

УДК 598.112.23(470.620)

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВЗРОСЛЫХ И ЮВЕНИЛЬНЫХ ОСОБЕЙ СКАЛЬНОЙ ЯЩЕРИЦЫ *DAREVSKIA BRAUNERI* (REPTILIA, SAURIA) С ХРЕБТА НАВАГИР

А.Ю. Целлариус¹, Е.Ю. Целлариус¹, Э.А. Галоян²

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: ale5386@yandex.ru*

² *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
Россия, 119992, Москва, Ленинские горы, 1
E-mail: edsmail@yandex.ru*

Поступила в редакцию 25.04.2008 г.

Как самцы, так и самки скальной ящерицы реагируют на ювенильных особей аналогично реагированию на самок. Преобладающей реакцией взрослых самок является угроза или нападение, безразличие наблюдалось реже, ориентировочное сближение – крайне редко. Циркумдукция, типичная для ювенусов демонстрация, останавливающая агрессию территориальных самцов (т-самцов), не останавливает агрессию самок. У нетерриториальных самцов (б-самцы) преобладающая реакция несет отчетливые черты сексуальной агрессии. У т-самцов преобладающей реакцией на рутинное поведение ювенусов является безразличие или ориентировочное сближение, угроза наблюдалась редко. Основная реакция на циркумдукцию – ориентировочное сближение, агрессия не наблюдалась никогда. У т-самцов также, в отличие от самок и б-самцов, никогда не наблюдался такой тип агрессивного поведения, как нападение. Ювенусы, тем не менее, одинаково избегают всех взрослых особей. В биотопах с высокой плотностью населения взрослых ящериц численность ювенусов и уровень их оседлости ниже, чем в биотопах с разреженным населением. В плотно заселенных биотопах ювенусы вытесняются с участков, благоприятных для половозрелых особей. Основная роль в вытеснении ювенусов из благоприятных местообитаний принадлежит самкам. Однако маловероятно, что данное вытеснение существенно влияет на выживаемость ювенильных особей, поскольку ювенусы способны успешно использовать гораздо более широкий спектр условий, по сравнению со взрослыми. Особенно это касается мест баскинга и убежищ – лимитирующих условий в районе исследований.

Ключевые слова: Lacertidae, поведенческая экология, социальные отношения, социальное поведение.

Ящерицы широко используются в качестве модельных объектов при построении и проверке гипотез, касающихся эволюции социального поведения и репродуктивных стратегий (Fox et al., 2003). Известно, что эффективность упомянутых стратегий определяется в том числе характером взаимодействий родителей и потомства и затратами на эти взаимодействия (Emlen, Oring, 1977; Krebs, Davies, 1992; Zeh, Zeh, 2001 и др.). При этом совершенно неважно, присутствует ли у данного вида забота о потомстве в точном значении этого слова. У ящериц взаимоотношения половозрелых особей и молодняка до сих пор практически не изучались, данные по этому вопросу крайне скудны и фрагментарны. Строго говоря, для подавляющего большинства видов ящериц просто не известно, во-первых, существует ли вообще какая-либо упорядоченная система отношений между взрослыми и

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВЗРОСЛЫХ И ЮВЕНИЛЬНЫХ ОСОБЕЙ

ювенильными особями и существует ли обеспечивающая их специфическая система коммуникации; во-вторых, если такие отношения существуют, то каков их экологический эффект – позитивный (могут способствовать выживанию той или иной категории особей), нейтральный или негативный.

В настоящем сообщении мы предприняли попытку дать хотя бы частичные ответы на эти вопросы на примере скальной ящерицы *Darevskia brauneri* (Mehely, 1909) – вида с достаточно характерным для чешуйчатых типом репродукции и социальной организации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Данные, послужившие основой для настоящего сообщения, собирались в период с 1997 по 2007 г. на южном макросклоне хребта Навагир, расположенного между Анапой и Новороссийском. Здесь, для изучения особенностей социальных отношений у скальной ящерицы, нами были заложены и закартированы две пробные площади: 1) в мертвопокровном буково-грабовом лесу на дне ущелья, площадью около 1800 м², наблюдения велись с 1997 по 2006 г.; 2) в щербистой дубраве на склоне, площадью около 3200 м², 2005 – 2007 гг. Буково-грабовый лес на дне ущелья является в целом оптимальным биотопом с избытком кормовых и защитных ресурсов и высокой плотностью населения скальных ящериц (А.Ю. Целлариус, Е.Ю. Целлариус, 2001); в дубраве на склоне упомянутые условия недостаточны, плотность населения здесь в несколько раз ниже (табл. 1).

Таблица 1

Биотопическое размещение скальной ящерицы в районе пробных площадей по данным маршрутных учетов (по А.Ю. Целлариус, Е.Ю. Целлариус, 2001)

Биотоп	Буково-грабовый лес	Дубрава
Характер размещения в биотопе	пятнистый	равномерный
Относительная плотность населения половозрелых особей ¹	334.0 ²	54.6
Отношение численности ad : juv ³	25 : 1	3 : 1

¹ В % от плотности населения, средней (на «объединенный гектар») для района заложения пробных площадей.

² В пятнах с повышенной плотностью населения.

³ Техника учета дает заниженные значения плотности населения ювенильных особей сравнительно с половозрелыми, но верно отражает различия между биотопами.

Ящерицы в пределах пробных площадей отлавливались и метились путем ампутации по определенной схеме дистальных фаланг 1 – 3 пальцев. Половозрелые особи и часть ювенильных, кроме того, снабжались индивидуальной меткой из 1 – 2 бусин различного цвета. Всего отловлено и помечено 283 особи. Ампутированные фаланги пальцев использовались для скелетохронологического определения возраста меченых ящериц. Ежегодно в мае – августе за ящерицами на пробной площади велись визуальные наблюдения при помощи биноклей БПЦ 8×30 и PENTAX 10×25. Продолжительность наблюдений в разные годы составляла от 67 до 250 часов чистого времени. Местонахождение и перемещения ящериц наноси-

лись на карту-схему полигона. Совокупность точек регистрации особей, оконтуренную методом выпуклого многоугольника (Jennrich, Turner, 1969; Rose, 1982), мы называем районом активности особи. Наблюдавшиеся взаимодействия описывались стенографическим способом непосредственно в ходе визуальных наблюдений. Часть контактов была заснята на видео пленку. Подробные описания района исследований, методов мечения, наблюдения и определения возраста опубликованы нами ранее (А.Ю. Целлариус, Е.Ю. Целлариус, 2001, 2005, 2006; Е.Ю. Целлариус, А.Ю. Целлариус, 2002). Первичный материал, лежащий в основе настоящего сообщения, состоит из 366 точек регистрации меченых ювенильных особей и 163 описаний контактов взрослых и ювенильных особей. Из этих описаний использовано 242 события прямой реакции (см. далее) и 148 событий реакции ответной.

