

Репродуктивные показатели индийской камышевки *Acrocephalus agricola* на озере Чаны (юг Западной Сибири)

В. М. ЧЕРНЫШОВ

Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

АННОТАЦИЯ

По многолетним данным проанализированы особенности размножения индийской камышевки. Особое внимание уделено изменчивости репродуктивных показателей, как основы адаптации данного вида к колебаниям условий внешней среды. Определены основные экологические факторы, влияющие на эту изменчивость. Стратегия размножения индийской камышевки, по-видимому, направлена на повышение успешности размножения при минимальных энергетических затратах. На северной периферии ареала такая стратегия должна приводить к оптимальным результатам.

ВВЕДЕНИЕ

Индийская камышевка – типичный среди птиц обитатель прибрежных тростниковых и рогозово-тростниковых зарослей, окружающих многочисленные в Барабинской лесостепи болота и озера, в том числе и такие крупные, как оз. Чаны, которое находится на северном пределе ареала этого вида. Хотя по обилию эта камышевка, по-видимому, превосходит любой другой вид околоводных птиц не только на юге Западной Сибири, но и в Казахстане, литературные сведения о ее размножении ограничены эколого-фаунистическими сводками [1–4]. Специальных исследований популяционной экологии индийской камышевки до сих пор не проводилось, изучены лишь миграционные периоды в ее годовом цикле [5–7].

Под репродуктивными параметрами (показателями) понимаются особенности размещения и строения гнезд, сроки и продолжительность сезона гнездования, величина кладки, размеры и форма яиц, естественная элиминация потомства, количество птенцов в

выводке, успешность гнездования, возрастной состав размножающихся особей. Особое внимание уделено анализу изменчивости указанных показателей, как основы адаптации данного вида к колебаниям условий внешней среды, а также выявлению экологических факторов, влияющих на эту изменчивость.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в результате стационарных исследований в 1972–1996 гг. в Новосибирской области на причановском участке Барабинской низменности, главным образом в устье рек Каргат и Чулым, в прибрежных зарослях оз. Фадиха и заливов оз. Малые Чаны (Здвинский район). Часть наблюдений проведена на островах оз. Чаны (Купинский, Чановский и Барабинский районы).

Подробное описание природных условий района работ, а также местообитаний гнездящихся здесь птиц приводится в многочисленных публикациях [8–15 и др.]. Характерными его чертами можно считать равнин-

ный в целом рельеф местности, расчлененный сравнительно узкими межгрядными понижениями; континентальный климат с поздними весенними заморозками, жарким летом, высокой инсоляцией и очень изменчивой погодой; обилие разнообразных, в основном мелководных и сильно заросших озер, подверженных резким сезонным и многолетним колебаниям уровня, и мозаичность интразональной растительности.

Биотопическое распределение и обилие индийской камышевки определяли путем маршрутных учетов с ограниченной шириной трансекты [16]. Маршрутами охвачены все типы биотопов. Длина учетных трансект составляла от 1 до 6 км, ширина – от 20 до 50 м в зависимости от местообитания. Всего проведено 390 учетов на маршрутах общей протяженностью 1824 км.

С целью кольцевания, выяснения территориальных связей и динамики численности на протяжении всего периода пребывания индийской камышевки в районе исследований проводились отловы птиц постоянными и временными линиями нейлоновых сетей с ячейей 14 – 16 мм. В гнездовой сезон кольцевали птенцов на гнездах. Всего окольцовано около 20 тысяч индийских камышевок. В течение сезона и на следующие годы повторно отловлено 517 ранее помеченных особей. Пол и возраст отловленных птиц определяли по справочникам [17, 18].

В период размножения птиц проводили регулярные поиски гнезд и систематические наблюдения за ними. Большая часть найденных гнезд описана по стандартной методике [16]. Всего найдено 191 гнездо, промерено 492 яйца. Для характеристики формы яйца использовался индекс округленности, вычисленный как соотношение максимального диаметра (В) и длины (L), %: $100B/L$. Объем яйца рассчитывался по формуле: $0,51LB^2$ [19]. По этой же формуле определялся объем каждого семенника у погибших во время отлова сетями самцов индийской камышевки. В качестве показателя репродуктивного состояния самцов использовался суммарный объем обоих семенников (левый семенник, как правило, гораздо крупнее правого).

Обработка данных проводилась с помощью пакетов программ MS Excel 2000 и Statistica 6.0.

