

На правах рукописи

Эдуард Артасесович Галоян

**РОЛЬ СОЦИАЛЬНЫХ ОТНОШЕНИЙ
В ФОРМИРОВАНИИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ
СТРУКТУРЫ ПОСЕЛЕНИЙ БИСЕКСУАЛЬНЫХ И
ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВИДОВ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ**

03.02.04. – Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Москва, 2011

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова

Научные руководители: доктор биологических наук,
профессор
Борис Дмитриевич Васильев

кандидат биологических наук
Алексей Юрьевич Целлариус

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Алексей Васильевич Суров
ИПЭЭ РАН им. А. Н. Северцова

кандидат биологических наук
Галина Вячеславовна Полюнова
РУДН

Ведущее учреждение:
Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Защита диссертации состоится «16» мая 2011 г. в 15:30 часов на заседании Диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, Москва, ГСП-1, Ленинские горы, МГУ им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет, аудитория М-1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова

Автореферат разослан «11» апреля 2011 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук,
профессор



И. Р. Бёме

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. В последние десятилетия пристальное внимание исследователей привлекают факторы и механизмы внутривидовой конкуренции. Внутривидовая конкуренция обычно принимает форму устойчиво асимметричных агонистических отношений между особями разных категорий и приводит к регламентации доступа к ресурсам особей данной категории. Упомянутая регламентация в большинстве случаев состоит в установлении приоритета особи в пределах определенного пространства (территориальность) или/и в формировании определенной «очередности» доступа к ресурсу (иерархическая организация). В любом случае существование агонистических отношений ограничивает количество активных особей на единицу площади и определяет конфигурацию индивидуального пространства особи и взаиморасположение индивидуальных участков (Wynne-Edwards, 1962; Krebs, 1978; Гольцман, 1983; Панов, 1983; и др.) или/и время активности особи на данном участке (Creusere, Whitford, 1982).

Современными исследователями территориальность и иерархическая организация рассматриваются в терминах полового отбора и итоговой приспособленности. При этом основная масса работ посвящена территориальности и иерархии самцов, поскольку предполагается, что активная конкуренция свойственна в первую очередь самцам и что разнообразие стратегий самцов существенно выше, тогда как в основе стратегии самок лежит пассивный выбор партнера (Tokarz, 1995; Baird et al., 2003). Однако, ряд авторов, исходя из теоретических предпосылок, считает, что репродуктивное поведение и взаимоотношения самок должны быть более разнообразны и что в первую очередь именно стратегии самок определяют успех размножения (Stews, 1998). В то же время, взаимоотношения самок в не меньшей мере, чем взаимоотношения самцов, определяют предельную плотность населения и, таким образом, численность и жизнеспособность популяции в целом.

Таким образом, изучение факторов и механизмов взаимоотношений самок является в настоящий момент одной из актуальных проблем поведенческой экологии. Ящерицы являются крайне удобным объектом для исследований подобного рода (Huey et al., 1981; Fox et al., 2003). Как оказалось, по сложности и разнообразию социальных отношений ящерицы мало уступают птицам и млекопитающим (Baird et al., 2003; O'Connor, Shine, 2003; Chapple, 2006; Kerr, Bull, 2006). В то же время социальные отношения самок ящериц не «обременены» постнатальной заботой о потомстве. Кроме того, среди ящериц существуют пары близкородственных бисексуальных и партеногенетических видов. Сравнительный анализ социальной организации таких видов может позволить вычленить особенности поведения, связанные с половым отбором и особенности, связанные с конкуренцией за ресурсы.

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы состояла в выявлении социальных механизмов, определяющих различия в пространственной структуре поселений партеногенетических и бисексуальных видов скальных ящериц. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Выбрать модельные объекты – партеногенетический и бисексуальный виды скальных ящериц.
2. Сравнить особенностей питания, суточной активности, размножения, роста и продолжительности жизни у выбранных видов скальных ящериц.

3. Описать и сравнить структуру индивидуальных участков самок партеногенетического и бисексуального видов.

4. Описать и сравнить пространственное распределение самок в поселениях изучаемых видов.

5. Описать и сравнить взаимоотношения между взрослыми и ювенильными особями в поселениях бисексуального и партеногенетического видов.

6. Описать и сравнить взаимоотношения между самками в поселениях бисексуального и партеногенетического видов.

7. Выявить факторы, определяющие различия в пространственной организации поселений и плотности населения партеногенетических и бисексуальных видов скальных ящериц.

Научная новизна работы. Впервые проведено детальное сравнение особенностей экологии и пространственно-этологической структуры бисексуального (*D. brauneri*) и партеногенетического (*D. armeniaca*) видов скальных ящериц. Детально описана структура индивидуальных участков и варианты использования пространства партеногенетическими скальными ящерицами, проведено сравнение с аналогичными характеристиками у самок бисексуального вида. Выявлена разница в особенностях социального поведения, объясняющая принципиальные различия в использовании пространства однополыми и обоеполыми видами скальных ящериц. На основании полученных данных предложена гипотеза, объясняющая различия социальных механизмов регуляции плотности населения и вариантов использования пространства самками в поселениях изучаемых видов.

Теоретическое и практическое значение работы. Данные диссертации дополняют существующие представления о роли средовых и социальных факторов в регуляции плотности населения и стратегий использования пространства. Знания о социальном поведении партеногенетических видов позволяют приблизиться к пониманию причин происхождения однополых видов позвоночных животных. Материалы диссертации дополняют курсы по общей зоологии, поведению животных и герпетологии, читаемые в высших учебных заведениях.

Апробация работы. Основные результаты исследований были представлены в виде докладов на 2 международных и 5 российских конференциях: XIII Международной конференции студентов и молодых ученых «Ломоносов-2006» (Москва, МГУ), III съезде Герпетологического общества им. А.М. Никольского при РАН (Пушино-на-Оке, 2006), IV Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2007), 14-м (Порту, Португалия, 2007) и 15-м (Кушадасы-Айдын, Турция, 2009) конгрессах Европейского герпетологического общества, на конференциях молодых ученых ИПЭЭ РАН (Москва, 2006, 2010); на межлабораторном семинаре в ИПЭЭ РАН (Москва, 2011); на семинаре кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ (Москва, 2011).

Публикации. По материалам диссертации опубликованы 9 печатных работ, из которых 3 статьи в журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 184 страницах, состоит из введения и 6 глав, заключения и выводов, содержит 16 таблиц и 55 рисунков. Список литературы включает 76 источников на русском и 173 на английском языке.

Благодарности. Я выражаю глубокую благодарность своим научным руководителям, к.б.н. А. Ю. Целлариусу и д.б.н., профессору Б. Д. Васильеву. Кроме того, я искренне признателен за поддержку, советы и помощь в овладении методиками полевых и лабораторных исследований Е. Ю. Целлариус. Я хотел бы сказать отдельное спасибо Н. А. Формозову, Д. В. Семенову и С. В. Огурцову за

ценные указания и помощь при работе с текстом, а также выразить благодарность остальным сотрудникам кафедры зоологии позвоночных МГУ. Также я хотел бы поблагодарить за помощь в организации полевых работ директора Утришской биологической станции ИПЭЭ РАН, д.б.н., Л. М. Мухаметова, заведующего кафедрой зоологии Ереванского государственного университета д.б.н., профессора Ф. Д. Даниеляна, зав. лабораторией герпетологии ЗИН РАН, д.б.н., профессора Н. Б. Ананьеву, а также Н. С. Асатрян и директора Дилижанского национального парка А. Г. Давтяна. Отдельную благодарность я хотел бы выразить своим друзьям А. Тер-Восканян, М. Тер-Восканян, Г.Ю. Папову, М.С Аракелян, Т. Хайрапетяну из Ереванского государственного университета, без помощи которых данная работа была бы невозможна. Исследования были поддержаны РФФИ (05-04-49468).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение. В данном разделе обоснована актуальность темы, сформулированы основные цели и задачи настоящего исследования.

ГЛАВА 1. Обзор литературы

Проведен обзор работ, посвященных проблеме регуляции плотности населения у позвоночных животных вообще и у ящериц в частности. Обсуждается связь пространственного размещения особей, социальных отношений, конфигурации индивидуального пространства, стратегий фуражирования и поиска половых партнеров.

На основании литературных данных произведен обзор вопроса о распространении партеногенеза в различных группах ящериц, рассмотрены механизмы происхождения партеногенетических видов. Обсуждаются литературные данные, касающиеся особенностей поведения и экологии однополых ящериц родов *Darevskia*, *Cnemidophorus* и *Heteronotia* и преимуществ/недостатков партеногенетического размножения в разных экологических условиях.

Рассмотрены особенности систематики, распространения и морфологии бисексуальных и партеногенетических скальных ящериц рода *Darevskia*. На основании литературных данных обоснован выбор модельных объектов. Работы были начаты с изучения пространственно-социальных отношений ящерицы Браунера (*D. brauneri*) и, таким образом, на определенном этапе встала проблема выбора партеногенетического «вида-двойника». В результате анализа литературных данных и рекогносцировочных исследований была выбрана армянская ящерица (*D. armeniaca*). Хотя этот вид относится к другой кладе рода *Darevskia*, однако по размерам и пропорциям тела, окраске, биотопическому размещению и ряду других особенностей наиболее близок к ящерице Браунера. Кроме того, именно для этого вида, согласно литературным данным, зарегистрирован наиболее высокий уровень плотности в агрегациях.

