

УДК 596.112:591.5

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВА
И СОЦИОСЕКСУАЛЬНЫЕ ОТНОШЕНИЯ
У СКАЛЬНОЙ ЯЩЕРИЦЫ – *LACERTA SAXICOLA* (REPTILIA, SAURIA)**

Е.Ю. Целлариус, А.Ю. Целлариус

*Зоологический институт РАН
Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 117071, Москва, Ленинский пр., 33*

В современной литературе принято рассматривать системы социосексуальных отношений (mating system) с точки зрения максимизации репродуктивного успеха особей (Emlen, Oring, 1977). Поскольку самцы продуцируют только сперму, репродуктивный успех самок зависит от доступности не столько самцов, сколько ресурсов. Для самцов наоборот, репродуктивный успех определяется количеством оплодотворенных самок. Следовательно, распределение самок в пространстве определяется ресурсами, а распределение самцов – размещением самок (Davies, 1992). Если участки самок невелики и близко расположены, самцы полигамны. При этом чем больше территория самца, тем выше его репродуктивный успех. Моногамия в форме охраны полового партнера самцом может возникать у нетерриториальных видов ящериц, когда самки занимают большие индивидуальные участки (Stamps, 1983; Davies, 1992). Действительно, такие примеры найдены среди представителей Scincidae (Bull, 1994; Olsson, Shine, 1998), но гипотеза охраны полового партнера не может объяснить большой продолжительности парных связей до спаривания и инциденты воссоединения пар по инициативе самок (How, Bull, 2002).

Другая гипотеза, объясняющая возникновение и широкое распространение так называемой социальной моногамии (Gowaty, Buschhaus, 1998), является развитием положения Хайнротта, который впервые обосновал супружество у уток в отсутствие родительской заботы самца преимуществами жизни с супругом, который охраняет самку от насилия со стороны других претендентов. Отличие состоит в утверждении, что самцы сами создают агрессивную среду для осуществления своей выгоды. Выигрывают те самцы, которые менее привлекательны для самок и при полигамных отношениях или промискуитете не имеют сексуальных партнеров. Необходимое условие для создания агрессивной среды – самцы должны иметь возможность осуществлять насилие: обладать способностью удерживать самку, более крупными размерами и т.п.

В настоящей статье мы делаем попытку с использованием новых и опубликованных ранее данных показать, какими факторами определяется формирование системы социосексуальных отношений у скальной ящерицы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в период с начала апреля по середину августа в 1997 – 1998, 2000 гг., а также в июне 2001 – 2003 гг. Район исследований расположен на Черноморском побережье между Анапой и Новороссийском, на южном макросклоне хребта Навагир. Подробное описание района исследований опубликовано ранее (Целлариус, Целлариус, 2001). Материал для данной работы собран на полигоне площадью около 400 м², расположенном в одном из разрывов в сплошном пологе высокоствольного буково-грабового леса на дне ущелья – самом благоприятном из населяемых скальной ящерицей (*Lacerta saxicola darevskii*) биотопов в районе исследований (Целлариус, Целлариус, 2001).

Весной 1997 г. на полигоне были отловлены и помечены все ящерицы. Каждая особь получала индивидуальный номер, и соответственно определенной схеме ампутировали дистальные фаланги одного – трех пальцев, а также индивидуальную цветную метку: на спине ящериц закреплялись 1 – 2 цветные бусины диаметром 1 – 1.5 мм в различных сочетаниях. Каждую вновь появившуюся на полигоне ящерицу отлавливали и метили, в начале нового сезона наблюдений всех ящериц отлавливали для возобновления индивидуальной цветной метки. При каждой поимке измерялась длина тела ящерицы. За все годы на полигоне и в его ближайших окрестностях было помечено 99 ящериц. Для 37 ящериц определен возраст по препаратам из срезов фаланг пальцев (Целлариус, Целлариус, 2002).

Из 55 ящериц (31 ♀♀ и 24 ♂♂), впервые помеченных в 1997 – 1998 гг., 8 ♂♂ обитали на полигоне в течение 7 лет (1997 – 2003), 3 ♀♀ – в течение 6 лет (2 ♀♀ в возрасте 9 лет погибли), 4 ♂♂ и 3 ♀♀ – в течение 4 – 5 лет, 4 ♂♂ и 11 ♀♀ (в т.ч. погибшие взрослые ♀ и ♂) регистрировались на полигоне 2 года, 13 ♀♀ и 8 ♂♂ (57% особей) регистрировались в течение только одного сезона; 6 – 7 лет – время, сопоставимое с возможной продолжительностью жизни скальной ящерицы (около 12 лет). Каждому постоянному обитателю полигона присваивалась кличка, что принято при проведении долговременных исследований за индивидуально распознаваемыми индивидуумами (Овсяников, Бадридзе, 1989; Gouzoules, Gouzoules, 1995). В нашем случае клички чаще всего являлись мнемоническим обозначением цветовой метки. В районе исследований самцы могут предпринимать попытки спаривания после второй зимовки, самки приступают к размножению после третьей зимовки.

