

УДК 591.551:598.282/299(574.5)

**СОЦИАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И ГНЕЗДОВАЯ БИОЛОГИЯ
ТУРКЕСТАНСКОЙ КАМЫШЕВКИ –
ACROCEPHALUS STENTOREUS (HEMPRICH ET EHRENBURG, 1833)**

А.С. Опаев

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 119017, Москва, Ленинский просп., 33*

E-mail: opayev@sevin.ru

Поступила в редакцию 08.05.08 г.

Социальная организация и гнездовая биология туркестанской камышевки – *Acrocephalus stentoreus* (Hemprich et Ehrenberg, 1833). – Опаев А.С. – На основании данных, собранных в течение трех полевых сезонов на юге Казахстана, впервые описана социальная организация туркестанской камышевки. Приведены некоторые сведения по гнездовой биологии этого вида. Туркестанская камышевка имеет аморфную территориальную структуру, для которой характерно: 1) отсутствие четких границ участков обитания; 2) отсутствие специфического комплекса территориального поведения, направленного на монополизацию владений; 3) слабая связь с участком даже в продолжение одного сезона гнездования. Система спаривания – факультативная полигиния. Социальная организация и гнездовая биология туркестанской камышевки сравнивается с аналогичными параметрами двух сестринских видов – камышевками дроздовидной и восточной. Основное различие с двумя названными видами касается особенностей территориальной структуры. В отличие от туркестанской камышевки, камышевки дроздовидная и восточная – строго территориальные виды, обладающие специфическим комплексом территориального поведения. На основе полученных данных критически обсуждается предложенный европейскими орнитологами механизм эволюции социальных систем камышевок.

Ключевые слова: *Acrocephalus stentoreus*, камышевки, социальная организация, системы спаривания, эволюция социальных структур.

Social organization and nesting biology of *Acrocephalus stentoreus* (Hemprich et Ehrenberg, 1833). – Opayev A.S. – A first description of the breeding system of Clamorous Reed Warbler (*Acrocephalus stentoreus*) is presented. There are no clear borders between its home ranges. The home ranges sometimes overlap. Particular forms of the territorial behavior are lacking. The mating system is facultative polygyny. A comparison of the breeding systems of three closely-related species of the so-called «*Acrocephalus arundinaceus*-complex» is presented. The main difference between these three forms concerns some basic features of their territorial behavior. The two other species, namely, Great Reed (*A. arundinaceus*) and Oriental Reed (*A. orientalis*) Warblers, have protected territories. The territories of these species rarely overlap, particular forms of the territorial behavior are presented. The mechanism of the breeding system evolution of *Acrocephalus* warbler proposed by Bernd Leisler is critically discussed.

Key words: *Acrocephalus stentoreus*, reed warblers, breeding system, mating system, evolution of breeding systems.

ВВЕДЕНИЕ

Камышевки рода *Acrocephalus* являются весьма популярным объектом для сравнительного изучения социальной организации. Тому есть несколько причин. Прежде всего, обращает на себя внимание высокая степень симпатрии этих птиц в

ряде мест Европы: здесь бок о бок могут гнездиться до 6 видов (Иваницкий и др., 2002, 2005). Следующая особенность камышевок состоит в яркой контрастности их социальных систем. Действительно, в этой группе известны все главные типы социальной организации – моногамия, полигамия (включающая полигинию и полиандрию) и промискуитет (Квартальнов, 2005; Leisler et al., 2002). Среди тропических видов известно коммунальное гнездование (Richardson et al., 2002).

Виды, обитающие в Европе, изучены довольно хорошо, что позволило Б. Ляйслеру в 1985 г. выявить основные экологические корреляты социальных систем камышевок (Leisler, 1985). Позже эти представления были расширены, протестированы на некоторых других близких родах птиц и в итоге оформлены в четкую гипотезу (Leisler, Catchpole, 1992; Leisler et al., 2002). Согласно этой концепции, первичной стратегией размножения камышевок являлась моногамия. Переход видов к гнездованию в более продуктивных местообитаниях привел к сокращению заботы о потомстве со стороны самца и к полигинии и промискуитету. Параллельно изменилась и пространственная структура поселений: полигинные и промискуитетные виды камышевок имеют относительно более крупные территории, причем большинство корма эти птицы собирают на своих участках. Моногамные виды характеризуются полярными значениями названных параметров. Такие различия объясняются тем, что у полигамных видов выкармливает птенцов в основном самка. Сбор корма в пределах участка самца позволяет ей сэкономить время и более эффективно выкормить свое потомство.

Рассматриваемая гипотеза никогда не тестировалась на других, неевропейских видах камышевок. Особый интерес в этом отношении представляет сравнительное изучение близких, сестринских видов. Туркестанская камышевка относится к комплексу¹ «дроздовидная камышевка» (*Acrocephalus arundinaceus*) – complex), куда входят также камышевки дроздовидная *A. arundinaceus* (Linnaeus, 1758), восточная *A. orientalis* (Temminck et Schlegel, 1847) и австралийская *A. australis* (Gould, 1838). Социальная организация дроздовидной и восточной камышевок изучена уже довольно хорошо (например, Опаев и др., 2006; Dyrce, 1986; Leisler et al., 2002; Urano, 1985), по австралийской – имеются фрагментарные данные (например, Berg et al., 2006). Туркестанская камышевка принадлежит к числу наименее изученных представителей рода.

