

На правах рукописи

**ОПАЕВ**

Алексей Сергеевич

**ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ДИВЕРГЕНЦИИ  
КРИПТИЧЕСКИХ ВИДОВ ПТИЦ  
(НА ПРИМЕРЕ КОМПЛЕКСА  
«ДРОЗДОВИДНАЯ КАМЫШЕВКА»)**

03.00.08 – зоология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва

2010

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук  
Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН  
и на Биологическом факультете МГУ им. М.В. Ломоносова

Научный руководитель:

доктор биологических наук

**Владимир Викторович Иваницкий**

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор

**Вадим Константинович Рябицев**

кандидат биологических наук

**Евгений Александрович Коблик**

Ведущая организация:

**Московский Педагогический**

**Государственный Университет**

Защита диссертации состоится 23 марта 2010 года в 14 часов на заседании  
Диссертационного совета Д 002.213.01 в Учреждении Российской академии наук  
Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу:  
119071, Москва, Ленинский проспект, д.33.

телефон/факс: (495) 952-35-84; e-mail: admin@sevin.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук  
РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.

Автореферат разослан 19 февраля 2010 года.

Ученый секретарь  
Диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

Е.А. Кацман

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Зоологи давно обратили внимание на возможность неравномерных эволюционных преобразований разных групп признаков. Но только после выхода в свет трудов Эрнста Майра (1947, 1968) этим вопросом стали интересоваться более широко. Особенно это относится к случаям, когда разные, репродуктивно изолированные виды, практически не отличаются по своему внешнему виду. В настоящее время такие виды принято называть «криптическими».

Известно, что многие криптические виды различаются по ряду других наборов признаков, в частности, акустическим. Поэтому на примере таких групп появляется возможность подойти к вопросу о возможных причинах опережающей эволюции одних групп признаков по сравнению с другими. Особый интерес в этом плане представляет изучение тех кластеров родственных форм, которые имеют аллопатрическое распространение, что свидетельствует об их недавней радиации и позволяет изучать начальные этапы видообразования. Такие работы в современной литературе редки. Наше исследование выполнено именно в таком ключе, также мы использовали более полный (по сравнению с другими авторами) набор анализируемых признаков. Это определяет актуальность нашей работы.

В качестве объекта исследования был выбран комплекс «дроздовидная камышевка», включающий 4 близких вида крупных камышевок – дроздовидная (*Acrocephalus arundinaceus*), восточная (*A. orientalis*), туркестанская (*A. stentoreus*) и австралийская (*A. australis*). Распространены они преимущественно аллопатрически и по морфо-биологическим особенностям очень близки. Ряд особенностей данной группы делают ее удобным объектом для нашего исследования. Это обитание в относительно простых станциях (заросли жестко-стебельной надводной растительности), что облегчает межвидовые сравнения, а также характерное для всего рода *Acrocephalus* разнообразие социальных систем и особенностей рекламных песен.

**Цель работы:** выявить основные направления и уровни дивергенции в комплексе «дроздовидная камышевка»; на основании полученных данных реконструировать эволюционную историю группы и обсудить возможные механизмы дивергенции.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Изучить межвидовую дифференциацию и внутривидовую изменчивость признаков внешней морфологии «дроздовидных камышевок».
2. Изучить пространственно-этологическую структуру популяций и репродуктивное поведение разных видов.
3. На основе детального анализа социального поведения и репертуара сигнальных средств (акустических и моторных) выявить уровни их дивергенции.
4. Изучить базовые особенности экологии и гнездовой биологии.
5. Изучить основные особенности акустической сигнализации, в особенности – структуру и организацию рекламной песни.
6. Оценить роль экологических и эволюционных факторов как возможных детерминантов обнаруженных межвидовых различий.

**Научная новизна работы.** Впервые проведен комплексный анализ основных направлений дивергенции в компактной группе криптических видов птиц с использованием максимально полного набора признаков. Различия между разными видами этой группы (камышевки австралийской, восточной, туркестанской и дроздовидная) выявлены по всем изученным категориям признаков – морфологическим, экологическим и поведенческим. Вкупе с имеющимися в литературе молекулярно-генетическими данными, эти материалы свидетельствует в пользу видовой самостоятельности всех четырех форм.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** На примере комплекса «дроздовидная камышевка» показана мозаичность эволюционных преобразований различных групп признаков. Продемонстрированы опережающие темпы эволюции акустических признаков по сравнению со всеми прочими. Наиболее низкими темпами эволюционных преобразований в данной группе характеризуются морфологические признаки, а также базовые особенности экологии и гнездовой биологии. Этологические признаки (особенности социального поведения и социальной организации) занимают промежуточное положение.

Полученные результаты могут быть использованы в лекционных курсах по орнитологии и теории эволюции.

**Апробация работы.** Результаты исследования были представлены на XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии (Ставрополь, 2006), II и III Конференциях молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ им. А.Н. Северцова (Москва, 2006, 2008), IV Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2007) Международной научно-практической конференции «Современная экология – наука XXI века» (Рязань, 2008), Международной научной школе молодых ученых «Популяционные и эволюционные исследования в орнитологии» (Ростов-на-Дону, 2008), Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Экология, эволюция и систематика животных» (Рязань, 2009), на межлабораторных коллоквиумах ИПЭЭ РАН.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 14 научных работ, из них 3 статьи в журналах списка ВАК.

**Объем и структура работы.** Текст диссертации изложен в рукописи объемом 309 страниц и включает: введение, 7 глав, заключение, выводы и список литературы. Работа иллюстрирована 86 рисунками и 16 таблицами. В списке литературы 257 источников, в том числе 150 на иностранных языках.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **Введении** обосновывается актуальность темы, формулируются цели и задачи, дается краткая характеристика модельной группы и степени ее изученности.

### Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы легли **полевые исследования** трех видов камышевок – дроздовидной, восточной и туркестанской, проведенные в 2003–2008 гг. в Краснодарском крае, Ростовской области и в Приморском крае России и в Джамбульской области Казахстана (общая длительность полевых исследований – 220 дней). Мы работали на постоянных площадках, где ежедневно наблюдали за поведением птиц. Найдено 40 гнезд, для большинства прослежена их судьба. Оценку размеров участков самцов проводили, вычисляя площадь, в пределах которой локализованы все места пения (или бóльшая их часть) [Рябицев, 1993].

**Морфологическую изменчивость** изучали по материалам коллекций ЗМ МГУ, ЗИН РАН и Дарвиновского музея (всего 445 экземпляров, в основном с территории бывшего СССР). Анализировали: 1) длину клюва; 2) высоту клюва; 3) ширину клюва; 4) длину хвоста; 5) длину крыла; 6) длину цевки; 7) длину заднего (первого) пальца; 8) длину когтя заднего пальца; 9) количество крупных щетинок в основании клюва; 10) наличие/отсутствие продольных пестрин на горле и груди; 11) наличие/отсутствие выраженной белой полосы над глазом. Для изучения формулы крыла измерены длины пяти маховых перьев, образующих вершину крыла. Данные анализировали при помощи пошагового дискриминантного анализа, критериев Стьюдента и Манна-Уитни.

