

УДК 598.591.557

КАМЫШЕВКИ (*ACROCEPHALUS*, SYLVIIDAE) НА ЛИМАНАХ ВОСТОЧНОГО ПРИАЗОВЬЯ: МЕХАНИЗМЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СЕГРЕГАЦИИ И СМЕНА СТАЦИЙ В СООБЩЕСТВЕ С ВЫСОКИМ ВИДОВЫМ РАЗНООБРАЗИЕМ

© 2007 г. В. В. Иваницкий¹, П. В. Квартальнов¹, Л. В. Маркитан², И. М. Марова¹

¹Биологический факультет Московского государственного университета, Москва 119899, Россия
e-mail: vladivanit@yandex.ru

²Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону 344006, Россия
e-mail: acrocephalus@mmbi.krinc.ru

Поступила в редакцию 20.09.2005 г.

На лиманах Восточного Приазовья изучали механизмы экологической сегрегации в многовидовых сообществах камышевок: тонкоклювой (*Acrocephalus melanopogon*), индийской (*A. agricola*), тростниковой (*A. scirpaceus*), дроздовидной (*A. arundinaceus*), болотной (*A. palustris*) и барсучка (*A. schoenobaenus*). Выявлено два типа сообществ, различающихся по составу гнездящихся видов и их относительной численности. Первое приурочено исключительно к акватории лимана и надводной растительности (“плавням”), второе располагается на суше в прибрежной зоне лиманов. Видами-эдикаторами сообщества плавней являются тонкоклювая и дроздовидная камышевки. Угодья второго типа идентифицируют камышевка-барсучок и болотная камышевка, места обитания которых приурочены исключительно к наземной растительности. Индийские и тростниковые камышевки гнездятся как на суше, так и в плавнях, выступая в роли связующего звена между двумя типами сообществ. Анализируются различия в местах обитания, сроках периодических явлений и питания. Обсуждаются последствия антропогенных изменений растительного покрова плавней (замещение тростника узколистным рогозом).

Сравнительные исследования близких видов в условиях симпатрии принадлежат к числу эффективных методов познания принципов организации многовидовых сообществ у птиц (Lack, 1971; Панов, 1973; Wiens, 1989; Martin, 1998). На современном этапе этих исследований наибольший интерес вызывают комплексы с максимальным числом конгенеричных видов. Среди певчих птиц Северной Палеарктики преобладают комплексы, включающие не более 4 видов. Комплексы с 5–6 видами встречаются намного реже, а 7-членные комплексы – как исключительное явление, присущее, главным образом, территориям, лежащим на стыках крупных фаунистических блоков (Бурский, 1987; Доржиев, 2001).

Один из ярких примеров симпатрии среди мелких насекомоядных птиц Палеарктики дают камышевки рода *Acrocephalus*. Область их максимального видового разнообразия лежит в Восточной Европе, на юге Западной Сибири и в Северном Казахстане. В общей сложности на этой территории гнездятся 8 видов, в одной точке – от 4 до 6 видов. Между тем возможности для диверсификации экологических ниш в типичных местах обитания камышевок выглядят весьма ограниченными. Структура растительности здесь, как правило, чрезвычайно проста, крайне беден фло-

ристический состав (вплоть до одновидовых насаждений) и весьма ограничена вертикальная стратификация (вплоть до ее полного отсутствия) (Иваницкий и др., 2005).

Межвидовые взаимоотношения камышевок неоднократно освещались в литературе, но состав изученных комплексов в большинстве случаев ограничивается 2–4 видами (Catchpole, 1973; Казлаускас и др., 1986; Leisler, 1988; Saino, 1989; Hoi, Eichler, Dittami, 1991; Rolando, Palestini, 1993; Иваницкий, Кесева, 1996; Poulin et al., 2000; Laußmann, Leisler, 2001; Иваницкий и др., 2002; Попельных, 2002). Предметом нашего исследования стало более богатое видами сообщество, ареал которого локализован в полосе степей и полупустынь, протянувшихся от юго-западного Причерноморья до Северного Прикаспия. Это сообщество образуют тонкоклювая (*Acrocephalus melanopogon*), индийская (*A. agricola*), тростниковая (*A. scirpaceus*), дроздовидная (*A. arundinaceus*), болотная (*A. palustris*) камышевки, а также камышевка-барсучок (*A. schoenobaenus*). Предлагаемая статья посвящена анализу механизмов экологической сегрегации перечисленных видов на лиманах Восточного Приазовья. Мы проанализируем различия в местах обитания, сроках периодических явлений и питания. Экологические ас-

пекты сосуществования видов рассмотрим в другом сообщении.

Будучи обитателями надводной или околоводной растительности, камышевки испытывают на себе влияние масштабных антропогенных воздействий, которым в той или иной мере подвержены практически все водоемы аридной зоны южной Европы. Широко распространена, в частности, искусственная регуляция водного режима, вызывающая краткосрочные (периодические) или долгосрочные изменения уровня воды, растительности и других условий обитания птиц. Ранее мы изучили влияние годовых колебаний уровня обводнения на сообщество камышевок степных озер южной Калмыкии (Иваницкий и др., 2002). В этом сообщении на примере лиманов Восточного Приазовья рассмотрим последствия долгосрочных изменений уровня обводнения, повлекших за собой коренное преобразование надводной растительности, заселяемой камышевками.

Наблюдения проводили в весенние и летние месяцы 1996–2003 гг. в угодьях Сладко-Лиманного охотхозяйства в Краснодарском крае (46° с.ш., 38° в.д.). Район представляет собой систему лиманов – слабо проточных, пресных водоемов, сообщаемых с Азовским морем. Мы работали на Малом Кущеватом лимане (общая площадь около 700 га) и примыкающих к нему территориях. Водоем питается в основном за счет р. Челбас. Лиман относительно мелководен, но прибрежные отмели отсутствуют. Глубина у берегов 30–40 см, в центральной части 1.5–2.0 м.

Почти вся акватория занята плавнями – густой порослью надводных макрофитов, в составе которой ныне преобладает узколистый рогоз (*Typha angustifolia*), местами образующий сплошные заросли на значительной площади (“рогозовые поля”). Ко времени зацветания во второй половине июня плотность побегов в хорошо развитой поросли составляет в среднем около 200 на 1 м² при высоте полога 180–190 см. Тростник (*Phragmites australis*), господствовавший на лимане до начала 80-х гг. (см. ниже), в настоящее время распространен ограниченно. Он сохранился в виде узких прибрежных бордюров, а в центральной части лимана образует обособленные гряды или отдельные куртины сплавинного типа. Плотность стеблей в наиболее густых зарослях составляет в среднем около 100 (до 330) на 1 м², высота – до 3.5 м. Массивы тростника и рогоза почти везде вплотную примыкают друг к другу, нередко образуя сложную мозаику; широко распространены также и смешанные насаждения с разной долей участия видов (преимущественно, рогозовые заросли с примесью редкого тростника).

