

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ВОСТОЧНОЙ ДРОЗДОВИДНОЙ КАМЫШЕВКИ *ACROCEPHALUS ORIENTALIS* (SYLVIIDAE) В ЮЖНОМ ПРИМОРЬЕ

И.М. Марова, О.П. Вальчук, А.С. Опаев, П.В. Квартальнов, В.В. Иваницкий

В мае–августе 2004 и 2005 гг. на юге Приморского края изучали биологию размножения и особенности популяционной структуры индивидуально меченных восточных камышевок, обитающих в агрокультурном ландшафте среди зарослей тростника, жесткостебельного высокотравья и кустарников на участке 3 км². Найдено 57 гнезд, судьбы 63 самцов и 47 гнезд прослежены вплоть до вылета птенцов. Обобщены данные за 2000–2010 гг. по фенологии, гнездовому консерватизму и линьке для 410 особей на этом же участке. Общая плотность популяции около 10 территориальных самцов на 1 км², однако в оптимальных местообитаниях (хорошо развитые тростниковые заросли вдоль опушек пойменных лесов) локальная плотность достигает 8 территорий на 1 га. Прилет начинается во второй декаде мая, самцы-первогодки прилетают на 5–7 дней позже взрослых. Восточная камышевка проявляет выраженную склонность к групповому гнездованию: первые прибывшие самцы «основатели» занимают наиболее качественные территории в центре тростника, на периферии поселяются другие самцы. Одиночно поселяются только самцы, поздно занявшие территорию и/или не сумевшие утвердиться в уже сформированном поселении. Не более 25% всех территорий расположены одиночно. Доля холостых самцов в популяции составляет около 30%, доля полигамных самцов – 21 и 29% в 2004 и в 2005 г. соответственно. Гаремами (по 2–3 самки) обзаводятся раньше прилетевшие, более старшие самцы. Расстояние между гнездами самок полигамного самца от 8 до 32 м, агрессии между самками не наблюдали. Полигамные самцы участвуют в выкармливании выводков эпизодически, совмещая прилеты к первым гнездам с уходом за следующей самкой. Самое раннее начало кладки 3 мая, самое позднее – 5 июля, т.е. продолжительность периода откладки яиц составляет 36 дней. Второй цикл размножения не отмечен. Самцы оставляют территории к концу июля. Большинство птиц заканчивает линьку в последней декаде августа – первой декаде сентября. Последние стадии линьки совмещены с началом сезонных перемещений. Отлет начинается в конце августа, пик осеннего пролета – 10–20 сентября. Успех размножения не зависит от погодных условий сезона, но связан положительной корреляцией с высотой расположения гнезд и особенно плотностью их размещения (86,2 и 26,6% в плотных поселениях и в одиночно расположенных гнездах соответственно). Полученные данные свидетельствуют о высоком репродуктивном успехе (70% в 2004 г., 82% в 2005 г.) и хорошо выраженном гнездовом консерватизме (33%), что позволяет сделать вывод о значительной устойчивости и процветании изученной популяции восточной камышевки. Сведение лесов и становление агрокультурных ландшафтов, в которые по ирригационным каналам проникает тростник, не только не оказывают негативного влияния на восточную камышевку в Южном Приморье, но напротив, способствуют ее успешному расселению. Несмотря на отчетливую экологическую специфику восточных камышевок, обитающих в агроландшафтах Южного Приморья, ключевые черты их популяционной структуры практически ни в чем не отличаются от соответствующих особенностей, выявленных для других регионов, где этот вид гнездится преимущественно в затопленных зарослях надводных макрофитов – тростника и рогоза. К числу этих особенностей мы относим четко выраженное территориальное поведение, склонность к полукOLONИАЛЬНОМУ гнездованию, широкое распространение полигинии.

Ключевые слова: восточная дроздовидная камышевка, *Acrocephalus orientalis*, структура популяции, полигиния, Южное Приморье.

Ареал восточной, или восточной дроздовидной, камышевки (*Acrocephalus orientalis*) простирается от оз. Байкал до Приморья, о. Сахалин и Японских островов. В обширном роде *Acrocephalus* восточная

камышевка входит в состав номинативного подрода, куда относят крупных однотонно окрашенных камышевок, имеющих широкое и почти исключительно аллопатрическое распространение в Палеарктике, Ин-

до-Малайской и Австралийской областях. По внешним признакам и основным биологическим особенностям все они весьма схожи, и прежде их считали подвидами *A. arundinaceus* sensu lato (Птушенко, 1954). Но в настоящее время восточную камышевку рассматривают как самостоятельный вид, состоящий в близком родстве с другими представителями этого подрода: дроздовидной (*A. arundinaceus*), туркестанской (*A. stentoreus*), австралийской (*A. australis*) и полинезийской (*A. vaughani*) камышевками (Leisler et al., 1997; Helbig, Seibold, 1999; del Hoyo et al., 2006).

Большинство названных видов известны как специализированные обитатели зарослей надводных макрофитов. Повсеместно эти камышевки предпочитают гнездиться в затопленных насаждениях высокорослого и толстостебельного тростника (*Phragmites* sp.) или же в хорошо развитых зарослях рогоза (*Typha* sp.) (Маркитан, 2002; Музаев, 1990; Иваницкий и др., 2002, 2007, 2008; Marova et al., 2003; Leisler, Schulze-Nagen, 2011). Лишь у восточной камышевки спектр местообитаний значительно шире. Пожалуй, это единственный материковый представитель подрода, сочетающий надводное и околводное гнездование с гнездованием в чисто наземных сухопутных условиях. Последнее нередко наблюдается в Южном Приморье в условиях коренной антропогенной трансформации природных ландшафтов (Панов, 1973; Назаренко, 1999; Иваницкий и др., 2005). В этой связи

изучение экологии и структуры популяции восточной камышевки представляет особый интерес. Между тем этому предмету посвящено лишь несколько работ, причем выполненных в типичных для всех дроздовидных камышевок надводных и околводных местообитаниях (Поливанова, 1971; Панов, 1973; Saitou, 1976; Ezaki, 1988, 1990, 1992; Haneda, Teranishi, 1968a, 1968b).

Предлагаемая статья посвящена биологии размножения и особенностям популяционной структуры восточных дроздовидных камышевок, хотя и сохраняющих тесную связь с тростниками, но обитающих в репродуктивный период поодаль от водоемов вместе с другими видами восточноазиатских камышевок: чернобровой (*A. bistrigiceps*) и толстоклювой (*Phragmaticola aedon*). Морфология, вокализация и поведение восточной камышевки, подробно рассмотрены нами в других работах (Опаев и др., 2009; Опаев, Иваницкий, 2009).