При сравнении распределения абсолютных частот реагирования на разные раздражители или в разных группах животных мы использовали критерий хи-квадрат, при сравнении средних величин и долей – *t*-критерий Стьюдента. Величины критериев приводятся с указанием на величину доверительной вероятности (*P*), средние величины даются с указанием на стандартное отклонение, а доли – с указанием на ошибку (Бейли, 1964; Лакин, 1973).

В рамках данного сообщения ювенильными мы называем особей после первой и до второй зимовки. По нашим данным, молодняк скальной ящерицы в районе исследований вылупляется из яиц в конце лета с длиной тела около 25 мм, в мае следующего года средняя длина тела составляет 33.3 ± 1.97 мм, в июне – 37.4 ± 2.67 , в июле – 44.1 ± 3.12 мм. После первой зимовки максимальная длина тела ювенусов составляет 36 мм в начале лета и 49 мм в конце, и в каждый момент времени почти на сантиметр меньше, чем минимальный размер особей предшествующей генерации, что позволяет визуально отличать годовалых ящериц от особей старших возрастов. После второй (самки) или третьей (самцы) зимовки ящерицы начинают проявлять социальное поведение, характерное для их пола и мы условно называем особей указанного возраста и старше половозрелыми, хотя реально скальные ящерицы начинают участвовать в размножении только на 3 – 4 году жизни (Аракелян, 2001; А.Ю. Целлариус, Е.Ю. Целлариус, 2001). По нашим данным (Е.Ю. Целлариус, А.Ю. Целлариус, 2002, 2005), в поселениях скальной ящерицы в районе исследований по особенностям поведения выделяется четыре основные социальные категории взрослых особей: 1) нетерриториальные самцы (далее б-самцы); 2) территориальные самцы (т-самцы); 3) девственные самки; 4) размножающиеся самки. Важнейшие отличительные характеристики категорий приведены в табл. 2.

Под социальным поведением обычно понимают моторные последовательности, имеющие специально коммуникационное значение (Панов, 1983). При анализе социальных взаимоотношений, однако, необходимо учитывать и такие формы поведения, которые свойственны несоциальной (рутинной) активности. Многие из них (бегство, затаивание, нападение и др.), не будучи социальными в точном значении, в контексте взаимодействия особей являются социально обусловленными и несут, наравне с социальным поведением, совершенно определенную информацию о состоянии или намерениях животного, даже когда не сочетаются с сигнальными

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВЗРОСЛЫХ И ЮВЕНИЛЬНЫХ ОСОБЕЙ

поведенческими актами. В данной статье мы будем называть социальным поведением обеих упомянутых категорий как собственно социальное, так и социально обусловленное.

Таблица 2

Некоторые особенности половозрелых скальных ящериц разных социальных категорий

Социальная категория	Самцы		Самки	
	нетерриториальные (б-самцы)	территориальные (т-самцы)	девственные	участвующие в размножении
Основной фон спины	Преимущественно бурый	Всегда зеленый	Бурый	Бурый
Длина тела, мм	60.4±7.36	69.0±3.92	57.1±3.27	67.2±3.22
Возраст (число зимовок), <i>min – max</i>	3 – 7	4 – 14	2 – 3	3 – 12
Центры активности	Не формируются	В центрах активности самок, участвующих в размножении	Преимущественно на периферии индивидуальных участков т-самцов	Преимущественно в центральных частях индивидуальных участков т-самцов
Демонстрации, сопровождающие агрессию в адрес взрослых сородичей	Раздувание горла и опускание головы	Как правило, отсутствуют только при столкновении с самцом равного ранга на границе участка – как у б-самцов	Раздувание горла и опускание головы	Раздувание горла и опускание головы
Демонстрации, сопровождающие агрессию в адрес ювенильных особей	Отсутствуют	Отсутствуют	Раздувание горла и опускание головы	Раздувание горла и опускание головы
Демонстрации, сопровождающие пассивно-оборонительные реакции («подчинение»)	Чаще отсутствуют, иногда вялая циркудукция	Отсутствуют	Интенсивная циркудукция	Циркудукция

Расстояние, на котором скальные ящерицы видят друг друга, составляет несколько метров и обычно намного превышает дистанцию, на которой они начинают друг на друга заметным образом реагировать. Мы, в рамках настоящей статьи, считали контактом сближение животных на максимальную дистанцию, на которой регистрировалось реагирование взрослой ящерицы на ювенильную особь. Эта дистанция, по данным наших наблюдений, составляет приблизительно 1 м. К рассмотрению не принимались взаимодействия, когда к началу контакта обе ящерицы или одна из них уже реагировали на какую-либо третью особь. Во всех остальных ситуациях животные, сблизившись на «дистанцию контакта», либо не меняют поведение видимым для наблюдателя образом (взаимное безразличие), либо меняют рутинное поведение на социальное. В последнем случае поведение контактантов на первом этапе всегда и неизбежно асимметрично: одно из животных еще продолжает рутинную активность (безразличие к сородичу), а другое переходит от рутинной к социальной форме поведения (рис. 1).

Поведенческие реакции на сородича мы разделяем на две категории, условно обозначая их как «прямые» и «ответные». Прямая реакция, это поведение ящериц

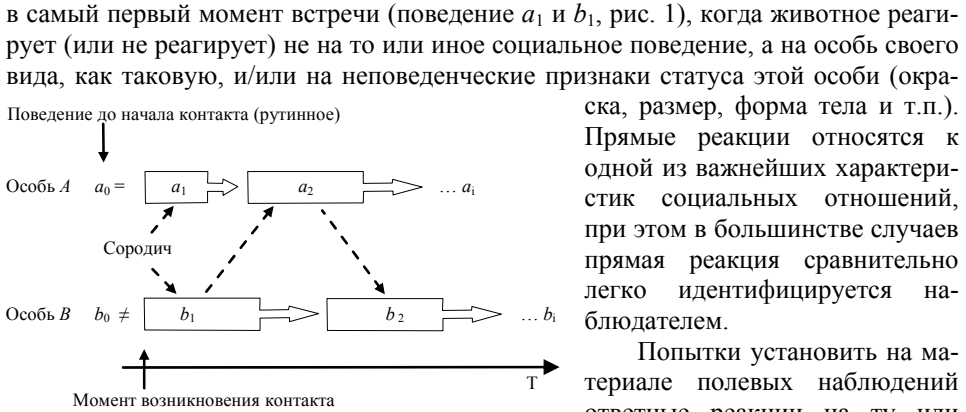


Рис. 1. Схема взаимодействия особей (пояснения в тексте). Строчными буквами обозначены последовательные формы поведения. Пунктирная стрелка направлена от раздражителя к реакции

