

СОЦИАЛЬНАЯ СТРУКТУРА И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИИ ДРОФЫ (*OTIS TARDA*) В МЕСТАХ ГНЕЗДОВАНИЯ

О.С. Опарина, М.Л. Опарин

Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24

Поступила в редакцию 21.08.04 г.

Социальная структура и пространственное распределение популяции дрофы (*Otis tarda*) в местах гнездования. – Опарина О.С., Опарин М.Л. – Рассматривается пространственно-этологическая структура *Otis tarda* в саратовском Заволжье. Установлено, что после зимовки самцы дрофы прилетают на гнездовую территорию раньше, чем самки, примерно на один месяц. Показано, что дрофы формируют территориально ориентированные репродуктивные группы, состоящие из 1 самца и нескольких самок. Каждая группа занимает несколько сотен гектаров. Самец держится на участке репродуктивной группы весь период насиживания. Самки и самцы, не вступившие в размножение, держатся отдельными группами. В предмиграционный период самки из одной репродуктивной группы вместе с птенцами объединяются в стаи. Группы самцов увеличиваются в размерах. Самки, не участвовавшие в размножении или потерявшие кладки или птенцов, создают отдельные группы.

Ключевые слова: дрофа, пространственная структура, социальная структура, репродуктивная группа, места гнездования.

Social structure and spatial distribution of bustard population (*Otis tarda*) at nesting places. – Oparina O.S., Oparin M.L. – After wintering, bustard males arrive at nesting places a month earlier than females do. Territorially oriented reproductive groups consisting of one male and several females are formed, each one taking several hundred hectares. The male keeps on his reproductive group's site during all the brooding season. Outsider females and males keep together in separate groups. In the foremigratory period the females of one reproductive group together with their nestlings are integrated in flocks. The male groups increase in size. Non-breeding females or those having lost their layings or nestlings form separate groups.

Key words: Great bustard, spatial structure, social structure, reproductive group, nesting places.

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что тип пространственно-этологической структуры популяции определяют особенности питания, биологии размножения, отношения к абиотическим факторам, которые формируют свойственный виду общий характер использования территории, и тип социальных отношений. Наиболее показательными критериями пространственно-этологической структуры являются общий характер видоспецифических местообитаний, степень привязанности к территории, наличие и характер агрегаций особей и степень их дисперсии в пространстве (Шилов, 1998). Проблема пространственно-ориентированного поведения птиц широко обсуждается в литературе (Носков и др., 1975; Ильичев, 1977; Ильичев, Вилкс, 1978; Иваницкий 1989; Паевский, 1993; Рябицев, 2000; Pigman, 1987; Wiens et al., 1987).

Наши исследования посвящены изучению пространственной и социальной организации популяции дрофы в саратовском Заволжье в гнездовой период. Этот вопрос практически не изучен, а литературные данные малочисленны и противоре-

чивы. Как известно, на территории, где целинные земли уже давно освоены, местообитаниями дроф стали сельскохозяйственные угодья, поэтому любые изменения в структуре землепользования отражаются на условиях существования дроф. В районе исследований в последнее десятилетие в значительной степени изменилась структура севооборота, во многих хозяйствах увеличились площади залежных земель.

В отечественной литературе достаточно подробные сведения по экологии дрофы, обитавшей в степях Наурзумского заповедника (Северный Казахстан), имеются в работе В.Ф. Рябова (1949). Однако в то время излюбленными местообитаниями птиц были песчано-ковыльные степи с наличием залежных участков, низин и балок, а в посевах зерновых дроф не отмечали. Отдельные данные по биотопической приуроченности дроф на сельскохозяйственных угодьях имеются в работах Ю.А. Исакова и В.Е. Флинта (1987), А.В. Хрустова (1989), А.В. Хрустова с соавторами (2000). Есть несколько зарубежных публикаций, касающихся динамики размеров стай в течение года и выбора местообитаний в Венгрии (Farago, Szell, 1991), а также пространственных и временных вариаций состава и размера стай дроф в Испании (Hellmich, 1989; Martinez, 1991 *а, б*). Однако следует учитывать, что популяции дроф Западной Европы оседлы, а российские – мигрирующие, и условия их обитания значительно отличаются.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Нами были проведены долговременные наблюдения на 3-х стационарных участках с разной структурой землепользования в Краснокутском районе и на одном – в Федоровском районе Саратовской области в течение 1998 – 2000 гг. и в 2004 г. Площадь каждого составляла около 100 км². Каждый участок был выбран таким образом, чтобы в центре его находилось токовище, а сам он представлял квадрат 10×10 км, стороны которого были расположены в направлении меридианов и параллелей. Полевой сезон продолжался с конца апреля до середины сентября. Ежедневно каждый участок обследовался, и полученные данные о количестве и размещении дроф, половом и возрастном составе групп, приуроченности к местообитаниям и т.п. заносились на бланк карты-схемы масштаба 1:50000. На эти же карты-схемы заносились данные об изменении местообитаний дроф по мере развития сельскохозяйственных культур и проведения агротехнических мероприятий.

