



УДК 598.288.6:591.5

## ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ ДРОЗДОВИДНОЙ КАМЫШЕВКИ (*ACROCEPHALUS ARUNDINACEUS*) В ПОЙМЕ РЕКИ ПОТУДАНЫ (ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛАСТЬ)

**А.Д. Нумеров, Д.О. Ушакова**

Воронежский государственный университет, Россия, 394006, г. Воронеж, Университетская пл., 1

E-mail: anumerov@yandex.ru

Приводятся результаты стационарных наблюдений по биологии размножения дроздовидной камышевки, проведенных в 2011–2013 гг. в пойме реки Потудань (Воронежская область). Описаны особенности гнездостроительной деятельности, сроки размножения, размеры кладок, морфометрические характеристики яиц и общая успешность размножения камышевок.

Ключевые слова: дроздовидная камышевка, Воронежская область, река Потудань, сроки, кладка, размеры яиц, успешность размножения.

### Введение

Дроздовидная камышевка (*Acrocephalus arundinaceus*) – типичный представитель орнитофауны водно-болотных экосистем. Это самый крупный по размерам и широко распространенный вид среди камышевок. В Воронежской области дроздовидная камышевка – обычный, местами многочисленный, гнездящийся и перелетный вид. Её жизненный цикл тесно связан с зарослями надводной растительности разнообразных типов водоемов естественного и антропогенного происхождения [1].

Различным аспектам биологии камышевок посвящено значительное число работ, но особенно их много в связи с гнездовым паразитизмом обыкновенной кукушки (*Cuculus satopus*). За исключением северных участков ареала кукушки, камышевки являются основными видами-воспитателями птенцов обыкновенной кукушки [2–5]. В то же время, дроздовидная камышевка, как основной хозяин кукушки, отмечена лишь на некоторых узколокальных участках. Специфика размножения камышевки в таких местах представляет особый интерес.

Вопросам миграции, формированию территориальных связей, гнездовой и natalной дисперсии, биотопическому и стациальному распределениям, полигинии, оологическим характеристикам посвящены ряд отечественных и зарубежных исследований [6–22].

Несмотря на продолжительную историю изучения, ряд особенностей биологии дроздовидной камышевки, а также вопросы её взаимоотношений с кукушкой, остаются невыясненными. Поэтому любые дополнительные исследования биологии размножения дроздовидной камышевки могут способствовать пониманию механизмов внутривидовых и межвидовых взаимоотношений.

Целью настоящей работы было описание биологии размножения дроздовидной камышевки в пойме устьевом участка реки Потудань (Воронежская область).

### Объекты и методы исследования

Первые эпизодические наблюдения за гнёздами дроздовидной камышевки в пойме реки Потудань проведены в 1992 году. Затем, во время кратковременных посещений в 1993, 2009 и 2010 гг. Основные полевые материалы получены в апреле-августе 2011–2013 гг., во время стационарных наблюдений.

Обследованной была охвачена вся пойма реки Потудань от трассы Воронеж–Острогожск до устья (50°65' с. ш., 39°05' в. д.). Река Потудань (длина около 100 км) является правым притоком Дона. Общее направление течения – с запада на восток. На участке проведения исследований Потудань представляет извилистую ленту с множеством озёр, стариц, затонов, болот. Имеются полноводные плесы глубиной до трех метров. Почти вся левобережная пойма представлена старовозрастными ольшаниками и зарослями ивы, черемухи, калины, черной смородины, тростника и рогоза. Правый берег реки высокий, обрывистый, прорезан оврагами. Растительность представлена, в основном, дубом, липой, кленом и ясенем. Имеются участки меловых обнажений, поросшие сосной, березой бородавчатой, грушей, крушиной ломкой и шиповником.



Протяженность участка наблюдений по реке – 8 км, средняя ширина поймы в этом месте – 1 км. Кроме реки, ежегодно обследовали все пойменные озера и старицы (4 км). Общая площадь контролируемой территории составила – 4.05 км<sup>2</sup>.

Наблюдения проводили как с берега, так и с лодки. Для обнаружения гнёзд дроздовидной камышевки проводили пешие маршруты вдоль реки и прилегающих к ней озёр, ориентируясь на поющих самцов камышевок. На мелководьях маршрут прокладывали зигзагообразно по зарослям тростника, двигаясь вброд. Для передвижения по участкам открытой воды с большой глубиной использовали лодку.

В процессе обследования старались максимально не беспокоить птиц и не демаскировать их гнёзда. Для первоначального осмотра гнёзд использовали телескопическую удочку с закрепленным на конце зеркалом [23]. После промеров гнезда, яиц и птенцов, примятый тростник поднимали. Все это позволило снизить исследовательский пресс. Специальные визуальные наблюдения проводили из укрытий.

Для более детальных наблюдений над гнёздами устанавливали автоматическую видеокамеру DV-2000 с датчиком движения и ночным IR видением (вес 47 г, размер 70×42×25 мм). Камеру заворачивали в листья, тем самым, маскируя ее под окружающую среду. В таких случаях, птицы менее агрессивно реагировали на новый появившийся предмет у гнезда или не реагировали вообще. Всего проведено 35 часов видеозаписей у гнёзд.

Каждое гнездо измеряли и описывали по специальной схеме (заполняли гнездовую карточку) [23]. Кладки фотографировали цифровым фотоаппаратом (10 мп), яйца и птиц измеряли штангенциркулем с точностью 0.1 мм. Форму яиц вычисляли по индексу удлиненности:  $(L-D)/D \times 100\%$ , где L – длина, D – диаметр яйца [24]. Объем по формуле Д. Хойта  $V=0.51 \times L \times D^2$  [25]. После вылета птенцов гнёзда были разобраны для изучения состава строительного материала.

Статистическую обработку материала производили по стандартным методикам [26]. Вычисляли: среднюю арифметическую (M), ошибку средней (m), коэффициенты вариации (CV%). Оценку выборочных показателей осуществляли с помощью критерия Стьюдента.