Наиболее многочисленное население камышевок сосредоточено именно в плавнях, то есть непосредственно на акватории лимана. За его

пределами распространение этих птиц ограничено зарослями тростника в сырых понижениях почвы среди полей, а также на низменных болотистых берегах небольшой речки Мигуты, впадающей в лиман. В целом про угодья этого типа можно сказать, что они располагаются на суше, хотя нередко весной здесь имеются мелкие водоемы, площадь которых быстро сокращается по мере высыхания. Это заболоченные или сырые участки, расположенные по низким берегам или в понижениях, иногда с открытой водой непосредственно не граничащие. Рогоз здесь не растет, и доминирующей растительностью является тростник. В обводненных и наиболее сырых местах последний образует чистые заросли или смешивается с клубнекамышом, а на пересыхающих участках растет вперемежку с вейником, пыреем, мятликом, осотом, полынью и болиголовом. Таким образом, тростники здесь обычно окаймлены луговой растительностью или же перемежаются отдельными луговинами. В большинстве своем подобные участки невелики по размерам и со всех сторон окружены возделываемыми полями.

Работа в основном проходила на постоянных, предварительно зартированных и размеченных площадках и трансектах. Птиц ловили паутинными сетями и метили стандартными металлическими кольцами, разнообразными красителями и пластиковыми цветными кольцами с целью индивидуального распознавания. В работе использовали стандартные методы: пешие и лодочные маршрутные учеты; отлов в паутинные сети на постоянных полигонах; абсолютный учет населения в ходе длительной работы на постоянных полигонах с помощью картирования рекламируемых территорий индивидуально помеченных самцов и мест расположения гнезд. В общей сложности найдено свыше 500 гнезд, поймано и окольцовано около 1200 особей.

Видовой состав, численность и места обитания

О видовом составе и относительной численности камышевок в контрастных условиях обитания в плавнях и на суше можно судить по результатам их отловов в паутинные сети. Как видно из табл. 1, два типа сообщества хорошо различаются как по составу видов, так и по их численности. Видами-эдификаторами сообщества плавней являются тонкоклювая и дроздовидная камышевки. Первая связана исключительно с надводной растительностью и никогда не гнездится на суше. Дроздовидная камышевка за пределами лимана гнездится чрезвычайно редко и только на тех участках, где на протяжении всего июня сохраняются водоемы, окруженные хорошо развитыми тростниковыми бордюрами. Угодья второго типа идентифицируют камышевка-барсучок и болотная камышевка, места обитания которых, при-

Таблица 1. Результаты отловов камышевок в плавнях и на суше

Вид камышевок	Поймано в плавнях	Поймано на суше
Тонкоклювая	117 (12.8)	0 (0.0)
Индийская	219 (23.9)	101 (58.7)
Дроздовидная	298 (32.5)	5 (2.9)
Тростниковая	281 (30.6)	25 (14.5)
Болотная	0 (0.0)	1 (0.6)
Камышевка-барсучок	1 (0.1)	40 (23.2)
Всего	916 (100)	172 (100)

Примечание. В скобках – доля от пойманных, %.

урочены исключительно к наземной растительности (территории, рекламируемые самцами барсучков, нередко частично простираются и на примыкающую акваторию при наличии на ней густой поросли надводных макрофитов).

Индийские и тростниковые камышевки гнездятся как на суше, так и в плавнях, выступая, тем самым, в роли связующего звена между двумя типами сообществ. При этом индийская камышевка весьма многочисленна и в плавнях, и на суше, тогда как численность тростниковой камышевки на акватории значительно выше, чем на суше (табл. 1). В гнездовой период барсучки, дроздовидные, болотные и тонкоклювые камышевки весьма стенопны. За все время мы поймали в плавнях единственного барсучка, на суше тонкоклювые камышевки не поймано ни одной. На весеннем пролете барсучки иногда встречаются и в плавнях, причем всегда держатся исключительно среди тростника.

Поселения большинства видов отличает высокая численность. Исключением является болотная камышевка. На весеннем пролете в небольшом числе мы встречали ее ежегодно, но гнездилась она только в 2003 г., когда в разных местах

найдено сразу несколько изолированных компактных поселений. В одном из них гнезда пяти пар, гнездящихся по соседству, были устроены по одну сторону полосы тростников на расстоянии 7.5–30.0 м, в среднем – 17.5 ± 9.5 м. О численности прочих видов можно судить по данным учетов поющих самцов в период их максимальной вокальной активности. Так, по учетам в 1999–2001 гг. на трансекте 1600x120 м число самцов тонкоклювой камышевки колебалось от 21 до 26 (в среднем 24.3 ± 1.7), дроздовидной – 20–30 (24.3 ± 2.9), индийской – 31–40 (34.0 ± 3.0) и тростниковой – 43–56 (50.3 ± 3.8). На участке в плавнях площадью 8 га по данным абсолютного учета отмечали до 6 тонкоклювых, 10 индийских, 7 дроздовидных и 18 тростниковых камышевок, на участке на берегу (4 га) – до 21 поющих барсучков и 22 индийских камышевок.

В плавнях тонкоклювая и индийская камышевки гнездятся почти исключительно в рогозе и избегают селиться в чистом тростнике (табл. 2). Практически повсеместно оба вида живут бок о бок. Особенно привлекают их хорошо развитые рогозовые заросли с небольшими куртинами или даже редкими стеблями тростника, которые используются самцами для пения. Но гнездятся и в чистом рогозе. Более половины гнезд тонкоклювой камышевки располагались в густых зарослях чистого рогоза, остальные – среди смешанных зарослей рогоза и редкого тростника. Густота последнего вокруг гнезда в среднем составляла всего 8.1 ± 4.7 стеблей на 1 м^2 . Индийская камышевка также гнездится преимущественно в чистом рогозе или же в рогозе с небольшой примесью тростника (16.4 ± 17.9 стеблей на 1 м^2). Любопытно, что индийская камышевка, в отличие от тонкоклювой, явно избегает селиться у берегов лимана – даже при наличии здесь превосходных зарослей рогоза. Птицы отчетливо предпочитают открытые участки акватории, удаленные от берегов на сотни метров. Эту особенность вида иллюстрирует табл. 3, где приведены данные по отловам на одной и той же площадке (около 8 га) в плавнях.

Таблица 2. Особенности расположения гнезд камышевок в плавнях

Вид камышевок	Гнезда				высота над водой, см
	всего найдено	в чистом рогозе	в чистом тростнике	в смешанной поросли	
Тонкоклювая	54	36 (66.7)*	0 (0.0)	18 (33.3)	30.4 ± 10.7 (17–60)**
Индийская	104	87 (83.7)	1 (0.9)	16 (15.4)	36.1 ± 12.1 (10–68)
Дроздовидная (участок 1)	83	22 (26.5)	32 (38.5)	29 (35.0)	47.9 ± 18.2 (15–124)
Дроздовидная (участок 2)	32	4 (12.5)	28 (87.5)	0 (0.0)	63.0 ± 27.2 (39–131)
Тростниковая	114	62 (54.4)	11 (9.6)	41 (36.0)	46.6 ± 19.2 (14–110)

* В скобках – доля от найденных гнезд, %.