ГЛАВА 2. Методы исследований и собранный материал

2.1. Место и время проведения работ. Работы с бисексуальным видом (скальная ящерица Браунера) проводились в районе Малого Утриша (44°42'СШ, 37°28'ВД, около 25 км от Новороссийска) в широколиственных лесах с преобладанием граба, бука и дуба, на южном макросклоне хребта Навагир (200-400 м над ур. моря). Партеногенетический вид (армянская скальная ящерица) изучали на севере Армении в аналогичных биотопах в районе Анкаванской биологической станции Ереванского университета (40°37'СШ, 44°33'ВД, около 50 км к северу от Еревана, 1600 м. над. ур. моря) и в Дилижанском национальном парке (40°45'СШ,

44°52"ВД, около 65 км к северо-востоку от Еревана, 1400 м. над ур. моря), основные наблюдения проводили в последнем пункте, на южном макросклоне Иджеванского хребта, где изредка встречали еще два вида скальных ящериц: партеногенетический – ящерица Ростомбекова (*D. rostombekovi*), и бисексуальный – куринская ящерица (*D. portschinskii*). Работы проводили в период с начала мая по конец июля, в Армении в 2007-2010 гг., в районе Утриша в 2005-2007 гг., кроме того, в диссертацию включены некоторые материалы, собранные А.Ю. Целлариусом и Е.Ю. Целлариус в 1997-1998 гг.. В районе Утриша были заложены две постоянные пробные площади, на которых производили индивидуальное мечение ящериц и длительные визуальные наблюдения, в Дилижанском национальном парке – одна. Пробные площади, размер которых составил от 2500 до 5400 м², были закартированы. В дальнейшем на схемы пробных площадей были наложены сетки со стороной квадрата в масштабе 0,5 м.

2.2. Учеты численности. Учеты проводили на нескольких постоянных маршрутах, заложенных в разных биотопах за пределами постоянных пробных площадей. Плотность населения ящериц рассчитывали по средней дальности обнаружения (Kendeigh, 1944; Равкин, 1969).

2.3. Отлов и мечение. В пределах пробных площадей по возможности все особи отлавливали (табл. 1) и метили одновременно двумя способами: путем ампутации двух дистальных фаланг 1-3 пальцев по определенной схеме (кодировался индивидуальный номер животного) и путем закрепления на спине 1-2 бусин разных цветов, позволявших идентифицировать животное в ходе визуальных наблюдений (Fisher, Muth, 1989). Всех отловленных животных измеряли, регистрировали травмы, в том числе подкожные гематомы от укусов сородичей. Большинство регулярно встречающихся в пределах пробной площади ящериц метили в первую неделю полевого сезона.

Таблица 1. Общий объем полученного материала.

	хр. Навагир (ящерица Браунера)	хр. Иджеванский (армянская ящерица)
протяженность маршрутных учетов, км	85	20
общее число помеченных самок	74	75
число измерений температуры тела	62	21
число самок с точно установленным возрастом	46	15
число самок, для которых установлена конфигурация индивидуального участка	17	18
продолжительность визуальных наблюдений, ч	782	231
число зарегистрированных контактов между самками	236	171

2.4. Температуры активности. Для определения температур тела ящериц в период активности производились специальные отловы за пределами пробных площадей. Температуру тела измеряли ректально сразу после поимки животного электротермометром, сконструированным на базе электронного мультиметра М-803/В, и электронным термометром АТ1005, сразу после этого измерялась температура субстрата и воздуха в месте поимки животного. Кроме того, ежедневно, несколько раз в сутки на пробных площадях измеряли температуру почвы на поверхности и на глубине 30 см и температура приземного слоя воздуха.

2.5. Определение возраста ящериц. Точный возраст ящериц определяли скелетохронологическим методом на препаратах фаланг пальцев, ампутированных

при мечении (Castanet, Smirina, 1990). Особи в возрасте после первой зимовки, до середины лета после второй зимовки и после третьей зимовки существенно различаются по размерам тела, и эти возрастные категории различали визуально и на основании промеров длины тела.

2.6. Рацион. В ходе визуальных наблюдений регистрировались все случаи поедания корма, при возможности отмечался приблизительный размер и систематическая принадлежность объекта (обычно до отряда).

2.7. Визуальные наблюдения. Основной массив данных был получен именно этим способом. В дни, когда ящерицы были активны, пробные площади в течение от 1 до 5-6 часов осматривались в бинокль 1-2 наблюдателями. Наблюдатель по возможности долго удерживал в поле зрения одну из случайно выбранных меченых особей, при этом в полевом дневнике стенографически регистрировали и привязывали к нанесенным на карту-схему площадки ориентирам все перемещения особи и ее поведение. Одновременно регистрировали местоположение других меченых особей, находившихся в поле зрения. Далее записи расшифровывали и заносили в журнал. В меньшем объеме для уточнения тонких особенностей моторики в ходе взаимодействий ящериц применяли видеосъемку. В промежутках между наблюдениями за отдельными животными производили регулярные обходы пробной площади, в ходе которых отмечали положение и поведение ящериц, которые находились на окраине поселения или выходили за его предела.

Особенностью данной методики наблюдений является то, что исследователь сосредотачивал свое внимание на отдельных, как правило, наиболее часто встречаемых животных. Безусловно, при таком подходе мы сталкиваемся с недостатком данных по поведению редко встречающихся индивидуумов. Однако при этом мы располагаем максимально подробными, часто многолетними данными о поведении, контактах и перемещениях особей, составляющих основу поселения.

Полученные наблюдения трансформировали в точки регистрации двух типов, которые наносили на картосхему пробной площади (Adams, Davis, 1967):

1. Точки неподвижности: если активность продолжается в данном квадрате сетки минуту, то ставится одна точка, если более минуты, то ставится такое число точек, которое отражает время пребывания ящерицы на одном месте (по точке в минуту).

2. Точки передвижения, которые ставили, когда особь, за которой наблюдали, перемещалась, пересекая квадраты сетки. В каждом квадрате, границы которого были дважды пересечены, ставили одну точку регистрации. Данный метод был выбран потому, что при перемещениях ящерица в среднем пересекает один квадрат в минуту.

Для определения структуры индивидуального участка использовали данные, полученные на особях, у которых суммарное количество точек регистрации за один сезон наблюдений превышает 200-300. По нашим данным, это минимальное достаточное количество точек, при котором выделяется вся зона интенсивного использования, зоны комфорта и большая часть индивидуального участка у ящериц, изучаемых видов.

2.8. Программное обеспечение и статистическая обработка. Геоинформационная система создана при помощи программ MapInfo 6.5., ArcView 3.2., расчеты производились в программах Microsoft Excel, Statistica 7.0. При сравнении выборок и установлении зависимостей применялись стандартные критерии и коэффициенты, рекомендованные в руководствах по математической и в специальной зоологической литературе (Бейли, 1964; Лакин, 1973).

Для определения доминантов и субординантов был рассчитан модифицированный индекс доминирования Дэвидса, который определяется числом побед и поражений особи: $DS = w + w_2 - L - L_2$, где w – сумма долей побед данной особи над другими особями, w_2 – сумма произведений долей побед над определенными особями на индекс w этих особей, L – сумма долей проигрышей данной особи по отношению к другим, L_2 – сумма произведений долей проигрышей, на L каждой особи, которой данная проиграла (Gammel et al., 2003).

ГЛАВА 3. Основные черты биологии модельных видов скальных ящериц

3.1. Биотопическое размещение и плотность населения изучаемых скальных ящериц. Разнообразие ландшафтов и биотопов, в которых встречаются бисексуальные и партеногенетические виды скальных ящериц, практически одинаково, пространственное размещение многих видов в одних биотопах (Даревский, 1967; Tarkchnishvili et al., 2010).

Набор биотопов в разных районах наших исследований сходен, при этом сходны и биотопические предпочтения модельных видов. При этом, по нашим данным, которые хорошо согласуются с литературными (Даревский, 1967; Даниелян, 1971; Трофимов, 1981) максимальная плотность населения партеногенетических видов существенно выше (табл. 2). Причем в некоторых местах армянские ящерицы образуют агрегации, в которых количество ящериц на 1 м^2 может достигать 30-40 особей (Даревский, 1967; Трофимов, 1981, собственные наблюдения).

Таблица 2. Средняя максимальная плотность населения (особей/га) скальных ящериц в различных биотопах в районах исследований (по данным маршрутных учетов, звездочкой отмечены партеногенетические виды).

	сомкнутые грабово-буковые леса	светлые дубравы	травянистые биотопы	каменистые рудеральные биотопы
<i>D. brauneri</i>	17.3±4.05	8.4±2.65	отсутствует	единична
<i>D. armeniaca*</i>	112,8±10,62	60,2±7,76	195.7±13.99	отсутствует
<i>D. unisexualis*</i>	отсутствуют	отсутствуют	5,1±2,26	116,9±10,81
<i>D. portschinskii</i>	5,0±2,24	—	—	отсутствует

Распределение скальных ящериц в биотопе обычно неравномерно и связано с наличием и распределением разнообразных интрабиотопических элементов: выходов горных пород, валежника, крупных камней, зданий и иных каменных строений. По нашим данным, в сомкнутых широколиственных лесах места с повышенной численностью ящериц приурочены к «окнам» – местам выпадения крупных деревьев, перекресткам дорог и лесным опушкам, где у ящериц есть возможность для баскинга.

3.2. Рост и продолжительность жизни. По нашим данным, размеры тела новорожденных и половозрелых особей в районах исследований статистически неразличимы (t-критерий Стьюдента, $p > 0,05$). Резкое снижение скорости роста у обоих видов происходит после 3-4 зимовки. Особей, перезимовавших один раз мы будем называть ювенильными, самок перезимовавших 2 или 3 раза мы условно называем молодыми, а перезимовавших более 4-х раз – взрослыми. Средняя продолжительность жизни особей обоих видов, достигших половой зрелости была близка к 10 годам.

3.3. Факторы смертности. Основной фактор смертности ящериц Браунера – гибель на зимовке, гибель от хищников не превышает 20% от всех случаев гибели

(Целлариус Целлариус, 2009). По армянской ящерице точных данных нет, но доля половозрелых особей с автотомированным хвостом практически одинакова (у Браунера 35,7%, $n = 70$ и 38,2%, $n=55$ у армянских ящериц).