Все расчеты производили по унифицированным методикам с помощью статистических компьютерных программ (Statistica 6.0, Microsoft Excel).

### Результаты и их обсуждение

Распределение участков и сроки размножения.

На рассматриваемой территории дроздовидные камышевки заселяли участки акватории с густо растущим тростником обыкновенным или южным (*Phragmites australis*). В основном птицы выбирали участки старого тростника, где высота надводной части растений составляла 2.5-4 м. Кроме того, места концентрации гнёзд ежегодно регистрировали в зарослях тростника, произрастающего рядом с листовенным лесом (ольшаник). Тростники на открытых степных участках камышевки тоже использовали для строительства гнёзд, но значительно реже, нежели вблизи лесных зон. Немногочисленные участки в пойме реки Потудань с зарослями рогоза узколистного (*Typha angustifolia*) дроздовидные камышевки не использовали для устройства гнёзд, хотя регулярно их посещали.

Как специализированный обитатель зарослей тростника, дроздовидная камышевка отмечена и в других точках ареала. Только в таких станциях она гнездится в Псковской [7], Ленинградской [9] и Липецкой [18] областях, в Калмыкии [11] и Краснодарском крае [20], западной Украине [21]. Специальный анализ географических особенностей гнездования дроздовидной камышевки, проведенный А. Пукасом, показал, что в Вентес рагас (Литва), Тилигульском лимане (Украина), Кургальджинском заповеднике (Казахстан) камышевки гнездятся исключительно в прибрежных зарослях тростника. Лишь в Алма-Атинской области, кроме тростника отмечены случаи гнездования на камыше и иве [27].

Несмотря на внешнюю однородность и значительную (8 км) протяженность поймы, птицы использовали для размножения лишь отдельные участки зарослей тростника. Общая площадь таких станций на исследуемом участке поймы реки составляла более 15 га, но только около 4 га зарослей птицы использовали для гнездования. На рисунке 1 указаны места расположения гнёзд дроздовидной камышевки в пойме реки Потудань в 2011–2013 гг., которые мы условно разделили на 4 части по сходству местообитаний.

Первый участок представляет собой открытую (безлесную) территорию поймы. Заросли тростника густые и высокие. На протяжении светового времени суток здесь нет тени, воздух сухой. Течение реки быстрое. Этот участок расположен в 0.7 км от населенного пункта. Второй участок представляет собой заболоченную пойму, окруженную зарослями листовенного леса. Русло реки имеет множество узких проток, соединяющихся с небольшими озерами и старица-

ми. На протяжении всей акватории, произрастает высокий и густой тростник. Медленное течение отмечено только в озерах и старицах, на остальных участках реки – быстрое. На протяжении светового дня преобладает тень, воздух влажный. Третий участок, как и первый – безлесная заболоченная пойма реки. Здесь растет высокий и часто сухой тростник, занимающий значительную площадь участка. Тень отсутствует, воздух сухой. Течение реки сильное. Четвертый участок отчасти совмещает в себе характеристики первых трех. Заболоченная степь по правому берегу реки резко переходит в лиственный лес. Левый берег на всем протяжении представляет собой открытую пойму, с небольшими, наполовину заболоченными озерами и протоками. Тростник произрастает высокий и густой. На протяжении светового времени суток, тень почти отсутствует, воздух сухой.

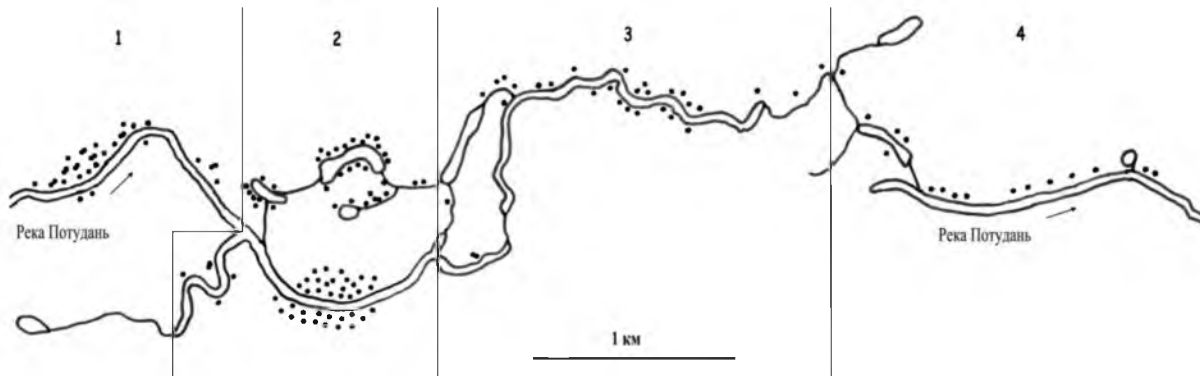


Рис. 1. Места расположения гнёзд дроздовидной камышевки в пойме реки Потудань в 2011–2013 годах (участки отмечены цифрами и разделительными линиями)

Согласно данным, приведенным в таблице 1, все участки камышевки заселяли ежегодно, но места концентрации гнёзд по годам существенно различались (табл. 1). В 2011 и 2013 гг. концентрация гнёзд камышевок наблюдалась на втором и третьем участках поймы реки, что в сумме составило 71.4% и 82.5% соответственно. В 2012 г. более 80% всех гнёзд было расположено в зарослях тростников первого и второго участков (табл. 1).

Таблица 1

**Количество гнёзд и плотность гнездования дроздовидных камышевок на отдельных участках поймы реки Потудань**

Параметры	Участки поймы реки Потудань (рис. 1)			
	1	2	3	4
Гнездопригодная площадь зарослей тростника (га)	0.74	1.01	1.02	0.74
2011 г. Общее количество гнёзд (на 1 га)	7 (9.4)	17 (16.8)	13 (12.7)	5 (6.7)
2012 г. Общее количество гнёзд (на 1 га)	10 (13.4)	27 (26.6)	3 (2.9)	6 (8.1)
2013 г. Общее количество гнёзд (на 1 га)	4 (5.4)	20 (19.7)	13 (12.7)	3 (4.0)
Всего гнёзд за 2011–2013 гг. (средняя плотность)	21 (9.4±2.3)	64 (21.0±2.9)	29 (9.4±3.3)	14 (6.3±1.2)

В целом, наиболее высокая плотность гнездования птиц отмечена на втором участке (21.0±2.9 гнёзд на га). На других территориях плотность размножающихся пар была приблизительно одинаковой (6.3–9.4 пар/га), что в 2.2–3.4 раза ниже, чем на втором участке.