В настоящей работе приводятся описание и анализ социальной организации и гнездовой биологии туркестанской камышевки. При этом мы преследовали две взаимосвязанные задачи. Во-первых, сравнить особенности социального устройства и гнездовой биологии этого вида с социальной организацией и гнездовой биологией двух сестринских палеарктических видов камышевок – дроздовидной и восточной. Во-вторых, протестировать выявленные особенности социальной структуры туркестанской камышевки в свете упомянутой гипотезы Б. Ляйслера.

¹ Ранее все формы крупных камышевок рассматривали в качестве единого вида «дроздовидная камышевка». В настоящее время молекулярно-генетические исследования продемонстрировали видовой статус всех четырёх форм (Leisler et al., 1997; Helbig, Seibold, 1999).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Социальную организацию и гнездовую биологию туркестанской камышевки изучали в течение трех полевых сезонов (2005 – 2007 гг.) на юге Казахстана (Жамбылская область). Конкретные точки проведения стационарных исследований каждый год выбирали разные: 1) Калининский пруд, окрестности стационара «Чокпак» Института зоологии АН Казахстана, 7 – 20 мая 2005 г.; 2) озеро Каменное (Тасколь), 7 – 15 мая 2006 г.; озеро Бийликоль, 14 мая – 3 июля 2007 г. Основной материал получен в 2007 году. Всего проведено 105 часов наблюдений. Описано 9 гнезд, для 3 прослежен ход строительства.

В 2005 и 2007 гг. для стационарных наблюдений были выбраны контрольные площадки, на которых обитало соответственно 6 и 12 территориальных самцов. Площадки были закартированы, здесь практически ежедневно проводили наблюдения за птицами и осуществляли поиск гнезд. Для индивидуального распознавания часть птиц (всего 15 особей в 2005 и 2007 гг.) была отловлена в паутинные сети, помечена цветными пластиковыми кольцами и окрашена театральным гримом (по методу А.Б. Керимова).

Оценку размеров участков проводили, вычисляя площадь, в пределах которой локализованы все места пения самца (или большая их часть). Плотность поселения рассчитывали как отношение общей гнездопригодной площади (заросли тростника либо широколистного рогоза, см. ниже) на контрольной площадке к числу самцов.

Промеры гнезд выполнены штангенциркулем с точностью до 1 мм. Измеряли: 1) высоту гнезда; 2) диаметр гнезда; 3) диаметр лотка; 4) высоту лотка; 5) толщину каждого стебля, к которому приплетено гнездо; 6) высоту приплетенной к каждому стеблю части гнезда. Высоту гнезда над кочкой тростника измеряли рулеткой с точностью до 1 см.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Гнездовые и кормовые биотопы

Ареал туркестанской камышевки захватывает юг Палеарктики и большую часть Индо-Малайской области. На этой обширной территории выделяют до 9 – 10 подвидов. Рассматриваемый в настоящей работе подвид *A. s. brunnescens* обычен на водоемах всей Средней Азии.

Для гнездования представители подвида *brunnescens* выбирают почти исключительно заросли жестко-стебельной надводной растительности, произрастающей обычно моновидовыми сообществами. Чаще всего поселения вида отмечаются среди массивов тростника (*Phragmites australis*). Одно изученное нами поселение располагалось среди широколистного рогоза (*Typha latifolia*). В то же время другой вид рогоза, узколистый (*T. angustifolia*), эти птицы, по нашим наблюдениям, не заселяют. Однако в некоторых случаях поселения вида могут формироваться в не вполне типичных местообитаниях. Таковы, в частности, данные о гнездовании туркестанской камышевки в прибрежных ивняках и на полях кукурузы в Казахстане (Ковшарь, 1972).

Спектр биотопов, занимаемых другими, более южными подвидами туркестанской камышевки, демонстрирует большее разнообразие. Однако всюду это тот или

иной вариант надводной или околотовной растительности. Так, обитающий в Египте номинативный подвид предпочитает заросли папируса (*Cyperus papyrus*), а в Индо-Малайской области местные птицы охотно гнездятся в манграх и древесно-кустарниковой растительности по берегам водоемов (The birds of the Western Palearctic, 1992).

Кормовые биотопы могут быть более разнообразны, нежели гнездовые. В частности, в Казахстане камышевки весьма охотно собирают корм в кронах примыкающих к водоему деревьев (если таковые имеются). Разнообразие кормовых биотопов объясняется тем, что туркестанские камышевки, будучи достаточно крупными птицами (длина тела 16 – 18 см), предпочитают и крупные кормовые объекты. К их числу относятся крупные насекомые и другие беспозвоночные. Крупные насекомые встречаются в целом реже мелких, что приводит к расширению кормовых биотопов туркестанской камышевки и уменьшению стереотипии кормового поведения этого вида. Специальные наблюдения показали, что крупные камышевки (туркестанская, дроздовидная) менее специализированы, нежели их более мелкие сородичи (Казлаускас и др., 1986).