Материалы и методы

Основной материал был собран в мае–августе 2004 и 2005 гг. на орнитологическом стационаре Амуро-Уссурийского центра биоразнообразия птиц в долине р. Литовка в Партизанском р-не на юге Приморского края (42°57' с.ш., 132°53' в.д.) на участке площадью около 3 км² (рис. 1). На этой территории найдено 57 гнезд и прослежены судьбы 63 самцов и 47 гнезд –

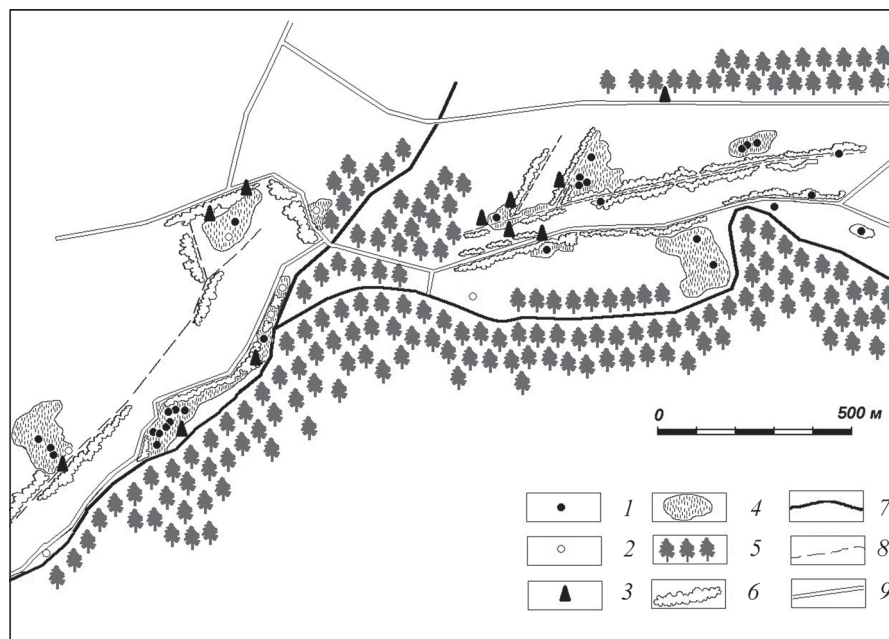


Рис. 1. Площадка наблюдений с гнездами восточной и толстоклювой камышевок, 2004 г. Обозначения: 1 – гнездо восточной камышевки; 2 – территория холостого самца восточной камышевки; 3 – гнездо или центр активности самцов толстоклювой камышевки; 4 – заросли тростника; 5 – лес; 6 – кустарники; 7 – река; 8 – ирригационные каналы; 9 – дороги

вплоть до вылета птенцов. Наблюдения вели за индивидуально мечеными птицами, отловленными паутинными сетями. Использованы данные по фенологии, гнездовому консерватизму и линьке для 410 особей, полученные на стационаре в ходе массового кольцевания птиц весной и осенью 2000–2010 гг., и материалы по гнездованию восточной камышевки в Хабаровском крае, собранные в 1985–1990 гг. Статистическую обработку проводили в программе Statistica 8.0. Средние значения приведены со стандартным отклонением.

Результаты и обсуждение

Местообитания и взаимоотношения с близкими видами

В долине р. Литовка преобладает типичный для современного Приморья агрокультурный ландшафт, метко названный А.А. Назаренко (1999) «антропогенной саванной». Он представляет собой мозаику из возделываемых полей (соя, кукуруза, хлебные злаки), лугов и заросших бурьяном пустошей, разделенных полосами кустарников, произрастающих вдоль старых ирригационных каналов, и фрагментов пойменных лесов (рис. 2). Сплошные пойменные леса почти полностью сведены в результате многовековой хозяйственной деятельности человека, а в настоящее время ежегодные палы и распашка сохранившихся полей препятствуют зарастанию образовавшихся открытых пространств. Подобные ландшафты привлекательны для многих видов камышевок, избегающих сплошных лесных массивов. Все отмеченные на

этой территории восточные камышевки гнездились на суше, главным образом в зарослях тростника и в меньшей степени среди жесткостебельного высоко-травья и кустарников. Лучше всего в этих условиях тростник развивается на заброшенных ирригационных каналах, зачастую проложенных вдоль лесных опушек. Поэтому многие гнездовые участки дроздовидных камышевок непосредственно примыкают к лесу, при этом существенная доля активности восточных камышевок (в особенности самцов) приурочена к кронам высоких деревьев. Подчеркнем, что на изученной территории тростник не образует обширных сплошных массивов. Он встречается в виде отдельных островов вдоль русла реки и оросительных каналов среди полей, часто формируя смешанные ассоциации с другими травянистыми растениями: крапивой узколистной (*Urtica angustifolia*), какалией копьевидной (*Cacalia hastata*), лабазником гладчайшим (*Filipendula glaberrima*), луносемянником даурским (*Menispermum dahuricum*), полынями (*Artemisia* sp.) и др. Среди тростников нередко разрастаются и невысокие кустарники, в первую очередь рябинник рябинолистный (*Sorbaria sorbifolia*), тонкостолбиковая ива (*Salix gracilistyla*), шиповники (*Rosa* sp.) и клены (*Acer* sp.). Площадь, занятая сплошными зарослями тростника, обычно не превышает 1 га.

В широкой долине р. Литовка и ее многочисленных притоков восточные камышевки заселяют практически все участки тростника, но в боковых, более узких ответвлениях долины (отроги хребтов Чандолаз, Лозовый и Ливадийский), где пойменный лес



Рис. 2. Местообитания восточных камышевок – агрокультурный ландшафт в долине р. Литовка (Южное Приморье)



Рис. 3. Территория восточной камышевки высокого качества: песенные посты и гнезда одного из тригамных самцов. 1, 2 – песенные посты на деревьях; 3–5 – гнезда в тростнике (фото В.В. Иваницкого)

более сомкнутый, не гнездятся, несмотря на встречающиеся там массивы очень хорошо развитого тростника. Оптимальные местообитания для восточной камышевки – поля высокого густого тростника без примеси другой травянистой и кустарниковой растительности, примыкающие к опушке пойменного леса. Здесь раньше всего формируются самые плотные поселения; основные песенные и наблюдательные посты самцов располагаются на деревьях (чозения, амурский бархат, ольха) на высоте до 5–7 м над землей (рис. 3). Позже восточные камышевки заселяют и другие участки тростника, в первую очередь с примесью подроста кленов, а затем и чахлый редкий тростник, густо заросший крапивой, лабазником и другими травами. Эти местообитания так же, как и узкие бордюры кустарников и разнотравья лишь с отдельными фрагментами тростника, можно считать пессимальными. Как правило, в них поселяются лишь одиночные, поздно прибывшие самцы. Максимальная плотность в оптимальных местообитаниях достигает 8 территорий на 1 га. Что же касается общей плотности изученной популяции, то она составляет примерно 10 территориальных самцов на 1 км².

Помимо восточной камышевки в долине р. Литовка в значительном числе гнездятся чернобровая и толстоклювая камышевки. Наиболее высокую численность и почти повсеместное распространение имеет чернобровая камышевка. На обследованной нами территории (около 3 км²) совокупное население чернобровой камышевки составляло в каждый из сезонов не менее сотни гнездящихся пар. Плотность поселений этого

вида максимальна на суходольных лугах с густым покровом из полыни и сопутствующих жесткостебельных растений, образующих к началу июля травостой высотой до 1,5–2,0 м. В таких местах в состав травостоя часто входит тростник, причем чернобровые камышевки охотно гнездятся на участках с преобладанием тростника, а иногда и в чистых тростниковых зарослях. Небольшие массивы тростника, растущего на суше, чернобровые камышевки занимают сплошь, а в обширные массивы проникают преимущественно с периферии, образуя здесь смешанные поселения с восточными камышевками. Чернобровые камышевки часто гнездятся в траве среди кустарников, в кронах которых охотно кормятся и поют, но облигатных связей с кустарниковой растительностью не имеют. Они более других видов камышевок мирятся с затенением и нередко гнездятся в траве даже под сплошным лесным пологом невдалеке от опушек.