При анализе полученного материала мы разбили весь период наблюдений на декады, так как изменение различных параметров внешней среды в гнездовой период дроф влечёт за собой изменение пространственно-этологической структуры. Частота встречаемости различных групп или особей определялась как среднее количество встреч в течение декады за 1 наблюдение.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Местообитания дроф в гнездовой период. Анализ структуры землепользования на участках стационарных наблюдений показал, что поля занимают: 71, 84, 92 и 89% от общей площади территории на участках 1, 2, 3 и 4 соответственно. Остальная площадь приходится на естественные пастбища, населенные пункты, до-

роги, водоёмы, лесополосы и пр. Более интенсивное использование пахотных земель в 1998 – 2000 гг. проводилось на участках 1 и 4. Доля ранних (рожь, пшеница, ячмень) и поздних (просо, сорго, суданская трава) яровых была несколько выше, чем на других участках. Залежи составляли около 2% (табл. 1). На всех участках озимые составляли от 15 до 21% от площади пашни. Из культур преобладала озимая пшеница. Площади, занятые под рожь, были незначительны. В то же время на участках 2 и 3 довольно значительная площадь пашни не обрабатывалась, и залежь составила от 40 до 60%. В разные годы исследование землепользования на участках менялось незначительно.

Таблица 1
Структура землепользования на участках исследования в 1998 – 2000 гг.

Участок	Доля от общей площади участка / доля от площади пашни, %							Общая площадь / площадь пашни, га
	Озимые	Яровые	Пары	Пропашные культуры	Просо	Залежь	Прочие земли	
1	11.0/15.0	20.0/28.5	13.0/19.0	16.0/23.0	9.0/12.0	2.0/2.5	29.0	10000/7114
2	14.0/17.0	13.0/16.0	7.0/9.0	-	-	46.0/58.0	20.0	10000/8030
3	16.0/18.0	15.0/16.0	20.0/21.5	-	3.0	38.0/41.5	8.0	8800/8116
4	18.0/20.0	30.0/34.0	20.0/23.0	2.0/2.0	17.0/19.0	2.0/2.0	11.0	10133/9026

В результате исследований установлено, что в 2004 г. произошли существенные изменения в структуре землепользования на трёх из четырёх участков (табл. 2). Значительно увеличилась доля необрабатываемых площадей, с 2 до 53%, на участке 4 (Федоровский район).

Таблица 2
Структура землепользования на участках исследования в 2004 г.

Участок	Доля от площади пашни, %						Площадь пашни, га
	Озимые	Яровые	Пары	Пропашные культуры	Просо, нут	Залежь	
1	20.0	25.0	21.0	20.0	11.5	2.5	7114
2	15.0	14.0	8.0	-	-	63.0	8030
3	12.0	13.0	13.0	-	-	62.0	8116
4	13.0	17.0	12.0	-	4.0	53.0	9026

Различная структура севооборота и интенсивность проведения сельскохозяйственных работ оказывают влияние на размещение дроф по территории участков. В течение всего периода пребывания дроф на гнездовой территории происходит постоянное изменение общей картины их местообитаний. В последней декаде апреля на полях из сельскохозяйственных культур присутствуют только озимые пшеница и рожь, высота которых незначительна – около 10 – 15 см. До посева яровых большая часть территории – голые распаханые поля. Через несколько дней после посева появляется зеленый ковер всходов, которые быстро растут и в дальнейшем достигают высоты, при которой наблюдение за птицами невозможно. Сев ранних яровых зерновых и подсолнечника на разных участках проходит в конце апреля – 1-й декаде мая, а проса, суданской травы, сорго и кукурузы – в конце мая – начале июня. Пары также быстро зарастают сорняками, поэтому проводится их культивация с периодичностью в 2 недели. Таким образом, незаезженная площадь в

