



Check for updates

<https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2021-13-4-557-580><http://zoobank.org/References/ACC84332-6E54-4938-9F33-9C985F58DB7D>

УДК 598.591.557

Географическая изменчивость параметров биологии чернобровой камышевки *Acrocephalus bistrigiceps* Swinhoe, 1860 в Уссурийском крае

Т. В. Гамова[✉], С. Г. Сурмач

ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, пр. Столетия Владивостока, д. 159, 690022, г. Владивосток, Россия

Сведения об авторах

Гамова Татьяна Владимировна

E-mail: birdsdv@mail.ru

SPIN-код: 7751-7050

ResearcherID: L-3275-2016

ORCID: 0000-0003-4771-8784

Сурмач Сергей Григорьевич

E-mail: birdsdv@mail.ru

SPIN-код: 3264-8899

ResearcherID: P-6145-2016

Права: © Авторы (2021). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

Аннотация. Данная работа проведена в 2004–2006 гг. в северной (от побережья Татарского пролива, п. Сизиман на юг до р. Самарги) и центральной (Спасский р-н, с. Гайворон) частях ареала чернобровой камышевки. Получены новые интересные сведения по разным аспектам репродуктивной биологии, линьке и поведению этого вида. Определены географические различия в сроках размножения, выборе гнездовых биотопов, форме, размерах и составе гнезд, размерах кладок, темпах роста птенцов. Определены причины репродуктивных потерь и факторы, влияющие на них. Описана линька взрослых и молодых птиц.

Ключевые слова: чернобровая камышевка, географическая изменчивость, размножение, биология, Уссурийский край, Приморский край.

Geographic variability in biological parameters of black-browed reed warbler *Acrocephalus bistrigiceps* Swinhoe, 1860 in the Ussuri region

T. V. Gamova[✉], S. G. Surmach

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, 159 Stoletiya Vladivostoka Ave., 690022, Vladivostok, Russia

Authors

Tatiana V. Gamova

E-mail: birdsdv@mail.ru

SPIN: 7751-7050

ResearcherID: L-3275-2016

ORCID: 0000-0003-4771-8784

Sergey G. Surmach

E-mail: birdsdv@mail.ru

SPIN: 3264-8899

ResearcherID: P-6145-2016

Abstract. Field work was carried out in 2004–2006, in the northern (between the Gulf of Tartary coast, Siziman village and Samarga river) and central (Spassky district, Gayvoron village) parts of the black-browed warbler range. New insights into the species' reproductive biology, moulting and behaviour were obtained. Geographic differences in the timing of reproduction, choices of nesting biotopes, shapes, sizes and composition of nests, sizes of clutches and growth rates of nestlings were identified. Causes of reproductive losses and factors influencing such causes have been determined. The molt of adult and juvenile birds has been described. In an area along the line stretching for more than one thousand km from the village Siziman in the Khabarovsk region in the north to the settlement of Khasan in the Primorsky region in the south, the black-browed warbler is characterized by a high degree of eurytopicity. In the north of Primorye and in the Khabarovsk region, it breeds mainly in spirea-forb thickets, arranging nests at an average height of 60 cm, while in central and southern Primorye, where the predominant nest support plants are wormwood and reed grass, the average height of nests from the ground does not exceed 40 cm. Since birds from the northern parts of the range (Northern Primorye, Khabarovsk region and Sakhalin) arrive at nesting sites 10–20 days later, they exhibit a shortened nesting cycle, when all stages of breeding and nestling development take place in a shorter time. In Sakhalin, the incubation period is reduced compared with the Primorye, taking 12 days on average instead of 15 in Primorye, with a higher growth rate of nestlings. Breeding success did not differ geographically, biotopically or depending on the timing of breeding. However, in Primorye, a positive correlation between breeding success, the average height of the herbage at the nest site and the height of the nest from the ground was found ($R = 0,22-0,32$, $P < 0,01$). Nevertheless, the density of herbage and the distance to neighbouring nests, as well as the average thickness of supporting plants, did not play a decisive role.

Keywords: black-browed reed warbler, geographic variability, breeding, biology, Ussuri region, Primorsky region.

Copyright: © The Authors (2021). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY-NC License 4.0.

Введение

Чернобровая камышевка — многочисленный гнездящийся и пролетный вид восточной Азии, юго-восточной Сибири, северной Монголии, центрального и восточного Китая, Кореи и Японии. Вместе с 4 другими видами (камышевкой-барсучком, тонкоклювой, вертявой и восточно-китайской) чернобровая камышевка относится к группе подродового ранга пестроspинных камышевок (*Calamodus*). Наряду с морфологическими признаками, выделяющие пестроspинных камышевок среди остальных видов рода *Acrocephalus*, — это особенности социальной организации и репродуктивных отношений (Иваницкий и др. 2005). Несмотря на то, что вид монотипичный, современные данные свидетельствуют о том, что степень внутривидовой морфологической изменчивости достигает 3,3%, а генетической — 2,6% (Leisler et al. 1997). Такой высокий уровень внутривидовой дивергенции, который часто обусловлен географической изоляцией, характерен для подвидов (Helbig et al. 1995). В пользу выделения нескольких форм чернобровок говорят данные И. Ямасыны, сравнившего птиц из Маньчжурии с птицами Сахалина и Японии и обнаружившего отличия в окраске (Дементьев, Гладков 1954). И. М. Малых и Я. А. Редькину (2012) удалось установить морфологические отличия между птицами материковых популяций, Сахалина и южных Курильских островов. Уровень установленных авторами различий в сочетании с островной изоляцией позволил выделить три подвида чернобровой камышевки: *A. b. bistrigiceps*, *A. b. sachalinensis* и *A. b. voronovi*. Тем не менее географическая изменчивость этого вида изучена неокончательно. Так, не обследованными остаются птицы из Южного Китая, Корейского полуострова и Японских островов (Малых, Редькин 2012).

В пределах Уссурийского края обнаружены две различающиеся по биотопическим предпочтениям, способу устройства гнезд, манере и активности пения, частотно-временным параметрам вокализации и другим признакам формы чернобровой камышевки. Одна из них, «северная», как и птицы сахалинской популяции, при на-

личии различных условий для гнездования, встречается исключительно в «полупустынных» местообитаниях — высокотравье в черте опушек и приречных древесных зарослей и, в отличие от южной формы, отсутствует в открытых удаленных от рек участках (Назаренко 1990).

Изучение внутривидовой изменчивости, обусловленной географическим разделением, было главной задачей нашего исследования. Однако использование современных методов изучения гнездовой биологии позволило получить новые интересные сведения по разным аспектам репродуктивной биологии, линьке и поведению этого вида, не вошедшие в предыдущую публикацию (Гамова, Сурмач 2014). Именно они представлены в данном сообщении.

Материал и методы

Район исследования, местообитание

Данная работа проведена в 2004–2006 гг. в северной (от побережья Татарского пролива, п. Сизиман на юг до р. Самарги) и центральной (Спасский р-н, с. Гайворон) частях ареала чернобровой камышевки. Данные по биологии из южных частей (окрестности Владивостока, с. Раздольное, Хасанский р-н) получены нами и взяты из дневников Ю. Н. Назарова. Общая протяженность между северной и южной точками на карте составила 1 100 км. Основная часть работы выполнена в п. Гайворон, Спаского р-на (44°44'N, 132°46'E, 68–90 м н. ур. моря).

Чернобровая камышевка — вид, населяющий главным образом влажные местообитания, включающие тростниковые заросли, осоковые болота и ивняковые кустарниковые заросли, влажные луга, приречную растительность, влажные лесные «бордюры». Более сухие территории разнотравных лугов с редким кустарником являются вторичными местообитаниями вида (Baker 1997).

В южном и центральном Приморье камышевка населяет открытые пространства с относительно высоким травостоем, избегая долины рек, где подходящие растительные группировки тянутся узкой полосой. Предпочитает среднегустые и средневысокие заросли полынной и разнотравно-зла-

ковой растительности, где плотность населения вида может быть очень высокой (до 270 пар/км²), и избегает слишком густых и высоких зарослей тростника и осоки, селясь на их окраинах. Часто селятся в зарослях сорного разнотравья у железнодорожных насыпей. Некоторые пары гнездятся у самого моря — в зарослях шиповника. На болотах и вейниковых лугах распределяется равномерно и не густо — в среднем 75 пар/км², 2 пары/га (Дементьев, Гладков 1954; Назаров и др. 1978; Панов 1973; наши данные). Способ гнездования в таких местообитаниях — изолированными парами и разреженными поселениями. Несмотря на присутствие обширных поlynных зарослей и других подходящих для гнездования биотопов, поселения могут быть отделены друг от друга значительными (до 1 км) расстояниями.

В северном Приморье и в Хабаровском крае гнездится на сырых лугах, в кустарниковых зарослях поймы, в редколесье и заболоченных густых рощах японской ольхи с подлеском из спиреи. В зависимости от местообитания редка или весьма многочисленна (Кисленко 1965; Кистьяковский, Смогоржевский 1973; Штильмарк 1973). Характер гнездования — плотными групповыми поселениями на небольших участках, примыкающих к лесу (на опушках и полянах в кустарниковых зарослях из спиреи *Spiraea salicifolia* и шиповника *Rosa dahurica* в окружении густого и высокого

осокового покрова из *Carex spp.* и одиночных деревьев ольхи *Alnus hirsute*). Реже отмечалась в сплошном осоковом, папоротниковом или поlynном травостое (рис. 1).

Участок в бухте Сизиман (Ванинский р-н Хабаровского края) представлял опушку, находящуюся в 3–10 м от ольхового леса с примесью ивы *Salix sp.*, пихты *Abies nephrolepis* и кедрового стланика *Pinus pumila*, в 40 м от ключа. Опушка заросла спиреей (35–50%), слабокочкарниковой высокой осокой *Carex sp.* (10–80%) и вейником *Calamagrostis langsdorfii*. Ее общая площадь составила 4290 м², на ней располагались участки 9 самцов, каждый площадью 450–540 м². Поселения камышевок на реках Тумнин и Самарга обнаружены в сходных условиях, здесь спирею частично заменили заросли шиповника и тростника.

В пос. Гайворон (Спасский р-н, центральное Приморье) камышевки преимущественно занимали участки разнотравно-поlynных лугов, а на Ханке — тростниковые плавни, тростниково-вейниковые болота с долей вейника 70–80% и сухие участки тростниково-вейниковых лугов (рис. 2). Подробно район исследований в Гайвороне описан ранее (Гамова, Сурмач 2014).

Методы

Основным методом в полевых исследованиях был массовый отлов птиц в паутинные сети (длиной 3–12 м), устанавливаемые возле гнезд, песенных постов и



Рис. 1. Гнездовые биотопы чернобровой камышевки: *a* — опушка леса со спирейно-папоротниковым подлеском на р. Самарга; *b* — спирейно-злаковая опушка в б. Сизиман
Fig. 1. Breeding biotopes of the black-browed warbler: *a* — forest edge with spireal-fern undergrowth on the Samarga river; *b* — spirey-cereal edge in the Siziman Bay

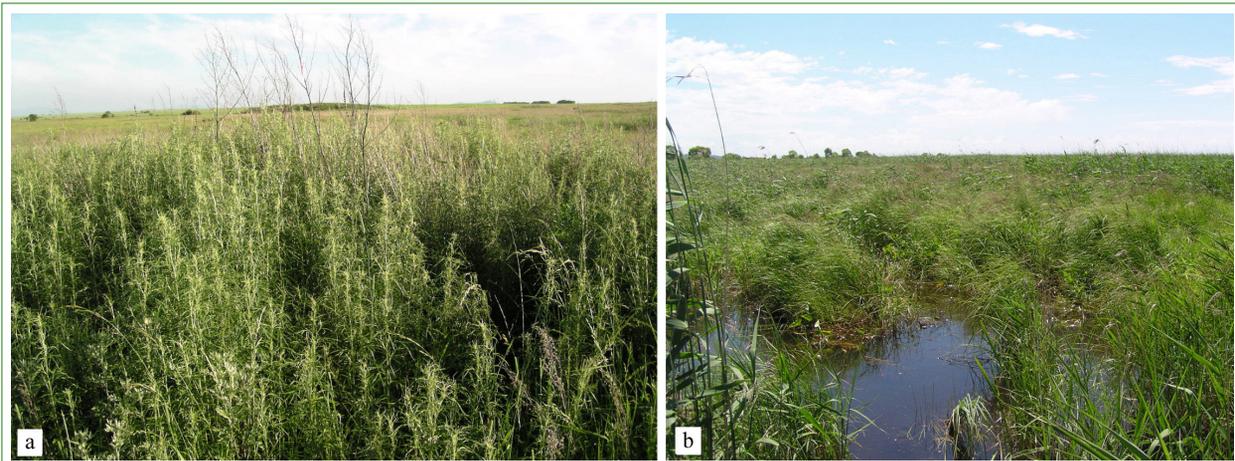


Рис. 2. Типичные местообитания чернобровой камышевки: *a* — полынные в пос. Гайворон; *b* — тростниковые плавни в с. Сосновка

Fig. 2. Typical habitats of the black-browed warbler: *a* — wormwood in the Gaivoron village; *b* — reed floodplains in the Sosnovka village

в местах концентрации птиц во время послегнездовых перемещений. Самцы были отловлены сразу после прилета или чуть позже и помечены индивидуально подобранными сочетаниями двух пластиковых колец, надеваемых на левую лапу, и алюминиевым кольцом на правой лапе. Самки также были отловлены как можно раньше после прилета, но, чтобы не мешать естественному ходу процесса размножения, как правило, не раньше начала насиживания кладки. Самки также помечались различной комбинацией цветных колец, надеваемых на правую лапу, и алюминиевым кольцом на левой лапе. Чтобы облегчить наблюдения и идентификацию отдельных особей, дополнительно окрашивались участки перьев на голове и туловище органическими красителями. Всего в 2004–2006 гг. было помечено 408 камышевок, из них взрослые птицы из 34 пар и гнездовые птенцы из 23 выводков были помечены для идентификации и дальнейших наблюдений. Кроме этого, помечены алюминиевыми кольцами и получили морфологические описания 248 птиц, из них для 178 особей определена стадия линьки (Носков, Гагинская 1972).