Таким образом, наиболее заселяемые участки поймы находились в зарослях тростника на стоячей воде (прилегающие озера и заболоченная пойма на старом русле), либо на участках реки со слабым течением.

Анализируя таблицу 1, мы намеренно говорили о плотности гнёзд, а не пар, так как установить точное число гнездящихся пар пока не представляется возможным. Тем не менее, в данном случае количество гнёзд приблизительно соответствует числу пар гнездящихся птиц. Оно вычислено путем тщательного анализа месторасположения гнёзд, сроков откладки яиц, появления птенцов, вылета птенцов или гибели гнезда, размеров яиц и их внутрикладковой изменчивости. Определение точного числа гнездящихся пар осложняется еще и тем, что у данного вида наблюдается регулярная факультативная полигиния. Для различных популяций эти значения колеблются от 6.0 до 55.6%, в среднем от 15–18% до 25–33% полигиничных самцов [10, 18, 27, 28, 29]. Кроме того, В.А. Федоровым в Ленинградской и Калининградской областях зарегистрировано несколько случаев повторного использования птицами своих гнёзд для раз-

множения [30]. Минимальное расстояние между гнёздами отдельных размножающихся пар в пойме р. Потудань составило 6–7 м.

Указанные в таблице 1 плотности сопоставимы с отмеченными для дроздовидной камышевки в Молдове – 7 пар/га [31], но ниже чем в Калмыкии – от 27–31 пар/га до 60 пар/га [11].

Таким образом, анализ пространственного распределения гнёзд (пар) дроздовидных камышевок показал, что наиболее высокая плотность ежегодно регистрируется в зарослях тростника лесных участков поймы реки Потудань.

Продолжительность строительства гнёзд, также как и в других популяциях камышевок [11, 12, 31], составляет 4-6 дней, а в случае постройки повторных гнёзд после гибели первых, может происходить и за 3 дня. Причем первые яйца повторных кладок иногда появлялись в непросохших из-за сырого строительного материала гнёздах. Обычно же откладка яиц начинается через 1-2 дня после завершения строительства.

Сроки появления первых яиц в кладках камышевок в пойме реки Потудань различались по годам незначительно. Наиболее ранняя откладка яиц наблюдалась в 2011 году – 19 мая, в 2012 г. – 15 мая, а в 2013 г. – 12 мая.

Общая продолжительность сезона размножения различалась по годам более существенно. Так, в 2011 году продолжительность периода появления гнёзд с началом кладки составила – 33 дня (с 19 мая по 20 июня), в 2012 году – 55 дней (с 15 мая по 8 июля). Без учета повторных кладок, отложенных взамен погибших, – 41 день. В 2013 году гнёзда с первым яйцом отмечены у различных пар в период с 12 мая по 10 июля (продолжительность – 60 дней), однако 10 гнёзд с яйцами, обнаруженные в первой половине июля, были также повторными.

Гистограммы появления гнёзд дроздовидной камышевки с первым яйцом по десятидневкам показаны на рисунке 2. Куммуляты накопления общего количества гнёзд за сезон демонстрируют интенсивность размножения и растянутость сроков. Как видим, половина всех кладок в сезоне появляется в первую десятидневку июня (рис. 2).

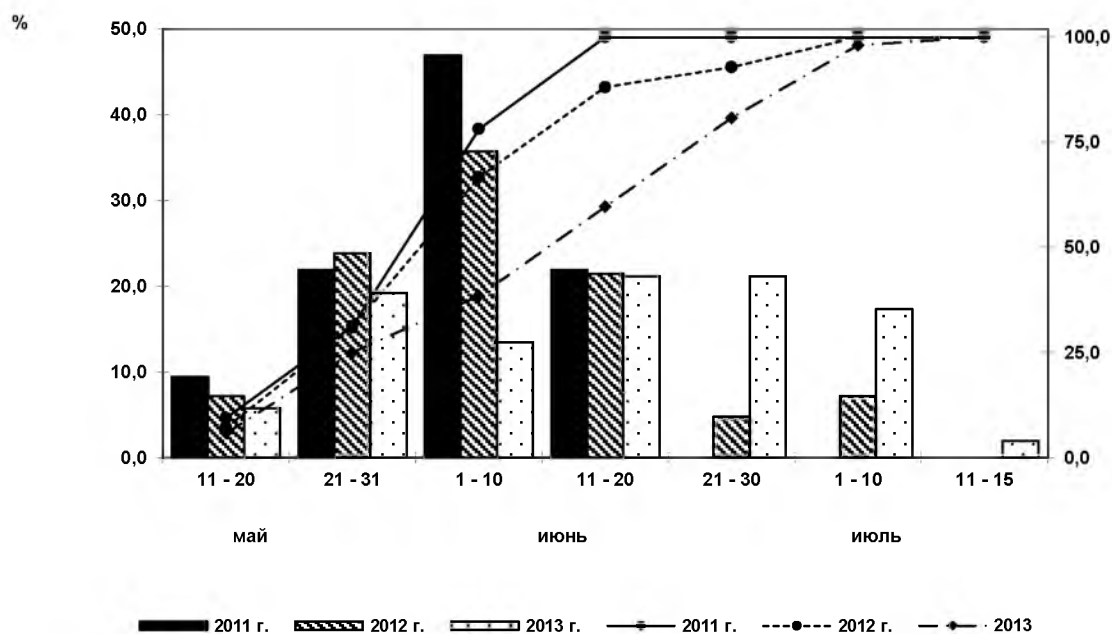


Рис. 2. Гистограммы и куммуляты (линии) появления гнёзд дроздовидной камышевки с первым яйцом по десятидневкам в пойме реки Потудань в 2011–2013 гг.