3-й декаде апреля довольно значительна и составляла от 24 на участке 2 до 58% на участках 1 и 4. Как правило, в середине мая озимые уже достаточно высокие, а яровые достигают высоты 10 – 15 см. В июле зерновые созревают, и общая картина опять меняется. Высота таких культур, как подсолнечник, кукуруза, суданская трава настолько велика, что не позволяет установить наличие или отсутствие птиц на полях, занятых этими культурами. После уборки озимых (вторая – третья декада июля) и яровых (со второй декады августа) отмечается хороший обзор всей территории. Дальнейшие сельскохозяйственные мероприятия: посев озимых, плоскорезная вспашка, вспашка зяби, проводимые в конце августа – сентябре, опять существенно изменяют общий облик агроландшафта.

Структура популяции в предгнездовой период. В саратовском Заволжье дрофы появляются после зимовки в начале марта. Первыми прилетают самцы, как правило, в первой декаде марта. Сроки прилета могут отодвигаться на 1 – 2 недели в зависимости от погодных условий. В это время фактор беспокойства практически отсутствует, так как из-за распутицы на полях ещё нет людей и техники. Птицы предпочитают держаться на целинных участках. Самки прилетают в конце марта – начале апреля. С помощью спутниковой телеметрии, выполненной в рамках нашего проекта для описываемого вида впервые, удалось установить, что 2 меченые самки вернулись на места гнездовий 3 и 5 апреля (Watzke et al., 2001). В течение 3-х лет поступала информация с датчика о местонахождении одной самки, помеченной в 2000 г. 20 марта 2003 г. она еще находилась на юге Украины. Мы проводили постоянные наблюдения с 3-й декады апреля. В это время ток был уже в разгаре. В 20-х числах апреля самки приступают к насиживанию. В этот период на всех полях можно наблюдать большое количество различных по размерам групп дроф. Плотность дроф на стационарных участках в 1998 – 2000 гг. варьировала от 0.4 до 1.0 экз./км². На участках 1 и 2 преобладали самцы, а на участках 3 и 4 – самки (табл. 3).

В конце апреля – начале мая встречаются много одиночных самок (40 – 60%) и одиночных токующих самцов (около 30%) (рис. 1, 2). Более 50% самцов держатся в больших группах (от 30 до 50 особей) на токовых участках. Группы, состоящие из нескольких особей того или иного пола, а также смешанные группы немногочисленны. Количественный состав их постоянно меняется. В разные дни наблюдений можно было встретить группы самцов из 3, 4, 6, 7, 10, 16 особей.

В 2004 г. плотность дроф практически на всех участках сократилась, а половое соотношение изменилось в сторону преобладания самцов. Кроме того, изменились раз-

Таблица 3
Плотность дроф и половое соотношение на участках исследования в предгнездовой период

Участок	Год	Количество экз. (max)	Экз. / км ²	♂:♀
1	1998	61	0.6	-
	1999	48	0.5	1:0.8
	2000	48	0.5	1:0.7
2	1998	71	0.7	1:0.9
	1999	52	0.5	1:0.3
	2000	70	0.7	1:0.2
3	1998	55	0.6	1:1.3
	1999*	-	-	-
	2000	39	0.4	1:1.4

* Наблюдения были начаты в период, когда ток распался.

меры стай. Самцы держатся небольшими группами (от 2 до 11 особей) и рассредоточены по территории участков. Максимальное число самцов в группе составляло 14 и 22 особи на 2-м и 4-м участках соответственно. По всей видимости, это связано с сокращением численности дроф на участках исследования.

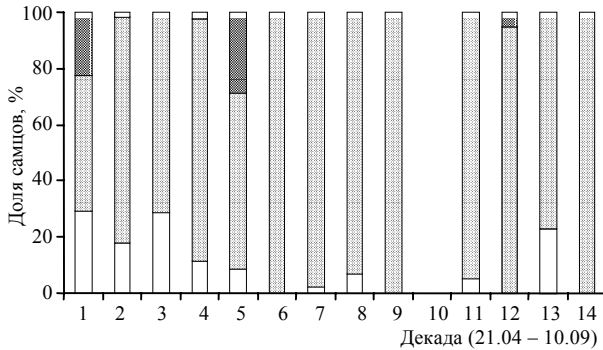


Рис. 1. Доля самцов в разных группах в течение гнездового периода: ■ – смешанные группы, ▨ – моногруппы, □ – одиночные особи

Характерно, что птицы в этот период очень активны, много летают, встречаются в различных местообитаниях и не образуют постоянных групп. Самки держатся по 2 – 3 особи. Динамика размера групп в течение всего периода наблюдений показана на рис. 3.