Сроки пребывания взрослых птиц в местах гнездования. Первые индийские камышевки прилетают 5–18 мая. Интенсивность весенних перемещений достигает максимума в конце этого месяца, а в начале июня попадаемость камышевок в сети резко снижается, что свидетельствует о “затухании” миграции. Судя по повторным отловам меченых особей, местные гнездящиеся птицы прилетают уже во второй декаде мая, в третьей декаде увеличивается количество транзитных особей, а в начале июня местная популяция полностью стабилизируется. Окольцованных в начале гнездового сезона индийских камышевок повторно отлавливали до конца июля, а некоторые взрослые особи встречены и в середине августа. Из-за появления кочующих камышевок резкое послегнездовое уменьшение стабильности местного населения отмечено уже во второй декаде июля.

Особенности биотопического распределения и численность. Околоводные биотопы на юге Западной Сибири отличаются относительной однородностью и слабой мозаичностью. В большей степени они представлены тростниковыми или вейниково-тростниковыми займищами, окруженными заливными солончакowymi лугами. Тростник (*Phragmites communis*) – самое характерное растение как в воде, так и на берегах водоемов. Внутри займищ встречаются мелкие (озерины) и более крупные (плесы) зеркала открытой воды, по краям иногда поросшие узко- (*Typha angustifolia*) и широколистным (*T. latifolia*) рогозами. Гораздо реже в них можно увидеть вкрапления озерного камыша (*Scirpus lacustris*). Густота и высота тростниковых зарослей определяются уровнем воды и степенью ее минерализации. Поэтому облик околоводных местообитаний подвержен сильным изменениям в зависимости от гидрологической обстановки. Особое место среди околоводных местообитаний занимает лугово-тростниковая полоса сухого тростника и прилегающего луга. Этот экотон отличается большей мозаичностью, подвергается интенсивному воздействию антропогенных факторов и привлекает большое количество хищников.

Несмотря на относительную однородность озерно-займищного биотопа, плотность гнездования индийской камышевки существенно зависит от типа местообитаний. Наибольшее обилие индийской камышевки зарегистрировано внутри тростниковых займищ (111 пар/км²). Болото, поросшее вейником (*Calamagrostis* sp.) или тростянкой (*Scolochloa festucacea*), с островками тростника менее привлекательно для этого вида (47 пар/км²). На лугово-тростниковой полосе, подвергающейся сенокосению, обилие индийской камышевки составляет 68 пар/км², тогда как на используемой для выпаса скота – всего лишь 28 пар/км². Существенное влияние на обилие индийской камышевки оказывают практикуемые до сих пор в Барабе весенние палы. Уничтожая большую часть тростниковых зарослей, они сильно сокращают численность этого вида. Мощные тростниковые бордюры у воды и осоковые болота в качестве гнездовых стаций индийской камышевкой практически не используются.

Сроки гнездования. Основным показателем сроков гнездования индийской камышевки, как и в большинстве подобных исследований, принято время откладки первого яйца. Оно определялось либо прямыми наблюдениями, либо путем расчета с точностью до пяти дней. Под продолжительностью гнездового сезона в популяции здесь понимается время от откладки первого яйца в самом раннем гнезде до вылета последнего птенца из самого позднего.

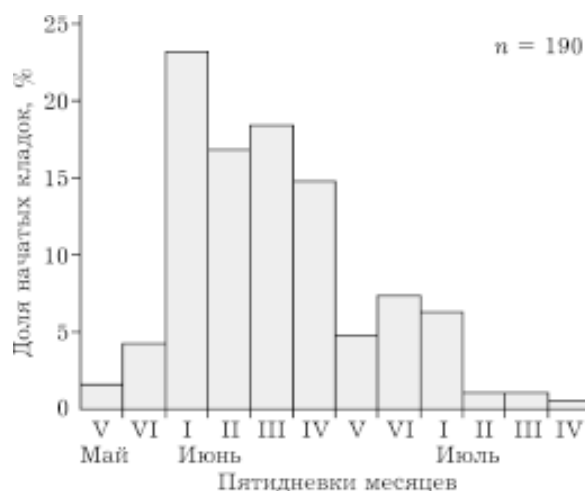


Рис. 1. Сроки начала откладки яиц индийской камышевкой.

Свежие яйца в гнездах индийской камышевки встречаются с начала третьей декады мая до конца второй декады июля (рис. 1). Наиболее дружно откладка яиц происходит в первой и второй декадах июня. Начало кладки у индийской камышевки растянуто на 60 дней, а продолжительность гнездового сезона составляет около 90 дней. Сильная растянутость сезона размножения и наличие небольшого “пика” кладок, начатых в конце июня, позволяют предположить возможность двух нормальных репродуктивных циклов у некоторых рано приступивших к гнездованию пар.