3.4. Размножение. В районах исследований самки обоих видов начинали откладывать яйца после третьей зимовки, у всех возрастов только одна кладка за сезон, сроки откладки яиц у обоих видов наступают в начале-середине июля, в зависимости от погодных условий. Объем кладки у самок обоих видов, по литературным данным (Даревский, 1967), практически одинаков на всем протяжении ареалов. Среднее количество яиц в кладке изучаемых видов равняется пяти.

3.5. Термопреферендум и суточная динамика активности. Температура тела в период активности у обоих видов составляет 31-32°C. Суточная динамика активности при прочих равных условиях (экспозиция склона, затененность биотопа) также практически одинакова. Несмотря на существенные различия в высоте над уровнем моря, сроки выхода с зимовок и ухода на зимовку и период откладки яиц не отличаются, что связано, очевидно, с тем, что район с большей высотой находится значительно южнее.

3.6. Питание. Согласно нашим наблюдениям, питание у изучаемых видов ящериц оппортунистично, рацион определяется наличием подходящих объектов и может изменяться в различные периоды сезона активности. В состав рациона входят разнообразные насекомые, черви, паукообразные, моллюски, ракообразные и многоножки. Подавляющее большинство корма модельные виды добывают в рамках фуражировочной стратегии «крейсирования» (*cruise foraging*), а тактика фуражирования (in sense Regal, 1983) зависит от количества пищи. В условиях избытка пищи (в оптимальных биотопах, в буково-грабовых лесах) преобладает тактика *sit-and-wait*, в то время как в условиях недостатка пищи (в щебнистой дубраве или в местах с повышенной плотностью населения партеногенетических ящериц) пища добывается преимущественно попутно, во время перемещений.

3.7. Бюджет времени. Более 60% времени, пребывания на поверхности ящерицы пребывают в неподвижности, чаще всего связанной с баскингом. От 10-20 % бюджета времени самки тратят на перемещения. Фуражировочная активность занимает 5-10% бюджета времени. Основное отличие заключается в том, что партеногенетические самки достоверно больше времени (7,9% против 1,4%) затрачивают на интрасексуальные контакты (критерий Манна-Уитни, $p<0,05$).

3.8. Обсуждение главы 3. Влияние особенностей биологии бисексуальных и партеногенетических видов скальных ящериц на плотность населения в поселениях

Температурные, кормовые и защитные условия в месте изучения ящерицы Браунера и армянской ящерицы различаются несущественно, что, собственно, и ожидалось на основании сходства биотопов, в частности состава растительности. О сходстве условий свидетельствуют, в том числе, совпадение сроков размножения, вылупления молодняка, выхода с зимовки, упитанности животных, доли травмированных особей. Интересно, что высокая плотность населения армянских ящериц приводит, очевидно, к уменьшению удельной доступности корма, о чем свидетельствует, в частности, различие тактик фуражирования. Однако мы не видим оснований для объяснения порядковых различий плотности населения экологически и морфологически очень близких видов ящериц в сходных биотопах (табл. 2) за счет различий экологических условий.

Продолжительность жизни взрослых самок обоих изучаемых видов сопоставима и приближается к 10 годам, плодовитость и время наступления половой зрелости у самок армянской ящерицы и ящерицы Браунера также принципиально не

различаются. Так как самки обоих видов откладывают яйца в одно и то же время, мы полагаем, что в сходных экологических условиях выживаемость ювенильных особей также должна быть одинаковой, о чем, в частности, свидетельствуют исследования предыдущих лет (Сергеев, 1939; Даревский, 1967).

Безусловно, количество потомков на каждую особь в популяции партеногенетического вида, приблизительно в два раза больше, чем в популяции бисексуального вида, где самцы составляют приблизительно половину особей. Однако, учитывая высокую продолжительность ящериц обоих видов и длительность существования поселений бисексуального вида (не менее 15 лет, Целлариус, Целлариус, 2009), разница в скорости размножения не может определять различия в плотности населения в поселениях однополых и обоеполых видов скальных ящериц.

Простой расчет показывает, что при условии достижения половой зрелости самок на 3-м году жизни и количестве яиц в кладке равному 5, число потомков одной армянской ящерицы в поселении, обитающем на площади 1 га, уже на 6 год достигнет 362, а на 7-й год – 822 особей. Потомство одной самки ящерицы Браунера при аналогичных условиях достигнет 354 только на 8 год и 622 – на 9 год, что тоже достаточно быстро. Иными словами, в сходных экологических условиях, скорость размножения позволяет ящерицам бисексуального вида, пусть с некоторым запозданием, достигнуть в локальном поселении плотности населения, сопоставимой с тем, что мы наблюдаем у занимающих близкую экологическую нишу партеногенетических видов, однако этого не происходит. С учетом этих обстоятельств мы полагаем, что различия в локальной плотности населения (фактически, различия в степени агрегированности особей) определяются какими-то социальными механизмами.

ГЛАВА 4. Использование пространства

4.1. Основные структурные элементы индивидуальных участков. У самок скальной ящерицы различается два основных типа перемещений: эксплуатационные, экскурсионные и миграционные, достаточно хорошо отличающиеся по сопутствующему поведению и в целом соответствующие аналогичным типам перемещений мелких млекопитающих (Madison, 1985). Ко второму типу относятся, в том числе, и перемещения между фрагментами структурных элементов индивидуального пространства. В пределах индивидуального пространства (в смысле, Иваницкий, 1989) мы выделяли **индивидуальный участок**, определяемый нами как область, оконтуренную способом выпуклого многоугольника и содержащую все точки регистрации особи в ходе эксплуатационных перемещений. В пределах индивидуального участка практически у всех особей четко выделяются **зоны интенсивного использования** – область, в пределах которой протекает основная доля рутинной активности животного (процедура выделения по Samuel et al., 1985). По аналогичной процедуре в пределах индивидуального участка выделяются зоны комфорта, в которых ящерица проводит более 70% времени активности, и в которых происходит подавляющее большинство социальных контактов и протекает рутинная активность ящерицы: баскинг, отдых, питание.

4.2. Использование пространства ювенильными особями. По-видимому, у ювенильных особей существует два способа использования пространства. В одном случае животное перемещается по неправильной замкнутой траектории, задерживаясь на одном месте обычно не более нескольких часов, исключая пасмурные дни, по пространству более 0,5 га. Каждый цикл перемещений занимает от 7 до 16 дней. Во втором случае существует компактный временный индивидуальный участок площадью до 40 м², который используется 3-6 дней, затем

смещается на расстояние до 28 метров. Т.о., участок перемещается по неправильной траектории в пределах пространства около 1 га. Полных данных о конфигурации индивидуального пространства не получено ни для одной особи, вполне вероятно существование промежуточных ситуаций или периодов бродяжничества, чередующихся с периодами правильного использования пространства.

4.3. Основные варианты использования пространства самками. Всех самок, по которым мы располагаем достаточно полными данными, можно разделить на несколько категорий. У нас нет оснований отвергать возможность промежуточных состояний, но на наших пробных площадях мы с ними не сталкивались.

Оседлые. Индивидуальный участок цельный, компактный, его конфигурация остается практически неизменной в течение 3-х и более лет. Большинство самок относящихся к этой категории – взрослые. В работу вошли данные по 6 оседлым самкам ящерицы Браунера. Среди армянских ящериц такой способ эксплуатации пространства не зарегистрирован.

Оседло-кочевые. По размерам и конфигурации индивидуального участка не отличается от такового оседлых самок, но месторасположение участка не реже раза в год смещается на расстояние от 10-20 до нескольких сотен метров. У армянской ящерицы к этой категории относятся как молодые, так и взрослые самки. У ящерицы Браунера – преимущественно молодые самки, а если взрослые, то не старше 6 лет. В работу вошли данные по 8 молодым оседло-кочевым самкам ящерицы Браунера и по 10 молодым и 10 взрослым оседло-кочевым самкам.

Кочевницы. Индивидуальный участок состоит из двух или более фрагментов, используемых поочередно, каждый в определенный период сезона активности. Конфигурация каждого фрагмента подобна конфигурации индивидуального участка оседлых особей. В данной категории наблюдались самки всех возрастов. В диссертацию вошли данные о поведении и структуре индивидуальных участков 5 взрослых и 4 молодых кочевниц из поселения ящерицы Браунера и 7 взрослых и 3 молодых кочевниц армянской ящерицы.

Транзитные особи. Это самки, которые появлялись на пробной площади на срок не более 5 дней, обычно на несколько часов. В пределах пробных площадей у них никогда не формировались индивидуальные участки с устойчивой структурой. Вероятно, это экскурсирующие особи трех перечисленных выше категорий или кочевницы на переходе из одного фрагмента индивидуального участка в другой.

4.4. Вероятные пути онтогенетического формирования использования пространства. У ящерицы Браунера оседло-кочевой способ использования пространства, это, по сути, начальный этап формирования оседлого образа жизни, к которому самка переходит после периода перекочевок, продолжающегося, в норме, до 4 лет, но иногда дольше или (зарегистрирован единственный случай) этот период вообще отсутствует и самка оседает на одном месте сразу после 1-2 зимовок. Вполне вероятно, что к оседлости переходят ювенильные особи с «плавающим» индивидуальным участком. Кочевой образ жизни, зарегистрированный у самок всех возрастов, вполне вероятно, свойственен для особей, которые в ювенильный период кочевали по замкнутой траектории. Данными о возможности перехода от оседлого к кочевому образу жизни, или наоборот, мы не располагаем. Аналогичная ситуация, очевидно, имеет место и у армянской ящерицы, с той разницей, что переход к окончательной оседлости у них не наблюдался.

