус, Хью Котт (см. главу 4) пытался объяснить тем, что содержание чего-то неаппетитного в яйце замедлило бы темп роста эмбриона, то есть оказалось бы скорее невыгодным для системы в целом^[216].

Есть минимум одна птица, которая, как полагают, преднамеренно делает свои яйца невкусными. Удада, обитающего на протяжении большей части Азии и средиземноморских районов Европы и Южной Африки, описывают как существо, похожее силуэтом на альпинистский ледоруб. Эта птица, обладающая броской желтовато-коричневой, черной и белой полосатой окраской оперения, серповидным клювом и эффектным веерообразным хохолком, действительно выглядит весьма необычно. Вероятно, из-за контраста между привлекательной внешностью и якобы неприятными особенностями поведения во время гнездования удад занял

⁴⁷ Об удивительном поведении самца глазчатой курицы, который поддерживает определенную температуру в таком инкубаторе, см. подробнее в кн.: Панов Е. Н. Бегство от одиночества. М.: Лазурь, 2001. С. 253–257.

видное место в мифологии естествознания. Аристотель сообщает, что он строит гнездо из помета, особенно из «человеческого помета». Много позже французский натуралист граф де Бюффон писал: «Долгое время говорили и часто повторяли, что удог обмазывает свое гнездо экскрементами волка, лисы... коровы и всех видов животных, не исключая и человека; и это он делает с намерением защитить свой молодняк отвратительным зловонием»^[217]. Затем Бюффон уточняет: хотя в действительности эти птицы не обмазывают свое гнездо экскрементами, но «гнездо на самом деле очень грязное и отвратительно пахнущее, [потому что] молодняк не может выбрасывать свои экскременты и, следовательно, потому долгое время копошится в грязи». Он добавляет, что это, несомненно, служит причиной для выражения «отвратительный, как удог»⁴⁸.

Бюффон прав: полости, где гнездится удог, грязны, потому что родители не в состоянии удалять жидкий помет птенцов. У многих других птиц помет птенцов аккуратно упакован в студенистый покров, что позволяет родителям подхватить его, когда птенец испражняется, и унести прочь, чтобы выбросить вдали от гнезда. Птенцы удода отгоняют хищников, пытающихся пробраться в гнездо, обрызгивая их жидкими фекалиями с особенно неприятным запахом.

Дополнительный источник такого аромата в гнезде удода – копчиковые железы самки и птенцов. Тот факт, что выделения копчиковой железы самцов удода ничем не примечательны, а у самки и птенцов отвратительны, сразу же позволяет предположить, что здесь имеет место нечто любопытное. И в самом деле так! Зловонные бурые и маслянистые выделения копчиковой железы у самки и птенца удода, открытые и описанные Христианом Людвигом Ничем в 1840 г., считали исключительно средством отпугивания разоряющих гнезда хищников^[218]. Однако спустя столетие испанский исследователь Хуан Солер и его коллеги обнаружили, что в этих выделениях содержатся симбиотические бактерии, которые защищают оперение птиц от специфических бактерий, разрушающих перья^[219]. Антимикробные бактерии в копчиковой железе удода – «хорошие бактерии», немного похожие на так называемых хороших бактерий в некоторых йогуртах, только гораздо менее приятные для нас. Когда испанские исследователи инактивировали воздействие таких бактерий в гнездах удодов, они обнаружили, что в результате уменьшилась доля яиц, давших жизнеспособных птенцов. Это указывает на существование взаимовыгодного сотрудничества между птицами и этими бактериями, в дополнение к положительному воздействию бактерий на оперение птиц.

Далее ученые исследовали влияние выделений копчиковой железы на успех размножения удодов. Неожиданным открытием стало то, что их яйца лишены наружного покрова: никакого дополнительного материала на поверхности скорлупы нет. Это удивительно, поскольку, как мы видели у других птиц, самый наружный покров яйца – первая линия обороны от патогенов. В действительности необычная поверхность яйца удода была описана в середине 1800-х гг. Вильгельмом фон Натузиусом (с ним мы встречались ранее), который, оставив комментарий по поводу отсутствия кутикулы, заметил, что «открытые ямки, заглубленные в поверхность [яичной скорлупы], расположены настолько тесно... [что] напоминают дырки в решете». Интерес Натузиуса к яичной скорлупе был почти исключительно описательным, и он редко отваживался размышлять о том, почему яичная скорлупа у того или иного вида птиц, в частности удода, выглядит так, а не иначе^[220]. Но именно это сделали испанские исследователи после того, как увидели, что через несколько дней инкубации крошечные ямки на поверхности яиц заполнились материалом, в том числе хорошими бактериями, из копчиковой железы. Заинтересовавшись вопросом о том, не контролировали ли бактерии из копчиковой железы присутствие патогенных микробов на яичной скорлупе, исследователи провели хитроумный эксперимент, в котором, временно закрыв железу, они не позволили некоторым самкам удода нанести

⁴⁸ Одно из русских народных названий удода – «вонючий петушок».

на яйца выделения из нее. У самок, обработанных таким образом, проклянулось меньше яиц, чем у тех, которым позволили обмазать яйца выделениями копчиковой железы, — что и требовалось доказать.

Пример с удоом примечателен в нескольких отношениях. Во-первых, как в случае с другими птицами, антимикробные вещества важны, но они выделяются из копчиковой железы и наносятся на яйцо снаружи, а не содержатся в самом белке^[221]. Во-вторых, поверхность яйца удода, лишенная наружного покрытия и несущая многочисленные крохотные ямки, похоже, эволюционировала таким образом, чтобы секрет копчиковой железы прочнее удерживался на ней. Мне это кажется странным по следующей причине. Представьте себе, что предковый вид, назовем его прото-удодом, яичная скорлупа которого была лишена кутикулы, начинает гнездиться в полостях, которые загрязнены нечистотами и полны вредоносных бактерий. Естественный отбор благоприятствовал бы любому мутанту из числа этих птиц, который смог бы защитить свои яйца от опасных микробов. Самая простая мутация привела бы к появлению удода, который откладывает яйца с защитной кутикулой. Гораздо сложнее была бы последовательность мутаций, которые произвели бы вначале необычные выделения копчиковой железы с антимикробными свойствами, затем необычную поверхность яичной скорлупы с ямками и, наконец, смазывание самкой яйца выделениями копчиковой железы.

Хотя случай с удодом несколько запутывает дело, есть указание на то, что выделения копчиковой железы держат под контролем микробов на поверхности яиц и у других птиц. Сравнительное исследование 132 видов птиц показало, что существует положительная связь между относительными размерами копчиковой железы и общей площадью поверхности кладки. Этого-то мы и могли бы ожидать, предположив, что для успеха размножения важно, чтобы на каждое яйцо хватило покрытия из секрета копчиковой железы^[222].



А как обстоят дела у кайр? Я могу мысленно проследить, как Джордж Лаптон возвращается каждый вечер в бридлингтонский пансион, чтобы внимательно рассмотреть приобретенные за день яйца кайр. Могу понять и его воодушевление, когда он держит в руках «метландское яйцо» текущего сезона, скользя ликующим взглядом по его красочной поверхности. Судя по помету на поверхности яйца, его уже насиживали пару дней, но Лаптон стирает влажной тканью все следы того, что с ним происходило ранее. В соответствии с договоренностью с домовладелицей он сидит за кухонным столом с пустым блюдом и чашей, полной воды, а сверла для яиц разложены перед ним, словно инструменты хирурга. Каждое сверло — рифленый металлический инструмент конической формы, очень похожий на удлиненный вариант приспособления, который используется столярами для сверления отверстий под винты. Взяв первое яйцо, Лаптон ищет точку, в которой следует пробить скорлупу. Острие воткнуто, и когда Лаптон осторожно вращает сверло между пальцами, на стол мягко падают похожие на снег хлопья карбоната кальция. Вращая сверло сильнее, Лаптон усиливает нажим, пока не ощутит, что оно пробило сквозь подскорлуповую оболочку и что стало влажным от белка.

Он несколько раз прокручивает сверло взад-вперед, чтобы сделать совершенно симметричное круглое отверстие диаметром около шести миллиметров. У каждого коллекционера есть собственный способ работы, и постоянное совершенствование его — неотделимая часть всего процесса. Затем Лаптон берет медную выдувную трубку, согнутую почти под прямым углом, и, поместив ее узкий кончик прямо в просверленное отверстие, берет в рот другой,

более широкий конец инструмента. Поместив яйцо над пустым блюдом, он дует в трубку. Как знает всякий, кто занимался этим делом, для выдувания содержимого яйца нужно затратить некоторые усилия. Надув щеки и выпучив глаза, подобно Луи Армстронгу, играющему на трубе, Лаптон выдувает из отверстия льдисто-голубоватый белок. Различные фракции белка появляются неравномерно: самая наружная жидкая вытекает легко, почти как вода; плотная вязкая фракция сопротивляется до последнего момента, а затем с бульканьем вырывается наружу, словно шумные кишечные газы, но часть ее прилипает изнутри к скорлупе, и Лаптону приходится воспользоваться пальцами, чтобы вытянуть ее наружу. Вздохом облегчения сопровождается появление комков, содержащих халазы. Потом медленно и плавно в чашу вытекает желток, словно непрерывный и непрозрачный золотой поток. Предпоследним появляется зародышевый диск – крохотное пятнышко среди желтка, чьи красные нити – начало «плацентарных» кровеносных сосудов. Таким образом, подтверждается подозрение Лаптона: это яйцо, отложенное почти сразу после завершения предыдущего сбора добычи яиц скалолазами; оно явно насиживалось на протяжении двух или трех дней. У более свежего яйца не было бы никаких признаков развития зародыша.

Лаптон завершает работу, несколько раз промывая внутренность скорлупы водой. После того как все выдутые им яйца обсохли в течение нескольких минут, он их собирает и уносит в свою комнату, чтобы просушить в течение ночи – от греха подальше. Как только он ушел, домовладелица метнулась в комнату, чтобы забрать чашу с желтками и белком, которую, согласно уговору, оставил Лаптон, и пожарить яичницу на ужин своему сыну. В хозяйстве все пригодится. На протяжении шестинедельного сезона сбора яиц кайр в Бемптоне скалолазы собирали их каждые три дня. Целью сборщиков было гарантировать, что яйца достаточно свежие для употребления в пищу людьми и удобные для коллекционеров, которым требовалось выдуть их, чтобы поместить новые экземпляры в выставочные витрины. Выдувание свежего яйца несравненно проще, чем того, в котором содержится развивающийся эмбрион. Другим преимуществом сбора яиц кайр с трехдневными интервалами было то, что многие из них оказывались относительно чистыми – просто не хватало времени, чтобы слишком сильно испачкаться пометом кайр, который сплошь покрывает карнизы, где гнездятся птицы. Если погода солнечная и сухая, занятые кайрами карнизы остаются сухими. Но после дождя их поверхности быстро превращаются в сомнительный эквивалент свинофермы, и яйца быстро покрываются испражнениями кайр. После того как я брал в руки грязные птичьи яйца или лазил по мокрым карнизам, где живут кайры, требовалось два или три дня, чтобы избавиться от запаха вне зависимости от того, сколько раз я мыл руки.

В выборке из 112 яиц на половине срока инкубации, которые я осмотрел в сухой день на Скомере солнечным днем 2014 г., *все* были испачканы фекалиями. В среднем помет покрывал около 10 % поверхности скорлупы, у некоторых – более половины скорлупы, а два яйца были покрыты им полностью. Судя по запаху, испражнения кайр таковы, что микробы были бы склонны считать их привлекательными, – остатки переваренной рыбы, то теплые, то высохшие на скалах. Мне и ранее было ясно, что каждое яйцо кайры, которое вы видите в коллекции музея или на страницах книги, неестественно чистое, ибо тщательно отмыто от нечистот^[223]. Но если яйца кайр всегда загрязнены пометом в той или иной степени, то как им удастся успешно выводить птенцов в явно неблагоприятных для яиц условиях? Как они избегают проникновения в их яйца множества микробов, которые должны присутствовать в изобилии в местах их гнездования?

Ответ таков: мы этого не знаем, потому что этим вопросом никто не занимался всерьез. И действительно, пока я не начал писать эту книгу, то и вправду не оценил всего того воздействия, которое оказывал помет на эволюцию размножения кайр.

Основываясь на том, что мы знаем о большеногах и об удодах, можно представить себе несколько приспособлений, позволяющих кайрам избежать заражения яиц микроорганиз-

мами. Одна из возможностей состоит в том, что некоторую защиту от микробов обеспечивает пигмент протопорфирин, отвечающий за темные отметины на многих птичьих яйцах, в том числе на яйцах кайр^[224]. Однако исследование Фила Касси и его коллег позволило установить, что концентрация протопорфирина на яйцах кайры не очень высока^[225]. В любом случае количество темных отметин на яйцах кайр настолько изменчиво, что, думаю, это предположение можно спокойно сбросить со счетов.

Другая возможность касается строения поверхности яичной скорлупы у кайр. Мы помним, что у других птиц, насиживающих кладки во влажной и загрязненной среде, она покрыта наносферами, которые в принципе могут препятствовать попаданию воды и микробов в поры. У кайр внешний слой скорлупы усеян крохотными пупырышками, поверх которых также лежат наносферы. Это дает некоторым исследователям основание думать, что поверхность яиц водонепроницаемая. Если это так, принцип взаимодействия скорлупы со средой должен быть иным, чем у кустарникового большенога, и пока совершенно непонятно, как здесь обеспечивается защита от бактерий, содержащихся в помете кайры.

Мы начали исследования поверхностной структуры скорлупы яйца кайры с использования сканирующего (растрового) электронного микроскопа. Но вскоре выяснилось, что существует техника более перспективная для решения поставленной задачи. Это рентгеновская микротомография, или коротко микро-КТ. Это та самая технология, которая используется в медицине, но в нашем случае – в масштабе микроскопического исследования. Ее применение в мельчайших подробностях показало принципиальные различия в строении поверхности скорлупы яиц кайры и гагарки – различия, значение которых мы пока еще не понимаем, но которые наверняка связаны с проблемой загрязнения мест гнездования первого вида, но отсутствующей у второго. Ранее я уже говорил о том, что яйца гагарок обычно не загрязнены пометом.

Защиту от микробов могла бы, вероятно, обеспечивать подскорлуповая пленка, поскольку у кайр она особенно толстая. Что касается белка, лежащего ниже, то нам еще предстоит узнать, обладает ли он у кайр какими-либо особенно эффективными антимикробными свойствами^[226].

Теперь нам следует сравнить любителей насиживать кладку в антигигиенических условиях – жемчужноглазого пересмешника, кустарникового большенога и кайру – с некоторыми видами птиц, чьи яйца насиживаются в сверхчистых средах обитания. А что такое «сверхчистая» среда? Думаю, что в данном контексте прежде всего такая, которая характеризуется сухостью. В категорию видов, гнездящихся в таких условиях, попадают голубь вяхирь, страус и некоторые мелкие воробьинообразные птицы вроде славков и мухоловок. Яйца ни одной из названных птиц не располагают кутикулой на их поверхности, возможно, потому, что для них весьма невелик риск заражения микробами (хотя, честно говоря, мы не знаем, так ли это в действительности)^[227].

Кайры вовсе не уникальны насиживанием испачканных пометом яиц. Некоторые утки преднамеренно испражняются на яйца, когда их спугнул с гнезда человек или лисица. Так ведут себя длинноносый красноголовый нырок, хохлатая чернеть, широконоска и обыкновенная гага, возможно, потому, что дурно пахнущие фекалии позволяют воспрепятствовать хищнику полакомиться яйцами. В комментарии одного наблюдателя говорится: «...зеленые маслянистые экскременты гаги обладают таким ужасным запахом, что он отпугнет самую голодную собаку»^[228]. Эксперименты подтвердили, что вороны предпочитают отказываться от яиц, загрязненных фекалиями этой утки. Однако нанесение их на поверхности яйца гаги не оказывает ни малейшего вредного воздействия на развивающийся эмбрион – не закупоривает поры в скорлупе, из-за чего эмбрион был бы лишен возможности дышать, и не способствует заражению микробами. Кто знает, почему так происходит? Обладают ли скорлупа, белок

или пленки яйца именно этих уток какими-то особыми свойствами, устраняющими влияние помета самки на развитие яиц?

Следует помнить, что никакая адаптация не совершенна полностью. Иногда те или иные приспособления к среде продиктованы далекими прошлыми событиями в эволюции вида. Кроме того, естественный отбор вынужден работать с уже полученным материалом: как же еще нам следует объяснять различные стратегии защиты от микробов у разных видов птиц, с которыми мы только что познакомились, например у удонов? Как еще мы объясним то, что наблюдается у удода? Конечно, мы не в состоянии учесть все факторы, действующие в том или ином случае, и несомненно существуют такие, о которых мы вообще не задумывались.

В этой главе речь шла главным образом о замечательных антимикробных свойствах белка, и мы завершим ее, постараясь не забыть в дальнейшем о той фундаментальной роли, которую они играют в развитии яйца.

В полуавтобиографическом романе Сомерсета Моэма «Бремя страстей человеческих» есть эпизод, где эксплуатируется глубоко укоренившееся представление, согласно которому единственная заслуживающая внимания часть яйца – это желток. Там говорится о том, как осиротевшего хромого Филипа Кэри воспитывают тетя и дядя – преподобный Уильям Кэри. Особой любви с их стороны не было. Однажды Филипу приказали сидеть неподвижно и не шуметь, пока дядя дремал. Когда же тот ответил, что не может сидеть, не двигаясь до самого ужина, дядя дал ему задание выучить наизусть за это время молитву, после чего добавил: «Если сможешь прочесть ее за чаем без запинки, получишь верхушку моего яйца»⁴⁹. В словах дядюшки двойная остро́та: не говоря уже о бессмысленности заучивания молитвы, верхушка вареного яйца, где есть только белок, в глазах большинства людей – не столь уж заманчивое лакомство.

Разочарование Филипа могло бы быть чуть меньше, интересуйся он биологией птиц. Тогда он мог бы представить себе, что, несмотря на свою кажущуюся пустяковость, с точки зрения натуралиста белок в их яйце столь же важен, как и желток, по меньшей мере в трех отношениях. Во-первых, присутствие белка – именно то, чем птицы существенно отличаются от рептилий, как существа более высоко организованные. Яйца рептилий содержат очень мало белка и, соответственно, воды. Она, столь нужная для развития эмбриона, поступает из окружающей среды, впитываясь сквозь кожистую скорлупу из почвы, в которую отложены яйца, и из растущих на ней растений. Поскольку птичьи яйца согреваются родителем и в гнезде обычно нет воды, то с момента кладки птичье яйцо должно содержать всю воду, нужную эмбриону. Эта вода содержится в белке.

Во-вторых, эксперименты, в которых из птичьих яиц удаляли разное количество желтка и белка, показали, что уменьшение количества желтка оказывало лишь небольшое воздействие на птенца, если не считать того, что в его теле оказывался меньший запас желтка при вылуплении. Однако когда из яйца удалялся белок, рост эмбриона замедлялся, а вылупившиеся птенцы отставали в росте. Первоначально полагали, что это происходит из-за того, что удаление яичного белка лишало птенцов некоторых важных белков. Но в дальнейшем выяснилось, что уменьшение количества белка лишало птенцов достаточного запаса воды, жизненно важной для их роста и развития^[229]. И в-третьих, чем яйца крупнее, как у видов с большей величиной особей, тем непропорционально больше доля содержащегося в них белка. Иными словами, прослеживается тенденция, согласно которой отношение между объемами белка и желтка возрастает в таких яйцах в пользу первого^[230].

Установив жизненно важную роль белка в развитии яйца, обратимся теперь к желтку, который представляет собой, по сути дела, женскую половую клетку, наполненную запасами питательных веществ.

⁴⁹ Перевод Е. М. Голышевой.

7

Желток, яичники и оплодотворение

*Все животные рождаются из яиц.
Джон Рэй, «Орнитология Фрэнсиса Уиллоби»*

Среди всех мифологических символов изображение змеи входит в число самых распространенных в разных культурах и наполненных весьма широким содержанием. Она олицетворяет среди прочего плодovitость, воскресение из мертвых и сексуальное желание. По выражению одного из моих коллег, «змея – это повивальная бабка времен зарождения человечества»^[231]. Хотя вытянутая форма тела змеи, намекающая и на фаллос, и на сперматозоиды, имеет явный мужской подтекст, именно самки змей позволили ученым прошлого получить первые представления о процессах размножения у птиц, а вслед за теми у людей.

«Орнитология» Уиллоби и Рэя включала в себя краткий обзор тогдашних знаний о «зарождении», как в то время называли одновременно и процесс воспроизводства, и развитие эмбриона. Хотя Уиллоби и Рэй не знали о существовании сперматозоида, благодаря многочисленным вскрытиям, проведенным ими самими, они прекрасно знали о существенной роли семенников и яичников. В частности, они описывают, как выглядит единственный (левый) яичник птиц. Эту их особенность и отличие от млекопитающих отметил еще Аристотель. Яичник птицы в сезон размножения напоминает гроздь винограда и «состоит из большого количества ооцитов [яйцеклеток], скрепленных вместе соединительной тканью и прикрепленных к плотному стеблю, который удерживает неподвижно внутри тела»^[232]. Однако вне сезона размножения яйцевод уменьшается до ниточки, а яичник настолько напоминает кучку просыанных зерен, что Уиллоби и Рэй так и называли их «яичными семенами». Наступит сезон размножения – и горстка этих «семян» увеличивается и наполняется смесью белков, жиров и холестерина – желтком в нашей терминологии. Вывод очевиден даже непосвященному: крупные яйцеклетки – зрелые; крохотные белые «яичные семена» – незрелые. Обладая некоторым практическим опытом, вы даже сможете сказать, сколько яйцеклеток яичника уже вышли из яйцевода за данный сезон размножения. Дело в том, что каждая выходит в воронку яйцевода из собственной оболочки вроде мешочка (фолликула). Опустев, он остается в яичнике, и тогда его называют постовуляторным фолликулом. Как отметили Рэй и Уиллоби, количество яйцеклеток в яичнике птицы настолько огромно, что они могут составить с избытком запас на всю жизнь самки. Некоторые созревают, но большинство просто ждет своего часа:

Вероятнее всего, самки птиц несут внутри с самого их появления все яйца, которые они должны впоследствии откладывать в течение всей своей жизни; поэтому, когда скопление их яиц полностью расходуется, они прекращают размножаться и становятся слабыми [то есть истощенными]: как наблюдал Ангелус Аббатикус у гадюк... Тогда почему же природа должна готовить столь большой запас желтков (которого, как мы сказали, хватило бы на много лет размножения), если она дала самкам способность производить новые? Не только для птиц, но и для всех самок четвероногих животных, да и для самих женщин верно, что они несут в себе изначально яйца или семена для всех зачатий, которым они должны дать рождение на протяжении жизни^[233].

В этом абзаце заключено очень много информации, поэтому мы должны тщательно проанализировать ее, чтобы ничего не упустить. Цель Уиллоби и Рэя – рассказать нам о воспроизводстве у птиц, но для того, чтобы сделать это, они позаимствовали идею у врача XVI в. Бальдо

Ангелуса Абаттикуса (обычно называемого просто Абати), прославившегося небольшой, но прекрасной книгой о гадюках, изданной в 1589 г.^[234]

Абати, интересуясь в основном ядом гадюк, анатомировал их и описал их внутреннее строение, включая репродуктивную систему. Он отметил, что у некоторых самок яичники содержали «огромный запас яиц» (он имеет в виду яйцеклетки), тогда как у других их вообще не было. Причиной удивления Абати было то, что некоторые ранние «авторитеты», а именно Плиний Старший, живший в 23–79 гг. н. э., и Гален, живший немного позже, в 129–200 гг. н. э., утверждали, что гадюки дают потомство лишь единожды, а потом погибают^[235]. Если бы это было верным, думал, наверное, Абати, то почему у некоторых самок так много яйцеклеток – значительно больше, чем откладываемое ими количество яиц? Находчивый Абати догадался, что самки гадюк с многочисленными яйцеклетками – молодые особи, а те, у которых их нет, – старые, исчерпавшие свой запас яйцеклеток. Иными словами, говорит Абати, как Плиний, так и Гален были неправы, полагая, что гадюки приносят потомство лишь единожды. Такой вызов авторитету древних авторов знаменует собой самое начало научной революции. Действительно, Абати был настолько уверен в своих результатах, что дал название (хотя и несколько неуклюжее) главе 9 своей книги: «Почему может быть неправдой то, что гадюка приносит потомство лишь однажды; но она приносит потомство много раз, что уже доказано».

У Уиллоби в библиотеке был экземпляр книги Абати о гадюках, но следует внимательно читать и Абати, и «Орнитологию», чтобы понять ход мысли Уиллоби и Рэя.

По сути, Уиллоби и Рэй обращаются к Абати, чтобы сделать вывод о сходстве самок птиц и змей: те и другие начинают жизнь с полным набором яйцеклеток, которые не пополняются с возрастом и к старости расходуются полностью. Впрочем, утверждение этих орнитологов, что это верно и для четвероногих животных, и «да и для самих женщин», – явная догадка. Получается, что они вывели общее правило: змеи, птицы... и, да, млекопитающие тоже – все одинаковы. Мы знаем, что их замечание о женщинах было безудержной экстраполяцией, ведь человеческую яйцеклетку никто не описал до 1827 г., и до 1950-х гг. невозможно было точно сосчитать яйцеклетки (ооциты) в яичнике женщины, что, как мы увидим ниже, критически важно для этого довода^[236].

Тот факт, что в период между половым созреванием и средним возрастом женщины количество ее яйцеклеток (ооцитов) ограничено и быстро уменьшается, можно считать «одной из главных доктрин в области репродуктивной биологии»^[237]. Беспокойство, которое испытывают многие женщины, следя за ходом своих биологических часов, вряд ли удивительно, потому что уменьшение количества яйцеклеток происходит по экспоненте – с полумиллиона почти до нуля через пятьдесят лет.

Если задаться вопросом, кто первым пришел к выводу, что запас яйцеклеток в яичнике женщины определяется при рождении, следовало бы, вероятно, назвать Генриха Вильгельма Готфрида фон Вальдейера. Родившийся в 1836 г., он стал одним из ведущих анатомов Германии. С его точки зрения, знания по эмбриологии, расцвет которой происходил примерно в то время, были совершенно необходимы для всестороннего изучения анатомии. Признавая, что в его время слишком мало знали о том, как в ходе развития эмбриона формируются репродуктивные органы, он сосредоточился на изучении этого процесса у самых разных живых существ, в том числе и птиц. В 1870 г. он опубликовал превосходный учебник «Яичник и яйцо» (*Eierstock und Ei*), в котором, не подозревая об открытиях Абати, Уиллоби и Рэя, утверждал, что и птицы, и девочки начинают свою жизнь с полным комплектом яйцеклеток^[238].

На протяжении пятидесяти лет взгляды Вальдейера о неизменном количестве яиц господствовали в репродуктивной биологии. Но затем американские исследователи Эдгар Аллен в 1923 г. и Герберт Эванс в 1931 г., основываясь на том, что они считали «неопровержимым гистологическим свидетельством», независимо друг от друга заявили, что процесс создания яйцеклеток идет непрерывно. Согласно их представлению, «волна атрезии (разрушение попу-

ляции репродуктивных клеток) сопровождалась волной регенерации, в ходе которой образовывались еще тысячи ооцитов»^[239]. Идея Вальдейера была отброшена научным сообществом.

Солли Цукерман (в дальнейшем – лорд), известный новаторской работой 1920-х гг. о репродуктивной биологии низших и человекообразных обезьян, был одним из тех, кого убедили воззрения американцев. Так, он отказался от идеи Вальдейера в пользу нового учения Эванса и Аллена. Неоспоримая логика пронизывала идею о том, что в организме женщины яйцеклетки продолжают образовываться на протяжении всего репродуктивного периода ее жизни (то есть до среднего возраста), так же как мужчины продолжают производить сперму в течение своего более длительного репродуктивного периода^[240].

В ходе исследований Цукерман и его коллега доктор Анита Мэндл разработали весьма трудоемкий способ подсчета ооцитов в яичниках крыс и получили результаты, которые заставили их усомниться в справедливости взглядов Эванса и Аллена и размышлять, не был ли прав Вальдейер. В итоге исследователи обнаружили четкие свидетельства в пользу экспоненциального снижения количества ооцитов с возрастом. Они предложили два возможных объяснения полученных результатов. Либо существует ограниченный запас ооцитов, как предполагал Вальдейер, либо, если яйцеклетки продолжают образовываться, темп их образования стремительно замедляется с возрастом. Цукерман оказывал предпочтение первому и к началу 1950-х гг. окончательно убедился в наличии достаточных данных для возрождения гипотезы Вальдейера^[241].

В настоящее время мы знаем, что у человека эмбрион женского пола в первые восемнадцать-двадцать недель несет в себе примерно по 300 000 фолликулов, или ооцитов (потенциальных яйцеклеток), в каждом яичнике. У девочки в возрасте тринадцати лет их количество снижается до 180 000, и далее – до 65 000 к двадцати пяти годам, до 16 000 к тридцати пяти, а в пятидесятилетнем возрасте в каждом яичнике их остается не более тысячи^[242].

Количество яйцеклеток, как мы видим, поистине огромно. А как это отражается на плодovitости самок? Максимальное количество детей, когда-либо рожденных одной женщиной, – шестьдесят девять⁵⁰ (в результате последовательных рождений по несколько детей), поэтому даже в возрасте пятидесяти лет, с тысячей ооцитов в каждом из яичников, это вроде бы больше чем достаточно. Почему женщины и самки других позвоночных располагают таким избытком яйцеклеток и хранят их так долго – загадка. Огромные количества сперматозоидов, производимых самцами, объяснить значительно проще^[243], но, что важно, сперматозоиды отсутствуют при рождении, а на протяжении жизни производятся организмом непрерывно, не вызывая ни малейшего беспокойства о сроке их годности. Можно считать загадкой причину становления в процессе эволюции систем, в которых женские яйцеклетки запасаются на столь длительный срок. Огромное количество яйцеклеток оправданно в том отношении, что позволяет многим из них прожить сравнительно короткое время в хорошем состоянии, а затем уступить место другим, готовым дать начало новой жизни. Мы также знаем (по крайней мере, думаем, что знаем), что во время менструации избирательно удаляются и уничтожаются дефектные яйцеклетки^[244].

Идея о неизменном количестве яйцеклеток при рождении недавно была оспорена вновь, на сей раз исследователями, выясняющими роль стволовых клеток, отчасти на основе логических соображений, а не достоверных фактов. Разве не было бы целесообразнее, спрашивают сторонники этой точки зрения, производить яйцеклетки, когда они необходимы, гарантируя тем самым, что они действительно свежие и полноценные?^[245] Другие исследователи не очень верят в эту «новую идею» и отвергают ее, считая рекламным ходом, чтобы убедить женщин, отчаянно желающих родить ребенка, оплатить дорогую и недоказанную процедуру лечения от

⁵⁰ Этот «рекорд» поставлен женой крестьянина Федора Васильева (ее имя неизвестно) в XVIII в. Скорее всего речь идет о своего рода исторической мифологии. – *Прим. ред.*

бесплодия. В итоге можно считать, что все ученые сегодня согласны в том, что новые яйцеклетки не образуются у женщины на протяжении жизни.

Но вернемся к птицам. Задумывая книгу о них, Уиллоби и Рэй намеревались обобщить в этом труде все, что было достоверно известно и опубликовано по этому вопросу в то время. Они планировали другие книги – о рыбах, насекомых и растениях^[246]. Это было началом становления подлинно научного знания, предполагающего отказ от охотничьих баек и включение в книгу только надежной и/или проверенной ими самими информации. Задача была не столь сложна, как кажется, поскольку в распоряжении состоятельного аристократа Уиллоби находилась богатая библиотека, а объем орнитологических знаний в XVII в. был довольно ограниченным в сравнении с сегодняшним.

Но особенно важно то, что сам их подход отличался от бывшего в ходу до них: они были объективными. В частности, Уиллоби и Рэй педантично указывали источники информации. Это позволяло читателям узнать, что авторы узнали самостоятельно, а что заимствовали из предшествующей литературы. Научная честность была тогда новшеством, поскольку в большинстве своем современные им авторы были безудержными плагиаторами, присваивающими себе право собственности на все предшествующие знания и выдающими их за свои, не указывая их источники и, как правило, не подвергая критике. Что касается вопросов размножения, Уиллоби и Рэй во многом опирались на книгу Уильяма Гарвея «Исследования о зарождении животных» (*Disputations Touching the Generation of Animals*), которая была издана в 1651 г. после длительной работы. И хотя эти орнитологи относились к великому человеку с явным благоговением, они не боялись критиковать его, когда знали, что он был неправ. Интересно, что Гарвей, похоже, был незнаком либо не согласен с идеей Абати о том, что самки начинают жизнь с постоянным запасом яиц. И действительно, Гарвей явно думал иначе. В отношении крошечных яйцеклеток в яичнике курицы он говорил следующее: «Хотя у курицы еще нет никаких зачатков готовых яиц в ее вителлярии [яичнике], однако, оплодотворенная посредством совокупления, она вскоре образует в своем яичнике яйца»^[247].

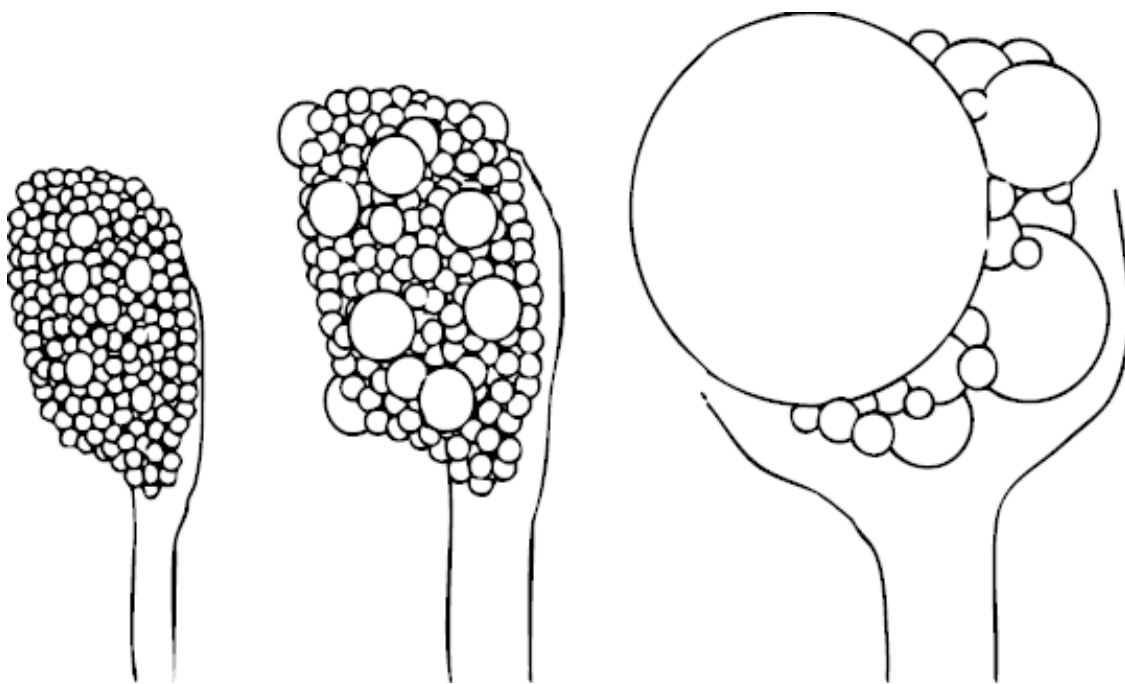


Рис. 9. Типичный яичник птицы на разных стадиях развития. *Слева:* вне сезона размножения, с яйцеклетками, похожими на просяные зерна; *в центре:* в начале сезона размножения, когда некоторые яйцеклетки начинают увеличиваться; *справа:* зрелый яичник с наполненными желтком яйцеклетками на разных стадиях развития

В ответ Рэй писал в «Орнитологии»: «Я осведомлен о том, что доктор Гарвей... утверждает, что у курицы нет никаких яиц внутри тела и что она порождает новые после совокупления... Но я думаю, что великий натуралист недостаточно рассмотрел и изучил этот вопрос»^[248]. Иными словами, Рэй думал, что Гарвей просто не заметил многочисленные недоразвитые яйцеклетки в яичнике птицы.

Сегодня мы знаем, что яичник домашней курицы содержит несколько миллионов яйцеклеток, из которых несколько тысяч видны невооруженным глазом. Благодаря передовому исследованию Раймонда Перла и Уильяма Шоппе, проведенному в 1920-е гг., известно, что, вопреки взглядам Уиллоби и Рэя и всех их последователей, у птиц *могут* образовываться новые яйцеклетки. Перл и Шоппе провели эксперименты, в ходе которых хирургическим путем удаляли части яичника курицы, и обнаружили, что впоследствии количество яйцеклеток возвращалось к тому, каким оно было до этой процедуры. Весьма странно, что по причинам, которые нам пока непонятны, птицы обладают способностью образовывать новые яйцеклетки, но этого не могут женщины^[249].



В золотые времена коллекционирования яиц, в XVIII и XIX вв., обычно считалось, что кайре требуется всего лишь день, чтобы сформировать яйцо. Свидетельство казалось неоспоримым: вы спустились по скале на карниз и забрали все яйца, и если вы вернулись на следующий день – ура! Там снова лежат яйца. Создавалось такое впечатление, будто самка кайры, лишившись своего яйца, откладывала второе уже на следующий день.

Бемптонские скалолазы знали, что это не так. В самом начале XIX в., а скорее всего, и раньше они говорили коллекционерам, что если забрать яйцо кайры, то второе появится примерно через две недели. Они были уверены в этом, потому что знали, что самка всегда откладывала яйцо такой же расцветки и всегда на том же самом участке скального выступа. Эта особенность кайр была настолько хорошо известна, что Лаптон и другие коллекционеры специализировались на приобретении двух, иногда трех, а иногда, раз в сто лет, и четырех яиц, последовательно отложенных одной и той же самкой на протяжении одного сезона. Плоды трудов «ск'лолазов» и коллекционеров лежат группами по два, три или четыре в застекленных витринах Музея естествознания в Тринге и в других местах.