Самцы индийской камышевки появляются в районе гнездования уже с хорошо развитыми семенниками, хотя наибольших размеров они достигают через месяц – в середине июня (рис. 2). Судя по объему семенников, состояние генеративной системы сильно варьирует у разных особей. У некоторых самцов размеры семенников уже в конце мая не меньше, чем в первой половине июня – в разгар откладки яиц. Сильная межиндивидуальная изменчивость в объеме семенников сохраняется и в период спада репродуктивной активности во второй половине июня – первой половине июля. М. Р. Эвансом и А. Р. Голдсмитом [20] показано, что самцы крапивника (*Troglodytes troglodytes*) с более крупными семенниками приступают к гнез-

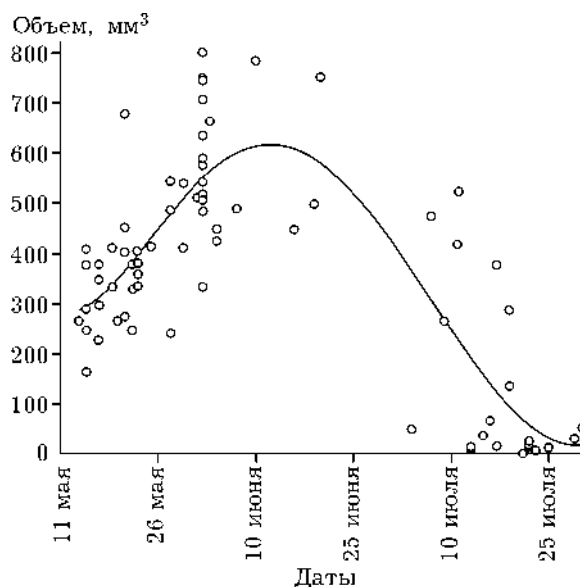


Рис. 2. Сезонное изменение объема семенников у самцов индийской камышевки.

дованию раньше, чем с менее развитыми. Размеры семенников у этого вида положительно коррелируют с массой самцов. Возможно, и у индийской камышевки большое разнообразие самцов по объему семенников — одна из причин растянутости сроков размножения.

Расположение и размеры гнезд. Гнездо индийской камышевки чаще всего цилиндрической формы, очень аккуратное и прочное. По наблюдениям за строительством нескольких гнезд установлено, что, по крайней мере, в самом его начале в качестве строительного материала используются мокрые размочаленные волокна старых листьев тростника, рогоза и некоторых других болотных растений. Их высыхание обеспечивает прочное прикрепление гнезда к стеблям растений, на которых оно размещается. Выстилка лотка чаще всего сплетается из метелок тростника, в которые иногда добавляются тонкие корешки растений и растительный пух, отмечено несколько случаев использования перьев лысухи и уток.

Наружные диаметры самого маленького и самого крупного из гнезд 50×50 и 112×96 , в среднем ($n = 131$) $(82,6 \pm 0,8) \times (76,1 \pm 0,6)$ мм; высота гнезд 50–165, в среднем $(72,7 \pm 1,2)$ мм. Минимальный и максимальный диаметры лотка 40×30 и 64×53 , в среднем $(52,1 \pm 0,4) \times (46,7 \pm 0,3)$ мм, глубина 35–66, в среднем $(46,5 \pm 0,5)$ мм.

Из 191 найденного гнезда 112 (58,6 %) построены на стеблях тростника, 73 (38,2 %) устроены среди сухих листьев узколистного рогоза, для 5 (2,6 %) в качестве опоры использовались стебли вейника. Одно гнездо индийской камышевки найдено на берегу в

50 м от кромки тростниковых зарослей в куртинке польни (*Artemisia* sp.). Ранние гнезда размещаются на сухом субстрате, опорой для более поздних гнезд кроме сухих стеблей служат зеленые части тростника и рогоза, а также других растений: паслена безволосого (*Solanum depilatum*), крапивы (*Urtica dioica*). Чаще всего индийские камышевки строят гнезда в заламах сухого тростника и рогоза так, что сверху они хорошо замаскированы. Реже гнезда размещаются в густых куртинах тростника с не очень толстыми стеблями, обычно по краю небольших озерин или вдоль узких протоков. Однородные заросли тростника привлекают индийских камышевок в гораздо меньшей степени, мощные тростниковые бордюры, как уже отмечалось выше, они избегают вовсе.