Прилет, участки обитания, динамика пространственной структуры поселения и саморекламмирование самцов

Туркестанские камышевки появляются на местах гнездования на юге Казахстана в самом начале мая. Так, в 2005 г. 7 мая на контрольной площадке пело 3 самца из 6, отмечена также одна самка. В 2007 г. к 14 мая на площадке держалось 6 (из 12) самцов и 2 самки. Южнее, в Таджикистане (долина р. Зеравшан), первые самцы отмечались в разные годы 29, 23 и 27 апреля (Ковшарь, 1972).

Вскоре после прилета самцы туркестанской камышевки занимают индивидуальные участки. В двух изученных нами поселениях медиана площади таких участков составили 72 ($n=8$) и 444 ($n=12$) м² на Калининском пруду и озере Бийликоль соответственно (рис. 1). Крайние значения этого параметра для всей выборки: 29 – 721 м². Плотность самцов между указанными поселениями также существенно различалась: 23.3 самца / га на Калининском пруду и 5.6 самца / га на озере Бийликоль.

Границы участков регламентированы нежестко. Для туркестанской камышевки характерна аморфная территориальная структура. У этого вида отсутствует специфический комплекс территориального поведения, направленный на установление и поддержание границ между соседними участками.

Иногда может наблюдаться даже полное или частичное перекрывание участков двух самцов. Так, в одном случае в течение двух дней участок одного самца полностью перекрывал участок второго. Эти птицы поочередно пели в одной и той же куртине широколистного роза. Однако чаще всего, даже в наиболее плотных поселениях, центры активности соседствующих самцов разделены хотя бы небольшой нейтральной зоной, посещаемой обоими соседями нерегулярно.

Относительное постоянство пограничных зон между владениями соседних самцов достигается, по-видимому, за счет привязанности самцов к своим участкам и избеганием проникать во владения соседей. Последнее предполагает взаимную

компетентность самцов о конфигурациях участков обитающих поблизости птиц. Это достигается, по нашим наблюдениям, за счет двух главных процессов. Первый, наиболее часто практикуемый новыми птицами, пытающимися занять территорию, состоит в простом наблюдении за песенной активностью и перемещениями резидентов. Второй процесс касается непосредственных взаимодействий между самцами.

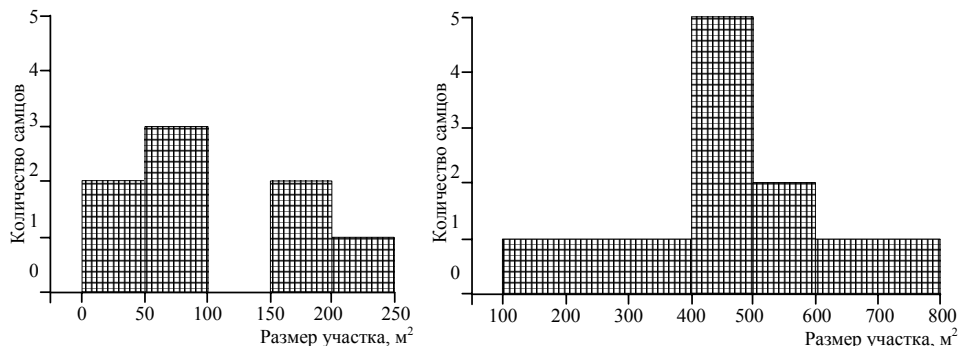


Рис. 1. Гистограммы размеров участков самцов туркестанской камышевки на Калининском пруду (а) (2005 г.) и озере Бийликоль (б) (2007 г.)

Дело в том, что, не охраняя непосредственные границы участков, самцы прогоняют других особей, залетевших в центральную часть их владения. При сильной степени возбуждения нападению могут подвергаться также и особи, оказавшиеся близ границы. Случайные залеты на участки соседей, приводящие к таким столкновениям, способствуют установлению примерных границ. Это процесс наиболее выпукло проявляет себя в тех поселениях, где плотность самцов очень велика. Например, на Калининском пруду, где 6 самцов обосновались на участке площадью всего 140 га, за 16 ч наблюдений мы отметили 15 конфликтов между самцами (в среднем 0.95 в ч), закончившихся короткими погонями. Поскольку в период рассматриваемых наблюдений поселение еще формировалось и самок почти не было, можно связывать подобные залеты с регуляцией пространственных отношений между самцами.