Фактически можно использовать повторную кладку яйца у кайры, чтобы установить, как именно образуется яйцо. Единственный важнейший аспект этого – образование желтка: настоящая яйцеклетка – единственная богатая питательными веществами клетка, на верхнем полюсе которой лежит так называемый зародышевый диск, в котором заключен генетический материал самки. Передача зародышу генетического материала – не такой большой труд, а вот накопление питательных веществ, из которых состоит желток и которые поддерживают рост эмбриона, требует времени.

Хотя яйцо кайры гораздо крупнее, чем яйцо курицы, масса желтка (который также крупнее и весит около 35 г) составляет тот же 31 % относительно веса всего яйца, как и у курицы. Подобно желтку в яйце курицы, это масса питательных веществ, главным образом жира и белка, которые поступают в организм птицы из ее пищи. Все время, пока формируется желток единственного яйца, самка пребывает в море, вдали от гнездовой колонии, где усиленно

кормится ради накопления достаточного количества питательных веществ для формирования желтка.

Уловка, позволяющая узнать, что происходит в период формирования яйца, была найдена в 1890-х гг. итальянским ученым Луиджи Дадди. Он скармливал курам красный краситель, а затем исследовал отложенные ими желтки яиц. Сварив яйцо вкрутую, Дадди резал ставший твердым желток пополам, чтобы выявить слои, в котором отложился краситель, и подтвердил тем самым, что желток формировался в виде последовательных слоев, очень напоминающая луковицу. Это наверняка было приятной новостью для британского врача Аллена Томсона, который за сорок лет до этого, в 1859 г., предположил, что желток именно так и образуется. Фактически идея о том, что все происходит именно так, была высказана еще в 1600-е гг. Гарвеем, но ее либо не заметили, либо полностью забыли^[250]. Гарвей хотел разобраться в том, выделялся ли белок самим желтком или же скорлуповой железой, как предположил его наставник Фабриций. Гарвей склонялся к первому предположению и решил, что Фабриций заблуждался, потому что «белок яйца, сваренный вкрутую, легко разделялся на слои, находящиеся один поверх другого». Но слоистым может быть и желток, все еще находящийся в яичнике, если сварить его вкрутую^{51[251]}.

В начале 1900-х гг. метод Дадди с использованием красителя для реконструкции формирования желтка использовался другими исследователями, в том числе Оскаром Риддлом, который позже прославился тем, что открыл гипофизарный гормон пролактин. Несколькими годами позже, в 1908 г., исследователь Клод Роджерс заметил, что, сколько бы красителя он ни скармливал своим курам, их желтки никогда не были однородно окрашенными, а неизменно состояли из чередующихся окрашенных и неокрашенных слоев. Эти результаты соответствовали предположению Риддла о том, что более темные слои формируются в дневные часы, когда куры активно кормятся, а более бледные – ночью, когда птицы неактивны. Иными словами, пара слоев, темного и светлого, составляет суточное отложение желтка в развивающейся яйцеклетке. Измеряя толщину полос, Роджерс сумел показать, что отложение материала вначале замедлено, а затем ускоряется и что курице требуется примерно четырнадцать дней, чтобы сформировать целый желток^[252].

Заставлять домашних кур обманом глотать капсулы цветных красителей оказалось хорошим способом изучения развития желтка, но убедить диких птиц сделать то же самое гораздо труднее. В 1970-е гг. американский исследователь домашней птицы Дик Грау принял этот вызов. Грау, работавший в Дэвисе, Калифорния, отличался от других исследователей домашней птицы тем, что интересовался и дикими птицами. Он знал, что существует очень немного видов, особенно среди морских птиц, представителей которых можно легко поймать, чтобы затем скармливать им красители. Но ему это удалось, и при изучении алеутских пыжиков в Калифорнии и толстоклювых хохлатых пингвинов в Фьордленде, Новая Зеландия, он сумел выяснить, как идет накопление желтка в яйцеклетке^[253].

Ранее было замечено, что у сваренных вкрутую яиц птиц, которым никто и не думал скармливать красители, в желтке иногда можно увидеть нечеткие чередующиеся светлые и темные слои. Грау рассудил, что, если бы он смог найти способ сделать эти слои более четко выраженными, то решил бы проблему. Приложив немало усилий, он смог установить, что если заморозить желток, разрезать его пополам и уложить срезом вниз в раствор дихромата калия более чем на полдня, слои желтка становятся более явственными и создают красивый, напоминающий срез луковицы узор из чередующихся светлых и темных серо-зеленых полос^[254].

Сбор свежих яиц несравнимо проще, чем ловля самок птиц и скармливание им порции красителя. Поэтому, как только новая методика Грау была отработана в деталях, он присту-

⁵¹ Смысл этой фразы неясен. Может быть, автор варил взятый из препарированной птицы яичник с его содержимым. – *Прим. науч. ред.*

пил к делу. Вместе с коллегами Грау установил, что продолжительность формирования желтка варьировала от кратковременных четырех или пяти дней у плосконого плавунчика до двенадцати у чайки бургомистра, двенадцати-восемнадцати у тонкоклювой кайры и тридцати дней у южного королевского альбатроса^[255]. В 1980-х гг. мы с коллегами также измерили скорость формирования желтка у кайр, подтвердив данные, полученные командой Грау. Удалось установить, что у яиц из повторной кладки продолжительность роста желтка была меньше (в среднем 9,3 дня), чем у первых яиц (11,5 дня), как и следовало ожидать, потому что для самки необходимо отложить новое яйцо как можно скорее после утраты первого^[256].

Из тысяч крошечных яйцеклеток в яичнике кайры лишь немногие, как нетрудно догадаться, получают сигнал продвигаться к той стадии, когда они должны начать наполняться желтком. Мы не знаем, каким образом происходит выбор таких перспективных яйцеклеток хотя бы у какого-нибудь одного вида животных. Сложно представить себе, что он случаен⁵². Также маловероятно, что все яйцеклетки изначально равноценны, иначе зачем такое их изобилие? В любом случае принято считать, что те из них, которые в итоге получают желток, лучшего качества, но, опять же, мы понятия не имеем, в чем это выражается.

Избранные яйцеклетки начинают получать необходимые для формирования желтка питательные вещества через хорошо развитую систему кровеносных сосудов яичника, несущих в него жиры и белки, выработанные в печени, а также витамины, минеральные вещества и пигменты. Эта питательная смесь обеспечивает почти все потребности эмбриона. А белок снабжает его водой и собственными фракциями, тогда как скорлупа предоставляет ему часть своего кальция для формирования скелета.

Должна существовать программа, которая диктует, когда должно завершиться образование желтка. Сколько в нем будет слоев? Какого он будет размера? Было бы не слишком сложно представить себе, каким может быть этот процесс контроля, если бы он был одинаков для всех самок того или иного вида, но наши результаты на кайрах показали, что это не так.

Почему существует так много вариаций в размерах желтка? Есть несколько возможных причин. Во-первых, здоровые самки могут обладать способностью кормиться особенно успешно или же располагают энергетическими запасами, достаточными для формирования относительно крупных желтков и большей помощи своему потомству. Во-вторых, самки, которые с трудом находят достаточное количество корма, возможно, откладывают яйцо, лишь преодолев какой-то минимальный порог для формирования желтка такого размера, который позволит эмбриону нормально развиваться.

Третье возможное объяснение состоит в том, что самки стратегически регулируют количество желтка, которым снабжают свои яйца, для повышения успешности потомства. Эта мысль появилась в ходе изучения в неволе зебровых амадин, предпринятого в 1980-е гг. Нэнси Бёрли, биологом из Калифорнийского университета в Ирвайне. Бёрли сделала интересное открытие: пластмассовые цветные кольца, надетые на ноги птиц, чтобы можно было различать отдельных подопытных особей (обычный прием в орнитологических исследованиях), изменили их привлекательность для представителей противоположного пола. Красные кольца делали самцов зебровых амадин более привлекательными, а зеленые кольца оказывали противоположное действие. Объяснить это можно так: у самцов зебровых амадин клюв красный, так что дополнение в виде красных колец просто усиливает этот эффект. Поскольку зеленого цвета в оперении этих птиц нет, похоже, что зеленые кольца делают самцов непривлекательными.

Далее Бёрли решила, что сможет использовать цветные кольца для управления привлекательностью самцов и, таким образом, лучше разобраться с работой полового отбора. На удивление, она обнаружила, что самки, которые спаривались с самцами, несущими красные

⁵² Как раз это кажется наиболее вероятным, если не придерживаться изначально адапционистской парадигмы. – *Прим. науч. ред.*

кольца (привлекательными), то есть с теми, которых они воспринимали как особей высокого качества, с бо́льшим усердием готовились к постройке гнезд, чем самки, выбиравшие «зеленых» (непривлекательных) самцов⁵³. Это различие в мере усилий, затраченных на выращивание потомства, она назвала «разностным распределением»^[257].

Пока ничего из сказанного об опытах Бёрли не касается нашей темы о яйцах, поскольку она никак не анализировала яйца самок зебровых амадин, спаривавшихся с самцами, носящими кольца различных цветов. Смысл всего сказанного здесь о ее исследовании – сообщить читателю, что самки у птиц могут вносить больший или меньший вклад в воспроизводство в зависимости от качества своего партнера.

Одна из моих аспиранток, Эмма Каннингем, обнаружила, что самки утки-кряквы регулировали размер отложенных ими яиц в зависимости от того, спаривались ли они с самцом, выбранным ими самими (то есть с предпочитаемым самцом), или же с тем, кого выбрала для них «некая Эмма». Но аспирантка не измеряла размеров желтка, поэтому неизвестно, влияет ли качество партнера на количество попадающего в яйцо желтка. Впрочем, дальнейшие исследования позволяют думать, что влияет^[258].

Вы можете подумать, что хорошим способом проверить идею о влиянии количества желтка на качество и выживаемость птенца было бы экспериментальное изменение количества желтка в яйце. Но, как мы видели в главе 6, это путь более сложный и менее информативный, чем можно надеяться. Поэтому единственным способом остается наблюдение за естественной изменчивостью относительного количества желтка в яйцах, существующей у разных видов птиц.

⁵³ Это стандартный логический перескок или, точнее сказать, «уловка», характерная для всех исследований по так называемому половому отбору, – априори ставить знак равенства между внешней «привлекательностью» особей и их якобы повышенными качествами (в особенности генетическими) как производителей потомства. См. об этом в кн.: *Панов Е. Н. Половой отбор: теория или миф*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – *Прим. науч. ред.*

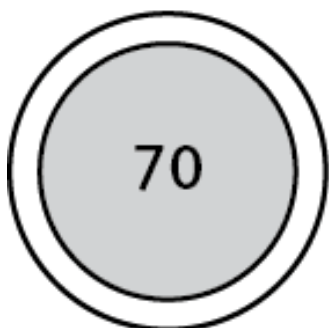
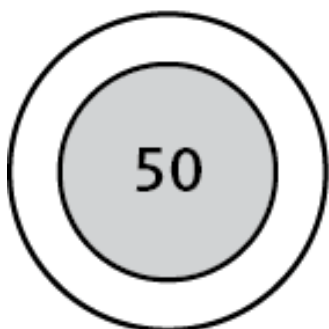
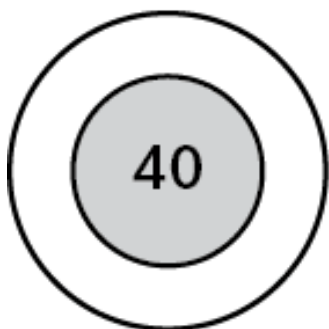
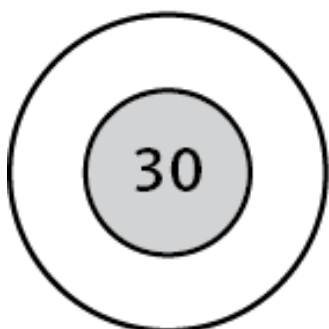
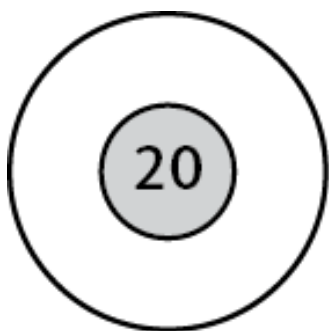


Рис. 10. Относительное количество (в процентах) желтка в яйцах различных птиц, птенцы которых выклевываются на разных стадиях развития. *Сверху вниз*: тростниковая камышовка (20 %), чайка (30 %), утка (40 %), лейпоа, или глазчатая курица, (50 %) и киви (70 %). Из кн.: *Sotherland, Rahn, 1987*

Значительно раньше, чем кто-то мог подумать о возможности существования некоего «разностного распределения» у зебровых амадин, Аристотель заметил, что количество желтка в яйцах варьирует у разных видов птиц: «желток идеально круглой формы, а его размеры меняются в соответствии с разной величиной самих птиц; так, у водяных птиц желток больше белка, а у наземных – наоборот»^[259]. В 1884 г. русский врач и физиолог князь Иван Романович Тарханов, исследовав яйца девяти видов птиц, пришел к выводу, что относительное количество желтка тесно связано со стадией развития птенца на момент вылупления. Многие мелкие птицы вроде черных дроздов и малиновок, птенцы которых при появлении на свет слепые, голые и беспомощные, откладывают яйца с относительно небольшим маленьким желтком. В противоположность им у выводковых видов вроде кур и уток, птенцы которых способны бегать и кормиться самостоятельно сразу же после вылупления, яйца обладают крупным желтком. Относительный объем желтка в яйце варьирует от 15 % в яйцах северной олуши до 70 % у киви обыкновенного, обладающего сильно выраженной выводковостью^[260]. На уровне интуиции кажется, что количество желтка в яйце может влиять на размер или качество вылупившегося из него птенца. Но менее очевидно, что меняться может само *качество* желтка, и совсем уж сомнительно, что в понятие «качество» следует включать присутствие гормонов и других веществ, поступающих из организма матери.

В 1930-е и 1940-е гг. исследователи обнаружили, что после инъекции курам-несушкам определенных гормонов эти гормоны позднее обнаруживали у цыплят, выклюнувшихся из яиц. В то время считалось, что это была «патологическая пертурбация», то есть неадаптивный эффект. Затем в начале 1990-х гг. немецкий биолог Хуберт Швабл, работавший в Рокфеллеровском университете Нью-Йорка, решил посмотреть, будут ли свежие яйца, отложенные содержащимися в неволе канарейками и зебровыми амадинами, которые, что важно, не подвергались никакой гормональной обработке, содержать гормоны. Швабла интересовали птенцы, появляющиеся из этих яиц, поэтому он брал крохотный образец желтка при помощи шприца, а затем вновь запечатывал яйцо и позволял птенцу вывестись. Он обнаружил, что желтки обоих видов содержали тестостерон, причем его уровень в яйцах канарейки был выше, чем в яйцах зебровой амадины. Примечательно, что уровень тестостерона в желтке не зависел от пола птенца, вылуплявшегося из данного яйца. Швабл обнаружил тестостерон в совершенно свежих яйцах, за несколько дней до того, как эмбрион повзрослел настолько, чтобы вырабатывать собственные гормоны. Это стало убедительным свидетельством того, что гормон перешел к эмбриону из организма самки^[261].

Второе важное открытие состояло в следующем. Оказалось, что у самок канареек каждое последующее отложенное яйцо содержало в желтке все больше и больше тестостерона. Попытавшись подойти к явлению с позиций эволюциониста, Швабл заинтересовался, был ли повышающийся уровень тестостерона в последовательно отложенных яйцах приспособительным ответом самки на происходящее или же неадаптивным побочным следствием каких-либо других процессов? Намеком на первое предположение стало то, что птенцы, появившиеся из яиц с самым высоким содержанием тестостерона, требовали от родителей корм более энергично, чем выклюнувшиеся из яиц с низким содержанием тестостерона. Несложно представить себе адаптивный сценарий: яйца, отложенные более поздно по ходу формирования кладки, проклюнулись бы чуть позже, и поскольку они были бы мельче своих собратьев, то при прочих равных условиях оказались бы в проигрышном положении. Мать могла бы сгладить последствия неодновременности вылупления птенцов, снабдив позже отложенные яйца большим количеством

тестостерона, чтобы птенцы, вылупляющиеся из них, были бы в дальнейшем способными конкурировать на равных со своими ранее вылупившимися соседями по гнезду (а то и превосходить их). Продemonстрировать адаптивное значение уровня содержания тестостерона в яйцах – дело довольно непростое, так что Швабл и другие специалисты, вдохновленные его впечатляющими исследованиями, поняли, что единственный способ выяснить истину состоял в следующем. К проблеме следовало подойти с позиций физиолога и начать исследование физиологических процессов, при участии которых гормоны вроде тестостерона попадают в яйца. Этот подход поставил бы гораздо более интересные вопросы, в том числе касающиеся того, как гормоны, поступающие в яйца от матери, взаимодействуют с теми, которые в дальнейшем начинают производить сам эмбрион.

И еще вопрос: если самка передает гормоны своим яйцам, означает ли это, что она должна для этого повысить уровень собственных гормонов, и, если так, создает ли это проблемы для нее самой?⁵⁴ Можно представить себе, что если бы самки «вознамерились» на том или ином этапе эволюции повысить содержание тестостерона в яйцах, это потребовало бы увеличения его содержания в собственном организме материнских особей, что сделало бы самок более агрессивными (поскольку тестостерон – мужской гормон, обычно повышающий уровень агрессивности у особей). В действительности же ответ на поставленный вопрос зависит от того, каков механизм попадания гормонов в яйца. Если он предполагает, как уже сказано, повышение содержания собственных гормонов у самки, то это могло бы стать для нее рискованным шагом. Правда, если бы процесс воздействовал лишь на те клетки, которые окружают развивающуюся яйцеклетку в яичнике, то на саму самку это не повлияло бы. Именно это и обнаружилось в дальнейшем^[262].

Если вернуться к зебровым амадинам, то в конце 1990-х гг. Диего Джил и его коллеги в Сент-Эндрюсском университете в Шотландии спаривали самок с самцами, которых делали либо привлекательнее при помощи красных колец, либо непривлекательными – посредством зеленых, и изучали количество тестостерона в их яйцах. Они выяснили, что в яйцах самок, спарившихся с привлекательными самцами, уровень гормона был более высоким. Это четкое свидетельство того, что самки зебровых амадин способны регулировать состав желтка своих яиц в соответствии с качеством партнера-самца^[263].

Несмотря на этот замечательный результат, за двадцать лет, прошедшие после первого открытия Швабла, наше понимание причин и последствий содержания гормонов в желтке все еще находится на ранней стадии. Закономерности этого явления заметно отличаются от вида к виду между разными особями, и, как мы увидели, между разными яйцами внутри одной кладки, и даже между слоями в одном и том же желтке, отложившимися в разные дни^[264].

Другой тип веществ, которые поступают в желток из организма самки, – каротиноиды. Именно они и делают желтки желтыми; и действительно, слово *yolk* (желток) происходит от староанглийского *geoloca*, означающего «желтый»⁵⁵. При отсутствии каротиноидов в рационе кур желтки их яиц остаются белыми, и мне всегда казалось ужасным, что в промышленном птицеводстве считается юридически легальным добавлять каротиноиды в пищу кур, сидящих в клеточных батареях, чтобы сделать их яйца более привлекательными для домохозяек. Каротиноиды играют важную роль в самых разных биологических процессах, в том числе при развитии эмбриона, а у взрослых птиц ими обусловлены красные и желтые пигменты перьев, клюва и кожи. Наряду с витаминами А и Е каротиноиды являются антиоксидантами и минимизируют ущерб, вызываемый называемым окислительным стрессом при обмене веществ (в жирах,

⁵⁴ Здесь и в некоторых других местах у читателя может сложиться впечатление, что самка способна регулировать, сознательно или бессознательно, ход таких физиологических процессов. Это, разумеется, не имеет ничего общего с истинным положением вещей. – *Прим. науч. ред.*

⁵⁵ В русском языке эта связь еще более очевидна.

белках и даже в ДНК)⁵⁶. Поскольку птицы не могут вырабатывать собственные каротиноиды, они должны получать их из своего рациона. Источники каротиноидов зачастую немногочисленны в экосистемах. Это побудило исследователей обратиться к вопросу, не говорит ли количество каротиноидов и других антиоксидантов в яичных желтках как минимум о способности самки находить эти вещества. Было высказано предположение, что количество антиоксидантов, которые попадают в эмбрион из организма самки в то или иное яйцо, может отражать способ оказания матерями содействия конкретным отпрыскам, как и в случае с гормонами. Фактически к настоящему времени не найдены убедительные свидетельства в пользу любой из этих идей, главным образом потому, что различные исследования мало согласуются друг с другом. Но одна из закономерностей выглядит четкой. Эмбрионы всех птиц растут относительно быстро, но в разном темпе у разных видов. Чем выше этот темп, тем больше потенциальный риск окислительного стресса и тем сильнее будет потребность в антиоксидантах. Чарльз Диминг и Том Пайк из Университета Линкольна в Великобритании обнаружили, что у видов с быстрым ростом эмбриона уровень содержания антиоксидантов (каротиноидов и витаминов А и Е) в желтках яиц выше, чем у видов с более медленным темпом роста. Например, темная крачка и лысуха откладывают яйца сходного размера, весящие около 36,5 г. Дневной прирост эмбриона крачки составляет 0,89 г, а у лысухи 1,11 г в день; яйцо крачки содержит 280 мкг⁵⁷ каротиноидов в желтке, яйцо лысухи более чем втрое больше – 1180 мкг^[265].

Вероятно, предстоит сделать еще очень много открытий, касающихся роли гормонов и каротиноидов в желтке.



Как только желток достиг окончательной величины и получил все необходимые добавки из организма самки, он готов покинуть яичник и ожидать оплодотворения. Подавляющую часть массы яйцеклетки на этой стадии развития составляет желток. Напомню, что это единственная клетка, на верхней поверхности которой теперь лежит так называемый зародышевый диск – крохотное бледное пятнышко, содержащее небольшое количество цитоплазмы и ДНК самки. Это отныне неизменная цель сперматозоида самца.

Многие склонны думать, что оплодотворение – мимолетное событие, знаменующее собой проникновение сперматозоида в яйцеклетку. Но произойдет ли оплодотворение и в какой именно момент, зависит от целого ряда привходящих обстоятельств. Наиболее простое описание разного хода событий в процессе оплодотворения можно уподобить следующей житейской ситуации. Вы находитесь дома, слышите стук в дверь и идете к ней. Там может быть незнакомец или ваш друг, и вы впускаете их в дом. В другом случае, если перед вами оказывается возлюбленный и вы впускаете его в прихожую, следуют объятия, но это еще не оплодотворение. Оно состоится лишь тогда, когда вы вместе с ним зайдете в спальню и ляжете в постель. Как мы увидим далее, последовательность событий между проникновением сперматозоида в яйцо и зарождением новой жизни сложна и чудесна. У птиц это происходит не

⁵⁶ Окислительный стресс – нарушение универсального физиологического процесса, именуемого свободнорадикальным окислением. Его чрезмерное усиление ведет к повреждению клеток самых разных тканей организма. Антиоксиданты нейтрализуют этот эффект. У человека окислительный стресс служит одной из причин таких заболеваний, как, например, атеросклероз, гипертония и диабет. – *Прим. науч. ред.*

⁵⁷ Один микрограмм (1 мкг) – миллионная доля грамма. – *Прим. автора.*

так, как у людей, хотя и там и тут главное событие – объединение мужской и женской половых клеток.

У людей в процессе зачатия яйцеклетка ведет себя по отношению к сперматозоидам так, словно подпускает к себе единственного посетителя, очень редко двоих, из которых лишь одному разрешается войти. У птиц в преддверии оплодотворения она, открыв дверь (по аналогии с описанным выше сценарием: «стучат – откройте дверь»), обнаруживает на пороге толпу из сотен или тысяч людей, после чего ей нужно решить, кого именно можно впустить. И это еще не значит, что кому-то одному просто позволено войти. Скорее дело выглядит так, будто несколько гостей крушат ворота, кто-то из них ломится в открытую дверь, а другие лезут внутрь через окна. И лишь один из них в итоге сможет добиться своего.

Вопрос о том, как происходит оплодотворение у человека, вызывал интерес со времен Аристотеля. Но ответить на него всегда было трудно, потому что все происходит невидимо, в недостижимых для научного исследования фаллопиевых трубах. Даже если проводить исследования на других млекопитающих, что позволяет естествоиспытателям прибегать к вскрытию самок, испытывая при этом не слишком сильное сожаление об их загубленных жизнях, выяснение истины оказывается делом чрезвычайно трудным. Яйцо птицы представляет собой материал гораздо более податливый для решения задачи. Яйцо, внутри которого находится яйцеклетка, всегда можно было препарировать в нужном для опытов количестве. А при содержании кур с петухом или без него появляется возможность проверить, будут ли яйца оплодотворены или нет. И все же, несмотря на все эти преимущества, процесс оплодотворения у птиц долгое время оставался по-прежнему удручающе труднообъяснимым.

Первую серьезную попытку понять суть процесса оплодотворения предпринял Уильям Гарвей. Разгадав великую тайну движения крови⁵⁸, он решил, что сможет раскрыть тайну движения спермы. Начал он с кур. Союз между петухом и курицей приводит к появлению жизнеспособных яиц; все, что нужно было сделать Гарвею, – выяснить, каким образом это происходит. Позволив петухам осеменять кур-несушек, Гарвей анатомировал их, чтобы найти сперму, но ему это не удалось. Ее не было и следа. После множества попыток, удрученный неудачами, он сделал вывод, что оплодотворение происходит примерно так, как заражение инфекционным заболеванием – никакого явного контакта, но с очевидным результатом. В глубине души Гарвей знал, что это не могло быть истиной, но только так объяснялись результаты его экспериментов. Как королевскому врачу Гарвею позволяли анатомировать самок оленей, убитых королевскими охотничьими отрядами во время гона, но опять же в яйцеводах оленей не обнаруживалось ни малейших следов спермы. Это озадачивало, но, по крайней мере, не противоречило тому, что он видел (или не видел) у кур.

Это даже не было похоже на серию книжек-загадок «Где Уолли?» (Where's Wally?), настойчивость в чтении которых в итоге окупается сполна. Суть проблемы состояла в том, что Гарвей не подозревал о микроскопической природе сперматозоидов, бурно плавающих в сперме. В ней ничего нельзя было увидеть, да к тому же Гарвей понятия не имел о том, как выглядит яйцеклетка оленя. Так что его действия напоминали поиски иголки в стоге сена.

Понимание сущности оплодотворения не было непреодолимой интеллектуальной загадкой. Правда, когда речь шла о курах, непонятным оставалось то, почему после удаления петуха курица продолжала иногда в течение нескольких недель откладывать оплодотворенные яйца. Фабриций ошибочно считал, что куры могут откладывать жизнеспособные яйца в течение целого года, но Гарвей правильно определил, что это может происходить в течение тридцати дней после спаривания. Но почему, по-прежнему оставалось загадкой. Подобным же образом вскрытие самок благородного оленя и лани по непонятной причине не позволяло обнаружить

⁵⁸ В 1628 г. была издана работа Гарвея «Анатомическое исследование о движении сердца и крови у животных», в которой сформулирована теория кровообращения.

какие-либо признаки эмбриона до истечения двух месяцев после начала гона. У кур последовательно появляющиеся жизнеспособные яйца были результатом долгожития спермы. У оленей Гарвей ожидал увидеть семя самца в смеси с менструальной кровью самки и некое образование в яичнике, похожее на яйцо. Но у самок оленей не бывает менструальных циклов⁵⁹. Гарвей не располагал никакими подсказками в отношении того, на что похоже яйцо у оленя, а из-за необычной формы найденного им зародыша на самой ранней стадии развития не понял, что это и есть эмбрион, посчитав его поиски гиблым делом^[266].

Если учесть все неудачи Гарвея в попытках понять суть дела, едва ли стоит удивляться тому, что он долго откладывал публикацию своего исследования о «зарождении». Его предыдущая работа о кровообращении была в итоге признана правильной, но вызвала серьезную полемику. Легко понять, почему Гарвей, которому было уже за шестьдесят, не хотел подвергнуться новому взрыву негодования со стороны биологов. Неудивителен и его вывод о том, что сперма фактически не играет никакой роли в «зарождении». Поэтому на фронтисписе своей книги он поместил выражение *ex ovo omnia* – буквально «всё – из яйца»^[267].

Загадка оплодотворения была в дальнейшем раскрыта при изучении гораздо более простой системы, существующей у лягушек. Лягушки, как существа весьма многочисленные в природе, оказались благодатным объектом исследований. Этому способствовало и то, что воздействие спермы на яйцо происходит в воде, вне тела самки. Это позволяет наблюдать процесс воочию. Он идет быстро, без задержек. Как показал Джордж Ньюпорт еще в 1853 г., если нанести сперму на яйцо лягушки, образование эмбриона завершается в считанные часы. Сам акт проникновения единственного сперматозоида в яйцеклетку у более просто устроенных морских ежей наблюдал, уже под микроскопом, Оскар Гертвиг в 1876 г.^[268]

Как и у лягушек, у морского ежа оплодотворение происходит снаружи после выброса спермы и икры в море и в ответ на такие стимулы, как наступление полнолуния или особая температура морской воды. Млекопитающие и птицы, у которых оплодотворение внутреннее, выработали в процессе эволюции иные стратегии, которые гарантируют, что мужские и женские гаметы непременно найдут друг друга. Наиболее надежный способ осуществить их встречу – так называемая индуцированная овуляция, при которой само спаривание запускает овуляцию. Это характерно для таких млекопитающих, как кошки, верблюды и кролики. Другая стратегия состоит в том, что самки недвусмысленно сигнализируют самцам – с помощью запаха или характерных телодвижений о наступлении наиболее удачного момента для оплодотворения, которое совпадает с идущей у них овуляцией, иначе именуемой эструсом или течкой.

У людей все не так: овуляция скорее скрыта, чем выставлена напоказ. Это означает, что женщины находятся в состоянии более или менее постоянной сексуальной восприимчивости, так что половые контакты возможны почти в любое время, и, если они совпадут с овуляцией, результатом станут оплодотворение и зачатие. Суть явления, которое называют «скрытой овуляцией» женщин, долгое время оставалась загадкой для специалистов в области экологии поведения и репродуктивной физиологии.

Надо сказать, что в период, примерно совпадающий с овуляцией, во внешности и поведении женщины наблюдаются кое-какие изменения, которые большинство мужчин, однако, заметить не в состоянии. Да и менее трети всех женщин знают, когда у них происходит овуляция. Самое разумное объяснение скрытой овуляции у людей связано с представлением о том, что репродуктивный успех у женщин во многом зависит от заботы о потомстве со стороны отца. Если бы женщина открыто проявляла свою восприимчивость, желание вступить в половую связь с ней показывали бы многие мужчины, и это снизило бы уверенность ее основного полового партнера в том, что отцом ребенка является именно он. В таком случае он стал бы меньше

⁵⁹ Среди млекопитающих они свойственны только приматам, и человеку в том числе, а также рукокрылым (летучие мыши) и видам африканского семейства прыгунковых (*Macroscelididae*). – *Прим. науч. ред.*

заботиться об отпрысках. Кроме того, если бы этот партнер знал, когда у нее заканчивается очередной период овуляции и зачатие становится невозможным, он принялся бы искать другие возможности для половых связей. Тогда бы мужчина был вынужден заботиться о потомстве всех женщин, с которыми он вступал в половые контакты, и каждой из них досталось бы меньше его внимания, чем в том случае, если бы мужчины были моногамными. Иными словами, из-за того, что забота со стороны отца существенно увеличивает репродуктивный успех у женщин, в эволюционном смысле им выгоднее скрывать время, когда они способны к зачатию, потому что это позволяет им заручиться помощью мужчины при воспитании детей^{60[269]}.

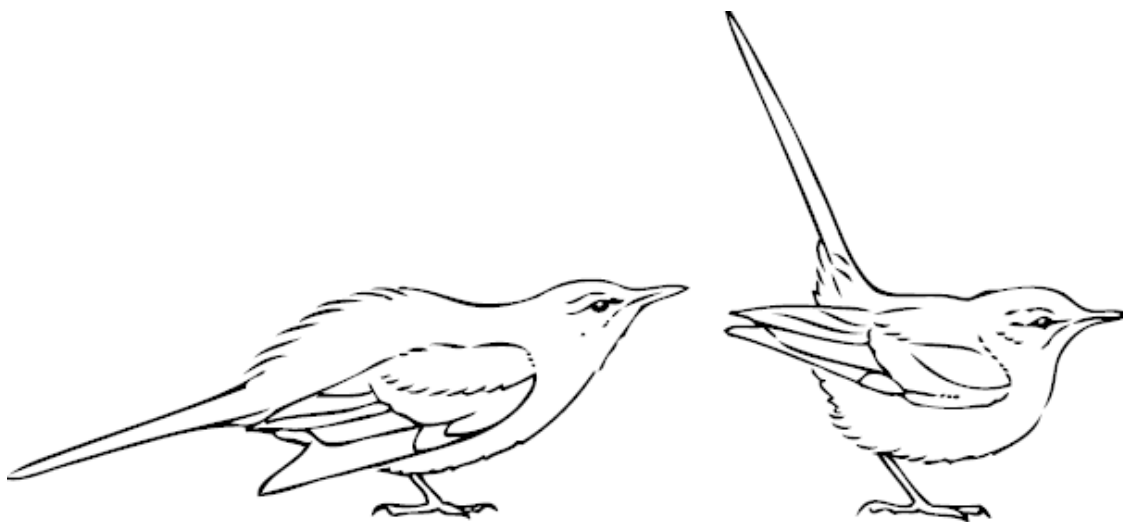


Рис. 11. Самка горной трясогузки (справа), стимулирующая самца к спариванию характерными телодвижениями

Случаи индуцированной овуляции у птиц неизвестны. Самки сигнализируют самцам о готовности спариваться, принимая специфическую призывную позу, часто в ответ на его пение и ухаживания. Спаривания обычно начинаются за несколько дней, а в некоторых случаях даже за несколько недель до того, как будет отложено первое яйцо. А вот что происходит далее. По велению того, что называют «внутренними часами», либо в ответ на присутствие самца содержащий яйцеклетку фолликул разрывается, высвобождая ее близ входа в верхнюю часть яйцевода. Она, именуемая по-латыни *infundibulum* (что означает «воронка»), захватывает яйцеклетку. «Воронка» – название вполне приемлемое, но у меня оно вызывает в памяти образ жесткой пластмассовой кухонной воронки, на которую воронка яйцевода нисколько не похожа. Она больше напоминает полупрозрачную змею с огромным ртом. Когда перед вами воронка яйцевода анатомированной птицы, сложно представить себе, как она раскрывается, чтобы поглотить яйцеклетку. А делает она это, наползая на яйцеклетку так же, как змея поглощает крупную добычу, словно натягиваясь на нее. Между тем в зеве воронки таятся уже в засаде сотни, а то и тысячи сперматозоидов.

Все совершается в течение пятнадцати минут. Вне зависимости от того, произошло ли оплодотворение или нет, через эти четверть часа яйцеклетка получает с внутренней поверхности самой воронки защитную оболочку, надежно закрывающую дверь (или окно) перед любым дополнительным сперматозоидом. Стратегия состоит в том, чтобы изначально гарантировать

⁶⁰ Так адаптационисты-социобиологи объясняют становление моногамии в эволюции человека. Едва ли это объяснение можно считать наиболее разумным. Это чистейшая схоластика, построенная путем нанизывания одних непроверяемых утверждений на другие. Автор совершил ошибку, углубившись в область, весьма далекую от его профессиональных интересов. Критическое обсуждение этой «теории» см. в кн: *Панов Е. Н.* Человек – создатель и разрушитель. М.: ЯСК, 2017. С. 70–74, 374–385. – *Прим. науч. ред.*

достаточное снабжение воронки сперматозоидами, готовыми воспользоваться этой краткой возможностью доступа к яйцеклетке. Способ, каким птицы это делают, состоит в спаривании до овуляции и сохранении сперматозоидов, тем самым обеспечивая готовый запас к тому времени, когда яйцеклетка готова принять их. Сперматозоиды запасаются и ниже по яйцеводу, ближе к клоаке, в крохотных, слепо замкнутых трубках. За несколько дней до того, как первая яйцеклетка покинет яичник, они начинают высвобождаться из трубок, чтобы клетки, выстилающие яйцевод, донесли их до воронки, где они после этого пребывают в ожидании^[270].

Как мы уже увидели, у кур сперма может сохраняться максимум до тридцати дней. В естественных условиях полная кладка дикой курицы состоит примерно из десяти яиц, откладываемых по одному каждый день. Так что тридцатидневный срок хранения сперматозоидов в яйцеводe самки обеспечивают этим птицам хороший запас прочности. Самка голубя откладывает всего лишь два яйца (с разрывом в сорок восемь часов) и сохраняет сперматозоиды не более чем шесть дней. Но количество яиц, которые должны быть оплодотворены, – лишь один из факторов, влияющих на продолжительность сохранения спермы. В конце концов, некоторые птицы продолжают спариваться все время, пока откладываются яйца, поэтому сохранение спермы впрямь едва ли необходимо. Однако длительное сохранение спермы жизненно важно для тех видов, у которых партнеры видятся друг с другом редко.

Морские птицы вроде альбатросов – виды, практикующие социальную моногамию. Индивид обычно сохраняет связь с одним и тем же партнером на протяжении всего двадцатилетнего или тридцатилетнего периода жизни, пока сохраняет способность к размножению. Но характер этих отношений довольно необычен. Дело в том, что альбатросы подобны водителям-дальнобойщикам: они бывают дома со своими партнерами лишь изредка, но тогда не тратят времени даром.