Гнезда индийских камышевок располагаются как над водой, так и в сухом тростнике над землей. Высота над водой (или землей) от 0 до 950, в среднем ($n = 118$) $(288,6 \pm 15,4)$ мм.

Между гнездами, построенными на тростнике и рогозе, обнаружены существенные различия как в высоте размещения, так и в размерах (табл. 1). Гнезда в рогозе в среднем располагаются достоверно выше, чем в тростнике ($p < 0,05$). Возможно, это объясняется тем, что заломы прошлогоднего рогоза представляют собой более прочную опору, чем сухие стебли тростника. Высота гнезд и глубина их лотков в тростнике существенно выше, чем в рогозе ($p < 0,05$).

Диаметр гнезд индийской камышевки отрицательно коррелирует со сроками начала откладки яиц, т. е. более поздние гнезда в среднем меньшего диаметра, чем ранние ($r = -0,31$, $p < 0,001$). Размеры лотка значи-

Т а б л и ц а 1

Высота размещения и размеры гнезд индийской камышевки в тростнике и рогозе

Параметр, мм	В тростнике			В рогозе		
	<i>n</i>	Lim	$M \pm m$	<i>n</i>	Lim	$M \pm m$
Высота гнезда над водой	75	0–770	$253,5 \pm 17,6$	42	22–950	$350,8 \pm 27,7$
Диаметр гнезда: наибольший	74	50–112	$82,9 \pm 1,1$	51	70–100	$83,0 \pm 1,1$
наименьший	74	50–96	$75,8 \pm 0,9$	51	59–100	$76,6 \pm 1,0$
Высота гнезда	73	50–165	$74,2 \pm 1,9$	51	51–108	$70,9 \pm 1,5$
Диаметр лотка: наибольший	74	40–63	$52,1 \pm 0,5$	51	45–64	$52,5 \pm 0,7$
наименьший	74	30–55	$46,2 \pm 0,4$	51	42–57	$47,4 \pm 0,5$
Глубина лотка	74	38–66	$47,5 \pm 0,7$	51	35–54	$45,7 \pm 0,6$

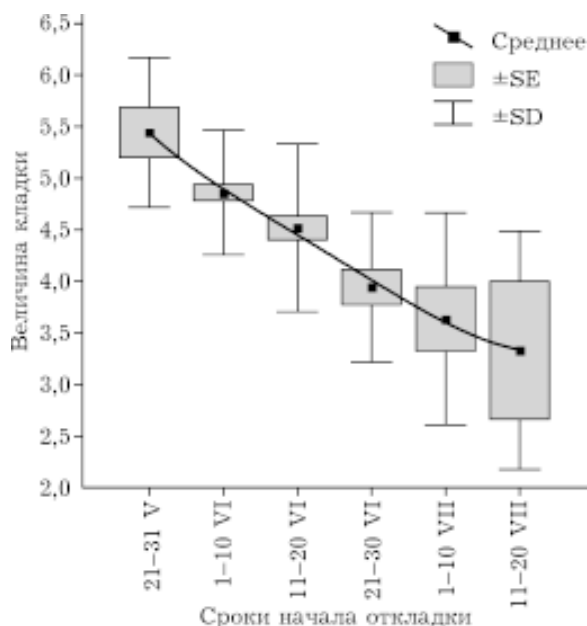


Рис. 3. Сезонная изменчивость величины кладки индийской камышевки.

мо, хотя и не очень сильно, связаны с внешними параметрами гнезда: диаметр лотка положительно коррелирует с диаметром гнезда ($r = 0,23$, $p < 0,01$), а глубина – как с диаметром ($r = 0,22$, $p < 0,01$), так и с высотой гнезда ($r = 0,19$, $p < 0,05$). Таким образом, в целом средние размеры строящихся гнезд в течение гнездового сезона у индийской камышевки уменьшаются.

Величина кладки и выводка. Величина полной кладки у индийской камышевки варьирует от 2 до 6 яиц, в среднем ($4,55 \pm 0,07$) яиц ($n = 149$). Чаще всего встречаются кладки из 5 (51,2 %) и 4 (30,2 %) яиц. Среди всех видов воробьиных птиц Барабы индийская камышевка – одна из наименее плодовитых.

Как и у многих других видов [21], у индийской камышевки отмечается четкий от-

рицательный тренд в сезонной изменчивости величины кладки (рис. 3). В связи с этим, очевидно, средняя за сезон потенциальная плодовитость этого вида может варьировать в зависимости от сроков начала гнездования и растянутости сезона размножения.

Не обнаружено значимой связи величины кладки индийской камышевки с внешними и внутренними параметрами гнезда.