события развиваются так стремительно, что наблюдатель просто не успевает зафиксировать их точную последовательность. Скорость движения ящериц иногда настолько велика, что ряд деталей не удастся рассмотреть даже на материалах видеосъемки. Но еще более существенно то, что каждая последующая поведенческая конструкция определяется не только текущим поведением оппонента, но и предшествующими событиями. Например, на приведенной схеме (см. рис. 1) поведение a_1 особи A является рутинным (безразличие). Если, скажем, поведение b_1 особи B является угрозой, то ответное поведение (a_2) может быть демонстрацией «подчинения». Но даже если особь B сменит угрозу на рутинное поведение (b_2), особь A может продолжить демонстрацию «подчинения» (a_3), но это будет реакцией не на поведение b_2 , а на поведение b_1 . Реакцию же на поведение b_2 следует рассматривать в этом случае как безразличие, поскольку поведение особи A не изменилось, несмотря на изменение поведения особи B. Это сравнительно простой случай, на практике же ситуация часто оказывается крайне запутанной и совершенно невнятной, особенно с учетом скорости ее изменения.

Все это заставило нас при анализе ответных реакций ограничиться двумя вариантами событий. Во-первых, в качестве ответной учитывалась реакция a_2 (см. рис. 1), которая в значительной степени свободна от влияния предшествующих социальных реакций, и, кроме того, в большинстве случаев хорошо распознается наблюдателем. Во-вторых, когда животные после взаимных демонстраций возвращались к рутинному поведению (чаще всего это был баскинг), оставаясь в пределах принятой нами дистанции контакта, и после достаточно продолжительной паузы, одна из ящериц снова переходила к социальному поведению. Поведение этой особи в таком случае не учитывалось как прямая реакция, но поведение ее оппонента учитывалось как ответная.

Прямые реакции относятся к одной из важнейших характеристик социальных отношений, при этом в большинстве случаев реакция сравнительно легко идентифицируется наблюдателем.

Попытки установить на материале полевых наблюдений ответные реакции на ту или иную форму социального поведения сталкиваются с определенными трудностями. Прежде всего, в большинстве случаев

РЕЗУЛЬТАТЫ

Поведенческий репертуар

Поведенческий репертуар, регистрировавшийся в ходе взаимодействий ювенильных и взрослых особей, сравнительно беден и включает следующие поведенческие акты и их комплексы.

Рутинное поведение. Под рутинным мы подразумеваем фуражирование, перемещение, баскинг или просто пребывание в неподвижности, когда, как явствует из контекста взаимодействия, это поведение не обусловлено присутствием оппонента.

Друмминг. Более или менее энергичные вращательные движения передних конечностей. Эта демонстрация неясного значения типична для многих ящериц (drumming, Noble, Bradley, 1933; Carpenter, Ferguson, 1977), в том числе и для скальной ящерицы (Трофимов, 1981 *a*). По нашим данным, для взрослых особей драмминг характерен в первую очередь для социальных взаимодействий с риском возникновения агрессии, т.е. является, по сути, выражением состояния тревоги (Е. Целлариус, 2005). У ювенильных особей вялый драмминг постоянно сопутствует всем формам рутинного поведения, в том числе и в отсутствие сородичей в поле зрения. У взрослых ящериц драмминг в ходе взаимодействий с ювенильными особями не регистрировался.

Циркумдукция. В ходе взаимодействий взрослых и ювенильных особей зарегистрирована только со стороны ювенильных. Ящерица выгибает вверх переднюю часть тела, отрывая ее от субстрата, задирает назад голову и производит интенсивный драмминг обеими передними лапами (circumduction; Carpenter, Ferguson, 1977). Циркумдукция всегда включает стремление сохранить дистанцию и избежать непосредственного контакта – ювенильная особь либо непрерывно отодвигается от приближающейся взрослой (но не убегает), не изменяя существенно позы и не прекращая драмминга, либо, подпустив ее вплотную, стремительно отскакивает на 10 – 20 см, после чего возобновляет указанные демонстрации.

Бегство. Регистрировалось только у ювенильных особей. Быстрый уход (или попытка ухода) за пределы зоны визуального контакта. К этой категории мы относим и те случаи, когда ювенильная особь не убегает в обычном значении этого слова, а прячется от взрослой. Бегство как таковое не сопровождалось никакими специфическими демонстрациями.

Ориентировочное сближение. Регистрировалось исключительно у взрослых особей. Прямолинейное приближение к оппоненту со слегка приподнятой и «нацеленной» головой. Аналогичное поведение весьма обычно в ходе фуражирования, когда ящерица приближается к объектам «сомнительной съедобности», например к крупным цикадам, гусеницам или бабочкам, и по моторике существенно отличается от поведения, предшествующего нападению на добычу (подкрадывание) (Е. Целлариус, 2005). За ориентировочным приближением обычно не следует непосредственно нападение на добычу (или сородича), но происходит визуальное и ольфакторное обследование объекта.

Угроза. Регистрировалась только со стороны взрослых особей. Выражается в коротком броске (или в 2 – 3 последовательных бросках) в направлении ювенильной особи. У самцов при контакте с ювенильными особями угроза не сопровождается

ется никакими дополнительными демонстрациями. У самок в большинстве случаев сочетается с опусканием головы («сгорбливание»), легким раздуванием горла и особой «семяншей» походкой.

Нападение. Как и угроза, регистрировалось только со стороны взрослых особей. Фактически, это угроза, которая завершается броском с укусом или упорным преследованием ювенильной особи.