Первые исследования, проведенные в 1990-е гг., в ходе которых птицы были снабжены передатчиками и отслеживались со спутника, показали, что альбатросы часто кормятся на расстоянии до 1800 км от своего гнездового участка. Когда источники корма столь удалены от него, а одному из партнеров необходимо оставаться дома, чтобы защищать гнездовой участок, они неизбежно не могут проводить много времени вместе. Самцы чернобрового альбатроса возвращаются на свой гнездовой участок в начале весны Южного полушария, то есть в конце сентября; самки возвращаются примерно на неделю позже, и пара остается вместе в колонии в течение всего лишь одного дня^[271]. Будьте уверены – это особый день, потому что именно тогда происходят фактически все спаривания. На следующий день самка улетает на сотни километров и кружит над водами южных океанов в поисках корма, который она ищет главным образом по запаху, накапливая запасы, необходимые для формирования ее единственного яйца. Она остается в море на протяжении двух с небольшим недель, после чего возвращается в колонию к своему партнеру. Через два дня, без дальнейших спариваний, она откладывает яйцо и приступает к насиживанию.

В прошлом биологи, изучающие морских птиц, имели своеобразные романтические представления об этом времени отсутствия птиц в колонии, называя его периодом «медового месяца». Но это выражение явно употреблялось неправильно, если оно вообще здесь применимо. Во-первых, зачастую самка удаляется по собственной инициативе, и, во-вторых, здесь явно не подразумевается ничего из того, что люди обычно ассоциируют с медовым месяцем. Это путешествие, которое лучше всего описать как массовый исход самок перед кладкой, по сути дела, представляет собой экскурсию на рыбалку, только очень сильно затянувшуюся. У серолицего тайфунника⁶¹ самка отсутствует в колонии, накапливая запасы – и сохраняя сперму – на протяжении целых долгих двух месяцев!^[272]

⁶¹ Из того же отряда трубконосых, к которому относятся альбатросы. – *Прим. науч. ред.*

Альбатросы и тайфунники иллюстрируют определенную крайность в отношении длительности сохранения спермы (как и в очень многих других аспектах своей биологии). Но к этому вынуждены прибегать и самки прочих морских птиц, если источники их корма располагаются на больших расстояниях мест их гнездования. Та же проблема стоит перед кайрами, и я провел несколько лет, пытаясь выяснить, что происходит в организме их самок в те несколько недель, которые предшествуют откладке яйца. Разумеется, я делал это, ни разу не заглянув внутрь самки, а использовал для выяснения этого вопроса методы, разработанные специалистами по биологии домашней птицы.

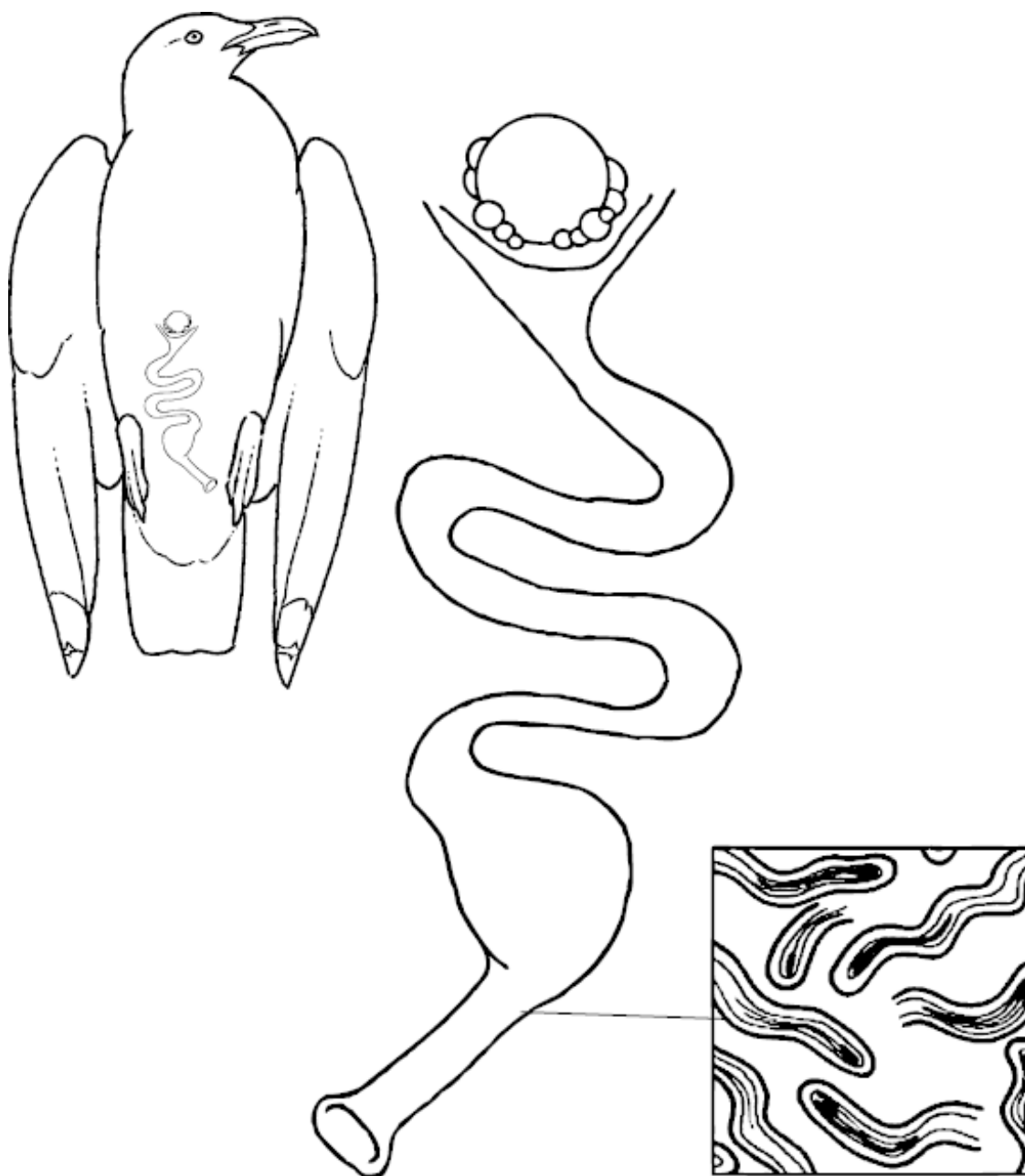


Рис. 12. Яичник, воронка и яйцевод птицы. *Справа внизу:* микроскопические трубочки для хранения спермы (при большом увеличении) на границе скорлуповой железы и клоаки

Оказалось, что в этот период самцы кайр проводят в колонии значительно больше времени, чем самки. Самки появляются здесь лишь ненадолго, главным образом для того, чтобы спариться. После нескольких копуляций самка улетает в море в поисках дополнительного пита-

ния, необходимого для формирования яйца. Одна из яйцеклеток внутри ее яичника уже начала снабжаться желтком и за два или три дня до того, как она созреет окончательно и покинет яичник, сперматозоиды начинают высвобождаться из его боковых отростков, где ранее была запасена сперма самца. Словно толпа, пытающаяся проникнуть в лондонский метрополитен в час пик, они всей массой устремляются вверх по яйцеводу, пока не достигнут воронки, подобно людям, достигшим наконец платформы метрополитена и ожидающим здесь прихода поезда.

Одно из самых замечательных отличий оплодотворения у птиц от того, что мы видим у млекопитающих, включая людей, состоит в следующем. Чтобы дать начало новой жизни, яйцеклетке млекопитающих достаточно внедрения в нее одного-единственного сперматозоида, тогда как у птиц она требует нескольких. Это явление называют полиспермией (дословно «много сперматозоидов»), и наблюдается оно не только у птиц, но и у некоторых видов рыб, например у акул, а среди земноводных – у тритонов и саламандр. Продолжая аналогию с метрополитеном, представим себе поезд, подъехавший к платформе, в котором после открытия дверей в вагон позволено войти нескольким пассажирам из числа ожидающих. Полиспермия *может* иметь место и у людей, если в момент оплодотворения яйцеклетка окружена избыточным числом сперматозоидов, но результат тогда оказывается плачевным. Если внутрь нее удастся проникнуть слишком большому количеству сперматозоидов, зародыш попросту не образуется. Такой ход событий означает отклонение от нормы и именуется патологической полиспермией. Обычно же яйцевод женщины тщательно регулирует количество сперматозоидов, добирающихся до яйцеклетки, сокращая его с миллионов, которые были введены в момент осеменения, до лишь одного, и это является нормой для всех прочих млекопитающих.

В тех редких случаях, когда вблизи человеческой яйцеклетки находится несколько сперматозоидов, у нее самой есть способ ограничить доступ к себе не более чем одному из них. События, задействованные при этом, называются «блокировкой полиспермии». Как только один сперматозоид проник в человеческую яйцеклетку, происходит химическая реакция, которую можно уподобить действиям дежурного по станции метрополитена, когда он отдает команду закрыть двери поезда и не позволяет открыть их снова, чтобы впустить в вагон тех, кто не успел войти. Если наблюдать процесс оплодотворения под микроскопом в искусственных условиях (пробирке), вокруг яйца может находиться множество сперматозоидов. В такой ситуации блокировка полиспермии не срабатывает, они буквально прорываются в яйцо, переполняют его и приводят к гибели^[273].

У птиц такого не происходит. Для них, как мы уже видели, совершенно стандартна ситуация, при которой яйцеклетка окружена сотнями или даже тысячами сперматозоидов. Но этим дело не ограничивается: как обнаружил в начале XX в. американский биолог Юджин Харпер, внутрь яйцеклетки в область зародышевого диска, где располагается генетический материал самки, обычно проникает несколько сперматозоидов. Поскольку это не приводит к гибели эмбриона, явление называется физиологической полиспермией^[274].

Мне кажется поразительным, что открытие Харпером физиологической полиспермии (которую я буду называть просто полиспермией) у птиц привлекло так мало внимания. Странно и то, что никто не заинтересовался, почему яйцеклетке млекопитающих достаточно лишь одного сперматозоида, а у птиц, акул и некоторых земноводных их требуется несколько.

Моя коллега Николя Хеммингс нащупала ответ на этот последний вопрос, когда мы с ней попытались разработать способ искусственного оплодотворения у зебровых амадин. Мы намеревались осеменить самок смесью спермы двух различных самцов, сперматозоиды которых различались по длине. Нам хотелось узнать, приведет ли использование смеси коротких и длинных сперматозоидов в соотношении 50:50 к тому, что в зародышевом диске дополнительные сперматозоиды окажутся в той же пропорции 50:50. (Вопрос о том, как длина сперматозоида влияет на успешность оплодотворения, мы не рассматривали^[275].) Но наша попытка закончилась неудачей: почти ни один сперматозоид не добрался до воронки яйцевода. Нас это

огорчило, потому что искусственное оплодотворение – обычное дело у кур и индеек и наверняка было бы успешным в применении к другим видам птиц, в частности таких, у которых особи невелики по размерам, например у миниатюрных зебровых амадин^[276]. Мы вынуждены были искать другой способ проверки своей идеи о возможном значении длины сперматозоидов. Но Николя рассказала мне нечто такое, что заставило меня призадуматься. По ее словам, даже если многие из яиц не получили ни одного сперматозоида и потому оказались нежизнеспособными, те из них, в которые проник лишь один сперматозоид (пусть даже два), были оплодотворены, но эмбрион почему-то не смог развиваться дальше.

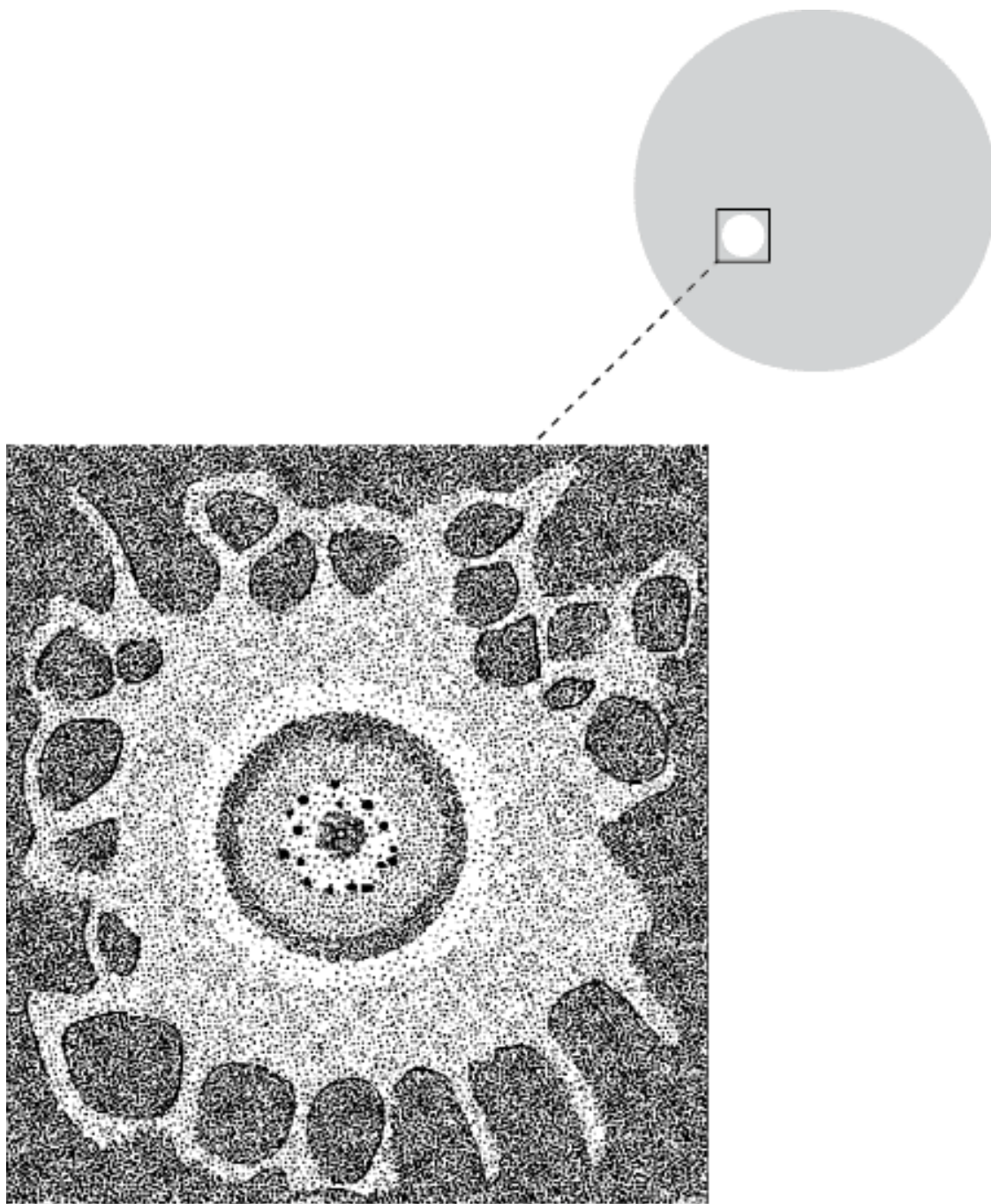


Рис. 13. Полиспермия у птиц. Зародышевый диск показан белым кружком на желтке (*вверху*). Ниже – зародышевый диск оплодотворенного яйца с женским пронуклеусом, содержащим генетический материал самки (*в центре*). Окружающие его темные пятна – несколько (в данном случае 16) дополнительных сперматозоидов, которые необходимы для успешного

развития эмбриона после слияния единственного сперматозоида с женским пронуклеусом. Из кн.: *Romanoff, Romanoff*, 1949

Тогда мы не знали, смогли бы развиваться яйца, если бы мы не продолжили наблюдение за ними. Надо было повторить опыты и проследить за яйцами в условиях их контролируемой инкубации. Но ни одно из оплодотворенных яиц не стало развиваться нормально: в каждом случае эмбрион погибал всего лишь через несколько часов после оплодотворения.

Это показало, что у птиц полиспермия, приводящая к присутствию дополнительных сперматозоидов в зародышевом диске – жизненно важный компонент процесса «зарождения» (этот термин Уильям Гарвей и другие исследователи использовали для обозначения одновременно и оплодотворения, и начальной стадии развития). Следует сказать, что у птиц роль дополнительных сперматозоидов до конца не выяснена. А если говорить о лягушках и тритонах, то считается, что их дополнительные сперматозоиды выделяют какие-то вещества, которые дают импульс развитию эмбриона. Почему это необходимо, пока неясно, но похоже, что это справедливо и в отношении птиц.

Через считанные минуты после оплодотворения яйцеклетка начинает свое двадцатичетырехчасовое странствие вниз по яйцеводу, где, как мы уже видели, завершается удивительный процесс образования яйца. Мы проследили за перипетиями этого путешествия, последовательно наблюдая каждый этап создания яйца, которое я называю «самой совершенной вещью» на свете. И вот теперь мы стоим в темной внутренности матки, где законченное и покрытое скорлупой яйцо томится в ожидании, подобно актеру за кулисами, и готово появиться на сцене жизни.

8

Колоссальная любовь. Кладка, насиживание и появление птенца

Малейшей трещины в скорлупе достаточно, чтобы уничтожить прочность неповрежденного яйца; птенец отбрасывает подсохшие, более не нужные остатки аллантоиса и амниона и делает шаг в мир.
Альфред Ньютон (1896)

В книге «Путешествия Гулливера»⁶² Джонатан Свифт описывает конфликт между разными политическими партиями в королевстве Лилипутия по поводу того, с какого конца следует разбивать вареное яйцо. По традиции лилипуты всегда разбивали яйцо с тупого конца, но после того, как император порезался скорлупой, разбив его таким образом, он издал указ, что яйцо следует непременно разбивать с острого конца. Это было принято далеко не всеми, и смуты в отношении того, как правильно вести себя в данной ситуации, привели не менее чем к шести восстаниям. Так Свифт иносказательно высмеивает не прекращавшийся в XVIII в. конфликт между католиками (тупоконечниками) и протестантами (остроконечниками), которые спорили о том, действительно ли тело Христово присутствует в хлебах для причастия или только символически^[277].

Похожий спор завязался в свое время по вопросу о том, каким концом вперед ориентировано яйцо при выходе из клоаки птицы – тупым или острым? Не обошлось без инакомыслящих, но многие думали, что первым появляется тупой конец, о чем писал еще Аристотель. Это привело, в свою очередь, к неверному представлению о том, как именно яйцо движется по яйцеводу. Некоторые старые авторы, в том числе Фридрих Христиан Гюнтер, написавший одну из первых книг о яйцах птиц в 1770-е гг., полагали, что, если следовать замечанию Аристотеля, яйцо должно двигаться вниз по яйцеводу тупым концом вперед. Гюнтер предположил, что его проталкивают вперед, словно пищевой комок, проходящий по кишечнику, перистальтические усилия кольцевых мышц яйцевода: принимая яйцо, они расслаблены, а затем сокращаются, посылая его дальше. Считалось, что находящийся позади острый конец, который представляет собой более длинную часть яйца, давал стенкам яйцевода большую площадь опоры для сжатия яйца.

Один из сторонников этой идеи, анатом XIX в. Генрих Мекель фон Гемсбах, был настолько уверен в ее справедливости, что назвал его проявлением «математической необходимости». Справедливости ради следует сказать, что идея обладает интуитивной привлекательностью, которая, вероятно, и объясняет, почему ее подхватил и увековечил великий шотландский биолог Д'Арси Вентворт Томпсон в книге «О росте и форме» (On Growth and Form; 1917). Интеллектуальный авторитет Томпсона был настолько весомым, что очень многие признали его правоту в этом вопросе, в том числе Дж. Артур Томсон, который повторил ошибку в «Биологии птиц», изданной в 1923 г.^[278]

Меня заинтриговало то, как некоторые идеи в биологии могут сохраняться столь долгое время в свете противоречащих им свидетельств. Как могли Д'Арси Томпсон, Дж. Артур Томсон и другие игнорировать свидетельство, откровенно противоречившее их мнению о том, что служит причиной перемещения яйца? Уже 1820-е гг. две монументальные личности в биоло-

⁶² Полное название произведения – «Путешествия в некоторые отдаленные страны мира в четырех частях: сочинение Лемюэля Гулливера, сначала хирурга, а затем капитана нескольких кораблей». – Прим. ред.

гии, чех Ян Пуркинѣ и немец Карл Эрнст фон Бэр⁶³, пришли к выводу, что яйцо курицы, хотя и появляется обычно тупым концом вперед, спускается по яйцеводу, напротив, *острым* концом вперед. Другие соглашались, указывая, что то же самое происходит у голубей, ястребов и канареек. Но почему же тогда Томпсон и Томсон упорно настаивали на противоположной точке зрения? Не верили своим знаменитым предшественникам? Возможно, они просто не читали по-немецки (за что их можно простить). Одна работа, которая наверняка должна была убедить их, – статья Генриха Викмана^[279].

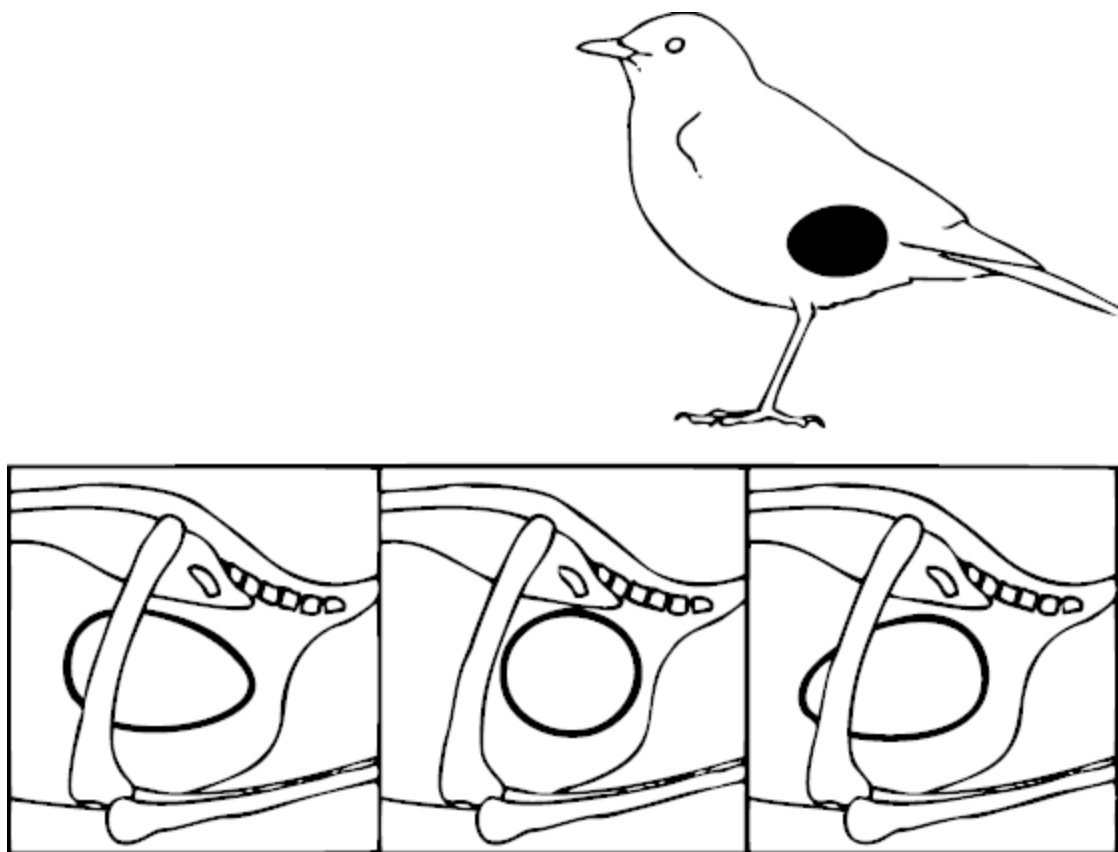


Рис. 14. Каким концом вперед? Пока яйцо путешествует в сторону скорлуповой железы, оно движется острым концом вперед (*слева*), но перед тем, как быть отложенным, разворачивается на 180° (*в центре*) и выходит из клоаки тупым концом вперед (*справа*). Изображения по рентгеновским снимкам. Показаны фрагменты скелета – кобчик и предплюсневой сустав задней конечности. Из кн.: *Bradfield, 1951*

Используя восемь кур, настолько ручных, что они не отказывались нести яйца прямо на столе Викмана, он зафиксировал события непосредственно перед кладкой и во время нее, контролируя время по часам. Ему удалось даже воспользоваться карандашом, ухитрившись пометить им через отверстие клоаки ту часть яйца, которая должна была появиться первой. (Могу представить себе, как жена Викмана внезапно заходит в его кабинет с чашкой кофе и видит супруга, ковыряющего карандашом в зад у курицы: «Ты что делаешь, дорогой?..»)

Эти наблюдения позволили ученому установить, что примерно за час до откладывания яйца оно ориентировано острым концом к задней части тела птицы, но при этом все яйца

⁶³ Видный деятель русской науки, в историю которой вошел как Карл Максимович Бэр (1792–1876). Один из основоположников эмбриологии и сравнительной анатомии, академик Петербургской академии наук, президент Русского энтомологического общества, принимал участие в основании Русского географического общества. – *Прим. науч. ред.*

вышли из клоаки тупым концом вперед. Викман заключил, что яйцо должно развернуться совсем незадолго перед откладкой^[280].

Когда я впервые услышал о том, что яйца разворачиваются подобным образом, то думал, что они при этом «кувыркаются» по вертикали, но в действительности они поворачивались на 180° в горизонтальной плоскости. Это установил в 1940-х гг. Джон Брэдфилд, который, если вы помните главу 3, использовал рентгеновские лучи для наблюдения за яйцами кур на последней стадии их путешествия по яйцеводу. Квочки сидели прямо перед экраном для рентгеновских лучей с полудня, и в результате удалось получить последовательность изображений того, что происходило с яйцом как раз с того момента, когда оно, покрытое еще только подскорлуповой пленкой, вошло в скорлуповую железу. Снимки делались до девяти часов вечера с определенными интервалами, а затем работа возобновилась с восьми часов утра следующего дня. Если бы Брэдфилд был моим аспирантом, я предложил бы ему хотя бы раз задержаться в лаборатории на всю ночь, однако, как выяснилось, этот перерыв в съемке мог и не привести к потере важных данных. Сам он писал: «Этап секреции скорлупы, который протекает в ночное время, неизбежно пропущен. Но, если отслеживать яйцо, появившееся в ходе овуляции рано утром, то спустя несколько часов удастся наблюдать и первую половину процесса формирования скорлупы (которая оказалась самой интересной)»^[281].

Изучив рентгеновские снимки, Брэдфилд увидел нечто замечательное. Примерно за час до откладки скорлуповая железа с находящимся в ней яйцом, скорлупа которого полностью сформировалась, опустилась на несколько сантиметров из тазового пояса, и в течение всего лишь одной или двух минут, пока курица стояла прямо, яйцо развернулось горизонтально на 180°. Опускание скорлуповой железы оказывается возможным, потому что таз птицы имеет, по словам Брэдфилда, форму перевернутой лодки – в отличие от таза млекопитающих, образующего костный круг, сквозь который должна пройти голова плода при рождении. Такое строение птичьего таза позволяет осуществить опускание скорлуповой железы и разворот яйца, а также облегчает откладку больших яиц с твердой скорлупой.

У каждой из кур, находившихся под наблюдением Брэдфилда, характер процесса был одним и тем же: яйцо входит в скорлуповую железу острым концом вперед, разворачивается и откладывается тупым концом вперед. Почему необходим разворот, пока неясно, особенно если речь идет о яйцах вроде тех, что откладывают домашняя курица и большинство воробьинообразных, которые фактически не так уж сильно отличаются друг от друга. Тот факт, что это происходит одинаково у разных видов, означает, что способ выхода яйца наружу может и не быть столь уж важен. Очень жаль, что те, кому довелось наблюдать редкие случаи откладки куриных яиц острым концом вперед, не сообщали, отличались ли эти яйца по форме от отложенных тупым концом вперед. Возможно, большинство яиц получают преимущество (по какой-то неизвестной причине), если проделывают бо́льшую часть пути вниз по яйцеводу острым концом вперед. Согласно отчетам Викмана, после разворота яйца, еще находящегося в пределах скорлуповой железы, происходит нечто необыкновенное: «Яйцо не просто выдавливается через влагалище, как при рождении детеныша млекопитающего; скорлуповая железа выворачивается наружу, и яйцо откладывается, не коснувшись стенок клоаки». При анализе своих рентгеновских снимков Брэдфилд пришел к такому же заключению. Однако чуть позднее Аллен Сайкс, специалист по биологии домашней птицы, с подозрением отнесся к заключению Брэдфилда: «Единственное свидетельство, которое у нас есть в пользу теории Викмана, проистекает от Брэдфилда, который утверждал, будто видел на своих рентгеновских снимках, что скорлуповая железа выворачивается наружу во время яйцекладки». Собственное исследование Сайкса не дало никаких свидетельств такого эффекта. Напротив, он наблюдал нескольких кур, у которых яйцо лежало в клоаке, что было бы невозможно, если бы Викман и Брэдфилд были правы. Сайкс полагает, что яйцо выталкивается в вагину – почти как человеческий плод на второй стадии родов – за счет сокращения брюшной мускулатуры. Как только яйцо

достигает отверстия клоаки, курица тужится, почти так же как женщина во время родов, после чего яйцо беспрепятственно падает в гнездо^[282].

У некоторых видов птиц «роды» могут длиться несколько часов или всего лишь несколько секунд, как это свойственно гнездовым паразитам вроде обыкновенной кукушки (см. ниже).

Особенность кайр состоит в том, что яйцо у них всегда появляется острым концом вперед, так что их можно назвать «остроконечниками». Самка принимает сильно выпрямленную позу, ее ноги выпрямлены почти вертикально (вместо обычного горизонтального положения); шея втянута в плечи, а крылья слегка отставлены от туловища. Она может оставаться в этой позе в течение десяти или более минут, прежде чем яйцо появится из клоаки. В этот момент его острый конец часто лежит на подложке, пока оно почти целиком еще остается в клоаке. Брюшко сокращается все сильнее, самка выпрямляется до предела, вставая на самые кончики пальцев, чтобы освободить место для выпадающего яйца. Затем она плюхается вперед, хватая клювом яйцо и расправляет крылья, чтобы обеспечить ему дополнительную защиту от скатывания вниз. Несколько мгновений самка концентрирует взгляд на яйце, возможно чтобы запомнить, как оно выглядит (или, если она уже размножалась до этого, чтобы напомнить себе, на что оно похоже). Затем она подкатывает яйцо под себя острым концом назад и приступает к длительному процессу насиживания^[283].

Мы не знаем, разворачивается ли яйцо кайры непосредственно перед его откладыванием, как это свойственно другим птицам. Судя по размеру яйца, это кажется маловероятным. Если у кайры, как у других видов птиц, яйцо проходит по яйцеводу острым концом вперед и откладывается подобным же образом, в этом вращении нет никакого смысла. Пока я писал эти строки, у меня об этом зашел разговор с коллегой Майком Харрисом, который изучал кайр на острове Мей в Шотландии почти так же долго, как я сам. Он рассказал мне, что однажды вскрывал самку кайры, только что убитую хищником. Яйцо находилось в скорлуповой железе и было направлено острым концом в сторону клоаки^[284].

Как и кайры, самки домашних уток и гусей, буревестников и альбатросов откладывают яйца гораздо более округлые, яйца симметричной формы, выталкивая их «острым» концом вперед^[285]. А как обстоит дело у тех видов, у которых яйца явно остроконечные, как, например, ржанкообразные, императорский и королевский пингвины? Кажется удивительным, что у первых яйца выходят из клоаки острым концом вперед, а названных двух видов пингвинов, наоборот, – тупым. Это наталкивает на мысль, что первый способ откладки может быть биологически значимым для кайр, что мы увидим в заключительной главе^[286].

Многие мелкие птицы откладывают яйца утром, вскоре после восхода солнца. Возможно, первым, кто обратил на это внимание еще в начале 1700-х гг., был инициатор селекции канареек Жозеф-Шарль Эрвье де Шантелу^[287]. Ручные птицы, содержащиеся в неволе, представляли превосходную возможность увидеть, когда именно происходила откладка яиц. Мы не знаем, когда тот же вопрос заинтересовал исследователей диких птиц. Но в любом случае первым полевым орнитологом, который заметил эту закономерность у певчих птиц, был Александр Вильсон – шотландец, который в 1790-е гг. покинул родину, отправился в Северную Америку и в итоге выпустил самый полный труд о птицах этой страны – «Американскую орнитологию» (American Ornithology). Для мелких птиц, яйцо которых относительно крупное, кладка на рассвете – достаточно хороший способ избежать необходимости носить полностью сформированное яйцо в скорлуповой железе с риском утратить его тем или иным способом. Подробное исследование североамериканской желтой древесницы в 1990-е гг. показало, что в период яйцекладки самки ночуют вне гнезда, затем прилетают в него ровно через десять минут после восхода солнца и в течение двух минут откладывают яйцо. Возможно, такой жесткий график отражает тот факт, что самка достаточно мало контролирует место кладки^[288].

Обыкновенная кукушка представляет собой другой пример: самки неизменно откладывают яйца в полуденные часы. Это было обнаружено в 1920-е гг. орнитологом-любителем и коллекционером яиц Эдгаром Чансом, который отчаянно пытался застигнуть самку этого вида во время откладки ею яйца. В те годы еще шли споры о том, как кукушка помещает его в гнездо хозяина. Некоторые клялись, что она откладывает яйцо на земле, а затем несет его в клюве к гнезду. Другие считали, что кукушка садится в гнездо и при откладывании яйца ведет себя так же, как все прочие птицы. Чансу потребовалось время, чтобы понять, как это происходит, но в конце концов он увидел и даже снял на киноленту кукушек в процессе откладки яйца, подтвердив тем самым, что они в том отношении не отличаются от большинства других птиц, хотя и справлялись несколько быстрее^[289].

Впоследствии Ник Дейвис из Кембриджского университета объяснил, почему самка выбирает для этого полуденное время. По его мнению, кукушка меньше рискует быть обнаруженной хозяевами гнезда, поскольку самка, отложив собственное яйцо рано утром, после этого обычно улетает кормиться. А если так, то она с меньшей вероятностью выбросит чужое яйцо, вернувшись на гнездо. Поскольку яйцо кукушки непропорционально мелкое сравнительно с размерами самой самки, она может без особого труда носить его в себе на протяжении суток, поджидая удачного момента^[290].

У более крупных птиц вроде уток, дневных хищников и морских птиц, в том числе кайр, откладка яйца может иметь место в любое время дня. Однако такие морские птицы, как тайфунники и буревестники, которые во время пребывания в гнездовой колонии ведут ночной образ жизни, откладывают яйца ночью. Для этих птиц, у которых яйцо не особенно велико по сравнению с размерами самки, вынашивание яйца перед его откладкой, не важно – днем либо ночью, не может причинять слишком больших неудобств. Однако у кайры яйцо весьма крупное: оно составляет 12 % веса тела самки. Оно весьма уязвимо для повреждений из-за суеты в колонии кайр. Самцы кайр обладают качеством, которое можно назвать «порочной склонностью к спариванию», особенно с самками других самцов^[291]. Для самцов выгоды от успешного оплодотворения чужой самки вполне очевидны, тогда как для самок спаривание с чужаком пользы не приносит, и они, разумеется, обычно стараются избегать адюльтера, хотя им это не всегда удается. В период, непосредственно предшествующий откладке яиц самками, колония заполнена главным образом самцами – похотливыми самцами, и любая прилетающая самка с большой вероятностью может подвергнуться насилию. Если ее партнер оказывается неподалеку, он помогает ей избежать его, но иной раз ей приходится с трудом выбираться из-под нескольких самцов, еще и конфликтующих при этом друг с другом. Вероятно, по этой причине в течение нескольких дней непосредственно перед откладкой яиц самки держатся вдали от колонии и возвращаются туда лишь тогда, когда яйцо уже просится наружу^[292].



Когда я как-то рассказал другу, что пишу книгу о яйцах, он посоветовал упомянуть в ней эпизод из романа Томаса Гарди «Джуд Незаметный». Там молодая Арабелла греет на груди под одеждой небесно-голубое яйцо певчего дрозда. Я читал эту книгу много лет назад и совершенно не помнил, что в ней сказано на этот счет. Заглянув в нее снова, я был разочарован, обнаружив, что, вопреки подсказке приятеля, речь там идет о яйце не певчего дрозда, а курицы, хотя и редкой породы кохинхинка. Девушка держала его не на теле, а в свином пузыре, да еще и с небольшим количеством овечьей шерсти для лучшего предохранения «сокровища». Так,

родившийся в моем воображении красочный образ распался, как пропадает звук виниловой пластинки при отключении электричества.

Это место из романа Гарди позволяет предположить, что, подобно многим другим необычным подробностям в его книгах, сказанное основывалось на чем-то таком, о чем писатель узнал из газет. Полагая, что кто-то действительно пытался «высидеть» таким образом яйцо кохинки, люди, возможно, имели в виду сообщение Плиния о Ливии, жене Тиберия Клавдия Нерона во время ее беременности. На ее вопрос гадалке о том, какого пола будет ее ребенок, та ответила, что, если бы женщина вывела цыпленка у себя на груди, его пол был бы таким же, каким он будет у ребенка^[293].

Были и другие люди, явно вдохновленные достижением той же Ливии. Рене-Антуан Реомюр в книге «Искусство выведения и выращивания всех видов домашней птицы» (*The Art of Hatching and Bringing up Domestic Fowls of all Kinds*), вышедшей в 1772 г., рассказывает, как женщина согревала у себя на груди пять яиц щегла, четыре из которых проклюнулись через десять дней, а пятое испортилось, и вывести из него птенца не удалось^[294].

Известен, по меньшей мере, один случай, когда человек «высидел» птичьи яйца: «птицелов из Аляскатраса» Роберт Страуд, которого в 1909 г. приговорили к пожизненному заключению за убийство, за время пребывания в тюрьме вывел птенцов домового воробья и канарейки, держа их под мышкой внутри защитной чаши из лейкопластыря^[295].