Вылупляется от 1 до 6, в среднем ($4,44 \pm 0,11$) птенцов на одно сохранившееся гнездо ($n = 59$). Перед вылетом выводок индийских камышевок состоит из 1 – 6, в среднем из ($3,85 \pm 0,15$) птенцов ($n = 41$). Количество слетков при успешном завершении репродуктивного цикла сильно коррелирует с размером выводка после вылупления ($r = 0,78$) и в несколько меньшей степени зависит от величины кладки ($r = 0,61$).

Ооморфологические параметры. Яйца, откладываемые индийской камышевкой в районе наших исследований, по окраске весьма разнообразны и не отличаются от описанных в литературе [1, 2]. Размеры яиц ($n = 492$): ($15,2-19,4$) \times ($11,2-13,9$), в среднем ($17,22 \pm 0,04$) \times ($12,64 \pm 0,02$) мм. Коэффициент вариации (CV) длины равен 4,6 %, наибольшего диаметра – 3,2 %. Индекс округленности составляет 63,9–83,8, в среднем ($73,5 \pm 0,2$) %, CV – 4,5 %. Объем яиц варьирует от 1082 до 1862 мм³, в среднем ($1406,4 \pm 5,7$) мм³ при CV = 9,0 %.

Средняя длина яиц в пяти- и шестияйцовых кладках индийской камышевки достоверно меньше, чем в кладках, состоящих из четырех яиц (табл. 2). Поэтому они более округлые, хотя существенного влияния на различия в объеме это не оказывает.

Сезонная изменчивость величины откладываемых яиц проявляется, прежде всего, в

Т а б л и ц а 2

Зависимость размеров, объема и формы яиц индийской камышевки от величины кладки

Величина кладки	Число яиц	Параметры яиц (M \pm SE)			
		длина, мм	диаметр, мм	коэффициент округленности, %	объем, мм ³
2	10	17,20 \pm 0,18	12,55 \pm 0,10	73,0 \pm 0,6	1383,8 \pm 34,0
3	18	17,50 \pm 0,19	12,78 \pm 0,14	73,1 \pm 0,5	1465,9 \pm 45,3
4	137	17,37 \pm 0,07	12,62 \pm 0,03	72,8 \pm 0,3	1413,1 \pm 10,9
5	259	17,17 \pm 0,05	12,62 \pm 0,02	73,6 \pm 0,2	1397,0 \pm 7,5
6	48	17,14 \pm 0,09	12,78 \pm 0,06	74,6 \pm 0,4	1430,1 \pm 17,7

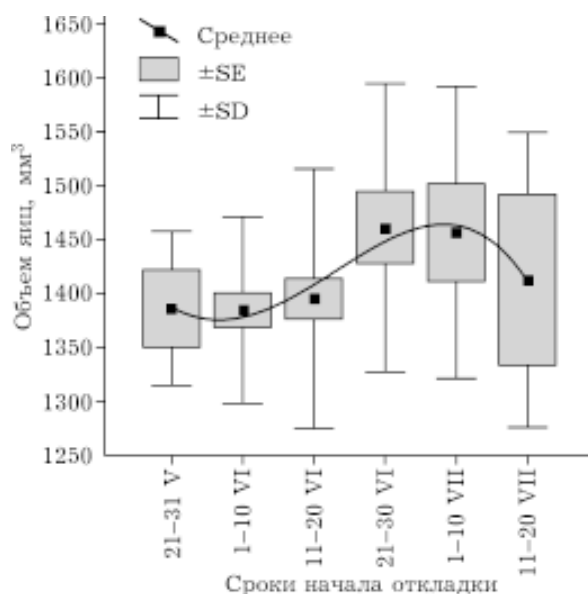


Рис. 4. Сезонная изменчивость среднего объема яиц в кладках индийской камышевки.

значительном увеличении их средней длины. Средняя длина яиц, отложенных с 21 мая по 20 июня, составляет $(17,11 \pm 0,04)$ мм ($n = 384$), тогда как с 21 июня по 20 июля – $(17,62 \pm 0,08)$ мм ($n = 106$) ($t = 5,7$, $p < 0,001$). В указанные периоды отмечены близкие к достоверным различия и в средних диаметрах яиц: $(12,62 \pm 0,02)$ и $(12,71 \pm 0,04)$ мм ($t = 1,9$). Соответственно изменениям в линейных параметрах изменяется и форма яиц: в течение периода откладки они становятся более продолговатыми. Средний объем яиц в кладках во второй половине сезона гнездования существенно больше, чем в первой (рис. 4).

