

А.С. ОПАЕВ

ДИВЕРГЕНЦИЯ СОЦИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ В ГРУППЕ КРИПТИЧЕСКИХ ВИДОВ ПТИЦ (КОМПЛЕКС «ДРОЗОВИДНЫЕ КАМЫШЕВКИ»)

В сравнительном аспекте изучены особенности социального поведения и репертуары оптических сигналов трех близких видов камышевок. Полученные данные свидетельствуют о независимой эволюции таких компонент социального поведения как территориальное поведение и структура взаимодействий между членами брачной пары. 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, вида с более аморфной территориальной структурой, пограничные конфронтации самцов отсутствуют. По особенностям взаимоотношений между самцом и самкой наибольшим сходство характеризуются, напротив, камышевки восточная и туркестанская. У них взаимодействия членов пар длительные и проходят в мягком режиме. У дроздовидной камышевки самки менее толерантны к сокращению дистанций со стороны самца, и взаимодействия между половыми партнерами здесь более коротки. Результаты исследования сопоставлены с широко принятой гипотезой эволюции социального поведения у птиц, постулирующей связь направления эволюции со структурой местообитаний. Показано, что эта гипотеза не в состоянии в полной мере объяснить направления и уровни дивергенции социального поведения в изученной группе камышевок. Это позволяет предполагать важное значение случайных факторов (генетический дрейф) в эволюции социального поведения «дроздовидных камышевок».

A.S. Opaev. Divergence of social behaviour in the group of the three cryptic warbler species. The social behavior of three reed-warblers has been studied in a comparative perspective. The extent of divergence in two main components of the social behavior (territorial behavior and structure of interaction between mates) appeared to be different. The territorial behavior is largely similar between the Great Reed and Oriental Reed Warblers. In these species, territories are actively defended and thus rarely overlap. In the Clamorous Reed Warbler, a true territorial behavior is absent, so that neighbouring home ranges may overlap. As regards features of mates' interactions, these are most different in the Great Reed Warbler. In this species, females are the least tolerant to the approaches by a male. Here, interactions between mates are more strained and short as comparing to those in the other two species. The widely accepted hypothesis of the social behavior's determination by the characteristics of habitat is critically discussed. It is shown that the patterns of the social behavior evolution in "*Acrocephalus arundinaceus*" complex are not fit the hypothesis well. Rather, results obtained support the idea of importance of the stochastic factors' operating in the process.

К числу так называемых криптических видов относятся такие, которые не удается диагностировать по стандартным для систематиков морфологическим признакам, или же различия между видами по этим признакам имеют лишь сугубо статистический характер (Боркин и др., 2004). Явление это сравнительно редкое.

Известно, что криптические виды различаются по тем или иным поведенческим признакам, например, по характеру вокализации. При том, что они плохо различимы морфологически, такие виды оказываются уникальными объектами для изучения микроэволюции, видообразования и принципов дивергенции и коммуникативного поведения. Существует несколько исследований по дивергенции вокализации у криптических видов, но сопоставление их по тонким деталям социального поведения здесь проведено впервые.

Объектом исследования стали 3 вида славковых птиц, входящих в комплекс «дроздовидная камышевка». Это камышевки дроздовидная (*Acrocephalus arundinaceus*), туркестанская (*A. stentoreus*) и восточная (*Acrocephalus orientalis*). Все они имеют преимущественно аллопатрическое распространение¹. Ареал группы охватывает большую часть Евразии, Зондские острова, Филиппины, Новую Гвинею и Австралию. Все это, вкуче с высоким морфо-биологическим единообразием видов, говорит в пользу предположения об эволюционной молодости группы, то есть о том, что члены ее дивергировали сравнительно недавно.

Таким образом, сравнительный анализ социального поведения интересен в данном случае тем, что позволяет выявить самые начальные этапы в эволюции этих признаков.

Материал и методы

В основу работы положены полевые исследования по поведению трех видов камышевок — дроздовидной, восточной и туркестанской, проведенные в 2003—2008 гг. в Краснодарском и Приморском краях России и в Джамбульской области Казахстана. (общее время наблюдений 220 дней). Работу проводили на постоянных площадках, где практически ежедневно наблюдали за поведением птиц, осуществляли поиск гнезда, отлов птиц в паутинные сети и запись акустических сигналов. Контрольные площадки каждый раз выбирали с таким расчетом, чтобы на них обитало не менее 12—15 территориальных самцов. Площадь их составляла в разные годы от 10 до 30 га.

При описании моторных компонент сигнального поведения использован принцип, предложенный Пановым (1978). Первый уровень интеграции сигналов представлен элементарными двигательными актами (ЭДА), которые представляют собой простейшие фиксируемые изменения положения отдельных частей тела и контурного оперения. Сигнальные позы, таким образом, есть не что иное как комбинации ЭДА.

Анализ пространственно-временных параметров поведения осуществляли по методике, разработанной автором. В качестве единицы анализа использовали «взаимодей-

¹ Зона вторичного контакта достоверно известна только в случае дроздовидной и туркестанской камышевок. Эти виды симпатричны на юге Казахстана (к северу до долины Сырдарьи), где ограничено гибридизируют (Hansson et al., 2003; данные автора).

ствие», именно, зафиксированный в ходе наблюдений эпизод сближения двух птиц на расстоянии менее 10 метров. Анализировали следующие параметры взаимодействий: 1) начало его (особь, которой принадлежит инициатива сближения); 2) поведение в ходе взаимодействия. Характеристики: длительность взаимодействия (менее 10 секунд; более 10 с, но менее 2 минут; более 2 минут), минимальное расстояние между птицами (5-10 метров, 1-5 метров и менее 1 метра), характер перемещений (перемещения отсутствуют, самец перемещается за самкой, погоня самца за самкой); 3) завершение взаимодействия (особь, первой покинувшая место событий). Всего описано 198 взаимодействий у трех видов. Все взаимодействия были подразделены на категории, соответствующие разным фазам гнездового цикла. Это — 1) формирование пары; 2) гнездостроение; 3) откладка яиц и насиживание; 4) выкармливание птенцов и слетков. Наиболее обширный материал получен для стадии гнездостроения (100 взаимодействий).

Результаты

Базовые особенности пространственной структуры поселений

Все три вида камышевок придерживаются принципа территориальности: самцы на местах гнездования занимают индивидуальные участки, на которые не допускают других самцов своего вида. Размеры территорий широко варьируют даже в пределах одной популяции. Конкретные значения этого показателя в изученных поселениях разных видов таковы: восточная камышевка: 110—5200 м² (медиана 810 м², $n=22$); дроздовидная камышевка: 670—3900 м² (медиана 1070 м², $n=23$); туркестанская камышевка: 29—721 м², медиана 327 м² ($n=20$).

Характер территориальности несколько различен у восточной и дроздовидной камышевок с одной стороны, и у туркестанской — с другой. Первые два вида — строго территориальные. Границы между участками соседних самцов устанавливаются в период распределения территорий и в дальнейшем не нарушаются явным образом (хотя самцы иногда могут посещать чужие владения, но держатся при этом всегда скрытно). Что касается туркестанской камышевки, то для нее характерна более аморфная пространственная структура: границы территорий не регламентированы жестко, хотя посторонние самцы, принимающие на участок резидента, неизменно подвергаются преследованию с его стороны.

Система спаривания у всех трех изученных видов — это факультативная последовательная полигиния. Иными словами, на участке самца могут гнездиться несколько самок. 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 самца привлечь вторую самку. Многим это удается, а на участках некоторых самцов могут гнездиться даже до 4—5 разных самок (Bensch, Hasselquist, 1991; Ueda, 2002 и др.). Репродуктивные циклы разных самок не перекрываются полностью. Однако в случае разорения гнезда первой самки, дата откладки яиц в ее повторном гнезде может совпасть с временем яйцекладки в гнезде второй либо третьей самки.

У камышевок дроздовидной и туркестанской удалось установить возможность как моно-, так и политерриториальной полигинии. В случае политерриториальной полигинии самец возобновляет пение (после привлечения самки) во вторичном центре активности, который может быть отделен от первого территориий другого самца. Такой вариант чаще реализуется в условиях высокой плотности. У восточной камышевки отмечена только монотерриториальная полигиния — в этом случае самец имеет только одну территорию, на которой и живут все его самки.

Доля полигамных самцов может существенно варьировать в разные годы даже на одной и той же площадке. Так, в Японии на одной площадке доля таких самцов восточной камышевки изменялась в разные годы от 17% до 43% (Urano, 1985). Наши данные о частоте полигинии таковы. На юге Приморья в 2004—2005 гг. около трети самцов восточной камышевки (31% $n=29$) преуспели в привлечении дополнительных самок. Из них два самца (22%) имели по три самки, а остальные были бигамами. Большинство самцов (52%) — моногамы, а остальные (17%) не смогли приобрести партнершу в период наших наблюдений.