Мысль о том, что люди могут инкубировать птичьи яйца, получила отражение в телевизионном документальном фильме «Любовь в своем роде» (*Love of a Kind*) лорда Сноудона, мужа принцессы Маргарет. Картина вышла в свет в 1969 г. и была посвящена любви людей к домашним питомцам. В ней показан цыпленок, вылупляющийся из яйца на груди шестидесятилетней женщины. Но, как и слишком многое на телевидении, сцену подстроили. Сноудон получил куриное яйцо на стадии проклева и поместил его в нужное место для съемки. Кто-то из зрителей написал на телевидение, утверждая, что показанное в программе Сноудона – полная чепуха, поскольку женское тело не может дать достаточного тепла для успешной инкубации куриного яйца. В ответ телевизионная компания проконсультировалась с экспертом по домашней птице, который подтвердил, что температура человеческого тела на самом деле прекрасно подходит для инкубации птичьих яиц. И хотя средняя температура тела у многих птиц около 40 °С, то есть выше, чем 36,5 °С у людей, нормальная температура инкубации составляет около 36–38 °С, поскольку яйцо высиживается вне тела птицы.

Книга Реомюра подводила итоги попыткам выработать способ искусственной инкубации куриных яиц. Древние египтяне и китайцы сумели сделать это и тем самым смогли увеличить производство куриного мяса. В XVIII в. французам очень хотелось добиться того же, и это стало в каком-то смысле началом промышленного птицеводства. С начала 1900-х гг. предпринимались многочисленные попытки создания эффективных искусственных инкубаторов. Один из них, сконструированный в 1850-х гг. Уильямом Джеймсом Кантелло, фермером из Чизика, получил известность отчасти из-за своей очевидной эффективности, а отчасти из-за того, что рекламировал и демонстрировал свой инкубатор на ярмарках: при этом яйца попадали внутрь сверху, а снизу появлялись цыплята. Но оставалось неясным, насколько эффективно он работал, поскольку для успешной искусственной инкубации нужно поддерживать постоянную температуру. Это могли обеспечить лишь термостаты, но их для этого не использовали до 1870-х гг. Так что Кантелло, вероятнее всего, был цирковым трюкачом.

По мере распространения на рубеже 1800-х и 1900-х гг. промышленного и частного птицеводства появлялись все более крупные промышленные инкубаторы лучших конструкций. В наши дни некоторые вмещают более миллиона яиц. Сегодня существует огромное количество информации о том, как лучше всего высиживать куриные яйца. Разумеется, благодаря естественному отбору наилучшим образом это делают дикие птицы. А промышленное птице-

водство должно было начинать почти на пустом месте без знания о том, какими должны быть температура, влажность и вращение яиц для их равномерного обогрева^[296].

Вопрос о выборе температуры оказался самым простым: как мы только что видели, оптимум для большинства видов птиц лежит в диапазоне от 36 до 38 °С. В естественных условиях тепло поступает к яйцам от наседного пятна (или нескольких) птицы-наседки. Иногда это только самка, иногда только самец, а во многих случаях особи обоих полов. Наседное пятно – участок кожи, на котором перья выпадают непосредственно перед откладкой яйца; он снабжен множеством температурных сенсоров и кровеносных сосудов, позволяющих птице регулировать температуру яиц^[297]. Гнездо часто играет важную роль для хода инкубации, и конструкция гнезда эволюционировала в соответствии с окружающими температурами: в более прохладных местностях теплоизоляция гнезд будет лучше.

Один из самых ярких и не вполне обычных примеров идеального гнезда – колыбель для гнезд и птенцов желтоголового короля, сплетенная из лишайников и мха и наполненная перьями, что обеспечивает превосходную теплоизоляцию. Убежище должно быть именно таким, потому что желтоголовый король – крошечное существо весом всего лишь пять граммов – все равно что чайная ложка сахара, и чрезвычайно подверженное потерям тепла. Самка насиживает в одиночку, и она должна каким-то образом обогревать кладку из десяти (относительно крупных) яиц даже при том, что ее размеры позволяют ей быть в полном контакте лишь с двумя или тремя из них одновременно. В данном случае надежно теплоизолированного гнезда недостаточно. Тайну стратегии насиживания у желтоголового короля раскрыла немецкая специалистка по этологии Эллен Талер. Наблюдая за этими птицами в неволе с близкого расстояния, она заметила, что когда самка короля покидала на время кладку, ее ноги выглядели ярко-красными, а не коричневато-желтого цвета, как, скажем, во время поисков пищи и в тот момент, когда она возвращалась на гнездо примерно через десять минут. Эллен предположила, что покраснение ног указывает на усиление притока крови к ним и соответственно на повышение их температуры. Она использовала термометр весьма высокой точности, сконструированный ее коллегой для совершенно иных целей (для измерения температуры тела у летящей саранчи), и измерила с его помощью температуру ног у насиживающего короля. К ее изумлению, у самки, находящейся внутри гнезда, температура ног составляла 41 °С, но через десять минут после того, как она оставляла кладку, значение показаний прибора падало до 36 °С. Стало понятно, что у насиживающей самки усиленный ток крови проходит через ноги, что дает дополнительное тепло всей кладке яиц. Ноги и пальцы использовались, таким образом, как кипятильник в емкости для воды, поддерживая постоянную температуру яиц на уровне 39 °С. И что еще замечательнее, в ходе насиживания самка короля осторожно перебирает ногами, одновременно поворачивая яйца и регулируя распределение тепла между ними. Талер предполагала, что так и должно было быть, и, поместив внутрь гнезда крошечный микрофон, она смогла услышать постоянное постукивание яиц друг о друга, когда самка передвигала их лапами. Лишь у немногих других птиц лапы играют столь важную роль в высиживании яиц, но у большинства видов ноги и лапы устроены так, чтобы *избегать* потерь тепла^[298].

Пример другой крайности – кайра, насиживающая свое яйцо на голом скальном выступе совсем без гнезда, которое могло бы предоставить теплоизоляцию. В арктических областях, как я убедился лично, обычным делом для кайр бывает высиживание яйца, лежащего на льду. Да, у них есть наседное пятно, но в контакте с ним находится лишь часть яйца; другая сторона яйца покоится прямо на льду или на скальном карнизе – даже не на лапах птицы, как это бывает у некоторых других видов⁶⁴. Как они успешно согревают яйца в таких условиях – неизвестно.

Натуралистам прошлого процесс насиживания не казался чем-то тривиальным. Сегодня он не вызывает у нас особого удивления. Но комментарии Уиллоби и Рэя от 1678 г. застав-

⁶⁴ Например, у пингвинов. – Прим. науч. ред.

ляют задуматься о том, какое это замечательное дело: «С каким усердием и терпением птицы должны сидеть на своих гнездах ночью и днем в течение долгого времени!.. С какой храбростью и великодушием даже самые трусливые птицы защищают свои яйца!.. Любовь птиц к бесчувственному и кажущемуся безжизненным яйцу поистине изумительна»^[299].

Вопреки полученным нами в детстве предупреждениям о том, что, спугнув насиживающую птицу с гнезда, мы остудим и убьем ее яйца, эмбрионы замечательно жизнестойчивы. Яйца большинства видов способны выдерживать значительное охлаждение, что весьма существенно, если насиживающая птица должна по какой-то причине покинуть яйца. Птицеводческая промышленность придерживается мнения, что свежие оплодотворенные куриные яйца могут лежать с неделю при комнатной температуре без всякого ущерба для будущих цыплят. Не стоит этому удивляться, потому что предок домашней курицы, банкивская джунглевая курица, в типичном случае делает кладку из восьми-десяти яиц, которые она откладывает через день и не начинает насиживать, пока не отложила последнее яйцо, поэтому ее яйца должны оставаться жизнеспособными в течение как минимум восьми-десяти дней без инкубации. Однако, как мы видели в главе 6, возможности недавно отложенных яиц сохранять жизнеспособность зависят от условий окружающей среды.

Согласно традиционным убеждениям, яйца с развивающимися эмбрионами гораздо уязвимее к охлаждению, чем свежие и не начавшие еще развиваться, но это варьируется у разных групп птиц. Эмбрионы многих морских птиц, которые кормятся на огромных расстояниях от гнезда, похоже, приобрели в процессе эволюции замечательную устойчивость к охлаждению. Серые вилохвостые качурки, гнездящиеся на Аляске, обычно оставляют яйца без присмотра на несколько дней, и описан случай, когда птенец вывелся из яйца, не обогревавшегося целых семь дней. В результате продолжительность периода насиживания у этого вида варьирует в диапазоне между тридцатью семью и шестьюдесятью восемью днями – исключительная приспособляемость^[300]. Кайры насиживают весьма усердно и оставляют яйцо лишь в чрезвычайных ситуациях – при приближении хищника или при опасном сокращении запасов пищи. Тем не менее однажды я видел яйцо кайры, оставленное на четыре дня, из которого птенец вывелся после того, как насиживание возобновилось.

Чему яйца противостоят гораздо менее успешно – это температуры значительно более высокие, чем температура тела птицы-наседки, около 40 °С. Яйца, которые инкубировали при температуре выше 40 °С, проклевываются редко. Возможно, именно поэтому птицы высиживают яйца вне тела, где температуре ниже, а не возвращают эмбрионов внутри: при 40 °С скорость развития просто могла бы оказаться слишком высокой и повредить здоровью эмбриона^[301]. Немногие виды птиц высиживают птенцов в экстремально жарких местностях. В пустыне Калахари двухполосый бегунок насиживает яйца только ночью, когда прохладно, а в течение дня, когда температура воздуха варьирует от 30 до 36 °С, птица просто стоит над ними, чтобы защитить от солнечных лучей. Когда жара становится еще сильнее, птица, как ни парадоксально, садится на яйца, чтобы *предотвратить* их перегрев. Другой вид бегунков, египетский бегунок, или крокодилов сторож (который, к слову, лишь иногда залетает в Египет и не сторожит крокодилов), гнездится на открытых песчаных косах рек, полностью открытых тропическому солнцу. В 1850-е гг. немецкий орнитолог Альфред Брем сделал замечательное открытие, обнаружив, что эти птицы закапывают свои яйца в песок. Это заставило некоторых орнитологов предполагать, что здесь имеет место нечто подобное повадкам сорных кур. Других интересовал вопрос, было ли закапывание яиц способом их сохранения в относительной прохладе, с учетом того, что в середине дня *поверхность* песка могла нагреваться до 45 °С. С этой идеей согласуется поведение взрослых особей, которые регулярно подбегают к воде, опускают в нее брюшко и возвращаются к гнезду, чтобы дать воде капать поверх их закопанных яиц. Затем в 1970-е гг. детальные наблюдения американского орнитолога Томаса Хауэлла за египетскими бегунками позволили сделать следующий вывод: «Сбалансированное сочетание

тепла тела, солнечного и сохраненного песком, поддерживает температуру инкубации в приемлемых пределах». Закапывание в песок (и смачивание) помогает защищать яйца от перегрева, а также скрывает их от хищников⁶⁵ и позволяет этим птицам населять столь экстремальные места^[302].

Если говорить о промышленном птицеводстве, то куриные яйца искусственно инкубируются при влажности около 50 %, оптимальной для успешного вывода цыплят. Влажность следует регулировать, потому что она влияет на скорость потери влаги яйцом; слишком высокая или слишком низкая влажность может убить зародыш. Диким птицам, способным регулировать температуру средствами поведения и физиологическими механизмами, это делать затруднительно. Поэтому степень влажности контролируется пассивно – путем выбора места для гнезда. Соответственно протекает эволюция яичной скорлупы, которая благодаря физиологической гибкости организма самки позволяет ей формировать эту оболочку так, чтобы та соответствовала условиям гнездования в тех или иных местах или высоте над уровнем моря (глава 2). Только те птицы, которые гнездятся в узких полостях, вынуждены активно проветривать их, чтобы гарантировать соответствующий уровень влажности и содержания кислорода. Насиживающие дятлы и шурки по несколько раз за ночь снуют взад-вперед по проходу к гнезду, чтобы усилить ток воздуха от входа к яйцам^[303].

Песня «Turn! Turn! Turn!»⁶⁶ была хитом группы Byrds в 1965 г. Если бы птицы смогли ее понять, она стала бы весьма подходящим советом любым наседкам, потому что поворачивание яиц имеет существенное значение для успешного вывода птенцов. Реомюр в монографии по инкубации яиц, вышедшей в XVIII в., разумно полагал, что поворачивание яиц гарантирует соответствующий обогрев всех яиц в кладке. В 1950-е гг. выяснилось, что это не единственная функция такого рода действий наседки. Оказалось, что в промышленных инкубаторах, которые создавали исключительно равномерно прогретую среду, яйца домашней птицы все равно не могли давать птенцов, если их не поворачивать. Уже в 1890-е гг. предположили, что без поворачивания яйца эмбрион присыхал к подскорлуповой оболочке, что вызывало его гибель. В дальнейшем общепринятой стала именно эта идея, и были разработаны промышленные инкубаторы с приспособлениями для регулярного поворота яиц. Когда в 1980-е и 1990-е гг. проводились исследования физиологических последствий инкубации яиц в неподвижном положении, Чарлз Диминг, в настоящее время работающий в Университете Линкольна, обнаружил, что представление о присыхании эмбрионов к подскорлуповой оболочке было ошибочным. Мертвые эмбрионы присыхали к подскорлуповым оболочкам, но прилипание не было причиной смерти. Скорее всего, эмбрионы погибли, потому что не смогли должным образом использовать белок яйца. Поворачивание яиц крайне важно в течение нескольких дней в самом начале инкубации, поскольку способствует развитию сети внешних кровеносных сосудов эмбриона, усиливающей проникновение питательных веществ и воды внутрь яйца, и гарантирует, что эмбрион займет оптимальное положение относительно желтка и белка. Все это позволяет ему в полной мере использовать белок в ходе развития^[304].

Когда эмбрион заканчивает развитие, распределение его веса внутри яйца становится неравномерным, поэтому лежащее в гнезде яйцо приобретает четко выраженные нижнюю (более тяжелую) и верхнюю стороны. Поведение птиц-родителей, отвечающее за вращение яиц, теперь служит не для поворота яиц, но для сохранения их ориентации. Поэтому, когда птенец впервые пробивается через скорлупу, он делает это с верхней стороны, над которой он не встретит каких-либо дополнительных преград для выхода из яйца^[305].

Существует несколько видов птиц, которые не могут поворачивать яйца. Среди них пальмовый стриж, который приклеивает два яйца слюной к забавному маленькому гнезду, также

⁶⁵ Якобы взрослые с той же целью присыпают птенцов песком, что кажется весьма маловероятным. – *Прим. науч. ред.*

⁶⁶ Turn (*англ.*) – поворот. Byrds – искаженное birds («птицы»).

приклеенному к нижней стороне пальмового листа. Большеголовые куры вроде лейпоа и кустарниковой индейки, с которыми мы встречались раньше, не могут поворачивать свои яйца, потому что те зарыты в землю или в растительность. Киви не поворачивают свои огромные яйца просто потому, что в их гнездовой норе для этого не хватает места. Случай с пальмовым стрижем можно легко объяснить, поскольку раскачивание листьев пальмы на ветру, вероятно, обеспечивает достаточное движение для проветривания неподвижных яиц. Большеноги и киви ставят перед нами другую проблему: как им удастся вывести потомство из яиц, не поворачивая их? Чарльз Диминг дал ответ на этот вопрос. Зная, что поворачивание яйца облегчает использование белка эмбрионом, он предсказал, что яйца с относительно большим количеством белка, отложенные птицами, молодняк у которых птенцового типа (выводится слепым и голым), больше нуждаются в поворачивании, чем яйца, из которых выходит молодняк выводкового типа (с открытыми глазами и способный бегать). Это объясняет, почему большеноги и киви, как и рептилии, у которых в яйцах относительно небольшое количество белка, могут оставлять яйца без присмотра и не поворачивать яйца. Яйца мелких певчих птиц с птенцами птенцового типа содержат примерно 80 % белка. У уток, птенцы которых выводкового типа, белок составляет примерно 60 % содержимого яйца; у сверхскороспелой лейпоа его содержание – 50 %, а у киви, чья степень выводковости максимальна, его всего лишь 30 %. Рептилии, в яйцах которых доля белка составляет примерно 45 %, попадают в этом ряду между последними двумя видами птиц^[306].

Еще до времен Аристотеля было известно, что куриному яйцу для инкубации требуется двадцать один день. Продолжительность инкубации большинства других птиц оставалась практически тайной до XX в. Лишь в начале 1900-х гг., когда Оскар Хейнрот и его жена Магдалена начали выводить яйца в инкубаторах и подкладывать их под канареек или гусей у себя на квартире в Берлине, были получены точные значения. На протяжении более чем двадцати восьми лет эта семья вырастила больше тысячи особей птиц трехсот различных видов. В то же время Оскар, работавший помощником директора Берлинского зоопарка, сделал множество новых открытий в области поведения птиц, которые в дальнейшем зачастую приписывались другим людям. К сожалению, Магдалена умерла всего лишь через две недели после завершения их огромного проекта и до публикации его результатов. Когда их монументальный четырехтомный труд «Птицы Центральной Европы» (*Die Vögel Mitteleuropas*) наконец вышел в свет, это событие было омрачено началом Второй мировой войны.

Самый короткий известный период инкубации, т. е. время, которое должно пройти от момента откладки оплодотворенного яйца до появления птенца, составляет всего десять дней у некоторых мелких певчих птиц. Самый длительный срок насиживания – около восьмидесяти дней у королевского альбатроса и киви. В самом широком смысле, чем больше яйцо, тем больше нужно времени, чтобы вывелся птенец. Однако это соотношение не всегда точно соблюдается, так что у видов с яйцами сходного размера время, необходимое для их насиживания, может существенно различаться. Как выяснили Оскар и Магдалена Хейнрот, яйцо белоголового сипа весит 250 г, и, чтобы из него выклюнулся птенец птенцового типа, требуется сорок девять дней, тогда как из яйца страуса весом 1500 г страусенок выводкового типа выходит лишь через тридцать девять дней^[307].

Продолжительность периода насиживания у птиц определяется сочетанием факторов их эволюционной истории и экологии. Например, для всех представителей отряда птиц, известного как альбатросообразные – буревестники, тайфунники и альбатросы, характерен сравнительно длительный период насиживания: это следствие их эволюционной истории. Поскольку это морские птицы, их отпрыски растут очень медленно (с учетом времени эмбрионального развития внутри яйца), потому что корм для них приходится добывать вдали от колонии: это экологический эффект. Птицы, гнездящиеся в дуплах, вроде настоящих синиц и гаичек, где их кладки находятся в относительной безопасности от хищников, проявляют тен-

денцию к удлинению периода насиживания; это опять экологический эффект. В целом, как выяснили в 1920-е гг. супруги Хейнрот, продолжительный период инкубации складывается из увеличенной длительности развития как эмбриона, так и птенца после вылупления, и оба процесса находятся под генетическим контролем сходного характера^[308].



Вылупление – кульминационный момент инкубации, точнее – одновременно и оплодотворения, и инкубации, и это третье из главнейших событий в жизни яйца. Как птенцу удастся вырваться наружу из давящих его со всех сторон стенок скорлупы? Наш мысленный образ того, как именно это происходит, исказили картинки, на которых попытки романтизировать происходящее часто выливаются в изображение куриного яйца, верхушка которого аккуратно приподнялась, чтобы явить нам теплое, желтое и пушистое цыпленка. Действительность на эту картинку не похожа. Все происходит не столь быстро и беспрепятственно, как нам иногда пытаются внушить.

Полностью развитый эмбрион лежит внутри яйца в таком положении, что голеностопные суставы упираются в острый конец скорлупы, а голова – в противоположный. Шея согнута так, что голова прижата к груди, а клюв торчит из-под правого крыла и направлен в бок оболочки яйца. Эта поза перед вылуплением выглядит типичной для всех птиц, кроме большеногов.

Перед тем как начать проклевываться из яйца, птенцу полагается предпринять следующее. Сначала избавиться от зависимости от кислорода, проникающего через поры в яичной скорлупе в сеть кровеносных сосудов, которая выстилает внутреннюю поверхность скорлупы. Только так он сможет дышать собственными легкими. Птенец делает первый вдох и наполняет их воздухом в тот момент, когда прокалывает клювом воздушную камеру под тупым полюсом яйца. Это ключевой момент, поскольку на этой стадии развития того количества кислорода, который просачивается сквозь поры в скорлупе, уже недостаточно для поддержания дыхательных функций. Вдох из воздушной камеры снабжает птенца кислородом и энергией, необходимой для того, чтобы он смог пробить яичную скорлупу.

Прежде чем ему потребуется сделать этот первый вдох, должно произойти отключение кровоснабжения через сеть кровеносных сосудов, выстилающих внутреннюю поверхность скорлупы, так чтобы вся эта кровь перешла в тело птенца. Кровеносные сосуды запрограммированы на то, чтобы быть перекрыты там, где они выходят из тела птенца. Это должно произойти как раз перед тем, как он начнет пробивать скорлупу.

Кроме того, к птенцу должно перейти все то, что осталось от желтка. Он высасывает эти остатки через стебелек, соединяющий желток с кишечником птенца. Таким образом, птенец получает так называемый желточный мешок, который даст ему запас пищи на первые несколько часов или дней после вылупления из яйца. По сути дела, все эти перемены в физиологии птенца напоминают многое из того, что происходит с плодом человека, когда у него на смену снабжению кислородом и питанию через плаценту приходят независимое дыхание легкими и возможность питания через рот. Если вдуматься, в обоих случаях перед нами поистине кардинальные перестройки организации жизнеобеспечения^[309].

Теперь птенец готов покинуть скорлупу, и он приступает к этому, упираясь клювом в ее внутреннюю поверхность. Здесь на помощь птенцу приходит крошечный выступ из особо твердого материала на кончике клюва. Это так называемый яйцевой зуб; его роль в раскалывании скорлупы была установлена орнитологом Уильямом Ярреллом в 1826 г. Наблюдая в одном из

первых инкубаторов за выходом из яиц утят и цыплят и удаляя фрагменты скорлупы, он смог разглядеть этот крошечный инструмент, позволяющий птенцу «собственными усилиями сломать стены своей тюрьмы»^[310]. Детеныши рептилий (в том числе как минимум одного из видов динозавров) также обладают яйцевым зубом, равно как и яйцекладущих млекопитающих – утконоса и ехидны: это ключ для выхода из темницы скорлупы. У птиц яйцевой зуб построен из кальция. Обычно он прикреплен к кончику верхней челюсти, но у некоторых видов куликов с очень длинными клювами (вроде шилоклювков, ходулочников и вальдшнепов) яйцевой зуб присутствует не только на надклювье, но и на конце подклювья. У большинства видов птиц он отпадает через несколько дней после вылупления, но у воробыинообразных (вроде выюрков и воробьев) он просто рассасывается в тканях клюва, а у тайфунников остается заметным до трех недель после выхода из яйца^[311].

Пробив скорлупу, птенец первый раз вдыхает атмосферный воздух вне скорлупы. Получив дополнительную живительную порцию кислорода, он продолжает разрушать скорлупу изнутри и одновременно начинает надавливать плечами и ногами на ее внутреннюю поверхность. Если мысленно проникнуть сверху через оболочку на тупом конце яйца, то вы бы увидели, что птенец начал поворачиваться против часовой стрелки. Затем яйцевой зуб прodelывает отверстие в скорлупе, и в этот момент можно услышать «попискивание». В работе Фабриция о развитии цыпленка (1621 г.) есть примечание, озаглавленное «Попискивание – признак того, что птенец хочет покинуть яйцо». В итоге усилия птенца приводят к тому, что верхушка скорлупы в самой широкой части яйца отпадает, и птенец оказывается на свободе. Это самый обычный способ вылупления. Но у некоторых видов птенец разбивает яйцо сбоку и появляется из отверстия неправильной формы. Это довольно обычный ход событий у птиц с удлинёнными клювами, таких как кулики^[312].

У большеногов все происходит иначе. Поскольку яйца развиваются погруженными в кучу нагретого грунта или гниющей растительности, им не требуется толстая скорлупа, которая выдерживала бы вес насиживающего родителя. А из-за того что каждое яйцо покоится в собственном инкубаторе, совершенно отсутствует риск его повреждения от ударов о другие яйца или от толчков ног или неудачного прикосновения клюва птиц-родителей. Тонкая скорлупа яиц большеногов облегчает газообмен, но при этом ее относительно легко взломать. У птенцов большеногов нет яйцевого зуба. Правда, он появляется в виде атавизма⁶⁷ на раннем этапе развития птенца – лишь для того, чтобы исчезнуть за ненадобностью ко времени его вылупления. Птенцы большеногов пробивают скорлупу, пинками лап пробивая себе выход из скорлупы. Птенец застрахован от риска повредить себя лапами во время вылупления тем, что его острые когти покрыты мягкими колпачками из вещества вроде желе, которые отпадают, как только он оказался на свободе. Еще одна особенность птенцов большеногов состоит в том, что они начинают дышать воздухом, как только пробили яичную скорлупу, потому что для выхода из инкубаторной кучи птенцу понадобится не менее двух дней. А это требует от него серьезных затрат энергии, для чего нужно хорошее снабжение организма кислородом. Когда-то считали, что у динозавров потомство вылуплялось из яиц примерно так же, как у большеногов. Но обнаружение яйцевого зуба на челюстях готовых к вылуплению эмбрионов одного из видов динозавров позволило предположить, что детеныши этих вымерших рептилий покидали яйцо подобно птенцам большинства современных видов птиц^[313].

У самых разных птиц, от сов до волнистых попугайчиков, родители иногда помогают отпрыскам выбраться из яйца, отламывая кусочки скорлупы в том месте, где она пробита клювом птенца. У других видов родители помогают, извлекая птенца из скорлупы, как только отвалится ее верхушка.

⁶⁷ Признак, заимствованный от далеких предков, которые насиживали яйца, а не закапывали их в грунт, нагреваемый солнечным лучами и теплом гниющей растительной массы. – *Прим. науч. ред.*

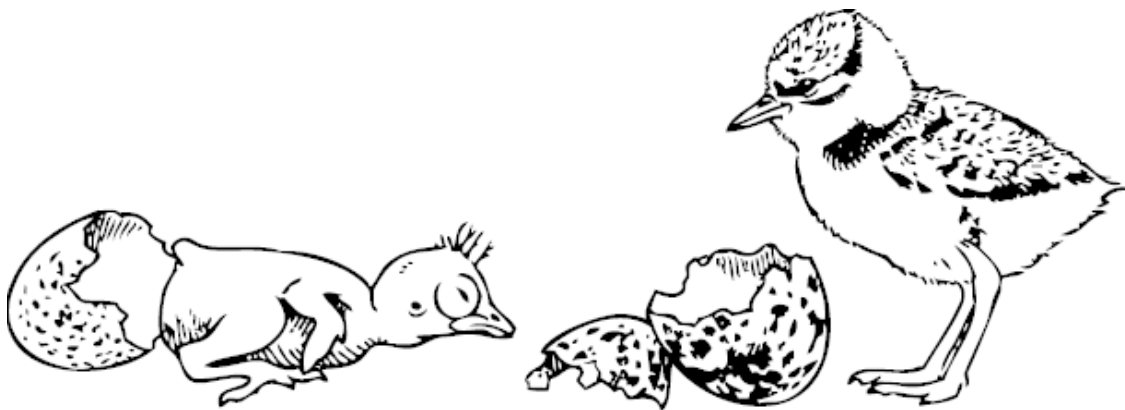


Рис. 15. Два крайних типа проклевывания птенцов у птиц. *Слева:* птенцовый, характерный для воробьинообразных (певчих), – птенец вылупляется слепым, почти голым и беспомощным. *Справа:* выводковый – птенец вылупляется с открытыми глазами, способен бегать и искать корм (птенец зуйка)

Среди тех птиц, птенцы которых откалывают верхушку яичной скорлупы, некоторые пробивают сначала четверть ее окружности, что оказывается достаточным для выхода наружу. Так вылупляются птенцы страуса. В отличие от них птенцы совы-сипухи, голубей и перепелов проклеывают скорлупу по всей окружности верхушки и отбрасывают ее целиком, прежде чем выбраться из заключения. Птенец виргинского перепела ведет себя так же, но проходит клевом, словно отбойным молотком, дважды по всей окружности^[314]. Исследователи гадали, почему у разных видов птиц способы выхода птенцов из яйца столь разнообразны. Одно предположение состояло в том, что причина в неодинаковой степени развития птенцов: у выводковых вроде кур они сильнее и более ловко выбираются из скорлупы, чем у птенцовых, таких как дрозд или малиновка. Но эта идея выглядела маловероятной, поскольку среди птенцов выводкового типа есть такие, которые, как мы видели, лишь слегка нарушают целостность скорлупы на ранней стадии вылупления (страусы), и те, которые сразу берутся за дело основательно (виргинский перепел). Гораздо вероятнее, что яйца, у которых подскорлуповая пленка эластичная, а скорлупа неподатливая, требуют большего усилия в попытках продырявить их, чем яйца с тонкими и хрупкими оболочками. Яйца первого типа характерны для перепелов, голубей и кайры, а второго – для уток и кур^[315].

Конечная, кульминационная стадия вылупления, когда птенец появляется из скорлупы, варьирует по времени от нескольких минут у мелких певчих птиц до суток и более. Цыпленок домашней курицы протыкает клювом воздушную камеру примерно за тридцать часов до вылупления, проделывает первое отверстие в скорлупе за двенадцать часов до выхода из яйца и начинает поворачиваться внутри своей темницы лишь за пятьдесят минут до появления на свет. У кайры сроки этих событий таковы: тридцать пять, двадцать два и пять часов. Одна из причин большей продолжительности этого процесса у кайры состоит в том, что птенцу следует пробиться через относительно толстые поскорлуповую оболочку (120 мкм) и скорлупу (500 мкм). Кроме того, дело еще и в том, что у кайры птенец и его родители должны научиться распознавать голоса друг друга *до того*, как тот вылупится. Следует помнить, что пары кайры гнездятся бок о бок друг с другом в условиях невероятной скученности и в отсутствии гнезд как таковых. Они способны распознавать собственное яйцо (см. главу 5), но им необходимо уметь опознавать своего птенца, и для закрепления его образа в памяти родителей им может потребоваться пара дней. Вскоре после того, как птенец кайры прорывает воздушную камеру, он начинает попискивать. В том, что родители слышат голос птенца, доносящийся из яйца, которое еще даже не наклюнуто, и кричат в ответ, есть какое-то волшебство. Крики каждой

особи имеют индивидуальные отличия от голосов всех прочих, и на этой основе возникает прочная акустическая связь между родителями и птенцом. Она гарантирует, что члены семьи смогут распознать друг друга уже в тот момент, когда птенец выберется из скорлупы. У близкородственных кайрам гагарок пары, которые гнездятся разреженно на обособленных участках вдали от других гагарок, такого быстрого распознавания не происходит, поскольку нет риска перепутать птенцов из различных семей^[316].

Идея общения птенца кайры с его родителями еще в яйце очаровала меня. Но у птиц, откладывающих несколько яиц, из которых вылупляются выводковые птенцы, случается кое-что еще более замечательное. Для таких видов важно, чтобы все птенцы вывелись одновременно, что позволило бы матери увести их всех вместе в безопасное место. Самки уток, например, снижают до минимума задержки в вылуплении последовательно отложенных яиц тем, что начинают насиживание лишь после того, как кладка будет полностью завершена. Тем не менее эмбрион начинает медленно развиваться даже в отсутствие или при минимальном насиживании, поэтому разброс во времени вылупления разных птенцов в гнезде все равно может быть значительным.

Одно из многих ранее неизвестных наблюдений, сделанных Оскаром и Магдаленой Хейнротами, позволило установить необыкновенную синхронность появления на свет утят кряквы из одной кладки – в течение всего лишь двух часов. К сожалению, на протяжении последующих сорока лет вопрос о степени синхронности вылупления птенцов никого особо не интересовал – до тех пор, пока другой немецкий орнитолог, Рихард Фауст, не сообщил о том же явлении у содержащихся в неволе американских нанду. В разных кладках нанду интервал между откладкой яйца и вылуплением птенца варьирует от двадцати семи до сорока одного дня, а птенцы одной кладки выводились в интервале всего лишь двух или трех часов. Фауст понял, что эта синхронизация должна иметь какие-то причины, но не знал, какие именно^[317].

Маргарет Винс, исследовательница из Кембриджа, в 1960-е гг. решила эту проблему, обнаружив, что яйца «разговаривают» друг с другом. Держа вплотную к уху яйцо японского перепела, из которого вот-вот должен был вылупиться птенец, она смогла слышать специфический щелкающий звук. Этот звук птенец издавал в интервале между десятью и тридцатью часами после того, как впервые наклюнул скорлупу, и Винс поняла, что именно так яйца в одном гнезде подают сигналы друг другу и синхронизируют свои действия. Чтобы проверить свою гипотезу, она начала разводить виргинских перепелов, варьируя обстановку опытов, и обнаружила, что синхронное вылупление имеет место тогда, когда яйца соприкасаются. Это указывает на то, что связь между птенцами внутри них осуществлялась отчасти при помощи слуха, отчасти – за счет механических импульсов. И действительно, подвергая яйца перепела искусственным сотрясениям и вибрациям, она могла стимулировать одновременное вылупление. Звуковые щелчки, издаваемые птенцами, могли либо замедлять, либо ускорять вылупление из соприкасающихся яиц. Самым замечательным было то, что, когда Винс добавляла яйцо к кладке на сутки позже, чем остальные, вылупление из него могло ускориться настолько, что птенец появлялся из него одновременно с остальными^[318].

Птенцы разных видов птиц вылупляются на разных стадиях развития. Одна крайность – беспомощные «птенцовые» птенцы певчих птиц; другая – полностью самостоятельные «перезрелые» птенцы большеногов, которые выводятся полностью оперенными, с открытыми глазами и способностью перепархивать. Между ними находится хорошо знакомый всем нам цыпленок – покрытый пухом, с открытыми глазами и способный кормиться, но все же зависимый от матери, готовый водить и защищать его. Птенец кайры – тоже выводкового типа в том смысле, что покрыт пухом и хорошо видит, но не способен бегать и не в состоянии контролировать температуру тела. И вероятно, для него это даже к лучшему: скальные выступы – не слишком удобное место, чтобы бегать, по крайней мере до тех пор, пока птенец не научится хорошо координировать свои движения и ощущать, что край выступа опасен, а это чувство он

приобретает по мере взросления. Поскольку птенец кайры не способен поддерживать температуру тела, ему требуется обогрев наседным пятном родителя, который еще и защищает его.

После вылупления птенца от яйца остается не так уж и много – одна скорлупа, которая стала чуть тоньше, чем была при откладке, потому что часть кальция перешла к птенцу и из нее сформировался его скелет. Но пустая скорлупа – это обуза: ее острые края могут повредить хрупкое тельце птенца. Обломки ее могут создать помеху движениям птенцов в гнезде. Что хуже всего, светлоокрашенная внутренняя поверхность скорлупы делает яйцо, которое когда-то было замаскировано, хорошо заметным для хищников. Родители преодолевают эти помехи, либо поедая скорлупу, либо избавляясь от нее каким-либо иным способом. Чаще всего они уносят обе ее половинки прочь. Птицы вроде цапель, гнездящиеся высоко на деревьях, просто выбрасывают осколки скорлупы из гнезда. Поганки, которые устраивают плавающие гнезда, сталкивают скорлупу под воду. А птицы, гнездящиеся на суше, например чайки, подбирают обломки клювом и уносят их за несколько десятков метров от гнезда.

В изящной серии полевых экспериментов, проведенных в 1950-х и 1960-х гг. в гнездовых колониях озерных чаек, Нико Тинберген изучил стимулы, которые побуждают птиц избавляться от яичной скорлупы, и продемонстрировал важность такого поведения для выживания гнезд. Стимул, который вызывает реакцию удаления, – легкий вес пустой яичной скорлупы; а ценность для выживания состоит в том, что хищники вроде ворон теперь не смогут ориентироваться на белую внутреннюю поверхность скорлупки как на подсказку в их поисках добычи, в данном случае – беззащитных птенцов чаек. Утки просто оставляют яичные скорлупки в гнезде, но уводят своих синхронно вылупившихся птенцов в такие места, где они будут в большей безопасности от хищников. Кайры и другие птицы, гнездящиеся на утесах, например чайки-моевки, попросту оставляют яичную скорлупу в месте вылупления птенцов, поскольку те и так находятся в относительной безопасности от хищников^[319].

В следующей, заключительной главе мы сведем воедино несколько сюжетных линий, которые выстроены перед читателем в предыдущих главах книги.

Эпилог. Наследие Лаптона

Если говорить обо мне лично, та тяга к естествознанию, которая радовала меня почти с самых ранних моих воспоминаний, стала неоценимым благословением. Все самые яркие часы своей жизни я отношу к ее влиянию.

Уильям Хьюитсон, «Британская оология» (British oology; 1831)

Когда у Джорджа Лаптона в очередной раз возникла нужда в деньгах, он около 1940 г. продал свою замечательную коллекцию яиц кайры миллионеру Вивиану Хьюитту, человеку весьма своеобразному.

Хьюитт родился в 1888 г. в семье Гримсби, владевшей весьма успешной пивоваренной империей. Молодой Хьюитт с юности был поглощен страстью к быстрым автомобилям и авиации. Он трижды привлек к себе внимание общественности. Первой его заявкой на известность был перелет из Холихеда в Северном Уэльсе в Дублин, столицу Ирландии, 26 апреля 1912 г., который в те дни стал первым и самым протяженным – семьдесят три мили – авиаперелетом через Ирландское море. Такой полет часовой длительности на аэроплане из дерева, проволоки и холста был чрезвычайно опасным, учитывая тот факт, что всего лишь за год до этого не менее шестидесяти пяти летчиков погибли, пробуя справиться с недавно изобретенной летательной машиной. Хьюитту было тогда двадцать четыре года, и эта успешная попытка сделала его знаменитостью^[320].

Вскоре после Первой мировой войны Хьюитту пришлось прекратить полеты по состоянию здоровья. Он унаследовал состояние в пивоваренном деле и, не испытывая потребности зарабатывать себе на жизнь, нуждался лишь в том, чтобы найти себе занятие. Он купил мореходное судно и стал посещать острова Уэльса, в том числе Бардси и Грассхольм, где обитали морские птицы, ради коллекционирования птичьих яиц. Вероятно, он не посягал на утесы Скомера, которыми владел Рувим Кодд, отчаянно охранявший девственную природу острова. Как Лаптон и многие другие коллекционеры, Хьюитт покупал яйца кайр у бемптонских «ск'лолазов», часто выплачивая немислимые деньги за необычные экземпляры. Должно быть, за это браконьеры его любили!^[321]

В 1930-е гг. Хьюитт приобрел недвижимость в Семлине, близ живописной северной оконечности острова Англси, где он устроил птичий заповедник. После десяти лет самостоятельного коллекционирования яиц Хьюитт переключился на закупку целых коллекций яиц у других людей и потому превратился в «кабинетного коллекционера». Масштабность приобретенной им коллекции яиц стала второй заявкой Хьюитта на известность.