4.5. Структура индивидуальных участков самок. У всех самок обоих видов в пределах индивидуального участка или его сезонного фрагмента существует отчетливо выраженная зона интенсивного использования, у взрослых особей чаще единая с 2-5 зонами комфорта, у молодых состоящая из 2-3 фрагментов, в каждом из

которых расположена одна зона комфорта. Различий в площади индивидуальных участков, зон интенсивного использования и зон комфорта у оседлых и оседло-кочевых самок ящерицы Браунера и армянской ящерицы обнаружено не было (тест Манна-Уитни, $p=0,3$). В среднем площадь участка у оседлых и оседло-кочевых самок обоих видов равнялась $153\pm 77,1$ м², площадь зоны интенсивного использования – $5,3\pm 3,44$ м², а общая площадь зон комфорта – $1,8\pm 1,09$ м² ($n=29$). Зоны комфорта всегда располагались на интрабиотопических элементах местности (крупные камни, поваленные стволы и т.п., площадь которых менее 10%), только при наличии в непосредственной близости укрытий (норы, пустоты между камнями, груды сухих веток и т.п.) и обязательно при условии освещения прямым солнечным светом на протяжении хотя бы 1-2 часов. Ночные убежища (1-3 у каждой особи) в подавляющем большинстве случаев расположены в пределах зон комфорта или в непосредственной близости от них. В течение суток самка переходит от одной зоны комфорта к другой в связи с изменением освещенности. В целом конфигурация индивидуального участка каждой особи довольно консервативна, изменения происходят в том случае, когда меняются условия освещенности (разрастание кроны или, наоборот, падение крупной ветки или дерева целиком) или защитные условия (в результате штормовых ветров, паводков, оползней). Все самки периодически совершали экскурсии за пределы индивидуального участка, продолжительностью от десятка минут до нескольких часов, изредка до двух дней. Места откладки яиц у самок ящериц Браунера в районах исследований всегда размещались за пределами индивидуального участка. У нас есть основания полагать, что некоторые армянские ящерицы откладывали яйца в пределах пробной площади.

4.6. Использование пространства самцами ящерицы Браунера. В поселениях ящерицы Браунера четко различается два типа оседлых самцов. Самцы первого типа обладают индивидуальными участками площадь которых может достигать 700 м², а внутренняя структура (зоны комфорта и зона интенсивного использования) не выделяются. У самцов второго типа структура индивидуальных участков подобна таковой у оседлых самок, но средние размеры, как самого участка ($274\pm 135,3$ м², $n = 11$), так и зоны интенсивного использования, достоверно больше (тест Манна-Уитни, $p < 0,05$, $n_1 = 7$, $n_2 = 9$).

В пределах зоны интенсивного использования самцы второго типа проявляют агрессию по отношению ко всем другим особям своего пола и всегда одерживает победу, то есть эта часть индивидуального участка является территорией данного самца (в смысле Burt, 1943). В пределах территории существуют отчетливо выраженные маршруты патрулирования (форма поведения, отсутствующая у самок и нетерриториальных самцов), связывающие между собой зоны комфорта. По данным Е. Ю. Целлариус (2005), самец, приобретя статус территориального, не менял место расположения индивидуального участка до конца жизни. Нетерриториальные самцы проявляли прямую агрессию в адрес других самцов (любого статуса) в единичных случаях, при этом ограничивались угрозой (гл. 5). Изредка эти самцы меняли месторасположение индивидуального участка подобно оседло-кочевым самкам.

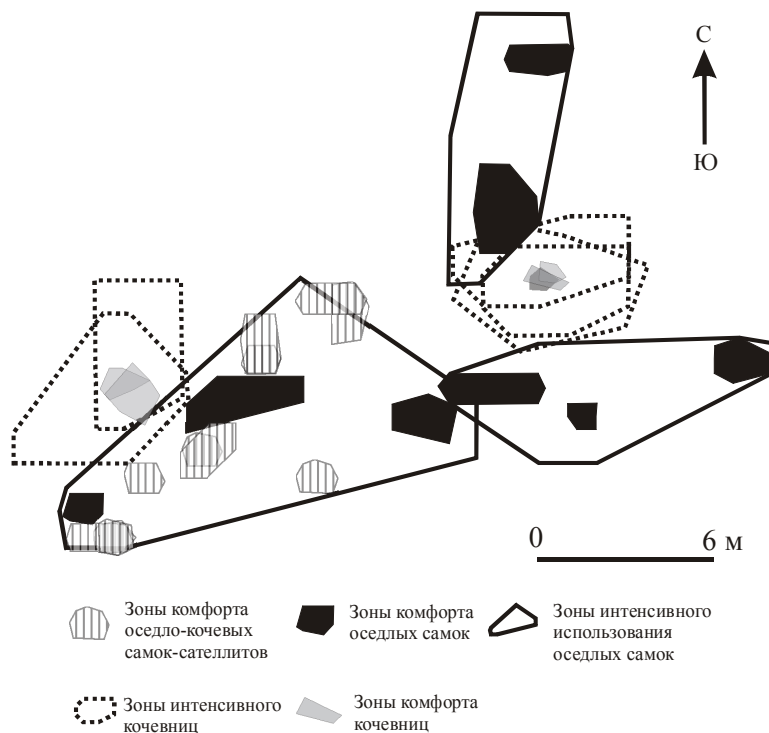
Участки территориальных самцов могли частично перекрываться, но территории не перекрывались никогда. Участки нетерриториальных самцов могут полностью перекрываться как друг с другом и обычно накрывают участки территориальных особей своего пола. В пределах территорий других самцов нетерриториальные самцы вели себя незаметно и скрывались за неровностями рельефа.

4.7. Взаиморасположение индивидуальных участков самцов и самок. Зоны интенсивного использования оседлых и оседло-кочевых самок перекрывались

обычно с территориями двух, реже одного или трех самцов, а у кочевниц чаще всего с территорией только одного самца. Т.о., в пределах территории каждого самца располагались, полностью или частично, зоны интенсивного использования и зоны комфорта и нескольких самок, от 2 до 6. Зоны комфорта самца всегда приурочены к зонам комфорта одной из самок (иногда и к 1-2 зонам комфорта еще одной самки). Сеть маршрутов патрулирования охватывает зоны комфорта данного самца, а значит, и совпадающие с ними зоны комфорта соответствующей самки, а также часть зон комфорта прочих самок (Целлариус, Целлариус, 2006). В случае смещения зон комфорта самок, вслед за ними смещаются зоны комфорта самца, и меняется конфигурация сети патрульных маршрутов.

4.8. Взаиморасположение индивидуальных участков самок.

Индивидуальные участки самок ящерицы Браунера в местах разрыва лесного полога в буково-грабовом лесу (поселения с высокой плотностью населения) могли перекрываться более, чем на 80% и их расположение друг относительно друга, на первый взгляд, случайно. Однако взаиморасположение зон интенсивного использования и зон комфорта определенным образом упорядоченно. Зоны интенсивного использования взрослых оседлых самок были всегда разобщены (рис. 1). Зоны интенсивного использования оседло-кочевых самок располагались преимущественно в пределах зоны интенсивного использования той или иной оседлой самки. Использование оседло-кочевой особью зон двух взрослых самок одновременно не зарегистрировано, хотя редкие заходы в зоны интенсивного использования соседок наблюдались достаточно регулярно. Зоны интенсивного использования оседло-кочевых самок, «привязанных» к одной и той же оседлой

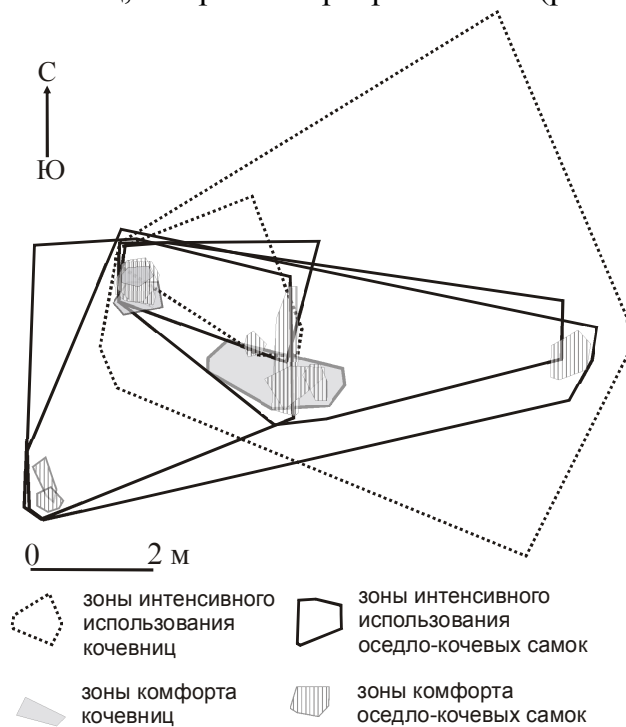


самке (условно будем называть таких самок сателлитами оседлой), числом до 5 особей, чаще 2-3, широко перекрывались друг с другом. Однако зоны комфорта оседлой самки никогда не перекрывались с зонами комфорта сателлитов.

Рис. 1. Взаиморасположение зон интенсивного использования трех взрослых оседлых самок, четырех оседло-кочевых сателлитов одной из оседлых самок и пяти взрослых кочевниц в поселении ящериц Браунера в 1998 г.

Что касается кочевниц, как молодых, так и взрослых, то их зоны комфорта могли широко перекрываться друг с другом. Зоны интенсивного использования при этом располагались или полностью вне пределов зон интенсивного использования оседлых самок, или перекрывались с ними не более чем на 15%. В поселении с относительно низкой плотностью населения, в щелочистой дубраве, индивидуальные участки самок в большей степени разобщены, однако общий принцип взаиморасположения зон интенсивного использования и зон комфорта остается неизменным.

У армянской ящерицы, даже в поселениях с относительно низкой плотностью населения, в дубово-грабовом лесу индивидуальные участки, зоны интенсивного использования и зоны комфорта у самок всех возрастов, как оседло-кочевых, так и кочевниц, широко перекрываются (рис. 2). Одну общую зону комфорта могут использовать до 6-7 особей. В



разнотравной дубраве в Анкаване, где в конце июня 2007 г. нами была обнаружена агрегация, в которой количество особей на 1 м^2 достигало 35 особей, зоны интенсивного использования 49 самок были сосредоточены вокруг одного совместного убежища, у которого формировалась одна коллективная зона комфорта.