Плотность гнездования (пар/га, пар/км²) подсчитывали по карте с нанесенными на нее координатами гнезд. Плотность гнездящихся пар на 1 га была получена для

18 участков. На одном участке рассчитана плотность гнездования на 1 км².

Ежедневно, кроме дней с затяжными дождями, с середины мая по середину августа дважды в день посещали район наблюдений, таким образом; были обнаружены и зарегистрированы практически все гнезда и попытки размножения. Большинство гнезд найдено на стадии строительства и насиживания. Содержимое гнезд проверялось не реже одного раза в два дня; таким образом, получены данные по стадии гнездового цикла и срокам гнездования. Фиксировали даты прилета самцов и самок на места гнездования, определяли сроки образования пар, строительства гнезд, насиживания, продолжительность выкармливания гнездовых птенцов и слетков, даты покидания гнездовых участков взрослыми и молодыми птицами, продолжительность пребывания птиц на местах гнездования. Сроки гнездования определены по 197 находкам гнезд, биотопические описания сделаны для 224 гнезд, описания гнезд — по 228 находкам, описание гнездовой биологии — по 226 гнездам. Под вторым циклом размножения понимались не только вторые попытки гнездования, но также повторные, отграниченные по времени от первых попыток размножения большинства пар.

При геоботанических описаниях местообитаний за характеристики биотопов взяты: видовая принадлежность доминирующих растений, ярусность, степень увлажненности, высота и плотность тра-

востоя. При описании гнезд учитывали состав, количество опорных растений и способы крепления гнезд; высоту гнезд над землей/водой; размеры и форму, состав и массу гнезд. Описывали размер кладок, размеры и окраску яиц (Климов 1997); количество гнездовых птенцов, суточные изменения размеров основных частей, оперения (Нейфельдт 1970) и массу гнездовых птенцов.

Описание индивидуальных участков (гнездовой участок вместе с кормовым) и определение границ гнездовых территорий вели по интенсивности использования парой разных участков местности и территориальному поведению самцов. Для этого учитывали расстояние между песенными постами, гнездами, количество и исход вторжений соседних самцов на участке пар.

Наряду с традиционными методами изучения гнездовой биологии (Болотников, Калинин 1977; Дольник 1962) применена методика дистанционных видеонаблюдений возле гнезд. Для нее использовали 4 мини-видеокамеры, установленные в 0,2–0,5 м от гнезд, соединенные кабелями и подключенные к пульту управления и видеомонитору с монитором. Использование пульта управления дало возможность переключать каналы с изображением одновременно до четырех гнезд при появлении активности птиц у гнезд и с помощью видеомонитора записывать активность птиц на мини-диски. Всего получено 25 часов видеоданных в период строительства гнезд, 83 часа в период насиживания

и 124 часа во время выкармливания птенцов. Статистическую обработку и анализ данных проводили с использованием компьютерной программы STATISTICA 6.0.

Результаты и обсуждение

Гнездовой цикл

Занятие индивидуальных территорий и образование пар

Гнездовой период птиц из центральных и южных районов Уссурийского края в среднем длится полтора месяца, северных — на 20 дней меньше. Распределение гнезд чернобровых камышевок по датам начала строительства в различных популяциях можно увидеть на рисунке 3.

Птицы северных популяций из-за позднего прилета приступают к строительству гнезд лишь в конце июня — начале июля, к этому времени птицы из более южных популяций начинают второй цикл гнездования после гибели или прекращения выкармливания птенцов в первых гнездах.

Начало прилета чернобровой камышевки в Приморье датируется второй половиной мая. На юге Приморья появляется 13–18 мая, на востоке — 20 мая; в центральных районах 16–19 мая, на севере 22 мая. На юге и в центральной части Приморья пролет идет до середины июня (Дементьев, Гладков 1954; Назарови др. 1978; Панов 1973; Спангенберг 1965; Шибнев 1984; наши данные). На Нижнем Амуре первые птицы встречены 27 мая и 3 июня (Кистяковский, Смогоржевский 1973), в бассейне

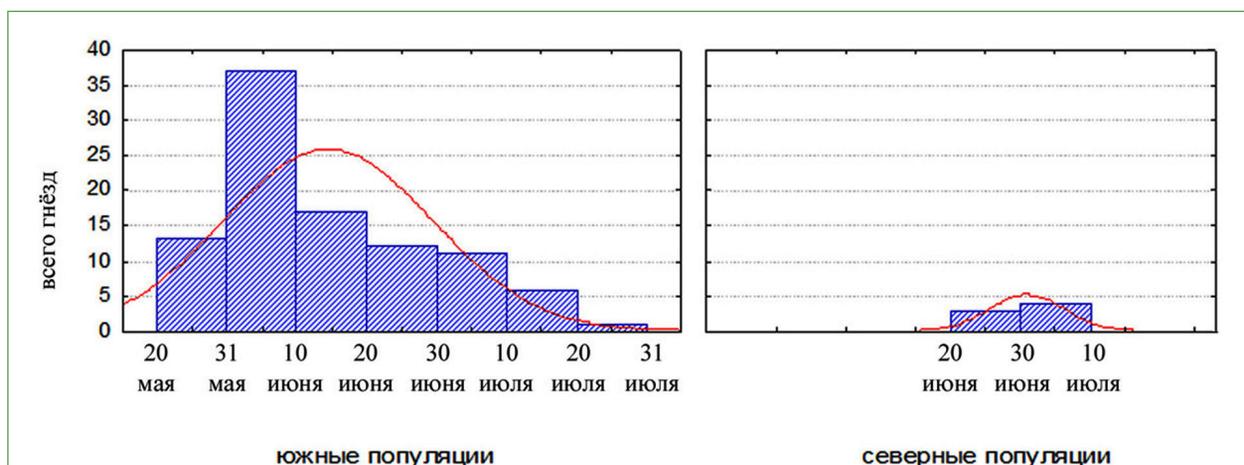


Рис. 3. Распределение гнезд по датам начала их строительства в южных и северных популяциях
Fig. 3. Distribution of nests by dates of the beginning of nest construction in southern and northern populations

р. Бикин — 16–27 мая (Коблик, Михайлов 2013), на Кунашире и Сахалине — 26 мая — 4 июня (Гизенко 1955; Нечаев 1969; 1991; Столбова 1979).

В Гайвороне первые ♂♂ чернобровых камышевок появляются на местах гнездования 14–16 мая. В первые дни прилета на гнездовья камышевки малозаметны, ♂♂ поют негромко и редко. Соседние ♂♂, еще не занявшие постоянные территории, могут петь и кормиться в 10–30 м друг от друга, почти не испытывая агрессии, и изредка прогоняют самцов, пытающихся петь с одной песенной присады. В целом до появления на участке самок соседние ♂♂ друг к другу безразличны. Из-за ежегодных палов излюбленные местообитания чернобровой камышевки, полыньники, нередко выгорают и покрываются достаточно плотным травостоем только к 20-м числам мая, а до этого камышевки держатся на местах сохранившейся прошлогодней полыни и тростника, окаймленного лопухом *Arctium lappa* и крапивой, с высотой травостоя 10–50 см. На площади в 1 га в это время может находиться до 17 самцов. В период установления территорий, который проходит до и после появления самок, характерны демонстративные волнообразные полеты с пением в воздухе, во время которого ♂♂ постоянно взлетают вверх на несколько метров и приземляются. Пение в воздухе ускоряет процесс образования пары. Так, у камышевки-барсучка пение в полете играет важную роль в выборе самки, и большинство полетов происходит за день до образования пары (Buchanan, Catchpole 1997).

В безветренную погоду пение самцов, образующих поселение, почти непрерывное. Интервалы между сериями песен одного самца — 2–18 ($5,8 \pm 4,9$, $n = 9$) мин, длительность песен — 5–66 ($22,7 \pm 17,5$, $n = 27$) с. В ветреную погоду ♂♂ держатся скрытно и поют мало (не более 40 песен/ч). Поскольку в период распределения и рекламации территорий ♂♂ поют перекрывающиеся песни без интервалов и пение совмещено с питанием, то поют не только с присады, но и с земли. Излюбленные присады чернобровых камышевок — верхушки высоких трав (полыни, тростника и др.), кустарников и деревьев. Индивидуальные участки самцов, несмотря на

случаи полигинии, остаются стабильными в течение сезона размножения. Охраняемая территория занимает 3–5 м в диаметре от гнезда. Как у моногамных, так и у полигамных пар границы индивидуальных участков (охраняемые территории вместе с кормовыми участками) смещались за сезон гнездования не более чем на 40 м (Гамова, Сурмач 2014).

Самцы, подлетевшие позже других, уже занявших гнездовые участки, в первые дни не поют и не реагируют на записи видовой песни. Зато доминирующие ♂♂, подлетевшие раньше и уже образовавшие пары, в случае присутствия поблизости от песенного поста другого самца прогоняют его, летя на малой высоте по зигзагообразной траектории и исполняя короткие песни.

Самки появляются на местах гнездования в среднем на шесть дней позже самцов. С появлением самок самцы проводят больше времени в погонях, стоня друг друга с кустов, ограничивающих индивидуальные участки, изредка взлетают вверх на несколько метров, где сталкиваются и разлетаются. Самец, занявший более выгодную, часто возвышенную позицию, поет большую часть времени открыто, другой же поет скрытно, прячась и появляясь среди листьев растений.

Пары образуются в день прилета самок или на следующий день. Место для гнезда ♀ подыскивает сама, подолгу задерживаясь в одном месте и трясая стебли трав. Самец сопровождает ее, находясь в нескольких метрах. В тесном контакте партнеры находятся до четырех мин/час. На питание ♂♂ в парах тратят до 15 мин/час, в остальное время поют. В период выбора места для гнезда ♂ повсюду следует за самкой и в это время поет короткие фрагменты песен с продолжительными межпесенными интервалами. В случае попыток холостого самца приблизиться к самке, находящейся в паре ♂, прекращает пение, и мгновенно отгоняют чужака. Обследуя территорию, ♀ издает жужжащую контактную позывку и глухую, кричащую контактную позывку дуэтом с песнями самца.

Строительство гнезд

К строительству ♀♀ могут приступать как в день образования пары, так и через неделю. Иногда ♂♂ приносят гнездовой материал, но это, вероятно, является частью брачного ритуала. Расстояние между ближайшими гнездами пар, образующих поселение, колеблется от 5 до 190 м ($33,5 \pm 32,5$, $N = 48$). Повторные гнезда строят спустя 0–13 ($3,7 \pm 3,8$, $N = 18$) дней после гибели первых гнезд в 6–114 ($30,8 \pm 24$, $N = 17$) м от них. Изредка, прежде чем приступить к откладке яиц ♀♀ делают несколько попыток строительства гнезда, разбирая и используя материал первых гнезд. Такая «придирчивость» к месту строительства и собственной постройке свойственна и другим видам камышевок (Квартальнов 2005). Во время строительства используемые самцом короткие фрагменты песен и ответная кричащая позывка самки выполняют защитную функцию, дистанцируя посторонних птиц, приближающихся к паре. Таким образом, песни, исполняемые самцами в фертильный период самок и не имеющие агрессивного проявления в стычках самцов, не выполняют прямой территориальной функции (Ueda, Yamaoka 1998).

Продолжительность строительства гнезд в первом и во втором циклах достоверно не отличается ($t = 1,93$, $df = 97$, $P < 0,01$, $x_1 = 5 \pm 1,4$, $N = 60$, $x_2 = 4,6 \pm 0,8$, $N = 39$). Интенсивность строительства гнезд неодинакова по стадиям: максимальна в начале (1–2-й дни) — в среднем 14 прилетов в час (максимум 23) и минимальна по окончании строительства (5–7 дни) — в среднем 6 прилетов в час (максимум 18). Время однократной укладки строительных материалов, наоборот, увеличивается в последние дни строительства за счет более тщательной выкладки лотка в среднем с 1,3 до 2,4 мин, но общее время, проведенное в гнезде за час, уменьшается в среднем с 16 до 7 мин за счет сокращения количества прилетов к гнезду.

За строительным материалом ♀♀ летают на 0,5–60 м от гнезда, чаще всего в сопровождении самцов. Самцы также поддерживают визуальный контакт с самкой на расстоянии 0,5–10 м при укладке строительного материала.

К началу строительства время, проводимое партнерами в близком контакте, увеличивается вдвое, а к окончанию строительства оно максимально за весь период гнездования, что является важным препятствием для внебрачных спариваний. Так, до 90% всего времени ♂♂ проводят в тесном контакте с самкой с момента прилета самок и до начала насиживания (в фертильный период). Самцы проводят с самками почти все время, не только в моменты строительства, но и отдыха (Natao 2000). Территориальность в период строительства, как и в течение распределения самцов по гнездовым участкам, максимальна. Она проявляется в песенных дуэлях, демонстративных полетах и погонях. Аналогичное поведение характерно и для других камышевок, например восточной *Acrocephalus orientalis* (Поливанова 1971). В период строительства гнезд и до начала насиживания часто наблюдались попытки соседних и холостых самцов вступить во внебрачные отношения с самками.