У дроздовидной камышевки (Краснодарский край, 2003 г.) доля бигамных самцов составила 25% ($n=12$), один самец (8%) остался холостым, остальные были моногамными. Из трех отмеченных мной случаев бигамии у этого вида два практиковали монотерриториальную полигинию, и один — политерриториальную. У туркестанской камышевки были детально изучены два поселения, которые существенно различались по плотности: 23.3 и 5.6 самцов на гектар, соответственно. В первом из них все отмеченные случаи бигамии относились к политерриториальной полигинии, а во втором — к монотерриториальной. Частота полигинии в обоих случаях составила 33% ($n=6$ и $n=12$ соответственно).

Строит гнездо и насиживает только самка (в течение 12-14 дней). Птенцы пребывают в гнезде около двух недель, после чего слетки еще около 10-15 дней держатся в окрестностях гнезда, подкармливаемые обоими родителями. Затем они оставляют территорию, судя по всему, поодиночке. Второй цикл гнездования в норме отсутствует, хотя у дроздовидной камышевки он может иметь место в виде исключения (Bensch, Hasselquist, 1994; Fedorov, 2000).

Моторные компоненты сигнального поведения

Были выделены 7 типов элементарных двигательных актов (ЭДА), которые можно разделить на вегетативные (изменение положения контурного оперения: a — b) и моторные (изменения положения частей тела: z - $ж$): a) распушено контурное оперение головы и горла; b) распушено контурное оперение брюха и верхней части груди; b) распушено контурное оперение верхней части спины (отчего птица выглядит «сгорбленной»); z) крылья приспущены (их концы ниже хвоста); $д$) хвост развернут или полуразвернут; e) ритмичные взмахи хвостом в вертикальной плоскости; $ж$) трепетание приспущенными крыльями ($ж_1$), $ж_2$ — более интенсивный вариант этой акции, в значительной степени переходный к порхающему полету (см. ниже). Все названные акции присутствуют у камышевок восточной и туркестанской. У дроздовидной камышевки

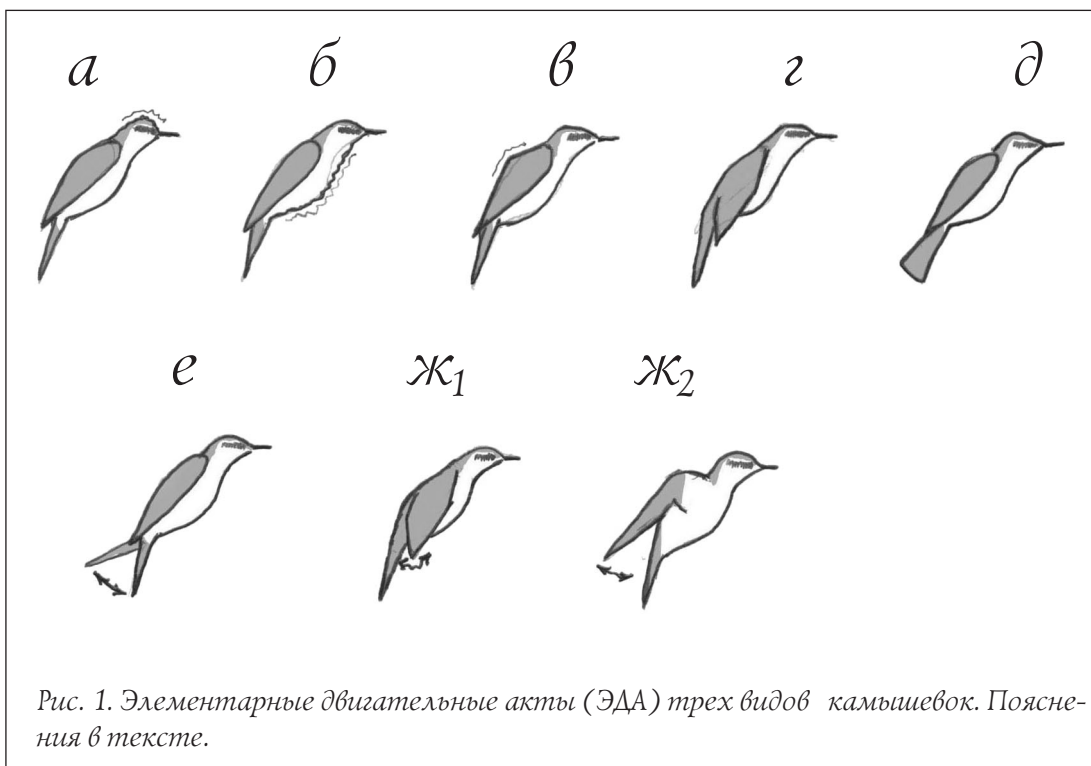


Рис. 1. Элементарные двигательные акты (ЭДА) трех видов камышевок. Пояснения в тексте.

нам не удалось наблюдать ритмичные взмахи хвостом (ЭДА е). Однако это вполне может быть связано с недостаточным количеством материала.

Интересно, что частота встречаемости различных ЭДА у разных видов неодинакова. Для иллюстрации этого положения мы описали каждую из наблюдавшихся нами поз (отличных от повседневной, в которой не наблюдается ни одного ЭДА) как сумму различных ЭДА². На рис. 2 представлены доли (от общего количества поз), в которых отмечен данный ЭДА.

Более подробно рассмотрены лишь наиболее часто встречающиеся ЭДА (за исключением ЭДА, который наблюдается в очень многих ситуациях). Материалы, представленные на рис. 2, свидетельствуют о том, что характерной особенностью камышевки туркестанской является относительная редкость ЭДА б и в, но у этого вида чаще, чем у двух других наблюдается ЭДА д. У камышевки дроздовидной особенно часто приходится наблюдать ЭДА г (приспущенные крылья).

В составе конкретной позы могут встречаться одновременно фактически все ЭДА, то есть запреты на комбинирование тех или иных таких элементов, судя всему, отсутствуют. Так, у восточной камышевки в продолжение весьма эмоциональной конфрон-

² Хотя чаще всего камышевок приходится видеть в повседневной позе (отсутствуют выделенные ЭДА), точный подсчет количества таких наблюдений затруднен из-за невозможности в ряде случаев рассмотреть особь в деталях. Поэтому мы анализируем только те случаи, когда мы достоверно регистрировали позу, принимаемую птицей.