Использование пространства ювенильными особями

По характеру использования пространства в пределах полигона ювенильных особей можно разделить на две категории, условно названных нами «бродягами» и «кочевниками». Бродяги широко перемещаются (до сотни метров в сутки), нигде не задерживаясь более, чем на день. Последовательные точки регистрации этих особей не образуют существенных сгущений и часто отстоят друг от друга на расстоянии более 10 – 15 м. Если сгущения обнаруживаются, то последовательные точки регистрации в пределах сгущения разделены длительным временем – обычно от 5 – 10 дней до нескольких недель, т.е. животные не задерживаются на одном

месте, а периодически его посещают. Кочевники регистрируются в пределах сравнительно небольшого участка в течение нескольких дней подряд, после чего район их активности смещается на расстояние, обычно превышающее в несколько раз (иногда в десятки раз) поперечник участка, на котором они держались до этого (рис. 2). Размер временных районов их активности у разных особей и в разных биотопах не обнаруживает достоверных различий и составляет в среднем $24.2 \pm 19.20 \text{ м}^2$ ($n = 23$). Переход от одного района активности к другому может совершаться в течение нескольких часов, но чаще промежуток между оседлыми периодами жизни составляет несколько дней, иногда недель, в течение которых ящерица ведет себя подобно бродяге. Во многих случаях на этот период она вообще исчезает из пределов полигона. Вполне вероятно, что часть бродяг – это кочевники, у кото-

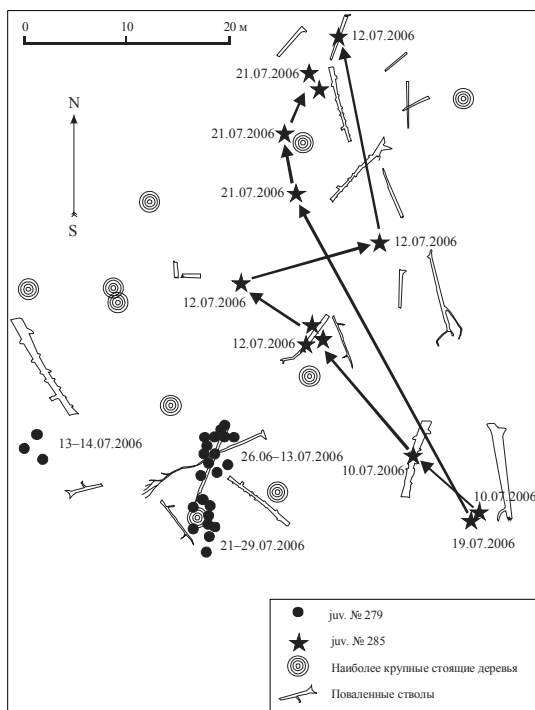


Рис. 2. Точки регистрации ювенильных особей № 279 («кочевник») и № 285 («бродяга») на полигоне «Дуб-рава». Даты регистрации указаны на схеме, стрелками указаны последовательные точки регистрации

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВЗРОСЛЫХ И ЮВЕНИЛЬНЫХ ОСОБЕЙ

рых участки временной оседлости формируются за пределами полигона. Однако, как показывают наши наблюдения за молодыми половозрелыми особями, среди них встречаются как «чистые» бродяги, так и «чистые» кочевники (Е. Целлариус, А. Целлариус, 2005; Галоян, Целлариус, 2006), так что, вероятно, и среди ювенусов есть особи, придерживающиеся только одной стратегии использования пространства. Существуют данные, позволяющие предполагать, что склонность к более или менее широким перемещениям у ящериц является врожденной (Clobert et al., 1994).

Характеристикой уровня подвижности (или оседлости) ювенильных особей в пределах полигона может служить доля бродяг среди зарегистрированных особей и средняя продолжительность периодов оседлости кочевников («срок жизни» временного района активности). Доля бродяг в буково-грабовом лесу ($84.0 \pm 7.33\%$, $n = 25$) значительно выше, чем в дубраве ($57.7 \pm 9.69\%$, $n = 26$), различия статистически достоверны ($t = 2.17$, $P = 0.965$). В то же время средний «срок жизни» временного района активности в буково-грабовом лесу ниже (2.0 ± 0.71 дней, $n = 5$), чем в дубраве (8.8 ± 6.14 дней, $n = 16$, $t = 5.57$, $P = 1.000$). Таким образом, «уровень оседлости» ювенильных особей в буково-грабовом лесу существенно ниже.

Взаимодействия взрослых особей с ювенусами разного статуса и пола

Достоверных различий в сценариях взаимодействий взрослых особей с ювенильными кочевниками и бродягами выявить не удалось. Что касается пола, то он нам известен только для 5 ювенильных особей (3 самца и 2 самки, зарегистрировались на полигоне после достижения половой зрелости). Наблюдалось всего 12 взаимодействий этих особей со взрослыми ящерицами разных социальных категорий. Этих данных для статистического анализа недостаточно. Тем не менее можно утверждать, что резко выраженных отличий в реакциях взрослых ящериц на ювенусов разного пола нет, равно как и отличий в реакциях ювенильных самцов и самок на взрослых особей. Хотя не исключено, что какие-то тонкие отличия существуют. В рамках данной статьи мы рассматриваем всех ювенусов, независимо от статуса и пола, как однородную группу.

Взаимодействия в разных биотопах

В буково-грабовом лесу и в дубраве набор поведенческих актов, зарегистрированных в ходе взаимодействий взрослых и ювенильных особей, совершенно идентичен. Статистически достоверных биотопических различий в частоте разных поведенческих реакций, как прямых, так и ответных, также не установлено, и мы сочли возможным объединить данные по взаимодействиям, полученные на обеих пробных площадях.

Реакции на разные формы рутинного поведения

Каких-либо отличий реагирования на разные формы рутинного поведения со стороны (фуражирование, баскинг, прямолинейное перемещение) как у взрослых, так и у ювенильных особей установить не удалось.

Реакции взрослых самок на ювенильных особей

Реакции на ювенусов взрослых самок, участвующих в размножении, и девственниц достоверно не отличаются ($\chi^2 = 10.30, P = 0.887$). Кроме того, все половозрелые самки практически одинаково реагируют, как на рутинное поведение ювенильных особей, так и на циркумдукцию, различия реагирования, отраженные на рис. 3, статистически недостоверны ($\chi^2 = 4.18, P = 0.757$).

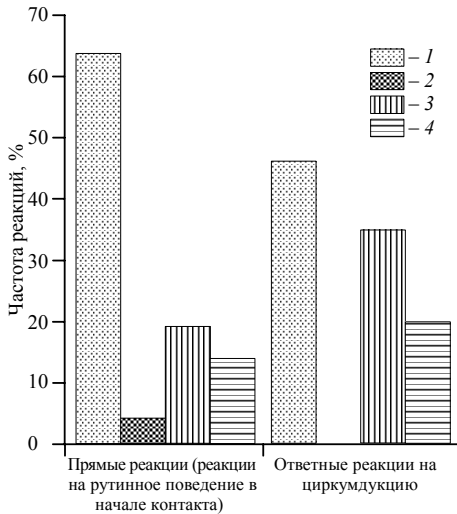


Рис. 3. Реакции самок на ювенильных особей ($n = 106$): 1 – безразличие; 2 – ориентировочное сближение; 3 – угроза; 4 – нападение

во ювенуса было результатом угрозы самки, в большинстве случаев оно сменялось агрессией. Реакция на бегство, если последнее проявлялось как прямая реакция, во всех случаях – безразличие (самка продолжает рутинную активность). Если же бегство далеко не всегда, часто она начинала его преследовать.