**Акустическую сигнализацию** дроздовидной и туркестанской камышевок изучали по оригинальным фонограммам, восточной – по записям В.В. Иваницкого, австралийской – по фонограммам из фонотеки «Звуки дикой природы» (Англия). Обработано около 7 часов записи, по 10–11 самцов каждого вида. Для подробного анализа синтаксических особенностей песен были выбраны фонограммы 2 самцов восточной камышевки, по 3 – дроздовидной и австралийской и 11 – туркестанской. На первом этапе мы составляли каталоги репертуаров каждого самца. На следующем этапе для каждой особи была составлена матрица, в которой столбцы соответствуют той или иной единице репертуара, а строки – отдельным песням. В каждой строке отображали разнообразие единиц репертуара в данной песне без учета их числа и взаимного положения. Пары элементов, неслучайно встречающихся в одной песне, выявляли при помощи двухстороннего критерий Фишера с поправкой на множественные сравнения. Мы отказались от поправки Бонферрони (так как она очень консервативна), а использовали недавно введенную «вероятность обнаружения ложной зависимости» [False discovery rate (русский перевод В.А. Непомнящих, личн. сообщ.), см. Benjamini, Hochberg, 1995]. Для межвидовых сопоставлений мы оценили «упорядоченность» рекламной вокализации, как долю (в %) 1) суммы наблюдаемых встречаемостей тех элементов, неслучайность появления которых в одной песне показана критерием Фишера, от 2) суммы всех наблюдаемых встречаемостей.

**Социальное поведение и репертуары сигнальных средств.** При описании моторных компонент сигнального поведения мы следовали методу Е.Н. Панова (1978). Первым уровнем интеграции являются элементарные двигательные акты (ЭДА) – простейшие изменения положения отдельных частей тела и контурного оперения. ЭДА комбинируются в позы. В качестве единицы анализа взаимодействий членов пары использовали «взаимодействие» – зафиксированный в ходе наблюдений эпизод сближения двух птиц на расстоянии менее 10 метров. Анализировали: 1) поведение в ходе взаимодействия (длительность, минимальное расстояние между птицами и характер перемещений); 2) завершение взаимодействия (особь, первой покинувшую место событий) [подробнее см. рис. 5]. Описано 198 взаимодействий, которые классифицировали в зависимости от фазы гнездового цикла (формирования пары, гнездостроение, откладка яиц и насиживание и выкармливания птенцов и слетков).

## **Глава 2. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ**

**Ареал** группы «дроздовидных камышевок» включает Палеарктическую, Индо-Малайскую и Австралийскую зоогеографические области (рис. 1).

**Зона вторичного контакта** достоверно известна только для камышевок дроздовидной и туркестанской (юг Казахстана к северу до долины Сырдарьи). Ее размеры – около 700 x 300 км, в направлении с северо-запада на юго-восток. В некоторых местах совместного обитания показана ограниченная гибридизация между этими видами (Hansson et al., 2003; наши данные).

**Морфологическая изменчивость.** По всем метрическим признакам обнаружены достоверные отличия хотя бы одного из изученных видов от двух других. Однако значения признаков перекрываются, поэтому для точной идентификации вида необходимо использовать комплекс признаков. Наиболее ярко межвидовые различия проявляются в формуле крыла. У каждого вида мы выделили от 3 до 7 вариантов формулы крыла, часть из них перекрывается между разными видами. [Четко различать можно только дроздовидную и туркестанскую камышевок.] С учетом изменчивости, более информативным является представление данных в виде



**Рис. 1. Географическое распространение четырех видов камышевок.** В скобках указано число подвидов. Стрелкой показана зона вторичного контакта дроздовидной и туркестанской камышевок на юге Казахстана.

«обобщенной» формулы крыла. В ней указывается, какие из перьев примерно равны друг другу (знак « $\approx$ »), а какие всегда различаются по длине. «Обобщенная» формула крыла и другие выявленные нами диагностические признаки приведены в табл. 1.

Для изучения **внутривидовой изменчивости** мы условно разбили выборки по каждому виду на две группы. В составе дроздовидной камышевки традиционно выделяют два подвида (*arundinaceus* и *zarudnyi*), условная граница между которыми проходит по линии, соединяющей север Каспия и юг Уральских гор (Hartert, 1910), при этом номинативная форма занимает западную часть видового ареала. Не обнаружили достоверных различий ни по одному из изученных признаков между этими подвидами. Подвиды незначительно различаются окраской мантии, однако эти различия недостаточны для идентификации. Поэтому следует отказаться от выделения подвида *zarudnyi* (см. также: Степанян, 1978, 2003; Коблик и др., 2006). Окрасочные признаки восточной и туркестанской камышевок географической

изменчивости не обнаруживают. Зато такой изменчивости подвержены некоторые метрические признаки этих видов – длина крыла и разность длин между вторым и третьим первостепенными маховыми.

**Таблица 1. Диагностические признаки трех видов камышевок.** Для количественных признаков в скобках указан процент особей (обоих полов), определяющихся по данному признаку (в соответствии с априорной классификацией); совокупность признаков позволяет определить все экземпляры.

Диагностические признаки	Дроздовидная камышевка	Восточная камышевка	Туркестанская камышевка
Длина крыла (L), самцы	$L > 92$ (88%)	$L \leq 85$ (87%)	$85 < L \leq 92$ (72%)
Разность длин 2-го и 6-го первостепенных маховых перьев ( $\Delta L$ )	$\Delta L > 9$ (87%)	$5 < \Delta L \leq 9$ (70%)	$\Delta L \leq 5$ (87%)
Отношение больше/меньше между 2-м и 4-м маховыми перьями	$2 > 4$ (у 9.3% особей $2 = 4$ )	$2 \approx 4$	$2 < 4$ (у 2.3% особей $2 = 4$ )
«Обобщенная» формула крыла	$2 \approx 3 > 4 > 5 > 6$	$\approx 3 \approx 4 > 5 > 6$	$3 \approx 4 > 2 \approx 5 > 6$

### Глава 3. МЕСТООБИТАНИЯ И ПРОСТРАНСТВЕННО-ЭТОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

**Местообитания.** Все четыре вида камышевок наиболее часто гнездятся в тростнике. Наиболее специализированным фреагмофилом является дроздовидная камышевка. Спектр местообитаний восточной и туркестанской камышевок шире и включает также древесно-кустарниковую растительность.

**Плотность гнездования** (самцов/га) на наших контрольных площадках такова: восточная камышевка – 0.35 (Приморье, 2004 год), дроздовидная камышевка – 3.3 (Краснодарский край, 2003 год), туркестанская камышевка (юг Казахстана) – 23.3 на Калининском пруду (2005 год) и 5.6 на озере Бийликоль (2007 год). Для туркестанской камышевки возможно гнездование с относительно наибольшей плотностью.