Несмотря на феноменальное богатство, повседневная жизнь Хьюитта была довольно заурядной, так как в Семлине не было ни водопровода, ни электричества. Контраст с той роскошью, в которой Хьюитт купался в отеле «Савой» в Лондоне, где был частым гостем, трудно преувеличить. Он так никогда и не женился – возможно, из-за капризов властной матери. Всю жизнь в зрелые годы он оставался под опекой двух верных слуг – миссис Пэрри и ее сына Джека. Они втроем жили в затворничестве за огромной стеной, которую Хьюитт возвел вокруг своих владений – предположительно, чтобы охранять птиц на своих землях.

Помимо яиц Хьюитт скупал шкурки птиц, машины, монеты, почтовые марки и ружья, и Семлин превратился в огромное хранилище его обширных и беспорядочно собранных коллекций. Не имея финансовых ограничений, он приобретал все, что хотел, повинаясь собственной прихоти. Самыми известными его покупками были несколько чучел и яиц бескрылых гагарок. Коль скоро известные специалистам экземпляры этих птиц были добыты в предыдущее столетие, их шкурки и яйца были невероятно редкими и баснословно дорогими. Узнав, что

в одном из шотландских замков хранились чучело и яйцо бескрылой гагарки, Хьюитт отправил туда еще одного знакомого ему коллекционера яиц, Питера Адольфа, вооружив его чеком, где не была указана сумма, чтобы получить и то и другое. Когда Адольф прибыл на место, хозяин имения сказал ему, что Хьюитт не сможет позволить себе купить сокровища. Но цена, названная помещиком, оказалась на 75 % меньше, чем та сумма, которую ожидал услышать Адольф. Сделка состоялась. Всего Хьюитт приобрел четыре чучела бескрылых гагарок и не менее тринадцати яиц – больше, чем мог себе представить какой-либо частный коллекционер до и после этих событий. Так состоялась третья заявка Хьюитта на известность.

Одним из немногих свидетелей жизни миллионера в Семлине был его врач Уильям Хайвелл, написавший биографию Хьюитта после его смерти. Хайвелл подвел итог жизни Хьюитта словами: «Едва он унаследовал свое богатство, все прошлые амбиции испарились: так много начато, так мало закончено». Приобретение было для него всем. Он понятия не имел, что коллекцию нужно хранить, и многие из ящиков с яйцами, купленными им у других людей, остались нераскрытыми. Мы не знаем, просмотрел ли он хоть раз коллекцию Лаптона, которой владел на протяжении более чем двадцати пяти лет. Если просматривал, то к тому удручающему хаосу, который я обнаружил в хранилищах яиц в Тринге, отчасти могла привести небрежность Хьюитта.

Когда Хьюитт умер в 1965 г., Джек Пэрри унаследовал его полную коллекцию из полу-миллиона яиц. Ему они были совершенно не нужны, и кто-то посоветовал сбросить все ее содержимое с ближайшего утеса. К счастью, его убедили пожертвовать собрание Британскому фонду орнитологии (БФО).

Потребовалось четыре огромных крытых грузовика, чтобы перевезти яйца в штаб БФО в Тринг. Из-за нехватки места в собственных помещениях БФО запросил Музей естествознания, также находящийся в Тринге, не смогли бы они взять их на хранение. Музей согласился предоставить хранилище, но лишь на время, поскольку там собирались начать реконструкцию и вскоре им самим потребовалось бы место. О коллекции стало известно широкому кругу лиц, и вскоре некий Джонни Дюпон, еще один миллионер-оолог и основатель Делаверского музея естествознания в США, прибыл, чтобы ее осмотреть. Джим Флегг, в то время директор БФО, помнит, как Дюпон прибыл на роллс-ройсе в сопровождении шофера и двух человек obsługi. Когда ему показали коллекцию, Дюпон предложил купить ее и назвал цену. Флегг, который отчаянно нуждался в средствах для БФО, попросил удвоить ее, что Дюпон и сделал, заплатив 25 000 фунтов стерлингов. Неясно, знал ли Дюпон о том, что БФО уже позволил Музею естествознания и некоторым провинциальным музеям взять из коллекции, что им хотелось. Неясно, знал ли Дюпон о том, что лучшие экземпляры, в том числе яйца бескрылой гагарки, находились на Багамских островах, где у Хьюитта был второй дом^[322].

Вскоре после согласования сделки с Дюпоном британские оологи, члены Журденовского общества, осознали, что в коллекции Хьюитта находились яйца, которые когда-то принадлежали основателю общества Фрэнсису Журдену, и стали настаивать, чтобы эта коллекция осталась в Великобритании. В результате *некоторая часть* коллекции Журдена была сохранена Музеем естествознания. Но хранитель из Тринга сказал мне: «Это отвратительно организованное разделение коллекции привело к путанице данных: часть яиц из коллекции Журдена находится в Делавере, а ряд яиц коллекции Хьюитта, в том числе некоторые из принадлежавших Лаптону, остался в Тринге. В обоих учреждениях из-за возникшей путаницы яйца остались без карточек, а карточки данных – без соответствующих им яиц. Рассортировать их в дальнейшем будет нелегко»^[323]. Я связался с Джин Вудс, хранителем в Делавере, и она подтвердила, что их коллекция яиц кайры испытывает ровно такую же потребность в самой пристальной заботе, как и коллекция в Тринге^[324].

Джордж Лаптон умер в 1970 г., примерно через пятнадцать лет после пережитого инсульта. Его семья прислала мне побледневшую от времени цветную фотографию, где он

изображен в старости. Он в спортивном жакете и при галстукe глубоко сидит в потертom кожаном кресле. Стены комнаты увешаны картинами и фотографиями, и среди них цветная вкладка из книги Генри Сибомa «Яйца британских птиц» (Eggs of British Birds) с изображением шести яиц кайры^[325].



Когда умер Лаптон, мне было двадцать лет и я лишь недавно увидел кайру. Так или иначе, мне приятно думать, что Лаптон был бы доволен тем, что именно его коллекция помогла мне понять некоторые аспекты биологии этих птиц, в том числе значение формы их яиц.

Так почему же кайры откладывают яйца столь необычной формы? Тот факт, что их яйца скатываются в огромных количествах с гнездовых карнизов, когда их спугивает оттуда хищник, не подтверждает предположение, согласно которому их коническая форма – приспособление для предотвращения скатывания. Эксперименты Пола Ингольда (см. главу 3) мало чем подтверждают справедливость этой гипотезы. Не оправдывает ожиданий и тот факт, что радиус дуги, по которой катится яйцо, – 17 см, если оно свежее яйцо, и 11 см у сильно насиженных, то есть расстояние больше, чем ширина многих карнизов, на которых гнездятся кайры. Кроме того, не найдено убедительных доказательств в пользу идеи Ингольда о том, что более крупные (и тяжелые) яйца у обоих видов кайр имеют более заостренную форму. Все это, однако, не говорит о том, что ее особенности не приносят никакой выгоды в плане выживания яиц, но свидетельствует в пользу того, что все это – не главный фактор в эволюции формы яйца кайры.

Вообще говоря, суждения о том, какой из признаков биологической структуры следует считать адаптивным, как правило, достаточно произвольны. Каждый биолог знает, что вполне совершенных адаптаций не бывает, поскольку эволюционирующий признак неизбежно формируется на основе компромисса между различными направлениями давления отбора. У тонкоклювой кайры это компромисс между отбором на выработку остроконечной формы яйца, из-за которой оно катится по кругу, и на уменьшение его загрязнения фекалиями. Внимание многих исследователей изначально концентрировалось на гипотезе о преобладающей важности первой тенденции, а значение второй мало кто рассматривал. По моему мнению и на основании наших с коллегами исследований, наиболее вероятное объяснение остроконечности яиц кайры состоит в том, что такая форма обеспечивает сохранение тупого конца яйца чистым от помета. Возможно, именно поэтому оно выходит из клоаки тупым концом вперед. Когда мы анализировали распределение фекального загрязнения на яйцах кайры, его было больше на их острых концах, тогда как тупые в большинстве случаев, хотя и не всегда, оставались чистыми. А ведь именно там располагаются голова эмбриона и воздушная камера. В этом месте идет проникновение воздуха сквозь скорлупу и откуда должен появиться птенец в момент вылупления^[326].

Кто бы мог подумать, что попытки выяснить адаптивное значение формы яйца кайры могли оказаться настолько сложным делом? Но моего опыта в изучении этого вопроса достаточно для того, чтобы признать, что история еще не закончена.



Изучение птичьих яиц может показаться блажью. Кому они нужны, в самом деле? Многих людей беспокоит защита птичьих гнезд от коллекционеров – забота, оправдываемая необходимостью охраны природы. Но и само изучение яиц может помочь охране природы. В целом в естественных условиях около 10 % всех яиц, отложенных дикими птицами, не доживают до стадии вылупления. Если помнить о том, что каждое яйцо со своей громадной яйцеклеткой, наполненной желтком, представляет собой огромный вклад в экономику природы, естественный отход такого масштаба выглядит необычайно расточительным. У птиц, находящихся под угрозой исчезновения, доля яиц, из которых не выведутся птенцы, еще выше. Например, у какапо, огромного красивого нелетающего зеленого попугая из Новой Зеландии, более двух третей всех яиц не дают птенцов. Хотя утрата нескольких птенцов обычно не несет угрозы вымиранию редких видов, такие потери усугубляют их неустойчивое положение в экосистемах.

Орнитологи обычно называют те яйца, из которых птенцы не выводятся, «неоплодотворенными». Но такое определение вводит в заблуждение, потому что они не дают птенцов по двум разным причинам. Яйцо действительно может быть неоплодотворенным либо из-за недостаточного количества сперматозоидов, поступивших в яичник самки, либо из-за того, что сперма самца вообще туда не попала. Но и в том случае, если яйцеклетка была оплодотворена, яйцо не достигнет стадии вылупления, если эмбрион погибнет. Причину неудачного развития яйца легко установить, если это случится всего через несколько дней после оплодотворения. В промышленном птицеводстве или у птицеводов-любителей такие яйца часто называют «кровяным кольцом». Именно в таких случаях и возникает путаница, поскольку содержимое непроклюнутого яйца, в котором эмбрион погиб на ранней стадии, на взгляд человека выглядит таким же, как в неоплодотворенном яйце⁶⁸.

Эта разница важна, особенно если вы пытаетесь понять, почему яйца птиц, находящихся под угрозой исчезновения, оказываются не в состоянии дать птенцов. Появление неоплодотворенных яиц надежнее всего связывать с нарушениями в половой системе самцов – с их полной неспособностью вырабатывать сперму или передать сперму ее самке. Сперматозоиды могут оказаться неспособными завершить путь к воронке яйцевода или соединиться с гаметой самки и оплодотворить ее. В то же время при ранней смертности эмбрионов ее причины можно искать в нарушении физиологии самок или, что еще вероятнее, в генетической несовместимости половых партнеров. Известно, что у людей именно такая генетическая несовместимость является причиной гибели эмбриона на ранней стадии развития и самопроизвольного выкидыша^[327].

Существует устойчивая точка зрения, согласно которой каждый случай дефекта развития яйца из-за эмбриона может быть обусловлен отсутствием оплодотворения как такового. Когда мы с коллегой Николя Хеммингс начали исследовать непроклюнувшие яйца разных видов, то обнаружили прямо противоположное. Доля таких яиц среди 5975, отложенных большими синицами, составила 11 %. Почти все они (98 %) оказались оплодотворенными. У синицы-лазоревки не дали птенцов 3,6 % яиц из 7813 проанализированных нами. Среди этих 281 неполноценных яиц только 8 (3 %) не были оплодотворены. Эти два вида – самые обычные дикие птицы. Можно видеть, что ранняя смертность эмбрионов по той или иной причине представляет собой регулярно наблюдаемое явление даже у тех видов, популяции которых орнитологи считают процветающими. Когда мы расширили наше исследование, чтобы изучить неполноценные яйца видов, находящихся под угрозой исчезновения, результаты в большинстве случаев оказались теми же самыми. Например, у новозеландского медососа из Новой

⁶⁸ В английском языке такое явление буквально называется «погибший в скорлупе» (dead in shell). Однако при просвечивании на овоскопе видно кровяное кольцо, «опоясывающее» белок под скорлупой: оно образуется, когда сердце эмбриона перестает биться и кровь оттекает в сосуды. Отсюда русское название этого явления.

Зеландии, ареал популяций которого ограничен главным образом несколькими небольшими островками, где отсутствуют хищники, птенцы не вылупились из 35 % яиц, из числа которых 91 % был оплодотворенным. Это трудно объяснить нехваткой сперматозоидов, если принимать во внимание в высшей степени беспорядочную систему спаривания, высокую частоту половых контактов и огромные семенники самцов у этого вида^[328].

Похоже, что ранняя эмбриональная смертность представляет собой обычное явление у птиц, популяции которых представлены небольшим числом особей, и у них наиболее вероятной причиной этого явления служат близкородственные спаривания. У других животных, в том числе у людей, самопроизвольный выкидыш происходит значительно чаще, если родителями оказываются близкие родственники^[329]. Именно по этой причине в большинстве культур и религий существуют строгие запреты на браки между ними. Но даже если такой инбридинг не приводит к гибели эмбриона или к самопроизвольному выкидышу, его результатом может оказаться неполноценное потомство. Во времена жизни Чарльза Дарвина запрет на брак с родственниками распространялся лишь на родственников первой ступени, таких как братья и сестры; было вполне приемлемо вступать в брак с двоюродными родственниками, что и сделал Дарвин. Однако на протяжении всей жизни Дарвина становилось все более и более очевидным, что воспроизводство с участием такого близкого родственника, как двоюродный, было не очень хорошей мыслью, и Дарвин задавался вопросом о том, была ли болезненность его потомков – несколько из них умерли в младенчестве – отчасти последствием брака между двоюродными родственниками.

Зачастую единственное, что можно сделать для спасения популяции птиц, находящейся на грани полного исчезновения, – это попытаться создать условия для размножения нескольких особей в неволе. Иногда это удается, как в случае с калифорнийскими кондорами. Но подчас такие благие намерения оборачиваются неудачей, как это произошло, например, при попытках прийти на помощь вымирающему в природе попугаю голубой ара. Вся мировая популяция этого вида представлена в настоящее время примерно семьюдесятью особями, содержащимися в неволе^[330]. Лишь очень немногие их яйца дают птенцов яиц голубого ары, и, когда мы решили выяснить, в чем тут дело, оказалось, что около половины остаются неоплодотворенными. Причина очевидна, поскольку инбридинг в одомашненной популяции ара доведен до крайности – по сути дела, все птицы, содержащиеся сегодня в неволе, – это потомки одной-единственной пары, с размножения которой началось мероприятие. Все они очень мало отличаются друг от друга генетически. Платой за близкородственное спаривание стали дефекты развития сперматозоидов у самцов. Впрочем, проанализировав дефектные яйца и выяснив, каким конкретным самцам удастся все же передать самкам достаточное количество сперматозоидов, мы хотя бы отчасти способствовали спасению генофонда этой великолепной птицы^[331].



Будучи биологом, я считаю яйца птиц примером совершенства или как минимум идеального компромисса между различными воздействиями естественного отбора, которые они испытывали на протяжении эволюции. Случается, я считаю их совершенством еще и с эстетической точки зрения – в отношении окраски, формы и размера. Конечно, эти две точки зрения не исключают друг друга: определенная доля моего очарования яйцами как творениями природы проистекает из восхищения их красотой.

Как же в ходе эволюции возникло такое совершенство? Здесь остается мало места для подробного рассказа о том, как яйца эволюционировали от предков птиц до наиболее прогрессивных их отрядов и семейств. Но стоит подумать о том, что случилось на самой последней стадии эволюции птичьих яиц.

В настоящее время можно считать доказанным, что птицы – это динозавры. Подобно другим рептилиям динозавры, вероятно, откладывали яйца, симметричные по форме, то есть без явно выраженного тупого конца, и однородно окрашенные. Они обогревались в гнезде либо жаром солнечных лучей, либо теплом разлагающейся растительности. Не исключено, что некоторым видам динозавров была свойственна зачаточная родительская забота о потомстве, в частности охрана места, где были закопаны яйца, как мы видим это у ныне живущих крокодилов. Мы не знаем, когда появились возможности для контактной инкубации, то есть использования тепла собственного тела для обогрева яиц. Некоторые исследователи допускают мысль, что динозавры могли быть «теплокровными», но это совершенно не означает, что они обладали инстинктом насиживания яиц. Дискуссии по этому поводу всегда пребывают в подогретом состоянии – если вы простите этот каламбур.

Контактная инкубация могла возникнуть, когда некоторые линии динозавров, уже защищенных теплоизолирующим слоем перьев, смогли устойчиво поддерживать постоянную температуру тела. Шаг от пребывания поверх закопанных в землю яиц ради их защиты к истинному насиживанию, когда особь снабжает яйца частью тепла своего тела, не так уж и велик. Но, как мы видели в главе 6, контактная инкубация требовала и одновременных изменений в строении яйца и его содержимого. Эмбрионы птиц, в отличие от того, что мы видим у многих рептилий, не могут получать воду из окружающей почвы или растительности. Они стали нуждаться в собственном запасе воды, и поэтому их яйца намного богаче белком по сравнению с яйцами рептилий^[332].

Понятно, что контактная инкубация имеет целый ряд преимуществ перед родительской заботой, свойственной некоторым рептилиям. Прежде всего она ускоряет процесс развития зародыша: обогрев яиц телом наседки намного эффективнее, чем теплом окружающей среды. Способность насиживать яйца сделала птиц независимыми от капризов окружающей среды и позволила им заселить и осваивать природные области, где существование рептилий невозможно, например Субарктический пояс. Способность снабжать яйца теплом наряду с другими формами родительской заботы сделала размножение птиц намного более эффективным, чем у рептилий.

Успешность эволюции птиц привела их к завоеванию мира, географической и экологической экспансии. Представьте себе тот диапазон природных условий, к которым птицы приспособились в процессе эволюции. Сравним, к примеру, крошечных желтоголовых королек, высиживающих яйца в комфортабельных, богато выстланных перьями гнездах на севере Европы, и массивных императорских пингвинов ростом немногим менее полутора метров, которые выводят птенцов в Антарктике при температуре $-50\text{ }^{\circ}\text{C}$ во время антарктической зимы. Или серых чаек, высиживающих яйца в пустыне Атакама в Чили, где дневные температуры превышают $+50\text{ }^{\circ}\text{C}$, с поганками и гагарами, которые строят плавающие гнезда на болотах. А каков контраст между большеногами, самки которых откладывают яйца в подземные инкубаторы из гниющей растительности, и кайрами, выводящими потомство на голых скальных карнизах, загрязненных птичьими испражнениями, и без всякого гнезда!^[333]

Именно это великое разнообразие ландшафтов и климата нашей планеты стало первопричиной того, что под давлением естественного отбора размеры, форма и окраска птичьих яиц эволюционировали в разных направлениях, чтобы наилучшим образом соответствовать прочим аспектам биологии конкретных видов и экологическим особенностям мест их обита-

ния⁶⁹. И неудивительно, что мы думаем о яйцах как о чем-то совершенном, как о конечном результате длительного процесса адаптаций к той среде, в которой в течение тысяч и миллионов лет протекала история того или иного вида птиц. Замечательно, что в распоряжении естественного отбора изначально было достаточно генетической изменчивости для создания такого множества остроумных компромиссов между многочисленными и разнонаправленными его воздействиями на способы размножения пернатых.

Совершенство – понятие относительное. Птичьи яйца совершенны лишь в том смысле, что они представляют собой оптимальный компромисс между разными направлениями давления отбора. Если направление давления отбора меняется, то совершенство, как мы видим его теперь, может перестать быть таковым в будущем.

Возможно, наилучшим образом эта идея оправдывается в массовом эксперименте, которым можно считать промышленное птицеводство. Суть эксперимента стало решение инкубировать яйца искусственно. В самом деле, можно ли представить себе более кардинальное изменение процесса воспроизводства потомства у кур, чем отнять у них яйца, чтобы затем на основе множества изысканий искусственно воспроизвести оптимальные условия их инкубации для получения цыплят безупречного качества? Нечто подобное может случиться при изменении климата. Если изменения условий окружающей среды протекают не слишком быстро, птицы и их яйца могут эволюционировать таким образом, чтобы приспособиться к ним. В процессе эволюции птицы приобрели замечательную гибкость в поведении и физиологии, позволяющую им приспособиться к различным ситуациям, в которых приходится насиживать кладку. Это не сводится лишь к тому, что разные виды в процессе эволюции приобрели особое строение яйца для противостояния различным обстоятельствам. Как мы видели в главе 2, физиологическая гибкость позволяет конкретной самке данного вида создавать яичную скорлупу разного строения в зависимости от того, на какой высоте находится местность, где она гнездится (на уровне моря либо в том или ином высотном поясе гор). Обладают ли птицы физиологическими механизмами, необходимыми для несения яиц с разными особенностями морфологии в ответ на изменения температуры, содержания углекислого газа или влажности в результате климатических изменений, – ученым еще предстоит выяснить. Так или иначе, яйца в музейных коллекциях могут оказаться бесценным хранилищем данных для реконструкции истории климатических и иных изменений на нашей планете, подобно тому, как ботаникам удалось проследить изменения климата в прошлые эпохи, анализируя плотность устьиц в листьях растений из гербариев, собранных за два последних столетия^[334].



И наконец...

На Земле сейчас насчитывается около пяти миллиардов кур-несушек. Один только Китай производит 490 миллиардов яиц в год, США – 90 миллиардов. Этот уровень производства достигнут путем селекции и тщательного контроля окружающей обстановки. В результате одна

⁶⁹ Автор преувеличивает значение естественного отбора. По сути дела, он смешивает понятия «адаптация» и «эволюция». Естественный отбор – далеко не единственный фактор эволюции, а лишь одна из многих сил, задействованных в процессе исторических трансформаций органического мира. В эволюции любой сложной структуры важную роль играют ограничения исторического характера, случайные процессы, а также ограничения, накладываемые на процесс онтогенетического развития. См. об этом в кн.: Чайковский Ю. В. Механизмы эволюции: Часть 2 // Эволюция. Книга для изучающих и преподающих эволюцию. М., 2003. – Прим. науч. ред.

курица-несушка в промышленном птицеводстве дает сегодня около 300 яиц в год, тогда как у банкивской курицы – дикого предка домашних кур – кладка самки состояла из дюжины яиц. Яйца – важная составляющая и нашего питания, и нашей культуры.

Человек потребляет много куриных яиц: каждый житель Великобритании съедает около 200 штук в год – в целом это составляет 11,5 миллиарда. Они дешевы и питательны, и их потребление поощрялось рекламой, например живучим лозунгом 1950-х гг.: «Катись на работу на яйце» (Go to work on an egg), – Британского совета по маркетингу яиц. В нем подразумевается, что яйцо на завтрак дает хорошее начало дня^[335].

Яйца являются символом плодovitости, более практичным и полезным, чем столь же важные сперматозоиды; почему-то выражение «пасхальный сперматозоид» не обладает подобной привлекательностью. В умеренных областях мира птицы, в том числе домашние на фермерских подворьях в прошлом, начинают размножаться ближе к Пасхе, реагируя на увеличение длины светового дня. Наряду с символикой воплощения новой жизни и возрождения в широком смысле для христиан пасхальное яйцо символизирует воскрешение Христа. Католики окрашивали куриные яйца в красный цвет его крови. Скорлупа символизирует его гробницу, так что, разбивая ее, верующий словно бы открывает выход из нее, разбивание скорлупы – открытие этой гробницы. Но религиозные корни обычаев, связанных с пасхальными яйцами, отступили со временем на второй план, как случилось со многими другими ритуалами. Отчасти это произошло с появлением широко распространенной традиции украшать куриные яйца, зачастую весьма искусно и красочно, а также детской игры «охота за спрятанными яйцами», а более всего – благодаря массовому производству и потреблению шоколадных яиц⁷⁰.

Другой знакомый англичанам образ яйца – это Шалтай-Болтай, человек-яйцо, или антропоморфное яйцо. Шалтай-Болтай, впервые появившийся в загадке или в детском стихе в конце 1700-х гг., падает со стены, разбивается, и его уже не удастся восстановить в прежнем виде. Изначальный смысл стихотворения утрачен, но, возможно, Шалтай-Болтай отображает в символической форме недолговечность или уязвимость человека, а также трудности переосмысления себя после жизненной катастрофы. Шалтай-Болтай получил второе рождение в книге Льюиса Кэрролла «Алиса в Зазеркалье», написанной в семидесятых годах прошлого века. Там он изображает литературного критика самого худшего пошиба, упражняется в пустословии, которому пытается придать глубокомыслие, с намерением поставить в тупик наивную девочку Алису^[336].

Да я и сам посвятил себя оологии – разделу орнитологии, занятому изучению птичьих яиц. Я исследовал кайр на протяжении сорока лет. К этому меня побуждала главным образом их уязвимость к последствиям загрязнения моря людьми, и ради их охраны я всячески пытался добиться полноценного понимания их биологии, в том числе адаптивных особенностей их яиц. Кайры, которые выглядят не столь симпатичными, как красавцы тупики, и, по мнению многих, менее их нуждаются в охране, в действительности являются краеугольным камнем царства птиц в морской экосистеме Северного полушария. Они занимают ключевое место в морской пищевой цепи. Но каждый год десятки тысяч этих пернатых погибают самой мучительной и ужасной смертью от нефтяного загрязнения океана, и еще большее их количество – в результате изменения климата и перепромысла рыбы. Кайры – наш барометр благополучия природы моря, и если нам не удастся их защитить, продолжая хищнический лов рыбы, не умея предотвращать нефтяное загрязнение и не обращая внимания на изменения климата, то мы почти в буквальном смысле убьем курицу, несущую золотые яйца.

⁷⁰ Автор не упоминает еще более древний миф – рождение мира из яйца, снесенного на заре времен. Часто такое яйцо теряется в водах первичного океана и обретается чудесным образом. Части яйца в этом случае выступают предшественниками видимых частей мира – неба (скорлупа), воды (белок) и суши (желток). Подобный мотив встречается в мифологии разных народов Евразии, Африки и Полинезии, а исследователи фольклора видят его отголоски даже в сказке о курочке Рябе.

После двадцати пяти лет непрерывного финансирования моего долгосрочного исследования кайр, со стороны правительства Уэльса, оно прекратилось в конце 2013 г. из-за нехватки денег. Проект, посвященный кайрам острова Скомер, умер – одна из множества случайностей в нашем непостоянном мире.

И как только финансирование было урезано, весной 2014 г. несколько страшнейших штормов из сохранившихся в памяти людей – часть нашего меняющегося климата – привели к гибели на западном побережье Европы не менее 50 000 морских птиц. Штормовые условия мешали этим пернатым эффективно кормиться, и наступил их массовый падеж от голода. Событие в печати назвали «катастрофой в мире морских птиц». Около половины трупов принадлежало кайрам. Многие из них носили кольца, которыми их снабдили на Скомере, и я называю их *моими* птицами в том смысле, что их сохранение – это моя обязанность.

Важная задача – понимание последствий этой катастрофы. Поэтому я вновь обратился к правительству Уэльса, объяснил ситуацию и поинтересовался, не могли бы они пересмотреть свое решение, чтобы восстановить финансирование моего проекта. Я писал статьи о необходимости этого, апеллировал к прессе – но без всякого результата.

К счастью, в самом скором времени мой университет пришел на помощь и предоставил необходимые средства, чтобы я мог завершить полевой сезон 2014 г. и получить представление о том, как подействовала катастрофа на состояние популяции местных кайр. Неудивительно, что главным последствием оказалась чрезвычайно низкая выживаемость птиц в зимний период, к началу которого в живых осталось значительно меньше особей, чем в предыдущие годы. Уже одно это привело к потере многими птицами своих партнеров, с которыми в благоприятных условиях они могли бы поддерживать отношения всю последующую жизнь. Многие особи были вынуждены вновь подыскивать пару и начинать с нуля долгий процесс установления взаимовыгодных партнерских отношений. Нетрудно видеть, что катастрофы вроде упомянутой требуют от популяции нескольких лет для устранения последствий, и изучение того, как именно это происходит, нуждается в финансировании со стороны организаций, заинтересованных в развитии науки.

Кто-то предложил, чтобы я попробовал собрать деньги на исследование при помощи краудсорсинга, но я не разделял их оптимизма. Как бы я смог найти достаточное число осведомленных людей, причем таких, которые отдавали бы себе отчет в важности работы по изучению и охране морских птиц?

Но обстоятельства начали складываться более благоприятным образом. Во время полевого сезона 2014 г. я работал вместе с молодым художником Крисом Уоллбанком. Он изготовлял с моей помощью широкомасштабные панно с изображениями колоний кайр, которые я изучал, – внушительное зрелище множества птиц, усеивающих крутые утесы. Крис создавал свои работы на огромных рулонах бумаги наподобие китайских свитков, достаточно больших, чтобы в полной мере передать впечатление, создаваемое огромной шумной колонией. Конечным результатом стала выставка – часть нашего университетского проекта под названием «Фестиваль Разума». Она была открыта в кафедральном соборе города Шеффилд в сентябре 2014 г. Ее успеху содействовало и то, что архитектура собора, отдаленно напоминающая утесы, усилила впечатление от «кайровых свитков» Криса, как мы их называли^[337].

Наши совместные усилия впечатлили средства массовой информации, и меня пригласили рассказать о сути моих исследований, а также о том, что я вынужден был прекратить их из-за отсутствия денежной поддержки, в статье для научного журнала Nature. Я рассказал там о важности долгосрочных исследований в зоологии вообще, а не только о моей работе с кайрами. Существует огромное количество свидетельств несоизмеримо большей результативности долгосрочных исследований в природе по сравнению с ограниченными во времени одним или двумя полевыми сезонами. В таких проектах объединяются исследователи, обладающие глубокими знаниями об образе жизни изучаемых ими видов животных в широком диапазоне

условий окружающей среды, в годы благоприятные и неблагоприятные для их размножения, а также в условиях климатических изменений, происходящих на глазах ученых. Важнейший аспект долгосрочных исследований состоит в том, что они позволят в дальнейшем выявить угрозы состоянию экосистем нашей планеты, о которых мы даже не подозреваем сегодня. Пример этого приведен в главе 2, где я показал, как музейные яйца, собранные в 1800-е и 1900-е гг., позже помогли понять губительные последствия кислотных дождей и пестицидов на размножение хищных птиц. Иными словами, долгосрочные экологические исследования – вклад в наше экологическое будущее.

Мое обращение в журнал *Nature* оказалось удачным ходом. Это один из наиболее престижных научных журналов, чья читательская аудитория охватывает людей, интересующихся вопросами науки во всех странах мира, и я знал, что именно этот широкий охват равнодушных читателей помог мне запустить краудсорсинговую кампанию. Моя публикация и помощь друзей-биологов принесли-таки обильные плоды. В течение двух недель мой компьютер непрерывно сигнализировал «у вас новое сообщение» и приходили все новые и новые пожертвования. Это было волнующее чувство – стало ясно, что кампания проходит успешно, но еще и потому, что так много людей пришли к убеждению о важности мониторинга окружающей среды и долгосрочных исследований жизни природы. Бюрократический аппарат не в состоянии был позаботиться об охране окружающей среды, но огромному количеству людей это по силам^[338].

В настоящее время моему исследованию кайр – самих птиц и их яиц – ничего не угрожает, и оно будет продолжаться. Эта книга посвящена всем, кто внес свой вклад в кампанию сбора средств и сделал возможной мою дальнейшую работу в этом направлении.

Благодарности

В 2003 г. мне преподнесли копию превосходно иллюстрированной «Британской оологии» Уильяма Хьюитсона, изданной в 1831 г. Это был подарок сообщества специалистов по репродуктивной биологии в благодарность за проводимую раз в два года научную встречу, посвященную изучению яиц и спермы птиц, которую я организовывал (совместно с коллегой Гарри Муром) начиная с 1992 г. Скотт Питник, который посещал эти встречи с самого начала, попросил, чтобы другие делегаты тоже приняли участие в покупке подарка, и втайне от меня выяснил у моей жены Мириам, каких старых книг о птицах нет в моей библиотеке. Со временем он нашел и купил два тома Хьюитсона. На заседании я был буквально застигнут врасплох, когда Скотт преподнес мне их. И в тот момент я даже не подозревал, что они посеяли семена, из которых проросло это издание.

В ходе исследований и работы над книгой я получал всестороннюю помощь от широкого круга лиц, но особенно благодарен библиотекарям и всем тем, кто поддерживал связь с ними, чтобы отследить для меня ссылки на малоизвестные литературные источники: это Крис Эверест (библиотека Шеффилдского университета), Фиона Фискен (Зоологическое общество Лондона [ZSL]), Эффи Уорр (Британский музей естествознания [BMNH]), Линда да Воллс (ZSL), Джон Симпсон (Аккрингтонская библиотека), Энн Сильф (ZSL) и Майк Уилсон (Библиотека Александра, Оксфорд).

Хранители нескольких музеев пожертвовали своим временем, чтобы предоставить мне доступ к их коллекциям яиц. Я чрезвычайно благодарен Робу Барретту (Тромсё), Джулиану Картеру (Кардифф), Клему Фишеру (Ливерпуль), Яну Фьелдса (Копенгаген), Дэну Гордону (Ньюкасл), Генри Макги (Манчестер), Роберту Прис-Джонсу и особенно Дугласу Расселлу (оба из BMNH, Тринг).

Также я благодарю сообщество исследователей яиц за их помощь и готовность обсуждать мои идеи: это Фил Касси, Чарльз Диминг, Марк Хоубер, Стив Португал и Джим Рейнольдс. Анализ многих фактов, обсуждаемых в этой книге, строится на основе их превосходной работы.

Элеонор Кейвс, Брюс Лион, Верити Питерсон, Клэр Споттисвуд и Крис Уоллбанк великодушно предоставили некоторые фотографии. Дэвид Куинн создал несколько превосходных иллюстраций, а Эмили Гленденнинг нарисовала схемы: я благодарен им обоим. Благодарю Криса Уоллбанка, чье превосходное панно с изображениями кайр мы использовали в качестве форзаца для первого издания книги. Я чрезвычайно благодарен сэру Дэвиду Аттенборо за разрешение исследовать принадлежащее ему яйцо слоновой птицы *Aepyornis* и моему брату Майку за мой портрет, помещенный на задней обложке англоязычного издания. Среди других людей, кто терпеливо отвечал на мои вопросы, – Кэрри Акرويد, Крэйг Адлер, Андре Ансель, Патрисия Брекк, Пэтти Бреннан, Жан-Пьер Бриллер, Изабелла Шармантье, Ник Дэйвис, Джим Флегг, Марк Гохэген, Джереми Гринвуд, Алан Гилберт, Билл Хейл, Лен Хилл, Пол Хокинг, Пол Ингольд, Ив Нис, Питер Лэк, Тоби Лаптон, Майк Маккарти, Ребекка Мэнли, Питер Маррен, Майкл Миддлтон, Иэн Ньютон, Наталья и Юрий Николаевы, Брайан Оливер, Верити Питерсон, Энн-Мари Рус, Ричард Сержантсон, Стюарт Шарп, Клэр Споттисвуд, Холлвард Штрот, Крэйг Старрок, Эллен Талер, Джим Вайтэйкер и Берни Зонфрилло – я благодарен им всем. Карл Шульц-Хаген заслуживает особого упоминания: помимо того, что он перевел для меня большой объем немецких орнитологических текстов, он помог во многих других отношениях, за что я приношу ему огромную благодарность.

С большим удовольствием выражаю признательность моим коллегам в Шеффилде, которые так или иначе оказали помощь в исследовании яиц. Это Кейт Бёрнетт, Эш Кэдби, Кэролайн Эванс, Патрик Фэйрклоу, Джеймс Гринхэм, Никола Хеммингс, Дункан Джексон, Роджер

Льюис, Тони Райан, Ванесса Тулмин и Филип Райт. Я особенно благодарен Джону Биггинсу, профессору статистики, который был хорошим другом и постоянным источником вдохновения в течение всего нашего сотрудничества в Шеффилде. Выражаю особую благодарность Джейми Томпсону: именно он был моим попутчиком во время поездок в разные музеи Европы и не возражал, когда на острове Скомер в Уэльсе я попросил, чтобы он лазил со мной по покрытым гуано гнездовым карнизам кайр, где мне следовало провести некоторые эксперименты, описанные в этой книге. Я благодарен своим многочисленным помощникам по работе в поле и зрителям на Скомере, бывшим и нынешним, за их помощь, а также Фонду дикой природы Южного и Западного Уэльса за разрешение работать в одном из самых красивых мест в мире.

Благодарю моего друга Джона Барлоу за следующий стишок-хайку о кайрах:

Все краски
В зыби подо мной...
То яйца кайр.

Дункан Джексон, Боб Монтгомери и Джереми Майнотт великодушно потратили свое время, чтобы прочитать и прокомментировать всю рукопись. Их критические и полезные суждения, честность и дружба вдохновляли меня.

Мой агент Фелисити Брайан и мой прекрасный редактор Билл Свейнсон из Блумсберри и его команда, особенно Ник Хэмфри, – все они оказывали мне замечательную, активную и полезную поддержку, за что я очень им благодарен.

За все остальное я благодарю жену Мириам и детей – Ника, Фрэн и Лори.