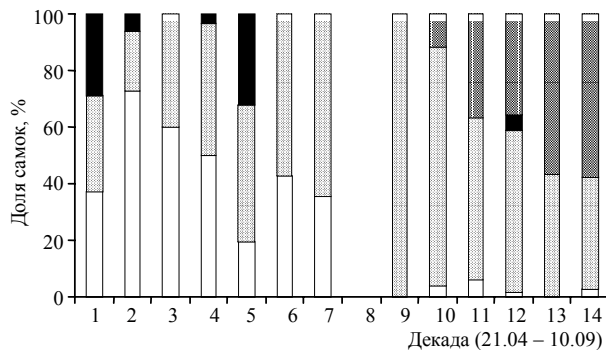


Рис. 2. Доля самок в разных группах в течение гнездового периода: ■ – с птенцами, ■ – смешанные группы, ▨ – моногруппы, □ – одиночные особи

Таким образом, в 3-й декаде апреля пространственно-этологическая структура популяции дроф представлена группами птиц различного состава и размера, не привязанных к какой-либо территории. Например, в течение одного дня на участке 2 мы наблюдали на разных полях 11 одиночных самцов, 2 группы по 11 и 12 самцов и 4 группы самок (по 1 – 2 особи). На участке 1 – 9 одиночных самцов, 4 группы из 2 – 3 самцов, 3 смешанных по 3 – 4 особи и 3 группы самок (по 1 – 2 особи). Все группы были рассредоточены по территории участка. Одиночные самцы, как отдельно стоящие на полях, так и находящиеся поблизости от групп из нескольких самцов, активно демонстрируют токовое поведение и часто бывают в окружении нескольких самок, в то время как в группах реже наблюдаются токовые позы. Анализ материала показал, что они составляют в среднем 25% от общего количества самцов ($n = 109$) (см. рис. 1). Одиночные брачные демонстрации, исполняемые на токовом участке одним самцом, характерны также для джека (*Chlamydotis undulata macqueenii*) (Мухина, 1990). Стычки между самцами в период токования происходят редко. В.Ф. Рябов (1949) также не наблюдал драк самцов в период токования. Несмотря на многолетние исследования, мы лишь однажды наблюдали противостояние и драку двух самцов в апреле 2004 г. Они долго стояли вплотную друг против друга с открыты-

ми клювами, потом приняли токовые позы и слились в одном клубке. Стычка длилась 40 секунд. После этого птицы почти сразу полетели в одном направлении. На поле озимой пшеницы в это время не было других самцов и самок.

Структура популяции дроф в период откладки яиц и насиживания. В основе функциональной интеграции особей в популяциях лежит система соподчинения животных, основанная на разнокачественности особей в составе популяции. Формирование и поддержание иерархической структуры взаимоотношений – важный процесс, определяющий целостность и функциональную стабильность отдельных внутривидовых групп и популяции в целом. У дроф в определении ранга самца имеет значение окраска оперения, связанная с возрастом. Таким образом, в размножении участвуют более сильные самцы, достигшие половой зрелости. На разных участках они составляют от

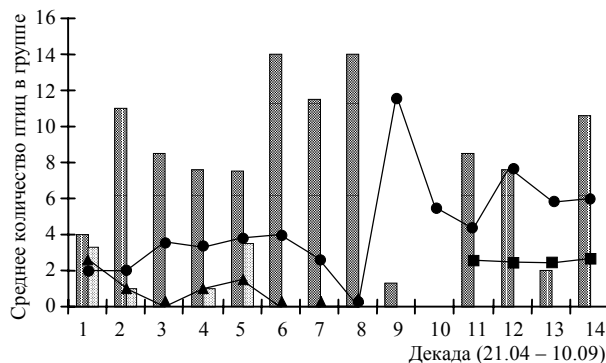


Рис. 3. Динамика количества дроф в различных по составу группах: ■ – самцов отдельных, ▨ – самцов в группах, ● – самок отдельных, ▲ – самок в группах, ■ – самки с птенцами