В уже сформировавшемся поселении нарушения границ происходят редко. Так, на озере Бийликоль в 2007 г. за 80 ч наблюдений мы отметили лишь 18 залетов (72% из которых окончились погоней за нарушителем), то есть в среднем 0.23 в ч. Любопытно, что большинство залетов наблюдалось в самый разгар сезона гнездования. В 67% ($n = 18$) случаев они были приурочены к тому моменту, когда самка, обитающая на участке, куда проникал посторонний самец, строила гнездо либо приступала к откладке яиц. Именно в этот период вероятность оплодотворения самки максимальна (это было продемонстрировано, например, на зебровой амадине *Taeniopygia guttata* Vieillot, 1817; см.: Birkhead et al., 1989). Таким образом, эти залеты вполне можно рассматривать как попытки самцов вступить во внебрачные копуляции с соседними самками. Внебрачные копуляции не представ-

ляют особой редкости у представителей рода *Acrocephalus*, они известны, например, у близкого вида – дроздовидной камышевки (Hasselquist et al., 1995; Leisler et al., 2000).

Привязанность самцов к своим участкам в продолжение одного периода гнездования не постоянна. Смена участков может осуществляться как холостыми самцами, так и уже обзаведшимися партнершей. В последнем случае главной причиной является неудачная попытка гнездования, после которой партнеры могут покинуть свой участок. Наиболее характерно это для начала сезона гнездования (май – начало июня), когда 75% ($n = 4$) самцов и 100% ($n = 4$) самок оставили территорию после разорения их гнезда. В конце июня – июле такие смены случаются реже. В это время, по нашим наблюдениям в 2007 г., оставил территорию один самец из двух. Единственная самка, по которой мы имеем такого рода данные за этот период, осталась на участке, приступив к повторному гнездованию с тем же самцом.

Покинув прежний участок, птицы могут обосноваться неподалеку для следующей попытки гнездования. Во всех случаях пара распадается, и бывшие партнеры покидают участок поодиночке. К следующей попытке размножения они приступают уже с новым партнером. Так, одна самка, гнездо которой разорили в самом конце мая, через несколько дней (3 июня) сформировала пару с другим самцом, чья территория располагалась на расстоянии около 360 м от владений ее прежнего супруга.

Занявшие участок самцы рекламируют своё владение пением. Наиболее азартно они поют в утренние и вечерние часы, менее активно днем, особенно в жаркую погоду. Туркестанские камышевки практически совсем не поют ночью. За все время наблюдений мы слышали их пение в темное время суток лишь несколько раз. Этой особенностью данный вид отличается от близких видов – дроздовидной и восточной камышевок. Самцы этих видов в начале сезона гнездования часто активно поют и ночью – особенно после заката и перед рассветом (Куренцов, 1959; Сапек, Kloubec, 2002; наши данные). Любопытно, что немногочисленные самцы дроздовидной камышевки, занимающие участки на наших контрольных площадках в 2006 и 2007 гг., пели не только днем, но и ночью, когда местные туркестанские камышевки молчали.

В некоторых ситуациях самцы при пении могут периодически совершать своеобразные демонстративные взлеты на высоту 2 – 4 метра (рис. 2). Взлетают молча, между последовательными песнями. На Калининском пруду и озере Каменном подобное поведение было очень характерно для холостых самцов. Частота взлетов может быть достаточно велика. Так, один самец за 10 мин взлетел таким образом 3 раза.

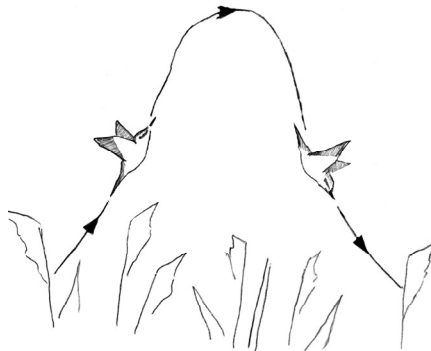


Рис. 2. Схема демонстративного взлета самца туркестанской камышевки при пении

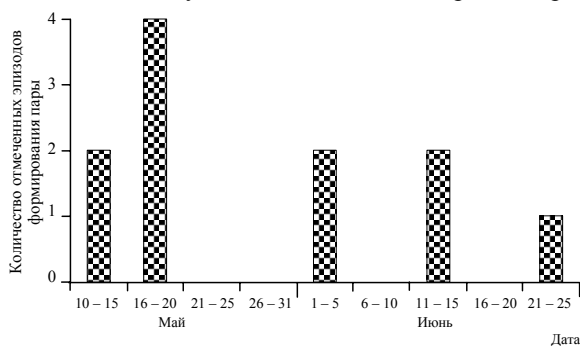
На озере Бийликоль, напротив, такое поведение не было отмечено нами ни разу за два месяца наблюдений. Можно предположить, что взлеты как особая форма демонстративного поведения реализуются чаще в условиях высокой плотности (как на Калининском пруду (см. выше) и озере Каменном, где плотность самцов была схожа) вследствие избытка социальной стимуляции.

Для дроздовидной камышевки такой вариант саморекламирования менее характерен. За два года наблюдений (2003 и 2008 гг.) мы отметили эту форму поведения лишь однажды.