Активность пения самцов в период строительства уменьшается вдвое, и то ♂♂ поют только при тревоге. Для сахалинских птиц известен более продолжительный период пения в начальные периоды гнездования — активное пение самцов до середины срока строительства (Столбова 1979). Чаще в это время ♂♂ совершают рекламирующие полеты: взлетают и летят по дуге низко от земли полетом «шмеля» с разведенными в стороны крыльями и хвостом, нахохленным брюхом и сплюснутым сверху туловищем и издают «жужжащую» позывку; ♀♀ сидят открыто на веточке, вздергивая крыльями и периодически наклоняя туловище вниз. Возобновление пения в фертильный период самок (и как следствие, прекращение охраны партнерши) наблюдалось у пяти самцов в период времени за неделю — на второй день с момента откладки первого яйца, в среднем за $1,8 \pm 3,3$ ($N = 5$) дня до начала откладки яиц. Впоследствии эти ♂♂ стали полигиничными.

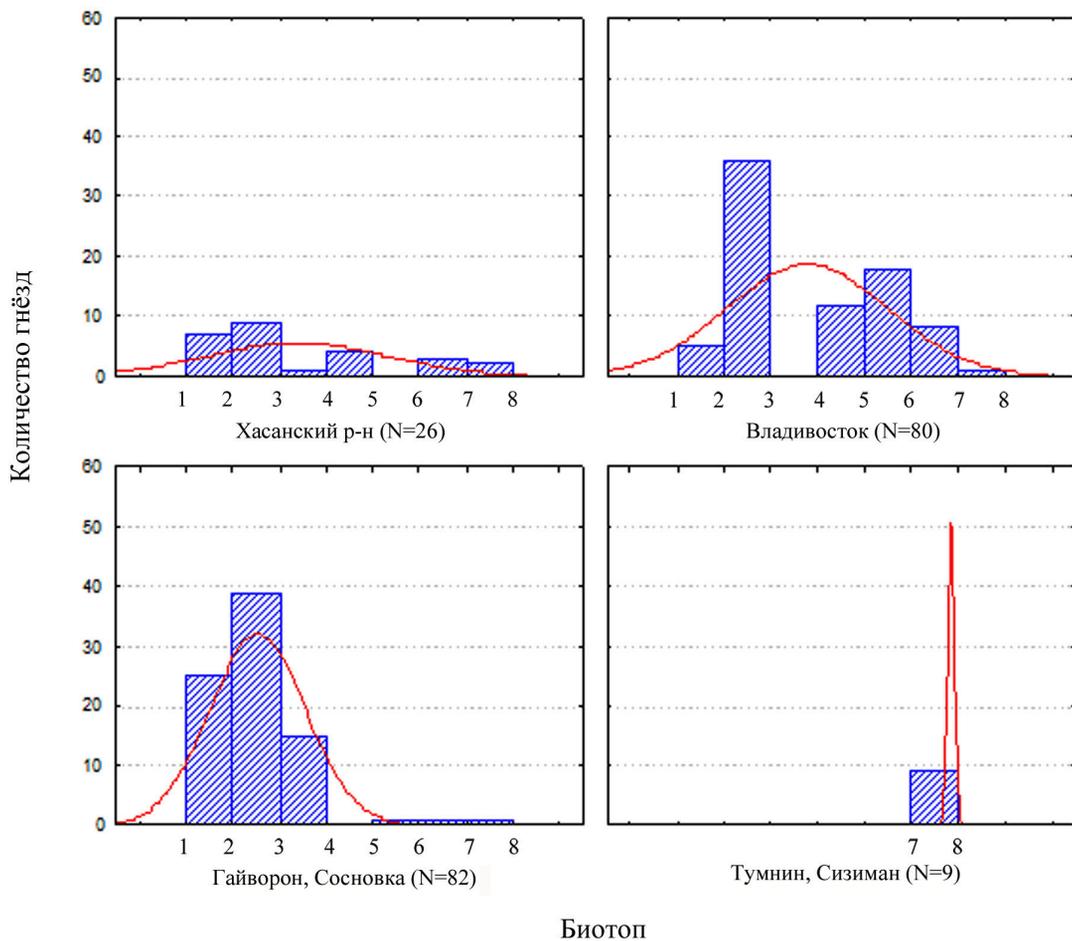


Рис. 4. Гистограммы распределения гнезд из разных популяций по биотопам (по доминирующему растению): 1 — крапива; 2 — вейник; 3 — полынь; 4 — полынь с разнотравьем; 5 — тростник; 6 — ольха и леспедеца; 7 — спирея; 8 — разнотравье

Fig. 4. Histograms of the nest distribution from different populations by biotopes (by the dominant plant): 1 — nettle; 2 — reed grass; 3 — wormwood; 4 — wormwood with herbs; 5 — reed; 6 — alder and lespedets; 7 — spirea; 8 — herbs

Строительство гнезд у камышевок, гнездящихся группами, протекает синхронно. Период начала строительства у птиц одного поселения занимает не более 10 дней. После окончания строительства, до начала откладки яиц, территориальность повышается через активизацию пения — ♂♂ поют перекрывающиеся песни средней длительности. Поздно подлетевшие ♂♂, заняв свои участки, присоединяются к общему хору. Некоторые из них остаются холостыми и поют до 20-х чисел июля, после чего исчезают или преследуют самок, кормящих слетков. Холостыми в 2004–2005 гг. оставались до 10% самцов (5 из 53). Вероятно, большинство из них составляют первогодки из поздних выводков, еще не ставшие половозрелыми или не имеющие «качественных территорий», хотя один ♂,

окольцованный год назад, был в возрасте старше одного года, но прилетел позже основного «ядра» самцов и не смог образовать пару.

Способы устройства гнезд, их размеры и форма географически и биотопически различны (рис. 4–6).

Гнезда чернобровой камышевки — плетносплетенные постройки (30–57% гнезд средней и высокой плотности). Как правило (в 43% случаев, N = 101), гнезда имеют вид глубокой плотной чаши, высота которой незначительно превышает диаметр, — чашевидно-удлиненные и чашевидно-конические гнезда. Реже (40%) гнезда правильно-чашевидной формы (диаметр и высота примерно равны), 17% гнезд — цилиндрические и удлиненно-конические (диаметр заметно меньше высо-

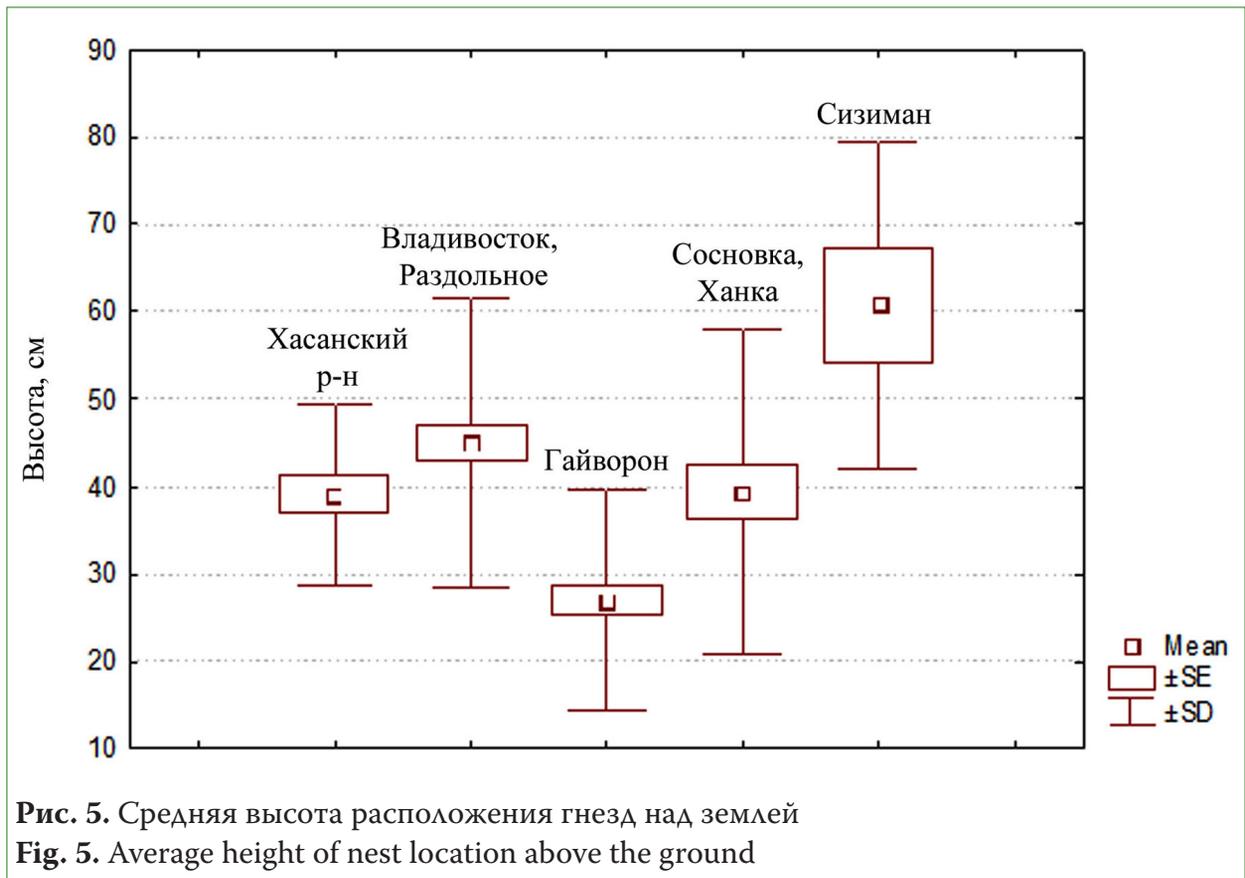


Рис. 5. Средняя высота расположения гнезд над землей
Fig. 5. Average height of nest location above the ground

ты). В составе лотка преобладают стебли и метелки злаков (60–80%), а во внешней части гнезда присутствуют также листья тростника, разнотравья и кустарников.

Гнезда из северных популяций (Тумнин, Сизиман) более массивные, чашевидно-удлиненные, с большим диаметром, высотой и глубоким лотком. В их составе преобладают метелки злаков и листья тростника, лоток может целиком состоять из метелок. Средние размеры гнезд из Тумнина и Сизимана (1) достоверно отличаются от размеров гнезд из Хасанского и Спасского районов (2): $D_1 = 86,2 \pm 3,2$, $N_1 = 92,7 \pm 4,3$, $h_1 = 47,1$, $N = 6$; $D_2 = 76,6 \pm 1$, $N_2 = 67,1 \pm 1,6$, $h_2 = 39 \pm 0,7$, $N = 65$. Гнезда из южных популяций правильно-чашевидной или чашевидно-удлиненной формы, на их изготовление идут преимущественно стебли и листья злаков (рис. 6).

В зависимости от расположения гнезда состоят из различных материалов. Дно гнезда утепляется растительным пухом, коконами насекомых и мхом, внутри в лотке присутствуют перья, конский волос, мох, пух папоротника *Matteuccia struthiopteris*. Степень укрепления гнезд среди растений определяется ярусностью

и влажностью. Так, количество опорных растений во влажных биотопах (1) значительно выше, чем в сухих (2): $x_1 = 10,1 \pm 24,6$, $N = 16$, $x_2 = 4,6 \pm 1,9$, $N = 102$, $t = 2,3$, $P < 0,05$). Среднее количество опорных растений гнезд — 1–16 ($4,9 \pm 2,2$, $N = 152$), к ним до 82% гнезд крепится через край и боковые стенки по всей высоте гнезда, 11% крепится через край, 6% — пронизывается только на 2/3 высоты гнезда сверху и 1% упирается дном в развилку кустарников. Высота гнезда от земли не превышает 14–150 см, в среднем 38 см по 205 гнездам (Назаров 2004; Портенко 1960; наши данные). Высота расположения гнезда от земли зависит от высоты травостоя, в котором оно располагается. Так, самые низко расположенные гнезда обнаружены в Гайвороне (в среднем на высоте 30 см), высота окружающего травостоя к моменту строительства не превышает одного метра. Напротив, наиболее удаленные от земли постройки из Сизимана (в среднем на высоте 61 см) были расположены в довольно высокой растительности (в среднем 182 см). В целом для чернобровой камышевки вид опорного растения не имеет значения, но диаметр стебля не превышает 10 мм. Чаше опорой



Рис. 6. Сравнение гнезд из пп. Сизиман (слева) и Гаворон (справа): *a* — вид сбоку; *b* — вид сверху

Fig. 6. Comparison of nests from Siziman (left) and Gavoron (right) villages: *a* — side view; *b* — top view

служат стебли полыни, злаков, кустарников и тростника (Назаров и др. 1978; Столбова 1979; наши данные).

Существуют различия в размерах и способах устройства гнезд в зависимости от даты постройки (табл. 1). Гнезда из поздних и повторных попыток размножения менее массивные, небрежно выложенные, иногда стенки гнезд настолько тонкие, что просвечивают. Такие гнезда имеют вид гамаков или глубокой чаши, крепящихся к наиболее широким веточкам полыни.