Рис. 2. Расположение зон интенсивного использования и зон комфорта у 4-х оседло-кочевых самок и 2-х кочевниц в поселении армянских ящериц в 2010 г.

4.9. Монополизация пространства самками скальных ящериц.

Коэффициент монополизации (КМ)¹ зон комфорта взрослых оседлых самок ящериц Браунера приближается к 1 и достоверно выше (табл. 3), чем у оседло-кочевых самок (тест Манна-Уитни, $p < 0,01$; $n_1 = n_2 = 10$), и выше, чем у кочевниц (тест Манна-Уитни, $p < 0,05$; $n_1 = 10$, $n_2 = 5$), у которых он редко превышает 0,5. Уровень монополизации зон комфорта у оседло-кочевых самок и у кочевниц достоверно не различается.

У армянских ящериц в дубово-грабовом лесу в Дилижане у самок разных возрастов и с разной стратегией использования пространства КМ зон баскинга достоверно не отличается, при этом он не отличается также от КМ оседло-кочевых и кочевых самок ящерицы Браунера. Но, в то же время, он достоверно ниже, чем у оседлых самок бисексуального вида (табл. 3; тест Манна-Уитни, $p < 0,01$; $n_1 = 30$, $n_2 = 10$).

У оседлых самок ящерицы Браунера обнаружена сильная связь монополизации зоны комфорта с посещаемостью этой зоны самцом² – чем выше посещаемость самцом, тем выше уровень монополизации. У оседло-кочевых особей эта связь выражена слабее (рис. 3). При этом и посещаемость самцом зон комфорта оседлых самок достоверно выше, чем оседло-кочевых (в среднем 0,68 и 0,44 соответственно, различия статистически значимы, тест Манна-Уитни, $p < 0,05$, $n_1 = n_2 = 10$). У кочевниц такая связь отсутствует, хотя посещаемость самцами зон комфорта кочевниц не отличается достоверно от посещаемости зон комфорта оседлых самок (рис. 3).

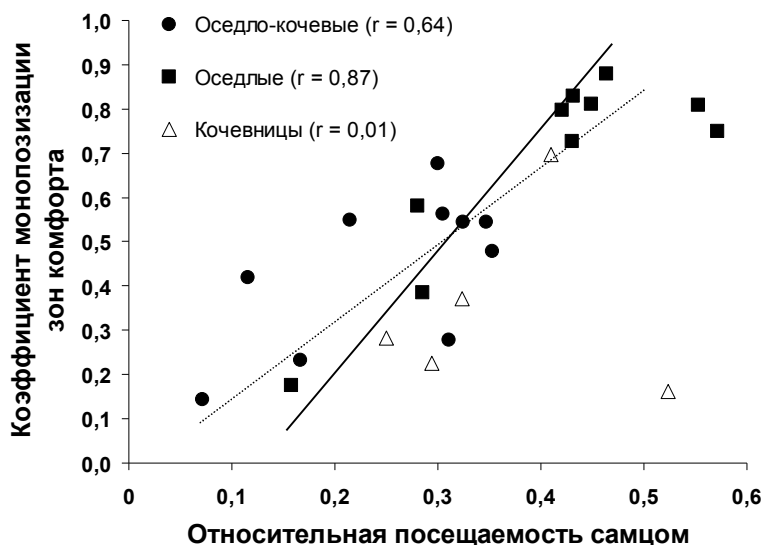
¹ Отношение в пределах зоны комфорта числа точек регистрации «хозяйки» этой зоны к числу всех точек регистрации всех самок в данной зоне (Waser, Wiley, 1979).

² Отношение числа точек регистрации самца к сумме точек регистрации самца и «хозяйки» зоны.

Таблица 3. Величина коэффициента монополизации зон комфорта (КМ) у самок различных категорий.

вид	категория	КМ	лимиты
<i>D. braueri</i>	взрослые оседлые	0,67±0,072	min=0,39; max = 0,88
	оседло-кочевые + кочевницы	0,44±0,054	min=0,14; max = 0,70
<i>D. armeniaca</i>	оседло-кочевые + кочевницы	0,40±0,040	min=0,040; max=0,87

4.10. Пространственные группировки самок. Таким образом, в поселениях ящерицы Браунера в местах с повышенной плотностью населения у самок существует два типа пространственных группировок. Во-первых, это группировки, каждая из которых состоит из взрослой оседлой самки и обитающих в пределах ее зоны интенсивного использования сателлитов – оседло-кочевых самок. Зоны интенсивного использования членов группировки широко перекрываются, зоны комфорта оседлой самки монополизированы ею, а уровень монополизации зон комфорта сателлитов сравнительно низок. Эти группировки – мы будем условно называть их оседлыми – пространственно разобщены друг с другом и относительно закрыты, хотя состав сателлитов ежегодно обновляется приблизительно на 50%. Второй тип группировок, пространственно разобщенный с оседлыми группировками и образованный кочевницами, мы будем называть сезонными. У членов подобных группировок перекрываются как зоны интенсивного использования, так и зоны комфорта, а уровень монополизации последних низок. Пришлые самки могут



свободно проникать в сезонные группировки и эксплуатировать пространство совместно с другими их членами.

Рис. 3. Связь между монополизацией зон комфорта у самок ящерицы Браунера и посещаемости этих зон самцами. r – ранговый коэффициент корреляции Спирмена, $p < 0,05$ для оседло-кочевых и для оседлых самок.

У армянских ящериц мы наблюдали только открытые, неустойчивые по составу группировки, состоящие из оседло-кочевых и кочевых самок всех возрастов³ (устойчивая оседлость у армянской ящерицы нами вообще не зарегистрирована). Члены таких группировок совместно эксплуатируют пространство: зоны интенсивного использования значительно перекрываются, многие зоны комфорта совпадают. Убежища и укрытия самки армянской ящерицы используют совместно,

³ Был рассчитан коэффициент постоянства состава поселения (модифицированный коэффициент Жаккара) $KП = c / (a + b - c)$, где a – число ящериц, пойманных на площадке в первый год, b – число ящериц, пойманных во второй год, c – число общих ящериц в смежные годы. Взрослые оседлые самки наиболее сильно привязаны к своим индивидуальным участкам ($KП = 1$, $n = 6$). Оседло-кочевые самки ящерицы Браунера менее привязаны ($KП = 0,67$ ($n = 13$)), а у армянских ящериц $KП = 0,36$ ($n = 23$) и сопоставим с коэффициентом, рассчитанным для кочевниц ящерицы Браунера ($KП = 0,23$, $n = 20$).

чего не наблюдали у самок ящерицы Браунера. Эти группировки можно условно назвать оседло-кочевыми, а по своей структуре они практически идентичны сезонным группировкам бисексуального вида.

ГЛАВА 5. Социальные отношения

Характеризуя поведение ящериц в ходе контактов⁴, мы различаем «прямые» реакции (a_1 и v_1 , реакции на рутинное поведение конспецифика) и «ответные» (a_2 , см. рис. 4). Как показатель взаимоотношений мы в большинстве случаев используем частоты различных прямых реакций.

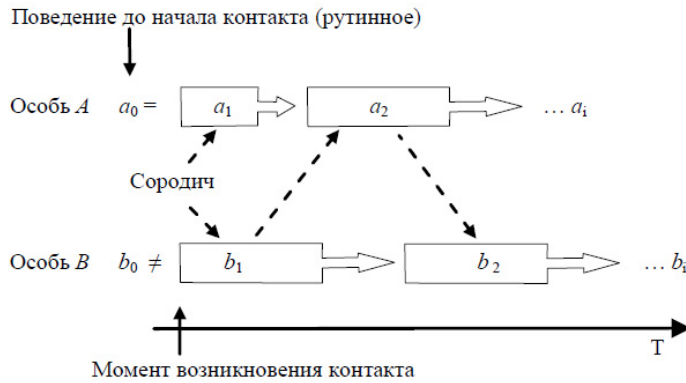


Рис. 4. Схема взаимодействия особей А и В (пояснения в тексте). Строчными буквами обозначены последовательные формы поведения. Пунктирная стрелка направлена от раздражителя к реципиенту.

5.1. Поведение ящериц во время контактов. Поведенческий репертуар, регистрировавшийся во время интрасексуальных контактов, у обоих наблюдавшихся видов включает следующие поведенческие акты и их последовательности:

- **Нейтральное поведение** включает безразличие, иногда с элементами ориентировочного поведения. Животное продолжает рутинную активность (фуражирование, баскинг, перемещение или пребывание в неподвижности), начатую до появления другой особи и, на наш взгляд, не зависящую от присутствия или отсутствия конспецифика.

- **Отказ от контакта (неагрессивное агонистическое поведение).** В случае сближения с сородичем животное стремится выйти из зоны визуального контакта (бегство), каковое поведение может предваряться циркумдукцией (circumduction) (Carpenter, Ferguson, 1977). При этом особь приподнимает над субстратом и выгибает переднюю часть тела, закидывает назад голову, интенсивно вращает передними лапами и извивает хвостом в горизонтальной плоскости.

- **Агрессия.** 1). *Угроза* (ритуализированная агрессия) – бросок или серия бросков в направлении сородича, не завершающихся вхождением в соприкосновение или погоней, обычно сопровождается особой «семенящей» походкой, опускание передней части подъязычного аппарата («раздуванием горла»), опусканием головы, изредка – поворотом боком к оппоненту. 2). *Нападение* – бросок, обычно лишенный каких-либо специально сигнальных поз и движений, завершающийся или укусом, или погоней за сородичем (по моторике напоминает нападение на добычу).

- **Аффилиативное поведение.** Наползание на сородича без элементов ориентировочного, сексуально-ориентировочного или агонистического поведения, иногда сопровождается слабо выраженным друммингом (специфические движения передних конечностей, drumming – Carpenter, Ferguson, 1977), часто завершается «лежанием в обнимку» различной продолжительности.

⁴ В контексте данной работы под контактом мы понимаем сближение двух и более особей (при условии, что между ними нет визуальных преград), находящихся друг относительно друга на расстоянии не более одного метра.