16 до 30% от общего количества самцов и именно они формируют репродуктивные группы самок. На следующем этапе репродуктивного периода происходит изменение пространственно-этологической структуры. Формируются территориально ориентированные репродуктивные группы, состоящие из 1 самца и нескольких самок (в среднем 3 – 5, максимум – 10 особей). Одиночные самки концентрируются на полях, где выбирают участки для гнезда. Происходит это в течение нескольких дней. Мы наблюдали, как самки в течение 2 – 3 дней постоянно держатся на небольшом участке, диаметром не более 100 м, а затем устраивают там гнездо и начинают насиживание. Расстояние от одной самки до другой варьирует от нескольких десятков до сотен метров. Каждая самка проявляет агрессию по отношению к другим самкам, приближающимся к занятой ею территории, в то время как агрессивных контактов самцов в этот период мы не наблюдали. Интересно, что если самка сидит на гнезде, то после драки с другой самкой, посягнувшей на ее территорию, она уносит очень заметные перья подальше от гнезда.

Выбор мест гнездования зависит в большой степени от рельефа местности. Для дроф характерен значительный гнездовой консерватизм. Из года в год самки предпочитают гнездиться на определенных участках гнездовой территории. Плотность гнезд на участке репродуктивной группы в среднем составляет 1.3 на 100 га. Самец весь период насиживания находится на участке, перекрывающем участки гнездящихся самок. Число самцов на участках, где было отмечено наибольшее количество гнездящихся самок, находится примерно на одном уровне весь период насиживания птенцов. Таким образом, индивидуальный участок самца – это уча-

сток всей репродуктивной группы, составляет несколько сотен гектар. На полях от 300 до 600 га может быть одна репродуктивная группа. На полях меньшей площади таких групп мы не наблюдали. В то же время отмечаются одиночногнездящиеся самки, на участках которых самец не присутствует. По-видимому, это самки, которые по каким-либо причинам не смогли занять участок для насиживания в составе репродуктивной группы (может быть, более молодые). Доля одиночно гнездящихся самок незначительна (1 – 2 на каждом из обследованных участков). Можно также предположить, что участок самца значительно шире, и самка, отложившая яйца на другом поле, тоже входит в состав репродуктивной группы.

Самец продолжает некоторое время токовать на участке гнездования. В 1999 г. была отмечена копуляция на паровом поле, где находилась группа из одного самца и трех самок; в 2000 г. наблюдали копуляцию на поле озимых, в группе из самца и четырех самок. На этом же поле одна самка уже сидела на гнезде. По всей вероятности, присутствие территориального самца выполняет также сигнальную функцию, указывая, что участок занят.

Как правило, первые гнезда появляются в озимых, пока высота их незначительна и возможен хороший обзор. На пашне, которую готовят под сев яровых, гнезда встречаются редко, так как слишком высок фактор беспокойства. Следующая волна гнездящихся самок отмечается на молодой зелени яровой пшеницы, ячменя и на зарастающих молодой порослью сорняков парах. В этих же местообитаниях самки, потерявшие по каким-либо причинам первые кладки, возможно, делают повторные кладки. Нами не найдено самок, гнездящихся в залежи и на целине. Однако кладки, сделанные на полях, граничащих с залежами, более успешны, так как в период уборки урожая или во время опасности самка может увести птенцов в более безопасное место. Такое же значение имеет возделывание на соседних полях культур разного срока созревания (озимые – яровые) и разделение их дорогой, а не лесополосой. Период яйцекладки растянут во времени, ток заканчивается в первой декаде июня.

Часть популяции, которая не принимает участия в репродуктивном процессе, держится на кормовых участках, где формируется стайная структура. Образуется несколько однополых групп, состоящих из самцов или из самок, состав которых постоянен на протяжении периода насиживания. Группы самок, не вступивших в размножение или потерявших кладки, отмечаются уже в последней декаде мая – первой декаде июня и держатся в пределах исследованных участков на протяжении всего периода наблюдений. Доля самок, не участвующих в размножении, составляет 52%. В дальнейшем, к середине июля, количество самок, держащихся группами, увеличивается до 68% за счет особей, потерявших кладки или птенцов. Местообитания дроф меняются, они перемещаются на поля яровых. Предпочтение отдается полям, которые примыкают к залежам, или озимым, где легко можно укрыться в случае опасности. Озимые уже достаточно высокие и не используются птицами в качестве кормовых местообитаний. Дрофы встречаются также на посевах проса, суданской травы и на полях люцерны.