Сходная динамика появления первых яиц в гнёздах дроздовидных камышевок отмечена в Харьковской области [12], Калмыкии [11], Словакии [29]. В то же время, общая продолжительность периода откладки яиц различалась, так в Калмыкии она составила – 44 дня [12], на юго-западе Словакии – 54 дня [29], юге Псковской области – 61 день [7], а на Азово-Черноморском побережье от 53 до 63 дней в различные годы [13]. В нашем случае средняя продолжительность периода откладки яиц составила 52 дня. Все перечисленные авторы, как и мы, объясняют такую растянутость сроков размножения наличием повторных кладок, отло-



женных взамен утраченных. Однако, специальные исследования В.А. Фёдорова показали, что дроздовидные камышевки в отдельные годы (1985 г.) могут иметь за сезон две нормальные кладки [7]. Наличие второй кладки отмечено у камышевок в Швеции (только в 1988 г.) [32].

В ряде других исследований, основанных на результатах индивидуального мечения, в Словакии и юго-восточном Приладожье подтвердить наличие второй кладки у дроздовидной камышевки не удалось [29, 33]. Таким образом, второй цикл размножения для дроздовидной камышевки не характерен и может рассматриваться как исключение.

#### Особенности гнездостроения и места устройства гнёзд

Гнёзда камышевок располагались в полосе зарослей тростника на различном расстоянии от уреза открытой воды. Более половины гнёзд (55.4%) были устроены камышевками до 1 м в глубину зарослей тростника. До 2 м от края зарослей располагались 77.7% гнёзд. Самые удаленные от открытой воды гнёзда обнаружены в 8, 10 и 15 м, в среднем, на расстоянии –  $1.94 \pm 0.20$  м ( $n=157$ ). По годам последний показатель колебался от 1.49 м (2013 г.) до 2.54 м (2011 г.) (рис. 3).

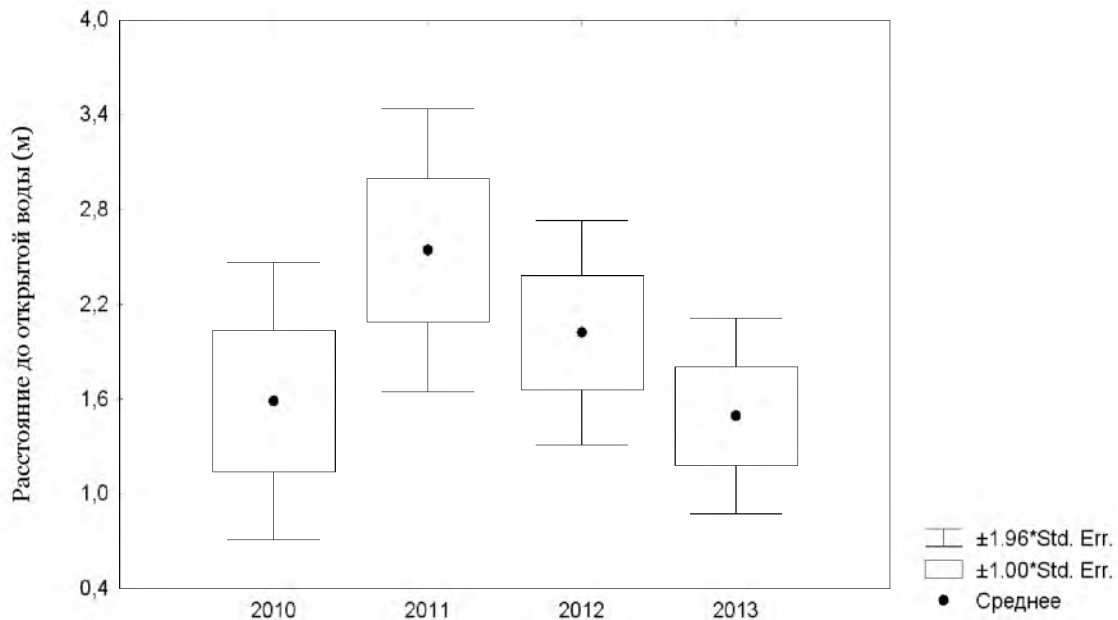


Рис. 3. Размещение гнёзд дроздовидной камышевки в зарослях тростника относительно зеркала открытой воды в пойме реки Потудань (2010–2013 гг.)

Сходное распределение гнёзд относительно зеркала открытой воды отмечено в Литве [6], Калмыкии [11], Харьковской области [12], юго-западной Словакии [27] и Швеции [32]. В то же время, для западной Украины О.О. Закала указывает значительно большее расстояние расположения гнёзд камышевок – до 25 м от уреза воды, в среднем –  $6.7 \pm 1.1$  м [21]. Возможно, это связано с густотой зарослей и толщиной стеблей тростника, необходимых для устройства гнёзд.

По нашим наблюдениям, в пойме реки Потудань гнёзда камышевок располагались на высоте от 0.2 м до 2.3 м над водой, в среднем –  $1.14 \pm 0.03$  м ( $n=162$ ). По годам средние показатели отличались незначительно от 1.05 м (2012 г.) до 1.22 м (2013 г.) (рис. 4).

В других местах гнездования дроздовидной камышевки этот показатель отличался и оказался достоверно меньше. Так, на водоемах западной Украины птицы устраивали гнёзда на высоте от 0.2–1.6 м, в среднем –  $0.68 \pm 0.22$  м от воды [21]. В Харьковской области на высоте от 0.4–1.1 м над водой [12], в Калмыкии средняя высота размещения гнёзд над водой составляла 0.37 м и 0.59 м (в зарослях старого и разновозрастного тростника соответственно) [11], а в Швеции – 0.2–1.0, в среднем  $0.54 \pm 0.28$  м над водой [32].