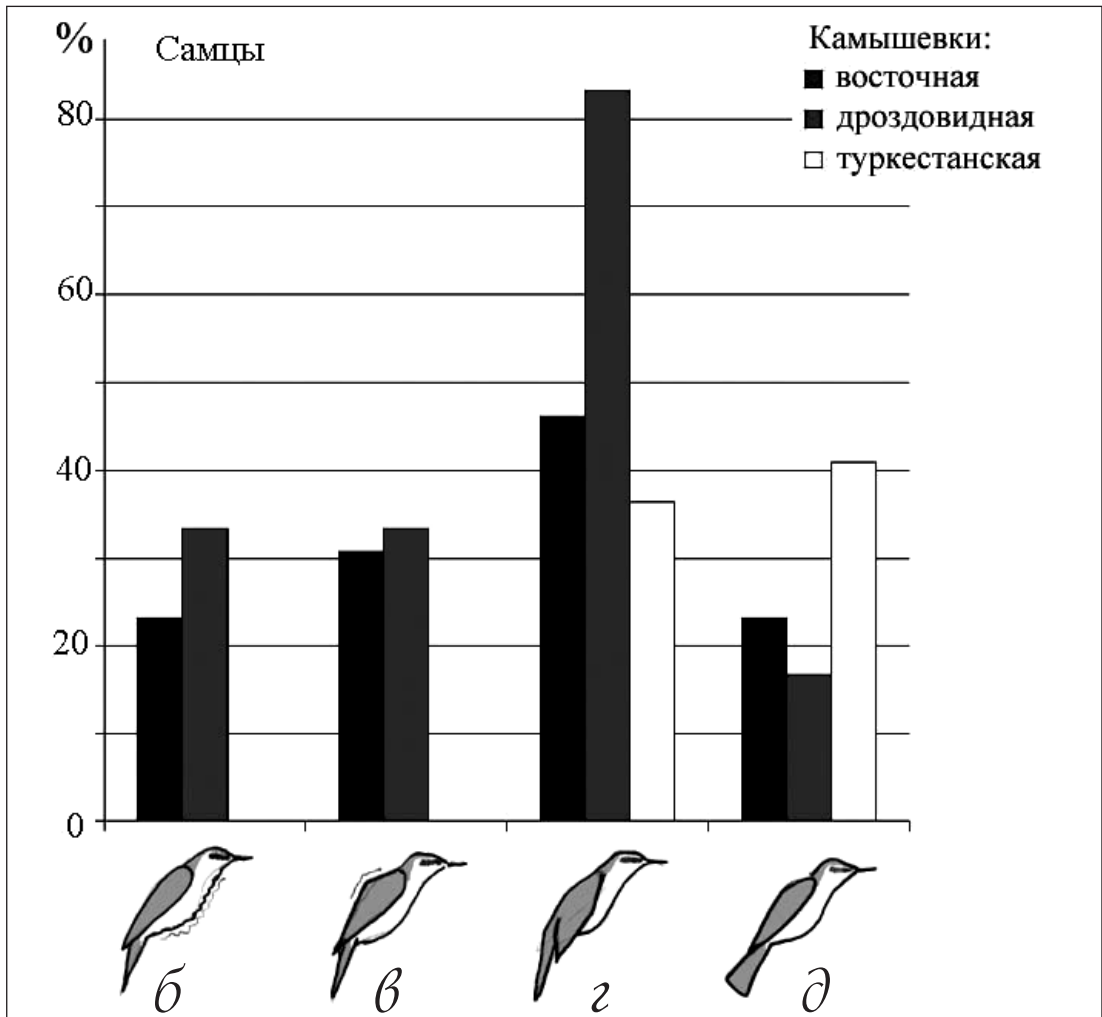


Рис. 2. Частота встречаемости ЭДА б—д у самцов камышевок восточной ($n=13$), дроздовидной ($n=6$) и туркестанской ($n=22$). Для каждого ЭДА приведены доли (в %) поз, в которых он встречается, от общего числа проанализированных поз (n).

тации с сибирским жуланом (*Lanius cristatus*) нам довелось наблюдать позу, включающую ЭДА а, в, г, д и е. Оценить общее количество поз у каждого вида трудно из-за недостаточного и фрагментированного материала, тем более, что большинство взаимодействий между птицами, особенно наиболее экспрессивные из них, происходят в глубине тростника и их очень трудно наблюдать. Поэтому при описании социального поведения каждого вида мы будем указывать только ЭДА, которые характерны для тех или иных взаимодействий.

Социальное поведение

При описании социального поведения я сначала рассмотрю в деталях основные его особенности на примере камышевки восточной (вида наиболее подробно изученного), а затем укажу на основные его отличия от двух других.

Восточная камышевка

Занятие территории и саморекламирование. В период освоения участка самец перемещается по будущей территории, держась в среднем ярусе тростника и исполняя фрагменты песен. Иногда он может, присаживаясь на тростинки, слегка подергивать сложенным хвостом («зачаточный» вариант ЭДА е). Совершенно аналогичное поведение характерно для тех птиц, которые после приобретения первой самки возобновляют пение в отдалении от первичного центра активности. Пение самцов можно услышать не только на протяжении светлого времени суток, но также и ночью (Куренцов, 1959; Панов, 1973; данные автора). Спад песенной активности наблюдается в период примерно с 23.00 до 2.00. На участке самец обычно имеет несколько излюбленных песенных постов. В районе наших наблюдений в качестве таких постов камышевки охотно использовали кроны деревьев, размещаясь для пения иногда на высоте до 10-15 м над землей.

Территориальное поведение. Взаимодействия между соседними территориальными самцами мы отмечали только в момент вселения одного из них в уже сложившееся поселение. Такие конфликты всегда имеют четкую локализацию. Они происходят в границах ограниченного участка тростниковых зарослей (площадью около 5 x 5 м). Стычки наблюдаются в течение первых 1—3 дней после вселения нового самца. Часто можно быть свидетелем серии из нескольких таких конфронтаций, перемежающихся периодами, когда эти самцы-соседи друг с другом не взаимодействуют. Такая ритмичность взаимодействий соседних самцов типична для многих птиц с четко развитым территориальным поведением (Панов, 1978).

Инициатором территориальных взаимодействий обычно становится резидент. Он начинает петь и так перемещаться в сторону активного поющего самца, недавно занявшего участок. В ответ последний также перемещается в сторону оппонента. Если самцы сближаются на расстояние около 10—20 метров, наблюдается сеанс совместного пения обеих особей. Они исполняют короткие песни (см. ниже) или укороченные рекламные песни, синхронно либо поочередно. Однако во многих случаях при такой песенной дуэли самцы сближаются фактически вплотную, на расстояние около 1 метра. Непосредственно наблюдать такое взаимодействие, происходящее в глубине тростника, нам не удалось. По наблюдениям Е.Н. Панова (1973) на озере Ханка, оно происходит следующим образом. Самцы замедленными движениями лазают друг вокруг друга, распушив контурное оперение, приспустив крылья и (иногда) разворачивая перья хвоста (ЭДА а—д). В целом взаимодействие выглядит мало экспрессивным.

Сближение оппонентов вплотную чаще наблюдается в условиях высокой плотности, когда участки соседей тесно примыкают друг к другу. Менее экспрессивный вариант

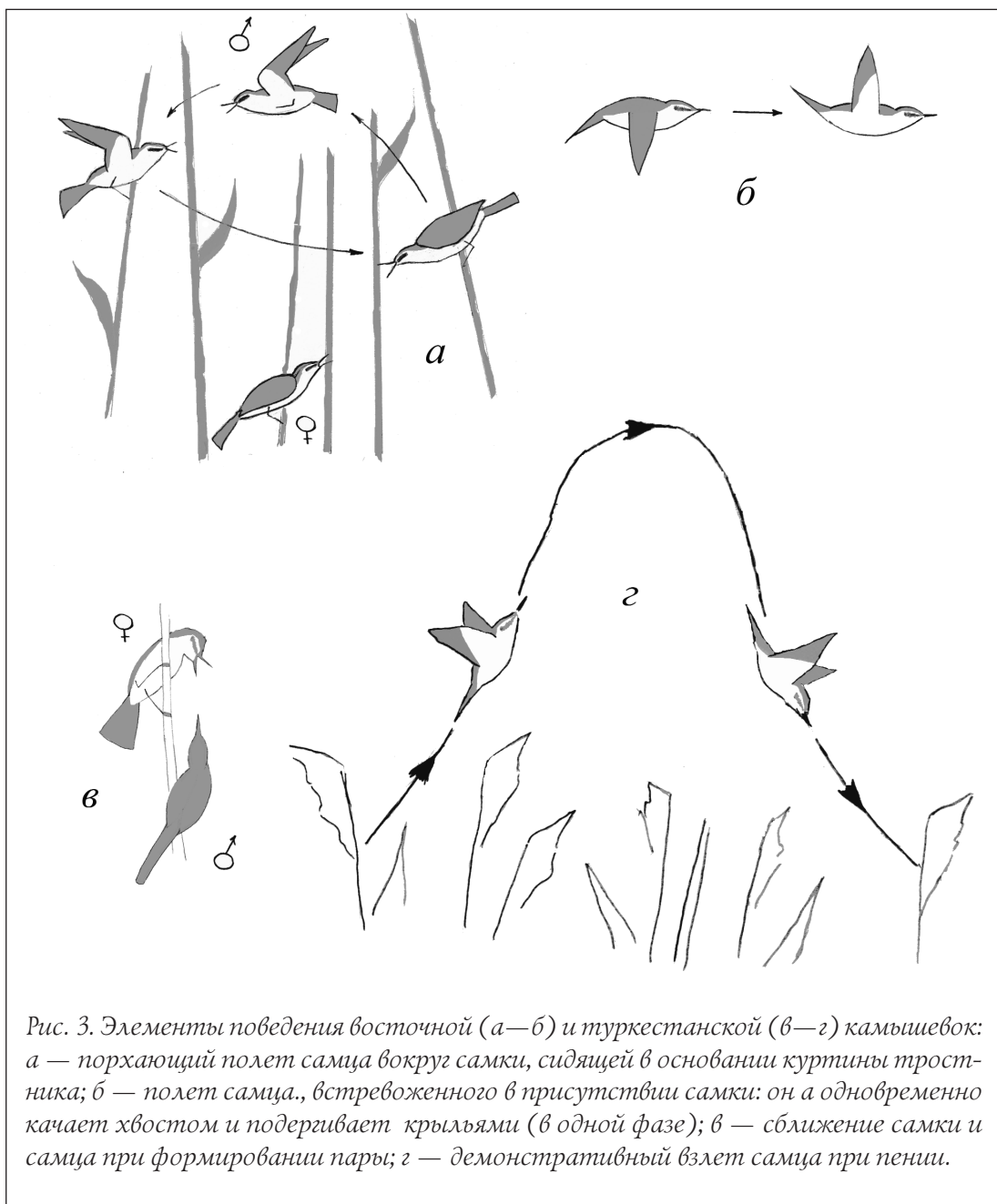


Рис. 3. Элементы поведения восточной (а—б) и туркестанской (в—г) камышевок: а — порхающий полет самца вокруг самки, сидящей в основании куртины тростника; б — полет самца, встревоженного в присутствии самки: он одновременно качает хвостом и подергивает крыльями (в одной фазе); в — сближение самки и самца при формировании пары; г — демонстративный взлет самца при пении.