**Пространственная структура** популяций камышевок восточной и дроздовидной сходна. Это типичные территориальные виды. Границы устанавливаются в период распределения территорий и потом не нарушаются. Размеры индивидуаль-

ных территорий широко варьируют: восточная камышевка 110–5200 м<sup>2</sup> (медиана 810 м<sup>2</sup>,  $n=22$ ), дроздовидная камышевка – 670–3900 м<sup>2</sup> (медиана 1070 м<sup>2</sup>,  $n=23$ ). Территориальная структура туркестанской камышевки более аморфна, а границы участков жестко не регламентированы. Размеры территорий относительно наименьшие: 29–721 м<sup>2</sup> (медиана 327 м<sup>2</sup>,  $n=20$ ). В отличие от двух других видов, привязанность туркестанских камышевок (обоих полов) к своим участкам в течение одного сезона не постоянна, птицы могут менять их после неудачного гнездования.

**Система спаривания** у всех трех изученных видов – факультативная последовательная полигиния. Самец не участвует в постройке гнезда и в насиживании, но во многих случаях выкармливает птенцов и слетков наравне с самкой. После того, как первая самка начинает откладку яиц, у самца, как правило, возобновляется активное пение, что можно истолковать как устремление привлечь вторую самку. Частота полигинии очень изменчива. У восточной камышевки на юге Приморья в 2004 году доля полигамных самцов составила 16% ( $n=12$ ), а в 2005 году – 39% ( $n=18$ ). Доля бигамных самцов дроздовидной камышевки (Краснодарский край, 2003 год) – 25% ( $n=12$ ), а туркестанской в обоих изученных поселениях – 33% ( $n=6$  и  $n=12$ ).

У камышевок дроздовидной и туркестанской мы установили возможность как моно-, так и политерриториальной полигинии. Во втором случае самец возобновляет пение (после привлечения самки) во вторичном центре активности, который может быть отделен от первого территорией другого самца. Это чаще наблюдается при высокой плотности поселения. У восточной камышевки отмечена только монотерриториальная полигиния: все самки самца живут на его единственной территории.

#### **Глава 4. БИОЛОГИЯ ГНЕЗДОВАНИЯ И ОСОБЕННОСТИ ГОДОВОГО ЦИКЛА**

**Годовой цикл** сходен у всех трех видов (для туркестанской камышевки рассмотрен только подвид *A. s. brunnescens*). Восточные камышевки появляются на местах гнездования в середине мая (в 2004 году – 13 мая). Дроздовидные камышевки в Краснодарском крае прилетают в конце апреля – начале мая. Примерно в те же сроки появляются на местах гнездования и туркестанские камышевки на юге

Казахстана. Самки начинают прилетать на 10 дней позже первых самцов, фактически сразу формируя пары и приступая к постройке гнезд. Общая длительность периода размножения около 1.5–2 месяцев. Цикл гнездования в норме только один.

Насиживает только самка в течение 12–14 дней после завершения яйцекладки. Птенцов выкармливают оба родителя в течение около двух недель. Слетки держаться в окрестностях гнезда еще около 10–15 дней.

В большинстве случаев после разорения гнезда самки сооружают повторное. У дроздовидной и восточной камышевок такие гнезда располагаются часто всего в 2–10 метров от разоренного. Самки туркестанских камышевок после неудачного гнездования могут покинуть участок и загнездится повторно уже с другим самцом.

**Гнезда** «дроздовидных камышевок» представляют собой глубокую чашу, приплетенную боковыми стенками к 3–5 вертикальным стеблям (у всех видов это чаще всего стебли тростника). Наиболее разнообразны используемые субстраты у камышевки восточной (3 из 16 гнезд располагалось в рябиннике *Sorbaria*, остальные – в чистом тростнике или в смешанных зарослях с непременным участием тростинка). Из 17 найденных гнезд дроздовидной камышевки только 1 крепилось к стеблям узколистного рогоза, остальные размещались в тростнике. Все 7 гнезд туркестанской камышевки располагались в тростнике. Основной гнездовой материал – фрагменты листьев и метелок тростника, а дроздовидная камышевка активно использует также водоросли (*Spyrogira* spp.).

**Таблица 2. Некоторые оологические показатели трех видов камышевок (среднее ± SD).** Индекс удлиненности вычисляли по формуле:  $V=100*(L-D)/D$ , где L – длина яйца, D – диаметр (Костин, 1977). Жирным шрифтом выделены параметры, отличающие данный вид от двух других, между собой не различимых. \*В дополнение к оригинальным данным ( $n=11$ ), мы использовали промеры ( $n=5$ ), приведенные в работе А.С. Левина и О.В. Беялова (1988).

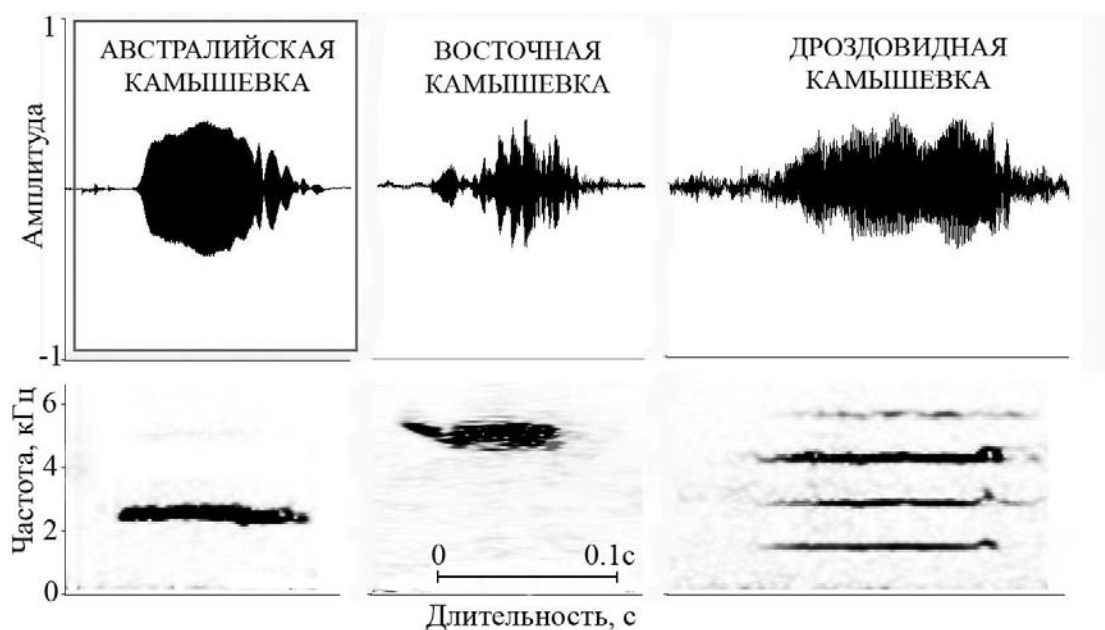
	Длина, мм	Диаметр, мм	Индекс удлиненности, %	Окраска фона
Восточная камышевка ( $n=51$ )	21.4±3	15.6±0.4	40.1±6.4	Тускло-голубоватая
Дроздовидная камышевка ( $n=57$ )	22.7±1.1	16.3±0.6	40±5	<b>Насыщенно-голубоватая</b>
Туркестанская камышевка ( $n=16^*$ )	21.8±0.7	15.9±0.6	<b>36.9±4</b>	Тускло-голубоватая

В кладке 4–5 яиц. Они окрашены в беловатые или голубоватые тона, по которому разбросаны более темные пятна различной формы. Мера сходства между видами в облике яиц (размеры и окраска) оказывается различной при использовании для сравнения разных параметров (табл. 2).

## Глава 5. АКУСТИЧЕСКАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ

Манера пения всех видов – дискретная (выделяются отдельные песни, разделенные паузами). Длительности песен и пауз достоверно ( $p < 0.05$ , критерий Манна-Уитни) различаются, но конкретные значения перекрываются у разных видов. Медианы длин песен и пауз таковы (в скобках указаны крайние значения): восточная камышевка – 3.9 с (1.5–9.2 с;  $n=110$ ) и 3.9 с (1.5–9.2 с;  $n=110$ ), дроздовидная – 5.3 с (1.8–12.3 с;  $n=100$ ) и 4.7 с (1.9–9.6 с;  $n=100$ ), туркестанская – 3.6 с (0.4–28.7 с;  $n=595$ ) и 2.9 с (0.3–49.5 с;  $n=610$ ), австралийская – 4 с (1.9–9.5 с;  $n=97$ ) и 4.3 с (1.2–12 с;  $n=97$ ). Относительно самые короткие песни свойственны туркестанской камышевке.

Многообразие **типов нот** (непрерывных элементов на сонограмме) у всех видов мы разделили на 2 группы: низкочастотные звуки с преимущественно шумовым спектром и высокочастотные тоновые. Особенность тоновых нот австралийской камышевки, выделяющая этот вид среди прочих, изображена на рис. 2.



**Рис. 2. Осциллограммы (вверху) и соответствующие спектрограммы тоновых звуков трех видов камышевок. Показана плавная амплитудная модуляция посылок австралийской камышевки – особенность, выделяющая данный вид.**

В песне всех видов можно выделить вступление и основную часть (рис. 3). Вступление – короткая серия шумовых нот, исполняющихся тише основной части.

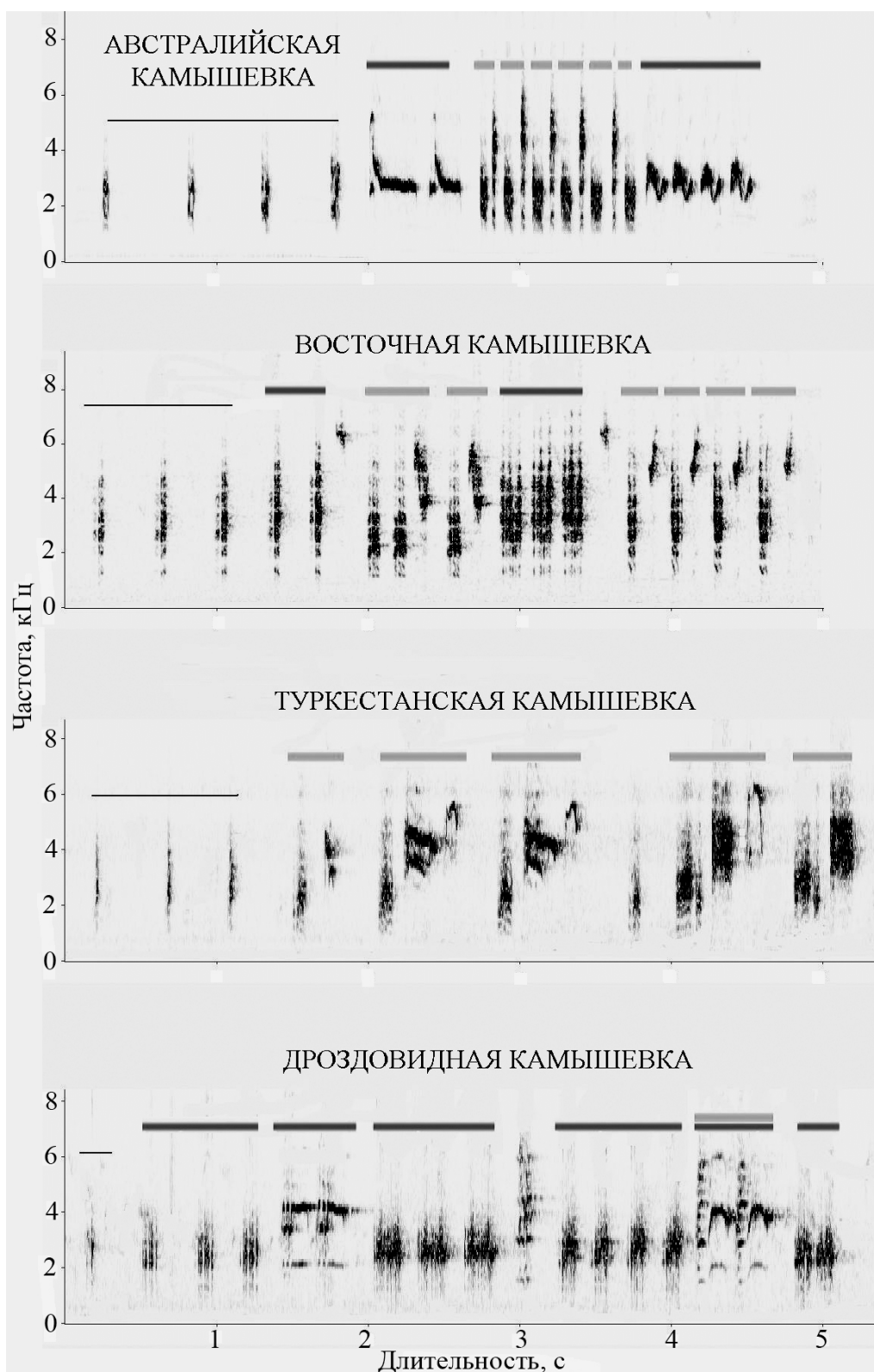
Основная часть песни **восточной камышевки** включает два типа компонент: слоги (стереотипные конструкции из нескольких разных типов нот) и гомотипические серии одинаковых нот. В состав слога входит часто 2 типа нот: в начале низкочастотная (часто повторяется 2–3 раза подряд), а за ней – тоновая. В репертуаре каждого самца ( $n=3$ ) 96–117 типов нот, из них в составе слогов – 48–63%.

Для песен **дроздовидной камышевки** характерно исполнение большинства звуков в виде гомотипических серий [75% ( $n=2111$ ) у трех изученных самцов]. В остальных случаях встречаются одиночные посылки. Слоги отсутствуют, хотя некоторые сложные звуки, формирующие гомотипические серии, можно рассматривать и в качестве слогов (рис. 3). В одну песню чаще всего (61% случаев) входит 4–6 серий (медиана 5, разброс значений 2–25,  $n=273$ ). Серии в данной песне чаще всего чередуются таким образом, что за серией шумовых нот следует серия тоновых элементов. У каждого самца 40–48 типов нот ( $n=3$ ).