Откладка и насиживание яиц

В тот же день или через 1–6 дней после окончания строительства ($1,3 \pm 0,8$, $n = 92$) ♀♀ приступают к откладке яиц. Изредка (в четырех случаях) в повторных гнездах ♀♀ могут достраивать гнезда после снесения 2–3 яиц. Большинство птиц приступает

к откладке в 1–2 декадах июня, но даже в 20-х числах августа отмечались гнезда, в которых птицы насиживали яйца.

Кладка чернобровой камышевки содержит 2–6 яиц. Яйца откладывают ежедневно, до 7–8 часов утра. Размеры яиц ($N = 512$): $11,2–14,7 \times 14,3–18,7$, в среднем $12,6 \pm 0,5 \times 16,4 \pm 0,7$ мм; в среднем по кладкам ($N = 115$): $11,4–13,8 \times 14,7–18,1$, в среднем $12,7 \pm 0,4 \times 17,1 \pm 0,4$ мм. Масса яиц варьирует от 0,3 до 1,9 г вне зависимости от стадии насиживания и, видимо, обусловлена индивидуальными особенностями и условиями насиживания.

Кладки чернобровых камышевок из различных популяций содержали в среднем по 4,3–4,7 яиц. Достоверно отличались размеры кладок из Гайворона и более северных популяций (Тумнин и Сизиман) ($4,3 \pm 0,3$, $N = 91$, $df = 195$, ANOVA, тест Шеффе) от более южных популяций

Таблица 1
Достоверные различия в параметрах гнездостроения по циклам размножения
Table 1
Significant differences in the parameters of nest building by breeding cycles

Цикл размножения	Высота гнезда (Н), мм	Толщина гнезда, мм	Масса гнезда, г	Масса лотка, г	Кол-во опорных растений гнезда	Высота гнезда над землей (водой), см
1	$71,7 \pm 12,5$ $N = 106$ $P < 0,05$	$15,1 \pm 3,1$ $N = 33$ $P < 0,01$	$9,5 \pm 2,2$ $N = 37$ $P < 0,0001$	$3,2 \pm 0,9$ $N = 36$ $P < 0,0001$	$5,4 \pm 2,5$ $N = 80$ $P < 0,05$	$32,3 \pm 1,3$ $N = 115$ $P < 0,0001$
2	$66,7 \pm 11,1$ $N = 57$	$11,7 \pm 3,1$ $N = 14$	$5,8 \pm 1,2$ $N = 24$	$2,1 \pm 0,8$ $N = 22$	$4,4 \pm 1,8$ $N = 39$	$42,7 \pm 1,6$ $N = 46$

($4,7 \pm 0,1$, $N = 109$). Средний размер кладки камышевок из Японии ($4,7 \pm 0,1$, $N = 57$) и Сахалина ($4,8-5$, $N = 29$) был таким же как в Южном Приморье (Нечаев 1991; Столбова 1979; Namao, Ueda 1998). Географические различия в размерах кладок могут быть связаны с плотностью популяции. Так, показано, что при уменьшении плотности популяции у дроздовидной камышевки в Швеции размер кладки увеличивается за счет ослабления внутривидовой конкуренции (Bensch 1995). В начале сезона размножения размер кладки больше ($4,8 \pm 0,8$, $N = 131$, $t = 5,8$, $df = 198$, $P < 0,001$), чем на поздних сроках ($4,1 \pm 0,9$, $N = 69$). Это объясняется не только физиологически обусловленным уменьшением ресурсов самок при вторых и повторных попытках, но и участием в размножении на поздних сроках молодых самок, размер кладок которых обычно не превышает 2–3 яиц.

Форма яиц может варьировать не только в разных, но и в одной кладке: от удлиненно-овальной (у большинства яиц) до яйцевидной, укороченной. Окрас фона яиц варьирует от светло-оливкового (в одной кладке часто бывают 1–2 яйца более светлоокрашенных, чем остальные) до темно-бурого, образованного глубинными размытыми пятнами. Чаще всего яйца светло-оливковые или темно-оливковые с темно-оливковыми или бурыми пятнами, более плотно расположенными на тупом конце и образующими у 82% яиц венчик вокруг тупого конца. Кроме этого, отдельные (в количестве 2–14 штук) черные точки, завитки и линии равномерно или в виде кольца вокруг тупого конца расположены поверхностно. Общая плотность рисунка составляет 20–90% (54 ± 19 , $N = 512$), плотность рисунка на тупом конце 40–98% (70 ± 16), на остром 10–70% (36 ± 16). Обнаружены различия в ооморфологии (окрас фона и пятен), связанные с циклом размножения. Так, яйца из поздних кладок более темноокрашенные.

Не обнаружены отличия в размерах яиц в зависимости от размера кладки и географически (ANOVA, тест Шеффе). Однако отмечена более удлиненная и узкая форма яиц из Уссурийского края по сравнению с кладками из других популяций (Дементьев, Гладков 1954; Столбова 1979).

К насиживанию чернобровые камышевки приступают в массе с конца мая по конец июня.

К регулярному насиживанию кладки из пяти яиц птицы приступают на 3–4-й день откладки в Уссурийском крае и на 4–5-й дни на Сахалине. В насиживании участвуют обе птицы, в некоторых гнездах ♂♂ принимают даже большее участие, чем ♀♀ (рис. 7). В двух случаях ♂♂ приступили к насиживанию на второй день откладки и находились в гнездах до 30 мин/час.

В жаркую или дождливую погоду птицы защищают содержимое гнезда от солнца, садясь на край гнезда, или стоят в нем, расправив крылья и хвост в стороны, а также вентилируют гнездо, раздвигая клювом травинки со дна и стенок.

Из-за равного участия партнеров в насиживании первых гнезд оно завершается на один день раньше, чем в поздних гнездах ($t = -2,79$, $df = 50$, $P < 0,01$, $x_1 = 14,7 \pm 1,5$, $N = 19$, $x_2 = 15,6 \pm 0,9$, $N = 33$). В целом инкубация длится 11–18 ($15,4 \pm 1,1$, $N = 74$) дней. Для популяций из Японии и Сахалина приводятся менее продолжительные сроки насиживания ($11,7 \pm 0,2$ дня, $N = 33$ и 13 , $N = 28$), что, возможно, вызвано более ранними сроками начала насиживания (с откладки первого яйца) в Японии и более плотным насиживанием, вызванным отсутствием участия в нем самцов, на Сахалине (Столбова 1979; Namao 2000).

Для чернобровой камышевки в начальный период насиживания характерны демонстративные позы членов пары: птицы с горизонтально наклоненным туловищем редко встряхивают крыльями, а ♂, кроме этого еще разводит и складывает перья хвоста. В период выкармливания птенцов птицы возле гнезд также могут принимать подобные позы, открывая клюв, наклоняясь вперед и разводя перья хвоста в сторону. Видимо, эти позы являются предостерегающими при близком контакте с конспецифичными особями и наблюдаются также в брачных демонстрациях камышевок. В течение всего периода насиживания ♂♂, не участвующие в нем нередко вторгаются на участки соседних пар, где ♀♀ также заняты насиживанием, и поют со средней активностью (до 50 песен/час). Самцы, чьи первые попытки гнездования оказались неудачными и ♀♀ покинули участки, втор-

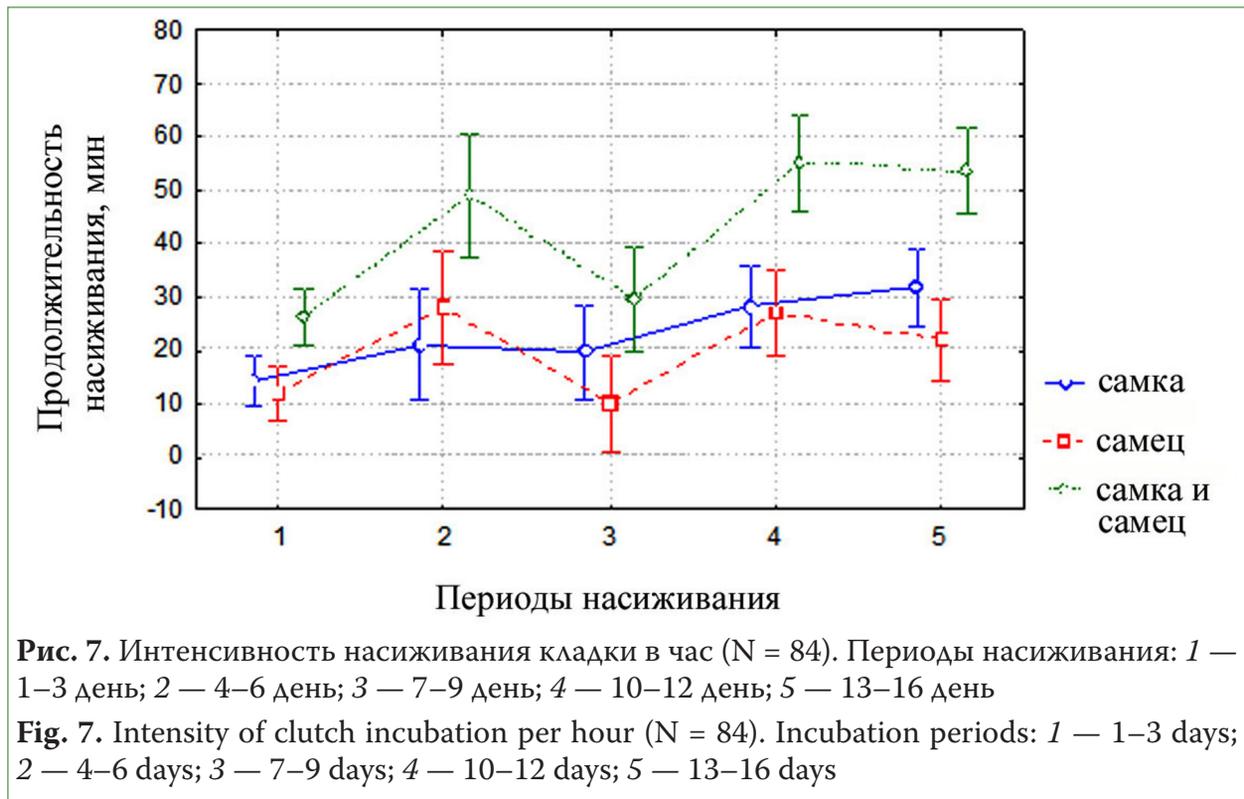


Рис. 7. Интенсивность насиживания кладки в час (N = 84). Периоды насиживания: 1 — 1–3 день; 2 — 4–6 день; 3 — 7–9 день; 4 — 10–12 день; 5 — 13–16 день

Fig. 7. Intensity of clutch incubation per hour (N = 84). Incubation periods: 1 — 1–3 days; 2 — 4–6 days; 3 — 7–9 days; 4 — 10–12 days; 5 — 13–16 days

гаются на участки даже тех пар, которые заканчивают насиживать, пытаются петь недалеко от их гнезд.

Период гнездового развития птенцов

Массовое вылупление птенцов происходит с 20-х чисел июня по начало июля. Птенцы вылупляются в различное время суток, но чаще во вторую половину дня. Так как к насиживанию приступают с предпоследнего яйца или раньше, процесс вылупления может растягиваться на 2 дня. Нередко двухсуточные птенцы в три раза крупнее односуточных. Описание односуточного птенца из центрального Приморья дополняет описание сахалинских (Столбова 1979) и птиц из южного Приморья (Назаров и др. 1978). Односуточный птенец голый, у некоторых птенцов имеются короткие темно-серые рудиментарные пушинки на копчике; клюв и клювные валики бледно-желтые; ротовая полость и язык розовато-желтые; небные пятна черные, реже серые, круглые или овальные, диаметром 0,2 мм, они исчезают к окончанию линьки молодых из гнездового в первый осенний наряд; яйцевой зуб белый или светло-серый, круглый, диаметром 0,1 мм; лапы и когти розовато-желтые; кожа оранжевая, на голове, спине и груди серовато-

розовая или графитно-черная, нередко с синевой из-за просвечивающих под кожей птерилий.

На вторые сутки у птенцов начинают расходиться веки, полностью глаза открываются на восьмые сутки. Слуховые отверстия открываются на четвертые сутки. Пеньки маховых перьев пробиваются над кожей на третьи сутки, а рулевые лишь на шестые сутки. В сравнении с сахалинскими птицами (Столбова 1979), гнездовые птенцы из Гайворона развиваются медленнее: у них на два-четыре дня позже открываются слуховые отверстия и глаза, на день позже появляется пищевая позывка (на пятые сутки) и начинают пробиваться пеньки перьев.

Изменение массы, роста и развития птенцов из 27 гнезд показаны на рисунке 8.