взаимодействия (пение самцов на расстоянии 10—20 метров друг от друга) характерен для разреженных поселений. Кроме того, он наблюдается и в том случае, когда граница владений соседних самцов уже установлена раньше, в ходе более экспрессивных взаимодействий, сопровождающихся сближением птиц.

Любопытно, что в некоторых случаях территориальные конфликты самцов происходят не на границах территорий, а на примыкающих к ней нейтральных участках. Поэтому нельзя исключать, что функция таких взаимодействий состоит не столько в установлении границы, сколько в «знакомстве» самцов друг с другом.

Формирование пары. При первом появлении самки на участке самца он прекращает активное пение и сближается с самкой. Песенная активность самца снижается: вместо типичных рекламных, так называемых длинных, песен, он переключается на исполнение коротких песен (Catchpole, 1983), которые представляют собой усеченные, подчас всего до нескольких звуков, рекламные песни.

Роль социального доминанта принадлежит в это время самке. Именно ее поведение в наибольшей степени определяет особенности этой стадии в конкретной паре. В первые часы пребывания на участке самца самка чередует два главных варианта поведения. Первый состоит в том, что она медленно перемещается в нижнем ярусе тростниковых зарослей, издавая время от времени одиночные позывки. Самец перемещается за самкой, держась на расстоянии около 3—5 метров от нее. Поза самки чаще всего — повседневная, самец же распушает оперение головы и горла (ЭДА *a*), реже — брюха (ЭДА *b*) и спины (ЭДА *b*), изредка также приспускает крылья (ЭДА *c*). Иногда самка срывает веточки метелок тростника (гнездовой материал), но тут же их бросает. В одном случае такое поведение мы отметили и у самца.

Второй вариант поведения самки сводится к следующему. Часть времени она остается неподвижной, сидя в основании куртины тростника. В этом случае самец зачастую сближается с самкой на расстояние около метра. Сокращая дистанцию, самец начинает лазать вокруг самки по стеблям, распушив контурное оперение (ЭДА А—В). Если самец приближается к самке слишком близко, она может угрожать ему, открывая клюв. Однако не редки ситуации, когда самка относится к такому сближению вполне лояльно. Такая лояльность со стороны самки, в свою очередь, увеличивает экспрессивность поведения самца. Теперь он уже не только лазает вокруг самки, но перелетает короткими перелетами между соседними стеблями. Кульминацией является своеобразный порхающий полет самца вокруг самки: самец интенсивно трепещет согнутыми крыльями (ЭДА *ж*₂), и вьется вокруг самки (на расстоянии не более полуметра), временами на долю секунды присаживаясь на стебли тростника (рис. 3, *a*). Во время этой демонстрации хвост самца часто развернут (ЭДА *d*).

Наиболее характерна описанная демонстрация в первые час-два после первой встречи партнеров. В это время самка держится преимущественно на небольшом (площадью редко более 50 кв.м.) участке в центре территории самца, часто сидя в нижнем ярусе тростника и лишь иногда перемещаясь на расстояние около 10—20 метров. Поэтому порхающий полет можно наблюдать в это время достаточно часто. Так, в одном случае всего за 20 минут мы отметили эту форму поведения 12 раз.

Нередко поведение самки меняется уже через несколько часов после первого ее появления на территории самца. Она постепенно увеличивает свою двигательную активность, приступая к обследованию выбранного участка и поиску места для гнезда. Одновременно увеличивается ее нетерпимость к сближению с самцом.

Поиск места для гнезда и гнездостроение. Подыскивая место для гнезда, самка медленно перемещается по участку самцу, держась в среднем ярусе зарослей тростника. Самец следует за ней, исполняя короткие песни. Если самка покидает пределы территории самца, он в большинстве случаев прекращает следовать за ней, оставаясь в пределах своего участка. Самка, в свою очередь, чаще всего возвращается к самцу на выбранный ею участок. Так она получает представление о конфигурации территории своего партнера.

Постройка гнезда может в некоторых случаях начаться уже в день образования пары, чаще это происходит на следующий день. Самка строит гнездо около 2—4 дней. Иногда (2 случая из 7) самки могут по неизвестным причинам бросать неоконченное гнездо, приступая к сооружению нового, подчас на расстоянии всего несколько метров. Когда гнездо готово, самка чаще всего приступает к откладке яиц не сразу, а через несколько дней. По нашим данным, период между началом гнездостроения и началом кладки составляет 7 дней (приведена медиана, $n=5$).

Участие самца в постройке гнезда носит чисто ритуальный характер. Так, изредка, находясь в возбужденном состоянии (с приспущенными крыльями, ЭДА *z*), он может сорвать веточки метелки тростника и направится с ними к гнезду. Однако в гнездо этот материал он не вплетает, быстро его бросая.

Поведение партнеров во время строительства гнезда менее выразительно по сравнению с тем, которое наблюдается при формировании пары. Сближения партнеров на расстояние менее 1 м в это время редки (рис. 4).

Если самка находится около гнезда, самец держится неподалеку, на расстоянии около 5—10 метров. При перемещениях самки, собирающей гнездовой материал, самец следует за ней на некотором расстоянии. В большинстве случаев поза самца — повседневная, лишь в исключительных случаях самец приспускает крылья, несколько чаще — распускает оперение на той или иной части тела, особенно часто на спине (ЭДА *б*). Самец может также раскрывать хвост (ЭДА *д*), иногда перелетая за самкой в такой позе.

Если самец пытается сблизиться самкой на расстояние менее 1 метра, последняя в большинстве случаев издает серию позывок, которые в данном случае, по-видимому, служат выражением ее дискомфорта. После этого самец прекращает сближение, отлетая от самки на несколько метров. Слишком настойчивые попытки самца сблизиться с самкой могут привести к погоне его за своей партнершей. Однако такие случаи у восточной камышевки редки (рис. 4).

Для стадии гнездостроения характерны также различные варианты поведения самки, которое можно истолковать как призывы, адресованные самцу. Такое поведение регистрируется в случае долгого отсутствия самца поблизости от самки, но наиболее выразительные его варианты наблюдаются тогда, когда самец начинает активно петь. (Возможно, это как-то связано с тем, что самцы, чьи самки заняты сооружением гнезда, поют редко.) Наиболее часто наблюдаемое поведение этого типа состоит в воспроизведении самкой тех или иных позывок. Услышав их, самец приближается к самке. Именно таким образом начинается большинство взаимодействий партнеров в этот период. В некоторых случаях призывное поведение самки включает в себя и моторные