Основная часть песни **туркестанской камышевки** включает в себя несколько слогов (разных или одинаковых) – от 1 до 8, чаще 3–4 (медиана 4,  $n=242$ ). В состав каждого слога входит 3–5 типов нот, то есть больше, чем у восточной камышевки. У каждого самца – от 5 до 25 типов слогов (медиана 13,  $n=11$ ).

В песне **австралийской камышевки**, как и восточной, присутствуют гомотипические серии и слоги. Сходство с последним видом проявляется и в том, что слоги австралийской камышевки часто состоят всего из двух разных нот (82%,  $n=93$ ). Число последовательных повторов одинаковых слогов в большинстве случаев (54%,  $n=944$ ) – от 2 до 4 (максимально 17), то есть больше, чем у восточной и туркестанской камышевок (у этих видов повторы более 2 раз подряд редки). В репертуаре каждого самца ( $n=3$ ) 119–141 типов нот, из них в составе слогов 35–54%, то есть несколько меньше, чем у камышевки восточной.

У каждого самца всех видов некоторые слоги или серии неслучайно встречаются совместно в одной песне (критерий Фишера). Значения «упорядоченности» рекламной вокализации у изученных самцов разных видов таковы: восточная



**Рис. 3. Примеры рекламных песен четырех видов камышевок.** Горизонтальными линиями обозначены следующие элементы песен: тонкими черными – вступление; толстыми черными – гомотипические серии одинаковых нот; толстыми серыми – слоги. Некоторые последовательности дроздовидной камышевки можно рассматривать и как гомотипические серии сложных звуков, и как серии слогов (обозначены двумя линиями).

камышевка – 5% и 22%; дроздовидная – 10%, 12% и 35%; туркестанская – 34%, 40% и 53% и австралийская – 34%, 52% и 62%. Хотя этот параметр изменчив, условно можно выделить 2 группы: 1) дроздовидная и восточная камышевки и 2) туркестанская и австралийская камышевки. Виды первой группы более свободно комбинируют различные ноты при построении данной песни (импровизация), хотя некоторые элементы неслучайно встречается в одной песне с 1–2 другими. У видов второй группы большее число элементов неслучайно встречаются совместно в одной песне, что свидетельствует о запоминании их расположения. Это позволяет выделять у этих видов классы песен – совокупности песен, схожие (хотя и не идентичные) по составу звуков. Кроме того, выделяются слоги-инициаторы, четко приуроченные к началу песни. Они могут выступать в роли «центров кристаллизации» (по: Иваницкий, Бочкарева, 2008), на основе которых формируются классы песен.

## **Глава 6. СОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ И РЕПЕРТУРЫ СИГНАЛЬНЫХ СРЕДСТВ**

**Репертуары сигнальных средств.** Репертуары элементарных двигательных актов (ЭДА) «дроздовидных камышевок» не богаты и мало выразительны, что характерно для славковых птиц. Мы выделили семь ЭДА, которые можно разделить на вегетативные [изменение положения контурного оперения: (три ЭДА)] и моторные (изменения положения частей тела: (четыре)]. По-видимому, в составе одной позы могут встречаться одновременно все ЭДА, а запреты их на комбинирование отсутствуют. Репертуары ЭДА очень сходны у трех изученных видов, но частота их использования различна у разных видов. Так, ЭДА «крылья приспущены» очень характерен для дроздовидной камышевки и реже встречается у других видов, а развернутый полу-веером хвост чаще всего отмечается у камышевки туркестанской.

По особенностям **территориального поведения** различаются камышевки дроздовидная и восточная, с одной стороны, и туркестанская – с другой. Самцы первых двух видов обладают специфическим комплексом территориального поведения, направленного на регламентацию границ территорий. У туркестанской камышевки пограничные конфронтации самцов отсутствуют.

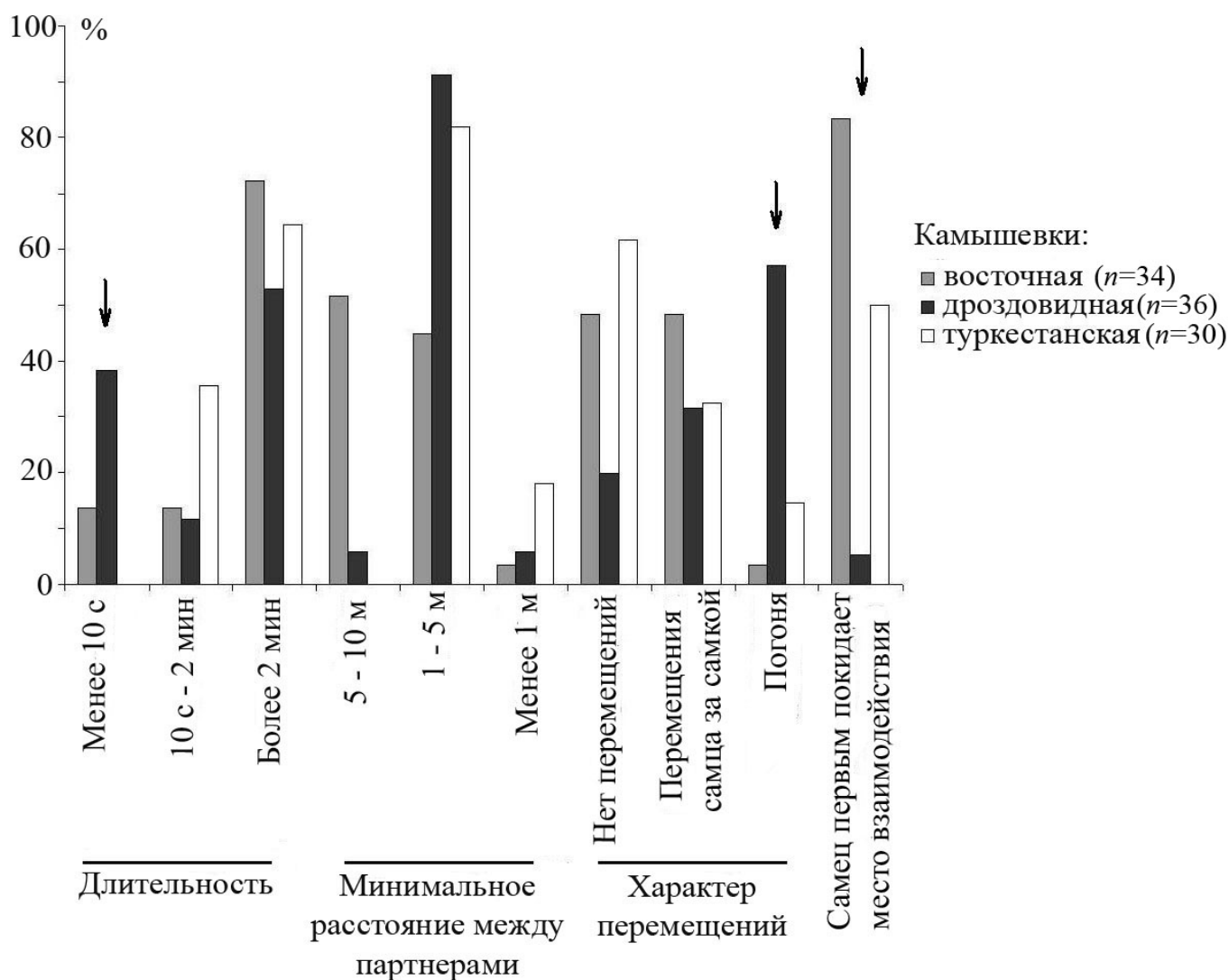
При описании **взаимодействий между членами брачной пары** мы сначала рассмотрим основные их особенности на примере камышевки восточной (изучена наиболее подробно), а затем укажем на основные отличия от других двух видов.