Толстоклювые камышевки – типичные дендрофилы. Их общая численность в долине Литовки несколько ниже, чем восточной камышевки (рис. 1). Они избегают сплошных загущенных массивов кустарниковой растительности и селятся обычно вблизи хорошо освещенных мест вдоль лесных опушек, дорог, ирригационных каналов и на зарастающих гарях, где наряду с кустарниками и отдельно стоящими деревьями имеются и достаточно обширные открытые пространства с высоким травостоем. Таким образом, хотя для каждого из представленных на стационаре видов камышевок была установлена вполне отчетливая биотопическая специфика, в условиях

высокой мозаичности ландшафта места их обитания в значительной мере совпадают, и участки обитания разных видов нередко перекрываются. Это открывает возможности для непосредственных поведенческих взаимодействий между особями разных видов. Нами отмечены многочисленные эпизоды жесткой односторонней межвидовой агрессивности восточных камышевок по отношению к чернобровым при полном отсутствии такой агрессивности в отношении толстоклювых камышевок. Парадоксально, что чернобровая камышевка, как по своему размеру, так и по особенностям окраски оперения заметно отличается от восточных камышевок, в то время как толстоклювые камышевки, напротив, внешне с трудом отличаются от последних. Лояльность высоко агрессивных восточных камышевок к толстоклювым камышевкам скорее всего объясняется резкими различиями в их повседневном поведении, которые оказываются более важными, нежели сходство во внешнем облике. Как справедливо указывает И.А. Нейфельдт (Neufeldt, 1967), манерой поведения толстоклювая камышевка скорее напоминает крупную славку.

Влияние межвидовой агрессивности на пространственную структуру сообщества выглядит следующим образом. Как уже было отмечено выше, и восточная, и чернобровая камышевки регулярно гнездятся в зарослях тростника. Более крупная и агрессивная восточная камышевка занимает доминирующее положение. Чернобровые камышевки образуют плотные групповые поселения как независимо от восточных, так и по периферии их колоний. В небольших по площади массивах тростника чернобровые камышевки поселяются лишь при отсутствии здесь доминанта. В более обширных массивах чернобровые камышевки занимают периферийные участки с хорошо развитым нижним ярусом из разнообразных травянистых растений, где плотность восточных камышевок низка. В центральных участках тростниковых зарослей, густо заселенных восточными камышевками, чернобровые камышевки, как правило, не живут. Но при невысокой плотности вида-доминанта исход межвидовых взаимодействий во многом зависит от плотности субдоминантов: вероятность закрепления самцов чернобровой камышевки на территориях восточных прямо пропорциональна плотности первых.

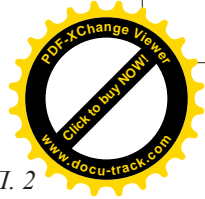
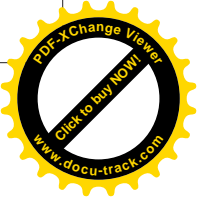
Совершенно иная ситуация складывается в межвидовых отношениях восточных и толстоклювых камышевок. Отметим, что структура поселений толстоклювых камышевок существенно различается в долине Литовки и на склонах сопек (где восточные камышевки отсутствуют). В леспедечиных склоно-

вых дубняках они селятся группами по 4–5 и более пар. В долине толстоклювые камышевки, как правило, гнездились одиночными парами, причем их территории часто примыкали либо к периферии групповых поселений восточных камышевок, либо к территориям одиночных пар, а зачастую были расположены даже внутри поселений (рис. 1) (наименьшее расстояние между гнездами двух видов составило всего 5 м!). Нами впервые зарегистрированы случаи устройства гнезд толстоклювыми камышевками в зарослях тростника и жесткостебельного высокотравья, т.е. в условиях, типичных для восточных камышевок, хотя большинство построек первых располагались в кронах кустарников (особенно часто в рябиннике).

Прилет, формирование и состав поселений восточной камышевки. Постоянство населения и продолжительность жизни особей

Весной первые восточные камышевки прилетают в район наших исследований во 2-й декаде мая, но распределение по территориям происходит существенно позже. В 2004 г. первые особи на площадке были отловлены в стационарно установленные паутинные сети 13 мая, но еще 26 мая в одном из поселений (впоследствии одном из наиболее плотных) были заняты лишь 2 из 12 территорий. Формирование этого поселения шло постепенно, и последний самец заселился сюда лишь 10 июня. В 2005 г. впервые пение восточных камышевок отмечено 20 мая в прибрежных зарослях долины р. Суна у пос. Новолитовск в 5 км от площадки. Только один самец появился и пел в этот день на площадке. Несколько самцов, певших на большом расстоянии один от другого, были отмечены 21 мая примерно в 3 км от площадки (у дер. Михайловка). В 2005 г. один из самцов (впоследствии тригамный) занял первую территорию на площадке 22 мая. Его сосед (впоследствии моногамный) появился только 29 мая. Судя по данным отловов и кольцевания за 2004–2006 гг., самцы-первогодки прилетают на 5–7 дней позже взрослых. Такая последовательность прилета характерна и для других видов камышевок (Glutz von Blotzheim, 1997).

Размещение всех самцов, имевших постоянные территории в пределах контролируемого участка в 2004 г., показано на рис. 1. Отчетливо видна приуроченность камышевок к массивам тростника, лишь некоторые самцы поселяются за их пределами. Тесная связь с тростником обуславливает неравномерность расселения птиц и создает предпосылки для значительных локальных вариаций плотности. Последние



обусловлены еще и тем, что восточная камышевка проявляет отчетливо выраженную склонность к групповому гнездованию, и самцы стремятся занимать территории по соседству друг с другом или, по крайней мере, в пределах акустического контакта. Уже с первых дней после прилета передовых особей можно наблюдать формирование поселений из 2–3 самцов. Формирование ассоциаций происходило сходным образом на всех находившихся под наблюдением участках площадки: первые прибывшие самцы «основатели» занимают наиболее качественные территории в центре зарослей самого высокого и мощного тростника. Они служат центром поселения, на периферии которого поселяются другие самцы. Если «основатели» заняли близко расположенные, но не соприкасающиеся границами территории, то уплотнение поселения происходит за счет освоения новыми самцами «нейтральных зон» между самцами-старожилами. Основателями поселения становятся, как правило, более старые и/или успешно размножившиеся в предыдущем сезоне самцы, которые впоследствии остаются «доминантами», т.е. наиболее активно поют (преимущественно высоко на деревьях, окружающих тростник) и являются полигамными. Одиночно поселяются только самцы, поздно занявшие территорию, не сумевшие утвердиться в уже сформированном поселении или не нашедшие там пригодного биотопа. В общей сложности не более 25% территорий расположены таким образом, что их владельцев можно считать одиночными самцами, не имеющими регулярной акустической или визуальной связи с соседями. Доля одиночных самцов оставалась практически постоянной в течение двух лет наблюдений.