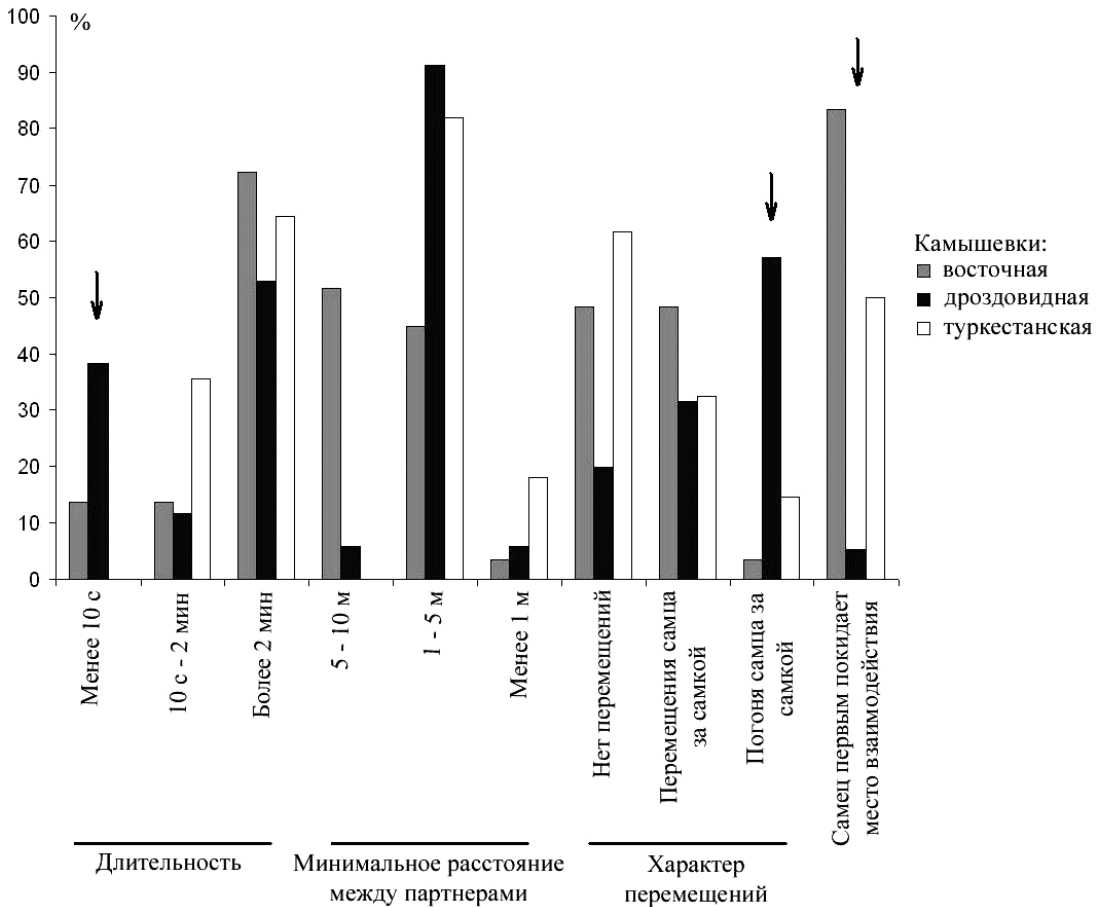


Рис. 4. Некоторые особенности взаимодействий трех видов камышевок на стадии гнездостроения. Для каждого параметра приведена доля (в %) взаимодействий, в которых данная акция наблюдалась. Стрелками выделены параметры, наиболее ярко отличающие дроздовидную камышевку от двух других видов.

акции. Находясь в пределах видимости своего партнера, самка приспускает крылья, иногда трепещет ими, и раскрывает хвост (ЭДА z , d и $ж_1$). Во всех наблюдавшихся эпизодах такого рода самец сразу же подлетал к самке.

Любопытно поведение самца, летающего в ответ на призывное поведение самки с деревьев, где он мог кормиться или пить. В этом случае самец планирует на крыльях приподнятых выше горизонтали. Планирование можно наблюдать и в других ситуациях, однако крылья при этом ориентированы почти горизонтально по отношению к оси тела.

Копуляцию у восточной камышевки нам наблюдать не удалось, не описана она и в литературе. Судя по всему, спаривание у этого вида, как и у других видов птиц (Birkhead et al., 1989), происходит в течение тех нескольких дней, которые предшествуют откладке

яиц, то есть на завершающих стадиях гнездостроения, когда гнездо уже фактически готово.

В это время поведение партнеров меняется. Главная причина этого состоит в увеличении толерантности самки к сближениям со стороны самца. В это время нередко можно видеть порхающий полет самца вокруг самки. Эти особенности обуславливают сходство в поведении птиц на стадиях формирования пары и копуляции.

В отличие от стадии формирования пары, порхающему полету в рассматриваемый период обычно не предшествует лазанье самца вокруг самки. Это взаимодействие выглядит в это время следующим образом. Самец перемещается за самкой, издавая короткие песни. Самка держится обычно в среднем ярусе тростниковых зарослей. В некоторые моменты она спускается в основание куртины тростника. Самец затем сразу же, без каких-либо прелюдий, совершает вокруг самки порхающий полет.

Откладка яиц и насиживание. С началом кладки связь между самцом и самкой ослабевает. Именно к этому времени приурочено возобновление самцом пения, обычно в стороне от гнезда самки. По нашим наблюдениям, активно петь самец начинает уже в день откладки первого яйца, поэтому возобновление рекламного пения служит очень точным маркером начала яйцекладки. Взаимодействия партнеров в это время носят эпизодический характер и обычно кратковременны. Также увеличивается нетерпимость самки к сближению с самцом. Вполне типичной для этого периода можно считать своего рода дистантную коммуникацию между птицами: птицы по очереди издают короткие серии из нескольких позывок, находясь на расстоянии 20—40 м друг от друга.

Выкармливание птенцов и слетков. В выкармливании птенцов и слетков самец участвует наравне с самкой. Взаимодействия между партнерами, которые позволительно было бы отнести к категории брачного поведения, мы в этот период не отметили: второй цикл гнездования у восточной камышевки в норме отсутствует.

В конце периода выкармливания птенцов и после вылета слетков самец окрикивает наблюдателя своеобразным способом. Издавая короткие песни, он перелетает по вершинам стеблей тростника, качая хвостом с довольно большой амплитудой (ЭДА е). Названный ЭДА наблюдается как на присадах, так и в полете. В последнем случае самец качает хвостом в одной фазе с движениями крыльев (рис. 3, б), что создает впечатление, будто самец летит по волнообразной траектории. У самок такого поведения я не отмечал.

Птенцы покидают гнездо, еще не будучи способными к полету. По истечении примерно 10 дней слетки, окрепнув, увеличивают двигательную активность и постепенно покидают пределы территории. С увеличением двигательной активности стайка слетков постепенно распадается, и молодые птицы не поддерживают более между собой никаких отношений. Взрослые птицы еще некоторое время могут скрытно держаться на своем участке, однако некоторые покидают его одновременно с молодыми.

Взаимоотношения между самками в полигамных трио. Агрессивные контакты между самками возникают только в том случае, если одна из них слишком близко (на

расстояние менее 10—15 м) приближается к гнезду другой. Особенно часто такая ситуация возникает при полигинии, то есть при вселении на участок самца второй самки в то время, когда первая уже насиживает кладку (Haneda, Teranishi, 1968; Ezaki, 1981; данные автора). Однако по мере привыкания самок друг к другу их отношения становятся более мирными. Поэтому в ряде случаев расстояние между гнездами разных самок бигамного самца может быть невелико. Так, я находил гнезда разделенные дистанцией около 30 м, хотя инциденты агрессии между их собственницами имели место.

Противодействие самки вселению конкуренток на участок самца может выражаться не только в проявлениях агрессии. Иногда самки практикуют также различные варианты рассмотренного ранее «призывного» поведения, пытаясь отвлечь самца от взаимодействий с новой самкой. Такое поведение насиживающие самки демонстрируют лишь при появлении на участке соперницы, в других случаях оно нами не отмечено. В «призывном» поведении наиболее характерна вокализация (различные позывки). В одном случае мы наблюдали, как первая самка, сидя на верхушке небольшой ивы, трепетала приспущенными крыльями (ЭДА ж₁) и чуть подергивала сложенным хвостом. Самец может на некоторое время сблизиться с первой самкой, однако уже очень скоро снова возвращается ко второй.

Хронология взаимоотношений между партнерами. В некоторых случаях описанная выше последовательность разных стадий репродуктивного цикла может видоизменяться. Это происходит за счет полного или частичного совмещения стадий формирования пары и гнездостроения, а также сокращения их длительностей. Особенно характерно это на заключительных этапах формирования популяций, когда самки находятся в состоянии экстренной готовности к откладке яиц (Иваницкий, 1997). Сказанное относится также к тем случаям, когда самки строят повторное гнездо.

Дроздовидная камышевка

Занятие территории и саморекламирование. Поведение холостых самцов дроздовидной камышевки при освоении участка вскоре после прибытия в район гнездования сходно с уже описанным нами для камышевки восточной. Самцы дроздовидной камышевки поют чаще всего на вершинах стеблей тростника. Поющий самец сидит неподвижно и не перемещается, хотя мы эпизодически отмечали также пение в момент перелета между присадами. В литературе описан токовой полет этого вида (Клувер, 1955). Активное пение наблюдается не только днем, но и ночью (Сарек, Kloubec, 2002; наши данные).

Территориальное поведение. Самцы дроздовидной камышевки, как и самцы предыдущего вида, при распределении гнездовых участков вступают в территориальные конфликты. Базовые особенности таких взаимодействий у обоих видов сходны. Однако некоторые полученные нами данные позволяют предполагать, что у камышевки дроздовидной эти взаимодействия выглядят несколько более агрессивными. В пользу этого свидетельствуют два обстоятельства. Во-первых, практически непрерывное пение, характерное для наиболее интенсивных взаимодействий. Во-вторых, погони и драки

между самцами у дроздовидной камышевки не представляют редкости, тогда как у восточной эти формы поведения нами отмечены не были.