За мечеными ящерицами велись продолжительные визуальные наблюдения, в ходе которых регистрировались перемещения, контакты с сородичами и особенности поведения ящериц. В 2000 – 2003 гг. велась видеосъемка. Общая продолжительность наблюдений составила более 450 ч, в том числе – около 10 ч видеосъемки.

При обработке материалов наблюдений мы накладывали на карту-схему полигона сетку с размером квадрата 0.5 на 0.5 м в масштабе схемы, на которую наносились точки регистрации животного. Площадь индивидуального участка определялась как площадь пространства, содержащего все точки регистрации животного и оконтуренное методом выпуклого многоугольника (Schoener, 1981). Район активности – это совокупность только тех квадратов, в которых ящерица встречалась. В пределах района активности мы выделяем зону интенсивного использова-

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВА И СОЦИОСЕКСУАЛЬНЫЕ ОТНОШЕНИЯ

ния как совокупность квадратов, частота регистрации особи в которых превышает среднюю величину (Samuel et al., 1985). Подробнее способ выделения отдельных элементов индивидуального участка описан ранее (Целлариус, Целлариус, 2004 а).

При анализе интерсексуальных взаимодействий ящериц использовались такие показатели, как 1) уровень близости, $INT = (C_b - C_w)/(C_b + C_w)$, где C_b количество контактов, протекавших с телесным соприкосновением, C_w – без телесного соприкосновения; 2) баланс инициатив, $RI = (I_f - I_m)/(I_f + I_m)$, где I_f число телесных контактов по инициативе самки, I_m – по инициативе самца; 3) уровень дружелюбия самки, $RA = (A_f - N_f)/(A_f + N_f)$, где A_f число контактов, в ходе которых самка проявляет поведение дружеского общения, N_f – самка проявляет безразличие или отказ от телесного соприкосновения. Все эти показатели меняются от -1 до $+1$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности использования пространства самцами скальной ящерицы рассматривались нами в ранее опубликованных работах (Целлариус, Целлариус, 2001, 2002, 2004а, б; Tsellarius, Tsellarius, 2003). Ниже приводятся необходимые для дальнейшего обсуждения уточненные данные. На первом году жизни все особи скальной ящерицы ведут беспорядочно-кочевой образ жизни; переход к оседлости начинается обычно на второй, третий год. В течение периода длительностью до нескольких лет осевшие самцы не проявляют агрессии в адрес соседних резидентов. Большие индивидуальные участки ($449.8 \pm 73.27 \text{ м}^2$) нетерриториальных резидентов широко перекрываются как друг с другом, так и с участками территориальных самцов (рис. 1), пространство участка используется практически равномерно, центры активности и зона интенсивного использования не выражены. Мы называем таких оседлых нетерриториальных самцов γ -резидентами (гамма-резидентами). Период нетерриториальной оседлости может длиться от 2 до 5 лет.

Появление агрессивности (следовательно, территориальности) у самцов всегда связано с появлением возможности контакта с самками. Средняя площадь индивидуальных участков территориальных резидентов сокращалась по сравнению с γ -резидентами и составляла $205.8 \pm 122.81 \text{ м}^2$ (табл. 1). Площадь зоны интенсивного использования, границы которой практически совпадают с границами территории, составляла в среднем $23.9 \pm 7.28 \text{ м}^2$ ($n = 21$). Площадь района активности различалась весьма существенно – от 37.5 м^2 («Голубой» в 1997 – 1998 гг.) до 187.5 м^2 («Нахал» в 2001 г.), средняя $108.0 \pm 47.9 \text{ м}^2$ ($n = 21$). В пределах зоны интенсивного использования у территориальных резидентов формировались