Несмотря на склонность к образованию кластеров территорий, восточной камышевке свойственно выраженное территориальное поведение. Охрана территории сопровождается частыми пограничными конфликтами соседних самцов друг с другом, которые наиболее часто происходят в период массового прилета, когда на местах гнездования появляются самцы-первогодки. Площадь территорий на участках со средней плотностью населения варьирует от 270 до 5200 м², составляя в среднем около 1600 м² ($n = 12$). Достоверной связи между датой занятия территории и ее размерами нами не выявлено ($r = -0,34$, $p > 0,05$), однако существует тенденция, согласно которой территории, занимаемые позже, имеют меньшую площадь. Отсутствие корреляции между сроками установления территорий и их размерами отмечено для восточной камышевки и в Японии (Esaki, 1992).

Интересной особенностью изученной популяции оказалось присутствие в ней контингента «бродячих» самцов. В разгар периода размножения (17–28 июня) в течение двух сезонов мы наблюдали активные перемещения самцов, особенно ярко выраженные в 2004 г. Они заключались в инвазии новых, активно поющих самцов в уже сформированные поселения или на пустующие участки тростника, как правило, весьма ограниченные по площади. Некоторые из этих самцов были помечены нами вскоре после прилета, и их перемещения (на расстояние до 1,5 км) удалось точно проследить в пределах нашей площадки. Наряду с ними появлялись новые самцы, прежняя история которых осталась неизвестной. Некоторые самцы успешно образовали пары и приступили к размножению. Так, 17 июня 2004 г. новый самец внедрился в центр одного из давно сформированных поселений и сумел не только удержать территорию, но и обзавестись двумя самками. Но часть из занявших территории новых самцов (особенно одиночных) остаются холостыми, несмотря на активное пение. Доля холостых самцов в популяции составляет около 30%. В целом совокупный период формирования гнездящейся популяции восточной камышевки в районе наших исследований занимает около месяца.

Сведения о составе изученного нами поселения за два сезона наблюдений представлены в табл. 1. Как общая численность камышевок, обитающих в его пределах, так и основные популяционные показатели в 2004 и 2005 гг. оказались достаточно сходными. Любопытно, что это сходство проявилось, несмотря на резкие климатические различия двух сезонов (сухой и жаркий 2004 г., холодный и влажный 2005 г.), а также несмотря на то что общий характер пространственного размещения камышевок претерпел измене-

Т а б л и ц а 1

Состав поселения восточной камышевки в 2004–2005 гг.

Популяционные и репродуктивные параметры	Годы наблюдений	
	2004	2005
Число территориальных самцов на площадке (всего)	33	31
Число полигамных самцов (3 самки на территории)	2	2
Число полигамных самцов (2 самки на территории)	5	7
Число моногамных самцов	20	15
Число холостых самцов на постоянных участках	6	7
Число холостых самцов без постоянных участков	4	2

ния прежде всего под влиянием годовых изменений в состоянии массивов тростников.

Вопреки ежегодной смене гнездовых участков (чему способствуют и типичные для Южного Приморья весенние пожары, уничтожающие прошлогодний тростник) многие взрослые камышевки проявляют верность территории гнездования. Из 63 взрослых птиц, окольцованных в 2004 г., 21 особь (33,3%) отмечена на площадке следующим летом, что соответствует весьма значительному уровню гнездового консерватизма для мелких певчих птиц (Соколов, 1991). Молодые птицы, напротив, преимущественно расселяются. Летом 2005 г. на всей площадке была зарегистрирована только одна из 69 птиц (1,4%), окольцованных птенцами в предыдущем году. В период с 2000 по 2006 г. на площадке в стационарные паутинные сети было поймано и окольцовано 410 восточных камышевок, из которых за последующие после мечения годы было вновь поймано 55 (13,4%). Один из самцов был повторно пойман через 4 года после первой поимки на нашей площадке (окольцован 20 мая 2001 г., последняя встреча – 9 июня 2005 г.) и таким образом продолжительность его жизни составила не менее 5 лет. Пять особей были пойманы через 3 года, пять – через 2 года. Судя по этим данным, население восточных камышевок, гнездящихся в долине р. Литовка, проявляет тенденцию к постоянству.

Полигиния в изученной нами популяции распространена широко. Почти на каждой четвертой территории гнездились 2, а иногда и 3 самки, и в общей сложности около половины всех самок выводили птенцов на территориях полигамных самцов, доля которых составила 21% в 2004 г. и 29% в 2005 г. (табл. 1). Мы наблюдали только монотерриториальную полигинию. Гаремами обзаводятся, как правило, раньше прилетевшие самцы из старших (не годоводки). Среди особей, отловленных в 2004 г. сразу после прилета, дальнейшая судьба которых была известна, все самцы, оказавшиеся впоследствии полигамными, были определены как «взрослые», т.е. имели отчетливо выраженный клоакальный выступ, ясные пестрины на груди, коричневый цвет радужины и относительно более длинное крыло. В то же время почти все самцы, определенные как «первогодки» (слабо выраженный клоакальный выступ, блеклые пестрины на груди и сероватый, «ореховый» оттенок радужины – Karlsson et al., 1988), оказались впоследствии моногамными или холостыми. В 2005 г. среди полигамных самцов значительную часть составили особи, уже гнездившиеся на площадке в прошлом году.

У моногамных самцов, образовавших пару, активность пения резко снижается. Склонные к полигинии самцы возобновляют активное пение после того, как их первая самка приступает к насиживанию. Моногамные самцы постоянно держатся возле партнерш. Полигамные самцы осуществляют контроль за своими самками, высматривая их в гуще растительности с какого-либо возвышения, и попеременно спускаются к ним. Расстояние между гнездами самок полигамного самца варьирует от 8 до 32 м. Разница в сроках постройки гнезда (и соответственно откладки яиц) самками полигамных самцов составляет 11–14 дней, что дает возможность бигамным самцам совмещать ухаживание за второй самкой с выкармливанием птенцов в первом гнезде и в конечном итоге участвовать в выкармливании обоих выводков. Такие же данные получены в работах Haneda, Teranishi (1968b) и Urano (1990). Один из находившихся под нашим наблюдением тригамных самцов кормил птенцов во втором и третьем гнездах постоянно, а в первом – эпизодически. Мы не наблюдали случаев агрессии между самками полигамных самцов. В исследованиях Haneda, Teranishi (1968b) и Ezaki (1981) также не обнаружено агрессии между самками в полигамных трио. Самки одного поселения используют всю его территорию как общий кормовой участок. По нашим наблюдениям территориальные самцы, в том числе имеющие пары, регулярно совершают рейды на участки соседей, пытаясь склонить к внебрачным копуляциям чужих самок в период постройки ими гнезда и откладки яиц.

Гнездование и успех размножения

Период размножения у восточных камышевок в районе наших наблюдений сильно растянут. По данным для 11 гнезд с точно установленной датой начала кладки самое раннее ее начало отмечено 31 мая, самое позднее – 5 июля. В среднем откладка первого яйца происходит 14 июня. Таким образом, продолжительность периода, во время которого в популяции идет откладка яиц, составляет 36 дней. Постройка первых гнезд занимает 4–5 дней. В случае разорения гнезда самка всегда немедленно приступает к постройке нового. Повторное гнездо часто располагается поблизости от первого на расстоянии всего 2–10 м. При повторном гнездовании весь цикл ускоряется. По наблюдениям за одной из пар, самка приступила к строительству второго гнезда уже на следующий день после разорения первого и завершила постройку всего через 2 дня. На третий день она уже приступила к откладке яиц, так что задержка размножения составила всего одну неделю. Количество

яиц в повторной кладке часто меньше, чем в первой. В описанном случае в первой кладке было 5 яиц, во второй – 4.