Формирование пары и поиск места для гнезда. Характерной особенностью формирования пары у дроздовидной камышевки является то, что самка, оказавшись впервые на участке самца, фактически сразу же приступает к поиску места для гнезда. Контактные взаимодействия (например, порхающий полет самца вокруг самки), весьма часто наблюдаемые в этот период у восточной камышевки, у дроздовидной камышевки очень редки. Создается впечатление, что у этого вида первая фаза формирования пары оказывается как бы пропущенной или сильно редуцированной.

При формировании пары самка перемещается в среднем ярусе тростниковых зарослей, самец следует за ней на расстоянии не менее 2—3 м, исполняя короткие песни. Самка мало толерантна к более тесному сближению с самцом. В большинстве случаев при попытках самца сократить дистанцию самка улетает. Самец же в таких случаях пускается в преследование самки. По моим наблюдениям, погони самца за самкой довольно характерны для дроздовидной камышевки в описываемый период. Мы отметили их в 35% случаев после того как самец целенаправленно сближался с самкой ($n=11$). Отметим также, что моторные реакции самца более выразительны по сравнению с описанными для предыдущего вида. Он всегда держит крылья приспущенными (ЭДА *з*), часто также разворачивает перья хвоста (ЭДА *д*).

Гнездостроение. Самка приступает к строительству гнезда иногда уже в день формирования пары, чаще на следующий, и лишь в редких случаях — через несколько дней. Процесс постройки гнезда занимает 2—3 дня, однако в исключительных случаях может продолжаться с перерывами и дольше, до 10 дней.

Основная причина обнаруженных различий в поведении партнеров на стадии гнездостроения между камышевками восточной и дроздовидной кроется в том, что самки последнего из названных видов значительно менее толерантны, по сравнению с самками восточной камышевки, к попыткам самца к сближению с ними. По этой причине длительность взаимодействий дроздовидной камышевки короче (рис. 4). Очень характерными для этого вида оказываются погони самца за самкой (рис. 4), инициируемые, как и на стадии формирования пары, попытками самца сблизиться с самкой.

Видимо, невысокая толерантность самок к приближению самца согласуется с тем фактом, что самцы этого вида редко следуют за самками, когда те заняты сбором гнездового материала. Вместо этого самцы поджидают самок около строящегося гнезда, исполняя короткие песни.

Впрочем, время от времени мягкие взаимодействия между партнерами все же имеют место. Чаще всего их удается наблюдать около гнезда. Птицы перемещаются, либо просто сидят рядом в тростнике, самец исполняет короткие песни. Но и в этом случае расстояние между самцом и самкой чаще всего не превышает 1—2 м.

Моторные реакции самца в период гнездостроения аналогичны тем, что наблюдаются при формировании пары. ЭДА *з* (приспущенные крылья) составляет характерный эле-

мент поведения самца, Он регистрируется всякий раз, когда самец находится поблизости от самки, но часто также — и в ее отсутствие. Любопытно поведение самца, который, перемещаясь за самкой в тростинке, теряет ее из виду. Взобравшись в верхний ярус тростника, он немного разводит в стороны и приспускает крылья, частично разворачивает хвост, а туловище принимает горизонтальное положение. В таком положении самец крутит головой, высматривая самку в глубине зарослей, и временами совершая короткие перелеты или броски от присады к присаде. Заметив самку, самец тут же устремляется к ней в гущу зарослей. У самцов восточной камышевки такое поведение наблюдается редко.

Что касается самок, то для них менее характерны различные варианты «призывного» поведения, чем для самок восточной камышевки. Самки дроздовидной камышевки реже издают различные акустические сигналы непосредственно перед взаимодействием: у этого вида такая прелюдия характерна только для 39% взаимодействий, в то время как у восточной мы видим ее 73% случаев.

Между завершением строительства гнезда и началом кладки проходит обычно несколько дней (Fedorov, 2000; данные автора). Судя по всему, именно в этот период происходит спаривание. Поведение партнеров в этот период несколько меняется. В частности, именно в это время имеют место взаимодействия, внешне аналогичные порхающему полету самца восточной камышевки вокруг своей самки (непосредственно наблюдать эту демонстрацию у рассматриваемого вида мне не довелось).

Откладка яиц, насиживание и выкармливание слетков. Поведение птиц в эти периоды в общем весьма сходно с тем, что описано выше для восточной камышевки. Интересно, что самцы, возобновляющие пение после приобретения первой самки, всегда при пении приспускают крылья (ЭДГ *г*). По этому признаку таких самцов легко отличить от холостых особей — особенность, не свойственная восточной камышевке.

Взаимоотношения между самками в полигамных трио. Создается впечатление, что взаимоотношения между самками в полигамных трио более носят более агрессивный характер, нежели у восточной камышевки. Так, известно, что в некоторых случаях самки дроздовидной камышевки могут даже разорять гнезда своего вида (Иваницкий и др., 2007; Bensch, Hasselquist, 1994; Hansson et al., 1997). Что касается наших собственных наблюдений, то в одном случае мы наблюдали продолжительные конфликты между двумя самками бигамного самца, причем некоторые конфронтации переходили в ожесточенные драки.

Туркестанская камышевка

Саморекламирование самцов. Самцы туркестанской камышевки практически совсем не поют по ночам. За все время наблюдений слышать их пение в темное время суток удалось всего лишь несколько раз. Этой особенностью данный вид отличается от двух других — камышевок дроздовидной и восточной.

В некоторых случаях поющие самцы могут совершать своеобразные демонстративные взлеты на высоту 2—4 метра (рис. 3, *г*). Взлеты самца происходят молча, в перерывы

вах между последовательными песнями. По нашим наблюдениям, такие взлеты, как особая форма демонстративного поведения, реализуются чаще в условиях высокой плотности вследствие избытка социальной стимуляции. Для камышевок дроздовидной и восточной такой вариант саморекламиривания не характерен. Так, у первого вида мы отметили похожее поведение лишь однажды, а у второго его не наблюдали вообще.

Территориальное поведение. Территориальное поведение туркестанской камышевки заметно отличается от того, что уже описано выше для восточной и дроздовидной. Прежде всего, у туркестанской камышевки отсутствуют пограничные конфликты (фиксированные в определенных точках пространства взаимодействия) между соседними самцами. При этом вся система территориальных отношений и, соответственно, пространственная структура популяции этого вида выглядят более аморфными.

Иногда может наблюдаться даже полное или частичное перекрытие 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 рогоза. Однако чаще всего, даже в наиболее плотных поселениях, центры активности соседствующих самцов разделены хотя бы небольшой нейтральной зоной, нерегулярно посещаемой обоими соседями.

Относительное постоянство нейтральных зон между владениями соседних самцов достигается, по-видимому, за счет их привязанности к своим участкам и избегания проникать во владения соседей. Последнее предполагает взаимную осведомленность самцов о конфигурациях участков обитающих поблизости птиц. Это достигается, по нашим наблюдениям, в силу двух обстоятельств. Во-первых, вновь прибывшие самцы, пытающиеся занять территорию, попросту наблюдают за песенной активностью и перемещениями резидентов. Этот способ практикуется наиболее часто.

Во-вторых, при непосредственных взаимодействиях между самцами они, не охраняя границы своих участков, тем не менее изгоняют других особей, залетающих в центральную часть их владения. При сильной степени возбуждения собственника участка его нападению могут подвергаться также и особи, оказавшиеся неподалеку от его границ. Случайные залеты на участки соседей, приводящие к таким столкновениям, способствуют установлению ориентировочных границ. Процессы такого рода наиболее выпукло выражены в тех поселениях, где плотность самцов очень велика. Например, на Калининском пруду, где 6 самцов обосновались на участке площадью менее 1 гектара, за 16 часов наблюдений мы отметили 15 конфликтов между самцами (в среднем 0.95 в час), которые заканчивались короткими погонями. Поскольку в период этих наблюдений поселение еще только формировалось, и самок почти не было, подобные залеты позволительно связывать с регуляцией пространственных отношений между самцами.

В уже сформировавшемся поселении нарушения границ случаются редко. Так, на озере Бийликколь в 2007 году за 80 часов наблюдений мы отметили лишь 18 залетов (72% из которых окончились погоней за нарушителем), что составляет в среднем 0.23 в час. Любопытно, что большинство залетов наблюдались 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. Поэтому такие залеты вполне можно рассматривать как попытки самцов вступить во внебрачные копуляции с соседними самками.