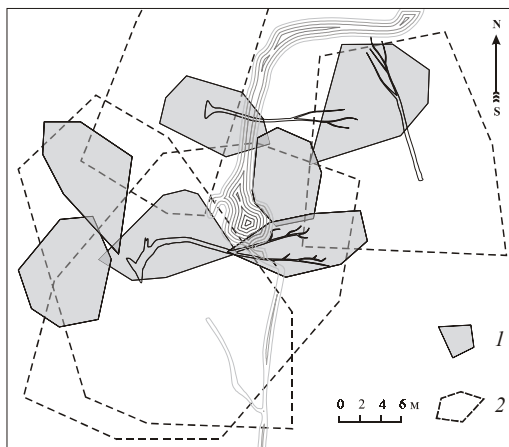


Рис. 1. Взаимное расположение территорий самцов и участков γ -резидентов в 1998 г.: 1 – территории, 2 – индивидуальные участки γ -резидентов

2 – 5 центров активности – единичных квадратов, в которых самец часами пребывает в неподвижности, тогда как в остальных квадратах это время исчисляется минутами. Центры активности самцов всегда формируются в центрах баскинга предпочитаемых самок (рис. 2). При перемещении центра баскинга самки смещается и центр активности самца.

Таблица 1
Некоторые характеристики индивидуальных участков территориальных резидентств и самок (резидентесс и К-резидентесс)

Пол	ИУ	РА	ЗИП
Самцы (21)	205.8±122.81	108±47.9	23.9±7.28
Самки (25)	140.2±45.06	51.4±14.58	12.8±3.64

Примечание. ИУ – площадь индивидуального участка, м²; РА – площадь района активности, м²; ЗИП – площадь зоны интенсивного использования, м²

конца жизни, на протяжении нескольких (до 9) лет. Став территориальными резидентами, самцы не меняют свой статус, для них характерна последовательная смена территориальных статусов в течение онтогенеза (табл. 2).

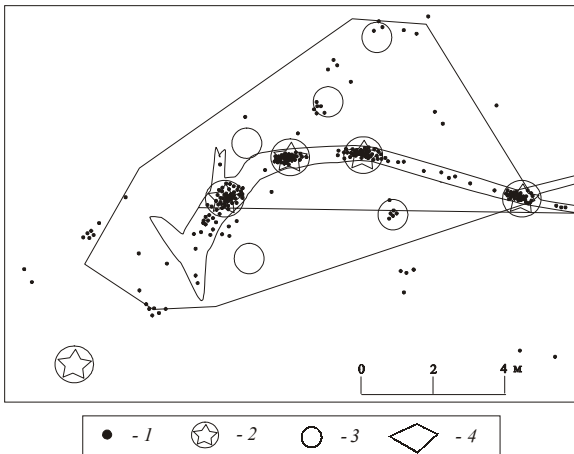


Рис. 2. Точки регистрации «Матерого» в периоды неподвижности (одна точка – минута) в 1997 г.: 1 – точки регистрации, 2 – центры активности «предпочитаемых» самок, 3 – центры активности прочих самок, 4 – зона интенсивного использования

ками большого фрагментированного индивидуального участка, динамика перемещений между ними сходна с динамикой сезонных изменений внутренней структуры индивидуального участка у резидентесс. В периоды оседлости у самок складываются или возобновляются определенные отношения с постоянно обитающими в районе их оседания самцами. Как и у самцов, у самок стадия кочевницы не является обязательным этапом онтогенетической траектории.

При исчезновении самки исчезают и соответствующие центры активности самца. Следовательно, совпадение центров самца и самки не связано просто с предпочтением одинаковых условий.

Все оседлые самцы сохраняют верность своему участку, как правило, до

Некоторые молодые самки (26%, $n = 5$) после окончания периода бродячего образа жизни, в возрасте от 2 до 4 лет, становятся кочевницами (см. табл. 2). Такие самки перемещаются в пределах большого района площадью в несколько гектаров, периодически задерживаясь на отдельных его участках. В период оседлости индивидуальный участок (ИУ) обладает выраженной внутренней структурой и имеет площадь $68.3 \pm 7.37 \text{ м}^2$ ($n = 4$), что достоверно меньше, чем у резидентесс ($t = 3.13$, $n = 25$). По сути, эти маленькие временные участки являются определенными функциональными бло-

Таблица 2

Основные способы использования пространства
у самцов и самок скальной ящерицы

Самцы	Возраст, лет	Самки	Возраст, лет
Беспорядочные перемещения	1 – 2	Беспорядочные перемещения	1 – 2
Кочевники	2 – 3	Кочевницы	2 – 4
Нетерриториальные γ-резиденты	3 – 7	К-резидентессы	2 – 9
Территориальные резиденты	Старше 5	Резидентессы	Старше 3

Большинство молодых (14 особей, 74%) и значительная часть взрослых самок придерживаются иной схемы использования пространства. Самка некоторое время, от месяца до полутора лет, живет на определенном участке, затем покидает его и основывает новый, иногда в непосредственном соседстве, иногда на весьма значительном расстоянии от предыдущего. Таких самок мы будем называть кочующими резидентессами, или К-резидентессами. Средний возраст всех К-резидентесс составил 4.0 ± 2.15 года ($n = 13$). Размер ИУ молодых (2 – 3 года) и старых (5 – 9 лет) К-резидентесс не различается ($t = 0.94$, $n = 13$), составляя в среднем 126.0 ± 40.68 м² ($n = 13$).