** В скобках – пределы колебаний высоты.

Крайне малое число индийских камышевок, пойманных в 2001 г., объясняется тем, что сети стояли не далее 100 м от берега, тогда как в 2002 и 2003 гг. отловы производились на удалении 300–500 м.

Весьма примечательно, что за пределами лимана индийская камышевка гнездится не в рогозе, а именно в тростниках. На суше она с большой плотностью заселяет лужистые и наиболее сырые места, поросшие тростником с примесью клубнекамышья, злаками и прочей растительностью. Предпочитает наиболее густую тростниковую поросль с интенсивным возобновлением и обилием зеленых стеблей. Гнезда находили как над водой, так и на суше, но на значительном удалении от воды индийская камышевка не гнездится.

Местообитания дроздовидных и тростниковых камышевок в плавнях включают в себя все типы надводной растительности и широко перекрываются. Но рекламируемые территории самцов обоих видов отчетливо тяготеют к тростникам. В чистом рогозе самцы дроздовидной камышевки территории обычно не занимают. В частности, мы не отмечали поющих дроздовидных камышевок на “рогозовых полях” в центральной части лимана. Лишь однажды мы наблюдали здесь трех активно певших самцов, которые заняли территории по окраинам смешанной колонии белокрылых крачек и черношейных поганок. Ярко выраженное тяготение гнезд дроздовидных камышевок к колониям черных крачек вопреки очевидной пессимальности окружающей растительности наблюдали и на озерах Северного Казахстана (Чернышев, 1972).

Тростниковая камышевка с рогозом связана теснее. Так, в 2003 г. из 21 самца тростниковой камышевки, певших на площадке 8 га, 3 самца (27.3%) заняли территории в чистом рогозе, 11 (52.4%) – в чистом тростнике и 7 (33.3%) – в смешанной поросли. Гнезда устраиваются и в тростнике, и в рогозе, но все же по преимуществу используются те рогозовые участки, которые или непосредственно примыкают к тростникам, или располагаются неподалеку от них. Весьма типичной является ситуация, когда самец поет в тростнике, образует здесь пару, тогда как самка к постройке гнезда приступает в близлежащих зарослях рогоза – подчас на расстоянии нескольких десятков метров от первичного центра пения самца. Активно поющие на постоянных территориях самцы тростниковой камышевки на вышеупомянутых “рогозовых полях” также наблюдаются редко. И почти все они в этих условиях все же занимают территории у небольших куртин тростника, вероятно, слишком маленких для того, чтобы заинтересовать дроздовидных камышевок.

Наиболее плотные поселения дроздовидной и тростниковой камышевок приурочены к участ-

Таблица 3. Годовые изменения в отловах камышевок в плавнях

Вид камышевок	2001 г.	2002 г.	2003 г.	Всего
Индийская	2 (9.1)	27 (39.1)	22 (12.0)	51
Дроздовидная	7 (31.8)	9 (13.0)	66 (36.1)	82
Тростниковая	11 (50.0)	26 (37.7)	80 (43.7)	117
Тонкоклювая	2 (9.1)	6 (8.7)	13 (7.1)	21
Камышевка-барсучок	0	1 (1.4)	0	1
Всего	22	69	181	272

Примечание. В скобках – доля от пойманных, %.

кам с мозаичным размещением хорошо развитых тростниковых массивов и зарослей рогоза. При этом оба вида охотно используют и прибрежную растительность. Заметим, однако, что дроздовидные камышевки начинают заселять тростники у берега примерно на 10 дней позже, чем удаленные тростники, хотя конечная плотность поселений этого вида в прибрежной зоне очень высока и зачастую превосходит плотность в центре акватории. У тростниковой камышевки различий в хронологии заселения стадий на разном удалении от берега не отмечено. Последовательность расселения вида определяется динамикой возобновления растительности. В этом состоит отличие от дроздовидной камышевки, самцы которой при выборе стадий ориентируются, прежде всего, на участки прошлогоднего тростника с прочными и высокими стеблями, способными служить nesting для пения. Тростниковая же камышевка начинает заселять тростник в основном уже после того, как поднимается и достигает значительной густоты его молодая поросль. В частности, только тростниковая камышевка заселяет густые куртины тонкостебельного молодого подрастающего тростника (в основном в прибрежной полосе). В рогоз этот вид проникает преимущественно на финальных стадиях его формирования, когда густота и высота стеблей и листьев приближается к максимальной величине. Рогоз используется почти исключительно как стадия для устройства гнезд, причем как у дроздовидной, так и у тростниковой камышевки доля гнезд, размещенных в рогозе, весьма значительна (табл. 2).

На суше тростниковая камышевка также обитает исключительно в тростнике. При этом большинство птиц селятся в чистом тростнике, но некоторые поселяются в тростниковой поросли с примесью различных злаков или жесткостебельного высокотравья (болиголов, осота, бодяка и др.). Из 5 гнезд тростниковой камышевки, найденных на суше, 4 были приплетены к зеленым и сухим стеблям тростника, 1 – к зеленым стеблям

Таблица 4. Особенности расположения гнезд камышевок на суше

Вид камышевок	Гнезда								
	всего найдено	над водой	в сырых местах	в сухих местах	высота над землей, см	доля гнезд (%) с преимущественным креплением на:			
						тростнике	вейнике	клубнекамыше	других растениях
Индийская	77	8	12	57	30.6 ± 23.1	62.5	6.3	21.9	9.3
Тростниковая	5	0	0	5	53.5 ± 0.76	80	0	0	20
Болотная	6	0	0	6	48.8 ± 15.4	0	0	0	100
Камышевка-барсучок	64	0	7	57	18.8 ± 10.3	32.8	45.3	10.9	11.0

кипрея. В отличие от индийской камышевки, тяготеющей к наиболее сырым местам, этот вид мирится с более широким диапазоном влажности почвы. Хотя тростниковая камышевка предпочитает затопленные и сырые участки, при наличии тростниковых зарослей иногда гнездится поодаль от воды. Следует отметить, однако, что наиболее сухие биотопы заселяются в последнюю очередь, и многие самцы там остаются холостыми. Во всех смешанных поселениях на суше тростниковая камышевка по численности заметно уступала индийским камышевкам и барсучкам.

Камышевка-барсучок в Приазовье, как и во многих других местах (Ковшарь, 1972; Казлаускас и др., 1986; Попельных, 2002), тяготеет к участкам, на которых тростники соседствуют с пространствами, покрытыми низкорослой луговой растительностью (обычно с преобладанием вейника). Большинство самцов занимают территории по окраинам зарослей тростника, где он растет вперемежку с вейником и другими злаками. Территории некоторых самцов размещались по краям обводненных участков, заросших клубнекамышом и окруженных тростником, либо в смешанных зарослях тростника и болиголова. Отметим, однако, что в отличие от индийской камышевки барсучки никогда не строят гнезда непосредственно над водой (табл. 4). Другие территории барсучка не включали залитые водой участки, но на значительном удалении от воды, в зарослях, не граничащих с водоемами (постоянными или временными), барсучок не селился. Одной из важных характеристик территорий является наличие элементов растительности, выдающихся над основной поверхностью зарослей. В условиях Приазовья это высокие сухие стебли тростника, реже – сухие стебли болиголова, полыни, горца, бодяка и т.п. Такие стебли самцы используют для пения.