Таким образом, в период насиживания пространственная структура популяции дроф представлена участками репродуктивных групп и кормовыми участками, на которых присутствуют стаи особей, не вступивших в размножение.

Структура популяции дроф в период вождения птенцов. Первые птенцы появляются в середине мая, а массовое появление выводков отмечается в начале июня. Самки держатся с птенцами на участке гнездования. По всей видимости, они не отходят с ними далеко от гнезда достаточно долгое время. Пока птенцы маленькие, их не удастся увидеть в высокой траве, а самка очень осторожна и ведёт скрытный образ жизни, поэтому трудно судить о передвижениях и участке обитания самки с выводком. Однако нам удалось наблюдать самку с 2 птенцами, в возрасте около 10 – 15 дней, на одном и том же месте 2 ночи подряд.

Территориальные самцы покидают гнездовые участки в конце июня в период вождения птенцов и образуют сначала небольшие группы, а впоследствии, по видимому, объединяются с группами самцов, не вступавших в размножение. Динамика встречаемости одиночных самцов на разных участках исследования представляется в следующем виде. В период токования доля одиночных самцов максимальна, затем постепенно снижается, и в период вождения птенцов одиночные самцы на гнездовых участках не встречаются. Они очень мобильны, участки их обитания достаточно большие, однако более определенно сказать, на какое расстояние перемещаются самцы, мы не можем. В то же время с помощью спутниковой телеметрии получены точные данные о перемещении самок в течение гнездового периода. Они свидетельствуют о том, что с момента мечения до начала миграции на зимовку самка находилась на гнездовой территории. Первые детальные анализы данных показывают, что размеры участка локализации самки, потерявшей кладку, с мая по октябрь включительно, составляли 5.3 км × 6.6 км с центром в месте отлова (Watzke et al., 2001). Самки с выводками в течение 2-х месяцев, пока птенцы нелётные, держатся отдельными семейными группами. Объединение их в стаи происходит в середине августа. Вероятнее всего, что стаи самок с молодыми формируются из членов одной репродуктивной группы. Размер таких стай составляет 6, 8, 13, а затем и более особей. Таким образом, формируется стайная структура с присущими ей интеграционными формами поведения. В конце августа – начале сентября птенцы достигают размеров взрослых самок, и отличить молодых самок от взрослых бывает трудно. Приходится долго наблюдать за поведением птиц, чтобы определить принадлежность к той или иной возрастной группе. Благодаря длительным наблюдениям за самками с выводком, удалось установить, что они не только долго держатся вместе со своими птенцами, но и продолжают кормить их из клюва. Несмотря на то, что птенцы уже самостоятельно питаются, они никогда не отходят далеко от самки. Мы наблюдали такие явления в сентябре. Кроме того, по наблюдениям за дрофами в Германии известно, что самки продолжают подкармливать птенцов до января (H. Litzbarski, уст. сообщ.). Этот факт следует учитывать, когда речь идёт о выпуске в природу птенцов, выращенных в неволе.

Основные местообитания групп самок с птенцами – стерня озимых и яровых. Здесь же можно встретить группы самцов и группы самок, не участвовавших в размножении или потерявших птенцов по разным причинам. Активность птиц повышается, они часто перемещаются с одного поля на другое. В этот период также отмечается сильный фактор беспокойства, на полях много техники, и дрофы вынуждены постоянно менять свое местонахождение. На тех участках, где достаточно благо-

приятных местообитаний, обеспечивающих все группы дроф кормом, укрытием, хорошим обзором и прочими жизненно важными условиями, птицы держатся в течение всего сезона. В противном случае, как, например, на участке 2, большая часть птиц (группы самцов и самок) покидают территорию токового участка и перемещаются на свободные поля. Ввиду того, что поля, имеющиеся в пределах этого участка токования, были заняты самками для гнездования, группы самцов, концентрация которых отмечалась в залежи и на парах, а затем на узкой полоске яровых, во второй половине лета здесь не регистрировалась.