5.2. Взаимоотношения взрослых и неполовозрелых ящериц

В целом, при контактах взрослых особей с ювенильными у взрослых самок обоих видов преобладают нейтральные реакции. Но при этом самки бисексуального вида достоверно чаще самцов своего вида ($\chi^2=89,22$; $p<0,001$) и самок партеногенетического вида ($\chi^2 = 12,82$; $p <0,001$) проявляют в адрес ювенильных особей агрессию, табл. 4.

Прямые реакции ювенильных особей на половозрелых в целом были сходны у обоих видов (статистически значимых различий не обнаружено, тест χ^2): приблизительно в 70% ($n=35$) случаев это нейтральная реакция, в 15-20% случаев – отказ от контакта. Различие заключалось в том, что ювенильные особи бисексуального вида никогда не инициировали сближение с половозрелым конспецификом, тогда как у партеногенетического вида приблизительно в 8% случаев ювенильная особь проявляла аффилиативное поведение.

Таблица. 4. Прямые реакции взрослых самок и самцов ящерицы Браунера и армянских ящериц на неполовозрелых особей своего вида.

	нейтральное поведение	угроза	нападение	общее количество реакций
самки ящерицы Браунера	67,6%	18,7%	13,7%	80
территориальные самцы	83,3%	16,7%	0%	48
самки армянской ящерицы	100%	0%	0%	30

5.3. Взаимоотношения между половозрелыми самками

5.3.1. Отношения в поселении ящерицы Браунера. У взрослых оседлых самок в пределах своей зоны интенсивного использования преобладающей реакцией на других самок является агрессия (в среднем в 61,2% случаев), что достоверно чаще, чем за пределами этой зоны (тест Манна-Уитни, $p<0,05$, материалы по 4-м особям, по которым данных оказалось достаточно для сравнения). За пределами зоны интенсивного использования у оседлых самок преобладают нейтральные реакции или отказ от контакта. Подобная асимметрия поведения, инвертированная в пространстве характерна для территориального поведения (Гольцман, 1983; Stamps, Krishnan, 1997). О том, что мы имеем дело именно с территориальными отношениями, свидетельствует и неизменное пространственное разобщение зон интенсивного использования оседлых самок (рис. 1). В то же время, если объединить все данные по всем оседлым особям, то оказывается, что в пределах собственной зоны интенсивного использования частота агрессивных реакций на соседних оседлых самок достоверно ниже, чем на транзитных и кочевых особей ($\chi^2 = 10,97$; $p<0,01$). Это заставляет предполагать персонализацию отношений и наличие феномена ближайшего соседа (*dear enemy*) (Getty, 1987; Mahrt, 1998).

В реакциях взрослых оседлых самок на молодых сателлитов преобладает агрессия (в среднем 73,2%), хотя агрессивность по отношению к ним также ниже, чем к транзитным особям аналогичной возрастной категории ($\chi^2=11,84$; $p<0,01$). При этом среди прямых реакций сателлитов на оседлую самку преобладает отказ от контакта (82,5%; тест Манна-Уитни, $p<0,05$; $n=8$), то есть имеет место устойчивая асимметрия поведения, характерная для иерархических отношений, а конкретно для иерархии доминирования (Гольцман, 1983). Важно отметить, что прямые реакции сателлитов на взрослых транзитных особей и кочевниц отличаются от реакций на свою «хозяйку», частота агрессивных реакций сателлитов на взрослых «чужаков»

составляет 28,5%, тогда как агрессия в адрес «хозяйки» за все годы наблюдений не регистрировалась ни разу.

На первый взгляд взаимоотношения сателлитов одной оседлой самки друг с другом неупорядочены. Однако расчет индекса доминирования (DS) позволяет разделить сателлитов на доминантов и субординантов, реакции которых друг на друга оказываются устойчиво асимметричными. В прямых реакциях доминантов (DS от 1,3 до 1,4) преобладает агрессия (в среднем 57,5%), что достоверно чаще, чем у субординантов (тест Манна-Уитни; $p < 0,05$; $n_1 = n_2 = 4$); в то время как субординанты (DS от -0,8 до 0,6) чаще доминантов реагируют отказом от контакта (в среднем 31,3%; различия статистически значимы, тест Манна-Уитни, $p < 0,05$) и гораздо реже проявляют агрессивное поведение (в среднем 13,3%, $n = 4$). Т.е. группировки сателлитов организованы по иерархическому принципу.

Т.о. между оседлыми группировками отношения имеют характер территориальных, тогда как отношения внутри таких группировок относятся к иерархическим.

В сезонных группировках кочевниц, как и в группировках сателлитов, была обнаружена устойчивая асимметрия отношений. В группировке кочевниц, находившейся под длительным наблюдением и состоявшей из четырех особей, DS ее членов составлял 1,1; 0,5; -0,5; -1,1. Но отношения в сезонных группировках, в целом, существенно «мягче». Среди прямых реакций наиболее часто проявляется нейтральное поведение и «отказ от контакта» (в среднем 53,6%). Причем в данном случае «отказ от контакта» практически никогда не выражается в бегстве или энергичных попытках препятствовать сокращению дистанции, т.е. носит, скорее, характер демонстрации подчинения. Только в сезонных группировках мы наблюдали единичные аффилиативные реакции, полностью отсутствующие в группировках оседлых. Т.о. отношения в сезонных группировках являются нейтрально-аффилиативными с элементами иерархии подчинения.

5.3.2. Отношения в поселении армянских ящериц. У самок партеногенетического вида нам не удалось обнаружить достоверных различий в прямых реакциях на конспецификов в пределах зоны интенсивного использования и вне оной. Также нами не выявлены различия в реагировании при контактах взрослых самок с разной конфигурацией индивидуального пространства (тест Манна-Уитни достоверных различий в реакциях самок не показал). В среднем 76,3% ($n = 46$) прямых реакций взрослых самок друг на друга относятся к нейтральным. Кроме того, весьма высока доля прямого аффилиативного поведения (в среднем 3,8%, а у отдельных самок до 14%). Однако среди взрослых особей, для которых было зарегистрировано агонистическое поведение, выделяются доминанты и субординанты, отношения между которыми характеризуются устойчивой асимметрией (в группировке из 8-ми особей DS составил 1,8; 1,0; 0,7; 0,7; 0; -0,2; -0,6; -1,0; -1,0). Среди доминирующих особей представлены как кочевницы, так и оседло-кочевые самки. Доминанты чаще субординантов реагировали нейтрально (80-100%; тест Манна-Уитни, $p < 0,05$), а субординанты чаще демонстрировали отказ от контакта (35-60%; тест Манна-Уитни, $p < 0,05$).

Молодые самки в отношениях с взрослыми особями выступают прежде всего в роли субординантов, и гораздо чаще взрослых демонстрируют отказ от контакта (в среднем 51,5; $n = 9$ против 1,8% $n = 8$; тест Манна-Уитни, $p < 0,05$), а взрослые чаще всего (в среднем 87,8%) не реагируют на приблизившуюся на дистанцию реагирования молодую особь.

У взрослых особей партеногенетического вида агрессивное поведение наблюдалось в исключительных случаях, но при контактах молодых самок друг с

другом оно проявляется с частотой до 28%, при этом выявлена довольно высокая частота нападений (в среднем 8,9%, $n=4$). При этом у молодых самок существует устойчивая асимметрия реакций (в группировке из 9 молодых самок индекс доминирования DS составил 2,6; 2,5; 2,3; 0,0; 0,0; -3,2; -2,2; -1,2; -0,8).

Т.о. в группировках партеногенетического вида между взрослыми особями и между взрослыми и молодыми, как и в сезонных группировках самок бисексуального вида, наблюдаются нейтрально-аффилиативные отношения с элементами иерархии подчинения. Между молодыми особями (не всеми) отношения относятся скорее к иерархии доминирования, как между сателлитами оседлых группировок бисексуального вида.

5.4. Основные черты социальной организации поселений скальных ящериц. В целом, для самок ящерицы Браунера характерна агрессивность по отношению к конспецификам при крайней редкости аффилиативных реакций, тогда как у ящерицы армянской агрессивность существенно ниже, а частота аффилиативных реакций сравнительно высока (табл. 5).

Таблица. 5. Частота прямых реакций всех самок, вне зависимости от возраста и категории друг на друга. Различия в реакциях самок ящерицы Браунера и армянской ящерицы статистически значимы ($\chi^2=59,73$; $p<0,001$; количество реакций: $n_1=234$, $n_2=141$)

	самки ящерицы Браунера	армянские ящерицы
аффилиативное поведение	менее 1%	11%
отказ от контакта	22%	21%
нейтральное поведение	42%	63
агрессивное поведение	35%	5%

Основой поселений ящерицы Браунера является мозаика коллективных территорий оседлых группировок. Пространственное разобщение этих группировок и их частичная закрытость определяются в первую очередь территориальным поведением «хозяек» – взрослых оседлых самок. Однако и повышенная агрессивность сателлитов в адрес «чужаков» также, вероятно, играет в разобщении оседлых группировок и вытеснении сезонных определенную роль. Внутренняя организация оседлых группировок построена по иерархическому принципу, причем преобладает иерархия доминирования (рис. 5.).

Сезонные группировки кочевниц Браунера явно занимают подчиненное положение относительно оседлых группировок и оттесняются в лакуны между этими последними. Территориальное поведение у членов сезонных группировок не выражено, между собой у них преобладают нейтрально-аффилиативные отношения, внутренняя организация имеет иерархическую природу, как и в оседлых группировках, но основанную более на иерархии подчинения.

Оседло-кочевые группировки армянской весьма сходны с сезонными группировками бисексуального вида. Исключения составляют взаимоотношения части молодых особей, напоминающие по типу отношений группировки сателлитов у ящерицы Браунера, в которых преобладает иерархия доминирования. Однако, поскольку между особями старших возрастов такие отношения не наблюдаются, очевидно, что со временем отношения переходят в категорию нейтрально-аффилиативных. Вполне вероятно, что здесь мы имеем дело с процессом формирования отношений, в ходе которого стадия иерархии доминирования сменяется стадией иерархии подчинения, что вполне обычно для видов с персонализированными отношениями (Гольцман, 1983), тогда как у ящерицы Браунера группировки молодых особей (сателлитов) в норме распадаются, и самки

рано или поздно переходят к оседлости, сопряженной с отношениями.