Реакции нетерриториальных самцов

Взаимодействия ювенусов с б-самцами наблюдались редко. Статистический анализ поведения б-самцов, к сожалению, невозможен, поскольку мы располагаем только пятью детальными описаниями контактов самцов этой категории с ювенильными особями. Однако, используя фрагментарные наблюдения за взаимодействиями б-самцов и молодняка, мы можем сказать, что из 24 контактов в 19 (79.2%) на том или ином этапе регистрировалось агонистическое поведение самцов, включая нападение (9 случаев, 37.5%), при этом поведение самцов очень напоминало начальные этапы агрессивно-сексуальной реакции на взрослую самку (Е. Целлариус, А. Целлариус, 2006). В целом с точки зрения воздействия на ювенусов поведение б-самцов близко к поведению самок – высокая частота агрессивных реакций, отсутствие специфической реакции на циркумдукцию, отсутствие ориентировочного сближения.

Реакции территориальных самцов

У т-самцов прямые реакции на ювенильных особей и ответные реакции на циркумдукцию достоверно различаются ($\chi^2 = 7.67, P = 0.978$). Среди прямых реак-

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВЗРОСЛЫХ И ЮВЕНИЛЬНЫХ ОСОБЕЙ

ций доминирует безразличие, преобладающая реакция на циркумдукцию – ориентировочное сближение (рис. 4). В целом реакции т-самцов достоверно ($\chi^2 = 89.22, P = 1.000$) и весьма резко отличаются от реакций самок (см. рис. 3, 4). Прежде всего, бросается в глаза очень высокая доля ориентировочного сближения и низкая доля агонистических реакций. Ни в одном случае ориентировочное сближение т-самцов не переходило в агрессию. Агонистические реакции т-самцов, в отличие от таковых самок, всегда ограничивались угрозой, нападения т-самца на ювенильную особь не зарегистрировано ни разу. Агонистические реакции в ответ на циркумдукцию не зарегистрированы вообще. Реакция на бегство, если бегство было прямой реакцией, всегда была безразличной, как и у самок, но в отличие от последних бегство ювенуса в ответ на угрозу всегда «возвращало» т-самца к рутинной активности.

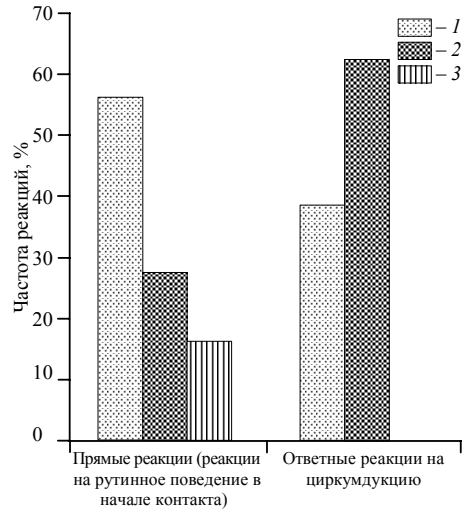


Рис. 4. Реакции территориальных самцов на ювенильных особей ($n = 67$): 1 – безразличие; 2 – ориентировочное сближение; 3 – угроза

Реакции ювенильных особей

Реакцией ювенильной ящерицы на рутинное поведение взрослой (прямой реакцией) приблизительно в 70% случаев является безразличие, а преобладающим ответом на ориентировочное сближение взрослой является циркумдукция (рис. 5). При этом реакции на взрослых особей всех социальных категорий практически одинаковы ($\chi^2 = 0.61, P = 0.262$). Что касается реакции на агонистическое поведение, то здесь реакции ювенусов на самок и т-самцов различны ($\chi^2 = 12.50, P = 0.994$). В случае угрозы самок преобладает бегство, в случае угрозы т-самцов – циркумдукция (рис. 6).

Следует иметь в виду, что преобладание безразличия среди прямых реакций ювенусов не говорит о том, что ювенильные особи действительно безразличны к соседству взрослых, если те не

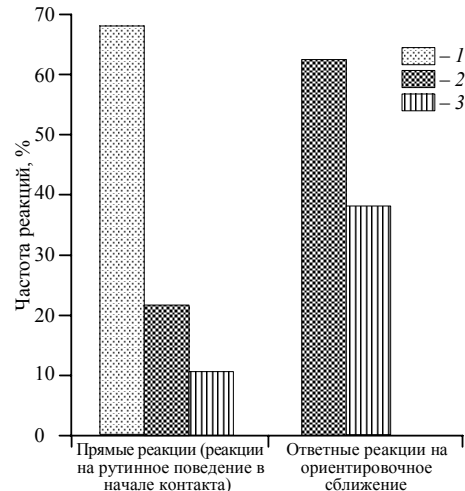


Рис. 5. Реакции ювенильных особей на неагонистическое поведение половозрелых ($n = 132$): 1 – безразличие; 2 – циркумдукция; 3 – бегство

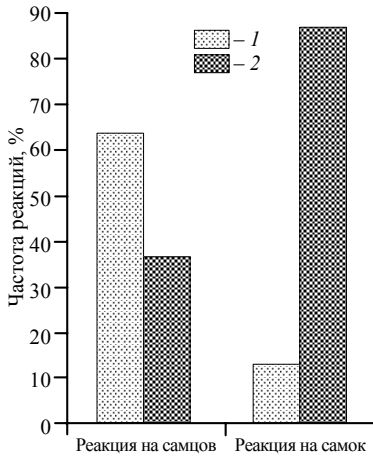


Рис. 6. Реакции ювенильных особей на агонистическое поведение половозрелых ($n = 34$): 1 – циркумдукция; 2 – бегство

проявляют к ним интереса. В большинстве случаев сближения на дистанцию, меньшую, чем 1 м (а только такие ситуации мы рассматривали – см. «Материал и методы исследований»), это результат того, что ювенус или перемещается из одного места в другое и не может миновать взрослую особь (например, при переходе по поваленному стволу), или ювенус направляется к месту баскинга, занятому взрослой особью, или мотивация текущей рутинной активности весьма сильна (в случае того же баскинга или, реже, поиска корма) и он подпускает взрослую особь на близкое расстояние. В очень большом числе случаев, однако ювенильные особи, не проявляя заметных признаков беспокойства и, вроде бы, не изменяя текущего рутинного поведения, явно «удерживают» между собой и взрослой особью дистанцию не менее метра, причем независимо от того, к какой социальной категории эта особь относится.