Таким образом, в пойме реки Потудань дроздовидные камышевки устраивают гнёзда достоверно выше, чем на водоемах Калмыкии, Украины и Швеции ( $p < 0.01$ ), что связано с колебаниями уровня воды и особенностями каждой из этих акваторий.

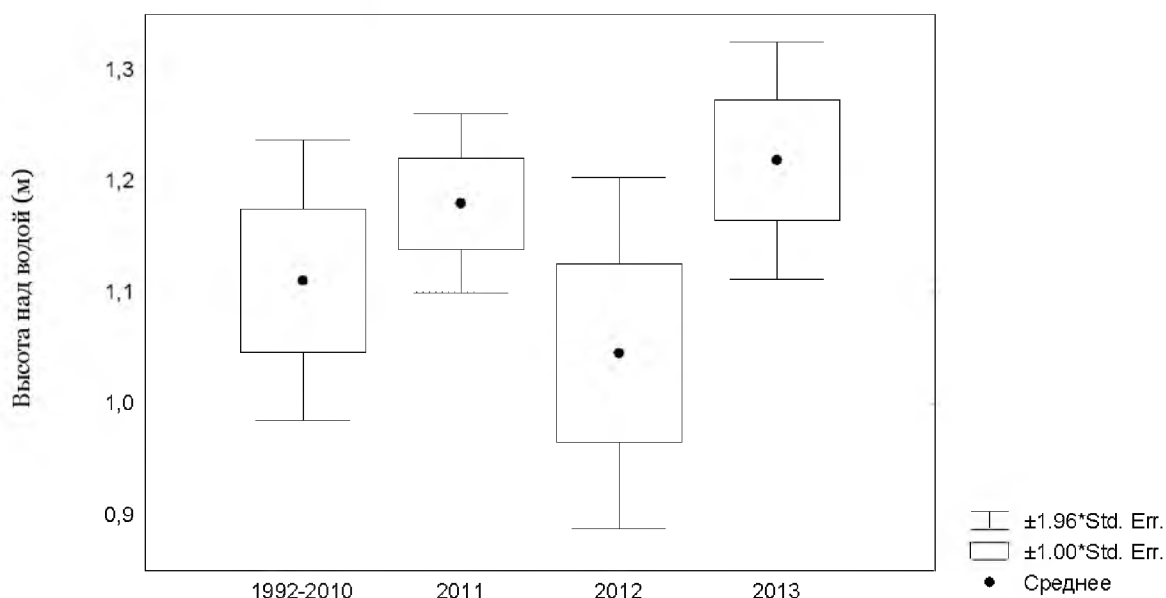


Рис. 4. Расположение гнёзд дроздовидной камышевки над водой в пойме реки Потудань (1992–2013 гг.)

При строительстве, гнёзд дроздовидные камышевки используют от 3 до 7 стеблей тростника обыкновенного толщиной 6–9 мм. На рисунке 5 показано распределение гнёзд с различными вариантами устройства. Чаще всего они используют для крепления гнёзд 5 стеблей тростника (44.4%). Наибольшую долю (72.2%) составляют гнёзда, прикрепленные к 4-5 стеблям. В среднем, в пойме реки Потудань камышевки строят гнёзда, соединяя  $4.71 \pm 0.09$  ( $n=115$ ) стеблей тростника.

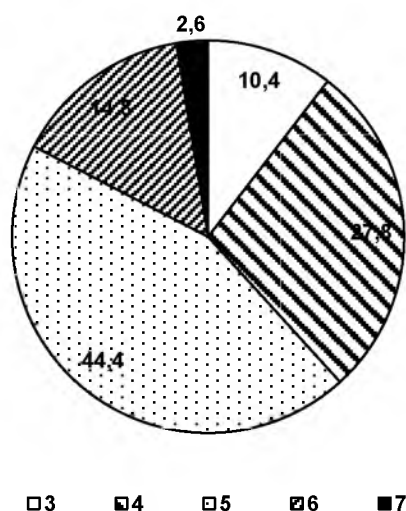


Рис. 5. Соотношение (в %) гнёзд дроздовидной камышевки, построенных на 3–7 стеблях тростника в пойме реки Потудань (2010–2013 гг.)

Сходное среднее количество стеблей (4.5–5.5) для крепления гнёзд дроздовидной камышевки отмечены в других точках ареала – Калмыкии и Украине, хотя крайние значения отличались – 2–12 стеблей тростника [11, 12, 21].

По нашим наблюдениям только в двух случаях, кроме тростника, среди опорных растений основы для гнезда, камышевки использовали паслен и рогоз.

После вылета птенцов гнёзда ( $n=55$ ) были разобраны для изучения состава строительного материала. Ни в одном гнезде не отмечено второго дна, что известно для некоторых популяций камышевок Западной Европы [3]. Основу строительного материала всех гнёзд составля-



ли листья и метёлки тростника. Эти растения входили в состав, как стенок гнезда, так и его дна. Три гнезда, кроме обычных строительных компонентов содержали паслен, хвощ болотный, водоросли и леску, которые были вплетены в стенку гнезда. По данным других исследований среди строительного материала гнёзд камышевок на Украине также обнаружены нитчатые водоросли, шерсть овцы, хлопковые нити, куски полиэтилена и леска [12, 21].

Кладки и размеры яиц.

За период наблюдений в гнёздах дроздовидных камышевок зарегистрированы полные кладки ( $n=108$ ) с 2–6 яйцами. Средний размер составил  $4.43 \pm 0.10$  яиц на гнездо. По годам средняя величина кладки варьировала от  $4.14 \pm 0.18$  (2012 г.) до  $4.82 \pm 0.21$  (2013 г.) яиц на гнездо ( $p < 0.05$ ,  $t = 2.52$ ). Наибольшую долю среди всех исследованных гнёзд составляют кладки их 5-ти яиц (37.0%). Далее, по частоте встречаемости, следуют гнёзда с 4-мя яйцами в полной кладке (28.7%). На долю кладок из 4–5-ти яиц приходится подавляющее число случаев регистрации полных кладок (65.7%). Кладки из 2-3-х яиц отмечены в 19.4% гнёзд. В основном, это гнёзда, построенные птицами в конце периода размножения, часть из которых – повторные, отложенные взамен погибших. Крупные кладки из 6-ти яиц отмечены в 14.8% гнёзд. Соотношение количества кладок камышевки с 2–6 яйцами представлено на рисунке 6.