территориальными

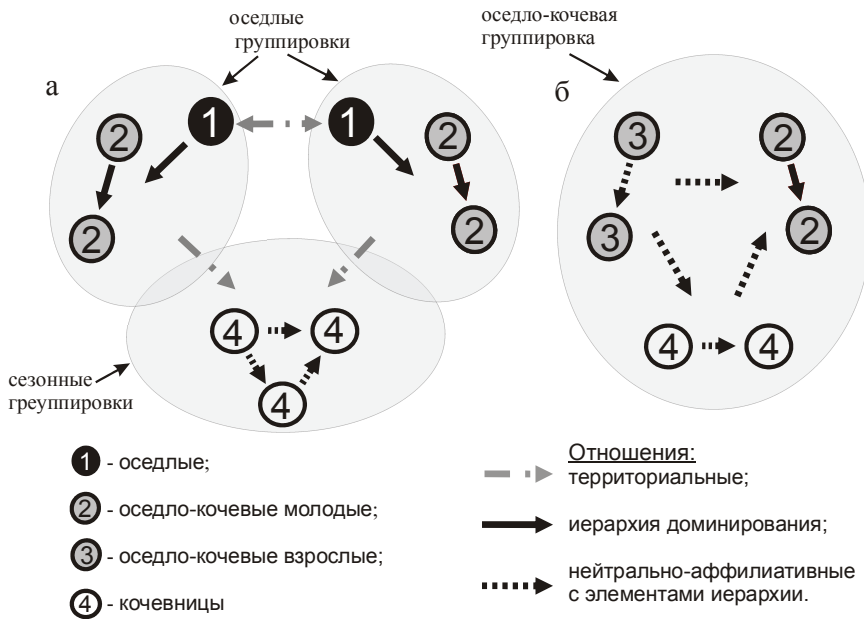


Рис. 5. Схема взаимоотношений в поселениях ящерицы Браунера (а) и армянских ящериц (б). В контур заключены категории, сосуществующие в пределах одного пространства.

Таким образом, у модельных видов обнаружено три типа взаимоотношений, из которых у бисексуального вида присутствуют все три, тогда как у партеногенетического – только два (рис. 5). В целом, поведение у взрослых самок бисексуального и партеногенетического видов достаточно сильно различается, эти различия выражаются, в частности, в более низкой агрессивности партеногенетических самок, как и отмечал в свое время А.Г. Трофимов (1981), и сопряжены с различиями социальной организации. Однако, в начале онтогенеза, агрессивность партеногенетических самок может быть достаточно высока и не отличаться существенно от таковой самок бисексуального вида. К сожалению, у нас нет достаточных данных о взаимоотношениях молодых самок в сезонных группировках бисексуального вида, просто потому, что в детально наблюдавшейся группировке была лишь одна молодая самка. Однако, судя по поведению молодых кочевниц Браунера при регулярном попадании их на периферию группировок оседло-кочевых сателлитов, их агрессивность также достаточно высока, и их иерархический ранг в таких ситуациях может оказаться достаточно высок.

ГЛАВА 6. Обсуждение

6.1. Социальные механизмы поддержания пространственной структуры поселений скальных ящериц

Итак, в основе пространственной структуры поселения бисексуального вида лежат территории самцов и связанных с ними долговременными отношениями оседлых самок. Эти территории образуют жесткий каркас, который определяет пространственное распределение особей в поселении и играет важную роль в регуляции плотности населения. Помимо территориальности пространственное разобщение особей обеспечивает жесткая иерархия доминирования, основанная на агрессии самок (обычно более взрослых животных), которая приводит к вытеснению и расселению подчиненных особей, в том числе ювенильных.

«Мягкие отношения» самок с элементами иерархии подчинения в поселении партеногенетических ящериц не приводят к пространственному разобщению взрослых особей, а расселение неполовозрелых ящериц не связано с агрессией более старых животных. Похоже, что расселение молодых (переживших 2-3 зимовки)

самок связано с довольно высокой агрессивностью доминантов той же возрастной категории. Однако в определенных условиях, вероятно при концентрации убежищ, партеногенетические ящерицы значительно «уплотняются», при этом агрессивное поведение полностью пропадает. Даже локальная нехватка ресурсов вокруг таких коллективных убежищ не приводит к конкуренции и способствует смене стратегии фуражирования с sit-and-wait на попутное фуражирование, осуществляемое за пределами совместного места баскинга.

Таким образом, социальные механизмы ограничения плотности населения в том варианте, в котором мы встречаем в поселении бисексуального вида, не работают в поселении партеногенетического вида. Мы не можем точно сказать, что именно определяет верхний порог численности в поселениях армянских ящериц, но, скорее всего это либо абиотические факторы (наибольшее влияние могут оказывать неблагоприятные зимовки), либо паразиты и хищники.

Вероятные причины различий в социальном поведении бисексуальных и партеногенетических скальных ящериц. Принято считать, что размещение самок в первую очередь определяется экологическими условиями (Davies, 1992), что подтверждается наблюдениями за партеногенетическими видами, способными образовывать в определенных местах агрегации с высокой численностью. В поселениях бисексуального вида скальной ящерицы плотность населения самок выше, чем в поселениях с низкой плотностью (хотя ниже, чем в некоторых поселениях партеногенетических ящериц), но и конкуренция между ними выражена сильнее, чем в поселениях в субоптимальных и пессимальных условиях, где самки контактируют крайне редко. Так как экологические требования самок обоих модельных видов приблизительно одинаковы, различия в плотности населения и пространственной организации поселений в сходных биотопах можно попробовать объяснить разницей в социальной организации.

Принципиальное отличие бисексуального вида от партеногенетического вида заключается в наличии самцов у первых и их отсутствии у вторых. Нетерриториальных самцов в поселении ящерицы Браунера приблизительно в два раза больше, чем территориальных. Наши наблюдения свидетельствуют о том, что в их реакциях на самок, в отличие от реакций территориальных самцов, преобладает агрессивно-сексуальное поведение. Такие самцы не прекращают попытки спаривания, если самка демонстрирует поведение, сигнализирующее об отказе от спаривания (по моторике аналогично циркумдукции) и адекватно воспринимаемое территориальными самцами. Постоянные домогательства нетерриториальных самцов могут создавать социальную среду, в которой самка вынуждена искать защиту со стороны территориальных самцов. Косвенно в пользу этого предположения свидетельствует обнаруженное нами в 2005 г. изменение относительного количества самок, впервые пойманных и помеченных в пределах пробной площади (от общего количества самок наблюдаемых в пределах пробной площади в этот период времени). До момента окончания периода спаривания доля таких самок не превышала 17,9% ($n=39$), а после – резко возросла до 40,6% ($n=32$) (различия статистически значимы: $\chi^2=4,37$; $p<0,05$). Это обстоятельство говорит об увеличении продолжительности и дистанций экскурсионных маршрутов самок после окончания периода спаривания.

Пребывание в зонах комфорта территориальных самцов в период спаривания обеспечивает самкам необходимую защиту от сексуальных домогательств нетерриториальных самцов, где между ними формируется система долговременных отношений, основанная на продолжительных аффилиативных контактах (Целлариус, Целлариус, 2005). Постоянный контроль территориального самца обеспечивает

самке защиту от домогательств со стороны других самцов, что обеспечивает ей свободу перемещения и возможность беспрепятственной реализации рутинного поведения. Сходное предположение ранее было высказано для ящериц Нового Света *Ameiva plei* (Censky, 1995; 1997). Кроме того, долговременные отношения между самцом и самкой часто бывают необходимы самкам ящериц, так как стимулируют овуляцию (Crews et al., 1986). Если взаимоотношения самца и самки скальной ящерицы по каким-то причинам не формируются, то самка не задерживается на его территории и откочевывает, даже если экологические условия на выбранном участке идеальны (Целлариус, 2005). В случае если самка формирует дружественные отношения с несколькими соседними территориальными самцами, то она, помимо всего прочего, обладает возможностью выбора полового партнера.

На первый взгляд предположение о том, что сексуальные домогательства самцов могут быть достаточно мощным фактором, влияющим на поведение самок, может показаться несколько натянутым. Однако мы находим многочисленные подтверждения того, что регулярные попытки самцов спариться с самками без предварительного ухаживания и согласия последних, могут значительно влиять на социальное и рутинное поведение самок различных видов животных (насекомые: Stone, 1995; Plath, et al., 2009, рыбы: Magurran, Seghers, 1994; Plath, et al., 2007; приматы: Fox., 2002). У человекообразных обезьян подобная охрана от чужих самцов, насилюющих самок и поедающих их потомство, может быть одним из ключевых факторов, определяющих возникновение моногамных отношений (Schaik, Dunbar, 1990).

Теоретически самкам скальных ящериц ничего не мешает образовывать гаремы. Однако даже партеногенетические самки не держатся все время вместе. При увеличении количества самок на территории самца, он вынужден был бы распределять свое внимание равномерно. Чем больше самок, тем меньше самец охраняет каждую самку в отдельности, поэтому при увеличении количества самок выгода каждой особи в отдельности падает. Кроме того, большое количество самок на территории самца делает его участок привлекательным для нетерриториальных особей того же пола, т.е. затраты на охрану участка должны значительно возрасти.