Каннибализм

Каннибализм достаточно широко распространен среди ящериц (Heatwole, Taylor, 1987), у *Eremias grammica* отдельные особи могут даже специализироваться на питании мелкими ящерицами, в том числе и собственным молодняком (Целлариус, 1977). У скальной ящерицы охотничьего поведения в адрес молодняка мы не наблюдали. В 67 пробах экскрементов, собранных в буково-грабовом лесу, остатков ящериц не обнаружено. В дубраве экскременты не собирались, но случайно (внимание наблюдателя привлекла бусина цветовой метки) в экскрементах неустановленной взрослой особи найдены остатки ювенуса «кочевника» № 208, до того постоянно обитавшего в пределах пробной площади.

Возможные взаимодействия родителей и потомков

В районе исследований все без исключения наблюдавшиеся самки откладывали яйца за пределами своего индивидуального участка, на расстоянии свыше 100 м от его центра. Обычно самка спаривается с одним или несколькими из оседлых самцов, участки которых перекрываются или соседствуют с ее участком (Е. Целлариус, А. Целлариус, 2005). Поперечник индивидуального участка половозрелой особи обычно не превышает 20 м, что составляет приблизительно 1/30 окружности с радиусом 100 м. По нашим наблюдениям, особи одного выводка при уходе с места выплода не придерживаются определенного направления, расходятся в разные стороны и соответственно грубая оценка вероятности попадания на родительский участок составляет 1/30 или около 3%. Однако в других регионах наблюдалась откладка яиц самками на собственных индивидуальных участках (Трофимов, 1981 а).

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВЗРОСЛЫХ И ЮВЕНИЛЬНЫХ ОСОБЕЙ

В принципе ящерицы способны отличать собственное потомство от других ювенильных особей (Main, Bull, 1996; LeÂna, Fraipont de, 1998). Однако, по нашему мнению, у скальной ящерицы это маловероятно, в пользу чего косвенно свидетельствует практически полное отсутствие исследовательского поведения у самок в отношении молодняка. Учитывая высокую степень перекрытия индивидуальных участков самок (Е. Целлариус, А. Целлариус, 2005; Галоян, Целлариус, 2006), вытеснение только «чужаков», даже если оно имеет место, не может привести к оседанию потомства на родительском участке, поскольку это потомство будет просто вытесняться другими особями. По-видимому, ситуация аналогична и в других регионах (Даревский, 1967; Трофимов, 1975, 1981 *а, б*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Прямые реакции ювенильных особей на половозрелых основаны, по-видимому, преимущественно на врожденных механизмах реагирования, еще не модифицированных или слабо модифицированных индивидуальным опытом. Это подтверждает, в частности, одинаковость прямого реагирования на самок и территориальных самцов, хотя уровень агрессивности по отношению к ювенусам у особей этих двух категорий существенно различен, при том, что эти категории безошибочно различаются по окраске. Что касается ответного реагирования, то более «острая» реакция ювенусов на угрозу самок объясняется, вероятно, тем, что агрессия самок сочетается со специфическими демонстрациями, которых практически лишено адресованное ювенусам агонистическое поведение т-самцов (см. табл. 2). Это свидетельствует в пользу врожденной природы и ответных реакций, поскольку у половозрелых животных, у которых социальное поведение сильно модифицировано опытом (Е. Целлариус, А. Целлариус, 2006), картина обратная – лишенная специальных демонстраций прямая угроза вызывает гораздо более энергичную пассивно-оборонительную реакцию, чем угроза демонстративная (А. Целлариус, Е. Целлариус, 2006).

У самок при взаимодействиях с ювенильными особями реализуется тот же поведенческий репертуар, что и при взаимодействиях взрослых самок друг с другом. Сценарии взаимодействий самок с ювенильными особями также не отличаются принципиально от сценариев интрасексуальных взаимодействий. В последнем случае роль «ювенуса» играет молодая самка по отношению к особи старшего возраста или самка-кочевница по отношению к самке оседлой (Е. Целлариус, А. Целлариус, 2005). У половозрелых самок всех возрастов индивидуальные участки широко перекрываются (А. Целлариус, Е. Целлариус, 2001), при этом между совместно обитающими самками часто наблюдается достаточно напряженная конкуренция за центры баскинга, используемые владеющим данной территорией т-самцом (Е. Целлариус, 2005; Е. Целлариус, А. Целлариус, 2005). Вообще столкновения между самками происходят регулярно, причем складывается впечатление, что циркумдукция одной из них не только не блокирует агрессию другой, но и провоцирует ее. Не исключено, что агрессивная реакция самок на циркумдукцию ювенильных особей связана с тем, что циркумдукция для самки – признак потенциального конкурента.

У самцов, в отличие от самок, при взаимодействиях с ювенусами реализуются в первую очередь поведенческие комплексы, характерные для интерсексуальных взаимодействий. Сценарий же интерсексуального взаимодействия зависит от социального опыта животного. У нетерриториальных самцов, подавляющее большинство которых не имеет опыта интерсексуальных взаимодействий, при контактах с самками доминируют сексуально-агрессивные реакции, при этом самцы практически не реагируют на циркумдукцию самки (Е. Целлариус, А. Целлариус, 2006). Как мы уже упоминали, в немногих наблюдавшихся взаимодействиях б-самцов и ювенильных особей поведение первых очень напоминало начальные этапы реагирования на самку. У опытных самцов циркумдукция самки вызывает смену поведенческого комплекса предкопуляционного приминга комплексом «коммуникационного ухаживания», который включает элементы ориентировочного поведения и полностью лишен элементов поведения агонистического (Е. Целлариус, А. Целлариус, 2006). Постоянный доступ к регулярным контактам с самками имеют преимущественно территориальные самцы, т.е. только эта социальная категория самцов «обучена» адекватному реагированию на циркумдукцию (А. Целлариус, Е. Целлариус, 2006; Е. Целлариус, А. Целлариус, 2005, 2006). Поскольку циркумдукция в целом характерна для самок, а не для самцов (см. табл. 2), то, вполне вероятно, она вообще служит для территориальных самцов одним из признаков самки. По-видимому, именно эти обстоятельства обуславливают преимущественно ориентировочную реакцию т-самцов на циркумдукцию ювенильных особей.

Таким образом, какие-либо специфические поведенческие акты и комплексы, характерные только для взаимодействий взрослых и ювенильных особей скальной ящерицы, нам обнаружить не удалось. Половозрелые животные обоего пола «распространяют» на ювенусов реакции, характерные для их реагирования на самок, т.е. ювенильные особи в системе социальных отношений оказываются в роли «младших самок».