При появлении самки на участке самец **восточной камышевки**, прервав пение, следует за ней. Самка либо медленно перемещается в нижнем ярусе тростника, либо остается неподвижной, сидя в основании куртины тростника. В этом случае самец сближается с самкой. Экспрессивность его поведения увеличивается, а завершает взаимодействие порхающий полет самца вокруг самки (рис. 4).

Уже через несколько часов самка приступает к поиску места для гнезда. В это время ее терпимость к сближению самца снижается, а слишком настойчивые попытки самки сблизиться могут привести к погоне его за своей партнершей (хотя такие случаи редки – см. рис. 5). Постройка гнезда может начаться в день образования пары, чаще – на следующий. Только самка строит гнездо около 2–4 дней. Самец либо перемещается за самкой, собирающей гнездовой материал, либо поджидает ее около гнезда. Для стадии гнездостроения характерны различные варианты «призывного» поведения самки, которое наблюдается в случае долгого отсутствия самца поблизости, но наиболее выразительные его варианты наблюдаются, когда самец начинает активно петь. Возможно, это связано с тем, что самцы, чьи самки заняты сооружением гнезда, поют редко.



**Рис. 4. Порхающий полет самца восточной камышевки вокруг самки. Самец интенсивно трепещет согнутыми крыльями и вьется вокруг самки.**



**Рис. 5. Некоторые особенности взаимодействий членов пары на стадии гнездостроения у трех видов камышевок.** Для каждого параметра приведена доля (%) взаимодействий, в которых он наблюдался. Стрелками выделены параметры, наиболее ярко выделяющие дрозовидную камышевку среди прочих видов.

За несколько дней до яйцекладки увеличивается терпимость самки к приближению самца, что обуславливает сходство между стадиями формирования пары и «копуляции». Копуляцию у восточной камышевки наблюдать не удалось.

С началом кладки связь между самцом и самкой ослабевает. В это время самцы возобновляют активное пение.

У дрозовидной камышевки самка приступает к поиску места для гнезда уже на стадии формирования пары. Характерные для восточной камышевки «контактные» взаимодействия (порхающий полет), у этого вида очень редки. Таким образом, здесь первая фаза формирования пары сильно редуцирована. Подыскивая место для

гнезда, самка мало терпима к сближению с самцом, и в большинстве случаев при попытках самца сократить дистанцию улетает. Самец часто пускается в преследование, к погоням самца за самкой, что весьма характерно для этого вида (рис. 5).

На стадии гнездостроения самки дроздовидной камышевки значительно менее толерантны к попыткам самца к сближению, чем самки восточной. Поэтому длительность взаимодействий у первого вида короче (рис. 5). Для самок дроздовидной камышевки менее характерны различные варианты «призывного» поведения.

У **туркестанской камышевки** формирование пары происходит в наиболее мягкой форме. Для этого вида характерно, что: 1) все взаимодействия имеют место на небольшой площади (20–30 м<sup>2</sup>); 2) партнеры мало перемещаются, много времени проводя близко (менее 1 метра) друг от друга; 3) инициативу при сближении могут проявлять оба партнера (у двух других видов это более характерно для самцов).

На стадии гнездостроения поведение сходно у камышевок туркестанской и восточной. Для обеих характерна толерантность самок к приближению самца. Но у первого вида самец реже перемещается за самкой, а чаще поджидает ее у гнезда.

Поведение трех видов камышевок на стадии гнездостроения сопоставляли с использованием кластерного анализа по данным, приведенным на рис. 5. Показано, что на стадии гнездостроения поведение более сходно у камышевок восточной и туркестанской (которые формируют одну кладу) и отличается у дроздовидной.

## Глава 7. ОБСУЖДЕНИЕ

### Основные этапы эволюции комплекса «дроздовидная камышевка»

Комплекс «дроздовидная камышевка» (*Acrocephalus* s.s.) среди палеарктических камышевок является наиболее эволюционно успешным и молодым. Именно эта группа расселилась за пределы Палеарктики – центр разнообразия современных камышевок. Здесь располагаются ареалы еще двух подродов: мелкие однотонно окрашенные *Notiocichla* и пестроспинные *Calamodus*. Вопрос об их родстве с *Acrocephalus* s.s. окончательно не решен (Leisler et al., 1997; Helbig, Seibold, 1999; Fregin et al., 2009). Мы предполагаем, что к «дроздовидным камышевкам» более близки пестроспинные. Об этом говорят признаки, общие для обеих групп: 1)

основные компоненты песни – это низкочастотные шумовые звуки, многие из которых объединены в плотные серии (пачки) [у камышевок *Notiocichla* преобладают тоновые посылки]; 2) все *Notiocichla* преимущественно моногамны, а «дроздовидные» и пестроспинные камышевки склонны к полигамии (Квартальнов, 2005).

Эволюция «дроздовидных камышевок» могла происходить следующим образом. Наиболее примитивный вид – восточная камышевка. Сходством с ней обладает туркестанская камышевка, а дроздовидная и австралийская занимают более обособленное положение. Предковый вид (близкий к современной восточной камышевке) обитал в Восточной Азии. От него обособились три ветви: 1) «северо-западная» (дроздовидная камышевка), 2) «западная» (туркестанская камышевка) и 3) «южная» (австралийская камышевка и камышевки, населяющие Индонезию).

Наличие продольных пестрин у мономорфно-окрашенных видов считают анцестральным признаком (Коблик, 2001). Пестрины наиболее свойственны восточной камышевке. Архаичность этого вида подтверждают также плезиоморфные признаки, общие с пестроспинными камышевками. Для песен этих видов характерны серии слогов, каждый из которых состоит из 2-х нот – широкополосной и тоновой.

В пользу обособленного положения дроздовидной камышевки в группе свидетельствуют 1) оригинальные паттерны внутривидовой изменчивости; 2) особенности песни, в составе которой практически не встречаются слоги и 3) молекулярно-генетические данные (Leisler et al., 1997; Helbig, Siebold, 1999).

Австралийскую камышевку также отличают особенности, не характерные для прочих трех видов: 1) фонетические особенности песен (рис. 3); 2) участие самцов в гнездостроении; 3) полициклическое размножение и 4) моногамия (Berg et al., 2005, 2006; Eikenaar et al., 2003).