Формирование пары. Формирование пары у туркестанской камышевки происходит в более мягкой форме по сравнению с двумя другими видами. Особенности поведения этого вида в рассматриваемый период состоят в следующем: 1) все взаимодействия между партнерами разворачиваются на небольшой площади, редко более 20—30 м²; 2) партнеры мало перемещаются и значительную часть времени проводят в непосредственной близости (менее 1 метра) друг от друга; 3) проявлять инициативу при сближении могут оба партнера (у камышевок восточной и дроздовидной это в большей степени характерно для самцов). Любопытно, что у рассматриваемого вида практически не выражены перемещения самца за самкой при формировании пары. Это поведение можно наблюдать у камышевки восточной, а у дроздовидной оно представляет собой главный компонент поведения партнеров в этот период.

Сближения партнеров на дистанцию менее метра происходят довольно часто. Они обычно кратковременны. В такие моменты самка открывает клюв в сторону самца, зачастую распушая при этом оперение головы, иногда приспуская крылья и разворачивая хвост (рис. 4, б). Уже через несколько секунд птицы увеличивают дистанцию до нескольких метров. В исключительных случаях (одно наблюдение) может иметь место порхающий полет самца вокруг самки. Позы обеих птиц чаще всего повседневные. Наиболее характерной моторной реакцией является лишь распушение оперения головы и горла (ЭДА а) — поза наиболее низкопороговая.

Характерным для периода формирования пары у туркестанской камышевки является также ритуальный сбор самкой гнездового материала. Взобравшись в верхнюю часть стебля тростника, она выдергивает веточки метелки (гнездовой материал), но тут же их бросает. Самка может проделать такую операцию несколько раз подряд. У прочих изученных видов такое поведение самок встречается много реже.

В целом можно заключить, что по основным особенностям взаимодействий между партнерами при формировании пары туркестанская камышевка более сходна с камышевкой восточной. Базовые особенности рассматриваемого процесса у дроздовидной камышевки отличают этот вид от двух других, что еще более выпукло проявляется при анализе поведения птиц во время постройки гнезда.

Гнездостроение. Поведение партнеров на этом этапе во многом сходно с тем, что уже описано для камышевки восточной. В основе этого сходства лежит значительная толерантность самок обоих видов к приближению самца. Главное же различие между этими видами состоит в том, что у туркестанской камышевки самец реже перемещается за самкой, часто поджидая ее у гнезда. Именно здесь в этот период происходит большая часть взаимодействий, происходящих, как правило, в мягкой форме. Среди моторных реакций наиболее часто наблюдается ЭДА а, иногда самец приспускает крылья и разворачивает хвост.

Для сопоставления поведения трех видов камышевок на стадии гнездостроения был использован кластерный анализ. Кладограмму строили на основе данных, приведенных

на рис. 4. Полученные результаты показали, что на стадии гнездостроения поведение более сходно у камышевок восточной и туркестанской (которые формируют одну кладу) и отличается у дроздовидной.

В то же время некоторые особенности сигнального поведения специфичны для камышевки туркестанской. Эти особенности касаются главным образом отличий от других видов в частоте использования тех или иных акций. Так, у туркестанской камышевки чаще, чем у двух других видов, наблюдается ЭДА ∂ (хвост развернут узким веером). Особенно это характерно для стадии гнездостроения. В это время оба партнера разворачивают хвосты, не только сидя на присаде, но могут также перелетать друг за другом, держа хвосты полувеером и чуть их опуская. Столь же характерно для самцов (в меньшей степени для самок) своеобразное «ритуальное» отряхивание. Птица попеременно трясет крыльями, часто закидывая их на спину, временами подергивая также сложенным хвостом. У двух других видов такое поведение отмечается крайне редко.

Обсуждение результатов

Дивергенция моторных компонент поведения

Все «дроздовидные камышевки», как и вообще представители семейства славковых *Sylviidae* имеют обедненный, по сравнению с рядом других групп птиц (как, например, некоторые дроздовые *Turdidae*), репертуар поз, большинство из которых маловыразительны (Панов, 2003). На фоне такой невыразительности моторных репертуаров неудивительно, что их наборы оказались в целом схожи у всех изученных видов. На уровне ЭДА только у дроздовидной камышевки отсутствует одна из выделенных нами акций, хотя это вполне может объясняться недостатком материала. Сказанное действительно также в отношении более высокого уровня интеграции, представленного сигнальными позами. Хотя из-за фрагментарности данных сравнение репертуаров поз не было проведено, создается впечатление, что они у всех видов весьма сходны, если не идентичны.

Интерес представляют полученные данные о том, что частота использования различных типов ЭДА различается у разных видов (рис. 2). Таким образом, первой стадией эволюции моторных компонент сигнального поведения в изученной группе является изменение частоты встречаемости некоторых акций. Это вполне характерно и для некоторых других групп птиц, изученных в этом плане (Панов, 1978).

Неравномерность эволюционных преобразований различных компонент социального поведения

Полученные данные свидетельствуют о независимой эволюции различных компонент социального поведения. Можно выделить две группы таких компонент, именно, территориальное поведение и особенности взаимодействий между членами пары.

По особенностям территориального поведения выделяется камышевка туркестанская. В отличие от двух других камышевок, для этого вида характерна более аморфная территориальная структура и отсутствие специфического комплекса территориального поведения. Можно предположить, что редукция территориального поведения произо-

шла у туркестанской камышевки вторично. Действительно, несмотря на отсутствие локализованных в определенных точках пространства территориальных конфликтов между соседними самцами (характерных для камышевок восточной и дроздовидной), у рассматриваемого вида владельцы участков прогоняют вторгающихся в их владения посторонних особей.

Анализ некоторых пространственно-временных особенностей взаимодействий между членами пары позволяет выделить в качестве уклоняющегося случая камышевку дроздовидную. Основное отличие от двух других видов — это меньшая толерантность самок данного вида к сближению с самцом.

Следует, однако, подчеркнуть, что независимость дивергенции двух выделенных компонент социального поведения может быть не абсолютной. Ряд данных свидетельствуют о том, что межвидовые трансформации территориального поведения, с одной стороны, и особенностей пространственно-временных отношений между членами пары, с другой, в определенной степени взаимосвязаны. Так, территориальные конфликты самцов дроздовидной камышевки характеризуются максимальной степенью агрессивности их участников. Этот же вид характеризуется также наиболее низкой толерантностью самок к сближению с самцом. Противоположный полюс занимает туркестанская камышевка: взаимоотношения между членами пары у этого вида наиболее мягкие, а территориальные конфронтации как таковые вообще отсутствуют. Таким образом, как самцы, так и самки туркестанской камышевки намного более терпимы, чем камышевки дроздовидные, к тесным контактам с конспецификами. Восточная камышевка занимает в этом ряду промежуточное положение между двумя другими видами.

Полученные результаты я сопоставил с предполагаемой эволюционной историей комплекса «дроздовидная камышевка», реконструированной по морфологическим и ареалогическим данным (Опаев и др., 2009). В цитированной работе удалось показать, что камышевки восточная и туркестанская наиболее близки друг другу, тогда как дроздовидная занимает обособленное положение. Это заключение подтверждается также молекулярно-генетическими данными (Leisler et al., 1997; Helbig, Seibold, 1999). Поскольку Туркестанская камышевка отличается от двух других видов по особенностям территориального поведения, можно допустить, что эта компонента социального поведения эволюционирует с наибольшей скоростью, тогда как пространственно-временные характеристики взаимодействий между членами пары более консервативны. Направления и уровни их дивергенции вполне согласуются с гипотетической эволюционной историей группы.

О роли отбора и стохастических факторов в эволюции социального поведения

Территориальное поведение и система спаривания обитающих в Европе камышевок изучены довольно хорошо. Эти работы позволили Ляйслеру (Leisler, 1985) выявить основные экологические корреляты социальных систем у камышевок. 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). Cor-

ласно 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 большую часть корма эти птицы собирают на своих участках. Моногамные виды характеризуются полярными значениями названных параметров. Такие различия традиционно объясняют тем, что у полигамных видов выкармливает птенцов в основном самка. Сбор корма в пределах участка самца позволяет ей экономить время и более эффективно выкормить свое потомство. Первое положение рассматриваемой гипотезы (связь полигинии с гнездованием в продуктивных местообитаниях) было высказано ранее для объяснения эволюции социальных систем трупиалов семейства Icteridae (Orlans, 1980).

Изложенная гипотеза никогда не тестировалась на других видах камышевок за пределами Европы. Приведенные в настоящей статье материалы по социальной организации палеарктических представителей комплекса «дроздовидная камышевка» ее не подтверждают.

Во-первых, согласно гипотезе, полигамные виды обладают крупными охраняемыми территориями. Туркестанская камышевка характеризуется выраженной склонностью к полигинии. Однако, у этого вида (в отличие от полигамных же камышевок дроздовидной и восточной) самцы удерживают за собой небольшие участки, границы между которыми не регламентированы.