Ранее мы высказывали предположение, что более высокая численность ювенильных скальных ящериц в местах с низкой плотностью населения взрослых является результатом перераспределения молодняка в пространстве под давлением взрослых особей (А. Целлариус, Е. Целлариус, 2001). Это подтверждают и вновь полученные данные, в частности, более высокий «уровень оседлости» ювенусов в дубраве, где плотность населения взрослых особей почти на порядок ниже, чем в буково-грабовом лесу. Главную роль в вытеснении ювенильных ящериц из мест с благоприятными условиями в нашем случае играют самки. Влияние самок на возможность использования ювенусами мест с хорошей инсоляцией, обилием корма и хорошими защитными условиями обусловлено не только их более высокой агрессивностью по отношению к молодняку, но и тем, что самки сравнительно малоподвижны и, в отличие от самцов обеих категорий, подавляющую часть времени активности проводят именно в микробиотопах с благоприятными условиями (А. Целлариус, Е. Целлариус, 2005, 2006; Е. Целлариус, А. Целлариус, 2005).

Избегание ювенусами взрослых сородичей и вытеснение первых последними из благоприятных биотопов (или микробиотопов) достаточно широко распространено среди ящериц (Трофимов, 1981 б; Польнова, 1990; Bradshaw, 1971; Heatwole,

Taylor, 1987), хотя далеко не всегда ситуация столь однозначна (Яблоков и др. 1981). Частичные различия биотопического размещения взрослых и ювенильных особей отмечены и для других видов рода *Darevskia* (Даревский, 1967; Трофимов, 1981 *a, б*).

Вытеснение ювенусов из местообитаний взрослых особей при любой известной для бисексуальных скальных ящериц пространственно-этологической структуре популяции и независимо от того, тотально или избирательно происходит это вытеснение со стороны каждой отдельно взятой взрослой особи, очевидно не может направленно влиять на выживаемость как очередной генерации в целом, так и на выживаемость потомства той или иной особи. В частности потому, что у ювенильных ящериц несколько иные требования к кормовой базе, убежищам и даже к условиям инсоляции (малая масса позволяет поддерживать нужную температуру тела, используя для баскинга небольшие и эфемерные пятна солнечного света). Кроме того, непостоянство экологических условий на каждом отдельно взятом участке (Трофимов, 1981 *a*; Е. Целлариус, 2005) делает преимущество раннего оседания, до того, как появляется возможность формирования устойчивых интерсексуальных связей, весьма сомнительным (Е. Целлариус, А. Целлариус, 2005).

Вытеснение ювенильных особей и различие реакций на них со стороны взрослых самцов и самок можно было бы попытаться рассмотреть с позиций альтернативных репродуктивных стратегий полов (Tokarz, 1995; Zamudio, Sinervo, 2003) как способ «избавления» от потенциальных (в будущем) конкурентов и обеспечения оседания на участке потенциальных половых партнеров. Однако, как мы уже упоминали, плотность населения оседлых животных определяется в первую очередь экологическими условиями. Кроме того, контингент высокоранговых особей, представляющих репродуктивное ядро поселений, пополняется не за счет ювенусов, а за счет уже достигших половой зрелости животных (Е. Целлариус, А. Целлариус, 2005; А. Целлариус, Е. Целлариус, 2006), каковые рекрутируются с равной вероятностью и из «бродяг», и из «кочевников» (Е. Целлариус, 2005). В случае же резкого одномоментного снижения численности на участке с благоприятными условиями, ее восстановление, как показано для *Zootoca vivipara*, идет за счет иммиграции взрослых особей с прилежащих субоптимальных участков с низкой плотностью населения, а не за счет миграций молодняка (Clobert et al., 1994).

На основании полученных данных не удастся выявить в районе исследований какого-либо недвусмысленного позитивного значения существующих взаимоотношений для особей любой социальной категории. В то же время «давление» на молодняк и стимуляция его к широким перемещениям имеют очевидное позитивное значение для жизнеспособности популяции в целом, способствуя заселению вновь возникающих участков, пригодных для обитания, и снижая уровень инбредной депрессии (Садыков, Бененсон, 1992; Soule, 1987; Davis, Howe, 1992; Clobert et al., 1994).

Благодарности

Авторы рады случаю выразить признательность Е.Н. Панову, Л.М. Мухаметову, Н.Б. Ананьевой, Ю.Г. Меньшикову, Л.Ю. Зыковой, Е.Н. Романовой, В.А. Черлину и Ю.И. Иванову за консультации и помощь в организации работ.

Исследования осуществлены при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (№ 01-04-63064 и 05-04-49468).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аракелян М.С. 2001. Скелетохронологическое исследование скальных ящериц Армении и некоторые вопросы их экологии: Дис. ... канд. биол. наук / Зоологический ин-т РАН. СПб. 210 с.

Бейли Н. 1964. Статистические методы в биологии. М.: Мир. 271 с.

Галоян Э.А., Целлариус Е.Ю. 2006. Структура индивидуального участка и особенности поведения самцов скальной ящерицы в щебнистой дубраве хребта Навагир // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. М.: Тов-во науч. изданий КМК. С. 92 – 99.

Даревский И.С. 1967. Скальные ящерицы Кавказа. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. 214 с.

Лакин Г.Ф. 1973. Биометрия. М.: Высш. шк. 343 с.

Панов Е.Н. 1983. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных // Итоги науки и техники. Сер. зоология позвоночных. М.: ВИНТИ. Т. 12. С. 5 – 70.

Польнова Г.В. 1990. Функциональная роль иерархической системы отношений в популяциях ящериц // Журн. общей биологии. Т. 51, № 3. С. 338 – 352.

Садыков О.Ф., Бененсон И.Е. 1992. Динамика численности мелких млекопитающих: концепции, гипотезы, модели. М.: Наука. 191 с.

Трофимов А.Г. 1975. Материалы по поведению скальных ящериц // Вторая Всесоюз. конф. молодых ученых по вопросам сравнительной морфологии и экологии животных: Тез. докл. М.: Наука. С. 156 – 157.

Трофимов А.Г. 1981 а Пространственная структура популяций партеногенетических и двуполых скальных ящериц Кавказа: Дис. ... канд. биол. наук / Зоологический ин-т АН СССР. Л. 179 с.

Трофимов А.Г. 1981 б Пространственная структура популяций некоторых партеногенетических и двуполых скальных ящериц Кавказа // Вопросы герпетологии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. Т. 1. С. 134 – 135.

Целлариус А.Ю. 1977. Экология сетчатой ящурки в Восточных Каракумах // Зоол. журн. Т. 56, № 2. С. 224 – 231.

Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю. 2001. Динамика пространственной структуры популяции *Lacerta saxicola* в широколиственных лесах хребта Навагир // Зоол. журн. Т. 80, № 7. С. 1 – 8.

Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю. 2005. Формирование и защита индивидуального пространства у самцов скальной ящерицы. Сообщение 1: Индивидуальный участок // Зоол. журн. Т. 84, № 9. С. 1123 – 1135.

Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю. 2006. Формирование и защита индивидуального пространства у самцов скальной ящерицы. Сообщение 2: Территория и территориальные отношения // Зоол. журн. Т. 85, № 1. С. 73 – 83.

Целлариус Е.Ю. 2005. Пространственно-этологическая структура популяционных парцелл у скальной ящерицы: Дис. ... канд. биол. наук / Зоол. ин-т РАН. СПб. 201 с.

Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю. 2002. Возрастные изменения и возможное значение сигнальной окраски у самцов скальной ящерицы с хребта Навагир // Зоол. журн. Т. 81, № 8. С. 970 – 977.

Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю. 2005. Использование пространства и социо-сексуальные отношения у скальной ящерицы // Современная герпетология (Саратов). Т. 3/4. С. 99 – 110.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВЗРОСЛЫХ И ЮВЕНИЛЬНЫХ ОСОБЕЙ

Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю. 2006. Изменение поведенческого репертуара при реагировании на особей противоположного пола у скальной ящерицы с хребта Навагир // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. М.: Тов-во науч. изд. КМК. С. 308 – 316.

Яблоков А.В., Баранов А.С., Розанов А.С. 1981. Популяционная структура вида (на примере *Lacerta agilis*) // Журн. общ. биол. Т. 42, № 5. С. 645 – 657.

Bradshaw S.D. 1971. Growth and mortality in a field population of *Amphibolurus* lizards exposed to seasonal cold and aridity // J. Zoology, Oxford. Vol. 165, № 1. P. 1 – 25.

Carpenter C.C., Ferguson G.W. 1977. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles // Biology of the Reptilia. New York: Academic Press. Vol. 7. P. 335 – 554.

Clobert J., Massot M., Lecomte J., Sorci G., de Fraipont M., Barbault R. 1994. Determinants of dispersal behavior: the common lizard as a case study // Lizard ecology / Eds. L.J. Vitt, E.R. Pianka. Princeton: Princeton University Press. P. 183 – 206.

Davis G.J., Howe R.W. 1992. Juvenile dispersal, limited breeding sites, and the dynamics of metapopulations // Theoretical Population Biology, San Diego. Vol. 41, № 2. P. 184 – 207.

Emlen S.T., Oring L.W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems // Science. № 4300. P. 215 – 223.

Fox S.F., McCoy J.K., Baird T.A. 2003. The evolutionary study of social behavior and the role of lizards as model organisms // Lizard social behavior / Eds. S.F. Fox, J.K. McCoy, T.A. Baird. Baltimore; London: The Johns Hopkins University Press. P. xi-xiv.

Heatwole H., Taylor J. 1987. Ecology of Reptiles. Sydney: Surrey Beatty and Sons PTY Limited. 325 p.

Jennrich R.J., Turner F.B. 1969. Measurement of non-circular home ranges // J. of Theoretical Biology, Orlando. Vol. 22, № 2. P. 227 – 236.

Krebs J.R., Davies N.B. 1992. Behavioural ecology. An evolutionary approach. Oxford: Blackwell Scientific Publications LTD. P. 263 – 294.

LeÁna J.P., Fraipont de M. 1998. Kin recognition in the common lizard // Behavioral Ecology and Sociobiology, Berlin. Vol. 42. P. 341 – 347.

Main A.R., Bull C.M. 1996. Mother-offspring recognition in two Australian lizards, *Tiliqua rugosa* and *Egernia stokesii* // Animal Behaviour, London. Vol. 52. P. 193 – 200.

Noble G.K., Bradley H.T. 1933. The mating behavior of lizards; its bearing on the theory of sexual selection // Annals of the New York Academy of Sci. Vol. 35. P. 25 – 100.

Rose B. 1982. Lizard home ranges: methodology and functions // J. of Herpetology. Vol. 16, № 2. P. 353 – 269.

Soule M. 1987. Viable populations for conservation. Cambridge University Press. 214 p.

Tokarz R.R. 1995. Mate choice in lizards: a review // Herpetological Monographs, Emporia. Vol. 9. P. 17 – 40.

Zamudio K.R., Sinervo B. 2003. Ecological and social contexts for the evolution of alternative mating strategies // Lizard social behavior / Eds. S.F. Fox, J.K. McCoy, T.A. Baird. Baltimore; London: The Johns Hopkins University Press. P. 83 – 106.

Zeh J.A., Zeh D.W. 2001. Reproductive mode and the genetic benefits of polyandry // Animal Behaviour, London. Vol. 61, № 6. P. 1051 – 1063.

А.Ю. Целлариус, Е.Ю. Целлариус, Э.А. Галоян

**INTERRELATIONS OF ADULTS AND JUVENILES OF ROCK LIZARD –
DAREVSKIA BRAUNERI (REPTILIA, SAURIA) IN NAVAGIR MOUNTAIN RIDGE**

A.Yu. Tsellarius¹, E.Yu. Tsellarius¹, and E.A. Galoyan²

¹ *Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
33 Leninskiy prosp., Moscow 119071, Russia
E-mail: ale5386@yandex.ru*

² *Lomonosov Moscow State University
Leninskie Gory, 1, Moscow, 119992, Russia
E-mail: edsmail@yandex.ru*

Both adult males and females react to juveniles like their reaction to females. The prevailing reaction of adult females are threat or attack, indifference was rarely observed, and orientation approaching was recorded extremely rare. Circumduction, as a common display stopping the aggression of territorial males (t-males), does not stop female's aggression. The prevailing response of non-territorial males (p-males) has distinct features of sexual aggression. The prevailing response of t-males to juveniles' routine behavior is indifference or orientation approaching, it was a threat in rare cases. The main response to circumduction is orientation approaching, no aggression has been observed. In t-males, unlike females and p-males, such a type of aggression as attacking has been never observed as well. Juveniles, however, avoid all the adults equally. In habitats densely populated with adults, the abundance of juveniles is lower and the level of their nomadism is higher than in sparsely populated habitats. In densely populated habitats, the juveniles are being displaced from the plots favorable for adults. The main role in this displacement is played by adult females. It is doubtful, however, that this displacement has any influence on the survival of juveniles, since they are able to successfully use a much broader spectrum of ecological conditions than adults, especially insolation and refuges which are the limiting conditions in the area under survey.

Key words: Lacertidae, behavioral ecology, social interrelations, social behavior.