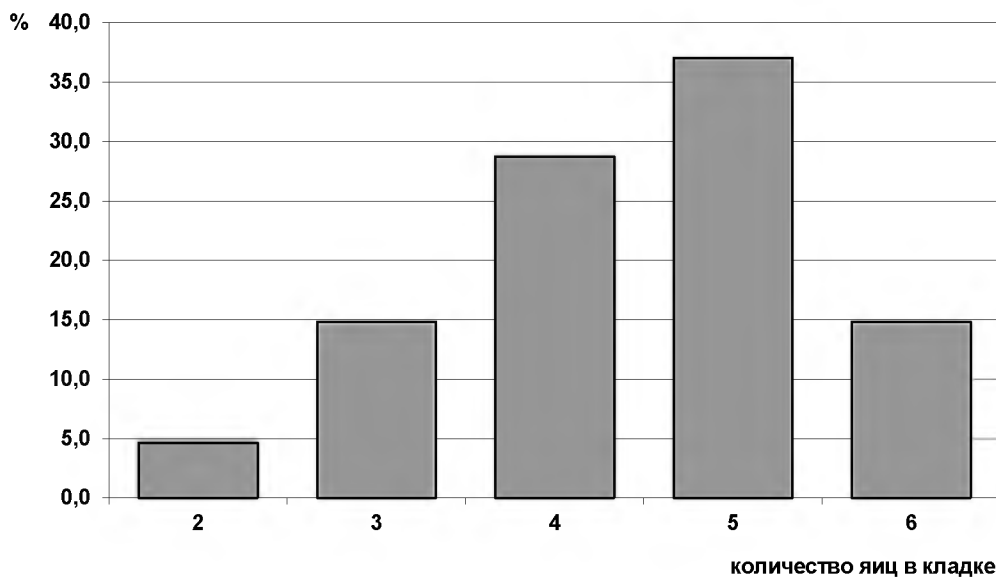


Рис. 6. Соотношение полных кладок дроздовидной камышевки с различным количеством яиц (в %,  $n=108$ )

Сходный средний размер кладки ( $4.53 \pm 0.10$ ) отмечен для моногамных пар камышевок в Словакии [27]. Более крупные кладки у дроздовидных камышевок зарегистрированы на территории Липецкой области –  $4.7 \pm 0.19$  [35], Псковской области и Калмыкии – 4.9 [7, 11], Одесской, Николаевской областей (Тилигульский лиман) –  $4.8 \pm 0.20$  и Запорожской области (Молочный лиман) –  $5.17 \pm 0.17$  [13], западной Украины  $4.9 \pm 0.1$  [21] яиц на гнездо.

Ооморфологические параметры дроздовидных камышевок, гнездящихся в пойме реки Потудань показаны в таблице 2.

Таблица 2

**Средняя длина, диаметр, объем и индекс формы яиц дроздовидных камышевок, гнездящихся в пойме реки Потудань**

Параметры яиц	n	M±m	Lim	CV,%
Длина (L) мм	329	$22.72 \pm 0.06$	20.1–26.5	5.0
Диаметр (D) мм	329	$16.26 \pm 0.03$	13.5–17.9	3.2
Объем (V) мм <sup>3</sup>	329	$3068.79 \pm 15.58$	2035.55–3774.75	9.2
Индекс формы	329	$39.87 \pm 0.39$	24.7–63.6	17.7

Одним из наиболее информативных ооморфологических показателей является объем яиц [34]. Средние значения объема яиц дроздовидных камышевок в пойме реки Потудань по годам изменялись от  $2824.5 \pm 44.2$  мм<sup>3</sup> (2011 г.) до  $3156.5 \pm 71.8$  мм<sup>3</sup> (2009 г.). Причем, только яй-



ца 2011 года достоверно отличались по этому показателю от других лет. В 2009, 2012 и 2013 гг. объем яиц был сходным. В этих же пределах находятся значения объема яиц дроздовидных камышевок Калмыкии, западной Украины и Липецкой области [11, 21, 35]. Форма яиц оказалась самым вариабельным параметром CV =17.7% (табл. 2).

**Успешность размножения**

Итоговая результативность размножения камышевок наиболее подробно изучена в 2011–2013 гг. Ежегодно часть гнёзд птицы не достраивали или оставляли постройку сразу после окончания строительства. Так, в 2012 году из 55 обнаруженных – 10 (18.2%) гнёзд было оставлено птицами до начала кладки, хотя гнездовая постройка была полностью завершена. Такие гнёзда были найдены в 2012 году на протяжении всей исследуемой поймы реки Потудань. Как правило, птицы строили рядом новые гнёзда и уже туда откладывали яйца. Причины такого поведения птиц не выяснены. В 2011 и 2013 гг. подобных случаев отмечено 1 и 3 соответственно.

Доля успешных гнёзд, из которых благополучно вылетел хотя бы один птенец, составляла по годам от 42.1% до 54.8%. В среднем за время наблюдений – 49.6±4.66% (n=155). То есть, из половины всех жилых гнёзд в сезоне птенцы не вылетают. Основная причина гибели яиц и птенцов - хищничество.

Общая успешность размножения была вычислена нами как доля успешно вылетевших птенцов от числа отложенных яиц. В расчет принимали только те гнёзда, в которых появилось хотя бы одно яйцо камышевки и судьба их достоверно прослежена до момента вылета птенцов. В таблице 3 представлены эти данные.