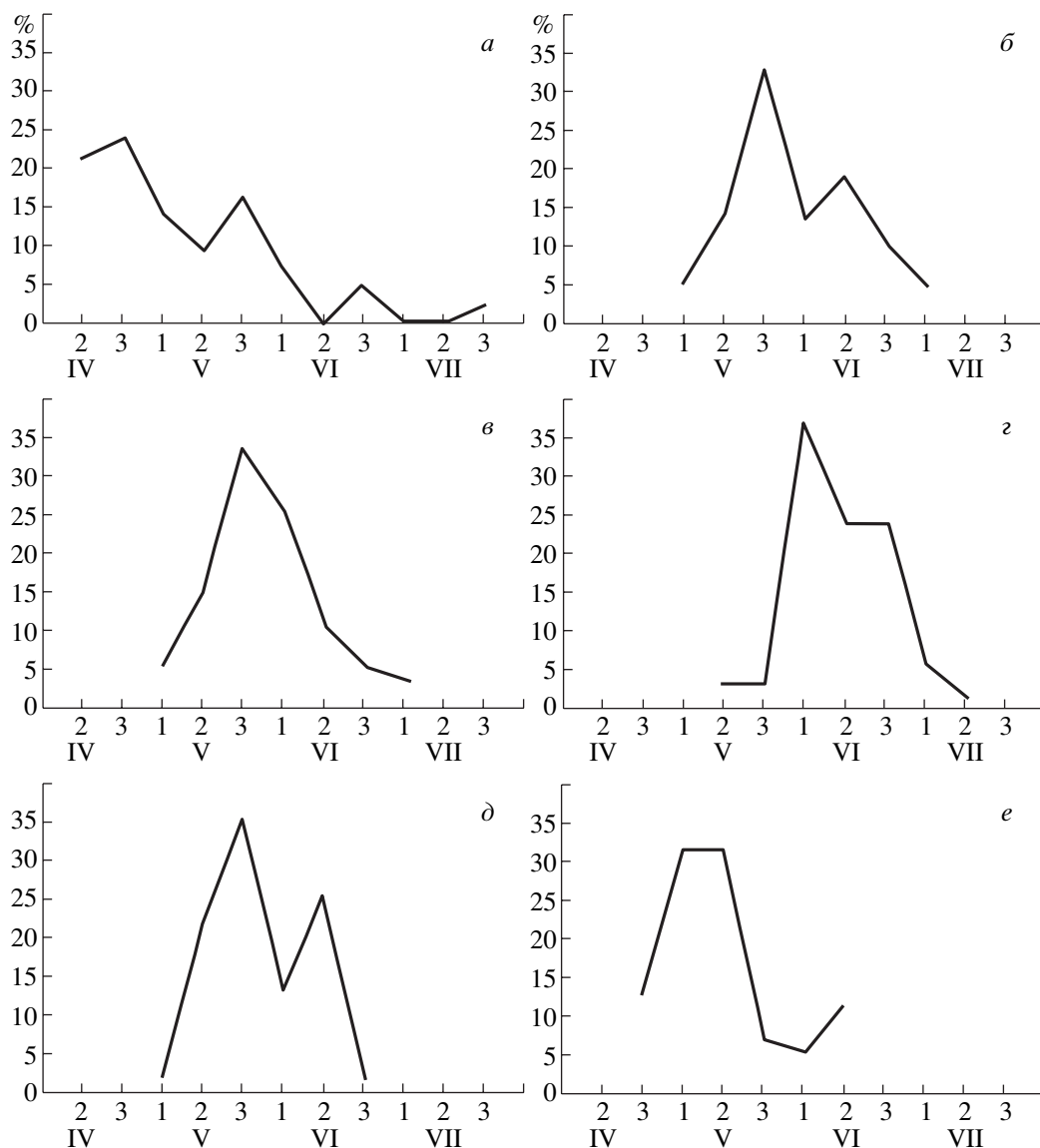
Болотная камышевка, как и барсучок, живет только на суше, но выбирает более сухие участки, на которых заросли тростника дополняет нижний ярус из злаков или жесткостебельного высоко-

травья. В изученном нами поселении такие микростации заселяли и болотные, и тростниковые камышевки. Основными растениями, служащими для прикрепления гнезд болотной камышевки (по описанию 6 гнезд), были зеленые стебли бодяка (4 гнезда), зеленые стебли осота (1 гнездо) и зеленые стебли полыни (1 гнездо), опорами служили и сухие стебли тростника.

Различия между видами при гнездовании на суше отчетливо проявляются и в характеристиках микростаций, используемых для устройства гнезд (табл. 4). Большинство гнезд барсучка были устроены в сухих местах среди луговой растительности с доминированием вейника и примесью тростника на относительно небольшой высоте. Индийские камышевки строили гнезда в более сырых местах и в основном размещали их на тростнике или клубнекамыше, причем в среднем гнезда располагались на растительности значительно выше. Гнезда тростниковой камышевки располагались главным образом в тростниках, болотные камышевки размещали гнезда на зеленых стеблях бодяка, осота и полыни.

Сроки гнездования

В плавнях сезон гнездования открывает тонкоклювая камышевка, которая намного опережает прочие виды. К размножению она приступает до начала вегетации, и вся ее жизнедеятельность ранней весной сосредоточивается в зарослях сухого рогоза. Первые птицы отмечены уже во 2-й декаде марта. Самое раннее гнездо построено 6 апреля, спустя 5 дней в нем началась кладка. Последняя из известных нам кладок начата 26 июня. Наибольшее число кладок приходится на последнюю декаду апреля (рисунок). Размножение этого вида сильно растянуто благодаря неравномерности вступления в размножение разных пар и повторным кладкам. Отдельные пары (наблюдения за мечеными особями) выкармливают по 2 выводка. Для западного подвида тонкоклювой камышевки также характерна бициклия (Handbuch



Сезонная динамика размножения камышевок: *a* – тонкоклювой ($n = 42$), *б* – индийской в плавнях ($n = 58$), *в* – дроздовидной ($n = 54$), *г* – тростниковой ($n = 64$), *д* – индийской на суше ($n = 59$), *е* – камышевки-барсучка ($n = 49$). По горизонтали – декады месяцев наблюдений; по вертикали – доля кладок, начатых в течение декады (% от общего числа кладок, n).

der vögel Mitteleuropas, 1991; Birds of the Western Palearctic, 1992).