Пища чернобровой камышевки — насекомые (преимущественно прямокрылые, двукрылые, перепончатокрылые, равнокрылые и чешуекрылые), наземные моллюски и пауки. Поскольку чернобровая, как и другие виды камышевок, отличается слабой пищевой специализацией, то видовое разнообразие и доля потребляемых кормов зависят от особенностей кормового участка и динамики численности беспозвоночных в течение сезона. Одна птица

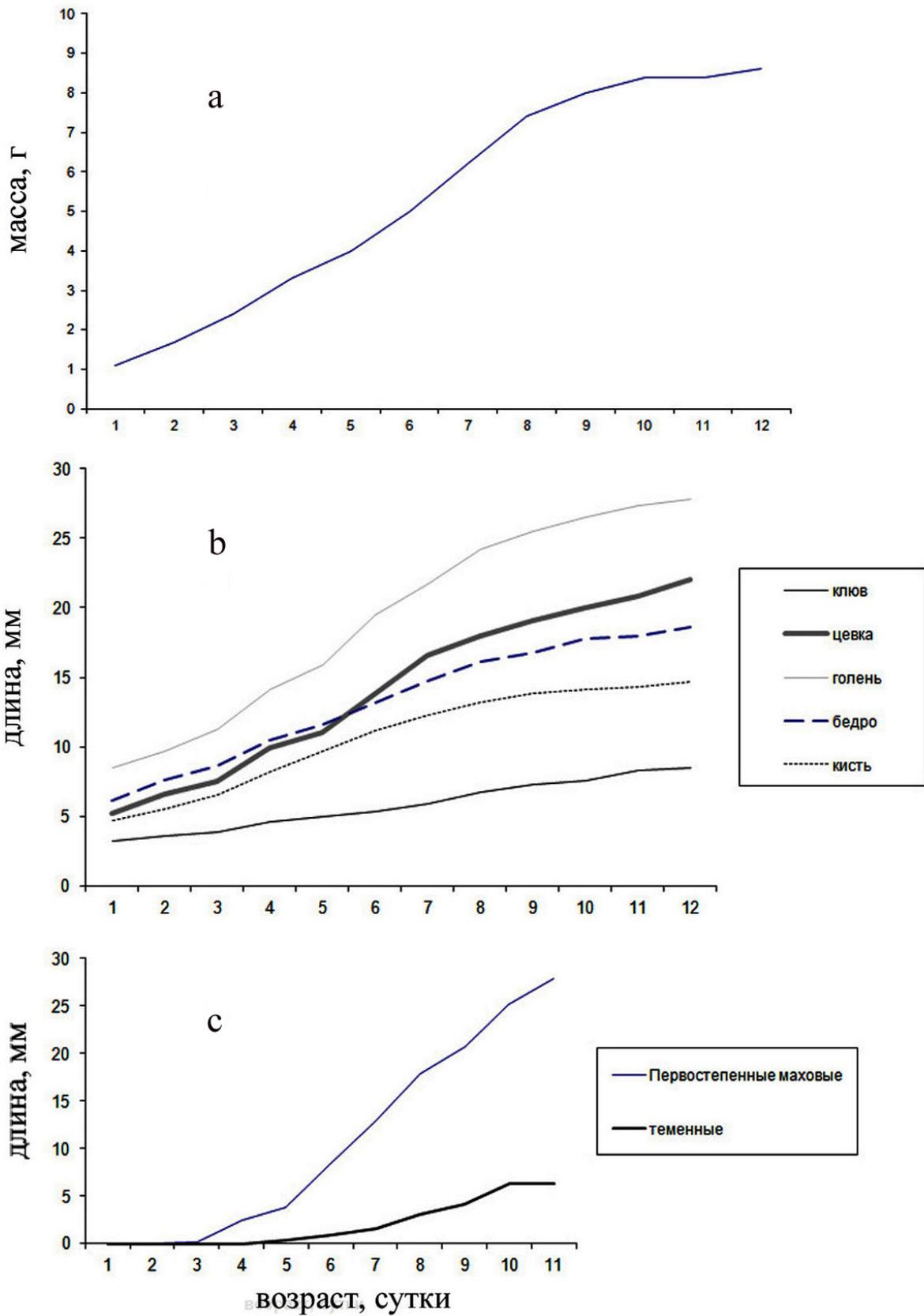


Рис. 8. Рост и развитие птенцов: *a* — изменение массы; *b* — рост частей тела; *c* — рост перьев

Fig. 8. Growth and development of nestlings: *a* — weight change; *b* — growth of body parts; *c* — feather growth

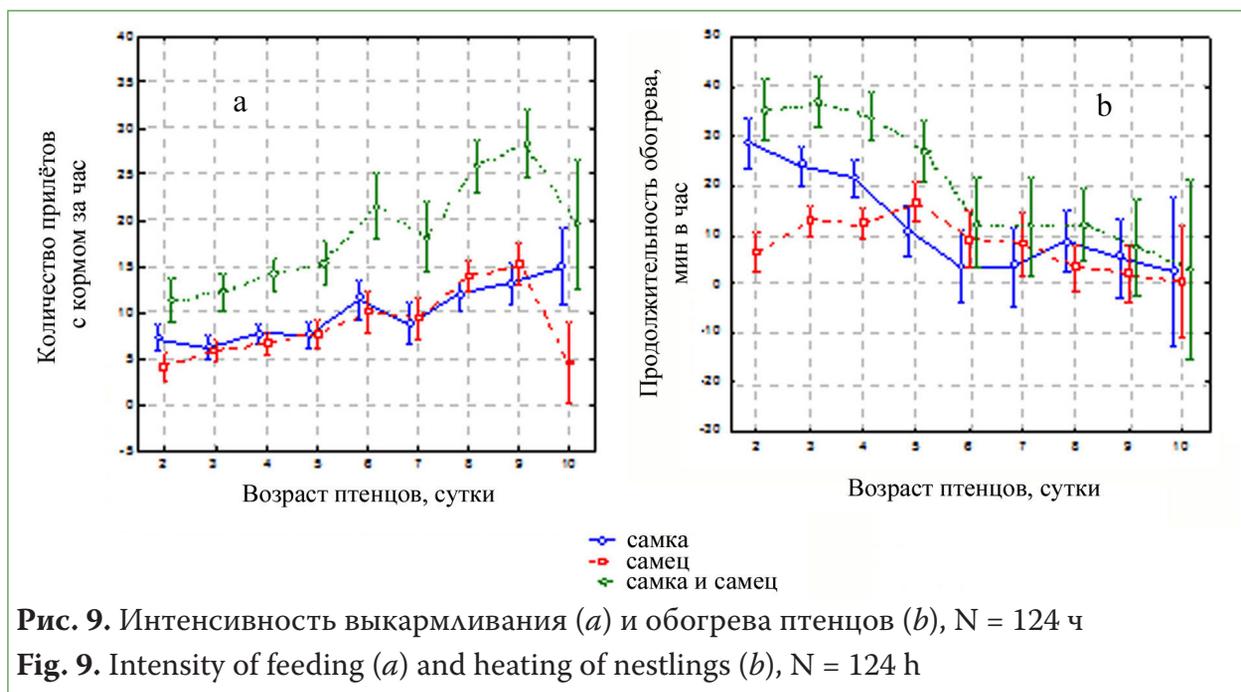
за один прилет кормит от одного до трех птенцов. Порция пищи может содержать 1–22 пищевых объекта (Назаров 1984; Нечаев 1991). Птенцам до 4-дневного возраста приносят мелкие пищевые объекты (пауков, двукрылых, моллюсков), позже — более крупных гусениц, взрослых прямокрылых и бабочек. Один крупный объект часто делят между двумя птенцами. Распределение обязанностей в выкармливании птенцов у самца и самки одинаковое (рис. 9), но средняя порция пищи, приносимая самцом, больше (Гамова, Сурмач 2014). В течение суток (с 6 до 20) активность выкармливания поддерживается почти на одном уровне — в среднем 15–18 прилетов с кормом за час.

Пищевой рефлекс у птенцов вызывают позывки родителей у гнезда, потряхивания гнезда и поклевывания птенцов родителями. Птицы поддерживают чистоту в гнезде, регулярно склевывая (вплоть до восьмого дня жизни птенцов) и унося помет и вентилируя гнездо. В период роста оперения родители раздвигают стенки гнезда, и остатки пеньков перьев сыпаются ниже. В первые четыре дня ♀ тратит больше времени на обогрев птенцов, чем ♂ (рис. 10). В течение суток родители тратят на обогрев птенцов и защиту от солнца в среднем по 30 мин/час в утренние (до 11 часов) и обеденные (12–15 часов) часы, в остальное время по

20 мин/час и с 21 часа остаются в гнезде до 45 мин/час.

В период выкармливания птенцов (видимо, чаще в групповых поселениях при близком контакте с соседними особями) особенно часто используются предостерегающие и угрожающие позы возле гнезд. До и после кормления птицы разводят перья хвоста или поворачивают его в стороны, не разводя перьев, и слегка вздергивают приспущенными и приподнятыми крыльями, при увеличении степени угрозы или тревоги нахохливают оперение спины. Похожие позы птицы принимают в жаркую погоду. Чтобы защитить птенцов от жары, они садятся на край гнезда и, наклонясь вперед, быстро машут крыльями или охлаждаются сами на краю гнезда с нахохленным оперением и опущенными трепещущими крыльями. Самцы, гнездящиеся рядом, в период выкармливания птенцов нередко устраивают непродолжительные погони и даже драки.

Птенцы находятся в гнезде 8–15 ($10,9 \pm 1,6$, $N = 57$) дней. В возрасте 8–11 дней они уже способны в случае опасности покинуть гнезда, выпрыгивая вниз в траву, а через день уже забираются на веточки растений и способны по ним лазать. В нормальных условиях более крупные птенцы вылетают первыми, слабые остаются еще на сутки, таким образом вылет растягивается на два дня.



У птенцов, готовых к вылету из гнезд, желтые клювные валики, ротовая полость и язык; овальные темно-бурые небные пятна; желтовато-телесный клюв и лапы; серо-желтые когти; черно-бурые темные брови; пеньки ПМ и ВМ серые, кисточки бурые со светлыми охристыми каемками; пеньки рулевых серые, кисточки коричневые; пеньки брюшных серые, кисточки кремово-желтые; пеньки голенных серые, кисточки кремовые; пеньки бедренных черные, кисточки кремово-желтые; пеньки теменных темно-серые, кисточки светло-коричневые.

*Репродуктивные потери,
постгнездовой период*

Продолжительность гнездового периода развития птенцов не отличается по циклам размножения ($t = -0,18$, $df = 55$, $P = 0,1$, $x_1 = 10,9 \pm 1,7$, $N = 37$, $x_2 = 11 \pm 1,6$, $N = 20$). Успех насиживания ($t = -0,7$, $df = 115$, $P < 0,5$, $x_1 = 78 \pm 34,1$, $N = 68$, $x_2 = 82,3 \pm 32$, $N = 49$), выкармливания ($t = -0,95$, $df = 105$, $P < 0,5$, $x_1 = 63,8 \pm 47,9$, $N = 62$, $x_2 = 72,3 \pm 42,1$, $N = 45$) и размножения ($t = -1,56$, $df = 100$, $P = 0,1$, $x_1 = 52,5 \pm 46,5$, $N = 59$, $x_2 = 66,4 \pm 41,4$, $N = 43$) по циклам также достоверно не отличаются, однако успех размножения выше в более поздних гнездах.

Из 90 гнезд, находящихся под наблюдением, в 48 птенцы успешно вылетели, а 42 гнезда (47%) погибли. Большинство из погибших гнезд (43%) были разорены, брошены из-за сильных дождей и фактора беспокойства в период насиживания. В одном из них яйцо было расклевано гнездящейся рядом восточной камышевкой, которая не только пела возле гнезда, но и отгоняла от него родителей. Впоследствии гнездо было брошено из-за постоянного беспокойства. Межвидовая агрессия и разорение гнезд с кладками характерны и для дроздовидной камышевки в отношении тонкоклювой камышевки, гнездящейся рядом (Квартальнов 2005). Чуть реже, 38% гнезд погибали на стадии выкармливания гнездовых птенцов. Наиболее распространенной причиной гибели (45% от погибших гнезд с птенцами) было разорение колонками *Kolonocus sibirica*, енотовидной собакой *Nyctereutes procyonoides*, азиатским бурндуком *Tamias sibiricus* и лаской *Mustela nivalis*. Так, видеосъемки показали, что в

одном гнезде с пятью 9-дневными птенцами, ласка перетаскала из гнезда всех птенцов всего за 50 секунд. В 25% гнезд, в которых выкармливали только ♀♀, птенцы погибли от голода. Остальные гнезда погибли по вине птиц (жулан *Lanius sibiricus* и сорока *Pica pica*) и муравьев (напали на 13-дневных птенцов). Многие гнезда погибают по вине змей и в период сенокосения (Назаров и др. 1978). В 32% кладок ($N = 104$) 9% яиц оказались неоплодотворенными. На стадии откладки яиц гибнет до 10% гнезд из-за фактора беспокойства, 5% гнезд бросают на стадии строительства и столько же гибнет в момент вылета птенцов из гнезд.

Мы проанализировали биотопические условия и оценили их возможное влияние на успех размножения. За основные параметры взяты: высота и плотность травостоя в радиусе одного метра от гнезда, высота гнезда от поверхности земли/воды и расстояние до ближайшего гнезда. Результаты показаны в таблице 2.