Продуктивность размножения. Из 93 гнезд индийской камышевки с известной судьбой

28 (30,1 %) было разорено, 9 (9,7 %) брошено, в 10 (10,8 %) яйца и птенцы погибли из-за затопления или разрушения гнезда, в одном гнезде кладка из двух яиц оказалась неоплодотворенной. Успешное завершение репродуктивного цикла отмечено только в 45 гнездах (48,4 %).

Разорение гнезд хищниками. Доля яиц и птенцов, уничтоженных хищниками (чаще всего колонком *Kolonocus sibirica* и горностаем *Mustela erminea*), у индийской камышевки составляет 46,7 % от их общих потерь в гнездовой период, причем в самых ранних гнездах она существенно ниже ($p < 0,001$), чем при более позднем начале кладки (табл. 3). Наибольшее количество гнезд (65,4 % от всех разоренных) гибнет от хищников во второй и третьей декадах июня. Это обстоятельство, по-видимому, определяет разную степень пресса хищников на самые распространенные четырех- и пятияйцовые кладки. Доля потерь в результате разорения от общих потерь среди пятияйцовых кладок достоверно выше, чем среди кладок из четырех яиц: 49,0 и 32,8 % соответственно ($p < 0,05$). Как показано выше, во второй половине гнездового сезона, когда давление хищников снижается, величина кладок в силу отрицательного сезонного тренда меньше.

Существенной зависимости доли разоренных гнезд от типа субстрата и высоты их расположения не выявлено.

Эмбриональная элиминация. Отход яиц за счет неоплодотворенных и погибших эмбрионов у индийской камышевки составляет 3,1 % от общего количества ($n = 262$) в кладках, сохранившихся, по крайней мере, до

Таблица 3

Интенсивность разорения гнезд индийской камышевки в зависимости от сроков начала откладки в них яиц

Период	Количество гнезд			Количество потерь (яйца, птенцы)		Доля потерь от хищников от общих потерь, %
	с известной судьбой	разоренных хищниками		всего	от хищников	
		абсолютное	%			
21–31 мая	6	1	16,7	24	4	16,7
1–10 июня	39	12	30,8	77	43	55,8
11–20 июня	31	8	25,8	56	27	48,2
21–30 июня	9	3	33,3	15	5	33,3
1–10 июля	7	2	28,6	12	7	58,3
Всего	92	26	28,3	184	86	46,7

вылупления птенцов. Неразвившиеся яйца (1–2, чаще 1 на кладку) отмечены в 6 из 58 гнезд (10,3 %). Эмбриональная смертность составляет 9,2 % от потерь во время насиживания и 6,1 % от общих потерь в гнездовой период.

Выявлены существенные различия в эмбриональной элиминации между ранними и поздними кладками. Среди яиц, отложенных в период с 21 мая по 20 июня, эмбриональные потери составляют всего лишь 1,3 %, тогда как в кладках, начатых с 21 июня по 20 июля, доля неразвившихся яиц 13,2 % (разница достоверна при $p < 0,001$). Очевидно, это объясняется меньшей оплодотворяемостью яиц в связи с уменьшением размеров и угасанием функциональной активности семенников (см. рис. 2).

Постнатальная элиминация. Наряду с эмбриональной смертностью отход потомства в постнатальный период (от вылупления до вылета птенцов) под действием внутренних (автогенных) факторов – один из видов естественной избирательной элиминации [19]. Причинами гибели одного или нескольких птенцов в выводке чаще всего являются различия в их жизнеспособности, имеющие как генетическую природу, так и возникающие в результате асинхронности вылупления. Иногда гибель птенцов (в том числе и всего выводка) происходит в результате инфекционного заболевания или смерти родителей, т. е. в связи с действием внепопуляционных факторов, однако такие случаи редки и вряд ли оказывают заметное влияние на оценку этого вида элиминации потомства.

Из 42 гнезд индийской камышевки, прослеженных до конца репродуктивного цик-

ла, в 12 (28,6 %) зарегистрирована гибель 1–2, а в одном случае и всех 5 птенцов. Постнатальная смертность (доля погибших птенцов от числа вылупившихся) у индийской камышевки составляет 10,6 %, что существенно превышает избирательную элиминацию в эмбриональный период ($p < 0,001$).