Взаимоотношения полов и полигиния

Формирование пар у туркестанских камышевок – процесс скоротечный, который может длиться всего несколько часов. Все взаимодействия этого периода разворачиваются преимущественно в центральной части участка самца, на площади 30 – 50 м² ($n = 4$). В это время партнеры держатся на расстоянии редко более 2 – 3 метров друг от друга, часто сближаясь вплотную. Локализация взаимодействия типа формирования пары в центре владения самца способствует запоминанию самкой границ своего будущего участка, на котором она и приступит к сооружению гнезда.

В 2007 г. большинство пар на нашей контрольной площадке сформировалось в период с 14 по 20 мая (рис. 3). В то же время часть самок появились на участках самцов позже, уже в июне. Таким образом, временная динамика формирования



пар имела 2 пика (см. рис. 3). Наличие второго пика, по-видимому, следует связывать с повторным гнездованием самок на другом участке и с другим самцом.

Вскоре после образования пары самка приступает к строительству гнезда. Сооружение гнездовой постройки может начаться уже в день формирования пары, либо через 1 – 2 дня.

Рис. 3. Временная динамика формирования пар (озеро Бийликоль, 2007 г.)

Строит исключительно самка. Самец в это время держится рядом с самкой или в окрестностях строящегося гнезда. Большую часть гнездового материала самка собирает неподалеку от гнезда, обычно не далее 10 – 20 м. На начальных этапах гнездостроения самец может срывать, по примеру самки, гнездовой материал, бросая его, однако, через некоторое время. На сооружение постройки у самки уходит 4 – 5 дней ($n = 3$). Вскоре по завершении строительства (через 1 – 2 дня) она приступает к откладке яиц. Между первым появлением самки на участке самца и началом откладки яиц проходит в среднем 9 дней (разброс значений 6 – 14 дней; $n = 5$).

С началом откладки яиц (как правило, уже в день снесения первого яйца) большинство самцов возобновляют активное пение, прерванное появлением самки. Зачастую это происходит на некотором удалении от гнезда (в 20 – 30 метрах). В условиях высокой плотности (как на Калининском пруду – 23.3 самца/га) это приводит к занятию второй территории, отделенной от первой владением другого самца. При более низкой плотности (озеро Бийликуль: 5.6 самца/га) типичной политерриториальности (при которой первичный и вторичный центры активности самца разделены участком другой особи – см. Иваницкий, 1990) мы не наблюдали.

Насиживает только самка. Самец в это время, как правило, поет, пытаясь привлечь вторую самку. Взаимодействия самца с первой самкой происходят в это время лишь эпизодически.

Туркестанская камышевка характеризуется выраженной склонностью к полигинии. Практически все самцы возобновляют пение после приобретения первой самки, пытаясь таким образом привлечь вторую. В 2005 г., за время наших кратковременных наблюдений (4 – 20 мая), это удалось 2 самцам из 6 (33%). В 2007 г. бигамными стали 33% самцов ($n = 12$).

В выкармливании птенцов самец участвует наравне с самкой. Исключение составляют те случаи, когда на участке самца присутствует вторая самка, строящая гнездо. В такой ситуации самец почти все время проводит со второй самкой, возвращаясь к первой лишь тогда, когда вторая приступит к откладке яиц.

Несмотря на такую «опосредованную» конкуренцию между самками за внимание самца, мы ни разу не отмечали между самками агрессивных взаимодействий. Отношения первой и второй самок построены, скорее, на взаимном избегании.

Гнездовая биология

Гнездо туркестанской камышевки представляет собой глубокую чашечку, приплетенную боковыми стенками к стеблям надводной жестко-стебельной растительности (рис. 4, б). Все найденные нами гнезда помещались среди зарослей тростника.

В качестве опоры для гнезд камышевки отдают предпочтение молодым стеблям тростника в сравнении с прошлогодними. Отношение молодых стеблей к старым, используемым в качестве опоры для гнезда, составило 2:1 (таблица).

Предпочтение отдаётся молодым стеблям, по нашему мнению, из-за особенностей строительства гнезд.

На начальных стадиях строительства самки используют почти исключительно мокрые волокна прошлогодних листьев тростника, которые она достает из воды в основании куртин тростника. Приступая к сооружению гнезда, самка оплетает два стебля такими волокнами (рис. 4, а). Постепенно формируется своеобразный «гамачок». Для лучшей фиксации такого гамачка самки приплетают его на стебле за листья тростника – это предотвращает сползание конструкции вниз. Между тем листья в достаточных количествах присутствуют лишь у молодых стеблей, а у прошлогодних они зачастую оказываются обломанными.

Далее самка укрепляет постройку и достраивает ее вверх. На более поздних стадиях строительства самка в качестве цементирующего материала использует

также пух из соцветий узколистного рогоза и, в меньшем числе, водоросли. Последние в большом количестве присутствовали лишь в 1 гнезде из 7. Лоток vystylается веточками метелки тростника. Веточки метелки тростника, наряду с волокнами



Рис. 4. Гнездовая биология туркестанской камышевки: *а* – заготовка гнезда, *б* – типичное гнездо, *в* – аномально высокое гнездо – самка достроила уже имеющееся чужое разоренное гнездо, *г* – яйцо

прошлогодних листьев этого же растения, являются основным гнездовым материалом. Кроме того, 2 гнезда из 9 содержали фрагменты сброшенной кожи водяного ужа (*Natrix tessellata* (Laurenti, 1768)).