Весной самки появляются на местах гнездования практически одновременно с самцами. Некоторые пары формируются очень быстро. Так, 22 мая 2005 г. самец, только что занявший территорию, уже следовал за самкой. Продолжительность времени от появления самки на территории до начала поиска места для гнезда может быть различной и зависит от сезона размножения. У птиц, поздно занявших территорию, или гнездящихся повторно, формирование пары происходит быстрее. Так, по наблюдениям за несколькими из «поздних» пар самки начали строить гнездо уже через два-три часа после появления на территории, в то время как в большинстве случаев самка приступает к сооружению гнезда только через 1–2 дня после образования пары. Такие же данные приводятся и для Японии (Haneda, Teranishi, 1968a). Самцы не участвуют в постройке гнезд, но между партнерами существует постоянная коммуникация – большую часть времени самцы сопровождают самок, исполняя короткие песни.

В долине р. Литовка восточные камышевки строят гнезда в следующих стадиях: 1) в чистом тростнике; 2) в тростнике с примесью разнотравья; 3) в разнотравье без участия тростника; 4) на кустарниках (обычно

на рябиннике или приречном клене, растущих среди высокотравья) (рис. 4). Обращает на себя внимание полное игнорирование камышевками хорошо представленных в долине Литовки густых ивовых зарослей (тальников), которые вид охотно заселяет в других районах Южного Приморья, например, на оз. Ханка (Поливанова, 1971). В то же время все найденные в 1986–1991 гг. гнезда на рёлках в долине Амура (окрестности с. Малышево) были построены на кустарниках (спирея, шиповник, в одном случае – яблоня маньчжурская) среди злакового высокотравья на высоте 60–120 см ($81 \pm 17,3$ см, $n = 10$). Конструкция гнезд однотипна: они имеют форму глубокой чаши с толстыми стенками и всегда прикреплены к нескольким вертикальным опорам ($2,81 \pm 0,75$, $n = 16$). В зависимости от субстрата глубина гнезда и его профиль могут несколько различаться: чаша гнезд на кустарниках обычно мельче, а края ее слегка отогнуты наружу (рис. 4). Соотношение гнезд, найденных в разных условиях, сведения о высоте их размещения и успешности размножения представлены в табл. 2.

Большинство гнезд (51%) в долине р. Литовка было построено в чистом тростнике. Возможно, отчасти это связано с тем, что в чистом тростнике обеспечивается оптимальный режим вентиляции и быстрое высыхание гнезда после обильной утренней росы и дождей. В условиях чрезвычайно сырого и

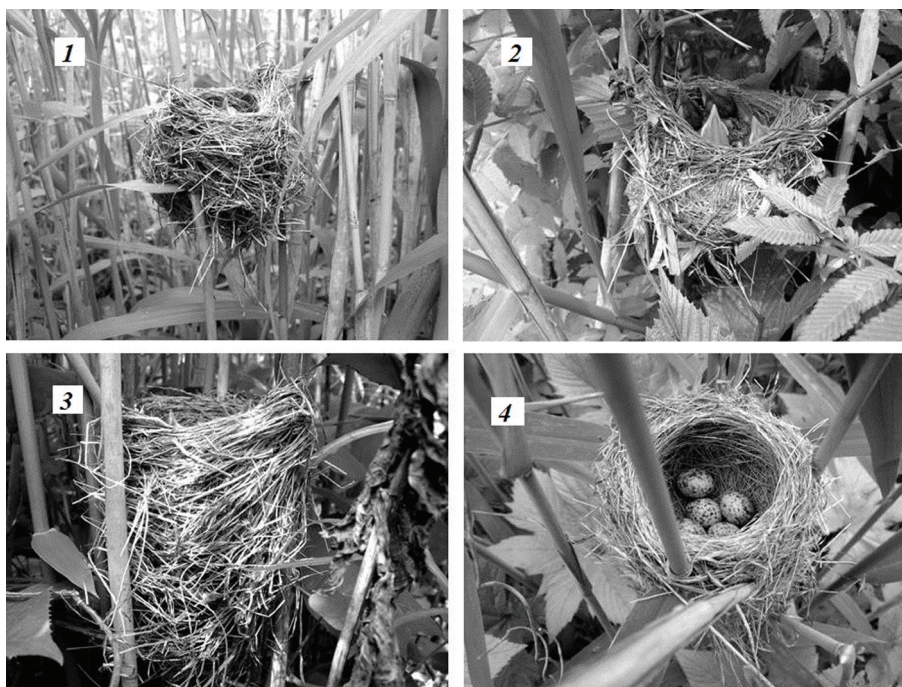


Рис. 4. Конструкция и расположение гнезд восточной камышевки: 1 – в чистом тростнике; 3 – в тростнике с примесью травянистой растительности; 2, 4 – в рябиннике с примесью тростника (фото И.М. Маровой)

Т а б л и ц а 2

Данные по гнездованию и успешности размножения восточной камышевки в 2004–2005 гг.

Место расположения гнезда	Число гнезд	Высота гнезд (см)	Успешность размножения
Чистый тростник	24 (51,1%)	88,3±24,4 (42–137)	85,0±25,8
Тростник с разнотравьем	7 (14,9%)	59,6±11,7 (45–79)	73,3±20,6
Высокотравье	8 (17,0%)	63,6±16,5 (51–100)	49,6±43,3
Кустарники среди высокотравья	8 (17,0%)	86,4±23,2 (52–126)	85,7±9,8
Всего / среднее	47	79,5±24,3	76,0±31,3

прохладного климата Южного Приморья это обстоятельство может быть немаловажным. Присутствие среди тростника в качестве примеси других травянистых растений, в особенности с вьющимися побегами (луносемянник даурский, подмаренники, бобовые), намного замедляет процесс высыхания растительной толщи. При наличии выбора восточные камышевки всегда строят гнезда в молодом тростнике, хотя самые ранние в сезоне гнезда могут быть построены исключительно в прошлогоднем тростнике.

Полная кладка состоит из 5–6 яиц ($n = 48$). В случае повторного гнездования самка откладывает обычно на одной яйцо меньше, чем в первой кладке. Размеры яиц в изученной популяции составили $(21,37 \pm 2,95) \times (15,58 \pm 0,37)$ мм ($n = 51$); в пойме р. Амур этот показатель составил $(22,05 \pm 0,59) \times (15,88 \pm 0,29)$ мм ($n = 26$). Масса ненасиженных яиц $2,91 \pm 0,18$ г ($n = 15$). Взаимоотношения партнеров в период откладки яиц обнаруживают сильную изменчивость. Так, по нашим наблюдениям, в одном из поселений самец, оставшийся моногамным, полностью прекратил пение и почти постоянно находился рядом с самкой. Два других самца, его соседи (впоследствии бигамный и тригамный), напротив, возобновили активное дуэтное пение. Все находившиеся под наблюдением полигамные самцы не теряли связи с первым гнездом и регулярно появлялись около него.