К настоящему оседлому образу жизни могут переходить крупные взрослые самки в возрасте от 3 до 11 лет. Этим самок, подобно оседлым самцам, мы будем называть резидентессами. Средний возраст резидентесс составляет 6.2 ± 2.07 года ($n = 18$). Площадь индивидуального участка резидентесс в среднем составляет 155.6 ± 46.15 м². Значимых различий в размерах ИУ резидентесс и К-резидентесс нами не найдено ($t = 1.77$, $n = 25$).

Только одна из всех наблюдавшихся самок (Прозрачная) в возрасте двух лет (весна 1997 г.) от бродяжничества сразу перешла к оседлости и сохраняла верность своему участку до своей предполагаемой гибели зимой 2002 / 2003 гг. в возрасте 7 лет. Это единственная самка, которая стала резидентессой в столь молодом возрасте, миновав стадии кочевницы и К-резидентессы.

Индивидуальные участки всех самок широко перекрываются между собой, разобщены лишь центры баскинга отдельных самок. Это возможно благодаря небольшой дистанции агрессивного реагирования 0.2 ± 0.18 м ($n = 136$).

Несмотря на то что площадь индивидуальных участков и их составных элементов почти вдвое меньше, чем у самцов, индивидуальные участки большей части самок (резидентесс и К-резидентесс) перекрываются с территориями нескольких самцов, и центры баскинга (и зоны интенсивного использования) одной самки обычно располагаются на территориях 2 – 3 соседних резидентов (рис. 3). При этом только небольшая часть взрослых самок сохраняет верность своему участку в течение многих лет, индивидуальные участки большей части взрослых и всех молодых самок подвижны.

Нами выявлены следующие три типа парных отношений между самцами и самками: враждебные, дружеские и партнерские (табл. 3). Различные типы взаимоотношений являются последовательными этапами формирования отношений самки с оседлыми самцами.

У самок переход к оседлому образу жизни совпадает с периодом наступления половой зрелости. Самка-новопоселенец (кочевница, или молодая К-резидентесса) первоначально оказывается в окружении незнакомых или малознакомых самцов, и

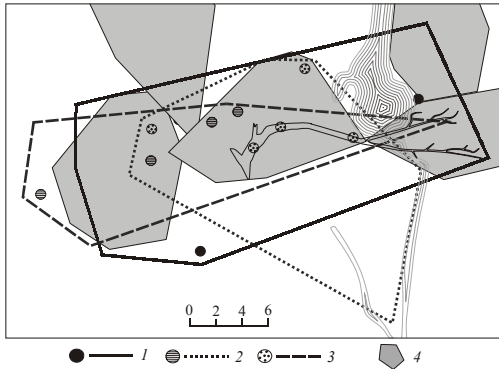


Рис. 3. Расположение центров баскинга и индивидуальных участков самок относительно территорий самцов: 1, 2, 3 – центры баскинга и границы индивидуальных участков самок («Маруся», «Желтая» и «Жабз», 1998), 4 – территории самцов

отношения со всеми самцами в этот период относятся к категории враждебных (см. табл. 3). Самцы, как правило, стремятся вступить в контакт с самкой, самка же активно избегает встреч с самцом и никогда сама не проявляет инициатив соприкосновения, баланс инициатив и уровень дружелюбия имеют крайнее значение – -1 (см. табл. 3). Враждебные взаимоотношения характеризуются отсутствием дружеских контактов с телесным соприкосновением и малым количеством телесных контактов вообще, о чем свидетельствует отрицательная величина уровня близости (см. табл. 3). Враждебные взаимоотношения существуют в течение всего периода активности, включая период спаривания. Спаривание в этом случае идет всегда по насильственному сценарию, т.е. самка практически не имеет возможности выбора полового партнера.