Гнездовая постройка крепится чаще всего к 3 стеблям тростника, в одном случае было использовано 4 стебля ($n = 7$).

Размеры гнезд и количественные характеристики некоторых особенностей их крепления приведены в таблице. Обращают на себя внимание относительно постоянные параметры диаметра гнезда, диаметра и высоты лотка. В то же время высота гнезда и высота

приплетенной к стеблю части гнезда более вариабельны. По-видимому, последние параметры в существенной степени определяются особенностями конкретных стеблей и/или продолжительностью строительства.

Самки туркестанских камышевок нередко могут бросать начатые заготовки гнезд (2 случая из 9), приступая к сооружению другой постройки по соседству. Для каждой следующей попытки размножения самки строят всегда новые гнезда.

Лишь в одном исключительном случае самка использовала уже готовое гнездо другой самки, которое было разорено (а его хозяйка покинула участок). Новая самка достроила уже имеющееся гнездо «вверх» и отложила туда яйца. Такое достроенное гнездо оказалось аномально высоким (высота 200 мм, рис. 4, *в*).

В полной кладке в среднем 4,8 яйца ($n = 4$). Размеры яиц: $21.9 \pm 0.7 \times 16.2 \pm 0.6$ мм ($n = 11$). Фон яйца может варьировать от белого до голубоватого, по

Параметры гнезд туркестанских камышевок
(по измерениям 6 гнезд)

Параметр	Среднее \pm стандартное отклонение	Число измерений (n)
Высота гнезда, мм	196 ± 40	6
Внешний диаметр гнезда, мм	88 ± 5	6
Диаметр лотка, мм	70 ± 3	6
Высота лотка, мм	62 ± 7	6
Высота над кочкой тростника, см	73 ± 6	4
Толщина используемых для опоры стеблей тростника, мм	9 ± 2	18
Высота приплетенной к стеблю части гнезда, мм	141 ± 43	18
Соотношение молодой / старый стебель тростника в качестве опоры гнезда	2 : 1	18

которому разбросаны неправильной формы пятна болотного или синеватого цветов (рис. 4, з).

Из найденных нами 6 гнезд с яйцами все оказались разорены. 2 гнезда разорили в процессе откладки яиц, а 4 – во время насиживания. По всей вероятности, причиной этого являются многочисленные в районе исследования *N. tessellata*, которые хорошо лазают по стеблям тростника и могут питаться птичьими яйцами.

*Сравнительный анализ социальных систем
палеарктических представителей комплекса «дроздовидная камышевка»*

Предварительное сравнение социальных систем палеарктических представителей комплекса «дроздовидная камышевка» уже было проведено нами ранее (Опаев и др., 2006). Наиболее яркие различия обнаруживаются в территориальном поведении этих видов. Дроздовидная и восточная камышевка являются типичными территориальными видами. Самцы этих видов занимают эксклюзивные территории, конфигурация которых остается постоянной на протяжении сезона гнездования. Для установления и поддержания границ имеется специфический комплекс территориального поведения: сюда относятся патрулирование границ и особая форма демонстративного поведения – пограничные конфликты соседствующих самцов. Туркестанская камышевка характеризуется аморфной территориальной структурой. У этого вида нет четких границ между владениями соседних самцов, конфигурация и локализация участка конкретного самца может меняться в продолжение сезона гнездования. Специфический комплекс территориального поведения у этого вида отсутствует.

Межвидовые сопоставления систем спаривания и гнездовой биологии выявляют их принципиальное сходство у всех трех видов. Особенности гнездовой биологии (расположение и структура гнезда) в целом очень схожи. Все виды характеризуются выраженной склонностью к полигинии. Так, в разных популяциях дроздовидной камышевки вторую самку удастся привлечь от 13 до 55% самцов (Пукас, 1988; Опаев и др., 2006; Dyrce, 1986). Аналогичный показатель у восточной камышевки варьирует от 15 до 80% (Опаев и др., 2006; Urano, 1985; Ezaki, 1990; Ueda, 2002).

Таким образом, основное отличие туркестанской камышевки от камышевок дроздовидной и восточной сводится к межвидовым различиям в территориальной структуре. Система спаривания и биология гнездования сходны у всех трех видов.

Сопоставление с другими представителями рода *Acrocephalus* демонстрирует применимость указанного тренда и для них. Например, все представители «пестроспинных» камышевок подрода *Calamodus* имеют тем или иным способом реализуемую склонность к полигинии (Квартальнов, 2005), а мелкие однотонно окрашенные камышевки (подрод *Notiocyclus*) моногамны. Что касается территориальной структуры, то она может широко варьировать в пределах одного подрода. Так, участки соседних самцов вертявой камышевки *Acrocephalus paludicola* (Viellot, 1817) широко перекрываются (Schulze-Hagen et al., 1999). А относящаяся к тому же подроду *Calamodus* камышевка-барсучок *Acrocephalus schoenobaenus* (Linnaeus, 1758) – строго территориальный вид (Квартальнов, 2005).