Кладку насиживает только самка. Самцы, которым удалось привлечь новую самку, посещают первую реже, чем моногамные. Но они неизменно появляются у гнезда при возникновении опасности или появлении там самцов-соседей. Насиживание начинается после откладки второго-третьего яйца, но постоянная инкубация начинается со дня завершения кладки. Такие же данные получены в работе Haneda, Teranishi

(1968а); по данным Н.Н. Поливановой (1971), постоянная инкубация начинается с 3–4-го яйца. Встречаются два типа окраски яиц, причем яйца одной кладки, демонстрируя слабую изменчивость, всегда принадлежат к одному типу. Первый тип – фон голубоватый, как у *A. arundinaceus*, второй тип – фон грязно белый или с едва заметным голубоватым оттенком. Яйца обоих типов покрыты густыми темно-бурыми пятнами. Соотношение кладок двух типов приблизительно одинаково. Птенцы вылупляются на 12–13-й день после откладки последнего яйца. Время между вылуплением птенцов из первого и последнего яиц составляет от 10 ч до одних суток. Птенцов обогревает только самка. Бросаются в глаза различия размеров птенцов в одном и том же гнезде, которые не исчезают по мере их роста и развития. К моменту вылета из гнезда часть птенцов (наиболее крупных и активных) уже могут сидеть на краю гнезда, в то время как более мелкие находятся внутри; 1–2 самых мелких птенца могут быть затоптаны остальными – это происходит на 8–10-й день после вылупления или непосредственно перед вылетом. Птенцы покидают гнездо на 12–13-й день. Но наиболее крупные птенцы уже на 10-й день начинают вылезать на стебли, к которым прикреплено гнездо, и могут покинуть его. Покинув гнездо, птенцы туда уже не возвращаются.

Птенцов и слётков в моногамных семьях выкармливают оба партнера. Полигамные самцы, как мы уже упоминали, также участвуют (хотя бы эпизодически) в выкармливании, совмещая прилеты к первым гнездам с уходом за следующей самкой. В состав приносимого птенцам корма входят крупные объекты: стрекозы, гусеницы, куколки и ночные бабочки (в частности бражники).

Мы проанализировали зависимость успеха размножения восточных камышевок от разных факторов. Несмотря на погодные различия двух сезонов (2004 г. – сухой и жаркий, 2005 г. – очень влажный и холодный) успех размножения был высоким и составил 70 и 82% в 2004 и 2005 гг. соответственно. При возможности выбора восточные камышевки предпочитают строить гнезда в новом, зеленом тростнике. В 2005 г. из-за поздней холодной весны к моменту начала размножения камышевок массивы высокого свежего тростника еще отсутствовали, и в большинстве местообитаний на прошлогодней площадке его высота не превышала 40–50 см. Поэтому большинство самок начали строить гнезда в желтом, хорошо просматриваемом прошлогоднем тростнике. Молодой тростник достиг своей нормальной высоты (1,5–2,0 м) значительно позже, когда во многих

гнездах уже были кладки. Тем не менее это обстоятельство не повлияло на успех размножения. Согласно нашим данным тип растительности в месте расположения гнезда непосредственного влияния на успех размножения не оказывает (тест Kruskal-Wallis). Мы не выявили зависимости репродуктивного успеха и от статуса самца: хотя в гнездах самок полигамных самцов успех размножения был несколько выше, различия недостоверны (тест Kruskal-Wallis). Вместе с тем выявлена достоверная положительная корреляция между успешностью размножения и высотой расположения гнезда ($R_{sp} = 0,38$; $P < 0,05$). Достоверная зависимость связывает успешность размножения с социальным окружением гнезд. В 29 гнездах, устроенных в плотных поселениях (в пределах 100 м друг от друга), успешность размножения составила $(86,2 \pm 15,2)\%$, тогда как в шести одиночно расположенных гнездах – $(26,6 \pm 43,2)\%$ (Mann Whitney U-test $Z = 2,7$; $U = 24,5$; $P < 0,01$). Очевидно, в групповых поселениях восточных камышевок обеспечивается наибольшая безопасность гнезд. При возникновении опасности к беспокоящейся особи или паре немедленно присоединяются соседи – как самцы, так и самки. После вылупления птенцов большинство пар, особенно те, которые гнездятся не одиночно, а в поселениях, ведут себя очень агрессивно и шумно при появлении опасности у гнезда, активно защищают его, могут с громкими криками пикировать на наблюдателя и даже клевать его. Важно отметить, что кроме хозяев у гнезда обычно появляются особи соседних пар, тоже принимающих участие в нападениях. Такая коллективная защита гнезд может быть весьма действенной.

Мы не наблюдали случаев непосредственного разорения гнезд восточных камышевок. Большинство их погибло на стадии насиживания. По косвенным данным мы предполагаем, что основными хищниками являются вороны – большеклювая (*Corvus macrorhynchos*) и восточная черная (*C. orientalis*), а также амурский полоз (*Elaphe schrenckii*), неоднократно отмеченный на наших припойменных площадках. Заметим, что именно змеи являются основным врагом восточных камышевок в Японии (Haneda, Teranishi, 1968b, Urano, 1985). Вероятным хищником может быть также бурундук (*Tamias sibiricus*), численность которого в районе нашей площадки была весьма высока. По нашим наблюдениям этот зверек охотно разоряет гнезда птиц, особенно расположенных на небольшой высоте над землей. Несколько раз мы отмечали на наших площадках енотовидную собаку (*Nyctereutes procyonoides*), на

которую восточные камышевки реагировали весьма агрессивно.

В районе исследований многочисленны обыкновенная и глухая кукушки, но случаев их паразитизма на восточной камышевке мы не отмечали. В Японии также не отмечен паразитизм обыкновенной кукушки на восточной камышевке (Haneda, Teranishi, 1968b; Urano, 1985).

Послегнездовой период и линька

Второй цикл размножения не отмечен. По данным Ezaki (1987), линька у самцов начинается в Японии около 10 июля. В это время самцы оставляют территории вне зависимости от того, есть ли у них в этот момент птенцы. Самки линяют позже, но тоже до отлета. Эти данные дополнительно свидетельствуют о малой вероятности второго выводка, тем более, что в Приморье прилет восточных камышевок происходит на 2 недели позже, нежели в Японии. По нашим наблюдениям, оставление самцами территорий происходит к концу июля. В это же время птицы приступают к послебрачной линьке. Из 39 взрослых птиц, отловленных после окончания гнездования (24, 30 июля и 20 августа), 5 еще не приступили к смене оперения, а остальные 34 находились на разных стадиях линьки. Птицы, начавшие линьку, впервые отмечены 29 и 30 июля. Линька начинается со смены контурного оперения на голове и груди и частичного выпадения кроющих маховых, затем в линьку интенсивно включаются остальные птерилии. У самок одновременно с началом линьки происходит зарастание брюшных аптерий. Послебрачная линька восточной камышевки в Южном Приморье полная. В отличие от дроздовидной камышевки северо-западных районов России, послебрачная линька которой на местах гнездования не затрагивает полетных перьев (Федоров, 1990), восточная камышевка в районе наших исследований меняет все маховые, рулевые и их кроющие, а также все контурное оперение, причем смена контурного и полетного оперения идет одновременно. Смена первостепенных маховых начинается от проксимального отдела к дистальному, второстепенных – наоборот. Наиболее интенсивно линяющие птицы встречаются в течение всего августа ($n = 13$). Суммарный сезон послебрачной линьки сильно растянут и продолжается до первой декады октября. Однако основное количество местных птиц, по-видимому, заканчивает линьку в последней декаде августа – первой декаде сентября, в это время у отловленных птиц

($n = 11$) дорастали первостепенные (с 1-го по 4-е) и второстепенные (с 3-го по 6-е) маховые, рулевые и все контурное оперение. В первой-второй декадах сентября становится заметным увеличение количества восточных камышевок в отловах, вероятно, птицы могут совмещать последние стадии линьки с началом сезонных перемещений. Самая поздняя, возможно аномальная, встреча интенсивно линяющей взрослой птицы отмечена в долине р. Литовка 8 октября 2010 г.