Не обнаружено достоверных различий в постнатальной смертности в выводках из 4 и 5 птенцов или в зависимости от величины кладки, однако наблюдается тенденция к уменьшению этого показателя с возрастанием плодовитости. Кроме того, отмечается уменьшение постнатальной элиминации, недостоверное на нашем материале, в гнездах с началом кладки во второй половине гнездового сезона (11,5 % в гнездах с началом кладки 1–20 июня и 4,3 % – в период с 21 июня по 10 июля). Какой-либо значимой связи доли погибших птенцов с величиной и вариабельностью яиц в кладках, из которых они вывелись, не выявлено.

Продуктивность кладок разной величины. Под действием внешних и внутривидовых факторов, которые, как правило, изменяются не только на протяжении гнездового сезона, но и в течение всего репродуктивного цикла, результативность размножения разных особей оказывается не пропорциональной их начальной плодовитости. У индийской камышевки наибольшая эффективность гнездования свойственна самкам, откладывающим 4 яйца, а не 5, как наиболее характерно для популяции (табл. 4). В целом успешность размножения в чановской популяции этого вида составляет 54,8 %, а на одну попытку гнездования в среднем приходится 2,5 слетка.

Т а б л и ц а 4
Продуктивность кладок разной величины

Величина кладки	Количество		Успешность						Среднее число слетков	
	кладок	яиц	насиживания		выкармливания		размножения		в выводке	на гнездо
			<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%		
2	2	4	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0
3	4	12	12	100,0	12	100,0	12	100,0	3,0	3,0
4	22	88	64	72,7	59	92,2	59	67,0	3,5	2,7
5	34	170	117	68,8	83	70,9	83	48,8	4,4	2,4
6	3	18	12	66,7	6	50,0	6	33,3	6,0	2,0
Всего	65	292	205	70,2	160	78,0	160	54,8	3,9	2,5

Возрастная структура гнездящейся популяции. Сроки гнездования, средняя величина кладки и продуктивность размножения у большинства видов птиц зависят от возрастной структуры популяций. Как правило, впервые размножающиеся самки откладывают меньше яиц и выкармливают меньше птенцов, чем более старые [22, 23]. Имеющиеся у нас данные по повторным отловам меченых особей позволяют лишь приблизительно оценить возрастной состав и продолжительность жизни гнездящихся в районе оз. Чаны индийских камышевок. Из повторно отловленных 16 птиц, окольцованных молодыми, 11 были годовальными, 2 – двухлетними, 2 – пятилетними и одна в возрасте 6 лет. Из 17 камышевок, окольцованных взрослыми, 15 отловлено на следующий после кольцевания год, т. е. в возрасте не менее двух лет, одна – через 2 и одна – через 3 года (в возрасте не менее трех и четырех лет соответственно). После пересчета по методу В. А. Паевского [23] годовальные особи составляют 78,8 %, двухлетние – 16,3, старше двух лет – 4,8 %. Очевидно, эти данные характеризуют скорее сохраняемость местных особей на данном участке [24], чем реальную возрастную структуру популяции. Тем не менее, вероятно, у индийской камышевки большую часть населения составляют годовальные и двухлетние особи, а полное обновление популяции происходит через 5–6 лет.

Таким образом, большинство рассмотренных параметров размножения индийской камышевки в районе оз. Чаны имеет хорошо выраженную сезонную изменчивость. Для гнездового сезона этого вида, южного по происхождению и прилетающего в район размножения сравнительно поздно, характерна сильная растянутость, обычно таким видам не свойственная. Возможными внутренними причинами этого, по-видимому, является значительная неоднородность в уровне развития репродуктивного состояния гнездящихся особей, а также, вероятно, генетическое и возрастное их разнообразие. Из внешних факторов наиболее важен пресс хищников, вызывающий появление повторных кладок взамен утраченных.

Величина кладки у индийской камышевки имеет хорошо выраженный отрицательный

сезонный тренд, что снижает продуктивную ценность повторных и вторых кладок. Этому способствует и увеличение доли неразвившихся яиц в поздних гнездах. Обращает на себя внимание небольшая средняя величина кладки у индийской камышевки, несмотря на то что у самцов этого вида на развитие репродуктивных органов затрачивается наибольшее по сравнению с другими видами количество пластического материала (масса семенников в разгар размножения составляет 1/10 массы тела). На примере песочников (подсемейство *Calidrinae*) показано, что достоверно более крупные размеры семенников характерны для полигамных видов по сравнению с моногамными [25]. Среди представителей рода *Acrocephalus* индийская камышевка считается моногамным видом [26]. По нашим наблюдениям за несколькими гнездами, самцы участвуют не только в выкармливании птенцов, но и в их обогревании. Однако нередко отмечающиеся погони нескольких самцов за одной птицей (вероятно, самкой), преобладание самцов среди молодых особей (1,5:1) и указанное выше невероятное развитие семенников у самцов позволяют предположить, что у этого вида кроме моногамии возможны и другие формы брачных отношений, в том числе и промискуитет.