Таблица 3

**Успешность размножения дроздовидной камышевки в пойме реки Потудань в 2011–2013 гг.**

Годы	Яиц под наблюдением	Причины гибели яиц								Вылупилось птенцов		Благополучно вылетело птенцов	
		брошены		разорены		эмбриональная гибель*		паразитизм кукушки					
		абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
2011	117	6	5.1	25	21.4	5	5.8	0	0.0	81	69.2	56	47.9
2012	153	5	3.3	31	20.3	0	0	18	11.8	99	64.7	69	45.1
2013	162	19	11.7	22	13.6	0	0	15	9.3	106	65.4	52	32.1
2011–2013	432	30	6.9	78	18.1	5	1.5	33	7.6	286	66.2	177	41.0

Примечание: \* – эмбриональная гибель (неоплодотворенные и яйца с неразвившимися эмбрионами) вычислена, исключая брошенные и разоренные яйца, так как среди последних она неизвестна.

Доля брошенных камышевками кладок невелика (5.1–11.7%) и составляет в среднем 6.9% (табл. 3). Причинами такого поведения было повреждение гнезда сильным ветром (2 гнезда) и два случая – подтопление гнезда в результате резкого подъема уровня воды (2012 г.). Видимых причин оставления кладок камышевками в других случаях не выявлено.

Эмбриональная гибель зарегистрирована только в одном гнезде в 2011 году. Кладка из 5 яиц была завершена 30 мая, и самка насиживала её в течение июня, но птенцы не вылупились, так как все яйца оказались неоплодотворенными. В среднем за три года эмбриональная гибель составила 1.5%.

Наиболее значимым фактором потерь в период откладки и насиживания яиц было разорение гнёзд (ежегодно от 13.6% до 21.4%). В большинстве случаев разорители гнёзд не установлены. Яйца исчезали, а сами гнёзда не были повреждены. В отдельных случаях (по характеру следов разорения) была установлена причастность к разорению наземных хищников (вероятнее всего - американской норки) и обыкновенной кукушки. К другим причинам гибели яиц камышевок мы отнесли гнездовой паразитизм обыкновенной кукушки (табл. 3). В 2011 г. все гнёзда с яйцами кукушки были разорены до вылупления кукушат, а в 2012 и 2013 гг. вылупившиеся птенцы кукушки выбросили из гнёзд камышевок 18 и 15 яиц соответственно. В среднем за три года гибель яиц камышевок от паразитизма кукушки составила 7.6% (табл. 3).

Гибель птенцов камышевок ежегодно превышала таковую яиц, в среднем, на 4.3%. Основной причиной гибели гнёзд с птенцами является разорение различными хищниками. Среди установленных хищников – американская норка и болотный лунь. Несколько случаев гибели неоперенных птенцов камышевки, возможно, связаны с кукушкой. Птенцы были выброшены из гнезда и лежали мертвыми в воде под гнездом. Подобным способом обыкновенная кукушка может провоцировать хозяев гнезда на продуцирование повторной кладки, в которую она (кукушка) попытается подложить яйцо [3, 5]. В целом, из 432 яиц вылупились 286 птенцов





(66.2%), а благополучно вылетели из гнёзд только 177 или 41.0% (табл. 3). Близкие, к наблюдаемым нами, показатели успешности размножения дроздовидных камышевок получены в Калмыкии и Псковской области – 36.4–39.0% птенцов благополучно покинувших гнёзда от общего числа яиц, находившихся под наблюдением. Основная причина гибели потомства камышевки, как и в нашем случае, являлась деятельность хищников, причем смертность птенцов также превышала гибель яиц [7, 11].

### Заключение

По большинству рассмотренных параметров размножения, дроздовидные камышевки поймы реки Потудань существенно не отличаются от популяций в других точках ареала. К особенностям изучаемой популяции можно отнести более высокое расположение гнёзд над водой и регулярный гнездовой паразитизм обыкновенной кукушки.