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

Таким образом, существующая гипотеза эволюции социального поведения не в состоянии в полной мере объяснить направления и уровни дивергенции социального поведения в комплексе «дроздовидная камышевка». Это позволяет нам предполагать важное значение случайных факторов (дрейфа) в эволюции этой группы. Дополнительно в пользу этого заключения свидетельствует, на наш взгляд, также неравномерность преобразований различных компонент социального поведения. Между тем считается, что в том в случае, когда отбор действует сразу на несколько групп признаков, следует ожидать их корреляции (Венгеров, 2001; McGlothlin et al., 2005).

Известно, с другой стороны, что направления дивергенции близких видов определяются в существенной степени доступной данной группе изменчивостью (available ge-

netic variation), которая в определенной степени «направляет» эволюционный процесс (Price, 2008). Это положение удобно проиллюстрировать на примере двух других подродов рода *Acrocephalus* — пестроспинных камышевок *Calamodus* и мелких однотонно окрашенных камышевок *Notiocichla*³. Так, все представители пестроспинных камышевок имеют склонность к полигинии, реализуемую тем или иным способом (Квартальнов, 2005), а мелкие однотонно окрашенные камышевки — преимущественно моногамны. Что касается территориальной структуры, то, как и у «дроздовидных камышевок», она может варьировать более широко. Например, участки соседних самцов вертлявой камышевки широко перекрываются (Schulze-Hagen et al., 1999). А камышевка-барсучок, относящаяся к тому же подроду *Calamodus*, вид строго территориальный (Квартальнов, 2005).

Благодарности

За разностороннюю помощь на всех этапах работы я признателен В.В. Иваницкому, И.М. Маровой, П.В. Квартальному и Е.Н. Панову. Благодарность за помощь в организации и проведении полевых исследований в Краснодарском крае хочется выразить В.М. Медведеву (Сладко-лиманное охотхозяйство), в Приморском крае — О.П. Вальчук (БПИ ДВО РАН), Р. Потапову и А. Мележику, в Казахстане — А. Абаев, Н.Н. Березовикову, А.Э. Гаврилову и Э.И. Гаврилову, А.Ф. Ковшарю, (Институт зоологии АН Казахстана), Н. Волковой, В.Г. Колбинцеву, К.Д. и А.Б. Тлебаевым и Г.Г. Панкратьевой. Исследование поддержано РФФИ (проекты №№ 07-04-01363, 08-04-00636 09-04-10056).

Литература

- Венгеров П.Д. 2001. Экологические закономерности изменчивости и корреляции морфологических структур у птиц. Воронеж. 248 с.
- Квартальнов П.В. 2005б. К характеристике пестроспинных камышевок (*Acrocephalus* (*Calamodus* spp.)). Стрепет 3 (1-2): 104—107.
- Куренцов А.И. 1959. Животный мир Приамурья и Приморья. Хабаровск. 262с.
- Иваницкий В.В. 1997. Воробьи и родственные им группы зерноядных птиц: поведение, экология, эволюция. М.: КМК Sci. Press. 147 с.
- Иваницкий В.В., Квартальнов П.В., Маркитан Л.В., Марова И.М. 2007. Камышевки (*Acrocephalus*, Sylviidae) на лиманах Восточного Приазовья: механизмы экологической сегрегации и смена стадий в сообществе с высоким видовым разнообразием. Зоол. журн. 86(8): 966—977.
- 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. 88(7): 871—882.

³ К подроду *Calamodus* относятся камышевки: барсучок *A. schoenobaenus*, вертлявая *A. paludicola*, тонкоклювая *A. melanorogon*, чернобровая *A. bistrigiceps* и восточно-китайская *A. sorghophilus*, а к подроду *Notiocichla*: болотная *A. palustris*, садовая *A. dumetorum* и родственная ей *A. orinus*, индийская *A. agricola* и близкая к ней маньчжурская *A. tongorum*, европейская и африканская тростниковые (*A. scirpaceus*, *A. baeticanus*) и южно-китайская *A. concinens* камышевки.

- Панов Е.Н. 1973. Птицы южного Приморья. Новосибирск. 376 с.
- Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 306 с.
- Панов Е.Н. 2003. Этология «вертялой славки», *Scotocerca inquieta*, и изящной принии, *Prinia gracilis*, в связи с вопросом о границах семейства славковых (Sylviidae, Passeriformes). Зоол. журн. 82(3): 402—412.
- Поливанова Н.Н. 1971. К экологии дроздовидной камышевки *Acrocephalus arundinaceus orientalis* (Temm. et Schleg.) на оз. Ханка. С. 113—122 в «Орнитол. исследования на юге Дальнего Востока». Владивосток.
- Bensch S., Hasselquist D. 1991. Territory infidelity in the polygynous Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus*: the effect of variation in territory attractiveness. J. Anim. Ecol. 60: 857—871.
- Bensch S., Hasselquist D. 1994. Higher rate of nest loss among primary than secondary female: infanticide in the great reed warbler. Behav. Ecol. Sociobiol. 5: 309—317.
- Birkhead T.R., Hunter F.M., Pellatt J.E. 1989. Sperm competition in the zebra finch, *Taeniopygia guttata* // Anim. Behav. 38(6): 935—950.
- Catchpole C.K. 1983. Variation in the song of the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* in relation to mate attraction and territorial defense // Anim. Behav., 31: 1217—1225.
- Capek M., Kloubec B. 2002. Seasonal and dial patterns of song output by great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus*. Biologia Bratislava (2): 267—276.
- Ezaki Y. 1981. Female behaviour and pair relation of the polygynous great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* (Aves: Sylviinae). Physiol. Ecol. Japan 18(7): 77—91.
- Fedorov V.A. 2000. Breeding biology of the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* in the southwest of the Pskov Region. Avian Ecol. Behav. 5: 63—77.
- Haneda K., Teranishi K. 1968. Life history of the Eastern Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus orientalis*) II. Polygyny and territory. Jap. J. Ecol. 18: 204—212.
- Hansson B., Bensch S., Hasselquist D. 1997. Infanticide in the great reed warblers: secondary female destroy eggs of primary females. Anim. Behav. 54 (2): 297—304.
- Hansson B., Gavrilov E., Gavrilov A. 2003. Hybridisation between great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* and clamorous reed warbler *A. stentoreus*: morphological and molecular evidence. Avian Sci. 3(2-3): 145—151.
- Helbig A.J., Seibold I. 1999. Molecular phylogeny of Palearctic-African *Acrocephalus* and *Hippolais* warbler (Aves: Sylviidae). Mol. Phyl. Evol. 11(2): 246—260.
- Kluyver H.N. 1955. Der Verhalten des Drosselhsängers, *Acrocephalus arundinaceus* (L.), am Brutplatz mit besonderer Berücksichtigung der Nestbautechnik und der Revierbehauptung. Ardea 43(1-3): 1—50.
- Leisler B. 1985. Öko-ethologische Voraussetzungen für die Entwicklung von Polygamie bei Rohrsängers. J. Ornithol. 125(4): 357—381.
- Leisler B., Catchpole C.K. 1992. The evolution of polygamy in European reed warblers of the genus *Acrocephalus*: a comparative approach. Ethol., Ecol. Evol. 4(3): 225—243.
- Leisler B., Winkler H., Wink M. 2002. Evolution of breeding systems in *Acrocephalus* warbler. Auk 119(2): 379—390.

Leisler B., Heidrich P., Schulze-Hagen K., Wink M. 1997. Taxonomy and phylogeny of reed warbler (genus *Acrocephalus*) based on mtDNA sequences and morphology. J. Orn. 138: 469—496.

McGloghtlin J.W., Parker P.G., Nolan Jr. V., Ketterson E.D. 2005. Co relational selection leads to genetic integration of body size and an attractive plumage trait in dark-eyed juncos. Evolution 59(3): 658—671.

Orians G.H. 1980. Some adaptation of marsh-nesting blackbirds. Princeton Univ. Press. 295 p.

Price T. 2008. Speciation in birds. Colorado. 470 p.

Schulze-Hagen K., Leisler B., Schäfer H.M., Schmidt V. 1999. The breeding system of the aquatic warbler *Acrocephalus paludicola* — a review of new results. Vogelwelt 120: 87—96.

Ueda K. 2002. Territory defendability and mating system in Oriental Reed Warbler. 23rd International Ornithol. Congress. Abstract vol. Beijing China. P. 190.

Urano E. 1985. Polygyny and the breeding success of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. Res. Popul. Ecol. 27: 393—412.

Опаев Алексей Сергеевич,
аспирант лаборатории сравнительной
этологии и биокоммуникации ИПЭЭ РАН
opaev@rambler.ru