Библиография

- Abati B. A.* De admirabili viperae natura, et de mirificis eiusdem facultatibus liber. Urbino, 1589.
- Adelmann H. B.* The Embryological Treatises of Hieronymus Fabricius of Aquapendente: The Formation of the Egg and Chick and the Formed Fetus. Ithaca: Cornell University Press, 1942.
- Alexander R. D.* and *Noonan K. M.* Concealment of ovulation, paternal care, and human social evolution // *Evolutionary Biology and Human Social Behavior* (eds N. A. Chagnon and W. Irons). Belmont, Calif.: Duxbury Press, 1979: 436–453.
- Allen D. E.* Books and Naturalists. London: Collins, 2010.
- Andersson M.* Optimal egg shape in waders // *Ornis Fennica* 55, 1978: 105–109.
- Ar A.* and *Sidis Y.* Nest microclimate during incubation // *Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution* (ed. D. C. Deeming). Oxford: Oxford University Press, 2002: 143–160.
- Aristotle.* History of Animals. [Рус. изд.: *Аристотель. История животных*. М.: Издательский центр РГГУ, 1996.]
- _____. On the Generation of Animals. [Рус. изд.: *Аристотель. О возникновении животных*. М.; Л.: Изд. Академии наук СССР, 1940.]
- Aslam M. A., Hulst M., Hoving-Bolink R. A., Smits M. A., de Vries B., Weites I., Groothuis T. G., and Woelders H.* Yolk concentrations of hormones and glucose and egg weight and egg dimensions in unincubated chicken eggs, in relation to egg sex and hen body weight // *General and Comparative Endocrinology* 187, 2013: 15–22.
- Astheimer L. B.* and *Grau C. R.* A comparison of yolk growth rates in seabird eggs // *Ibis* 132, 1990: 380–394.
- _____, *Prince P. A.*, and *Grau C. R.* Egg formation and the pre-laying period of black-browed and grey-headed albatrosses *Diomedea melanophris* and *D. chrysostoma* at Bird Island, South Georgia // *Ibis* 127, 1985: 523–529.
- Baer v. C. E.* Ueber die Entwicklungsgeschichte der Thiere – Beobachtung und Reflexion. I. Theil; 1828; II. Theil, 1837; II. Theil, 1888 (ed. L. Stieda). Leipzig, 1828–1888.
- Baggot G. K., Deeming D. C., and Latter G. V.* Electrolyte and water balance of the early avian embryo: effects of egg turning // *Avian and Poultry Biology Reviews* 13, 2002: 105–119.
- Bain M. M.* A reinterpretation of eggshell strength // *Egg and Eggshell Quality* (ed. S. E. Solomon). Aylesbury: Wolfe Publishing, 1991: 131–145.
- Barta Z.* and *Szekely T.* The optimal shape of avian eggs // *Functional Ecology* 11, 1997: 656–662.
- Bartelmez G. W.* The relation of the embryo to the principal axis of symmetry in the bird's egg // *Biological Bulletin* 35, 1918: 319–361.
- Battersby A. R.* Biosynthesis of the pigments of life. Proceedings of the Royal Society of London B 225, 1985: 1–26.
- Baudrimont A.* and *St Ange M.* Recherches sur les phenomenes chimiques de revolution embryonnaire des oiseaux et des bacraciens // *Annales de chimie et de physique* 21, 1847: 195–295.
- Beetz J.* Notes on the eider // *Auk* 55, 1916: 387–400.
- Beissinger S. R., Cook M. I., and Arendt W. J.* The shelf life of bird eggs: testing egg viability using a tropical climate gradient // *Ecology* 86, 2005: 2164–2175.
- Belopol'skii L. O.* Ecology of Sea Colony Birds of the Barents Sea. Jerusalem: Israel Program for Scientific Translations, 1961. [Рус. изд.: *Белопольский Л. О. Экология морских колониальных птиц Баренцова моря*. Акад. наук СССР. Карел. филиал. М.; Л.: Изд. Академии наук СССР, 1957.]

Bennison C., Hemmings N., Slate J., and Birkhead T. R. Long sperm fertilise more eggs in a bird. *Proceedings of the Royal Society of London B* 20141897, 2015. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.1897>.

Benrani L., Helloin E., Guyot N., Rehault-Godbert S., and Nys Y. Passive maternal exposure to environmental microbes selectively modulates the innate defences of chicken egg white by increasing some of its antibacterial activities // *BMC Microbiology* 13, 2013: 128. <https://doi.org/10.1186/1471-2180-13-128>.

Bertin A., Calandreau L., Arnould C., and Levy F. The developmental stage of chicken embryos modulates the impact of *in ovo* olfactory stimulation on food preferences // *Chemical Senses* 37, 2012: 253–261.

Bertram B. C. R. *The Ostrich Communal Nesting System*. Princeton: Princeton University Press, 1992.

_____ and *Burger A. E.* Are ostrich eggs the wrong colour? // *Ibis* 123, 1981: 207–210.

Birkhead T. R. *Great Auk Islands: A Field Biologist in the Arctic*. London: Poyser, 1993.

_____. *The Wisdom of Birds*. London: Bloomsbury, 2008.

_____. *Bird Sense: What It's Like to Be a Bird*. London: Bloomsbury, 2012.

_____, *Hall J., Schutt E., and Hemmings N.* Unhatched eggs; methods for discriminating between infertility and early embryo mortality // *Ibis* 150, 2008: 508–517.

_____, *Johnson S. D., and Nettleship D. N.* Extra-pair matings and mate guarding in the common murre *Uria aalge* // *Animal Behaviour* 33, 1985: 608–619.

_____ and *del Nevo A.* Egg formation and the pre-laying period of the common guillemot *Uria aalge* // *Journal of Zoology* 211, 1987: 83–88.

_____, *Wimpenny J., and Montgomerie R.* *Ten Thousand Birds: Ornithology Since Darwin*. Princeton: Princeton University Press, 2014.

Blackburn J. *Charles Waterton, 1782–1865: Traveller and Conservationist*. London: Bodley Head, 1989.

Board R. G. The microstructure of avian eggshells, adaptive significance and practical implications in aviculture. *Wildfowl* 32, 1981: 132–136.

_____ and *Fuller R.* Non-specific antimicrobial defences of the avian egg, embryo and neonate // *Biological Reviews* 49, 1974: 15–49.

_____, *Perrott H. R., Love G., and Seymour R. S.* A novel pore system in the eggshells of the malleefowl *Leipoa ocellate* // *Journal of Experimental Zoology* 220, 1982: 131–134.

_____ and *Scott V. D.* Porosity of the avian eggshell. *American Zoologist* 20, 1980: 339–349.

_____ and *Tranter H. S.* The microbiology of eggs. Chapter 5 // *Egg Science and Technology* (eds W. J. Stadelman and O. J. Coterill). New York: Food Products Press, 1994.

Boersma P. D. and Wheelwright N. T. Egg neglect in the Procellariiformes: reproductive adaptations in the fork-tailed storm-petrel // *Condor* 81, 1979: 157–165.

Bond G. M., Board R. G., and Scott V. D. An account of the hatching strategies of birds // *Biological Reviews* 63, 1988: 395–415.

Bradfield J. R. G. Radiographic studies on the formation of the hen's eggshell // *Journal of Experimental Biology* 28, 1951: 125–140.

Briggs E. and Wessel G. M. In the beginning... animal fertilization and sea urchin development // *Developmental Biology* 300, 2006: 15–26.

Buffon G. L. *Histoire Naturelle des Oiseaux*. Paris, 1770–1783.

Burley N. The differential allocation hypothesis: an experimental test // *American Naturalist* 132, 1988: 611–628.

Burley R. W. and Vadhera D. V. *The Avian Egg, Chemistry and Biology*. New York: John Wiley & Sons, 1989.

Burton F. G. and Tullett S. G. Respiration of avian embryos // *Comparative Biochemistry and Physiology* 82A, 1985: 735–744.

Butcher G. D. and Miles R. D. Factors causing poor pigment of brown-shelled eggs. Cooperative Extension Service Fact Sheet VM94. Institute for Food and Agricultural Sciences, University of Florida, Gainesville, Fla, 1995.

Carey C. Female reproductive energetics // *Avian Energetics and Nutritional Ecology* (ed. Carey C.). New York: Chapman & Hall, 1996.

Carson R. Silent Spring. Cambridge, Mass.: Houghton Mifflin, 1962. [Рус. изд.: *Карсон Р.* Бездомная весна. М.: Прогресс, 1965.]

Cassey P., Golo M., Lovell P. G., and Hanley D. Conspicuous eggs and colourful hypotheses: testing the role of multiple influences on avian eggshell appearance // *Avian Biology Research* 4, 2011: 185–195.

_____, *Thomas G. H., Portugal S. J., Maurer G., Hauber M. E., Grim T., Lovell G., and Miksik I.* Why are birds' eggs colourful? Eggshell pigments co-vary with life-history and nesting ecology among British breeding non-passerine birds // *Biological Journal of the Linnean Society* 106, 2102: 657–672.

Cherry-Garrard A. The Worst Journey in the World. London: Carroll & Graf, 1922. [Рус. изд.: *Черри-Гаррард Э.* Самое ужасное путешествие. М.: Паулсен, 2014.]

Cocker M. End of the naturalists // *Guardian*, 8 November 2006.

_____. Claxton: Field Notes from a Small Planet. London: Jonathan Cape, 2014.

Cole E. Blown out: the science and enthusiasm of egg collecting in the Oologists' Record, 1921–69 // *Journal of Historical Geography* 51, 2016: 18–28.

Cole A. C. and Trobe W. M. The Egg Collectors of Great Britain and Ireland. Leeds: Peregrine Books, 2000.

_____ and *Trobe W. M.* The Egg Collectors of Great Britain and Ireland: An Update. Leeds: Peregrine Books, 2011.

Cook L. M., Grant B. S., Saccheri I. J., and Mallet J. Selective bird predation on the peppered moth: the last experiment of Michael Majerus // *Biology Letters* 8, 2012: 609–612.

Cook M. I., Bessinger S. R., Toranzos G. A., Rodriguez R., and Arendt W. J. Microbial infection affects egg viability and incubation behavior in as tropical passerine // *Behavioral Ecology* 16, 2005: 30–36.

Cott H. B. The Palatability of the Eggs of Birds: Illustrated by experiments on the food preferences of the hedgehog (*Erinaceus Europaeus*) // *Proceedings of the Zoological Society of London* 121, 1951: 1–41.

_____. The Palatability of the Eggs of Birds: Illustrated by experiments on the food preferences of the hedgehog (*Erinaceus Europaeus*) // *Proceedings of the Zoological Society of London* 122, 1952: 1–54.

Cronin H. The Ant and the Peacock: Altruism and Sexual Selection from Darwin to Today. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.

Cullen E. Adaptations in the kittiwake to cliff nesting // *Ibis* 99, 1957: 275–302.

Cunningham E. and Russell A. Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard // *Nature* 404, 2000: 74–77.

D'Alba L., Jones D. N., Badway H. T., Eliason C. M., and Shawkey M. D. Antimicrobial properties of a nanostructured eggshell from a compost-nesting bird // *Journal of Experimental Biology* 217, 2014: 1116–1121.

Daddi L. Nouvelle méthode pour colorer la graisse dans les tissus // *Archives Italiennes de Biologie Tome* 26, 1896: 143–146.

Dareste C. Recherches Sur La Production Artificielle Des Monstruosités Ou Essais De Tératogénie Expérimentale. 2nd ed. Paris, 1891.

Darwin C. The Variation of Animals and Plants under Domestication. London: John Murray, 1875. [Рус. изд.: *Дарвин Ч.* Изменение животных и растений в домашнем состоянии. М.; Л: ОГИЗ – СЕЛЬХОЗГИЗ, 1941.]

Darwin E. Zoonomia, or the Laws of Organic Life. London: Johnson, 1794.

Davies N. B. Cuckoo: Cheating by Nature. London: Bloomsbury, 2015.

_____, *Krebs J. R.*, and *West S. A.* An Introduction to Behavioural Ecology. Oxford: Wiley-Blackwell, 2012.

Davy J. Some observations on the eggs of birds // *Edinburgh New Philosophical Journal*, Series 2 18, 1863: 249–258.

Deeming D. C. (ed.) Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution. Oxford: Oxford University Press, 2002.

_____. Reptilian Incubation. Nottingham: Nottingham University Press, 2004.

_____ and *Pike T. W.* Embryonic growth and antioxidant provision in avian eggs // *Biology Letters* 9 20130757, 2013. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2013.07577>.

_____ and *Ruta M.* Egg shape changes at the theropod-bird transition, and a morphometric study of amniote eggs // *Royal Society Open Science*, 2014. DOI: 10.1098/rsos.140311.

_____ and *Unwin D. M.* Reptilian incubation: evolution and the fossil record // *Reptilian Incubation* (ed. Deeming D. C.). Nottingham: Nottingham University Press, 2004: 1–14.

Dixon E. S. Ornamental and Domestic Poultry. London: Gardeners' Chronicle, 1848.

Drane R. A Pilgrimage to Golgotha, June 1897 // *Cardiff Naturalists' Society, Report & Transactions* 31, 1897: 38–51.

_____. Eggs of the common guillemot and razorbill // *Cardiff Naturalists' Society, Report & Transactions* 31, 1898–1899: 52–53.

Drent R. Incubation // *Avian Biology*. Vol. V (eds D. S. Farner., J. R. King and K. C. Parkes). New York: Academic Press, 1975: 333–420.

_____ and *Woldendorp J. W.* Acid rain and eggshells // *Nature* 339, 1989: 431.

Dresser H. E. A History of the Birds of Europe. London: The Author, 1871–1882.

English P. A. and *Montgomerie R.* Robin's egg blue: does egg color influence male parental care? // *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65, 2011: 1029–1036.

Faust R. Brutbiologie des Nandus (*Rhea americana*) // *Gefangenschaft. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 42, 1960: 398–401.

Finkler M. S., *Orman J. B. van*, and *Sotherland P. R.* Experimental manipulation of egg quality in chickens: influence of albumen and yolk on the size and body composition of near-term embryos in a precocial bird // *Journal of Comparative Physiology B* 168, 1998: 17–24.

Fuller E. The Great Auk. Southborough: Errol Fuller, 1999.

Gaddis T. E. Birdman of Alcatraz. New York: Aeonian Press, 1955.

Garcia R. A. An “egg-tooth”-like structure in titanosaurian sauropod embryos // *Journal of Vertebrate Paleontology* 27, 2007: 247–252.

Gaston A. J., *Forest L. de*, and *Noble D. G.* Egg recognition and egg stealing in murre (Uria spp.). *Animal Behaviour* 45, 1993: 301–306.

_____ and *Nettleship N. N.* The Thick-billed Murres of Prince Leopold Island. Ottawa: Canadian Wildlife Service, 1981.

Gebhardt L. Die Ornithologen Europas. Gießen: Brühlscher, 1964.

Geist V. Bergmann's rule is invalid // *Canadian Journal of Zoology* 65, 1986: 1035–1038.

Giersberg H. Untersuchungen über Physiologie und Histologie des Eileiters der Reptilien und Vogel; nebst einem Beitrag zur Fasergenese // *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 120, 1922: 1–97.

Gil D., *Graves J.*, *Hazon N.*, and *Wells A.* Male attractiveness and differential testosterone investment in zebra finch eggs // *Science* 286, 1999: 126–128.

Gilbert A. B. Female genital organs // Form and Function in Birds. Vol. 1 (eds A. S. King and J. McLelland). London: Academic Press, 1979: 237–360.

Gole V. C., Roberts J. R., Sexton M., May D., Kiermeier A., and Chousalkar K. K. Effect of egg washing and correlation between cuticle and egg penetration by various Salmonella strains // International Journal of Food Microbiology 182–183, 2014: 18–25.

Gosler A. G., Higham J., and Reynolds S. J. Why are birds' eggs speckled? // Ecology Letters 8, 2005: 1105–1113.

Goulsen D. An overview of the environmental risks posed by neonicotinoid insecticide // Journal of Applied Ecology 50, 2013: 977–987.

Grau C. R. Ring structure of avian egg yolk // Poultry Science 55, 1976: 1418–1422.

_____. Egg formation in Fiordland crested penguins (*Eudyptes pachyrhynchus*) // Condor 84, 1982: 172–177.

Graveland J. Effects of acid rain on bird populations // Environmental Reviews 6, 1998: 41–54.

_____ and *Baerends J. E.* Timing of the calcium uptake and effect of calcium deficiency on behaviour and egg-laying in captive Great Tits, *Parus major* // Physiological Zoology 70, 1997: 74–84.

Green R. E. Long-term decline in the thickness of eggshells of thrushes, *Turdus* spp. In Britain // Proceedings of the Royal Society of London B 265, 1998: 679–684.

_____ and *Scharlemann J.* Egg and skin collections as a resource for long-term ecological studies // Bulletin of the British Ornithologists' Club 123A, 2003: 165–176.

Grieve S. The Great Auk or Garefowl *Alca impennis*, its History, Archaeology and Remains. London: Thomas C. Jack, 1885.

Gurney J. H. On Flamborough Head. In: Ornithological Miscellany. Vol. 3 (ed. Rowley, G. D.). London: Trubner & Co, 1878: 29–38.

Hamilton W. D. and Brown S. Autumn leaf colour and herbivore defence // Proceedings of the Royal Society of London B 268, 2001: 1489–1493.

Hammer S. and Watson R. The challenge of managing Spix macaws (*Cyanopsitta spixii*) at Qatar – an eleven year retrospection // Der Zoologische Garten (Neue Folge) 81, 2012: 81–95.

Harper E. H. The fertilization and early development of the pigeon's egg // American Journal of Anatomy 3, 1904: 349–386.

Harris M. and Birkhead T. R. Breeding ecology of the Atlantic Alcidae // The Atlantic Alcidae (eds D. N. Nettleship and T. R. Birkhead). London: Academic Press, 1985: 155–204.

Hatchwell B. J. and Pellatt E. J. Intraspecific variation in egg composition and yolk formation in the common guillemot (*Uria aalge*) // Journal of Zoology, London 220, 1990: 279–286.

Hauber M. The Egg Book. Chicago: University of Chicago Press, 2014.

Heinroth O. Aus dem Leben der Vögel. Berlin: Springer, 1938. [Рус. изд.: Хейнрот О. Из жизни птиц. М.: Гос. изд. иностранной литературы, 1947.]

_____ and *Heinroth M.* Die Vögel Mitteleuropas. 4 vols. Berlin: Bermühler, 1924–1934.

Hellwald H. Untersuchungen über triebstärken bei tieren // Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane 123, 1931: 94–103.

Hemmings N., West M., and Birkhead T. R. Causes of hatching failure in endangered birds // Biology Letters 8, 2012: 964–967.

_____ and *Birkhead T. R.* Polyspermy in birds: sperm numbers and embryo survival // Proceedings of the Royal Society of London B 282, 2015. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.1682>

Hervieux de Chanteloup J. – C. Nouveau Traité des Serins de Canarie. Paris: Claude Prudhomme, 1713.

Hewitson W. C. British oology: being illustrations of the eggs of British birds, with figures of each species, as far as practicable, drawn and coloured from nature: accompanied by descriptions of the materials and situation of their nests, number of eggs. Newcastle upon Tyne: Empson, 1831.

Higginson T. W. The life of birds // Atlantic Monthly 10, 1862: 36876.

Higham N. A Very Scientific Gentleman: The Major Achievements of Henry Clifton Sorby. London: Pergamon Press, 1963.

Hill W. L. Importance of prenatal nutrition to the development of a precocial chick // *Developmental Psychobiology* 26, 1993: 237–249.

Hincke M. T., Nys Y., and Gautron J. The role of matrix proteins in eggshell formation // *Japan Poultry Science* 47, 2010: 208–219.

Horvathova T., Nakagawa S., and Uller T. Strategic female reproductive investment in response to male attractiveness in birds // *Proceedings of the Royal Society of London B* 279, 2011: 163–170.

Howell T. R. Breeding biology of the Egyptian plover, *Pluvianus Aegyptius*. University of California, Publications in Zoology, 1979.

Howells R. Farewell the Islands. London: Gomer Press, 1987.

Igic B., Fecheyer-Lippends D., Xiao M., Chan A., Hanley D., Brennan P. R. L., Grim T., Waterhouse G. I. N., Hauber M. E., and Shawkey M. D. A nanostructural basis for gloss of avian eggshells // *Journal of the Royal Society Interface* 12: 20141210, 2015. <http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2014.1210>

Ingold P. Anpassungen der Eier und des Brutverhaltens von Trottellummen (*Uria aalge aalge* Pont.) an das Brüten auf Felssimsen // *Zeitschrift für Tierpsychologie* 53, 1980: 341–388.

Ishikawa S., Suzuki F., Fukuda E., Arihara K., Yamamoto Y., Mukai T., and Itoh M. Photodynamic antimicrobial activity in avian eggshells // *FEBS Letters* 584, 2010: 770–775.

Jetz W., Thomas G. H., Joy J. B., Hartmann K., and Mooers A. O. The global diversity of birds in space and time // *Nature* 491, 2012: 444–448.

Johnson A. L. Reproduction in the female // *Sturkie's Avian Physiology* (ed. G. C. Whittow). San Diego: Academic Press, 2000: 569–596.

Juniper T. Spix's Macaw: The Race to Save the World's Rarest Bird. London: Fourth Estate/Atria, 2003.

Kaftanovski Y. M. Experiment in comparative characteristics of the biology of reproduction of several alcids // *Transactions of the Seven Islands Sanctuary* 1, 1941: 47–52. In Russian and cited in *Uspenski* 1953. [Рус. изд.: Кафтановский Ю. М. Опыт сравнительной характеристики биологии размножения некоторых чистиковых // *Труды государственного заповедника «Семь островов»*. Вып. 1, 1941.]

_____. Alcidine Birds (Alcids) of the Eastern Atlantic. Materialy k poznaniyu fauny i flory SSSR, Novaya Seria Otdel Zoologicheskii 28 (xiii), 1951: 10–169. [Рус. изд.: Кафтановский Ю. М. Чистиковые птицы Восточной Атлантики. Серия: Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Отдел зоологический. Вып. 28 (13). М.: Изд. Московского общества испытателей природы, 1951.]

Kennedy G. Y. and Vevers H. G. A survey of avian eggshell pigments // *Comparative Biochemistry and Physiology* 55B, 1976: 117–123.

Kern M. D., Cowie R. J., and Yeager M. Water loss, conductance, and structure of eggs of pied flycatchers during egg laying and incubation // *Physiological Zoology* 65, 1992: 1162–1187.

Kerridge R. Cold Blood: Adventures with Reptiles and Amphibians. London: Chatto & Windus, 2014.

Kightly C. Country Voices: Life and Lore in Farm and Village. London: Thames & Hudson, 1984.

Kilner R. M. The evolution of egg colour and patterning in birds // *Biological Reviews* 81, 2006: 383–406.

Kutter F. Betrachtung über Systematik und Oologie vom Standpunkte der Selectionstheorie [Observations on systematics and oology from the point of view of the theory of natural selection], II. Teil // *Journal für Ornithologie* 25, 1877–1878): 396–423; *Journal für Ornithologie* 26: 300–348.

- Lack D.* Ecological Adaptations for Breeding in Birds. London: Methuen, 1968.
- Lang M. R. and Wells J. W.* A review of eggshell pigmentation // *World's Poultry Science Journal* 43, 1987: 238–246.
- Lipar J. L., Ketterson E. D., Nolan V. Jr., and Casto J. M.* Egg yolk layers vary in the concentration of steroid hormones in two avian species // *General and Comparative Endocrinology* 115, 1999: 220–227.
- Lorenz K.* Evolution and Modification of Behaviour. Chicago: University of Chicago Press, 1965.
- Lovell P. G., Ruxton G. D., Langridge K. V., and Spencer K. A.* Egg-laying substrate selection for optimal camouflage by quail // *Current Biology* 23, 2013: 260–264.
- Lowther P. E.* Spotting pattern of the last laid egg of the house sparrow // *Journal of Field Ornithology* 59, 1988: 51–54.
- Lyon B. E.* Egg recognition and counting reduce costs of avian conspecific brood parasitism // *Nature* 422, 2003: 495–499.
- _____. Mechanism of egg recognition in defenses against conspecific brood parasitism: American coots (*Fulica americana*) know their own eggs // *Behavioral Ecology & Sociobiology* 61, 2007: 455–463.
- McAldowie A. M.* Observations on the development and the decay of the pigment layer on birds' eggs // *Journal of Anatomy & Physiology* 20, 1886: 225–237.
- McElwain J. C. and Chaloner W. G.* The fossil cuticle as a skeletal record of environmental change // *Palaaios* 11, 1996: 376–388.
- MacGillivray W.* A History of British Birds. London: Scott, Webster & Geary, 1852.
- MacLean S. F.* Lemming bones as a source of calcium for Arctic sandpipers (*Calidris* spp.) // *Ibis* 116, 1974: 552–557.
- McMaster D. G., Sealy S. G., Gill S. A., and Neudorf D. L.* Timing of egg laying in yellow warblers // *Auk* 116, 1999: 236–240.
- Magi M., Mand R., Konovalov A., Tilgar V., and Reynolds S. J.* Testing the structural-function hypothesis of eggshell maculation in the great tit: an experimental approach // *Journal of Ornithology* 153, 2012: 645–652.
- Manson-Bahr P.* Recollections of some famous British ornithologists // *Ibis* 101, 1959: 53–64.
- Martin M.* A Late Voyage to St Kilda, the Remotest of All the Hebrides, or Western Isles of Scotland. London: Gent, 1698.
- Maurer G., Russell G. D., and Cassey P.* (2010). Interpreting the lists and equations of egg dimensions in Schönwetter's Handbuch der Oologie // *The Auk* 127, 2010: 940–947.
- _____, *Portugal S. J., and Cassey P.* Review: An embryo's eye view of avian eggshell pigmentation // *Journal of Avian Biology* 42, 2011: 494–504.
- _____, _____, *Hauber M. E., Miksik I., Russell D. G. D., and Cassey P.* First light for avian embryos: eggshell thickness and pigmentation mediate variation in development and UV exposure in wild bird eggs // *Functional Ecology* 29, 2015: 209–218.
- Meckel H. von Hemsback.* Die Bildung der für die partielle Furchung bestimmte Eier der Vögel im Vergleich mit den Graaf'schen Follikel und die Decidua des Menschen // *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* Bd 3, 1851: 420.
- Montevicchi W. A.* Field experiments on the adaptive significance of avian eggshell pigmentation // *Behaviour* 58, 1976: 26–39.
- Moreno J., Morales J., Lobato E., Merino S., Tomas G., and Martinez-de la Puente J.* Evidence for the signalling function of egg colour in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *Behavioral Ecology* 16, 2005: 931–937.
- _____, *Osorno J. L.* Avian egg colour and sexual selection: does eggshell pigmentation reflect female condition and genetic quality? // *Ecology Letters* 6, 2003: 803–806.

- _____, _____, *Morales J., Merino S., and Tomas G.* Egg colouration and male parental effort in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *Journal of Avian Biology* 35, 2004: 300–304.
- Morris F. O.* A History of British Birds. London: Groombridge, 1856.
- Newton A.* A Dictionary of Birds. London: A. & C. Black, 1896.
- Nice M. M.* Studies in the life history of the song sparrow // *Transactions of the Linnaean Society of New York* 4, 1937: 1–246.
- Norton D. W.* Incubation schedules of four species of calidridine sandpipers at Barrow, Alaska // *Condor* 74, 1972: 164–176.
- Nowak E.* Wissenschaftler in turbulenten Zeiten. Schwerin: Stock & Stein, 2005.
- Nys Y. and Guyot N.* Egg formation and chemistry // *Improving the Safety and Quality of Eggs and Egg Products*. Vol. 1: Egg Chemistry, Production and Consumption. Oxford: Woodhead, 2011: 83–132.
- Opel F. M. E.* Beiträge zur Kenntniss des *Cuculus canorus* Lin // *Journal für Ornithologie* 6, 1858: 205–225.
- Ord G.* Observations on the cow bunting of the United States of America // *Magazine of Natural History* 9, 1836: 57–71.
- Oreskes N. and Conway E. M.* Merchants of Doubt. New York: Bloomsbury, 2010.
- Orians G. H. and Janzen D. H.* Why are embryos so tasty? // *American Naturalist* 108, 1974: 581–592.
- Pappenheimer J.* Hermann Rahn (1912–1990): A Biographical Memoir. Washington: National Academies Press, 1996.
- Parker G. A.* Sperm competition and the evolution of ejaculates: towards a theory base // *Sperm Competition and Sexual Selection* (eds T. R. Birkhead and A. Moller). London: Academic Press, 1998: 3–54.
- Payne R. B.* Nuts, bones, and a nesting of red crossbills in the Panamint Mountains // *Condor* 74, 1972: 485–486.
- Pearl R. and Curtis M. R.* Studies on the physiology of reproduction in the domestic fowl. VIII. On some physiological effects of ligation, section and removal of the oviduct // *Papers from the Biological Laboratory of the Maine Agricultural Experiment Station* no. 68, 1912: 395–424.
- _____ and *Schoppe W. F.* Studies on the physiology of reproduction in the domestic fowl. XVIII. Further observations on the anatomical basis of fecundity // *Journal of Experimental Zoology* 34, 1921: 101–118.
- Pennant T.* British Zoology. London: Benjamin White, 1768.
- Pike T. W.* Modelling eggshell maculation // *Avian Biology Research* 8, 2015: 237–243.
- Pitmann C. R. S.* Eggs, natural history of // *A New Dictionary of Birds* (ed. Thomson A. L.). London: Nelson, 1964: 237–242.
- Priestley J. B.* I, for One. Oxford: Bodley Head, 1921.
- Prynne M.* Egg-shells. London: Barrie & Rockliff, 1963.
- Purcell R., Hall L. S., and Coardso R.* Egg & Nest. Cambridge, Mass.: Belknap Press, 2008.
- Purkinje J. E.* Symbolic ad ovi avium historiam ante incubationem. Leipzig: Vossius, 1930.
- Pycraft W.* A History of Birds. London: Methuen, 1910.
- Rahman M. A., Baoyindeliger Iwasawa A., and Yoshizaki N.* Mechanism of chalaza formation in quail eggs // *Cell Tissue Research* 330, 2007: 535–543.
- Rahn H.* Why birds lay eggs // *Egg Incubation: Its Effects on Embryonic Development in Birds and Reptiles* (eds C. Deeming and M. W. J. Ferguson). Cambridge: Cambridge University Press, 1991: 345–360.
- Rahn H., Ar A., and Paganelli C.* How eggs breathe // *Scientific American* 240, 1979. P. 38–47.

_____, *Carey C., Balmas K., Bhatia B., and Paganelli C. V.* Reduction in pore area of the avian eggshell as an adaptation // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 74, 1977: 3095–3098.

_____, *Ledoux T., Paganelli C. V., and Smith A. H.* Changes in eggshell conductance after transfer of hens from an altitude of 3,800 to 1,200m // *Journal of Applied Physiology: Respiratory, Environmental and Exercise Physiology* 53, 1982: 1429–1431.

_____, *Paganelli C. V.* Energy budget and gas exchange of avian eggs // *Avian Incubation* (ed. S. G. Tullett). London: Butterworth & Heinemann, 1991: 175–193.

_____, _____, and *Ar A.* Pores and gas exchange in avian eggs: a review // *Journal of Experimental Zoology, Supplement* 1, 1987: 165–172.

Ray J. The Ornithology of Francis Willughby. London: John Martyn, 1678.

_____. The Wisdom of God Manifested in the Works of Creation. London: Smith, 1691.

Réaumur M. The Art of Hatching and Bringing up Domestic Fowls of all Kinds, at any time of year, either by means of hot-beds, or that of common fire. Paris: Royal Academy of Sciences, 1750.

Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Stuttgart: Ferdinand Enke, 1947.

Reynolds J. and Perrins C. M. Dietary calcium availability and reproduction in birds // *Current Ornithology* 17, 2010: 31–74.

_____, *Martin G. R., and Cassey P.* Is sexual selection blurring the functional significance of eggshell coloration hypotheses? // *Animal Behaviour* 78, 2009: 209–215.

Riehl C. A simple rule reduces costs of extragroup parasitism in a communally breeding bird // *Current Biology* 29, 2010: 1830–1833.

Rogers C. A. Feeding color – an aid in studying physiological development // *Poultry Science* S 1, 1908: 76–81.

Romanoff A. J. and Romanoff A. L. The Avian Egg. New York: Wiley, 1949. [Рус. изд.: Романов А. Л., Романова А. И. Птичье яйцо. М.: Пищепромиздат, 1959.]

Roudybush T. E., Grau C. R., Petersen M. R., Ainley D. G., Hirsch K. V., Gilsan A., and Patten S. M. Yolk formation in some charadriiform birds // *Condor* 81, 1979: 293–298.

Russell G. D. et al. Data-poor egg collections: cracking an important research resource // *Journal of Afrotropical Zoology Special Issue* 6, 2010: 77–82.

Salamon M. A. Aurelian Legacy: A History of British Butterflies and their Collectors. Leiden: Brill, 2000.

_____ and *Kent J.* Orientation of the egg at laying – is the pointed or blunt end first? // *International Journal of Poultry Science* 13, 2014: 316–318.

Sauveur B. and Mongin P. Effects of time limited calcium meal upon food and calcium ingestion and egg quality // *British Poultry Science* 15, 1974: 305–313.

Schmidt W. J. Beiträge zur mikroskopischen Kenntnis der Farbstoffe in der Kalkschale des Vogeles // *Zeitschrift für Zellforschung* 44, 1956: 413–426.

Schulze-Hagen K., Birkhead T. R. The ethology and life history of birds: the forgotten contributions of Oskar, Magdalena and Katharina Heinroth // *Journal of Ornithology* 156, 2015: 9–18.

_____, _____, and *Stokke B.* Reproductive biology of the European Cuckoo *Cuculus canorus*: early insights, persistent errors and the acquisition of knowledge // *Journal of Ornithology* 150, 2009: 1–16.

Schwabl H. Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 90, 1993: 11466–11450.

Seebohm H. A History of British Birds, with Coloured Illustrations of their Eggs. London: R. H. Porter, 1883.

- Short R.* The magic and mystery of the oocyte: Ex ovo Omnia // *Biology and Pathology of the Oocyte* (eds A. O. Trounson and R. G. Gosden). Cambridge: Cambridge University Press, 2003: 3–10.
- Siegfried R.* John Davy // *The Complete Dictionary of Scientific Biography*, 2008.
- Sinervo B.* The effect of offspring size on physiology and life history // *Bioscience* 43, 1993: 210–218.
- Snook R. R., Hosken D. J., and Karr T. L.* The biology and evolution of polyspermy: insights from cellular and functional studies of sperm and centrosomal behavior in the fertilized egg // *Reproduction* 142, 2011: 779–792.
- Soler J. J., Martin-Vivaldi M., Ruiz-Rodriguez M., Valdivia E., Martin-Platero A. M., Martinez-Bueno M., Peralta-Sanchez J. M., and Mendez M.* Symbiotic association between hoopoes and antibiotic-producing bacteria that live in the uropygial gland // *Functional Ecology* 22, 2008: 864–871.
- Sorby H. C.* On the colouring-matters of the shells of birds' eggs // *Proceedings of the Zoological Society of London* 23, 1875: 351–365.
- Sorensen M. D., and Payne R. B.* A single ancient origin of brood parasitism in African finches: implications for host-parasite evolution // *Evolution* 55, 2001: 2550–2567.
- Sossinka R.* Domestication in birds // *Avian Biology* 7 (eds D. S. Farner, J. R. King and K. C. Parkes). New York: Academic Press, 1982: 373–403.
- Sotherton R. R. and Rahn H.* On the composition of bird eggs // *Condor* 89, 1987: 48–65.
- _____, *Wilson J. A., and Carney K. M.* Naturally occurring allometric engineering experiments in avian eggs // *American Zoologist* 30, 1990: 86A.
- Sparks N. H. C.* Shell accessory materials: structure and function // *Microbiology of the Avian Egg* (eds R. G. Board and R. Fuller). London: Chapman & Hall, 1994: 25–42.
- Stepinska U. and Bakst M. R.* Fertilization // *Reproductive Biology and Phylogeny of Birds* (ed. B. J. Jamieson). Enfield: Science Publishers, 2007: 553–587.
- Strassmann B. I.* Concealed ovulation in humans: further evidence // *Human Social Evolution* (eds K. Summers and B. Crespi). Oxford: Oxford University Press, 2013: 139–151.
- Stresemann E.* Ornithology from Aristotle to the Present. Harvard: Harvard University Press, 1975.
- Swynnerton C. F. M.* On the coloration of the mouths and eggs of birds. II. On the coloration of eggs // *Ibis* 4, 1916: 529–606.
- Sykes A. H.* Some observations on oviposition in the fowl // *Quarterly Journal of Experimental Physiology* 38, 1953: 61–68.
- Tamura T. and Fuji S.* Histological observations on the quail oviduct: histochemical observations on the secretions of the glands and the mucous cells // *Journal of the Faculty of Fish & Animal Husbandry Hiroshima University* 6, 1966: 373–393.
- Tarchanoff J. R.* Über die Verschiedenheiten des Eierweisses bei gefiedert geborenen (Nestflüchter) und bei nackt geborenen (Nesthocker) Vögeln // *Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere* 33, 1884: 363–378.
- Taschenberg O.* Zur frage über die Entstehung der Färbung der Vogeleierschalen // *Zoologischer Anzeiger* 8, 1885: 243–245.
- Thaler E.* Die Goldhähnchen. Die Neue Brehm Bücherei. Wittenberg: Ziemsen, 1990.
- Thienemann F. A. L.* Systematische Darstellung der Fortpflanzung der Vögel Europas mit Abbildung der Eier [A Systematic Account of the breeding of European birds with illustrations of their eggs]. Leipzig: I. A. Barth, 1843.
- Thompson D'A. W.* Shapes of eggs // *Nature* 78, 1908: 111–113.
- _____. On Growth and Form. Cambridge: Cambridge University Press, 1917.
- Thomson J. A.* The Biology of Birds. New York: Macmillan, 1923.