Таблица 3

Характеристика взаимоотношений некоторых самок с территориальными резидентами

Самка	A	Самец	N	INT	EMB	RI	RA	Тип взаимоотношений
«Прозрачная»	3	Рыжий	9	-0.33	0	-1	-1	Враждебные
«Жозефина»	3	Хох	5	-0.33	0	-1	-1	
«Фиолета»	3	Рыжий	8	-0.25	0	-1	-1	
«Жека»	2	Матерый	19	-0.16	0	-1	-0.75	
«Жабз»	5–6	Матерый	20	+0.2	0	-1	-1	
средняя			61	-0.2	0	-1	-1	
«Фиолета»	3	Матерый	34	-0.06	0.03	+0.47	+0.93	Ухаживание самки
средняя			34	0	редко	+0.5	+1	
«Жозефина»	2	Голубой	12	-0.6	0	-0.5	-0.5	Переход в категорию дружеских по инициативе самца
«Жека»	2	Рыжий	12	+0.16	0	-0.5	-0.45	
«Прозрачная»	3	Матерый	29	+0.38	0.03	-0.47	-0.35	
средняя			53	0	редко	-0.5	-0.5	
«Жека»	3	Голубой	16	+0.5	0	-0.33	+0.5	Дружеские
«Желтая»	5–6	Матерый	10	0	0	-0.2	-0.2	
«Маруся»	5–6	Рыжий	30	+0.2	0.05	-0.72	-0.67	
«Желтая»	5–6	Голубой	16	+0.87	0.07	-0.57	+0.33	
средняя			72	+0.4	редко	-0.5	0	
«Жабз»	5–6	Хох	39	+0.38	0.22	-0.62	+0.04	Партнерство
«Жабз»	7–8	Хох	122	+0.8	0.34	-0.34	+0.87	
«Маруся»	5–6	Матерый	133	+0.72	0.28	-0.37	+0.44	
средняя			294	+0.6	0.3	-0.4	+0.5	

Примечание. А – возраст самок (лет), N – количество контактов, INT – уровень близости, EMB – доля (%) «лежания в обнимку» от всех контактов с телесным соприкосновением, RI – баланс инициатив, RA – уровень близости.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВА И СОЦИОСЕКСУАЛЬНЫЕ ОТНОШЕНИЯ

Одновременно с формированием структуры индивидуального участка самка иногда начинает ухаживание за одним из самцов, имеющих статус территориального резидента. Ухаживающая самка почти при каждой встрече с самцом инициирует дружеское общение. Ярким примером такого поведения является Фиолета по отношению к Матерому в 1998 г. (очень высокие положительные значения RI и RA, см. табл. 3). Во всех наблюдавшихся случаях объектом ухаживания становился только один резидент, как правило, тот, на территории которого сформировалось большинство центров баскинга самки. Отношения с этим резидентом в течение 1 – 2 недель переходят в категорию дружеских. В период спаривания происходит переход к враждебным отношениям по инициативе самки.

Отношения с остальными резидентами также переходят в категорию дружеских, но в основном по инициативе самца (см. табл. 3), что требует 2 – 3 месяцев. Самец при встречах стремится войти в дружеский контакт, и самка постепенно перестает избегать его и начинает положительно реагировать на инициативы самца.

Обычна ситуация, когда самка-новопоселенец вообще не ухаживает ни за одним из резидентов, и дружеские отношения складываются только по инициативе самцов. В случае перехода отношений в дружеские по инициативе самца в период спаривания по инициативе самки происходит переход к предшествующим (обычно враждебным) отношениям. Отношения самок с некоторыми резидентами могут оставаться враждебными неопределенно долгое время.

Для дружеских отношений характерны высокая частота контактов с телесным соприкосновением и часто положительный ответ самки на инициативы самца (положительный INT и близкое к нулевым значениям RA, т.е. в половине случаев самка реагирует положительно, см. табл. 3). Животные могут кормиться и подолгу находиться недалеко друг от друга. Но центры активности самцов, как правило, не формируются в центрах баскинга таких самок, продолжительные контакты с телесным соприкосновением не характерны. Продолжительность дружеских отношений и число дружеских партнеров, вероятно, не ограничены ни для самцов, ни для самок. В случае дружеских отношений самка в период размножения способна избегать нежелательного спаривания, либо принимая позу отказа, либо несколько раз переползая через самца, что во всех случаях ведет к прекращению домогательств.

Таким образом, система дружеских отношений формируется между территориальными резидентами и самками различного территориального статуса. Устанавливая дружеские отношения с резидентами, самка получает возможность свободного перемещения по их территориям, избегая насилия и повышенного внимания со стороны резидентов, а также определенную защиту от нетерриториальных резидентов. Показано, что распознавание резидентных самок очень полезно для полигамных самцов (например, *Anolis carolinensis*), так как самец может не тратить время на ухаживание за уже оплодотворенными резидентными самками, а уделить больше внимания новым самкам и посвятить больше времени другим типам поведения (Ogrell, Jenssen, 2002). Возможно, это полезно и для самцов скальной ящерицы, но дружеские отношения поддерживаются не только в период спаривания, который у скальной ящерицы ограничен во времени – с первой декады июня по первую декаду июля, но и в течение всего сезона активности.