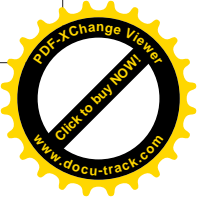
После вылета из гнезда первые 3–4 дня выводок держится в одном месте, в нижнем и среднем ярусе растительности в нескольких метрах от гнезда. В этот период слётки еще практически не могут летать, но прекрасно лазают по стеблям. В возрасте около 20 дней слётки могут перепархивать на небольшие расстояния и постепенно покидают пределы территории. Если потомство выкармливают оба родителя, то выводок может разделиться: часть слётков остается с одним из партнеров на гнездовой территории, а другие постепенно откочевывают за ее пределы. Покидать гнездовую территорию часть выводка может как с самцом, так и самкой. Молодые птицы после вылета из гнезд еще долгое время держатся вместе. Так, два птенца из одного выводка, окольцованные слётками 5 июля 2004 г., повторно отловлены в одну сеть 23 июля. В это время у них заканчивалось формирование оперения юношеской генерации, дорастали рулевые и маховые, зарастали брюшные аптерии. У птенца из более позднего выводка, окольцованного 25 июля в 6-дневном возрасте, 10 августа 2004 г. отмечено начало постъювенальной линьки, у него интенсивно прорезались пеньки и кисточки на голове, шее, груди и спине и одновременно заканчивалось формирование части оперения юношеской генерации – дорастали нижние кроющие крыла. Таким образом, возраст вступления в постъювенальную линьку у птенцов восточной камышевки составляет около трех недель. Молодые с интенсивной сменой контурного оперения отмечались в районе исследований с первой декады августа по вторую декаду сентября ($n = 6$), у всех молодых птиц хорошо видны темные пятна на языке, отсутствующие у взрослых.

Отлет восточной камышевки из долины Литовки начинается в конце августа, пик осеннего пролета приходится на 10–20 сентября; отдельные особи встречаются еще в октябре. Самые поздние поимки на стационаре – 23 октября 2000 г. и 31 октября 2005 г.

Заключение

Интересные особенности изученной нами популяции восточной камышевки в юго-восточном Приморье – ее обитание в агрокультурном ландшафте и гнездование на суше. В то же время предпочтение тростниковых зарослей сохраняется и в этих условиях. Наши данные, свидетельствующие о высоком репродуктивном успехе и хорошо выраженном гнездовом консерватизме, позволяют сделать вывод о том, что изученная популяция восточной камышевки обладает значительной устойчивостью и процветает. Как справедливо указывает А.А. Назаренко (1999), хозяйственная деятельность человека создает новые экологические среды для целого ряда орнитокомплексов восточной окраины Азии. Приходится признать, что сведение лесов и становление агрокультурных ландшафтов, в которые по ирригационным каналам проникает тростник, не только не оказывают негативного влияния на восточную камышевку (равно как и на другие виды камышевок) в Южном Приморье, а напротив, вызывают ее успешное расселение во вновь возникающих ландшафтах. Несмотря на отчетливую экологическую специфику восточных камышевок, обитающих в агроландшафтах Южного Приморья, ключевые черты их популяционной структуры практически ни в чем не отличаются от соответствующих особенностей, выявленных для других регионов. К числу этих особенностей мы относим четко выраженное территориальное поведение, склонность к полукOLONIALному гнездованию, широкое распространение полигинии (Поливанова, 1971; Панов, 1973; Ezaki, 1987; Haneda, Teranishi, 1968b). Заметим также, что все перечисленные черты в той же мере присущи популяционным системам прочих представителей комплекса «дроздовидных камышевок»: австралийской, туркестанской и собственно дроздовидной камышевке. Таким образом, даже весьма существенные различия в условиях обитания разных видов или разных популяций одного вида не влекут за собой сколько-нибудь отчетливых различий в их популяционном устройстве.

Авторы выражают благодарность К. Масловскому, И. Ключникову, Ф. Кляйнбубу за помощь в сборе полевого материала, а также А. Мележику и А. Каткову за большую организационную поддержку. Мы глубоко признательны руководителю Амуро-Уссурийского центра по изучению биоразнообразия птиц ДВО РАН С. Сурмачу за всестороннюю помощь и предоставленную возможность проведения исследований на базе центра.



СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иваницкий В.В., Марова И.М., Квартальнов П.В. Структура и динамика многовидового сообщества камышевок *Acrocephalus* (Passeriformes, Sylviidae) на степных озерах // Зоол. журн. 2002. Т.81. Вып.7. С.833–840.
- 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. Вып. 7. С. 870–884.
- Иваницкий В.В., Квартальнов П.В., Маркитан Л.В., Марова И.М. Камышевки (*Acrocephalus*, Sylviidae) на лиманах восточного Приазовья: механизмы экологической сегрегации и смена стадий в сообществе с высоким видовым разнообразием // Зоол. журн. 2007. Т. 86. Вып.8. С. 966–977.
- Иваницкий В.В., Марова И.М., Квартальнов П.В., Вальчук О.П., Опаев А.С. Многовидовые сообщества и популяционная структура камышевок Южного Приморья // Современная экология – наука XXI века. Междунар. науч.-практ. конф. Рязань, 2008. С. 442–448.
- Музаев В.М. К экологии гнездования дроздовидной камышевки в Калмыкии // Фауна и экология животных в условиях ирригации земель. Элиста, 1990. С. 70–81.
- Маркитан Л.В. Изучение динамики популяций камышевок рода *Acrocephalus* в Восточном Приазовье // Экосистемные исследования Азовского моря и побережья. Т. IV. Апатиты, 2002. С. 334–344.
- Назаренко А.А. Хозяйственная деятельность как фактор роста биоразнообразия фаун и сообществ птиц на восточной окраине Азии: приглашение к дискуссии // Вестн. ДВО РАН. 1999. № 1. С. 22–30.
- Опаев А.С., Марова И.М., Иваницкий В.В. Морфологическая дифференциация и географическая изменчивость дроздовидной (*Acrocephalus arundinaceus*), восточной (*A. orientalis*) и туркестанской (*A. stentoreus*) камышевок (Sylviidae: Passeriformes) // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 7. С. 871–882.
- Опаев А.С., Иваницкий В.В. Рекламная вокализация туркестанской камышевки (*Acrocephalus stentoreus*, Sylviidae, Aves) // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 12. С. 1105–1119.
- Панов Е.Н. Птицы Южного Приморья. Новосибирск, 1973. 376 стр.
- Поливанова Н.Н. К экологии дроздовидной камышевки (*Acrocephalus arundinaceus orientalis* (Temm. et Schleg.) на оз. Ханка // Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток, 1971. С. 113–122.
- Птушенко Е.С. Славковые / Птицы Советского Союза. Под ред. Г.П. Дементьева, Н.А. Гладкова. М., 1954. Т. IV. С. 146–330.
- Соколов Л.В. Филопатрия и дисперсия птиц. Тр. ЗИН. 1991. Т. 230. 232 с.
- Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М., 2003. 808 с.
- Федоров В.А. Дроздовидная камышевка – *Acrocephalus arundinaceus* (L) // Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л., 1990. С. 81–83.
- del Hoyo J., Elliott A., Christie D.A. Handbook of the birds of the World. Vol. 11. Old World Flycatchers to Old World Warblers. Barcelona, 2006. 798 p.
- Ezaki Y. Female behaviour and pair relation of the polygynous great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* (Aves: Sylviidae) // Physiol. Ecol. Japan. 1981. Vol. 18. N 7. P. 77–91.
- Ezaki Y. Male time budgets and recovery of singing rate after pairing in polygamous great reed warblers // Japanese J. Ornithol. 1987. Vol. 36. P. 1–11.
- Ezaki Y. Mate desertion by male Great Reed Warblers, *Acrocephalus arundinaceus* at the end of breeding season // Ibis. 1988. Vol. 130. P. 427–437.
- Ezaki Y. Female choice and the causes and adaptiveness of polygyny in Great Reed warblers // J. Anim. Ecol. 1990. Vol. 59. P. 103–119.
- Ezaki Y. Importance of communal foraging grounds outside the reed marsh for breeding great reed warbler // Ecol. Res. 1992. Vol. 7. N 1. P. 63–70.
- Glutz von Blotzheim U., Bauer K. Handbuch der Voegel Mitteleuropas. 1997. Bd. 12/I. Passeriformes (3. Teil. Gattung *Acrocephalus*). S. 209–539.
- Haneda K., Teranishi K. Life history of the Eastern Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus orientalis*. I. Breeding biology // Jap. J. Ecol. 1968a. Vol. 18. P. 100–109.
- Haneda K., Teranishi K. Life history of the Eastern Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus orientalis*. II. Polygyny and territory // Jap. J. Ecol. 1968b. Vol. 18. P. 204–112.
- Helbig A.J., Seibold I. Molecular phylogeny of Palearctic-African *Acrocephalus* and *Hippolais* warbler (Aves: Sylviidae) // Mol. Phyl. Evol. 1999. Vol. 11. N 2. P. 246–260.
- Karlsson L., Persson K., Walinder G. Aldersbestämning av roersangare *Acrocephalus scirpaceus* med hjälp av irisfaerg tarsfaerg och tungflaeckar // Var Fagelvarld. 1988. Vol. 47. P. 141–146.
- 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. 469–46.
- Leisler B., Schulze-Hagen K. The Reed Warblers. Diversity in a uniform bird family. 2011. KNNY Publishing. 327 p.
- Marova I., Markitan L., Kvartalynov P., Ivanitskii V. The structure of reed warbler (*Acrocephalus* spp.) community on the estuaries of Southern Russia // Die Vogelwarte. 2003. Bd 42. Hf. 1–2. S. 44.
- Neufeldt I. Studies of less familiar birds. 144. Thick-billed warbler // British Birds. 1967. Vol. 60. P. 239–243.
- Saitou T. Territory and breeding density in the Eastern Great Reed Warbler, *Acrocephalus arundinaceus orientalis* // Misc. Repts. Yamashina Inst. Ornithol. 1976. Vol. 8. N 2. P. 157–173.
- Urano E. Factors affecting the coast of polygynous breeding for female Great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus* // Ibis. 1990. Vol. 132. P. 584–594.

BREEDING BIOLOGY AND POPULATION STRUCTURE OF THE ORIENTAL GREAT REED WARBLER *ACROCEPHALUS ORIENTALIS* (SYLVIIDAE) IN THE SOUTHERN PRIMORYE STRUCTURE

I.M. Marova, O.P. Valtchuk, A.S. Opaev, P.V. Kvartalynov, V.V. Ivaniitskii

The social organization, breeding biology and population structures of individually marked Eastern Great Reed Warblers were studied in 2004–2005 at the territory of 3 sq. km in an agricultural landscape of the South Primorye (Russian Far East). Data for the years 2000–2010 on phenology, site tenacity and moult for 410 individuals on the same territory were used. The population occurs in the upland habitats and breeds in the small patches of reeds mixed with the tall herbaceous vegetation and bushes along the forest edges, river and irrigation channels. 57 nests were found, life history of 63 males and 47 nestlings were tracked. The population density was about 10 males per 1 sq. km, however in high quality habitats (well developed reedbeds along the forest edges) local density reaches 8 territories on 1 ha. The arrival begins in the second decade of May, first-year males arrive in 5–7 days after adults. Early arrived males established the most qualitative territories in the center of dense reed surrounded with high trees. These territories serve as the centers of group settlements in which other males take over their territories as far as arrival progresses. This earlier males succeeded in being polygamous, while later ones remained monogamous or even bachelor. The majority of nests in both years were placed in clusters including not less than 3 nests. Only about 25% of all nests were placed solitary. The rates of the polygynous males were 21% in 2004 ($n=30$) and 29% ($n=31$) in 2005. Polygynously mated females bred at a higher nesting density (from 8 up to 32 m), aggression between females did not observe. The earliest beginning of a laying – 3.05, most later – 5.07, i.e. duration of the eggs-laying period in the population is 36 days. Males leave their territories by the end of July. The majority of birds finish a moult at the last decade of August – first decade of September. Last stages of moult are combined with the beginning of seasonal movements. Autumn departure begins in the end of August, with a peak on the mid of September. We have not revealed any clear distinctions in breeding success in different years, despite the weather conditions in the two years were different (the first year was rather dry, while the next one was extremely wet). Height of nest position has a significant positive effect on the reproductive success. Breeding success of the Oriental Reed Warblers was strongly affected by social environments. The success of reproduction in grouped nests was significantly higher, than in solitary nests (86.2% in dense settlements, versus 26.6% – in solitary nests). In the South of Russian Far East the distribution of the Oriental Reed Warbler is closely connected with the spread of agriculture – both historically and in the present time. The studied population shows apparent stability and prospers which are expressed in the large density, high reproductive success (70% in 2004, 82% in 2005) and high level of site tenacity (33%) of the breeding birds.

Key words: Oriental Great Reed Warbler, *Acrocephalus orientalis*, population structure, polygamy, Southern Primorye.

Сведения об авторах: *Марова Ирина Михайловна* – ст. науч. сотр. кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (collybita@yandex.ru); *Вальчук Ольга Павловна* – ст. науч. сотр. Биолого-почвенного института ДВО РАН (vulpes@yandex.ru); *Опаев Алексей Сергеевич* – науч. сотр. Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, канд. биол. наук (opaev@rambler.ru); *Квартальнов Павел Валерьевич* – науч. сотр. биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (cettia@yandex.ru); *Иваницкий Владимир Викторович* – вед. науч. сотр. биологического факультета МГУ, докт. биол. наук (vladivanit@yandex.ru).