Передовые дроздовидные, индийские и тростниковые камышевки появляются в плавнях практически одновременно в 3-й декаде апреля. Сезонная динамика размножения индийской и дроздовидной камышевок в общих чертах выглядит сходно. Они вместе приступают к откладке яиц в 1-й декаде мая. Период массовой кладки у обоих видов выражен четко и приурочен к 3-й декаде мая (рисунок). Самая ранняя дата начала откладки яиц у дроздовидной камышевки 5 мая, самая поздняя – 6 июля. Самая ранняя дата начала откладки яиц у индийской камышевки 9 мая. Пери-

од массовой откладки яиц, как и у дроздовидной камышевки, четко выражен и также приходится на третью декаду мая. Любопытно, что у индийской камышевки, причем как в плавнях, так и на суше, имеется дополнительный пик откладки яиц во 2-й декаде июня (рисунок). Самая поздняя дата начала откладки яиц отмечена 15 июля.

Период гнездования тростниковой камышевки очень растянут, что свойственно ей и в других частях ареала (Федоров, 1989; Иваницкий и др., 2002). Хотя передовые пары приступают к гнездованию довольно рано, в массе вид размножается заметно позже других камышевок. Начало репродуктивного периода приходится на 2–3-ю де-

Таблица 5. Особенности кормового поведения камышевок в плавнях

Вид камышевок	Субстраты сбора корма			Всего эпизодов сбора корма
	надводная растительность	воздух	поверхность воды	
Тонкоклювая	42 (30.2)	6 (4.3)	91 (65.5)	139 (100)
Индийская	21 (48.8)	14 (32.6)	8 (18.6)	43 (100)
Дроздовидная	39 (59.1)	21 (31.8)	6 (9.1)	66 (100)
Тростниковая	20 (71.4)	8 (28.6)	0 (0.0)	28 (100)

Примечание. В скобках – доля от эпизодов сбора корма, %.

кады мая. Самая ранняя дата начала откладки яиц 14 мая. По нашим наблюдениям, за весь период исследований самая ранняя дата начала кладки в тростнике 7 июня, в рогозе – 14 мая, в смешанных зарослях тростника и рогоза, с преобладанием последнего, – 20 мая. Период массовой откладки яиц тростниковой камышевки приходится на 1-ю декаду июня (рисунок). Самая поздняя дата начала откладки яиц на лимане отмечена 12 июля.

На суше первым весной появляется барсучок. Он на 2 недели опережает индийскую камышевку, которая составляет второй эшелон вселения. В 2002 г. первые 5 самцов барсучка запели 16 апреля. Первый самец индийской камышевки появился только 30 апреля, в 2001 г. – 26 апреля. Сроки размножения этого вида в плавнях и на суше совпадают. Первое появление тростниковой камышевки на суше относится к 1 мая, гнездование здесь начинается только в июне – намного позже, чем на лимане. Болотная камышевка прилетает и приступает к гнездованию после прочих видов. Ее пролет прослеживается в последней декаде мая – первой декаде июня. Наиболее ранняя дата появления болотной камышевки в годы наших наблюдений 18 мая (2001 г.). Единственное отмеченное нами гнездовое поселение этого вида в 2003 г. начало складываться к 3 июня. В тот день отмечены не менее трех активно поющих самцов. 9 июня поселение было полностью сформировано, все самцы пели. Тогда же в поселении отмечена первая самка. Первые гнезда в этом поселении на разных стадиях строительства найдены 14 июня, два дня спустя отложено первое яйцо.

Таким образом, общий период формирования многовидового сообщества камышевок на суше занимает около полутора месяцев, а составляющие его виды оказываются в достаточной мере обособленными во времени. Так, прилет и формирование поселений индийской камышевки начинается после того, как формирование поселений рано прилетающего барсучка в целом заканчивается и его социальная активность явственно снижается. В свою очередь, болотная камышевка прилетает и начинает заселять биотопы на спаде социальной активности индийской камышевки.

В плавнях протяженность периода, на протяжении которого происходят процессы абонирования новых территорий, их рекламирования и образования пар, составляет в общей сложности более трех месяцев: с середины марта, когда появляются тонкоклювые камышевки, до конца июня, когда еще сохраняется на достаточно высоком уровне социальная активность тростниковой и дроздовидной камышевок.

Приемы и места добывания корма

В Приазовье, как и в других частях ареала (Birds of the western Palearctic, 1992), тонкоклювая камышевка кормится преимущественно в нижнем ярусе растительности – чаще всего у самой поверхности воды, откуда она вылавливает значительное количество личинок насекомых (табл. 5). Обычно птица перемещается по кромке зарослей рогоза, удерживаясь на основаниях стеблей (рогозовых кочках) или свисающих листьях, и выхватывает пищу из воды. При этом выбирает места, где верхний слой воды имеет наилучшее освещение. Ее нередко можно видеть сидящей на плавающих растениях или случайных предметах. Также чрезвычайно характерно для этого вида добывание насекомых и пауков из щелей и сколов сухих стеблей тростника, из пазух листьев тростника и рогоза. Заглядывая во все щели в поисках добычи, охотящиеся тонкоклювые камышевки напоминают синиц. К ловле летающих насекомых тонкоклювая камышевка прибегает редко.

Камышевка-барсучок, как уже отмечалось в литературе (Catchpole, 1973; Казлаускас и др., 1986), наиболее интенсивно использует приземный ярус растительности. Основу рациона этого вида составляют беспозвоночные, собираемые или непосредственно с поверхности почвы или же с основания стеблей тростника. Однако при кормлении в глубине тростниковых зарослей барсучки используют всю толщу растительности, часто поднимаясь к верхушкам стеблей. В периоды массового лета комаров или молей барсучки собирают их, выклеывая из метелок тростника. Барсучки регулярно летают кормиться на примыка-

ющие к сырým низинам поля пшеницы, сахарной свеклы и других культур, обследуют луговые участки с покровом из вейника, пырея и других трав, лежащие подчас на значительном удалении от ближайших тростниковых массивов. Добычу барсучки собирают с ближайшего субстрата (земли, стеблей, листьев и др.), дотягиваются до нее, сидя на одном месте, склевывают, подлетая к субстрату, на котором сидит жертва, выклеивают из пазух листьев (довольно редко) или из метелок тростника; иногда барсучки взлетают за насекомыми из зарослей, или, подобно пеночкам, завысают на одном месте, высматривая добычу.

Индийская камышевка относительно равномерно использует всю толщú зарослей тростника и рогоза. Часто собирая корм в основании зарослей или на земле, индийские камышевки летают за добычей на поля пшеницы и сахарной свеклы, обследуя также заросли злаков и клубнекамышá. Как и барсучок, индийская камышевка либо собирает корм с ближайшего субстрата, либо дотягивается до него, сидя на месте, либо хватает с подлета; иногда она выклеивают добычу из пазух листьев тростника. В плавнях с воды собирает корм достаточно регулярно, но все же намного реже, чем это делает тонкоклювая камышевка (табл. 5). Часто индийская камышевка ловит насекомых в воздухе: безветренными вечерами многие птицы сидят по верхушкам тростников, то и дело взлетая за добычей.