Возможно, «юго-восточная» группа подвидов туркестанской камышевки конспецифична с австралийской камышевкой (del Hoyo et al., 2006). В пользу этого свидетельствуют также ареалогические данные (рис. 1) и особенности морфологии (осмотрено 3 экземпляра из Индонезии, по морфологии они тяготеют к восточной или австралийской камышевкам, а не к «западной» группе подвидов туркестанской).

## **Основные направления и уровни дивергенции в комплексе «дроздовидная камышевка»**

Сравнения направлений и уровней дивергенции по изученным признакам показано в табл. 3. Полученные нами данные свидетельствуют о мозаичности эволюционных преобразований разных групп признаков. Выясняется, что мозаичность может быть характерна и для взаимосвязанных признаков. Ярким примером служит рекламная вокализация. Выявленные различия имеют неодинаковую направленность при анализе разных уровней интеграции акустического поведения. Так, камышевки туркестанская и восточная используют очень сходные звуки, но синтаксические особенности их песен различны. Песни камышевок восточной и австралийской включают в себя и гомотипические серии и слоги, но при построении песен самцы австралийской камышевки используют большее количество правил по сравнению с самцами камышевки восточной.

Полученные данные свидетельствуют также о независимой эволюции различных компонент социального поведения – территориального поведения и особенностей взаимодействий между членами пары. По особенностям территориального поведения от других видов отличается камышевка туркестанская. Анализ некоторых пространственно-временных особенностей взаимодействий членов пары выделяет камышевку дроздовидную.

Полученные данные мы сопоставили с гипотезой (выдвинутой на примере «европейских» камышевок), объясняющей эволюцию социального поведения и рекламной вокализации у птиц (Catchpole, 1980; Leisler et al., 2002). Эта гипотеза никогда не тестировалась на других, неевропейских видах того же рода. Предполагается сопряженная эволюция 1) системы спаривания; 2) территориального поведения и 3) рекламной песни. Полигамные виды занимают продуктивные местообитания, имеют большие охраняемые территории, на которых собирают большую часть корма. Относительно простая песня в этом случае облегчает индивидуально распознавание соседними самцами друг друга. Моногамные виды занимают менее продуктивные местообитания и кормятся часто за пределами участков, поэтому территориальное поведение менее развито. Песня служит в большей степени для привлечения самки.

Группы признаков		Вид				
		Восточная камышевка	Дроздовидная камышевка	Туркестанская камышевка	Австралийская камышевка*	
Глава 2	Метрические признаки					
	Окрасочные признаки					
	Паттерны внутривидовой изменчивости					
Глава 3	Местообитания					
	Территориальность					
	Система спаривания					
Глава 4	Особенности годового цикла					
	Гнезда					
	Окраска яиц					
	Форма яиц					
Глава 5	Структура звуков в составе песен					
	Синтаксические особенности песен					
	Упорядоченность рекламной вокализации					
Глава 6	Репертуар элементарных двигательных актов (ЭДА)					
	Территориальное поведение					
	Особенности поведения членов пары					

**Таблица 3. Оценка уровней различий по разным группам признаков у 4 видов камышевок.** Не выделены случаи, когда данный вид не отличается (или отличается слабо) по данной группе признаков по крайней от одного другого; выделено серым – отличия данного вида от всех прочих носят количественный характер; черным – качественный характер. \*Для австралийской камышевки приведены данные только по рекламной песне.

Считается, что в этом случае более выгодно иметь сложную и разнообразную вокализацию. Согласно нашему исследованию, признаки, входящие в данную триаду, могут эволюционировать независимо. Система спаривания у всех изученных видов одинакова, территориальное поведение несколько различно, а максимальные отличия выявлены в рекламной вокализации. Таким образом, рассмотренная гипотеза не в состоянии в полной мере объяснить направления и уровни дивергенции этих групп признаков в комплексе «дроздовидная камышевка».

Морфологических особенностей разных видов могут быть адаптивными. Известно, что у видов, специализированных к обитанию среди жестко-стебельной растительности, цевка относительно более длинная, что позволяет легче маневрировать корпусом при передвижении (Leisler, Winkler, 2002). Цевка восточной камышевки, наименее фрагмофильного вида, наиболее коротка в сравнении с другими метрическими признаками этого вида.

Предполагается также, что длина крыла напрямую связана с протяженностью миграции. Наиболее длинные миграции характерны для дроздовидной камышевки. Крыло этого вида относительно самое длинное (индекс хвост/крыло равен 79% против 88% и 87% у двух других видов).

## **ВЫВОДЫ**

1. Различия между разными видами, составляющими комплекс «дроздовидных камышевок» (австралийской, восточной, туркестанской и собственно дроздовидной камышевками] выявлены по всем категориям признаков – морфологическим, экологическим и поведенческим. Уровни и направления дивергенции разных категорий признаков неодинаковы, в чем проявляется мозаичность эволюции. Вкупе с имеющимися в литературе молекулярно-генетическими данными, наши материалы свидетельствует в пользу видовой самостоятельности всех четырех форм.
2. По совокупности морфологических признаков восточная, дроздовидная и туркестанская камышевки хорошо различаются, однако не существует единственного универсального признака, гарантирующего их 100%-ю дискриминацию. Метрические признаки восточной и туркестанской камышевок подвержены географической изменчивости. У дроздовидной камышевки этого не обнаружено, но наблюдается клинальная изменчивость окраски мантии.
3. Приспособление к обитанию в зарослях тростника (фрагмофилия) стала ведущей адаптацией в процессе эволюции комплекса «дроздовидная камышевка» и обеспечило широкую географическую экспансию этой группы птиц. Наиболее специализирована к обитанию в тростнике камышевка дроздовидная. Восточная

камышевка связана с тростником слабее всех прочих видов и может занимать на гнездовании более широкий спектр биотопов.

4. Камышевки восточная и дроздовидная – строго территориальные виды, защищающие обширные гнездовые территории и обладающие специфическим комплексом поведения, направленного на патрулирование границ. Для туркестанской камышевки характерна более аморфная территориальная структура, высокая плотность поселений и отсутствие целенаправленного патрулирования границ. Система спаривания всех видов – факультативная последовательная полигиния.
5. По окраске фона и объему яиц более сходны между собой туркестанская и восточная камышевки, тогда как по индексу удлинённости не различаются между собой камышевки дроздовидная и восточная. Характер расположения и пигментации пятен на яйцах одинаков у всех видов.
6. Дивергенция вокализации в комплексе «дроздовидная камышевка» наиболее выражена по сравнению с прочими признаками. По синтаксическим особенностям песен сходны восточная и австралийская камышевки, песни которых включают в себя как гомотипические серии, так и слоги (стереотипные последовательности из нескольких типов нот). В состав песни туркестанской камышевки входят только слоги, а дроздовидной – только серии. По фонетическим особенностям выделяется австралийская камышевка – многие звуки этого вида (в отличие от всех прочих) имеют плавную амплитудную модуляцию. У дроздовидной и восточной камышевок по ходу пения преобладает импровизация на основе случайного включения элементов (нот) в состав следующих друг за другом песен. Напротив, у камышевок австралийской и туркестанской многие элементы неслучайно встречаются совместно в одной песне, что свидетельствует о запоминании их расположения.
7. По особенностям взаимоотношений между самцом и самкой наибольшим сходством характеризуются восточная и туркестанская камышевки. В основе этого сходства лежит повышенная терпимость самок этих видов к приближению самцов в ходе социальных взаимодействий. Самки дроздовидных камышевок менее терпимы, по сравнению с самками двух других видов, к сближению самца.