Динамика встречаемости групп в течение периода наблюдений отражает в значительной степени активность птиц, связанную с их жизнедеятельностью, а не реальные количественные различия на участке наблюдений. После уборки озимых (3-я декада июля), а затем яровой пшеницы и ячменя (2-я декада августа) резко возрастает количество обнаруживаемых птиц, которые становятся менее осторожны и более заметны.

Структура популяции дроф в предмиграционный период. При появлении всходов озимых значительная часть дроф концентрируется на них. В этот период птицы готовятся к перелёту на зимовку и активны более продолжительное время (в течение почти всего светлого периода суток), тогда как в другое время они активны только утром и вечером. На стерне яровых, ячменя, проса дрофы также часто встречаются, но большей частью это группы самок или самок с птенцами (рис. 4). Пищей служат молодые проростки зерна, упавшего при уборке урожая.

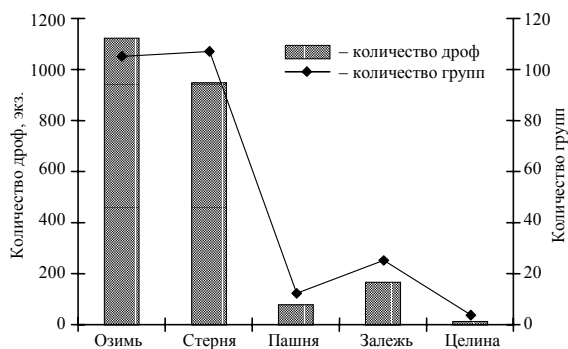


Рис. 4. Встречаемость дроф в различных местообитаниях в период осеннего учета

Небольшие стайки самок отмечаются и в залежи.

Объединение в более крупные стаи обычно происходит в октябре, перед отлётом на зимовку. Но уже и в конце сентября мы наблюдали смешанные стаи дроф на озимых, состоящие из 70 особей, в которых присутствовали взрослые самки и их потомство обоего пола. Крупные группы, до 100 – 120 особей, встречались на только что убранных полях

проса, и на озимых, однако такие скопления состоят из нескольких стай, кормящихся на поле. Несмотря на укрупнение групп, структура популяции представлена стаями самцов, стаями самок и самок с выводками.

По всей видимости, на территории Заволжья гнездовые участки были расположены не на периферии токового участка, как следует из литературных данных (Спангенберг, 1951; Гаврин, 1962; Исаков, Флинт, 1987), а на территории, благоприятной для гнездования. Кроме того, в первых двух источниках речь идет о гнездовых парах дроф, а В.Е. Флинт лишь указывает, что половое общение у данного вида носит характер промискуитета. В пределах изученной территории имеется несколько районов, благоприятных для гнездования, где отмечалась повы-

шенная плотность гнездящихся самок. На смежных территориях чаще отмечались группы самцов. Например, на участке 2 весной значительно преобладали самцы, а летом здесь встречались группы холостых самок. Их количество превышало то, что отмечалось на участке весной. В то же время на участке 3 было обнаружено большее количество гнёзд, чем максимальное количество самок в период тока. Наши исследования проводились ещё на одном участке в Ровенском районе, где несколько лет назад весной собиралось большое количество самцов (более 100 особей). В период наблюдений мы также отмечали там группу из 25 самцов, но на всем участке в 10 000 га не было найдено гнездящихся самок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом динамика пространственной организации населения дрофы в саратовском Заволжье представляется в следующем виде. После зимовки первыми прилетают самцы, которые держатся стаями до нескольких десятков особей на ограниченной территории. Через месяц прилетают самки с неполовозрелыми особями. До спаривания птицы держатся группами, различающимися по составу и размерам, и не привязаны к какой-либо территории. В дальнейшем образуются репродуктивные группы, состоящие из территориального самца и нескольких самок, каждая из которых имеет гнездовую территорию и охраняет её от других самок, территория самца перекрывает все гнездовые участки самок. В то же время на кормовых территориях формируется стайная структура. Образуются однополюсные группы из самцов и самок, не участвующих в размножении. Позднее появляются группы самок, потерявших кладки или птенцов. Все эти группы широко используют территорию, не занятую репродуктивными группами, участки обитания их перекрываются, и нет специальных механизмов разделения мест кормежки. Территориальные самцы покидают репродуктивные группы в период начала вылупления и вождения самками птенцов. Выводки держатся на гнездовой территории. В предмиграционный период дрофы ведут стайный образ жизни, характер территориальности меняется. Встречаются стаи, состоящие из самцов, из холостых самок и самок с выводками. Предпочтение отдается участкам, где имеются хорошие кормовые условия, а рядом расположены местообитания, обеспечивающие укрытия. Самки с выводками более тесно связаны с гнездовой территорией, чем группы из самцов или из холостых самок, которые более мобильны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гаврин В.Ф. Птицы Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1962. Т. 2. 780 с.
- Иваницкий В.В. Индивидуальное пространство у птиц: структурно-функциональные и экологические аспекты // Зоол. журн. 1989. Т. 68, №4. С. 83 – 93.
- Ильичев В.Д. Пространственная ориентация птиц как адаптивное явление // Зоол. журн. 1977. Т. 56, №8. С. 63 – 74.
- Ильичев В.Д., Вилкс Е.К. Пространственная ориентация птиц. М.: Наука, 1978. 284 с.
- Исаков Ю.А., Флинт В.Е. Семейство Дрофиные // Птицы СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. С. 465 – 526.
- Носков Г.А., Бардин А.В., Резвый С.П. О терминологии в описании территориального поведения птиц // Материалы Всесоюз. конф. по миграциям птиц. М.: Наука, 1975. Ч. 1. С. 59 – 63.