Приведенные данные позволяют с осторожностью говорить о том, что в пределах комплекса «дроздовидная камышевка» (и, возможно, всего рода *Acrocephalus*) территориальное поведение эволюционирует быстрее системы спаривания.

*Гипотеза Б. Ляйслера и эволюция социальных систем
в комплексе «дроздовидная камышевка»*

Полученные данные противоречат гипотезе Б. Ляйслера по крайней мере в двух аспектах. Во-первых, по мнению этого автора, полигамные виды обладают большими охраняемыми территориями. Туркестанская камышевка характеризуется выраженной склонностью к полигинии. Однако, в сравнении со своими близкими родственниками, камышевками дроздовидной и восточной, этот вид имеет небольшие участки обитания (Опаев, 2006), границы между которыми у соседних самцов не регламентированы. По особенностям своей территориальной структуры этот вид приближается, скорее, к моногамным камышевкам подрода *Notiocichla* (Опаев, 2006).

Во-вторых, по мнению Б. Ляйслера, переход к гнездованию в более продуктивных местообитаниях приводит к развитию полигинии. Сопоставление между собой палеарктических представителей комплекса «дроздовидная камышевка» не подтверждает этот тезис. Тростниковые заросли, в которых гнездятся камышевки, относят к весьма продуктивным биотопам (например, Orians, 1980). Восточная камышевка является наименее специализированным фрагмофилом. Этот вид может заселять широкий спектр биотопов, например прибрежные ивняки (Панов, 1973) или опушки лесов (Поливанова, 1971) – местообитания, видимо, менее продуктивные. Между тем полигиния развита у этого вида ничуть не меньше, чем у таких более специализированных фрагмофилов, как камышевки дроздовидная и туркестанская.

Таким образом, особенности социальной организации туркестанской камышевки не объясняются в полной мере гипотезой Б. Ляйслера. Ранее (Опаев, 2006) нами было высказано предположение, что особенности территориальной структуры туркестанской камышевки могли сформироваться как специфическая адаптация к гнездованию в моновидовых сообществах.

Камышевки дроздовидная и восточная на обширных пространствах своих ареалов обитают совместно еще с несколькими, более мелкими, видами камышевок. Такие симпатричные виды гнездятся чаще всего в одном местообитании. В этих условиях крупным камышевкам (дроздовидная, восточная), безоговорочно выигрывающим у своих более мелких родственников конкуренцию за пространство, может быть выгодно иметь строго территориальную структуру поселений. На свои участки эти птицы не допускают не только представителей своего вида, но и особей других видов камышевок (наши данные). Это, в свою очередь, может снижать конкуренцию между близкими видами.

Туркестанская камышевка, напротив, гнездится чаще всего моновидовыми сообществами, где доля других, близких видов, крайне незначительна. Так, на юге Палеарктики, где сосредоточен ареал *A. s. brunnescens*, встречаются тростниковая *Acrocephalus scirpaceus* (Hermann, 1804) и индийская *Acrocephalus agricola* (Jerdon,

1845) камышевки. Оба вида находятся здесь на периферии своего ареала и потому малочисленны (наши данные).

В таких условиях для туркестанской камышевки может быть выгодно как можно «плотнее» заселить имеющееся пространство. Это лучше достижимо как раз при «аморфной» территориальной структуре.

За помощь на всех этапах работы мы благодарны В.В. Иваницкому, И.М. Маровой и П.В. Квартальнову. Помощь в организации и проведении полевых исследований нам оказали А.Э и Э.И. Гавриловы (Институт зоологии АН Республики Казахстан).

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 08-04-00636, 07-04-01363).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иваницкий В.В. Политерриториальность и полигиния у птиц: перспективы сравнительно-этологического подхода // Биол. науки. 1990. Вып. 8. С. 62 – 71.

Иваницкий В.В., Марова И.М., Квартальнов П.В., Маркитан Л.В. Сравнительный анализ населения камышевок на лиманах Краснодарского края и степных озерах Калмыкии // Птицы Южной России: Тр. Тебердинского гос. заповедника. 2002. Вып. 31. С. 109 – 113.

Иваницкий В.В., Калякин М.В., Марова И.М., Квартальнов П.В. Эколого-географический анализ распространения камышевок (*Acrocephalus*, Sylviidae, Aves) и некоторые вопросы их эволюции // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 7. С. 870 – 884.

Казлаускас Р., Пукас А., Мелдажyte Р. Питание камышевок рода *Acrocephalus* на западе Литвы в период размножения // Экология птиц Литовской ССР / Ин-т зоологии и паразитологии АН ЛитССР. Вильнюс, 1986. Вып. 3. С. 130 – 149.