Переход дружественных отношений в партнерские происходит не более чем у 20% самок. Партнерские отношения формируются только с резидентессами и чаще по инициативе самки. Формирование партнерских отношений начинается с того, что самка при появлении самца не избегает соприкосновения с ним, а в большинстве случаев положительно реагирует (отвечает соприкосновением) на его инициативы (высокое значение RA, см. табл. 3). Самец начинает все чаще и чаще посещать центры баскинга этой самки. В результате здесь формируются центры активности самца. Самка всегда выбирает предметом внимания только одного единственного самца, несмотря на то что центры баскинга самок почти всегда расположены на территориях двух – трёх соседствующих самцов. Во всех случаях (4: «Маруся» и «Матерый» 1998 – 1999, «Хохо» и «Жабэ» 1998 – 2001, «Гафель» и «Прозрачная» 2000 – 2002, «Нахал» и «Зеленая» 2000 – 2003), образовавшись, пары существовали (как минимум до 4 лет) до гибели одного или обоих партнеров. При наблюдениях такие пары сразу бросаются в глаза: когда партнерские отношения складываются, ящерицы очень много времени проводят вместе. Животные подолгу лежат в телесном контакте в центрах баскинга самок (=центрах активности самцов), время от времени переползают друг через друга, регулярно возвращаются к партнеру. По длительному «лежанию в обнимку» партнерство отличается от дружеских взаимоотношений (рис. 4). Патрулирование территории самцом начинается и заканчивается в центре баскинга предпочитаемой самки.



Рис. 4. «Лежание в обнимку» – поведение, характерное для партнерских взаимоотношений

Иногда переход к партнерству происходит по инициативе самца, как в случае «Жабэ» и «Хоха». Самец в течение двух, трех лет практически неотступно следует за выбранной самкой, как только она оказывается поблизости или в пределах его территории. В конце концов, самка начинает отвечать положительно на инициативы самца. Период формирования партнерства по инициативе самки также может быть очень длительным, до двух лет. Партнерские отношения, как и дружеские, весьма интенсивны в течение всего года, а не только в период спаривания.

Практически все самки время от времени подвергаются насильственному спариванию. Но самки, состоящие с каким-либо самцом в отношениях партнерства, подвергаются насильственной копуляции крайне редко. Большинство попыток именно насильственного спаривания (не ухаживания (Tsellarius, Tsellarius, 2004 б)) блокируются агрессией постоянного партнера. Однако в период спаривания самка копулирует не только с партнером, но и с соседними самцами, с которыми она состоит в дружественных отношениях. Например «Маруся», кроме «Матерого», спаривалась с «Рыжим» и «Нахалом», «Жабэ», кроме «Хоха», с «Матерым».

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВА И СОЦИОСЕКСУАЛЬНЫЕ ОТНОШЕНИЯ

У скальной ящерицы только крупные зеленые территориальные самцы привлекательны для самок. Отношения самок с кочевниками и нетерриториальными γ -резидентами всегда остаются враждебными. Нам известно только одно исключение, которое свидетельствует о том, что непреодолимых препятствий к возникновению таких отношений не существует, но самки предпочитают территориальных резидентов. Поэтому спаривание нетерриториальных резидентов практически всегда протекает по насильственному сценарию. Несмотря на то что попытки насильственного спаривания пресекаются территориальными резидентами, γ -резидентами они предпринимаются чаще, в итоге, общее количество покрытых самок для обеих групп самцов примерно одинаково (Tsellarius, Tsellarius, 2004 б). Разницу в успехе оплодотворения при разных сценариях спаривания мы оценить не можем. Нетерриториальные резиденты вынуждены прибегать к такой стратегии, так как самки не устанавливают с ними дружеских отношений (а только в этом случае возможно ненасильственное спаривание).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Согласно общепринятым представлениям особенности MS определяются размещением самок в пространстве (Davies, 1992). Если участки самок невелики и близко расположены, самцы полигамны. Если самки случайно распределены по обширному пространству, самцам выгоднее охранять единственную самку. В случае скальной ящерицы на весьма разнообразные паттерны использования пространства самками накладывается сложная независимо формирующаяся система интерсексуальных отношений, давая в совокупности не поддающуюся интерпретации на основе современных социобиологических концепций картину.