- Мухина Г.А. Джек (*Chlamydotis undulata macqueenii*) в Бухарском спецпитомнике: структура поселения, динамика численности, экология // Зоол. журн. 1990. Т. 69, №7. С. 107 – 116.
- Паевский В.А. Половая структура популяций птиц и ее изменчивость // Зоол. журн. 1993. Т. 72, №1, С. 85 – 97.
- Рябицев В.К. К популяционной экологии тулеса на севере Ямала // Экология. 2000. №2. С. 125 – 129.
- Рябов В.Ф. К экологии некоторых степных птиц Северного Казахстана по наблюдениям в Наурзумском заповеднике // Тр. Наурзум. гос. заповедника. М., 1949. Вып. 2. С. 153 – 232.
- Спангенберг Е.П. Отряд дрофы // Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука, 1951. Т. II. С. 139 – 168.
- Хрустов А.В. Дрофа (*Otis tarda* L.) в Саратовской области (численность, биология, охрана): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 21 с.
- Хрустов А.В., Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В., Алешин А.А., Капранова Т.А., Рубан О.А., Земляной В.Л. Биотопическая приуроченность и особенности биологии дрофы (*Otis tarda* L.) в северной части Нижнего Поволжья // Дрофиные птицы России и сопредельных стран. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2000. С. 80 – 100.
- Шилов И.А. Экология. М.: Высш. шк., 1998. 512 с.
- Farago S., Szell A. Choice of habitat and flock formation of Great Bustards in Hungary // Trans. 20th Congr. Int Union Game Biol. Godollo, 1991. Pt. 2. P. 435 – 441.
- Hellmich J. Zeitliche und raumliche Aspekte des Verhaltens von Grostrappen (*Otis tarda* L.) im Bereich eines Leks in Extremadura, Spanien. // Beitr. Vogel. 1989. Bd. 35, №5 – 6. S. 343 – 352.
- Martinez C. Patterns of distribution and habitat selection of a Great bustard (*Otis tsrda*) population in northwestern Spain // Ardeola. 1991 a. Vol. 38, №1. P. 137 – 147.
- Martinez C. Relaciones espaciales en una poblacion de avutarda (*Otis tarda*) del noroeste de Espana // Ardeola. 1991 б. Vol. 38, №2. P. 265 – 276.
- Pigman J. Territory establishment, size, and tenacity by male red-winged blackbirds // Auk. 1987. Vol. 104, №3. P. 405 – 412.
- Watzke H., Litzbarski H., Oparina O.S., Oparin M.L. Der Zug von Grostrappen *Otis tarda* aus der Region Saratov (Russland)-erste Ergebnisse der Satellitentelemetrie im Rahmen eines Schutzprojektes // Vogelwelt. 2001. Bd. 122. S. 89 – 94.
- Wiens J., Rottenberry J.T., Horne B. van. Habitat occupancy patterns of North American shrubsteppe birds: the effects of spatial scale // Oikos. 1987. Vol. 48, №2. P. 132 – 147.