Реальная продуктивность популяции индийской камышевки невысока – 2,5 слетка на одну попытку гнездования, но она обеспечивает этому виду высокую и стабильную численность. По-видимому, стратегия размножения индийской камышевки направлена на повышение успешности размножения при минимальных энергетических затратах. На северной периферии ареала такая стратегия должна приводить к оптимальным результатам.

Весь объем полевых исследований, результаты которых здесь рассматриваются, не мог быть выполнен без помощи и участия коллег по работе. Особенно большую помощь в сборе материала оказали В. М. Тотунов, Т. К. Джусупов, А. И. Кошелев, Г. И. Ходков, К. Т. и А. К. Юрловы. Всем им автор выражает искреннюю благодарность. Часть работы выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 94–04–12015).

ЛИТЕРАТУРА

1. Е. С. Птушенко, Птицы Советского Союза, М., Советская наука, 1954, т. VI, 146–330.
2. А. Ф. Ковшарь, Птицы Казахстана, Алма-Ата, 1972, 75–123.
3. А. М. Гынгазов, С. П. Миловидов, Орнитофауна Западно-Сибирской равнины, Томск, Изд-во Том. ун-та, 1977.
4. С. П. Гуреев, С. П. Миловидов, Экология наземных позвоночных Сибири, Томск, Изд-во Том. ун-та, 1983, 105–119.
5. В. М. Чернышов, Миграции птиц в Азии, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1977, 81–96.
6. В. М. Чернышов, Миграции птиц в Азии, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1986, 120–137.
7. Э. И. Гаврилов, Миграции птиц в Азии, Душанбе, 1980, 227–238.
8. А. И. Янушевич, О. С. Золотарева, Водоплавающая дичь Барабы, Новосибирск, 1947.
9. А. Д. Панадиади, Барабинская низменность (природа, хозяйство и перспективы развития), М., Географиздат, 1953.
10. Б. Г. Иоганзен, А. Н. Гундризер, Г. М. Кривошеков, П. Г. Сушкевич, Охрана природы Сибири и Дальнего Востока, Новосибирск, 1962, вып. 1, 85–106.
11. А. М. Комлев, В. Л. Кухарская, М. И. Черникова, Новосибирская область. Природа и ресурсы, Новосибирск, 1978, 25–42.
12. Е. И. Лапшина, Там же, 112–124.
13. А. Н. Формозов, Проблемы экологии и географии животных, М., Наука, 1981, 245–262.
14. К. Т. Юрлов, Экология и биоценогические связи перелетных птиц Западной Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1981, 5–29.
15. Н. П. Смирнова, А. В. Шнитников (ред.), Пульсирующее озеро Чаны, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1982.
16. Г. А. Новиков, Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных, Л., Советская наука, 1949.
17. L. Svensson, Identification Guide to European Passerines, Stockholm, Naturhist. Rikamuseet.
18. Н. В. Виноградова, В. Р. Дольник, В. Д. Ефремов, В. А. Паевский, Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР, Справочник, М., Наука, 1976.
19. Р. Мьянд, Внутрипопуляционная изменчивость птичьих яиц, Таллин, Валгус, 1988.
20. M. R. Evans, A. R. Goldsmith, *Animal Behaviour*, 2000, 60, 101–105.
21. В. Б. Зимин, Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1988.
22. Д. Лэк, Численность животных и ее регуляция в природе, М., 1957.
23. В. А. Паевский, Демография птиц, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1985.
24. А. В. Бардин, Орнитологические исследования в Палеарктике (Труды ЗИН АН СССР, т. 210), Л., 1990, 18–34.
25. R. V. Carter, *Naturwissenschaften*, 1985, 72: 157–158.
26. B. Leisler, H. Winkler, and M. Wink, *The Auk*, 2002, 119, 379–390.

Reproduction Indicators of Paddy-Field Warbler *Acrocephalus agricola* on the Lake Chany (South of West Siberia)

V. M. CHERNYSHOV

By long-term data, the peculiarities of reproduction of paddy-field warbler have been analyzed. A special attention is paid to variability of reproduction indicators as the basis of adaptation of this species to variations of the environment. The basic ecological factors influencing this variability have been determined. The reproduction strategy of paddy-field warbler seems to be directed to increase of reproduction success at minimal energy expenditures. In the northern periphery of the areal, such a strategy has to lead to optimal results.