Репертуары моторных компонент сигнального поведения сходны у трех изученных видов, однако частота использования некоторых из них различна у разных видов.

8. Особенности окраски оперения, экологии и рекламной вокализации позволяют считать восточную камышевку наиболее архаичной формой в составе изученного комплекса видов. Наибольшим сходством с ней обладает туркестанская камышевка, а дроздовидная и австралийская камышевки занимают более обособленное положение. Мы полагаем, что предковый вид (близкий к современной восточной камышевке) обитал в Восточной Азии. Впоследствии от него обособились три ветви, каждая из которых соответствуют ныне отдельному виду.

**Благодарности.** Я бесконечно признателен Е.Н. Панову и В.В. Иваницкому, без которых эта работа никогда бы не состоялась. Полевые исследования и обработка материала осуществлялись в тесном сотрудничестве с П.В. Квартальновым и И.М. Маровой. Благодарность за помощь в организации и проведении полевых исследований в Краснодарском крае хочется выразить В.М. Медведеву, в Ростовской области – Л.В. Маркитан, в Приморском крае – О.П. Вальчук, Р. Потапову и А. Мележику, в Казахстане – А.Э. Гаврилову, Э.И. Гаврилову, А.Ф. Ковшарю, Н.Н. Березовикову, А. Абаеву, В.Г. Колбинцеву и Н. Волковой. В работе с орнитологическими коллекциями мне помогали В.М. Лоскот, Е.А. Шаповал и, особенно, Я.А. Редькин. Фонограммы австралийской камышевки получены благодаря содействию Черил Типп (Cheryl Tipp, British Library Sound Archive). Я благодарен всем коллегам, разносторонняя помощь и ценные советы которых были очень необходимы на разных этапах данной работы: А.А. Банниковой, Л.А. Лавренченко, М.Ю. Марковцу, М.В. Холодовой, В.А. Непомнящих, Е.Ю. Павловой, В.В. Самоцкой, К.А. Роговину, А.С. Рубцову, М.В. Ушаковой, Н.А. Формозову, В.В. Федорову, А.Ю. Целлариусу и А.В. Чабовскому. Особую признательность за постоянную поддержку хочется выразить А.В. Сурову и Л.Ю. Зыковой. Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты №№ 04-04-49276, 05-04-48171, 07-04-01363, 08-04-00636 и 09-04-10056).

## Список работ, опубликованных по теме диссертации

### Статьи в журналах списка ВАК:

1. **Опаев А.С.** 2008. Социальная организация и гнездовая биология туркестанской камышевки *Acrocephalus stentoreus* (Hemprich et Ehrenberg, 1833) // Поволжский экол. журн. №4. С. 304–316.
2. **Опаев А.С.**, Марова И.М., Иваницкий В.В. 2009. Морфологическая дифференциация и географическая изменчивость дроздовидной (*Acrocephalus arundinaceus*), восточной (*A. orientalis*) и туркестанской (*A. stentoreus*) камышевок (Sylviidae, Passeriformes) // Зоол. журн. Т. 88. № 7. С. 871–882.
3. **Опаев А.С.**, Иваницкий В.В. 2010. Рекламная вокализация туркестанской камышевки (*Acrocephalus stentoreus*, Sylviidae) // Зоол. журн. Т. 89. № 2. С. 198–211.

### Статьи в сборниках и других изданиях:

1. **Опаев А.С.** 2006. К эволюции социального поведения «крупных» камышевок подрода *Acrocephalus* // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. Материалы конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН 5–6 октября 2006 года. М.: Тов-во научных изданий КМК. С. 190–198.
2. **Опаев А.С.** 2006. Серая славка // Юный натуралист. Вып. 5. С. 32–34.
3. **Опаев А.С.** 2008. Асимметрия межвидовых отношений серой славки (*Sylvia communis*) и славки-завирушки (*S. curruca*) // Современная экология – наука XXI века. Материалы международной научно-практической конференции. Рязань. С. 345–347.
4. Иваницкий В.В., Марова И.М., Квартальнов П.В., Вальчук О.П., **Опаев А.С.** 2008. Многовидовые сообщества и популяционная структура камышевок Южного Приморья // Современная экология – наука XXI века. Материалы международной научно-практической конференции. Рязань. С. 442–447.
5. **Опаев А.С.** 2009. Комплекс «дроздовидная камышевка»: структура, основные этапы диверсификации и положение в роде *Acrocephalus* // Экология, эволюция и систематика животных. Материалы всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Рязань. С. 321–322.

Тезисы конференций:

1. **Ораев А.С.**, Marova I.M., Ivanitskii V.V. 2005. The comparative study of vocalization of western (*Acrocephalus arundinaceus*) and eastern great reed (*A. orientalis*) warblers // 5<sup>th</sup> Conf. of the European Ornithol. Union. Abstract volume. P. 314.
2. **Опаев А.С.**, Марова И.М., Иваницкий В.В. 2006. Дивергенция социальных систем дроздовидной (*A. a. arundinaceus*), восточной (*A. a. orientalis*) и туркестанской (*A. stentoreus*) камышевок // Орнитологические исследования в Северной Евразии. Тез. 12-й международной орнитологической конференции Северной Евразии. Ставрополь. С. 401–403.
3. Иваницкий В.В., Марова И.М., Квартальнов П.В., Маркитан Л.В., **Опаев А.С.** 2006. Многовидовые сообщества камышевок (*Acrocephalus*, *Sylviidae*) Северной Палеарктики: этология, экология, эволюция, механизмы устойчивости // Орнитологические исследования в Северной Евразии. Тез. 12-й международной орнитол. конф. Сев. Евразии. Ставрополь. С. 229–231.
4. **Ораев А.С.**, Marova I.M., Ivanitskii V.V. 2006. Sequential organization of song in the Great Reed Warbler // J. Ornithol., V. 147. N. 5. Suppl. 1, XXIV Int. Ornithol. Congress. Abstracts. P. 223.
5. Ivanitskii V.V., Marova-Kleinbub I., **Ораев А.**, Kvartalynov P., Valchuk O. 2006. Population structure of the Oriental Reed Warbler in the Russian Far East – J. Ornithol., V. 147. N. 5. Suppl. 1, XXIV Int. Ornithol. Congress. Abstracts. P. 85.
6. **Опаев А.С.** 2007. Коммуникативное поведение восточной камышевки // IV Всероссийская конференция по поведению животных. Сб. тезисов. М.: Тов-во научных изданий КМК. С. 203–204.