Из таблицы видно, что определенную роль в успехе гнездования играет высота растений, на которых устраивается гнездо, и вероятно, в более высоком травостое труднее заметить гнездо, однако плотность травостоя оказалась не столь важным фактором. При увеличении расстояния гнезда от земли потенциально увеличивается успешность гнездования, хотя зависимость не сильная. Видовая принадлежность опорных растений, вероятно, не играет решающей роли для сохранности гнезд. Так, большинство из найденных гнезд (60%) чернобровые камышевки устраивали в полыни, крапиве, чертополохе или морковнике, реже (по 20%) они гнездились в злаках (полевица, вейник и др.), в тростниковых зарослях и кустарниках. Данные по процентному соотношению биотопов с разоренными гнездами незначительно расходятся с общей тенденцией выбора места устройства гнезда: 71, 19, 10%. Таким образом, фактор видовой принадлежности опорных растений видимо незначим. Расстояние до ближайшего гнезда не отражалось на уровне разоряемости гнезд (табл. 2). Не удалось также обнаружить сильной зависимости количества слетков на гнездо от размера кладки ($R = 0,19$, $N = 81$, $P = 0,02$). Дан-

Таблица 2

Результаты сравнения основных биотопических параметров успешных и разоренных гнезд

Table 2

Results of comparison of the main biotopic parameters of successful and ruined nests

Параметр	Разоренные гнезда	Успешные гнезда	Критерий Стьюдента	Spearman R
Средняя высота травостоя, см	92,9 ± 42,9 (N = 26)	129,5 ± 53,3 (N = 75)	-3,16, P = 0,002, df = 99	0,32, N = 101, P = 0,001
Средняя плотность травостоя, %	92,4 ± 13,7 (N = 21)	86,5 ± 20,5 (N = 51)	-1,2, P > 0,05, df = 70	< 0,1
Среднее расстояние гнезда от земли/воды, см	29,4 ± 14,6 (N = 30)	39,7 ± 16,4 (N = 176)	-3,2, P = 0,001, df = 204	0,22, N = 206, P = 0,001
Среднее расстояние до ближайшего гнезда, м	34,4 ± 19,2 (N = 27)	37,7 ± 28,5 (N = 37)	-0,51, P > 0,05, df = 62	-0,03, N = 64, P = 0,82

ные японских орнитологов по 65 гнездам чернобровой камышевки, где 56% гнезд оказались разоренными, выявили положительную корреляцию уровня разорения гнезд от толщины и силы стебля опорного растения. При увеличении силы опорных стеблей, в частности тростников, возрастала вероятность разорения гнезд такими хищниками, как змеи и колонки, однако взаимосвязь была незначительной (Намао 2005). Данных по гибели взрослых птиц немного. Один ♂, птенцы которого недавно вылетели из гнезда, погиб, прилипнув к клейким соцветиям чертополоха. Другого самца, перелетающего дорогу, сбила проезжающая машина.

В первые три дня после вылета птенцов взрослые птицы делят обязанности по выкармливанию поровну: ♀ кормит одного-двух более развитых слетков в 6–30 м от гнезда, а ♂ — остальных слетков рядом с гнездом. На 4–25-й (в среднем 8,7 ± 5, N = 19) дни после вылета из гнезд слетки покидают гнездовой участок, переместившись на расстояние до 60 м от гнезда. Выводки, выкормленные без участия самца, уже в возрасте восьми дней после вылета перемещались на расстояние до 90 м от гнезда. Лишь в одном случае ♀ держалась с выводком и кормила более слабых слетков до третьей недели после вылета всего в 78 м от гнезда.

Четырехдневные слетки способны перепархивать на расстояние до четырех

метров низко над землей. В недельном возрасте могут летать и начинают пробовать голос. В возрасте двух недель слетки активно «поют», перемещаясь во время пения вверх по веточкам. Их пение напоминает щебет и состоит из учащенной чоккающей позывки и подобия трели (бульканье и скрип). В этом возрасте выводки начинают распадаться, некоторые держатся по две-три птицы, объединяясь с несколькими выводками, и покидают гнездовые участки. Уход молодых в новые места совпадает с концом дорастания ювенильного пера (Столбова 1979). Даты окончательного распада выводков не установлены, но исходя из данных по другим видам камышевок, приурочены к 30–40-дневному возрасту (Ефимов 2006). В это время молодые предпочитают подолгу держаться в высоких зарослях крапивы, полыни и разреженных тростников, оставаясь в них на период начала постювенальной линьки.

Родители кормят слетков до двухнедельного срока после вылета (в среднем 8,5 ± 3 дня, N = 23). В ранних и поздних гнездах продолжительность выкармливания слетков достоверно не отличается ($x_1 = 10,7 \pm 2,6$, N = 13, $x_2 = 9 \pm 2,2$, N = 7, $t = 1,47$, $df = 18$, $P < 0,5$).

В августе выводки концентрируются вдоль полей, засаженных овсом, гречихой и рапсом, в зарослях молодой полыни, осота, вики, репейника, клевера и тростника. Сам-

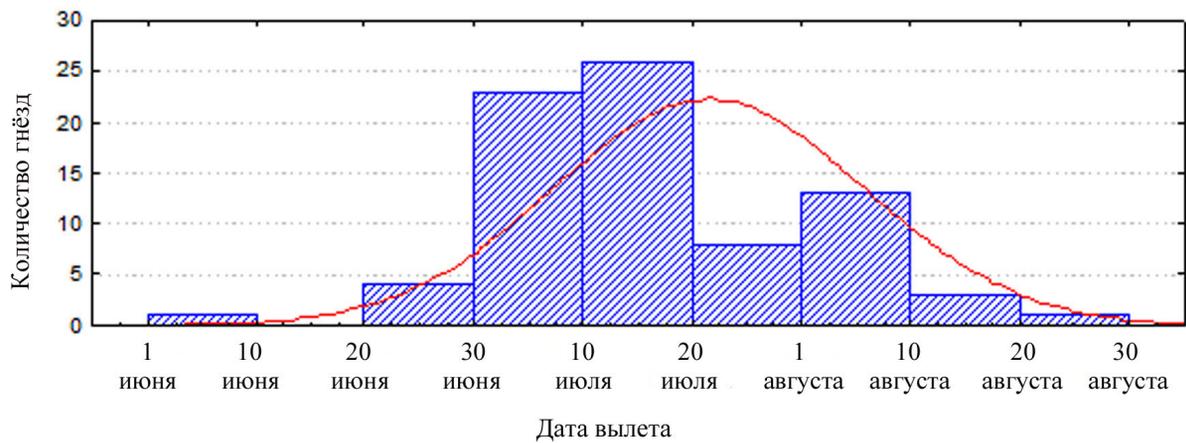


Рис. 10. Распределение гнезд по датам вылета птенцов

Fig. 10. Distribution of nests with fledglings

ки с летающими слетками держатся открыто, корм для молодых ищут поблизости. Слетки, рассредоточенные в радиусе шести метров друг от друга, сидят на высоте 60–80 см в полыни и осоте.

В массе взрослые со слетками из первых выводков встречались с 30 июня, а к середине июля они откочевывали. С 20-х чисел июля по середину августа наблюдался второй пик вылета слетков (рис. 10). В это время наблюдается массовое движение птиц из мест гнездования и их скопление в зарослях высокотравья.

Линька

К линьке взрослые птицы ($N = 4$) приступали с 24 июля по 13 августа, спустя 59–75 дней после начала размножения. В это время они начинали или заканчивали выкармливать слетков, а у двух пар (с поздними кладками) заканчивалось насиживание. Самцы, не участвующие в выкармливании птенцов и слетков, становились незаметными, поскольку переставали петь и держались скрытно в густых зарослях полыни и тростника. При отлове птиц, проведенного в это время, ♂♂ попадались в состоянии линьки, в то время как их ♀♀ еще не начинали линять. Более ранние сроки начала линьки самцов, не участвующих в выкармливании потомства, характерны и для дроздовидной камышевки. Это явление носит адаптивный характер, поскольку ♂♂ успевают получить более качественную и обильную пищу, необходимую для подготовки к миграции (Ezaki 1988).

Как взрослые, так и молодые чернобровые камышевки перед началом миграции проходят полную линьку (рис. 11). От постювенальной линьки послебрачная линька отличается более ранним началом смены контурного оперения. Послебрачная линька начинается с замены перьев на коронарном отделе головной птерилии, шейном отделе брюшной птерилии и верхних кроющих хвоста. Линька маховых перьев начинается через 2–4 дня после начала смены контурного оперения (Столбова 1985). Только что перелинявший ♂ отмечен 25 августа, к этому времени он уже не кормил слетков, а с начала гнездования прошло 90 дней. Продолжительность линьки взрослых птиц, исходя из повторных дат отлова, составляет около месяца. Для молодых птиц продолжительность не установлена, но исходя из сходной динамики отлова птиц на разных стадиях линьки, равна примерно этому же времени. Взрослые, перелинявшие в послебрачный наряд, встречались с 21 августа по 12 октября. Пик пролета таких птиц в Гайвороне — 1–10 сентября (рис. 12).

Молодые птицы начинают линять из гнездового в первый осенний наряд в среднем на 10 дней раньше чем взрослые (рис. 11) и в массе перелинявшие птицы встречаются с 11 августа по 10 октября. Пик их пролета в Гайвороне — 21–31 августа.

Линька молодых птиц начинается через 3–6 дней после полного отрастания ювенильного пера (через 19–22 дня после вылета из гнезда). Основная масса молодых птиц во время линьки уходит с гнездовых участков родителей (Столбова 1985).

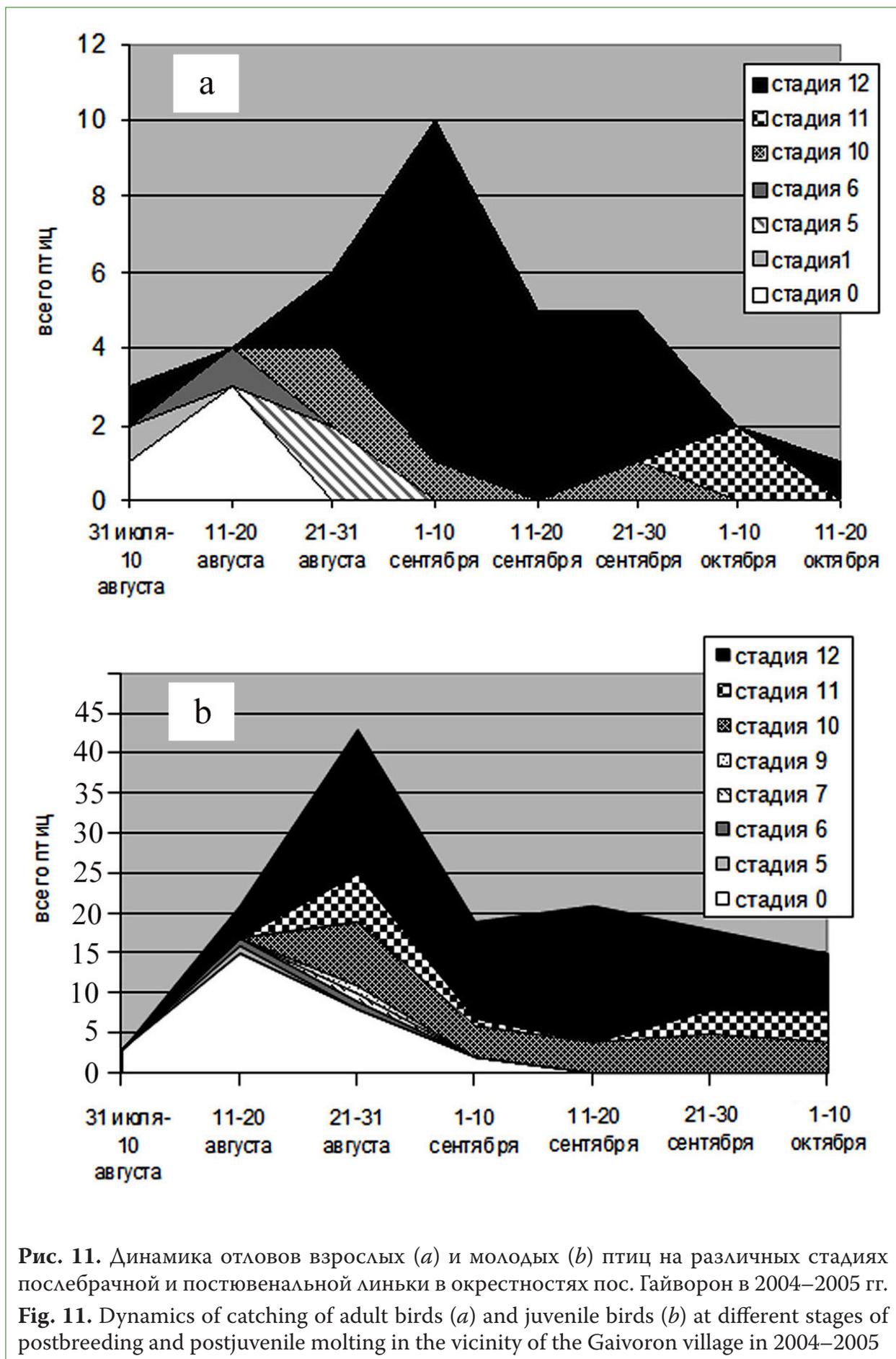


Рис. 11. Динамика отловов взрослых (а) и молодых (б) птиц на различных стадиях послебрачной и постювенальной линьки в окрестностях пос. Гайворон в 2004–2005 гг.
Fig. 11. Dynamics of catching of adult birds (a) and juvenile birds (b) at different stages of postbreeding and postjuvenile molting in the vicinity of the Gaivoron village in 2004–2005



Рис. 12. Взрослые ♀♀: слева — на средней стадии; справа — на окончательной стадии послегривной линьки

Fig. 12. Adult ♀♀: on the left — at the middle stage; on the right — at the final stage of postbreeding molt

Опираясь на собственные и более полные данные по линьке, полученные для других видов камышевок, можно предполагать, что у чернобровой камышевки, чей период репродуктивной активности отличается продолжительностью, существуют отличия в скорости и полноте постювенальной линьки у птиц из ранних и поздних выводков. Так, у тростниковых камышевок с Северо-Запада России разница в продолжительности постювенальной линьки составляет неделю, а весь процесс занимает 30–40 дней. При этом птицы из поздних выводков приступают к линьке в более позднем возрасте и линяют в более сжатые сроки (Мухин 2004; Федоров, Мухин 1998). У дроздовидной камышевки и камышеки-барсучка взрослые птицы завершают линьку в более сжатые сроки (14–20 дней), чем молодые (30–40 дней) (Рымкевич и др. 1990; Ezaki 1984).