### Список литературы

1. Нумеров А.Д. Класс Птицы Aves // Природные ресурсы Воронежской области. Позвоночные животные. Кадастр. – Воронеж: Биомик, 1996. – С. 48–159.
2. GlueD., MorganR. Cuckoohosts in British habitats // BirdStudy. – 1972. – №4. Vol. 19. – Pp. 187–192.
3. Wyllie I. Study of Cuckoos and Red Warblers // Brit. Birds. – 1975. – №9. Vol. 68. – Pp. 369–378.
4. Мальчевский А.С. Кукушка и ее воспитатели. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1987. – 264 с.
5. Нумеров А.Д. Обыкновенная кукушка. Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные–Совообразные. – М.: Наука, 1993. – С. 193–225.
6. Пукас А.А. Сравнительный анализ микростадий камышевок // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Тез. докл. 1-го съезда ВОО и 9-й Всес. орнитол. конф. – Ленинград, 1986. – Ч. 2. – С. 174–176.
7. Фёдоров В.А. Материалы по биологии размножения дроздовидной камышевки на юге Псковской области // Тез. докл. XII Прибалт. орнитол. конф. – Вильнюс, 1988. – С. 227–228.
8. Фёдоров В.А. К вопросу о формировании территориальных связей у некоторых видов камышевок // Рус. орнитол. журн. – 1996. – Т. 5 (1). – С. 8–12.
9. Фёдоров В.А. Материалы по распространению и стациальному распределению дроздовидной *Acrocephalus arundinaceus* и тростниковой *A. scirpaceus* камышевок на Северо-Западе России // Рус. орнитол. журн. – 2008. – Т. 17 (447). – С. 1613–1614.
10. Фёдоров В.А. О полигинии у дроздовидной камышевки *Acrocephalus arundinaceus* // Рус. орнитол. журн. – 2009. – Т. 18 (534). – С. 2233–2234.
11. Музаев В.М. К экологии дроздовидной камышевки *Acrocephalus arundinaceus* в Калмыкии // Рус. орнитол. журн. – 2010. – Т. 19 (601). – С. 1775–1777.
12. Надточий А.С. Материалы по экологии камышевок в Харьковской области // Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф. – Минск, 1991. – Ч. 2. – С. 105–106.
13. Дядичева Е.А., Кошелев А.И. Оологические характеристики и их изменчивость у трех видов камышевок и соловьиного сверчка на Азово-Черноморском побережье Украины // Актуальные проблемы оологии. Матер. II Межд. конф. стран СНГ. – Липецк, 1998. – С. 54–57.
14. Leisler B., Wink M. Frequencies of multiple paternity in three *Acrocephalus* species (Aves Sylviidae) with different mating systems (*A. palustris*, *A. arundinaceus*, *A. paludicola*) // Ethol. Ecol. and Evol. – 2000. – №3. Vol. 12. – Pp. 237–249.
15. Hansson B., Bensch S., Hasselquist D. Patterns of nest predation contribute to polygyny in the Great Reed Warbler // Ecology. – 2000. – №2. Vol. 81. – Pp. 319–328.
16. Hansson B., Bensch S., Hasselquist D. Lifetime fitness of short- and long-distance dispersing great reed warblers // Evolution (USA) – 2004. – №11. Vol. 58. – Pp. 2546–2557.
17. Ефимов С.В. К ооморфологической характеристики некоторых видов камышевок Липецкой области // Актуальные проблемы оологии. – 2003. – Липецк. – С. 101–102.
18. Ефимов С.В., Кузнецова Е.Н. Пространственная структура поселений дроздовидной камышевки на промышленных отстойниках // Вопросы естествознания. – Липецк, 2006. – Вып. 14. – С. 12–14.
19. Камышевки (*Acrocephalus*, Sylviidae) на лиманах Восточного Приазовья: механизмы экологической сегрегации и смена стадий в сообществе с высоким видовым разнообразием / В.В. Иваницкий, П.В. Квартальнов, Л.В. Маркитан, И.М. Марова // Зоол. журн. – 2007. – Т. 86; № 8. – С. 966–977.
20. Маркитан Л.В. Особенности биотопического распределения камышевок (*Acrocephalus*, Sylviidae, Aves) в Восточном Приазовье // Стрепет. – 2008. – Т. 6. – С. 86–92.
21. Закала О.С. Очеретянки роду *Acrocephalus* Naum.: біологія та міграції на заході України: Автореф. дис... канд. біол. наук. – Київ, 2008. – 22 с.
22. Johannes E., Bensch S., Lee R. Philopatry of winter moult area in migratory Great Reed Warblers *Acrocephalus arundinaceus* demonstrated by stable isotope profiles // J. Ornithol. – 2008. – №2. Vol. 149. – Pp. 261–265.
23. Нумеров А.Д., Климов А.С., Труфанова Е.И. Полевые исследования наземных позвоночных: учеб. пособие. – Воронеж: ИПЦ ВГУ, 2010. – 301 с.



24. Костин Ю.В. О методике ооморфологических исследований и унификации описания оологических материалов // Методики исследования продуктивности и структуры видов в пределах их ареалов. – Вильнюс: Мокслас, 1977. – Ч. 1. – С. 14–22.
25. Hoyt D.F. Practical methods for estimating volume and fresh weight of birds eggs // Auk. – 1979. – Vol. 96. – Pp. 73–77.
26. Зайцев Г.Н. Математический анализ биологических данных. – М.: Наука, 1991. – 184 с.
27. Пукас А.А. Некоторые географические различия в биологии размножения дроздовидной камышевки (*Acrocephalus arundinaceus*) // Тез. докл. XII Прибалтийской орнитол. конф. – Вильнюс, 1988 – С. 185–186.
28. Онаев А.С. Основные направления дивергенции криптических видов птиц: на примере комплекса «дроздовидная камышевка»: Автореф. дис... канд. биол. наук. – Москва, 2010. – 23 с.
29. Trnka A., Prokop P. Does Social Mating System Influence Nest Defence Behaviour in Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) Males? // Ethology. – 2010. – Vol. 116. – Pp. 1075–1083.
30. Федоров В.А. О повторном использовании своих гнёзд дроздовидной *Acrocephalus arundinaceus* и тростниковой *A. scirpaceus* камышевками // Рус. орнитол. журн. – 1997. – Т. 24. – С. 9–13.
31. Ion C. Dates Concerning Breeding Biology at the Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) // Analele Univ. Oradea, Fasc. Biologie. – 2005. – Vol. XII. – Pp. 87–92.
32. Bensch S., Hasselquist D. Higher rate of nest loss among primary than secondary females: infanticide in the Great Reed Warbler // Behaviour Ecology and Sociobiology. – 1994. – Vol. 35. – Pp. 309–317.
33. Попельнюх В.В. Бицикля размноження камышевок рода *Acrocephalus* в Юго-Восточном Приладодзьє // Матеріали II конференції молодих орнітологів України. – Чернівці, 1996. – С. 143–145.
34. Krist M. Egg size and offspring quality: a meta-analysis in birds // Biol. Rev. – 2011. – Vol. 86. – Pp. 692–716.
35. Кладки и размеры яиц птиц бассейна Верхнего Дона / С.М. Климов, В.С. Сарычев, В.Ю. Недосекин и др. – Липецк: ЛГПИ, 1998. – 120 с.

## **BREEDING BIOLOGY OF THE GREAT REED WARBLER (*ACROCEPHALUS ARUNDINACEUS*) IN THE BOTTOMLAND OF POTUDAN RIVER (VORONEZH REGION)**

**A.D. Numerov, D.O. Ushakova**

Voronezh State University, Department of  
Zoology and Parasitology, University  
Square, 1. Voronezh, 394006, Russia

E-mail: anumerov@yandex.ru

The nesting biology of the Great Reed Warbler was studied in 2011–2013 in the bottomland of the Potudan river (Voronezh Region, Russia). Peculiarities of nest building, egg laying and hatching, size of clutches, morphometric characteristics of eggs and breeding success of the Great Reed Warbler were described.

Key words: Great Reed Warbler, *Acrocephalus arundinaceus*, Voronezh region, the Potudan river, reproductive period, clutch size, breeding success.