- Thomson A. L. A New Dictionary of Birds. London: Nelson, 1964.
- Tiedemann F. Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Heidelberg: Mohr & Zimmer, 1810, 1814.
- Tilly J. L., Niikura Y., and Rueda B. R. The current status of evidence for and against postnatal oogenesis in mammals: a case of ovarian optimism versus pessimism? // *Biology of Reproduction* 80, 2009: 2–12.
- Tinbergen N., Broekhuysen G. J., Feekes F., Houghton J. C., Kruuk H., and Szulc E. Egg shell removal by the black-headed gull: a behaviour component of camouflage // *Animal Behaviour* 19, 1962: 74–117.
- Topsell E. The Fowles of Heauen or History of Birds. Austin, Tex: University of Texas, 1625, 1972.
- Tordoff M. G. Calcium: taste, intake, and appetite // *Physiological Reviews* 81: 1567–97.
- Tschanz B. Trottellummen: Die Entstehung der persönlichen Beziehung zwischen Jungvogel und Eltern // *Zeitschrift für Tierpsychologie* Beiheft 4, 1968.
- _____. Adaptations for breeding in Atlantic alcids // *Netherlands Journal of Zoology* 40, 1990: 688–710.
- _____, Ingold P., and Lengacher H. Eiform und Bruterfolg bei Trottellummen (*Uria aalge*). *Ornithologische Beobachter* 66, 1969: 25–42.
- Tuck L. M. The Murres: Their Distribution, Populations and Biology, as study of the genus *Uria*. Ottawa: Canadian Wildlife Service, 1961.
- Tyler C. Wilhelm von Nathusius 1821–1899 on Avian Eggshells. Reading: Berkshire Printing, 1964.
- _____. Avian eggshells: Their structure and characteristics // *International Review of General and Experimental Zoology* 4, 1969: 82–127.
- Uspenski S. M. The Bird Bazaars of Novaya Zemlya. Ottawa: Department of Northern Affairs and National Resources, Canada, 1958. [Рус. изд.: Успенский С. М. Птичьи базары на Новой Земле. М.: Изд. Академии наук СССР, 1956.]
- Vaughan R. Seabird City: A Guide to the Breeding Seabirds of the Flamborough Headland. Otley: Smith Settle, 1998.
- Vince M. A. Embryonic communication, respiration and synchronisation of hatching. Chapter 11 // *Bird Vocalisations* (ed. Hinde, R. A.). Cambridge: Cambridge University Press, 1969.
- Vincze O., Vagasi C. I., Kovacs I., Galvan I., and Pap P. L. Sources of variation in uropygial gland size in European birds // *Biological Journal of the Linnean Society* 110, 2013: 543–563.
- Waldeyer W. Eierstock und Ei. [Ovary and Egg]. Leipzig: Engelmann, 1870.
- Wallace A. R. Darwinism: An Exposition of the Theory of Natural Selection, with some of its Applications. London: Macmillan, 1889. [Рус. изд.: Уоллес А. Р. Дарвинизм. Изложение теории естественного подбора и некоторых из его приложений. М.: Издание М. и С. Сабашниковых, 1911.]
- _____. Natural Selection and Tropical Nature. New York: Macmillan & Co, 1895.
- Wallace W. H. B. and Kelsey T. W. Human ovarian reserve from conception to the menopause // *PLoS ONE* 5(1), 2010: e8772. doi:10.1371/journal.pone.0008772
- Walters M. Birds' Eggs. London: Dorling Kindersley, 1994.
- Warham J. The Petrels: Their Ecology and Breeding Systems. London: Academic Press, 1990.
- Waterton C. Notes of a visit to the haunts of the guillemot and facts on its habits // *Magazine of Natural History and Journal of Zoology, Botany, Mineralogy, Geology and Meteorology* 8, 1835: 162–165.
- _____. Essays on Natural History, Chiefly Ornithology: with an Autobiography of the Author and a view of Walton Hall. London: Mawman, 1871.

Webster R. J., Callahan A., Godin J-G. J., and Sherratt T. N. Behaviourally mediated crypsis in two nocturnal moths with contrasting appearance // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364, 2009: 503–510.

Whittaker J. (ed.) *A Diary of Bempton Climbers*. Leeds: Peregrine Books, 1997.

Whitteridge G. *Disputations Touching the Generation of Animals*. Oxford: Blackwell, 1981.

Wicke W. Ueber das pigment in den Eischalen der Vogel // *Naumannia* 8, 1858: 393–397.

Wickmann H. Die Lage des Vogeleges vor und während der Geburt. *Journal für Ornithologie* 44, 1896: 81–92.

Wiemann J., Yang T-R., Sander P. N., Schneider M., Engeser M., Kath-Schorr S., Müller C. E., and Sander P. M. The blue-green eggs of dinosaurs: how fossil metabolites provide insights into the evolution of bird reproduction. *Peer J Preprint*, 2015. DOI: 10.7287/peerj.preprints.1080v1.

Williams T. D. *The Penguins*. Oxford: Oxford University Press, 1995.

Wirsling A. L. and Günther F. C. *Sammlung von Nestern und Eyern verschiedenerer Vogel*, 1772.

Wood C. A. (ed.) *The Continuation of the History of the Willughby Family by Cassandra Duchess of Chandos*. Windsor: University of Nottingham, 1958.

Yarrell W. On the small horny appendage to the upper mandible in very young chickens // *Zoological Journal*, 1826: 433–437.

_____. *A History of British Birds*. London: Van Voorst, 1843.

Zuckerman S. The natural history of an enquiry. *Annals of the Royal College of Surgeons of England* 37, 1965: 133–149.

Глоссарий

Белковая часть яйцевода – область яйцевода между воронкой и перешейком.

Влагалище – область яйцевода, находящаяся дальше всего от яичника и ближайшая к клоаке, по соседству со скорлуповой железой.

Воробьинообразные – эволюционно самый молодой и наиболее многочисленный отряд птиц (около 5400 видов).

Воронка яйцевода – самый первый (ближайший к голове) отдел яйцевода, непосредственно прилегающий к яичнику. В нем происходит оплодотворение.

Выводкового типа птенцы вылупляются с открытыми глазами, способны передвигаться и искать корм, у большеногов – даже перепархивать (ср.: *Птенцового типа птенцы*).

Гнездовые паразиты откладывают яйца в гнезда других птиц: межвидовые – в гнезда других видов (например, обыкновенная кукушка), внутривидовые паразитируют на представителях собственного вида (обыкновенный скворец, американская лысуха).

Гонка вооружений в биологии – процесс соревнования между подсистемами внутри одной системы, находящимися в состоянии конфликта интересов (например, между хищниками и их жертвами в данной экосистеме). Он приводит к усилению приспособленности каждой. В процессе совместной эволюции (коэволюции) появление новых адаптаций у одного из участников гонки влечет за собой формирование контрадаптации у другого. Примером могут служить адаптации к гнездовому паразитизму (например, мимикрия яиц) у гнездовых паразитов и контрадаптация (узнавание яиц) у хозяев; это может быть явлением как внутривидовым, так и межвидовым.

Дополнительный материал скорлупы – наружное покрытие яичной скорлупы из органических материалов (кутикула) или неорганических (соли кальция).

Желточный мешок – оболочка, в которую заключен желток в развивающемся птичьем яйце.

Зародышевый диск (или бластодиск) – часть неоплодотворенной яйцеклетки, которая содержит женский генетический материал. Обычно это бледное пятно на поверхности желтка, где происходит проникновение в яйцеклетку сперматозоида, оплодотворение.

Зарождение – донаучный термин, обозначавший совместно рассматриваемые процессы полового размножения и развития эмбриона.

Инкубации длительность – отрезок времени между началом насиживания и появлением птенца. Не обязательно соответствует интервалу между началом откладки яиц и вылуплением, поскольку насиживание кладки нередко начинается только после того, как она завершена полностью.

Карликовые яйца – яйца, меньшие по размеру, чем типичные для вида. Обычно лишены желтка, поэтому эмбрион в них не развивается.

Клоака – выводное отверстие для пищеварительного тракта (задний проход), мочевыводящих путей (мочеточников) и репродуктивной системы (влагалища у самок и семяпроводов у самцов птиц).

Кутикула – тонкий наружный покров скорлупы из органических материалов (см. также: *Дополнительный материал скорлупы*).

Матка см.: *Скорлуповая железа*.

Механистическое объяснение отвечает на вопрос, как протекает биологический процесс в соответствии с особенностями морфологии и физиологии организма (ср.: *Функциональное объяснение*).

Мышкульный желудок – фрагмент органа переваривания пищи у птиц. Не следует путать с зобом птицы – местом временного хранения пищи между полостью рта и желудком.

Наседное пятно – участок кожи брюшка, лишенной перьев, через который тепло передается кладке яиц. У разных видов их может быть от одного до трех.

Овуляция – момент выхода неоплодотворенного яйца (ооцита) из яичника в яйцевод.

Ооцит – незрелая женская половая (репродуктивная) клетка в яичнике, из которой развивается яйцо.

Пириформная конфигурация яйца – округлая на одном конце и остроконечная на другом.

Подскорлуповая оболочка – двойной, очень тонкий волокнистый слой, окружающий белок и прилегающий к внутренней поверхности яичной скорлупы.

Полиспермия буквально означает «много сперматозоидов». Патологическая полиспермия, которая может встречаться у млекопитающих, представляет собой случайный результат проникновения нескольких (а не одного) сперматозоидов в неоплодотворенную яйцеклетку, что вызывает гибель эмбриона. Физиологическая полиспермия наблюдается у птиц, акул и некоторых амфибий, представляя собой нормальную часть процесса оплодотворения.

Порфирин или **протопорфирин** – темный, красноватый пигмент, который образует пятнистость на птичьих яйцах.

Проклевывание – акт пробивания птенцом яичной скорлупы прямо перед тем, как он вылупится.

Птенцового типа птенцы – беспомощные, голые и слепые (глаза закрыты) в момент вылупления (ср.: *Выводкового типа птенцы*).

Пятнистость – рисунок из пятен на яйцах.

Скорлуповая железа – область яйцевода между перешейком и влагалищем (называемая также маткой), где яйцо покрывается скорлупой. Включает в себя «красную область» и находящийся позади нее мешкообразный участок.

Супергидрофобная поверхность отталкивает воду и обладает «углом смачивания» свыше 150°.

Трубки для хранения спермы – крошечные, слепо заканчивающиеся колбасовидные трубочки, расположенные в яйцевode в месте соединения влагалища и скорлуповой железы. Здесь сперматозоиды пребывают после спаривания до того, как начнут перемещаться к воронке яйцевода для контакта с яйцеклеткой.

Фатерит – форма карбоната кальция.

Функциональное объяснение отвечает на вопросы категории «почему?». Например, почему в процессе эволюции появилась данная особенность, почему она может влиять на выживаемость особей или на их репродуктивный успех. Призвано дать оценку адаптивного значения того или иного биологического явления (ср.: *Механистическое объяснение*).

Халазы – две скрученные полоски белка, прикрепленные к противоположным сторонам желтка, удерживающие его в устойчивом положении внутри яйца и позволяющие желтку поворачиваться так, чтобы эмбрион оставался в верхней его части.

Хориоаллантоис – сосудистое образование в яйцах птиц, образованное путем слияния двух оболочек – хориона и аллантоиса – и создающее сеть мелких кровеносных сосудов, прилегающих к подскорлуповой оболочке и соединенных с эмбрионом. Он играет примерно такую же роль, как плацента у млекопитающих.

Яичник – женский репродуктивный орган, который производит яйцеклетки. У людей и прочих млекопитающих яичники парные. У самок практически всех видов птиц есть лишь один левый яичник.

Яйцевод – трубка, по которой яйцеклетка движется из яичника в сторону клоаки, превращаясь на этом пути в покрытое скорлупой яйцо. Яйцевод подразделяется на несколько участков, выполняющих разные функции: воронка, белковая часть, скорлуповая железа.

Яйцевой зуб – крепкий вырост (обычно белого цвета) на кончике верхней, а иногда и нижней челюсти у полностью развитых эмбрионов. Используется птенцом для продырявливания скорлупы в момент вылупления.

Яйцо – зрелая женская половая клетка.

рН – логарифмическая шкала от 1 до 14, по которой измеряется кислотность (нижние значения) и щелочность (верхние значения).

Список видов птиц

К названиям видов птиц, которые упомянуты в тексте, добавлены научные наименования, одобренные Международным орнитологическим комитетом (www.worldbirdnames.org). Сначала в алфавитном порядке дается родовое название, затем видовое. Семейства и отряды (вроде «буревестников» и «дятлов») в этот список не включены.

Аист белый *Ciconia ciconia*
Альбатрос королевский *Diomedea epomorphora*
Альбатрос сероголовый *Thalassarche chrysostoma*
Амадина зебровая *Taeniopygia guttata*
Ани большой *Crotophaga major*
Ара голубой *Cyanopsitta spixii*
Аргус *Argusianus argus*
Баклан большой *Phalacrocorax carbo*
Бегунок двухполосый *Rhinoptilus africanus*
Бегунок египетский (крокодилов сторож) *Pluvianus aegyptius*
Большеног кустарниковый *Alectura lathamii*
Большеног филиппинский *Megapodius cumingii*
Бургомистр *Larus hyperboreus*
Буревестник обыкновенный *Puffinus puffinus*
Буревестник тонкоклювый *Ardenna tenuirostris*
Вертишейка *Jynx torquilla*
Воробей домовый *Passer domesticus*
Ворон *Corvus corax*
Ворона черная *Corvus corone*
Выпь малая *Ixobrychus minutus*
Вяхирь *Columba palumbus*
Гага обыкновенная *Somateria mollissima*
Гagara черноклювая *Gavia immer*
Гагарка *Alca torda*
Гагарка бескрылая *Alca impennis*
Галстучник *Charadrius hiaticula*
Глупыш *Fulmarus glacialis*
Голубь домашний *Columba livia*
Грач *Corvus frugilegus*
Гуира *Guira guira*
Деряба *Turdus viscivorus*
Древесница желтая *Setophaga petechia*
Дрозд белозобый *Turdus torquata*
Дрозд западноафриканский *Turdus pelios*
Дрозд певчий *Turdus philomelos*
Дрозд странствующий *Turdus migratorius*
Дрозд черный *Turdus merula*
Дятел зеленый *Picus viridis*
Дятел кокардовый *Picoides borealis*
Жаворонок полевой *Alauda arvensis*
Журавль серый *Grus grus*

Завирушка *Sylvia curruca*
Завирушка лесная *Prunella modularis*
Зарянка *Erithacus rubecula*
Зяблик *Fringilla coelebs*
Кайра толстоклювая *Uria lomvia*
Кайра тонкоклювая *Uria aalge*
Канарейка домашняя *Serinus canaria*
Канюк обыкновенный *Buteo buteo*
Качурка прямохвостая *Hydrobates pelagicus*
Качурка серая вилохвостая *Oceanodroma furcata*
Кваква зеленая *Butorides striata*
Киви обыкновенный *Apteryx australis*
Киви северный бурый *Apteryx mantelli*
Клёт-еловик *Loxia curvirostra*
Клуша *Larus fuscus*
Кондор калифорнийский *Gymnogyps californianus*
Королёк желтоголовый *Regulus regulus*
Королёк красноголовый *Regulus ignicapilla*
Крапивник *Troglodytes troglodytes*
Крчка королевская *Thalasseus maximus*
Крчка малая *Sternula albifrons*
Крчка пестроносая *Thalasseus sandvicensis*
Кроншнеп большой *Numenius arquata*
Кроншнеп средний *Numenius phaeopus*
Кряква *Anas platyrhynchos*
Кукушка обыкновенная *Cuculus canorous*
Кулик-сорока *Haematopus ostralegus*
Курица банкивская *Gallus gallus*
Курица глазчатая (лейпоа) *Leipoa ocellata*
Курица домашняя *Gallus domesticus*
Куропатка белая *Lagopus lagopus*
Куропатка тундряная *Lagopus muta*
Лазоревка *Cyanistes caeruleus*
Ласточка деревенская *Hirundo rustica*
Лунь полевой *Circus cyaneus*
Лысуха американская *Fulica americana*
Медосос новозеландский *Notiomystis cincta*
Моевка *Rissa tridactyla*
Мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca*
Нанду обыкновенный *Rhea americana*
Нырок парусиновый *Aythya valisneria*
Овсянка обыкновенная *Emberiza citrinella*
Олуша северная *Morus bassana*
Оляпка *Cinclus cinclus*
Павлин *Pavo cristatus*
Перевозчик *Actitis hypoleucos*
Перепел виргинский *Colinus virginianus*
Перепел японский *Coturnix coturnix japonica*
Пересмешник жемчужноглазый крикливый *Margarops fuscatus*

Пингвин императорский *Aptenodytes forsteri*
Пингвин королевский *Aptenodytes patagonicus*
Пингвин толстоклювый хохлатый *Eudyptes pachyrhynchus*
Плавунчик плосконосый *Phalaropus fulicarius*
Поганка красношейная *Podiceps auritus*
Попугай индийский кольчатый *Psittacula krameri*
Попугайчик волнистый *Melopsittacus undulatus*
Приния коричневобокая *Prinia subflava*
Просянка *Emberiza calandra*
Птица желтогрудая беседковая *Chlamydera lauterbachii*
Птица пятнистая беседковая *Chlamydera maculata*
Пустельга обыкновенная *Falco tinnunculus*
Пыжик алеутский *Ptychoramphus aleuticus*
Ржанка золотистая *Pluvialis apricaria*
Рябок чернолицый *Pterocles coronatus*
Сапсан *Falco peregrinus*
Сизоворонка *Coracias garrulus*
Синица большая *Parus major*
Синица длиннохвостая *Aegithalos caudatus*
Сип белоголовый *Gyps fulvus*
Сипуха обыкновенная *Tyto alba*
Скворец обыкновенный *Sturnus vulgaris*
Скопа *Pandion haliaetus*
Славка садовая *Sylvia borin*
Соловей западный *Luscinia megarhynchos*
Сорока *Pica pica*
Сплюшка *Otus scops*
Стервятник обыкновенный *Neophron percnopterus*
Страус *Struthio camelus*
Стриж белобрюхий *Tachymarptis melba*
Стриж пальмовый *Cypsiurus parvus*
Тайфунник серолицый *Pterodroma macroptera gouldi*
Тинаму большой *Tinamus major*
Ткач кукушковый *Anomalospiza imberbis*
Ткач обыкновенный общественный *Philetarius socius*
Трупиал буроголовый коровий (воловь птица) *Molothrus ater*
Трясогузка горная *Motacilla cinerea*
Тупик *Fratercula arctica*
Турако центральноафриканский гологлазый *Musophaga rossae*
Удод *Upupa epops*
Цапля серая *Ardea cinerea*
Цистикола краснолицая *Cisticola erythrops*
Чайка ацтекская *Leucophaeus atricilla*
Чайка морская *Larus marinus*
Чайка озерная *Larus ridibundus*
Чайка серая *Leucophaeus modestus*
Чайка серебристая *Larus argentatus*
Чеграва *Hydroprogne caspia*
Чернеть хохлатая *Aythya fuligula*

Чибис *Vanellus vanellus*

Чистик обыкновенный *Cerpphus grylle*

Шалашник большой серый *Chlamydera nuchalis*

Шилоклювка *Recurvirostra avocetta*

Широконоска *Anas clypeata*

Щегол обыкновенный *Carduelis carduelis*

Эму *Dromaius novahollandiae*

Эпиорнис *Aepyornis maximus*

Якана сережчатая *Jacana jacana*

Ястреб-перепелятник *Accipiter nisus*

Вкладка



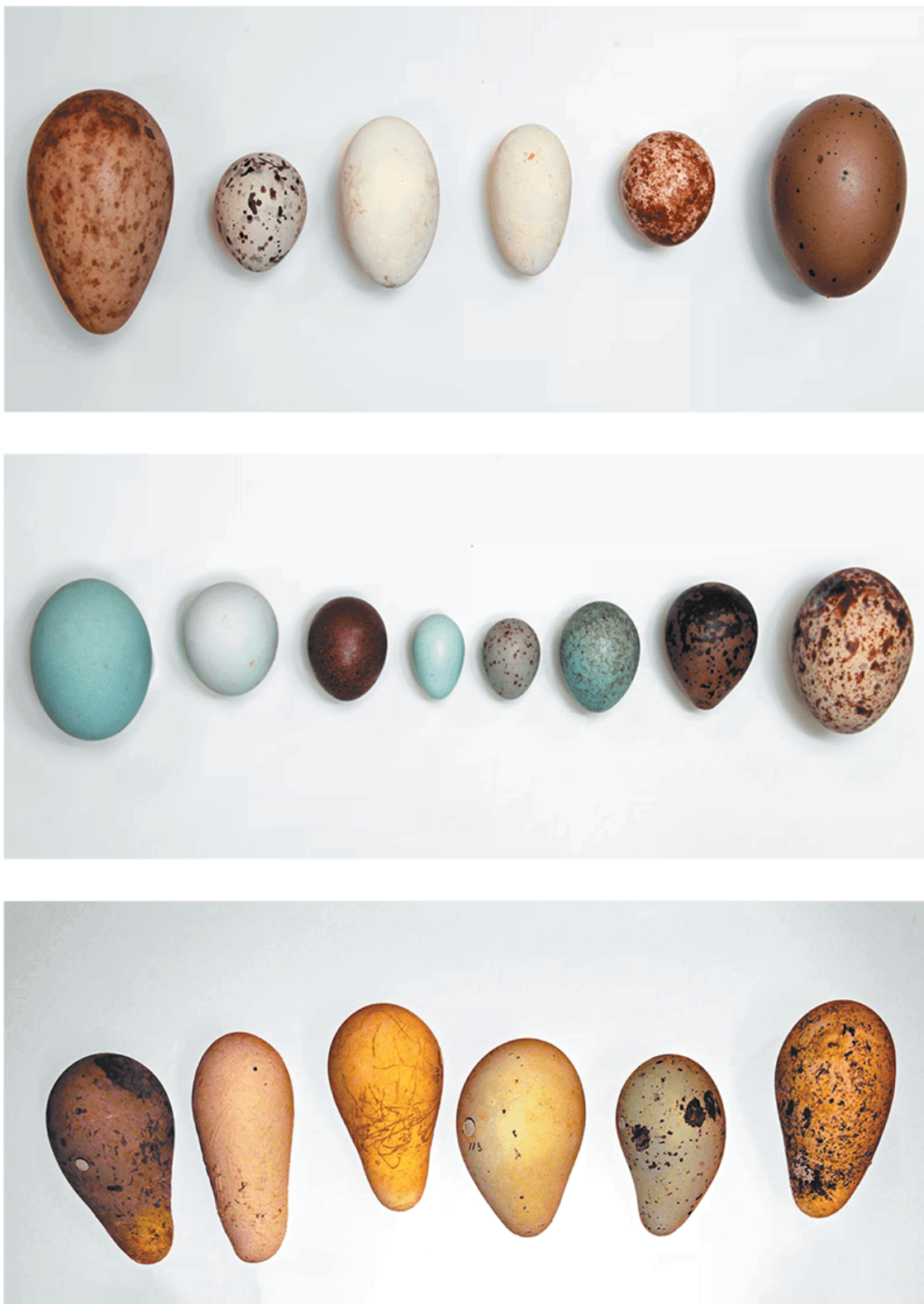
Илл. 1. Яйцо тонкоклювой кайры. Сфотографировано на гнездовом карнизе. На поверхности скорлупы видны следы загрязнения пометом. Музейные образцы, напротив, всегда безукоризненно чисты. © *T. R. Birkhead*



Илл. 2. Слева: «ск'лолаз», спускающийся по Бемптонским утесам (начало 1900-х гг.). Справа: Джордж Лаптон в 1920-е или 1930-е гг.



Илл. 3. Десятилетняя дочь Лаптона Патрисия показывает два найденных ею яйца кайры 21 июня 1931 г.



Илл. 4. Изменчивость по форме у птичьих яиц. *Сверху (слева направо):* серый журавль, моевка, большой баклан, снова большой баклан, сокол-сапсан и черноклювая гагара; *в середине:* серая цапля, полевой лунь, чеглок, обыкновенный скворец, деряба, черная ворона, золотистая ржанка и скопа; *внизу:* все яйца – необычные по форме яйца кайры, собранные Джорджем Лаптоном в Бемптоне. © T. R. Birkhead, courtesy of BMNH, Tring



Илл. 5. Гнездо странствующего дрозда. © *Bruce Lyon*



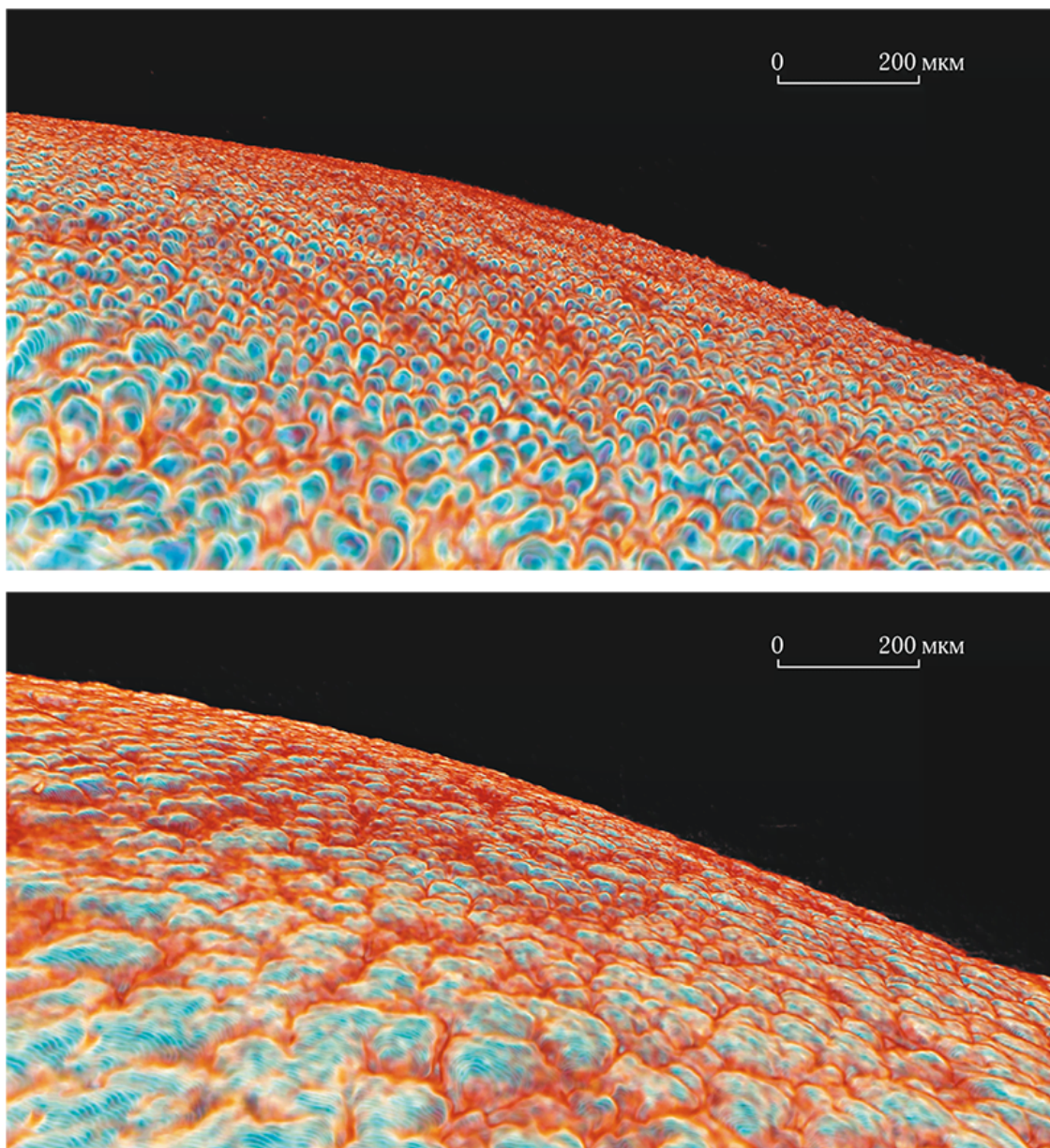
Илл. 6. Гнездо широкохвостой камышовки. © *Ray Galea*



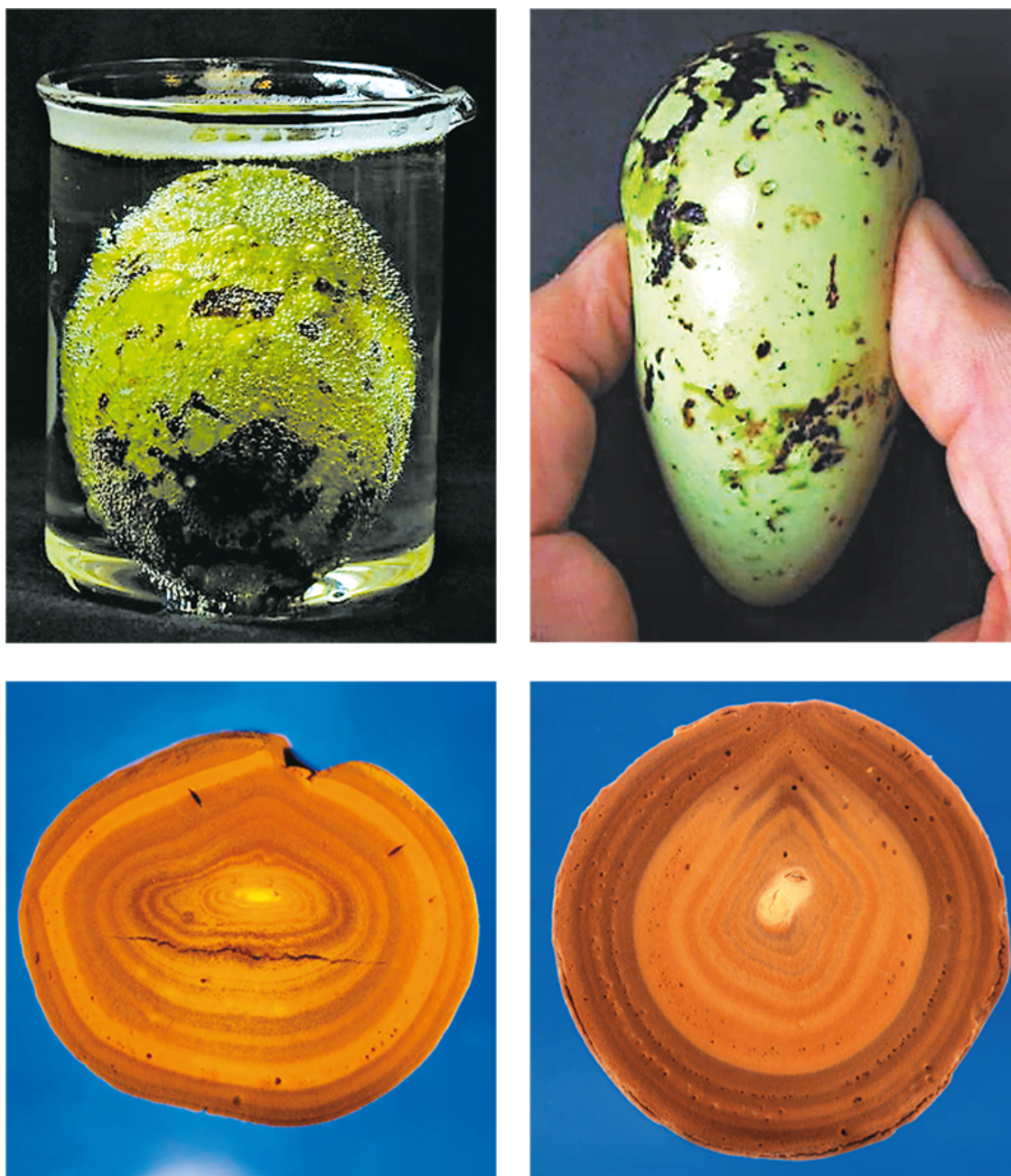
Илл. 7. Кладка сережчатой яканы. © *Bruce Lyon*



Илл. 8. Яйца зеленой кваквы. © *Bruce Lyon*



Илл. 9. Изображения поверхности яичной скорлупы, полученные методом микрокомпьютерной томографии: яйца тонкоклювой кайры (*сверху*) и гагарки (*внизу*). Обратите внимание на пупырчатую поверхность яйца кайры. Масштаб (200 мкм) относится только к переднему плану каждого изображения. © D. Jackson



Илл. 10. Яйцо кайры в белом уксусе в ходе растворения кальция скорлупы (*сверху слева*) и после того, как весь кальций растворился и «яйцо» удерживается лишь своей подскорлуповой оболочкой, но по-прежнему сохраняет окраску (*сверху справа*). *Внизу*: два примера срезов через желток яиц кайры показывают суточные слои нарастания. © J. R. Birkhead (верхние изображения), D. Hollingworth (нижние изображения)



Илл. 11. Яйца различных цистикол и ткачиков Замбии, на которых паразитируют бронзовая кукушка *Chrysococcyx caprius* и кукушковый ткач *Anomalospiza imberbis*. В каждом вертикальном ряду яйца следующих видов, слева направо: краснолицая цистикола (*Cisticola erythrops*), красноклювая буйволова птица (*Bubalornis niger*), красноплечий бархатный ткач (*Euplectes axillaris*), белокрылый бархатный ткач (*Euplectes albonotatus*), крапивниковая славка Стерлинга (*Calamonastes stierlingi*), сероспинная крапивниковая славка (*Camaroptera brevicaudata*), пустынная цистикола (*Cisticola aridula*), южный черногорлый ткач (*Ploceus velatus*), шафрановый ткач (*Ploceus xanthops*), коричневобокая приния (*Prinia subflava*), бледноголовая цистикола (*Cisticola cinnamomeus*), рыжеплечая цистикола (*Cisticola chiniana*), длиннохвостый золотой ткач (*Euplectes afer*) и ткачиковый воробей (*Plocepasser mahali*). В процессе эволюции хозяева приобрели индивидуальную изменчивость в окрасках и узорах яиц. Она помогает им распознавать и выбрасывать из гнезда яйца паразитов, сходные по окраске с их собственными. © E. Caves and C. Spottiswoode

Комментарии

1.

Drane, 1897; 1898–1899. Яйца были сфотографированы и раскрашены мистером Чарльзом Э. Т. Терри и взяты в работу (вероятно, напечатаны) компанией «Мессерс Бемроуз и сыновья» (Messers Bemrose & Sons) в Дерби. Дж. Дж. Нил принимал активное участие в деятельности Общества натуралистов Кардиффа и дважды становился его президентом. Он умер в 1919 г.

2.

Изображение дочерей Воана Палмера Дэйвиса и их подруги Энн Лаш, выдувающих яйца кайр и гагарок на Скомере в период между 1860 и 1892 гг. (цит. по: Howells, 1987). Дэйвис жил на Скомере именно в промежутке между этими датами, то есть до посещения острова Дрейна. Я проверил, оставались ли яйца, которые так прекрасно изобразил Дрейн, по-прежнему в «его» Кардиффском музее, но скорее всего их там не было. Нынешний хранитель Джулина Картер запросила бывшего куратора Питера Хаулетта, так ли это, но тот ответил, что никаких записей об этих яйцах ему обнаружить не удалось.

3.

Higginson. The Life of Birds // Atlantic Monthly 10, 1862: 368–376.

4.

Vaughan, 1998.

5.

Whittaker, 1997: дневник Джорджа Рикаби о сборе яиц в Бемптоне, найденный в букинистическом магазине, был куплен и издан Уиттакером.

6.

Промысел яиц и взрослых морских птиц сложился в Бемптоне с 1500-х гг.: существует упоминание о том, что в XVI в. правом на промысел в этих местах владел Уильям Стрикленд (Палата шахматной доски, книги по прочим вопросам королевского чиновника суда по делам казны, 1, 164/38 f.237).

7.

Birkhead, 1993.

8.

Vaughan, 1998.

9.

Дж. Уиттакер (личное сообщение, 21.02.2014).

10.

Kightly, 1984.

11.

Фотографию Патрисии Лаптон любезно предоставила семья Лаптонов.

12.

Whittaker, 1997.

13.

Cocker, 2006. В Северной Америке коллекционирование было признано противозаконным значительно раньше – в 1918 г.

14.

О птицах, меняющих пол, и о самцах, откладывающих яйца, см.: Birkhead, 2008.

15.

Дневник Джона Эвелина: <http://www.gutenberg.org/ebooks/41218>.

16.

Wood, 1958.

17.

Salmon, 2000.

18.

Newton, 1896: 182. См. также: Cole, 2016.

19.

Cocker, 2006.

20.

Одним из первых, кто предположил, что сравнительный анализ яиц может дать представление о родственных связях птиц, был Тинеманн (1825–1838). Одна из недавних схем, отражающих родство видов на материале молекулярных данных, создана: Jetz et al., 2012.

21.

Newton, 1896: 182–184.

22.

Принн (1963) ссылается на телевизионную передачу 1959 г., в которой сэр Чарльз Уилер, скульптор и президент Королевской академии, говорил о «совершенстве формы», явно проводя параллели между овалами яиц и формами женского тела. Я не смог отыскать эту телепрограмму.

23.

Manson-Bahr, 1959.

24.

Одним из немногих художников, изображавших птичьи яйца на своих холстах, был виконт Леруа де Бард (1777–1828). О скульптурах – ищите в Google: «яйцо и скульптура». Моя коллега художница Кэрри Экройд считает, что птичьи яйца просто не стоит включать в натюрморты (личное сообщение, ноябрь 2014 г.).

25.

Как ни печально сознавать, но состояние коллекции яиц кайры, принадлежавшей Лаптону, в Музее естествознания в Тринге является следствием необычного способа, каким она оказалась в Бемптоне: их очень много и они плохо документированы, если речь идет о датах и точном месте сбора. Вполне справедливо, что Музей естествознания в первую очередь заботится о коллекциях, снабженных большим количеством данных и обладающих научной ценностью.

26.

Я напрасно искал «метландские яйца»: двадцать шесть лет подряд от одной и той же самки! Они должны храниться где-нибудь, потому что были гордостью коллекции Лаптона. Вполне возможно, они пропали в период между смертью Лаптона и тем временем, когда коллекция обрела наконец прибежище в музее в Тринге.

27.

Б. Стокке (личное сообщение, 23.01.2014) выделил ДНК из оболочек яиц. Относительно ценности музейных коллекций яиц см. также: Green, 1998; Green, Scharlemann, 2003; Russell et al., 2010.

28.

Rahn et al., 1979.

29.

Gebhardt, 1964.

30.