Тростниковая камышевка ищет добычу преимущественно в верхней части зарослей. Помимо тростника, рогоза и жесткостебельного разнотравья, она охотно обследует кроны прибрежных кустарников и деревьев, что неоднократно отмечали в литературе (Catchpole, 1973; Ogmerod, 1990; Shulze-Hagen, Sennert, 1990). Имеется указание на то, что на побережье Финского залива тростниковая камышевка регулярно кормится на земле (Федоров, 1989), но в Приазовье, как показывают наши наблюдения, в отличие от предыдущих видов эта камышевка с земли или с воды корм не берет и не посещает заросли луговых трав, лишенные жестких стеблей (вейник, пырей). Как и прочие виды, тростниковые камышевки собирают корм с ближайшего субстрата или дотягиваются до него, оставаясь на одном месте. В охотничьем поведении явно преобладают броски, в которых камышевки схватывают сидящую на стеблях или листьях, или взлетающую добычу. Можно слышать, как тростниковая камышевка гоняется за насекомыми в глубине зарослей тростника, громко щелкая клювом. Иногда тростниковые камышевки вылетают из глубины зарослей тростника и схватывают насекомых и пауков, сидящих на верхних листьях, “падая” вниз с добычей. В то же время, в отличие от индийской камышевки, тростниковые камышевки очень редко взлетают за насекомыми над верхней кромкой зарослей.

Отмечены случаи, когда они выклеивали насекомых из пазух листьев и из метелок тростника.

Дроздовидные камышевки большую часть корма находят в зарослях тростника, обследуя всю их толщú, и в кронах деревьев, растущих по берегам водоемов. Они также часто кормятся и в рогозе, присаживаясь на основания кочек и склевывая беспозвоночных с воды или с тины. В траву дроздовидные камышевки спускаются только там, где есть жесткие стебли (например, по периферии зарослей тростника). Дроздовидные камышевки склевывают пищевые объекты с близкого субстрата или дотягиваются до них, сидя на месте. Часто расклеивают коконы пауков, весьма многочисленных в тростниках. Значительную долю в рационе этих крупных и сильных птиц составляют стрекозы, которых они ловят в воздухе и собирают с растений или с поверхности воды (чаще всего небольших по размеру представителей родов *Lestes* и *Coenagrion*). Имаго и личинок двукрылых и личинок плавунцов (*Dytiscus* sp.) дроздовидные камышевки также вылавливают из воды.

Дроздовидная камышевка, будучи почти втрое крупнее прочих конгенеричных видов, склонна к хищничеству. Мы непосредственно наблюдали разорение двух гнезд тонкоклювой камышевки, есть основания полагать ее участие в разорении гнезд и других мелких камышевок. Могут ли дроздовидные камышевки разорять гнезда с птенцами, пока не установлено. Мы наблюдали обследование дроздовидными камышевками гнезд с птенцами индийской камышевки и камышевки-барсучка, но в обоих случаях родителям удалось прогнать хищника. Разорение дроздовидной камышевкой гнезд своего вида описано в литературе (Bensch, Hasselquist, 1994); мы также наблюдали подобные случаи. Мелкие камышевки испытывают явное беспокойство в присутствии дроздовидных камышевок. Мы неоднократно наблюдали, как, уже приступившие к строительству гнезда мелкие камышевки бросали начатую постройку и покидали обжитой участок после того, как здесь поселились дроздовидные камышевки.

Болотные камышевки, обитающие в зарослях жесткостебельной растительности по берегам водоемов, находят корм в тех же местах, что и тростниковые камышевки. Они кормятся в кронах деревьев и кустарников, обследуют всю толщú зарослей тростника и жесткостебельного разнотравья. Охотнее чем тростниковые камышевки, болотные спускаются к земле, есть случаи кормления птиц в траве по краям зарослей тростника. Птиц, летающих за кормом на поля, не отмечали.

Механизмы экологической сегрегации

Ключевым фактором экологической сегрегации камышевок Приазовья мы считаем их отношение к влажности. Именно в зависимости от этого параметра среды формируются обособленные друг от друга сообщества плавней (тонкоклювая, индийская, тростниковая и дроздовидная камышевки) и сообщество наземных местообитаний (камышевка-барсучок, индийская, болотная и тростниковая камышевки). В последнем случае имеет место и дальнейшая дифференциация видов по их отношению к влажности: наиболее влаголюбива индийская камышевка, за ней следуют барсучок, тростниковая и болотная камышевки. Понятно, что вдоль градиента влажности меняется и растительность, поэтому индийская камышевка гнездится в наиболее высоких, густых и наименее фрагментированных зарослях тростника, барсучок тяготеет к расчлененной периферии тростниковых зарослей на границе с луговыми ассоциациями, а тростниковая и болотная камышевки выбирают сухие окраины тростниковых зарослей со значительной примесью жесткостебельного высокотравья. В плавнях фактор влажности унифицирован, и сегрегация видов происходит по типам надводной растительности. При этом тонкоклювая и индийская камышевки используют почти исключительно рогоз (или смешанную поросль с его преобладанием), тогда как дроздовидная и тростниковая камышевки тяготеют к тростниковым зарослям, но все же некоторое количество их гнезд размещается в рогозе. Последнее в большей степени свойственно тростниковой камышевке, дроздовидная гнездится в рогозе намного реже (см. ниже).

Таким образом, на фоне отчетливо выраженной видовой специфики местообитаний, имеет место высокая степень симбиотопии. В плавнях наиболее яркий пример дают индийская, тонкоклювая и тростниковая камышевки, причем все три вида участвуют в смешанных поселениях с высокой численностью. В сообществе суше симбиотопия выражена в меньшей степени, но все же наиболее многочисленные индийская камышевка и барсучок, а также более редкие в этих условиях тростниковая и болотная камышевки нередко гнездятся бок о бок. Напомним, что участие последней в многовидовом сообществе достаточно нерегулярно. Болотная камышевка гнездится не ежегодно, а по общей численности – как в Приазовье, так и смежных регионах, намного уступает прочим видам (Иваницкий и др., 2002; Квартальнов и др., 2005).

Фенологические различия также способствуют сегрегации. В плавнях, например, тонкоклювая камышевка прилетает и приступает к гнездованию почти на месяц раньше прочих видов, индийская и дроздовидная прилетают и размножаются при-

мерно в одинаковые сроки, тогда как тростниковая камышевка заметно отстает от всех. На суше барсучки прилетают примерно на две недели раньше индийских камышевок и почти на месяц опережают болотных. В целом все виды достаточно хорошо различаются по всей совокупности фенологических особенностей, в ряду которых наиболее показательны сроки прилета и начала гнездования, а также общая протяженность репродуктивного периода. Тем не менее, вклад этих различий в общую систему экологической сегрегации видов в изученных нами сообществах едва ли следует переоценивать. Рано прилетающие виды (тонкоклювая камышевка и барсучок) проявляют склонность к полицикличности, многие птицы приступают к размножению повторно после гибели первых гнезд. Как результат сроки размножения разных видов растягиваются по времени и совпадают в довольно значительной степени.