Взрослые птицы исчезают с гнездового участка на момент прекращения выкармливания слетков — на 3–25-й ($8,5 \pm 4,8$, $N = 22$) день после их вылета.

Массовый осенний пролет приходится на август-сентябрь. Последняя встреча чернобровой камышевки в 2005 г. отмечена 12 октября. Примерно такие же даты, 10–13 октября, приводятся для Хасана и «Кедровой пади» (Назаров 1978; Панов 1973).

Заключение

Чернобровая камышевка в Уссурийском крае занимает очень широкий спектр биотопов — от чистых полынных или сопутствующих им других жесткостебельных растений до тростниковых зарослей и затененных участков разнотравно-кустарниковой растительности под пологом леса. Среди представителей р. *Acrocephalus* этот вид занимает промежуточное положение по степени освоения жесткостебельной растительности с преобладанием вертикальных опор (Иваницкий и др. 2005). На протяжении более 1 тыс. км от пос. Сизиман в Хабаровском крае на юг до п. Хасан в Приморском крае чернобровая камышевка отличается высокой степенью эвритопности. Так, на севере Приморья и в Хабаровском крае она гнездится преимущественно в спирейно-разнотравных зарослях, устраивая гнезда в среднем на высоте 60 см, в то время в центральном и южном Приморье, где преобладающими опорными растениями для гнезд является полынь и вейник, средняя высота гнезд от земли не превышает 40 см.

Поскольку птицы из северных частей ареала (Северное Приморье, Хабаровский край и Сахалин) прилетают на места гнездования на 10–20 дней позже, для них характерен укороченный гнездовой цикл, когда все этапы размножения и развития птенцов проходят в более сжатые сроки. Так, на Сахалине, по сравнению с Примор-

ским краем, сокращены сроки насиживания — в среднем 12 дней вместо 15-ти в Приморском крае, темпы роста гнездовых птенцов выше, птенцы опережают в развитии Приморских на два-четыре дня.

Успех размножения не отличался ни географически, ни биотопически, ни в зависимости от сроков размножения, однако в Приморье обнаружена положительная корреляция со средней высотой травостоя в месте устройства гнезд и высотой гнезда от земли ($R = 0,22-0,32$, $P < 0,01$), однако плотность травостоя и расстояние до соседних гнезд, как и средняя толщина опорных растений, не играли решающей роли. Напротив, по данным японских орнитологов, успешность размножения зависела от

диаметра опорного растения и уменьшалась с его увеличением, например в тростниках, за счет создания благоприятных условий для передвижения хищников возле гнезд (Намао 2005). Хотя, как и в нашем случае, эта зависимость была несильной.

Благодарности

Авторы выражают признательность за помощь в проведении полевых исследований А. Рыжову, С. Авдеюку и Е. Морозовой.

Финансирование

Работа выполнена при поддержке средств гранта № 20 ДВО РАН (2005 г.) и Амуро-Уссурийского центра биоразнообразия птиц.

Литература

- Болотников, А. М., Калинин, С. С. (1977) Методика изучения насиживания и инкубации. В кн.: Г. А. Носков (ред.). *Методика исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов*. Вильнюс: Москлас, с. 23–36.
- Гамова, Т. В., Сурмач, С. Г. (2014) Новые сведения о гнездовании и формах брачных отношений у чернобровой камышевки *Acrocephalus bistrigiceps* в Приморском крае. *Русский орнитологический журнал*, т. 23, № 1049, с. 2885–2906.
- Гизенко, А. И. (1955) *Птицы Сахалинской области*. М.: Изд-во Академии наук СССР, 328 с.
- Дементьев, Г. П., Гладков, Н. А. (ред.). (1954) *Птицы Советского Союза. Т. 6*. М.: Советская наука, 476 с.
- Дольник, В. Р. (1962) Экспериментальное изучение насиживания у некоторых птиц. *Орнитология*, т. 5, с. 404–409.
- Ефимов, С. В. (2006) Послегнездовые перемещения камышевок на рыбопродуктивных прудах Верхнего Дона. В кн.: Е. Н. Курочкин (ред.). *Орнитологические исследования в Северной Евразии: тезисы XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии*. Ставрополь: Изд-во СГУ, с. 201–202.
- Иваницкий, В. В., Калякин, М. В., Марова, И. М., Квартальнов, П. В. (2005) Эколого-географический анализ распространения камышевок (*Acrocephalus*, Sylviidae) и некоторые вопросы их эволюции. *Зоологический журнал*, т. 84, № 7, с. 870–884.
- Квартальнов, П. В. (2005) *Структура сообщества камышевок юга России. Автореферат диссертации на соискание степени кандидата биологических наук*. М., МГУ, 24 с.
- Кисленко, Г. С. (1965) О численности птиц в нижнем течении реки Хор (Уссурийский край). *Орнитология*, т. 7, с. 472–473.
- Кистяковский, А. Б., Смогоржевский, Л. А. (1973) Материалы по фауне птиц Нижнего Амура. В кн.: А. В. Троицкая (ред.). *Вопросы географии Дальнего Востока. Сб. 11. Зоогеография*. Хабаровск: ХабКНИИ ДВНЦ АН СССР, с. 182–224.
- Климов, С. М. (1997) *Внешняя ооморфология как отражение экологической изменчивости и дифференцировки птиц. Автореферат диссертации на соискание степени доктора биологических наук*. М., Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, 47 с.
- Коблик, Е. А., Михайлов, К. Е. (2013) Изменения сроков прилета птиц в бассейне реки Бикин (север Приморского края) в 1990-е годы по сравнению с 1970-ми. *Русский орнитологический журнал*, т. 22, № 948, с. 3341–3347.
- Малых, И. М., Редькин, Я. А. (2012) Географическая изменчивость чернобровой камышевки *Acrocephalus bistrigiceps* Swinhoe, 1860 на Дальнем Востоке России. *Русский орнитологический журнал*, т. 21, № 832, с. 3321–3335.

- Мухин, А. Л. (2004) *Послегнездовые перемещения молодых тростниковых камышевок *Acrocephalus scirpaceus**. Автореферат на соискание степени кандидата биологических наук. СПб., Зоологический институт РАН, 25 с.
- Назаренко, А. А. (1990) К орнитофауне Северо-Востока Приморья. В кн.: А. А. Назаренко, Ю. Н. Назаров (ред.). *Экология и распространение птиц юга Дальнего Востока*. Владивосток: ДВО АН СССР, с. 106–114.
- Назаров, Ю. Н. (1984) О питании камышевок и сверчков на юге Приморья. В кн.: А. А. Назаренко (ред.). *Фаунистика и биология птиц юга Дальнего Востока*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 108–114.
- Назаров, Ю. Н., Качалова, М. Е., Шарманкин, В. А. (1978) Чернобровая камышовка (*Acrocephalus bistrigiceps*) в Приморье. *Зоологический журнал*, т. 57, № 6, с. 941–944.
- Нейфельдт, И. А. (1970) Пуховые птенцы некоторых азиатских птиц. *Труды Зоологического института Академии наук СССР*, т. 57, с. 111–181.
- Нечаев, В. А. (1969) *Птицы Южных Курильских островов*. Л.: Наука, 246 с.
- Нечаев, В. А. (1991) *Птицы острова Сахалин*. Владивосток: ДВО АН СССР, 748 с.
- Носков, Г. А., Гагинская, А. Р. (1972) К методике описания состояния линьки у птиц. В кн.: *Сообщения Прибалтийской Комиссии по изучению миграции птиц*. Т. 7. Тарту: АН ЭССР, с. 154–163.
- Панов, Е. А. (1973) *Птицы Южного Приморья*. Новосибирск: Наука, с. 225–226.
- Поливанова, Н. Н. (1971) К экологии дроздовидной камышевки — *Acrocephalus arundinaceus orientalis* на озере Ханка. В кн.: А. И. Иванов (ред.). *Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока. Труды Биолого-почвенного института*. Т. 6. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 113–122.
- Портенко, Л. А. (1960) *Птицы СССР*. Ч. 4. М.; Л.: АН СССР, 415 с.
- Рымкевич, Т. А., Савинич, И. Б., Носков, Г. А. (1990) *Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР*. Л.: Изд-во Ленинградского университета, 304 с.
- Спангенберг, Е. П. (1965) Птицы бассейна реки Имана. В кн.: *Исследования по фауне СССР: сборник трудов Государственного Зоологического музея МГУ*. Т. 9: *Птицы*. М.: Изд-во МГУ, с. 215–216.
- Столбова, Ф. С. (1979) Материалы по экологии чернобровой камышовки *Acrocephalus bistrigiceps* Swinh. на юге о-ва Сахалин. *Вестник Ленинградского государственного университета*, № 21, № 4, с. 14–22.
- Столбова, Ф. С. (1985) Линька чернобровой камышевки (*Acrocephalus bistrigiceps*) на юге Сахалина. *Вестник Ленинградского Государственного Университета*, № 3, с. 119–121.
- Федоров, В. А., Мухин, А. Л. (1998) О постювенальной линьке тростниковой камышевки *Acrocephalus scirpaceus*. *Русский орнитологический журнал*, № 39, с. 3–7.
- Шибнев, Ю. Б. (1984) Фенологические наблюдения за птицами в заповеднике «Кедровая падь». В кн.: А. Н. Прилуцкий (ред.). *Фенологические явления в Приморье*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 86–92.
- Штильмарк, Ф. Р. (1973) Наземные позвоночные Комсомольского-на-Амуре заповедника и прилежащих территорий. В кн.: А. В. Троицкая (ред.). *Вопросы географии Дальнего Востока. Сб. 11. Зоогеография*. Хабаровск: ХабКНИИ ДВНЦ АН СССР, с. 30–125.
- Baker, K. (1997) *Warblers of Europe, Asia and North Africa. Identification guides*. London: A&C Black Publ., 400 p.
- Bensch, S. (1995) Annual variation in the cost of polygyny: A ten year study of Great Reed Warblers *Acrocephalus Arundinaceus*. *Japanese Journal of Ornithology*, vol. 44, no. 3, pp. 143–155.
- Buchanan, K. L., Catchpole, C. K. (1997) Female choice in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: Multiple cues from song and territory quality. *Proceedings of Royal Society of London B*, vol. 264, no. 1381, pp. 521–526. <https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0074>
- Ezaki, Y. (1984) Notes on the moult of the Eastern Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* in the breeding grounds. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology*, vol. 16, no. 1, pp. 88–91.
- Ezaki, Y. (1988) Mate desertion by male Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* of the end of the breeding season. *Ibis*, vol. 130, no. 3, pp. 427–437. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1988.tb08817.x>

- Hamao, S. (2000) The cost of mate guarding in the black-browed reed warbler *Acrocephalus bistrigiceps*: When do males stop guarding their mates? *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology*, vol. 32, pp. 1–12.
- Hamao, S. (2005) Predation risk and nest-site characteristics of the black-browed reed warbler *Acrocephalus bistrigiceps*: The role of plant strength. *Ornithological Science*, vol. 4, no. 2, pp. 147–153. <https://doi.org/10.2326/osj.4.147>
- Helbig, A. J., Seibold, I., Martens, J., Wink, M. (1995) Genetic differentiation and phylogenetic relationships of Bonelli's warbler *Phylloscopus bonelli* and green warbler *P. nitidus*. *Journal of Avian Biology*, vol. 26, no. 2, pp. 139–153. <https://doi.org/10.2307/3677063>
- Leisler, B., Heidrich, P., Schulze-Hagen, K., Wink, M. (1997) Taxonomy and phylogeny of reed warblers (genus *Acrocephalus*) based on mtDNA sequences and morphology. *Journal Für Ornithologie*, vol. 138, no. 4, pp. 469–496. <https://doi.org/10.1007/BF01651381>
- Ueda, K., Yamaoka, A. (1998) Decrease of song frequency after pairing in the polygynous Schreck's reed warbler *Acrocephalus bistrigiceps*. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology*, vol. 30, no. 1, pp. 53–56. <https://doi.org/10.3312/JYIO1952.30.53>