Агрессивный территориальный самец, обеспечивая самкам на своей территории защиту от насильственного спаривания и возможность выбора полового партнера, повышает свою привлекательность для самок. Если для самок выгода поддержания системы дружеских отношений с территориальными самцами очевидна: они получают возможность выбора партнера в репродуктивный период, возможность свободного перемещения и наиболее полного использования ресурсов, избегая постоянного прессы со стороны агрессивных территориальных резидентов вне периода размножения, то для самцов нет. Число успешных спариваний для территориальных и нетерриториальных резидентов примерно одинаково, кроме того, в определенных обстоятельствах территориальность сильно осложняет жизнь самца, ограничивая доступ к ресурсам биотопа, как социальным, так и экологическим (Tsellarius, Tsellarius, 2004 б). Можно допустить, что самец получает некоторую выгоду от существования системы дружеских отношений, поскольку экономит время, не преследуя дружеских самок. Но при этом он вступает в долговременные отношения только с одной из резидентных самок, не монополизируя спаривание с ней.

В последние годы в зарубежной литературе распространена точка зрения о разделении моногамии на генетическую и социальную, последняя имеет место в том случае, когда образование пар имеет отношение к социальным, не репродуктивным отношениям (Gillette et al., 2000). Как выяснилось, социальная моногамия широко распространена среди разных групп животных. Среди ящериц образование таких пар обнаружено у *Tiliqua rugosa* (Scincidae), причем пары формируются

за 6 – 8 недель до спаривания, партнеры часто сохраняют верность друг другу несколько лет (Bull, 1994; How, Bull, 2002). Поскольку часто трудно выяснить, как такие взаимоотношения связаны с репродукцией (social and mating monogamy), наличие данной связи обычно предполагается, и существование такой системы отношений упорно объясняется с точки зрения репродуктивного успеха. Однако для *Tiliqua rugosa* показано, что хотя моногамные отношения согласуются с гипотезой охраны полового партнера для самцов, но эта гипотеза не объясняет большой продолжительности парных связей (How, Bull, 2002). Даже для кавказской агамы, для которой нормой являются полигинические группы, характерны наиболее тесные взаимосвязи самца с одной из самок семейной группы (Панов, Зыкова, 2003).

У скальной ящерицы постоянные пары, сложившись, существуют на протяжении всего сезона активности в течение нескольких лет, обычно до гибели одного из партнеров. Территориальные самцы часто не препятствуют ухаживанию других самцов за своими самками, исключая случаи насильственного спаривания (Tsellarius, Tsellarius, 2004 б). Наоборот, как и в случае дружеских отношений, самка получает возможность отказаться от спаривания. В этом смысле система интерсексуальных отношений не имеет прямого отношения к размножению (копуляции), следовательно, к репродуктивному успеху конкретной особи. При этом в партнерские отношения обычно вступают старые крупные самки, у которых установлены персонализированные дружеские отношения с окружающими резидентными самцами и которые тем самым менее всех остальных нуждаются в защите. От долговременной связи с единственной самкой самец получает возможность постоянного общения с ней (Tsellarius, Tsellarius, 2004 а). Привлекательность такого общения можно объяснить только с позиций психологических механизмов поведения, не забывая о том, что поведение животных есть реализация определенного психического состояния – мотивации. По-видимому, действительно, такого рода союзы надо относить к категории именно социальных отношений и причины их формирования искать в области психологических механизмов осуществления поведения, а не в репродуктивном успехе.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (99-04-48130, 00-04-63052 и 01-04-63064).

Благодарим С.П. Резвого за советы и замечания к рукописи, Л.М. Мухамедова и сотрудников Утришского дельфинария РАН за помощь в организации полевых работ. Н.Б. Ананьеву (Зоологический институт РАН), В.А. Черлина (АО «Биопрепарат») и Е.Н. Романову (ТОО «Бином») за любезно предоставленные снаряжение и оборудование; Б.Б. Крокк и руководство ТОО «Бином» – Е.Н. Романову, Ю.Г. Меньшикова за бескорыстную финансовую поддержку.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Овсяников Н.Г., Бадридзе Я.К. Понятие психологического комфорта в интерпретации движущих сил поведения // Докл. АН СССР. 1989. Т. 306, № 4. С. 1015 – 1018.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. Горные агамы Евразии. М., 2003. 304 с.

Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю. Динамика пространственной структуры популяции *Lacerta saxicola* в широколиственных лесах хребта Навагир // Зоол. журн. 2001. Т. 80, №7. С. 856 – 863.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВА И СОЦИОСЕКСУАЛЬНЫЕ ОТНОШЕНИЯ

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

Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю. Формирование и защита индивидуального пространства у самцов скальной ящерицы *Lacerta saxicola* (Reptilia, Sauria). Сообщение 1: Индивидуальный участок. 2004 а.

Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю. Формирование и защита индивидуального пространства у самцов скальной ящерицы *Lacerta saxicola* (Reptilia, Sauria). Сообщение 2: Территория и территориальные отношения. 2004 б.

Bull C.M. Population dynamics and pair fidelity in sleepy lizards / Eds. L.J. Vitt, E.R. Pianka. Lizard ecology. Princeton University Press, 1994. P. 159 – 174.

Davies N.B. Chapter 9. Mating system // Behavioural ecology: An evolutionary approach. Blackwell Scientific Publications LTD. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne, Paris, Berlin, Vienna. 3d ed. (1991). R., 1992. P. 263 – 294.

Emlen S.T., Oring L.W. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems // Science. 1977. Vol. 197, №4300. P. 215 – 223.

Gillette J.R., Jaeger R.G., Peterson M.G. Social monogamy in a territorial salamander // Animal Behaviour. 2000. Vol. 59, №6. P. 1241 – 1250.

Gouzoules H., Gouzoules S. Recruitment screams of pigtail monkeys (*Macaca nemestrina*): ontogenetic perspectives // Behaviour. 1995. Vol. 132, №5 – 6. P. 431 – 450.

Gowaty P.A., Buschhaus N. Ultimate causation of aggressive and forced copulation in birds: Female resistance, the CODE hypothesis, and social monogamy // Am. Zoologist. 1998. Vol. 38, №1. P. 207 – 225.

How T.L., Bull M.C. Reunion vigour: an experimental test of the mate guarding hypothesis in the monogamous sleepy lizard (*Tiliqua rugosa*) // J. Zool. 2002. Vol. 257, Pt. 3. P. 333 – 338.

Olsson M., Shine R. Chemosensory mate recognition may facilitate prolonged mate guarding by male snow skinks, *Niveoscincus microlepidotus* // Behav. Ecol. Sociobiol. 1998. Vol. 43. P. 359 – 363.

Orrell K.S., Jenssen T.A. Male mate choice by the lizard *Anolis carolinensis*: a preference for novel females // Anim. Behav. 2002. Vol. 63, Pt. 6. P. 1091 – 1102.

Samuel M.D., Pierce D.J., Garton E.O. Identifying areas of concentrated use within the home range // J. Animal Ecology. 1985. Vol. 54, №3. P. 711 – 719.

Schoener T.W. An empirically based estimate of home range // Theoretical Population Biology. 1981. Vol. 20, №3. P. 281 – 325.

Stamps J.A. Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality / Eds. R.B. Huey, E.R. Pianka, T.W. Schoener. Lizard Ecology. Harvard University Press, 1983. P. 196 – 204.

Tsellarius A., Tsellarius E. The structure of male community in *Lacerta saxicola* // Abstracts of 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica. St. Petersburg, 2003. P. 162.

Tsellarius A.Yu., Tsellarius E.Yu. Interrelations between sexes in *Lacerta saxicola*. 2004 а.

Tsellarius A.Yu., Tsellarius E.Yu. An access to the females as a resource of male's territory in *Lacerta saxicola*. 2004 б.

Е.Ю. Целлариус, А.Ю. Целлариус

**SPACE USE PATTERN AND MATING SYSTEM
OF ROCK LIZARD – *LACERTA SAXICOLA* (REPTILIA, SAURIA)**

E. Yu. Tsellarius, A. Yu. Tsellarius

*Zoological Institute RAS
Russia, 199034, St. Petersburg, Universitetskaya nab., 1
A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS
Russia, 117071, Moscow, Leninsky pr., 33*

Changes of the space use pattern by males and females of the rock lizard (*Lacerta saxicola*) and the process of establishing socio-sexual interrelations are described. The ordered pattern of space use enables the development of a complicated system of interrelations between males and females but it does not completely determine the structure of this system. Our long-term observations make it clear that, contrary to the generally accepted conceptions, the system of intersexual relations does not directly refer to reproductive success. Whereas females, keeping in touch with males, obtain the possibility to use the habitat resources in the best way and the possibility to choose their sexual partners, males do not obtain this. Aggressive males, defending their territories, obtain the possibility of communicating with females, which is much more attractive than copulation itself.

Key words: lizards, *Lacerta saxicola*, space use, mating system, reproductive success.