Трофические ниши видов в определенной мере обособлены. Например, тонкоклювая камышевка заметно отличается приуроченностью к самому нижнему ярусу растительности и пристрастием к ловле водных насекомых. На суше ниже других кормятся барсучки, которые берут корм с земли или низкой травы. Напротив, тростниковая камышевка никогда не кормится ни с земли, ни с воды. Наши наблюдения подтверждают склонность этого вида к ловле насекомых в верхнем ярусе тростников (Казлаускас и др., 1986), а также то, что при возможности тростниковая камышевка охотно кормится в кронах деревьев и кустарников (Catchpole, 1973; Shulze-Hagen, Sennert, 1990). Дроздовидная камышевка значительно превосходит своих сородичей размерами тела, чему соответствуют и черты ее рациона, включающего стрекоз (личинки и имаго), крупных пауков и их коконы, мелкую рыбу и яйца птиц.

Влияние изменений растительности

По свидетельству сотрудников охотхозяйства, четверть века тому назад Малый Кущеватый лиман сплошь покрывали мощные заросли тростника. Уровень воды был значительно ниже, чем теперь, и летом обширные пространства обсыхали. После того, как в начале 80-х годов была построена дамба, отделившая водоем от сопредельных акваторий, уровень воды в лимане повысился и стабилизировался. Сезонное высыхание прекратилось и активизировались процессы эвтрофикации, в результате чего условия произрастания тростника ухудшились, и началось его замещение узколиственным рогозом. Ко времени начала наших наблюдений во 2-й половине 90-х годов рогоз господствовал на большей части акватории. Таким образом, примерно за 15 лет растительный покров плавней претерпел масштабные изменения.

Изменились и среда обитания камышевок. Высокородная (2.5–3.5 м) жесткостебельная растительность с преобладанием прочных вертикальных опор (стебли тростника) сменилась заметно более низкорослой (1.0–1.5 м) порослью, образованной гибкими, длинными и узкими листьями рогоза, разрастающимися пучками от коротких (30–40 см) стеблей. Периферия рогозовых куртин из-за гибкости листьев труднодоступна даже для мелких камышевок, не находящих здесь достаточной опоры. В особенности это затрагивает интересы самцов, которым в чистом рогозе трудно найти для пения подходящее место с открытым обзором во все стороны. Отсюда и ярко выраженное стремление самцов тонкоклювой и индийской камышевок занимать территории там, где имеются хотя бы отдельные стебли тростника. Во всех прочих отношениях хорошо сформированные заросли рогоза представляют собой весьма благоприятную среду обитания, по крайней мере, для мелких камышевок (Иваницкий и др., 2005).

Теснее других связана с рогозом тонкоклювая камышевка, причем этот тип растительности предпочитается и на других участках ареала. Но местами этот вид гнездится и в чистых тростниках, тяготея в этих условиях к многолетним насаждениям с обширными заламами (Radetzky, 1985; Handbuch der vögel Mitteleuropas, 1991; Poulin et al., 2000; Маркитан, 2002). Что же касается индийской и тростниковой камышевок, то на большей части ареалов основным местом их гнездования называют именно заросли тростника. Наиболее специализирована в этом отношении тростниковая камышевка. Спектр местообитаний индийской камышевки более широк, включает он и заросли узколистного рогоза, где этот вид, по крайней мере, в западной части ареала, местами гнездится с очень высокой плотностью (Надточий, Черников, 1999). И, тем не менее, гнездование в тростниках отмечается все же, как наиболее характерное (Ковшарь, 1972; Нечаев, Горчаков, 1997; Иваницкий и др., 2002, 2005). Поэтому негативное отношение индийской камышевки к тростниковым зарослям на акватории Малого Кущеватого лимана объяснить довольно трудно, тем более, что за пределами лимана она гнездится как раз в тростниках.

По наблюдениям Ю.Я. Кожевниковой (личное сообщение), в начале 70-х гг. в тростниковых плавнях Малого Кущеватого лимана явно преобладали дроздовидные камышевки. Это вполне понятно, с учетом того, что на всей акватории господствовали мощные заросли высокорослого и толстостебельного тростника, составляющие излюбленное местообитание этого вида. Тонкоклювая камышевка в то время также встречалась регулярно. В частности, неоднократно находили ее гнезда, устроенные в толще снопов тростника,

установленных в виде шатра-укрытия для гнездования уток. Тогда на лимане егерями охотхозяйства устанавливались сотни таких укрытий. В настоящее время имеются лишь отдельные укрытия, в одном из которых нами также было найдено гнездо тонкоклювой камышевки. По словам Ю.Я. Кожевниковой, тростниковая и индийская камышевки в начале 70-х гг. на лимане были редки, в настоящее время они весьма многочисленны.

Происходившая на протяжении 80-х гг. деградация тростниковых зарослей не могла не привести к падению численности такого специализированного фрагмофила, каким является дроздовидная камышевка. Что касается рогоза, то в литературе он оценивается обычно как пессимальная станция, не обеспечивающая надежной опоры для массивных гнезд этого вида (Kluyver, 1955; Чернышев, 1972)¹. Случаи разрушения гнезд в рогозе отмечены и нами. Тем не менее, на Малом Кущеватом лимане дроздовидная камышевка гнездится в рогозе достаточно регулярно и успешно. Важно при этом, что она заселяет рогоз лишь при наличии поблизости тростниковой поросли, выступающей, как можно думать, в роли ключевого “психологического” маркера пригодности данного участка для размножения. Наиболее интенсивное использование рогоза для гнездования наблюдается там, где высокорослые тростники растут в виде небольших изолированных куртин или очень узких бордюров, окаймляющих плесы и протоки (табл. 2, участок 2). Хотя такой поросли самой по себе недостаточно для укрытия гнезд, она, судя по всему, привлекает дроздовидных камышевок при наличии поблизости хорошо развитых рогозовых зарослей. В этих условиях в рогозе размещается до четверти всех гнезд. В то же время, на тех участках акватории, где массивы тростника пока еще вполне пригодны для укрытия гнезд, дроздовидные камышевки гнездятся в рогозе почти вдвое реже (табл. 2, участок 2).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают сердечную признательность директору Сладколиманного охотничьего хозяйства (Краснодарский край) В.М. Медведеву за всемерное содействие в проведении полевых исследований. В статье использованы неопубликованные материалы, полученные студентом биофака МГУ А.С. Опаевым.

¹ Для сравнения укажем массу гнезд: дроздовидной камышевки 24.0 ± 4.3 г ($n = 13$), индийской – 7.9 ± 2.9 г ($n = 17$), тростниковой – 5.9 ± 1.2 г ($n = 16$), тонкоклювой – 9.6 ± 2.9 г ($n = 18$) (наши данные).