References

- Baker, K. (1997) *Warblers of Europe, Asia and North Africa. Identification guides*. London: A&C Black Publ., 400 p. (In English)
- Bensch, S. (1995) Annual variation in the cost of polygyny: A ten year study of great reed warblers *Acrocephalus Arundinaceus*. *Japanese Journal of Ornithology*, vol. 44, no. 3, pp. 143–155. (In English)
- Bolotnikov, A. M., Kalinin, S. S. (1977) Metodika izucheniya nasizhivaniya i inkubatsii [Methodology for the study of hatching and incubation]. In: G. A. Noskov (ed.). *Metodika issledovaniya produktivnosti i struktury vidov ptits v predelakh ikh arealov [Method for studying the productivity and structure of bird species within their ranges]*. Vilnius: Mosklas Publ., pp. 23–36. (In Russian)
- Buchanan, K. L., Catchpole, C. K. (1997) Female choice in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: multiple cues from song and territory quality. *Proceedings of Royal Society of London B*, vol. 264, no. 1381, pp. 521–526. <https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0074> (In English)
- Dement'ev, G. P., Gladkov, N. A. (eds.). (1954) *Ptitsy Sovetskogo Soyuza [Birds of the Soviet Union]*. Vol. 6. Moscow: Sovetskaya nauka Publ., 476 p. (In Russian)
- Dol'nik, V. R. (1962) Eksperimental'noe izuchenie nasizhivaniya u nekotorykh ptits [Experimental study of incubation in some birds]. *Ornitologiya*, vol. 5, pp. 404–409. (In Russian)
- Efimov, S. V. (2006) Poslegnezdovye peremeshcheniya kamyshevok na ryborazvodnykh prudakh Verkhnego Dona [Post-breeding movements of warblers on fish-breeding ponds of the Upper Don]. In: E. N. Kurochkin (ed.). *Ornitologicheskie issledovaniya v Severnoj Evrazii: Tezisy XII Mezhdunarodnoj ornitologicheskoy konferentsii Severnoj Evrazii [Ornithological research in Northern Eurasia: Abstracts of the XII International Ornithological Conference of Northern Eurasia]*. Stavropol: Stavropol State University Publ., pp. 201–202. (In Russian)
- Ezaki, Y. (1984) Notes on the moult of the Eastern great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* in the breeding grounds. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology*, vol. 16, no. 1, pp. 88–91. (In English)
- Ezaki, Y. (1988) Mate desertion by male great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* of the end of the breeding season. *Ibis*, vol. 130, no. 3, pp. 427–437. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1988.tb08817.x> (In English)
- Fedorov, V. A., Mukhin, A. L. (1998) O postyjuvenal'noj lin'ke trostnikovoj kamyshevki *Acrocephalus scirpaceus* [On the postjuvenile molt of the reed warbler *Acrocephalus scirpaceus*]. *Russkij ornitologicheskij zhurnal — The Russian Journal of Ornithology*, no. 39, pp. 3–7. (In Russian)
- Gamova, T. V., Surmach, S. G. (2014) Novye svedeniya o gnezdovanii i formakh brachnykh otnoshenij u chernobrovoj kamyshevki *Acrocephalus bistrigiceps* v Primorskom krae [New data on breeding ecology and mating system in the black-browed reed warbler *Acrocephalus bistrigiceps* in Primorsky krai]. *Russkij ornitologicheskij zhurnal — The Russian Journal of Ornithology*, vol. 23, no. 1049, pp. 2885–2906. (In Russian)
- Gizenko, A. I. (1955) *Ptitsy Sakhalinskoj oblasti [Birds of the Sakhalin Region]*. Moscow: USSR Academy of Sciences Publ., 328 p. (In Russian)

- Hamao, S. (2000) The cost of mate guarding in the black-browed reed warbler *Acrocephalus bistrigiceps*: When do males stop guarding their mates? *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology*, vol. 32, pp. 1–12. (In English)
- Hamao, S. (2005) Predation risk and nest-site characteristics of the black-browed reed warbler *Acrocephalus bistrigiceps*: The role of plant strength. *Ornithological Science*, vol. 4, no. 2, pp. 147–153. <https://doi.org/10.2326/osj.4.147> (In English)
- Helbig, A. J., Seibold, I., Martens, J., Wink, M. (1995) Genetic differentiation and phylogenetic relationships of Bonelli's warbler *Phylloscopus bonelli* and green warbler *P. nitidus*. *Journal of Avian Biology*, vol. 26, no. 2, pp. 139–153. <https://doi.org/10.2307/3677063> (In English)
- Ivanitskij, V. V., Kalyakin, M. V., Marova, I. M., Kvartal'nov, P. V. (2005) Ekologo-geograficheskij analiz rasprostraneniya kamyshevok (*Acrocephalus*, Sylviidae) i nekotorye voprosy ikh evolyutsii [Ecological and geographical analysis of distribution of reed warblers (*Acrocephalus*, Sylviidae, Aves) and some problems of their evolution]. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 84, no. 6, pp. 870–884. (In Russian)
- Kislenko, G. S. (1965) O chislennosti ptits v nizhnem techenii reki Khor (Ussurijskij kraj) [On the number of birds in the lower reaches of the Khor River (Ussuriysk Territory)]. *Ornitologiya*, vol. 7, pp. 472–473. (In Russian)
- Kistyakovskij, A. B., Smogorzhevskij, L. A. (1973) Materialy po faune ptits Nizhnego Amura [Materials on the bird fauna of the Lower Amur]. In: A. V. Troitskaya (ed.). *Voprosy geografii Dal'nego Vostoka [Questions of the geography of the Far East]. Vol. 11. Zoogeografiya*. Khabarovsk: Khabarovsk Complex Research Institute of Far Eastern Scientific Center of the USSR Academy of Sciences Publ., pp. 182–224. (In Russian)
- Klimov, S. M. (1997) *Vneshnyaya oomorfologiya kak otrazhenie ekologicheskoy izmenchivosti i differentsirovki ptits [External oomorphology as a reflection of ecological variability and differentiation of birds]. Extended abstract of PhD dissertation (Biology)*. Moscow, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, 47 p. (In Russian)
- Koblik, E. A., Mikhajlov, K. E. (2013) Izmeneniya srokov prileta ptits v bassejne reki Bikin (sever Primorskogo kraja) v 1990-e gody po sravneniyu s 1970-mi [Change in date of spring arrival of birds in the Bikin river basin (the north of Primorsky administrative region) in 1990s compared with 1970s]. *Russkij ornitologicheskij zhurnal — The Russian Journal of Ornithology*, vol. 22, no. 948, pp. 3341–3347. (In Russian)
- Kvartal'nov, P. V. (2005) *Struktura soobshchestva kamyshevok yuga Rossii [The structure of the warbler community in southern Russia]. Extended abstract of PhD dissertation (Biology)*. Moscow, Moscow State University, 24 p. (In Russian)
- Leisler, B., Heidrich, P., Schulze-Hagen, K., Wink, M. (1997) Taxonomy and phylogeny of reed warblers (genus *Acrocephalus*) based on mtDNA sequences and morphology. *Journal für Ornithologie*, vol. 138, no. 4, pp. 469–496. <https://doi.org/10.1007/BF01651381> (In English)
- Malykh, I. M., Red'kin, Ya. A. (2012) Geograficheskaya izmenchivost' chernobrovoj kamyshevki *Acrocephalus bistrigiceps* Swinhoe, 1860 na Dal'nem Vostoke Rossii [Geographical variability of the black-browed reed warbler *Acrocephalus bistrigiceps* Swinhoe, 1860 on the Russian Far East]. *Russkij ornitologicheskij zhurnal — The Russian Journal of Ornithology*, vol. 21, no. 832, pp. 3321–3335. (In Russian)
- Mukhin, A. L. (2004) *Poslegnezdovye peremeshcheniya molodykh trostnikovyykh kamyshevok *Acrocephalus scirpaceus* [Post-breeding movements of young reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*]. Extended abstract of PhD dissertation (Biology)*. Saint Petersburg, Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, 25 p. (In Russian)
- Nazarenko, A. A. (1990) K ornitofaune Severo-Vostoka Primor'ya [To the avifauna of the North-East of Primorye]. In: A. A. Nazarenko, Yu. N. Nazarov (eds.). *Ekologiya i rasprostraneniye ptits yuga Dal'nego Vostoka [Ecology and distribution of birds in the south of the Far East]*. Vladivostok: FEB of the USSR Academy of Sciences Publ., pp. 106–114. (In Russian)
- Nazarov, Yu. N. (1984) O pitanii kamyshevok i sverchkov na yuge Primor'ya [On the nutrition of warblers in the south of Primorye]. In: A. A. Nazarenko (ed.). *Faunistika i biologiya ptits yuga Dal'nego Vostoka [Faunistics and biology of birds in the south of the Far East]*. Vladivostok: Far Eastern Scientific Center of the USSR Academy of Sciences Publ., pp. 108–114. (In Russian)
- Nazarov, Yu. N., Kachalova, M. E., Sharmankin, V. A. (1978) Chernobrovaya kamyshevka (*Acrocephalus bistrigiceps*) v Primor'e [Black-browed reed warbler (*Acrocephalus bistrigiceps*) in Primorye]. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 57, no. 6, pp. 941–944. (In Russian)

- Nechaev, V. A. (1969) *Ptitsy Yuzhnykh Kuril'skikh ostrovov [Birds of the South Kuril Islands]*. Leningrad: Nauka Publ., 246 p. (In Russian)
- Nechaev, V. A. (1991) *Ptitsy ostrova Sakhalin [Birds of Sakhalin Island]*. Vladivostok: FEB RAS Publ., 748 p. (In Russian)
- Nejfel'dt, I. A. (1970) Pukhovye ptentsy nekotorykh aziatskikh ptits [Downy nestlings of some Asian birds]. *Trudy Zoologicheskogo instituta Akademii nauk SSSR*, vol. 57, pp. 111–181. (In Russian)
- Noskov, G. A., Gaginskaya, A. R. (1972) K metodike opisaniya sostoyaniya lin'ki u ptits [On the method of describing the state of molting in birds]. In: *Soobshcheniya Pribaltijskoj Komissii po izucheniyu migratsii ptits [Reports of the Baltic Commission for the Study of Bird Migration]*. Vol. 7. Tartu: ESSR Academy of Sciences Publ., pp. 154–163. (In Russian)
- Panov, E. A. (1973) *Ptitsy Yuzhnogo Primor'ya [Birds of South Primorye]*. Novosibirsk: Nauka Publ., pp. 225–226. (In Russian)
- Polivanova, N. N. (1971) K ekologii drozdovidnoj kamyshevki — *Acrocephalus arundinaceus orientalis* na ozere Khanka [To the ecology of the great reed warbler — *Acrocephalus arundinaceus orientalis* on Lake Khanka]. In: A. I. Ivanov (ed.). *Ornitologicheskie issledovaniya na yuge Dal'nego Vostoka. Trudy Biologo-pochvennogo instituta [Ornithological research in the south of the Far East. Proceedings of the Institute of Biology and Soil Science]*. Vol. 6. Vladivostok: Far Eastern Scientific Center of the USSR Academy of Sciences Publ., pp. 113–122. (In Russian)
- Portenko, L. A. (1960) *Ptitsy SSSR [Birds of the USSR]*. Pt 4. Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences Publ., 415 p. (In Russian)
- Rymkevich, T. A., Savinich, I. B., Noskov, G. A. (1990) *Lin'ka vorob'inykh ptits Severo-Zapada SSSR [Molt of passerine birds of the North-West of the USSR]*. Leningrad: Leningrad State University Publ., 304 p. (In Russian)
- Spangenberg, E. P. (1965) Ptitsy bassejna reki Imana. In: *Issledovaniya po faune SSSR: sbornik trudov Gosudarstvennogo Zoologicheskogo muzeya MGU. T. 9: Ptitsy [Birds of Iman River Basin. Research on the fauna of the USSR: Collection of scientific papers of the State Zoological Museum of Moscow State University. Vol. 9. Birds]*. Moscow: Moscow State University Publ., pp. 215–216. (In Russian)
- Stolbova, F. S. (1979) Materialy po ekologii chernobrovoj kamyshevki *Acrocephalus bistrigiceps* Swinh. na yuge o-va Sakhalin [Materials on the ecology of the black-browed reed warbler *Acrocephalus bistrigiceps* Swinh. in the south of Sakhalin Islan]. *Vestnik Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta*, vol. 21, no. 4, pp. 14–22. (In Russian)
- Stolbova, F. S. (1985) Lin'ka chernobrovoj kamyshevki (*Acrocephalus bistrigiceps*) na yuge Sakhalina [Molting of the black-browed reed warbler (*Acrocephalus bistrigiceps*) in the south of Sakhalin]. *Vestnik Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta*, no. 3, pp. 119–121. (In Russian)
- Shibnev, Yu. B. (1984) Fenologicheskie nablyudeniya za ptitsami v zapovednike “Kedrovaya pad” [Phenological observation of birds in the Kedrovaya Pad nature reserve]. In: A. N. Prilutskij (ed.). *Fenologicheskie yavleniya v Primor'e [Phenological phenomena in Primorye]*. Vladivostok: Far Eastern Scientific Center of the USSR Academy of Sciences Publ., pp. 86–92. (In Russian)
- Shtil'mark, F. R. (1973) Nazemnye pozvonochnye Komsomol'skogo-na-Amure zapovednika i prilozhashchikh territorij [Terrestrial vertebrates of the Komsomolsk-on-Amur nature reserve and adjacent territories]. In: A. V. Troitskaya (ed.). *Voprosy geografii Dal'nego Vostoka [Questions of the geography of the Far East]*. Vol. 11. Zoogeografiya. Khabarovsk: Khabarovsk Complex Research Institute of Far Eastern Scientific Center of the USSR Academy of Sciences Publ., pp. 30–125. (In Russian)
- Ueda, K., Yamaoka, A. (1998) Decrease of song frequency after pairing in the polygynous Schreck's reed warbler *Acrocephalus bistrigiceps*. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology*, vol. 30, no. 1, pp. 53–56. <https://doi.org/10.3312/JYIO1952.30.53> (In English)

Для цитирования: Гамова, Т. В., Сурмач, С. Г. (2021) Географическая изменчивость параметров биологии чернобровой камышевки *Acrocephalus bistrigiceps* Swinhoe, 1860 в Уссурийском крае. *Амурский зоологический журнал*, т. XIII, № 4, с. 557–580. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2021-13-4-557-580>

Получена 7 сентября 2021; прошла рецензирование 22 сентября 2021; принята 27 ноября 2021.

For citation: Gamova, T. V., Surmach, S. G. (2021) Geographic variability in biological parameters of black-browed reed warbler *Acrocephalus bistrigiceps* Swinhoe, 1860 in the Ussuri region. *Amurian Zoological Journal*, vol. XIII, no. 4, pp. 557–580. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2021-13-4-557-580>

Received 7 September 2021; reviewed 22 September 2021; accepted 27 November 2021.