Квартальнов П.В. Структура сообщества камышевок юга России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 24 с.

Ковшарь А.Ф. Род Камышевка // Птицы Казахстана: В 5 т. Алма-Ата: Наука КазССР, 1972. Т. 4. С. 75 – 123.

Куренцов А.И. Животный мир Приамурья и Приморья. Хабаровск: Хабар. кн. изд-во, 1959. 262 с.

Онаев А.С. К эволюции социального поведения «крупных» камышевок подрода *Acrocephalus* // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых: Материалы конф. молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. С. 190 – 198.

Онаев А.С., Марова И.М., Иваницкий В.В. Дивергенция социальных систем дроздовидной (*A. a. arundinaceus*), восточной (*A. a. orientalis*) и туркестанской (*A. stentoreus*) камышевок // Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тез. докл. 12-й Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. ун-та, 2006. С. 401 – 403.

Панов Е.Н. Птицы Южного Приморья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973. 376 с.

Поливанова Н.Н. К экологии дроздовидной камышевки *Acrocephalus arundinaceus orientalis* (Temm. et Schleg.) на оз. Ханка // Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток: ДВ НЦ АН СССР, 1971. С. 113 – 122.

Пукас А.А. Некоторые географические различия в биологии размножения дроздовидной камышевки (*Acrocephalus arundinaceus*) // Тр. 12-й Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс: Изд-во Вильнюс. ун-та, 1988. С. 185 – 186.

Berg M.L., Beintema N.H., Welbergen J.A., Komdeur J. The functional significance of multiple nest-building in the Australian Reed Warbler *Acrocephalus australis* // Ibis. 2006. Vol. 148. P. 395 – 404.

- Birkhead T.R., Hunter F.M., Pellatt J.E. Sperm competition in the zebra finch, *Taeniopygia guttata* // Anim. Behav. 1989. Vol. 38, № 6. P. 935 – 950.
- Capek M., Kloubec B. Seasonal and diel patterns of song output by great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus* // Biologia (Bratislava). 2002. Vol. 57, № 2. P. 267 – 276.
- Dyrce A. Factors affecting facultative polygyny and breeding result in the Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) // J. Ornithol. 1986. Vol. 127. P. 447 – 461.
- Ezaki Y. Female choice and the causes and adaptiveness of polygyny in great reed warbler // J. Anim. Ecol. 1990. Vol. 59, № 1. P. 103 – 119.
- Hasselquist D., Bensch S., von Schantz T. Low frequency of extrapair paternity in the polygynous Great Reed Warbler, *Acrocephalus arundinaceus* // Behav. Ecol. 1995. Vol. 6. P. 27 – 38.
- Helbig A.J., Seibold I. Molecular phylogeny of Palearctic-African *Acrocephalus* and *Hippolais* warbler (Aves: Sylviidae) // Mol. Phyl. Evol. 1999. Vol. 11, № 2. P. 246 – 260.
- Leisler B. Öko-ethologische Voraussetzungen für die Entwicklung von Polygamie bei Rohrsängern // J. Ornithol. 1985. Bd. 125, № 4. S. 357 – 381.
- Leisler B., Beier J., Staudter H., Wink M. Variation in extra-pair paternity in the polygynous Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) // J. Ornithol. 2000. Vol. 141. P. 77 – 84.
- Leisler B., Catchpole C.K. The evolution of polygamy in European reed warblers of the genus *Acrocephalus*: a comparative approach // Ethol., Ecol and Evol. 1992. Vol. 4, № 3. P. 225 – 243.
- Leisler B., Heidrich P., Schulze-Hagen K., Wink M. Taxonomy and phylogeny of reed warbler (genus *Acrocephalus*) based on mtDNA sequences and morphology // J. Ornithol. 1997. Vol. 138. P. 469 – 496.
- Leisler B., Winkler H., Wink M. Evolution of breeding systems in *Acrocephalus* warbler // Auk. 2002. Vol. 119, № 2. P. 379 – 390.
- Orians G.H. Some adaptation of marsh-nesting blackbirds. Princeton Univ. Press, 1980. 295 p.
- Richardson D.S., Burke T., Komdeur J. Direct benefits and the evolution of female-biased cooperative breeding in Seychelles warbler // Evolution. 2002. Vol. 56, № 11. P. 2313 – 2321.
- Schulze-Hagen K., Leisler B., Schäfer H.M., Schmidt V. The breeding system of the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* – a review of new result // Vogelwelt. 1999. Vol. 120. P. 87 – 96.
- The birds of the Western Palearctic. Handbook of the bird of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. 6 (Warblers). Oxford: Oxford Univ. Press, 1992. P. 223 – 244.
- Ueda K. Territory defendability and mating system in Oriental Reed Warbler // 23rd Intern. Ornithol. Congr.: Abstract. Beijing China, 2002. P. 190.
- Urano E. Polygyny and the breeding success of the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* // Res. Popul. Ecol. 1985. Vol. 27. P. 393 – 412.