Финансовая поддержка получена от РФФИ (04-04-49602) и программы “Развитие научного потенциала высшей школы” (2.1.1.7167).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурский О.В., 1987. Гнездовое размещение воробьиных птиц в Енисейской тайге как отражение экологических особенностей видов // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири С. 108–142.
- Доржиев Ц.З., 2001. Механизмы становления и поддержания симпатрии у близких видов птиц // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Международн. конф. (XI Орнитол. конф.). Казань: Матбугат йорты. С. 23–24.
- 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 // Зоол. журн. Т. 84. Вып. 7. С. 1–15.
- Иваницкий В.В., Кесева Л., 1996. О совместном обитании садовой (*Acrocephalus dumetorum*) и болотной (*A. palustris*) камышевок в Костромской области // Вестн. Московского ун-та. Сер. 16. Биол. Вып. 3. С. 60–66.
- Иваницкий В.В., Марова И.М., Квартальнов П.В., 2002. Структура и динамика многовидового сообщества камышевок (*Acrocephalus*, Sylviidae, Aves) на степных озерах // Зоол. журн. Т. 81. Вып. 4. С. 833–840.
- Казлаускас Р., Пукас А., Мелдажyte Р., 1986. Питание камышевок рода *Acrocephalus* на западе Литвы в период размножения // Экология птиц Литовской ССР. Вып. 2. Вильнюс. С. 150–156.
- Квартальнов П.В., Иваницкий В.В., Марова И.М., 2005. К биологии болотной камышевки в равнинном Предкавказье // Орнитол. Вып. 32. М.: МГУ. С. 145–149.
- Ковшарь А.Ф., 1972. Род камышевка – *Acrocephalus* // Птицы Казахстана. Т. 4. Алма Ата: Наука. С. 75–122.
- Маркитан Л.В., 2002. Изучение динамики популяций камышевок рода *Acrocephalus* в Восточном Приазовье // Гидробиологические и гидробиологические процессы в Азовском море. Апатиты: Изд-во Карельского научного центра РАН. С. 334–343.
- Надточий А.С., Черников В.Ф., 1999. Индийская камышевка – новый гнездящийся вид орнитофауны Харьковской области // Бранта. Сборник научн. трудов Азово-Черноморской орнитол. станции. Вып. 2. С. 195–198.
- Нечаев В.А., Горчаков Г.А., 1997. Гнездование индийской камышевки *Acrocephalus agricola tangutum* на побережье Японского моря // Русск. орнитол. журн. Экспресс-выпуск 23. С. 7–9.
- Панов Е.Н., 1973. Птицы Южного Приморья. Новосибирск: Наука. 373 с.
- Попельных В.В., 2002. Экология камышевок рода *Acrocephalus* в юго-восточном Приладожье // Труды С.-Петербур. об-ва естествоиспыт. Сер. 4. Т. 87. Изд-во СПбГУ. 152 с.
- Федоров В.А., 1989. Биология размножения тростниковой камышевки на южном берегу Финского залива // Экология птиц в период гнездования. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 53–68.
- Чернышев В.М., 1972. К сравнительной экологии некоторых околородных воробьиных птиц в период гнездования // Дипломная работа. Кафедра зоологии позвоночных животных. Биол. факульт. МГУ. 107 с.
- Bensch S., Hasselquist D., 1994. Higher rate of nest loss among primary than secondary females: infanticide in the great reed warbler? // Behav. Ecol. and Sociobiol. V. 35. P. 309–317.
- Birds of the Western Palearctic, 1992. V. 6. Oxford. 460 p.
- Catchpole C.K., 1973. Conditions of coexistence in sympatric breeding populations of *Acrocephalus* warblers // J. Anim. Ecol. V. 42. P. 623–635.
- Handbuch der vögel Mitteleuropas. 1991. Bd. 12 / 1. Passeriformes (3. Teil). Wiesbaden: AULA-Verlag. 626 s.
- Hoi H., Eichler T., Dittami J., 1991. Territorial spacing and interspecific competition in three species of reed warblers // Oecologia. V. 87. P. 443–448.
- Kluyver H.N., 1955. Das verhalten des drosselrohrsängers am brutplatz mit besonderer beruksichtigung der nestbautechnik und der revierbehauptung // Ardea. Bd. 43. S. 1–50.
- Lack D., 1971. Ecological isolation in birds. Oxford: Blackwell. 404 p.
- Laufmann H., Leisler B., 2001. The function of inter- and intraspecific territoriality in warblers of the genus *Acrocephalus* // The ecology of reed birds. Biosystem. And Ecology Ser. № 18. Wien. P. 88–109.
- Leisler B., 1988. Interspecific interactions among European marsh-nesting passerines // Acta XIX Congr. Intern. Ornith. Ottawa. P. 2535–2544.
- Martin T.E., 1998. Are microhabitat preference of coexisting species under selection and adaptive? // Ecology. V. 79. P. 656–670.
- Ormerod S.J., 1990. Time of passage, habitat use and mass change of *Acrocephalus* warblers in South Wales reed-swamp // Ringing & Migration. V. 11. P. 1–11.
- Poulin B., Lefebvre J., Metref S., 2000. Spatial distribution of nesting and foraging sites of two *Acrocephalus* warblers in a Mediterranean reedbed // Acta ornithol. V. 35. P. 117–121.
- Radetzky J., 1985. Über das nisten des tamariskensängers am Velenceer See in Ungarn // Falke. Bd 32. S. 345–348.
- Rolando A., Palestini C., 1993. Ecological isolation and interspecific territoriality in the genus *Acrocephalus* (Aves, Sylviidae) // Ethol. Ecol. and Evolution. V. 5. P. 410–411.
- Saino N., 1989. Breeding microhabitats of three sympatric *Acrocephalinae* species (Aves) in northwestern Italy // Boll. Zool. V. 56. P. 47–53.
- Shulze-Hagen K., Sennert G., 1990. Teich- und sumpfröhrenger *Acrocephalus scirpaceus*, *A. palustris* in gemeinsamem habitat: zeitliche und raumliche trennung // Die Vogelwarte. Bd. 35. S. 215–230.
- Wiens J.A., 1989. The ecology of bird communities. V. 1. Foundation and patterns. Cambridge-N.-Y.-etc.: Cambridge Univ. Press. 539 p.

**REED WARBLERS (*ACROCEPHALUS*, SYLVIIDAE) ON ESTUARIES
IN THE EASTERN SEA OF AZOV BASIN: MECHANISMS OF ECOLOGICAL
ISOLATION AND HABITAT CHANGES IN THE COMMUNITY
OF HIGH SPECIES DIVERSITY**

V. V. Ivanitskii¹, P. V. Kvartal'nov¹, L. V. Markitan², I. M. Marova¹

¹*Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119992, Russia
e-mail: vladivanit@yandex.ru*

²*Faculty of Biology, Rostov State University, Rostov-on-Don 112334, Russia
e-mail: acrocephalus@mmbi.krinc.ru*

Mechanisms of ecological isolation in multispecies communities of reed warblers (*Acrocephalus melanopogon*, *A. agricola*, *A. scirpaceus*, *A. arundinaceus*, *A. palustris*, and *A. schoenobaenus*) were studied on estuaries of the eastern part of the Sea of Azov basin. Two types of communities differing in the composition of breeding species and their relative number were distinguished: communities of the water area of the estuary and flooded vegetation and those of the coastal zone of estuaries. The species-edifiers of the first type of habitat were *A. melanopogon* and *A. arundinaceus*; *A. schoenobaenus* and *A. palustris* are species inhabiting the land. *A. agricola* and *A. scirpaceus* nest both on land and estuaries being a link between these two types of communities. Consequences of anthropogenic changes in the plant cover of flooded areas (substitution of reed for cattail) are discussed.