В результате внимание территориального самца превращается в важный лимитированный ресурс, так как количество подходящих территориальных самцов и время их активности небезграничны. Это приводит к конкуренции самок и, как следствие, – к пространственному и/или временному разобщению самок. Несколько раз нам удалось наблюдать проявление конкуренции у взрослых самок. Когда на территорию самца начинала проникать новая взрослая самка, привлекающая его в свои зоны комфорта, у нее возникали регулярные конфликты со старой оседлой самкой, с которой данный территориальный самец поддерживал долговременные отношения. В пользу предположения о том, что именно внимание самца является основной причиной конкуренции самок, говорит связь между посещаемостью самцом зон комфорта самок и степенью их монополизации (рис. 3). Кроме того, мы обнаружили, что индекс доминирования самки (фактически уровень ее агрессивности) положительно связан с относительной посещаемостью самцом зон комфорта этой самки (ранговый коэффициент корреляции Спирмена, $r = 0,63$; $p < 0,01$). Иными словами, чем больше самец проводит в зонах комфорта самки и контактирует с ней там, тем эта самка агрессивней по отношению к сородичам своего пола. Безусловно, подтверждение изложенной гипотезы требует более тщательного изучения, однако нам кажется, что это весьма вероятная причина агрессивности самок бисексуальных видов скальных ящериц.

Слабую агрессивность самок партеногенетического вида принято списывать на близкое родство (Bracken, 1978; Leuck, 1985), так как все особи являются клонами одного животного. К сожалению, мы не можем ничего сказать о степени родства животных в изучаемых поселениях. Эти исследования выходят за рамки настоящей работы, хотя представляют известный интерес. Однако наши отрывочные наблюдения показали, что нейтральное и даже аффилиативное поведение армянских ящериц проявляется не только по отношению к особям своего вида, но к особям других видов скальных ящериц, родственные связи с которыми гораздо слабее.

Безусловно, низкую агрессивность самок партеногенетического вида можно объяснить и тем, что они произошли от одного неагрессивного предка (при условии, что уровень агрессивности особи определяется особенностями генотипа). Однако известно, что слабая агрессивность является характерной чертой поведения всех самок партеногенетических видов ящериц из разных родов (Bracken, 1978; Трофимов, 1981; Leuck, 1985), хотя в каких-то ситуациях самки однополых видов тоже способны реагировать агрессивно (Paulissen, 1997). В определенном контексте армянские ящерицы также бывают не менее агрессивны, чем самки бисексуального вида. Так, в ответ на бегство и циркумдукцию конспецифика у самок обоих модельных видов преобладает ответная агрессия (в среднем 26,6% ответных реакций армянских ящериц ($n=30$) и 39,7% у самок ящерицы Браунера ($n=73$)). Кроме того, маловероятно, что все однополые виды произошли только от слабоагрессивных предков. Поэтому мы склоняемся к тому, что именно отсутствие лимитирующего фактора, объясняет отсутствие у изученного партеногенетического вида территориальных и жестких иерархических отношений.

6.2. Может ли слабая агрессивность самок партеногенетических видов быть преимуществом?

Преимущества партеногенеза на относительно коротких временных промежутках, сравнимых с продолжительностью жизни одной особи, очевидны: у однополых животных отпадает необходимость в поиске полового партнера (Mittwoch, 1978) и конкуренции за него. Самки однополых видов не затрачивают энергию на выращивание особей мужского пола, не приносящих приплод (Tomlinson, 1966; Vrijenhoek et. al., 2009). Кроме того, партеногенетические виды лучше преодолевают географические преграды, так как одной особи достаточно для основания новой популяции (Даревский, 1982). Однако на больших временных промежутках слабо изменчивые однополые виды не должны выдерживать прямой конкуренции с обоеполыми формами того же рода (Case, 1997). Тем не менее, мы знаем о многочисленных примерах сосуществования экологически сходных партеногенетических и бисексуальных видов ящериц (Даревский, 1967; Cuelar, 1979; Hanley et.al., 1994).

Однако возможно, что конкурентоспособность однополых видов связана со слабой агрессивностью и возможностью образования поселений с избыточно высокой плотностью населения. Плотность населения обоеполых видов, регулируемая за счет обозначенных выше этологических механизмов, постоянно поддерживается на относительно низком уровне, поэтому даже значительные колебания ресурсов, не опасны для нормального существования всей популяции (Clark, 1976). В условиях избытка ресурсов сосуществование экологически близких видов возможно в течение продолжительного времени (Гиляров, 2010). Однако в случае значительного сокращения ресурсов численность популяций обоеих видов должна упасть. Хотя у нас нет достоверных сведений, мы можем предположить, что партеногенетические виды способны сами «расшатывать» систему перерасходом возобновляемых ресурсов (в первую очередь пищевых), обусловленного чрезмерно

высокой численностью особей. В результате популяция обоеполого вида значительно сокращается и может достигнуть критического уровня численности, когда возобновление становится невозможным (Пианка, 1981) и которого нет у партеногенетических видов, т.к. даже одна особь может восстановить популяцию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выбрав морфологически и экологически близкие модельные объекты и изучив их в сходных биотопах, мы практически избавились от различий во влиянии на пространственную структуру поселений абиотических и внешних популяционных биотических факторов. Изучаемые партеногенетический и бисексуальные виды скальных ящериц относятся к животным с к-стратегией размножения, одинаковой плодовитостью, возрастом достижения половой зрелости и высокой продолжительностью жизни у самок, поэтому различия в плотности населения не могут определяться разницей в относительном количестве размножающихся особей.

Наши данные свидетельствуют в пользу того, что пространственное разобщение особей в поселении ящериц бисексуального вида связано с наличием сложной системы интрасексуальных территориальных и иерархических отношений (в первую очередь иерархии доминирования). В основе поселения лежат территории самцов и групповые территории оседлых группировок самок. Мы связываем наличие описанных механизмов, приводящих в итоге к снижению плотности населения, с половым отбором и конкуренцией за внимание и возможность продолжительной коммуникации с сородичами противоположного пола. Причем для самок внимание территориальных самцов является важным ресурсом только в условиях агрессивной сексуальной среды, создаваемой нетерриториальными самцами. Мы полагаем, что отсутствие социальных механизмов пространственного разобщения и слабая привязанность к индивидуальным участкам самок в поселении модельного партеногенетического вида, как и в сезонных группировках ящерицы Браунера, определяются тем, что у них не устанавливаются долговременные отношения с территориальными самцами.

ВЫВОДЫ

1. При одинаковой плодовитости и высокой продолжительности жизни самок модельных видов разница в скорости увеличения численности не может определять различия в плотности населения в поселениях партеногенетических и бисексуальных видов скальных ящериц.

2. Структура индивидуальных участков самок бисексуального и партеногенетического видов отличаются не более чем структура участков разных самок одного вида.

3. Сообщество самок бисексуального вида состоит из пространственно-разобщенных группировок двух типов. Каждая оседлая группировка состоит из самки, обитающей на участке много лет, и ее молодых сателлитов, обитающих в пределах одного участка 1-2 года. В сезонных группировках, ящерицы совместно эксплуатируют все пространство, а состав членов этих группировок постоянно меняется. В поселении самок партеногенетического вида существуют неразобщенные в пространстве однотипные группировки открытого типа, по устройству напоминающие сезонные группировки ящериц бисексуального вида.

4. Агрессивность самок бисексуального вида по отношению к неполовозрелым животным является одним из факторов расселения молодых особей. Взрослые ящерицы партеногенетического вида неагрессивны по отношению к ювенильным животным.

5. У самок бисексуального вида существует три варианта отношений: территориальные; иерархия доминирования; нейтрально-аффилиативные с элементами иерархии подчинения. Первые два типа наблюдаются в оседлых группировках, основаны на агрессивном поведении и отсутствуют у самок партеногенетического вида, у которых, как и в сезонных группировках ящерицы Браунера, преобладают нейтрально-аффилиативные отношения.

6. Территориальность и доминирование являются основными социальными механизмами пространственного разобщения самок, определяющими отсутствие агрегаций с высокой плотностью населения в поселениях бисексуального вида, возможных у партеногенетического вида.

7. Вероятной причиной агрессивности самок обоеполого вида является конкуренция за внимание территориальных самцов, которые обеспечивают самкам безопасность от домогательств со стороны других самцов.

ПУБЛИКАЦИИ ПО МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ

Работы, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. **Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю., Галоян Э.А.** 2008. Взаимоотношения взрослых и ювенильных особей скальной ящерицы *Darevskia brauneri* (Reptilia, Sauria) с хребта Навагир // Современная герпетология. Т. 8, вып. 2., С. 170-186.

2. **Галоян Э.А.** 2009. Однополые ящерицы: экология и поведение // Природа. М.: Наука., № 9., С. 29-36.

3. **Галоян Э.А.** 2010. Распределение партеногенетических скальных ящериц *Darevskia armeniaca* и *Darevskia Unisexualis* в северной Армении и сравнение с бисексуальными видами // Зоол. журн. Т., 89, № 4, С. 470-474.

Тезисы докладов и материалы конференций:

4. **Галоян Э.А.** 2006. Использование индивидуального пространства самцами скальной ящерицы (*Lacerta saxicola*) в дубраве на южном макросклоне хребта Навагир // Тезисы докладов XIII международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2006»., Москва, С. 51.

5. **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 ИПЭЭ, Москва: С. 92-99.

6. **Целлариус Е.Ю., Галоян Э.А.** 2007. Изменчивость стратегий использования индивидуального участка у самцов *Lacerta saxicola brauneri* (Zauria) с хребта Навагир // Тезисы докладов IV Всероссийской конференции по поведению животных Москва. С. 334-335.

7. **Галоян Э.А., Целлариус Е.Ю.** 2010. Конкуренция за социальные связи с самцами как фактор формирования индивидуального пространства у самок скальной ящерицы (*Darevskia*, Sauria) // актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых ИПЭЭ, Москва: С. 72.

8. **Galoyan E.A.** 2007. The diversity of male space use in *Lacerta saxicola* in the deciduous forests of the Navagir mountain ridge // Abstracts of the 14th OGM SEH. P. 72

9. **Galoyan E.A.** 2009. Population density and distribution of parthenogenetic and bisexual rock lizards (genus *Darevskia*, Lacertidae) in some biotopes of Northern Armenia // Abstracts of the 15th OGM SEH. P. 89.