Tyler, 1964. Куттер был президентом DOG (Deutsche Ornithologen-Gesellschaft, Германское орнитологическое общество) в 1890–1891 гг. (см.: Stresemann, 1975). Некоторые из срезов скорлупы, сделанных Натузиусом, по-прежнему находятся в Музее естествознания в Вене.

31.

Johnson (в работе: Sturkie, 2000); о толщине двух слоев подскорлуповой оболочки см. также: Romanoff, Romanoff, 1949: 144 (наружный слой несколько толще).

32.

Burley, Vadhera, 1989: 58–59. Последовательность неясна; похоже, что первоначальная кальцификация – продукт сосков (в «красной области» скорлуповой железы) – предшествует набуханию.

33.

Aristotle (Generation). Именно Уильяме Гарвею (цит. по: Whitteridge, 1981: 63), а не Аристотелю принадлежит метафора «проталкивание яйца сквозь горлышко бутылки».

34.

Информация Анжелы Тёрнер о деревенской ласточке цитируется в работе: Reynolds, Perrins, 2010.

35.

Reynolds, Perrins, 2010.

36.

Johnson, 2000: 590. Конрад Лоренц (Lorenz, 1965: 14) предполагал, что птицы, ищущие кальций, будут клевать любое белое, твердое, крошащееся вещество, которое, как он выражается на языке этологии своего времени, выступает в роли «специфического пускового механизма».

37.

Э. Роура (личное сообщение); Tordoff, 2001.

38.

Hellwald, 1931.

39.

Клесты: Рауне, 1972. Сообщение о поедании известкового раствора цитируется в: Tordoff, 2001. Оказалось, что это действительно так: в сосновых семенах содержится всего 1 % кальция, и мы не знаем, какую его часть могут использовать птицы; Джонатан Сильвертаун (личное сообщение, 30.09.14).

40.

MacLean, 1974.

41.

Mongin, Sauveur, 1974.

42.

Graveland, 1998: 45.

43.

Reynolds, Perrins, 2010.

44.

Drent, Woldendorp, 1989.

45.

Graveland, Baerends, 1997.

46.

Green, 1998. Интересно, что не существует указаний на то, что пестициды, ставшие причиной значительного уменьшения толщины скорлупы у хищных и рыбоядных птиц в середине 1940-х гг., оказали какое-то воздействие на дроздов.

47.

Reynolds, Perrins, 2010.

48.

ДДТ – это дихлордифенилтрихлорэтан; ДДЭ (дихлордифенилтрихлорэтилен) является его метаболитом. Вдохновленный фактом находки яичной скорлупы грача, Марк Кокер обсуждает проблему ДДТ в книге «Клэкстон...».

49.

Birkhead et al., 2014: 415; http://www.nytimes.com/2010/11/16/science/16condors.html?pagewanted=all&_r=0.

50.

Carson, 1962; см. также книгу: Oreskes N. and Conway E. M. Merchants of Doubt. London: Bloomsbury Press, 2010. Неоникотиноиды – другая группа пестицидов, разработанная несколько позже. Они оказывают столь же опустошительное воздействие на дикую природу. См.: Goulsen, 2013.

51.

Prynne, 1963.

52.

Grieve, 1885: 10; Thienemann, 1843.

53.

Разработаны различные методы оценки количества пор в яичной скорлупе, но ни один из них неприменим к яйцам бескрылой гагарки.

54.

Fuller, 1999.

55.

Аллантоис в яйцах птиц служит тем же целям, что и плацента у плацентарных млекопитающих.

56.

Siegfried, 2008. Хотя открытие пор в яичной скорлупе приписывается Дэви, Фабриций был близок к этому открытию в конце 1500-х гг., когда сказал следующее: «Яичная скорлупа пористая (что видно по влажному налету, который выделяется из свежего яйца, испеченного в золе)», но в его толковании пористость способствует передаче эмбриону тепла наседкой (Fabricius, 1621, цит. по: Adelman 1942: 215).

57.

Davy, 1863.

58.

Romanoff, Romanoff, 1949: 166–167.

59.

Rahn, Paganelli, Ar, 1987. Пионером в измерениях толщины яичной скорлупы был немецкий орнитолог и оолог Макс Шёнветтер (1864–1961). Он ставил целью получить образцы яичной скорлупы всех видов птиц и разработать способ количественно оценивать толщину яичной скорлупы, площадь поверхности и объем яйца по их длине, ширине и весу. Он преуспел в этом, и конечным результатом всех этих оологических (и математических) дерзаний стала объемистая книга «Руководство по оологии» (Handbook of Oology), публиковавшаяся частями с 1960 г., за год до смерти Шёнветтера. Остальные сорок шесть ее фрагментов были отредактированы и опубликованы в течение последующих тридцати лет Вильгельмом Майзе. Ее называют «великим непрочитанным шедевром орнитологии» (Maurer et al., 2010).

60.

Sossinka, 1982.

61.

Rahn, Paganelli, 1979; 1991. Многие считают Германа Рана (1912–1990) самым выдающимся, оригинальным и успешным специалистом по биологии яйца (Pappenheimer, 1996).

62.

Rahn et al., 1977, 1982.

63.

Bertin et al., 2012.

64.

Birkhead, 1993.

65.

«Pugi-»: Словарь английского языка Коллинза (Collins English Dictionary; 1991) говорит: «ошибочно от латинского *pirum* – груша».

66.

Newton, 1896; Pitman, 1964; Hauber, 2014.

67.

Bradfield, 1951. В действительности об этом ранее писал Гейрсберг (1922).

68.

Warham, 1990: 289.

69.

Prynne, 1963; Rensch, 1947; Ч. Диминг (личное сообщение).

70.

Newton, 1896.

71.

Cherry-Garrard, 1922.

72.

Hewitson, 1831. Vol. 2: xii.

73.

Andersson, 1978; см. также: Norton (1972). Нортон предположил, что остроконечная форма яйца снижает темп потери тепла, когда яйца не насиживаются.

74.

Гарвей, цит. по: Whitteridge, 1981.

75.

Дебес, со ссылкой на Рэя (1678). Хотя Рэй и Уиллоби включили в книгу краткое изложение достоверного сообщения Дебеса о биологии кайр и других морских птиц, они мало что смогли добавить от себя, хотя планировали посетить птичьи колонии у побережья Британии. Интересно, что они не упоминают мысль Гарвея о яйцах, приклеенных к скалам.

76.

Martin, 1698. Получив университетское образование, Мартин поддался на уговоры коллеги осуществить исследование западных островов Шотландии «более тщательно, чем кто-либо другой». На Сент-Килде он обнаружил процветающую общину, потреблявшую, по его словам, невероятное количество яиц. Его дневной рацион, которым его снабжали местные жители, тогда состоял из ячменного пирога и восемнадцати яиц кайры.

77.

Pennant, 1768.

78.

Blackburn, 1987; Waterton, 1835; 1871.

79.

Waterton, 1835; 1871.

80.

Hewitson, 1831.

81.

Morris, 1856; Allen, 2010.

82.

MacGillivray, 1852.

83.

Dresser, 1871–1881. Vol. 8: 753.

84.

С. М. Успенский (Uspenski, 1958: 126) писал об использовании яиц для изготовления мыла: желтки были источником жира.

85.

Belopol'skii, 1961: 6.

86.

Годы жизни Белопольского: 1907–1990.

87.

https://en.wikipedia.org/wiki/Chukchi_Sea

88.

Kaftanovski, 1941a: 60; 1951.

89.

Belopol'skii, 1961: 630.

90.

Belopol'skii, 1961: 132.

91.

Ibid.

92.

О Трофиме Лысенко (1898–1976) и его ужасном влиянии на советскую науку и общество уже много написано. Если не принимать в расчет Т. Д. Лысенко, адаптации трактовались по-разному в прошлом и в настоящее время: коренное различие состоит в том, что до 1960-х гг. большинство эволюционных представлений складывалось в рамках группового отбора (приспособлений, благоприятствующих группе особей вида), а не индивидуального отбора (благоприятствующих «эгоистичным» индивидам).

93.

Сообщение – Nowak, 2005 – основывается на интервью с Белопольским в 1959 г. на 2-й Всесоюзной орнитологической конференции в Москве.

94.

Beat Tschanz, 1920–2013. Значительная часть информации, приведенной здесь, была любезно предоставлена его учеником Полом Ингольдом (личное сообщение, 24.09.13).

95.

Cullen, 1957.

96.

Tschanz, 1990; дополнительная информация от Пола Ингольда (личное сообщение, 24.09.13).

97.

Tschanz et al., 1969; Drent, 1975.

98.

Drent, 1975: 372.

99.

Гейст (Geist, 1986) показал, что правило Бергмана неверно, но размер яиц у кайр *Uria* spp. увеличивается вместе с размером тела (Harris, Birkhead, 1985: 168).

100.

См.: Ingold (1980). Мы обнаружили, что объем яйца (эквивалент веса) объясняет менее 3 % изменчивости в степени его заостренности. Пределы, в которых одна переменная величина объясняет изменчивость другой, статистики называют «коэффициентом изменчивости» и обычно выражают в процентах. Самый простой способ понять это – представить себе отношение между ростом и весом у людей: если вес определяется исключительно ростом человека, то всю (100 %) изменчивость показателей веса можно было бы отнести на счет роста.

Но этого не происходит: количество жира в теле также оказывает значительное влияние на вес, поэтому в отношении между ростом и весом существует значительная степень разброса, и рост объясняет лишь около 50 % изменчивости по весу. 50 % – это по-прежнему биологически значимая величина, но менее 3 % – уже нет, и это настоятельно указывает на важность учета еще по крайней мере одного или большего количества факторов.

101.

Romanoff, Romanoff, 1949: 262.

102.

Romanoff, Romanoff, 1949: 286.

103.

Whittaker, 1997.

104.

Romanoff, Romanoff, 1949: 280.

105.

Фабриций, цит. по: Adelmann, 1942: 212.

106.

Ibid; Фабриций в Adelmann (1942: 212); Гарвей, цит. по: Whitteridge, 1981: 310.

107.

Barta, Szekely, 1997.

108.

Bain, 1991.

109.

Эта моя гипотеза относительно причин окраски яиц у тинаму предназначена лишь для демонстрации разных способов рассмотрения биологической проблемы. В действительности я не думаю, что их яйца несъедобны (хотя вполне могут быть такими). Проблема внешнего вида скорлупы яиц тинаму обсуждается в работе: Igic et al., 2015.

110.

В частности, Джон Рэй в XVII в. (Birkhead, 2008).

111.

Davies et al., 2012.

112.

Higham, 1963.

113.

Список предшествующих исследователей приведен в работе – Giersberg, 1922 – и включает следующие публикации: Tiedemann, 1814; Wicke, 1858; Blasius, 1867; Ludwig, 1874; Liebermann,

1878. Что окрашивание поверхности яйца происходит в скорлуповой железе, уже предполагали Carus, 1826; Coste, 1847; Leuckart, 1854.

114.

Opel, 1858; Dresser, 1871–1881. Vol. 8: 753.

115.

Sorby, 1875.

116.

Ibid.

117.

Battersby, 1985.

118.

Фактически голубовато-зеленый фоновый пигмент в яйцах ворон и дроздов был открыт за несколько лет до работы Сорби (1875) немецким исследователем Викке (1858). Считается, что это биливердин.

119.

Thomson, 1923: 278; <https://archive.org/details/biologyofbirds00thom>.

120.

Ibid.

121.

Ibid.

122.

Ibid. Обратите внимание, что Томсон (Thomson, 1923: 278) использует цветную таблицу с яйцами кайры как фронтиспис своей книги. См. обсуждение адаптивного значения осенней окраски листьев в работе: Hamilton, Brown, 2001.

123.

Kennedy, Vevers, 1976; Schmidt, 1956.

124.

Tyler, 1969: 102.

125.

Думаю, он ошибался: мой коллега Майк Харрис исследовал мертвую самку кайры с полностью сформированным и окрашенным яйцом в скорлуповой железе, и, по его словам, окраска была закреплена.

126.

Kutter, 1877–1878; Taschenberg, 1885; Romanoff, Romanoff, 1949; Gilbert, 1979.

127.

Tamura, Fuji, 1966; Lang, Wells, 1987; Pike, 2016.

128.

Romanoff, Romanoff, 1949: 100.

129.

Иэн Ньютон (личное сообщение).

130.

Обзор этих представлений дан в работе: Kilner, 2006. Исходная идея исчерпания пигмента была выдвинута в работе – Nice, 1937 – и в некоторой степени подтверждается наблюдением – Lowther, 1988 – о том, что у домового воробья необычно окрашенное последнее яйцо с большей вероятностью появляется в кладке большего размера.

131.

Maurer et al., 2011. В сравнительном исследовании – Maurer et al., 2015 – выяснилось, что скорлупа яиц у птиц, гнездящихся в замкнутых убежищах, позволяет проникать сквозь нее большему количеству света, даже с учетом толщины скорлупы. Исследователи выдвинули предположение, согласно которому ее окраска может представлять собой компромисс между пропусканием внутрь достаточного количества света и препятствием для проникновения потенциально вредного для эмбриона ультрафиолетового света. Сравнительные исследования дают потенциальные объяснения окраски яиц, но в настоящее время необходима экспериментальная проверка этих весьма продуктивных идей.

132.

Cassey et al., 2011; Maurer et al., 2015.

133.

Gaston, Nettleship, 1981: 170.

134.

Whittaker, 1997.

135.

Nathusius, цит. по: Tyler, 1964: 590.

136.

«Гнездо овсянки» (The Yellowhammer's Nest) Джона Клэра см.: <http://www.poetryfoundation.org/poem/179904>.

137.

Whittaker, 1997.

138.

<http://darwin-online.org.uk/content/frameset?itemID=F350&viewtype=text&pageseq=1>.

139.

Чаще всего самцы состязаются за самок и самки выбирают среди самцов, но иногда все складывается прямо противоположным образом. Среди птиц примером являются кулики-

плавунчики: самки крупнее, ярче окрашены и более склонны к конкуренции за полового партнера, чем самцы.

140.

Wallace A. R. Natural selection and tropical nature. 2nd ed. New York: Macmillan and Co., 1895: 378–379; см. также: Prum. Aesthetic evolution by mate choice: Darwin's really dangerous idea // Philosophical Transactions of the Royal Society B. 19 Aug. 2012: <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/367/1600/2253.full#sec-1>.

141.

Дебаты Дарвина и Уоллеса обсуждаются в работе: Cronin, 1991.

142.

Обсуждается в работе: Birkhead, 2012.

143.

Erasmus Darwin, 1794: 510, <http://quod.lib.umich.edu/e/ecco/004874881.0001.001/1:7.39.5?rgn=div3view=fulltext>. Чарльз Дарвин (1875) кратко коснулся темы птичьих яиц в книге об одомашнивании, повторяя информацию из работы: Dixon, 1848.

144.

См.: Kilner, 2006; ср. Wiemann et al., 2015. Ее авторы, что примечательно, обнаружили сине-зеленую пигментацию в скорлупе яиц динозавра *Neuquannia huangi* (овирапторид), палеонтологический возраст которого – шестьдесят шесть миллионов лет. Пигменты в этих ископаемых экземплярах – те же самые, что имеются в скорлупе у современных птиц. Тот факт, что *Neuquannia huangi*, вероятно, также насиживала яйца в частично открытом гнезде, указывает на совместную эволюцию постройки открытых гнезд и окраски яиц.

145.

В книге Уоллеса «Дарвинизм» (1889) нет упоминаний о работе Хьюитсона (Hewitson, 1831).

146.

Wallace, 1889: 214.

147.

Thomson, 1923.

148.

В работе – McAlldowie, 1886 – дано иное объяснение белой окраски яиц у птиц, гнездящихся в замкнутых укрытиях. Утверждается, что белые яйца заметны лучше, чем пигментированные, и поэтому птицы-родители с меньшей вероятностью нанесут им ущерб, наступая на них, – идея, впервые высказанная Генри Сибомом (Seebohm, 1883).

149.

Cassey et al., 2012. Обнаружили несколько соответствий между цветом яиц и биологией размножения у некоторых видов.

150.

Cook et al., 2012; Webster et al., 2009.

151.

Lovell et al., 2013.

152.

Gosler et al., 2005; Magi et al., 2012.

153.

Swynnerton, 1916.

154.

Cott, 1951, 1952; см. также: Birkhead, 2012.

155.

Butcher, Miles, 1995.

156.

Moreno, Osorno, 2003; Moreno et al., 2004, 2005.

157.

Reynolds et al., 2009.

158.

English, Montgomerie, 2011.

159.

Montevocchi, 1976; Bertram, Burger, 1981.

160.

Об этом было известно коллеге Бальдамуса – Готлибу Генриху Кунцу (1821–1911), см.: Schulze-Hagen et al. (2009).

161.

Cole and Trobe, 2011: 22.

162.

Взято из неопубликованного дневника Джона Робджента.

163.

В действительности Музей естествознания в Тринге в дальнейшем получил дневники Робджента.

164.

Кукушковый ткач (*Anomalospiza imberbis*) – единственный вид рода *Anomalospiza* из семейства вдовушковых (Viduidae).

165.

Davies, 2015.

166.

Существование таких экологических рас у обыкновенной кукушки впервые описано в 1800-е гг. Их аналоги известны в настоящее время у нескольких других видов гнездовых паразитов.

167.

См.: <https://www.zoo.cam.ac.uk>.

168.

Pennant, 1768.

169.

Гёрни (1878) ссылается на Сэма Ленга, который был скалолазом (умер в 1935 г. в возрасте пятидесяти шести лет; возможно, это его отец или иной родственник).

170.

Я не сумел найти ни одной из публикаций Грея, которая совпадает с тем, что говорит Дрессер (1871–1881), хотя мы знаем, что Грей посещал остров Эйлса-Крейг и писал о тамошних птицах. Дрессер (Dresser. Vol. 8: 572) комментирует широко распространенное на Шетландских островах поверье о том, будто кайры намеренно сбрасывают свои яйца с гнездовых карнизов, когда к ним приближается человек, чтобы не позволить ему взять их.

171.

Tuck, 1961: 127.

172.

Tschanz et al., 1969.

173.

Gaston et al., 1993.

174.

Davies, 2015.

175.

Lyon, 2003.

176.

Lyon, 2007.

177.

Bertram, 1992. Еще один вид, гнездящийся группами, для особей которого важна способность к узнаванию, – тропическая кукушка большой ани. Ее необычные яйца – голубые, с белым меловым налетом фатерита, похожие на веджвудский фаянс, – долгое время очаровывали орнитологов и оологов. Кристаллическая структура скорлупы стирается из-за трения яиц друг о друга в гнезде, и каждая самка ориентируется на степень ее стертости, чтобы распознавать и выбрасывать яйца, отложенные другими ани (Riehl, 2010).

178.

Cassey et al., 2011.

179.

Об этом см. в работе: Whitteridge, 1981: 173.

180.

Whitteridge, 1981: 173; см. также: Adelmann, 1942: 156.

181.

Whitteridge, 1981: 174.

182.

Whitteridge, 1981: 319.

183.

Whitteridge, 1981: 475.

184.

Giersberg, 1922. Указывается, что некий Джакомини использовал микроскоп в 1893 г. Специалисты по биологии домашней птицы Раймонд Перл и Мэйни Кёртис (1912) установили, что яичный белок, выделяющийся в белковой части яйцевода, значительно плотнее, чем тот, который в дальнейшем окружает желток в полностью сформированном яйце.

185.

Haines, Moran, 1940, цит. по: Romanoff, Romanoff, 1949: 169; Gole et al., 2014.

186.

Существует свыше 100 видов сальмонеллы. Некоторые из них являются возбудителями брюшного тифа, паратифов и других сальмонеллезов.

187.

Board, Tranter, 1995. Последнее предложение взято из газеты Daily Telegraph, номер от 26 декабря 2001 г.

188.

<https://www.forbes.com/sites/nadiaarumugam/2012/10/25/why-american-eggs-would-be-illegal-in-a-british-supermarket-and-vice-versa/#2960cc584050>.

189.

Van Wittich; цит. по: Romanoff, Romanoff, 1949: 495.

190.

Davy, 1863.

191.

Другой тип естествоиспытателей, более характерный для той эпохи, описан в книге Малькольма Брэдбери «Историческая личность».

192.

Baudrimont, 1847.

193.

Это впервые было установлено Натузиусом (Nathusius, 1884, 1887); см.: Tyler, 1964.

194.

Термин ДМС предложен в работе: Board, Scott, 1980. Этот слой состоит из микроскопических сфер диаметром 0,5–3 мкм (Sparks, 1994).

195.

Board, 1981; Lack, 1968.

196.

Board, 1981.

197.

Board, Tranter, 1991.

198.

Wurtz, 1890, цит. по: Romanoff, Romanoff, 1949: 499.

199.

Burley, Vadhera, 1989: 295–296.

200.

Board, Fuller, 1974; 1994; см. также: Benrani et al., 2013. Желток содержит также антитела, полученные от матери, которые способствуют защите развивающегося эмбриона от инфекций.

201.

Nys, Guyot, 2011. Фабриций (1621) заметил, что белок состоит из различных фракций (Adelmann, 1942). Роль разных фракций яичного белка еще не вполне ясна (И. Нис, личное сообщение, 10.12.14). Одно из возможных объяснений – что четыре концентрических слоя, четко различающиеся физическими и, возможно, химическими свойствами, затрудняют проникновение микробов к эмбриону. Образование халаз обсуждается в работе: Rahman et al., 2007.

202.

Rahn, 1991.

203.

Davy, 1863. О роли температуры см. в работе: Борд и Третнер (Board, Tratner, 1995), но это лишь догадка. Кислотность pH измеряется по логарифмической шкале: кислая среда = 1–2, нейтральная – 7.

204.

Cook et al., 2005.

205.

Очень редко самка может отложить два яйца в один день. Многие тропические птицы делают кладки меньшего размера, чем виды умеренных широт.

206.

Board, Fuller, 1974.

207.

Bessinger et al., 2005.

208.

Ibid.

209.

Ray, 1678: 385.

210.

Когда-то считали, что страусы оставляют яйца без присмотра или закапывают их в песок, где они инкубируются при помощи тепла солнца. Это изображают многочисленные иллюстрации средневековых рукописей. Но мало какие из этих изображений дают верную картину, поскольку страусов видели лишь немногие иллюстраторы. См.: <http://bestiary.ca/beasts/beastgallery238.htm#>.

211.

Board et al., 1982.

212.

D'Alba et al., 2014.

213.

Deeming, 2004: 63, 262.

214.

Board, Fuller, 1974.

215.

Romanoff, Romanoff, 1949.

216.

Orians, Janzen, 1974.

217.

Buffon, 1770–1783. Vol. VII: 336–253.

218.

Христиан Людвиг Нич (1782–1837), который был директором музея Галле в Германии; великий орнитолог Эрвин Штресеман в дальнейшем охарактеризовал его как «одного из самых аккуратных, внимательных и одаренных воображением морфологов из всех, кто когда-либо обращался к анатомии птиц» (Stresemann, 1975: 308). Описание копчиковой железы удода, сделанное Ничем, появляется в работе «Система птерилогрфии» (System der Pterylographie), опубликованной совместно с Г. Бурмейстером в 1840 г. и переведенной на английский язык в 1867 г. под названием «Птерилогрфия Нича» (Nitzsch's Pterylography).

219.

Bacillus licherniforis – Soler et al., 2008.

220.

Nathusius, 1879, цит. по: Tyler, 1964.

221.

Неизвестно, обладает ли белок яиц удода какими-либо особыми антимикробными свойствами.

222.

Vincze et al., 2013.

223.

Walters, 1994; Hauber, 2014.

224.

Hincke et al., 2010; Ishikawa et al., 2010, цит. по: Cassey et al., 2011.

225.

Cassey et al., 2012.

226.

С этого мы и начали...

227.

Board, Fuller, 1974; Kern et al., 1992.

228.

Beetz, 1916.

229.

Hill, 1993; Finkler et al., 1998. Интересно, что яйца рептилий гораздо более терпимы к удалению части их желтка, чем птичьи, возможно, потому что в яйцах первых содержится меньше белка. У рептилий удаление желтка приводит к появлению мелких и менее подвижных детенышей (Sinervo, 1993). У птиц белок важен, а соотношение в количестве между белком и желтком имеет решающее значение. Эксперименты, в ходе которых удалялся только желток, нарушают равновесие между белком и желтком, из-за чего бывает трудно сказать, оказало ли воздействие на эмбрион уменьшение количества желтка, или же изменение в соотношении между белком и желтком (Finkler et al., 1998).

230.

Carey, 1996; Sotherland et al., 1990; Hill, 1993; Romanoff, Romanoff, 1949.

231.

Kerridge, 2014.

232.

Ray, 1678, цит. по: Pearl, Schorpe, 1921. Птицы выделяются среди позвоночных тем, что у самок имеется лишь один (левый) яичник, что служит приспособлением к полету, уменьшая вес самки. Нелетающий киви представляет собой исключение: самка этого вида обладает двумя функционирующими яичниками.

233.

Ray, 1678: 10.

234.

Abati, 1589.

235.

Я просил Ричарда Сержантсона просмотреть исходный текст Абати на латыни, чтобы проверить, является ли приведенный ниже отрывок цитатой из этой книги, как утверждают Рэй и Уиллоби («Вероятнее всего, что самки птиц несут внутри себя с самого своего зарождения все яйца, которые они в дальнейшем будут откладывать в течение всей своей жизни»). Но четкого ответа на этот вопрос получить не удалось. (Р. Сержантсон, личное сообщение, 13.08.2013.)

236.

В 1820-е гг. Карл Эрнст фон Бэр был первым, кто рассмотрел человеческую яйцеклетку под микроскопом.

237.

Tilly et al., 2009.

238.

Waldeyer, 1870.

239.

Цит. по: Zuckerman, 1965: 136.

240.

Zuckerman, 1965.

241.

Ibid.

242.

Wallace, Kelsey, 2010.

243.

Зачем так много сперматозоидов? Самое убедительное объяснение сформулировано в гипотезе об их конкуренции. Самки многих видов спариваются за сезон с несколькими самцами. Самцы же конкурируют друг с другом за доступ к самкам, чтобы повысить свой репродуктивный успех. Обладать большим количеством сперматозоидов – наилучшая стратегия самца, позволяющая ему выиграть в ходе конкуренции с другими (Parker, 1998).

244.

Wallace, Kelsey, 2010.

245.

Tilly et al., 2011.

246.

Уиллоби и Рэй собирали материал для книг о рыбах и насекомых. Когда в 1672 г. умер Уиллоби, их планы нарушились, но Рэй продолжил работу в одиночку. После выхода из печати «Орнитологии» он опубликовал книги о рыбах (*Historia Piscium*) в 1686 г. и о насекомых (*Historia Insectorum*) в 1710 г.

247.

Whitteridge, 1981: 154.

248.

Ray, 1678: 10.

249.

Pearl, Schoppe, 1921. Какая ирония – возможно, именно здесь у птиц и заложен запас прочности, потому что у их самок имеется лишь единственный функциональный яичник, тогда как у женщины их два.

250.

Whitteridge, 1981: 173–174.

251.

Ibid.

252.

Daddi, 1896; Rogers, 1908.

253.

Grau, 1976, 1982.

254.

Следует заметить, что дихромат калия – вещество едкое и канцерогенное. Я знаю об этом с детства. Когда я был мальчиком, то имел возможность покупать этот и другие химические реактивы в магазине Рейнольдса и Брэнсона неподалеку от моей школы в Лидсе. Тогда не существовали какие-либо предупреждения или ограничения на их покупку из соображений безопасности. Grau, 1976.

255.

Roudybush et al., 1979; Astheimer, Grau, 1990.

256.

Birkhead, del Nevo, 1987; Hatchwell, Pellatt, 1990.

257.

Burley, 1988.

258.

Cunningham, Russell, 2000; Horvathova et al., 2011.

259.

Aristotle (Generation). В действительности желток не обладает идеально сферической формой, на что обратил внимание Бартельмез (Bartelmez, 1918). Если вы прорежете в яичной скорлупе окошечко, развернув яйцо острым концом вправо, то желток окажется более удлиненным слева направо, чем сверху вниз. Он также уплощен на вершине, где лежит эмбрион, а эмбрион обычно лежит наискосок, так что его голова обращена примерно «на два часа».

260.

Tarschanoff, 1884; Sotherland et al., 1990.

261.

Schwabl, 1993.

262.

Aslam et al., 2013.

263.

Gil et al., 1999.

264.

Deeming, Pike, 2013.

265.

Short, 2003. О Гарвее см. в работе: Whitteridge, 1981.

266.

Фронтиспис книги Гарвея изображает Зевса с двумя половинками яйца, выпускающего из него различных животных. Книга «Исследования о зарождении животных» была впервые опубликована в 1651 г. на латыни, а английское издание (On the Generation of Animals) вышло в 1653 г.

267.

Briggs, Wessel, 2006. Несколько естествоиспытателей наблюдали оплодотворение яиц морского ежа прежде Гертвига.

268.

Alexander, Noonan, 1979; Strassmann, 2013.

269.

Stepinska, Bakst, 2007.

270.

Astheimer et al., 1985.

271.

Очевидно, мысль о «медовом месяце» впервые использовали (Marshall and Serventy, 1956; цит. по: Warham, 1990) в отношении тонкоклювого буревестника, у которого, как и у некоторых других видов буревестников, птицы обоих полов исчезают вместе. У других улетает лишь самка (Warham, 1990: 258–260), например, у серолицего тайфунника (Imber, 1976, цит. по: Warham, 1990).

272.

Snook et al., 2011.

273.

Harper, 1904.

274.

Bennison et al., 2015.

275.

У оплодотворенного яйца имеются сперматозоиды в превителлиновом слое (ПВС), окружающем желток, отверстия в ПВС, сквозь которые проникают сперматозоиды, и эмбриональные клетки в зародышевом диске. В зародышевом диске отсутствуют эмбриональные клетки. И добавим немного неразберихи: яйца зебровой амадины иногда начинают развиваться без всякого вклада со стороны самца; это явление называется «партеногенез», поскольку в зародышевом диске присутствуют эмбриональные клетки (Birkhead et al., 2008).

276.

Hemmings, Birkhead, 2015.

277.

Swift. Gulliver's Travels. 1726.

278.

Aristotle (Generation); Wirsling, Günther, 1772; Meckel von Hemsbach, 1851; Thompson, 1908, 1917; Thomson, 1923.

279.

Purkinje, 1830; von Baer, 1828–1888; Wickmann, 1896.

280.

Wickmann, 1896.

281.

Bradfield, 1951.

282.

Wickmann, 1896; Sykes, 1953.

283.

Личное наблюдение: в насиживании принимают участие оба партнера на протяжении тридцати двух дней, сменяя друг друга через восемь – семнадцать часов. Я благодарю своих ассистентов

полевой работе Джоди Крейн и Джулию Риордан за видеозапись процесса откладки яиц, который благодаря ей можно проследить во всех подробностях.

284.

Майкл Харрис (личное сообщение, 03.10.2014). По сути, это не решает вопроса. Что нам действительно нужно для его окончательного решения, это препарировать птицу с яйцом, которое еще не сформировалось полностью.

285.

Salamon, Kent, 2014. По словам Уорхэма (Warham, 1990: 273–274), буревестники откладывают яйца острым концом вперед. Он не представляет себе, как у мелких буревестников сравнительно крупное яйцо могло бы разворачиваться перед откладкой.

286.

Андре Ансель (личное сообщение, 09.10.2014). Яйца императорского и королевского пингвинов принадлежат к числу самых мелких по отношению к размеру тела самки среди всех птиц – всего лишь 2,3 % (Williams, 1995: 23). Это значительно меньше, чем 12 % у кайры. Интересно, что самки императорского и королевского пингвинов насиживают яйца, держа их на лапах, а не на льду или на земле. Это наводит на мысль, почему кайры откладывают яйца острым концом вперед – здесь скорлупа наиболее толстая и прочная, способная наилучшим образом противостоять столкновению с подложкой. Гораздо тоньше она на тупом конце, откуда птенец выбирается при вылуплении. Мне прислали видеозаписи процесса кладки яиц у ржанкообразных чибиса и шилоклювки, сделанные Ингваром Биркьедалом и Астрид Кант соответственно. В обоих случаях яйцо выходило из клоаки острым концом вперед.

287.

Hervieux de Chanteloup, 1713.

288.

Ord, 1836. Александр Вильсон знал о том, что откладка яиц происходит рано утром. О желтой древеснице см.: McMaster et al., 1999.

289.

Davies, 2015.

290.

Ibid. Яйца кукушки полностью формируются в течение двадцати четырех часов и откладываются с интервалами в сорок восемь часов.

291.

Рэй (Ray, 1691), говоря о внебрачных копуляциях самцов, назвал их настойчивость «порочной склонностью». Считается, что у кайр, как и у многих других видов птиц, это повышает успех самцов в размножении.

292.

Birkhead et al., 1985.

293.

Ливия в первый раз вступила в брак в 43 г. до н. э. с Тиберием Клавдием Нероном (не с тем печально известным Нероном, который позднее стал императором), и это именно тот брак, о котором здесь идет речь. От него у нее было двое сыновей. Позже она вышла замуж за будущего императора Августа, с которым состояла в браке пятьдесят один год, но все попытки родить ребенка заканчивались выкидышами (Дж. Майнотт, личное сообщение, 17.10.2014).

294.

Róaumur (впервые издано в 1722 г., английское издание – в 1750 г.).

295.

Gaddis, 1955.

296.

«Патентованная гидроинкубационная машина Кантелло для получения цыплят» (Ванесса Тулмин, личное сообщение от 23.10.2014). Обзор инкубаторов – см: <http://www.theodora.com/encyclopedia/i/incubation.html>.

297.

Drent, 1975. Стоит отметить, что после нескольких дней развития эмбрионы уже выделяют некоторое количество тепла.

298.

Thaler, 1990.

299.

Ray, 1678.

300.

Boersma, Wheelwright, 1979.

301.

Birkhead, 2008: 69.

302.

О двухполосом бегунке см.: Drent, 1975, о египетском – Howell, 1979. Интересно, что Хауэлл не обнаружил никаких свидетельств присутствия специальных адаптаций в скорлупе бегунка.

303.

Ar, Sidis, 2002; Deeming, 2002. Chapter 10.

304.

Róaumur, 1750. Идея о том, что если не поворачивать яйца, то эмбрион не сможет развиваться из-за присыхания к подскорлуповой оболочке, была впервые выдвинута в работе: Dareste, 1891. О последующих исследованиях в этом направлении см.: Deeming, 2002; Baggot et al., 2002. Ч. Диминг, личное сообщение, 12.12.14.

305.

Drent, 1975.

306.

Deeming, 2002. Об относительном количестве белка в птичьих яйцах: Sotherland and Rahn, 1987; а в яйцах рептилий – Deeming, Unwin, 2004.

307.

О Хейнротте см. в работе: Schulze-Hagen, Birkhead, 2009.

308.

Lack, 1968.

309.

Burton, Tullett, 1985.

310.

Yarrell, 1826.

311.

Thomson, 1964; Garcia, 2007.

312.

Bond et al., 1988; Adelman, 1942: 224.

313.

Garcia, 2007.

314.

Bond et al., 1988.

315.

Ibid; Tschanz, 1968.

316.

Tschanz, 1968.

317.

Heinroth, 1922, цит. по: Drent, 1975; Schulze-Hagen, Birkhead, 2015: 40; Faust, 1960.

318.

Vince, 1969.

319.

Tinbergen et al., 1962.

320.

Луи Блерио пролетел двадцать три мили над Ла-Маншем в 1909 г. Фактически же Хьюитт был вторым, кто перелетел через Ирландское море, так как четырьмя днями ранее это сделал Деннис Уилсон (маршрут от Гудвика в Пембрукшире до Эннискорти в Ирландии). Но полет Хьюитта был признан более опасным. Впрочем, он не получил признания, которого, как

некоторые полагали, заслуживал, потому что новость о его успехе осталась в тени известий о крушении «Титаника», которое произошло двумя неделями ранее.

321.

Howells, 1987. Информация о Хьюитте получена от Дэвида Уилсона и Джереми Гринвуда (личное сообщение, 17.03.2014). После смерти Хьюитта «остались полные чемоданы яиц кайр, полные чемоданы яиц гагарок» (Дэвид Уилсон, личное сообщение, 17.03.2014).

322.

Джим Флегг и Джереми Гринвуд, личное сообщение, 01.02.2014.

323.

Дуглас Расселл, личное сообщение, 12.02.2014.

324.

Джин Э. Вудс, личное сообщение, 20.02.2014: «К сожалению, эта часть нашей коллекции яиц довольно обширна, но плохо хранится. Самая большая неудача в том, что этикетки с данными мы получили отдельно от самих яиц, и они большей частью не соответствовали коллекционным экземплярам. Я осмотрела яйца, но когда находила клочки бумаги с именем Лаптона (например, “из колл. Лаптона”), не сумела соотнести их ни с одним конкретным яйцом. Мне ни разу не удалось найти коробку, в которой карточки с данными находились бы вместе с яйцами». Примечание о Дюпоне: он был осужден за убийство друга в 1997 г. и умер в заключении в 2010 г.

325.

Это информация от семьи Лаптонов.

326.

Tim Birkhead, Jamie Thompson, John Biggins; пока еще не опубликованные данные.

327.

Карл Шульц-Хаген (личное сообщение).

328.

Hemmings et al., 2012.

329.

<http://www.nlm.nih.gov/medlineplus/ency/article/001488.htm>.

330.

Juniper, 2002.

331.

Hammer, Watson, 2012; Hemmings et al., 2012.

332.

Deeming, 2002; Deeming, Unwin, 2004; Deeming, Ruta, 2014.

333.

Carey, 2002 в работе: Deeming, 2002: 238–253.

334.

McElwain, Chaloner, 1996.

335.

<http://www.egginfo.co.uk/industry-data>.

336.

Lewis Carroll. Alice Through the Looking-Glass. Priestley: 1921.

337.

<https://itunes.apple.com/gb/itunes-u/loomery-scrolls/id953108274?mt=10>.

338.

Nature: <http://www.nature.com/news/stormy-outlook-for-long-term-ecology-studies-1.16185>;

Guardian: <https://www.theguardian.com/science/animal-magic/2014/nov/10/crowdsourcing-funding-seabird-guillemot-skomer>.