

УДК 596.112:591.5

ФОРМИРОВАНИЕ И ЗАЩИТА ИНДИВИДУАЛЬНОГО ПРОСТРАНСТВА У САМЦОВ СКАЛЬНОЙ ЯЩЕРИЦЫ (*LACERTA SAXICOLA*, SAURIA). 1. ИНДИВИДУАЛЬНЫЙ УЧАСТОК

© 2005 г. А. Ю. Целлариус, Е. Ю. Целлариус

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071

e-mail: tsellarius@land.ru

Поступила в редакцию 17.09.2003 г.

После доработки 16.03.2005 г.

Большинство самцов сохраняют приверженность своему индивидуальному участку на протяжении всей жизни. Основными элементами участка являются центры активности и патрульные маршруты, размещенные в пределах зоны интенсивного использования. Центры активности самца всегда совпадают с центрами активности определенных самок. Сеть патрульных маршрутов охватывает все центры активности всех самок в пределах центрального района участка. Интенсивность патрулирования прямо связана с насыщенностью участка самками и не зависит от величины давления на участок других самцов. Патрулирование является преобладающей формой двигательной активности самца на протяжении всего сезона. Связать акты патрулирования с поиском какого-либо конкретного объекта не удается. Данная форма поведения обладает всеми признаками "вакуумной активности". Однако ряд фактов указывает на то, что мотивацией патрулирования является информационная депривация. Кратко обсуждается возможная роль информационной депривации в формировании некоторых особенностей поведения, связанных с использованием пространства.

Индивидуальная стратегия использования пространства – одна из важнейших составляющих стратегии выживания вообще и определяет как итоговую приспособленность особи, так и жизнеспособность популяции в целом (Wynne-Edwards, 1962; Наумов, 1963; Davies, 1992). Конфигурация индивидуального пространства является прямым отражением данной стратегии, каковая, в свою очередь, отражает индивидуальную совокупность представлений и навыков особи (Иваницкий, 1989). Изучению индивидуального пространства у самых разных видов посвящена обширнейшая литература (Burt, 1943; St-Girons, St-Girons, 1959; Jewell, 1966; Schoener, 1981; Иваницкий, 1989; Martins, 1994; и др.). Однако до сих пор о факторах, непосредственно определяющих формирование индивидуального участка особи, известно очень немного.

Нами предпринята попытка по возможности детально описать конфигурацию индивидуального пространства и выявить, хотя бы в общих чертах, основные факторы, определяющие пространственный паттерн реализации некоторых форм поведения у самцов скальной ящерицы – *Lacerta saxicola* Eversmann 1834. Данный вопрос представляет интерес не только с точки зрения изучения формирования индивидуального пространства как такового. Он тесно связан с такими актуальными проблемами поведенческой экологии, как проблема формирования брачно-семейных систем и проблема стратегии выбора и моно-

полизации полового партнера (Hixon, 1987; Davies, 1992; Westneat et al., 2000; Jaeger et al., 2002; и др.). Рассматривая структуру индивидуального пространства, исследователи традиционно оперируют двумя основными понятиями: индивидуальный участок и территория. Первое понятие, по сути, есть пространственный паттерн реализации неагонистического поведения, второе – агонистического поведения. В одном случае (индивидуальный участок) мы имеем дело как с социальным, так и с "экологическим" поведением. В другом случае (территория) – с поведением только социальным. Это обстоятельство, не исключая единства подхода к проблеме, исключает единообразие структуры изложения и анализа материала.

Ящерицы, как объект детальных исследований использования пространства, могут оказаться очень интересными. С одной стороны, сравнительно малый размер индивидуальных участков многих видов, в сочетании с малой осторожностью и высокой плотностью населения, делают их очень удобными для наблюдения. С другой стороны, особенности как индивидуальных, так и популяционных стратегий этой группы имеют много общего с таковыми крупных и подвижных, трудных для наблюдения животных. Поведение ящериц и их социальные взаимоотношения немногим уступают в сложности и гибкости поведению крупных млекопитающих (Auffenberg, 1981; Bull, 1994; Tsellarius, Tsellarius, 1996; Панов, Зыкова, 2003). Как и крупные млекопитающие, ящерицы

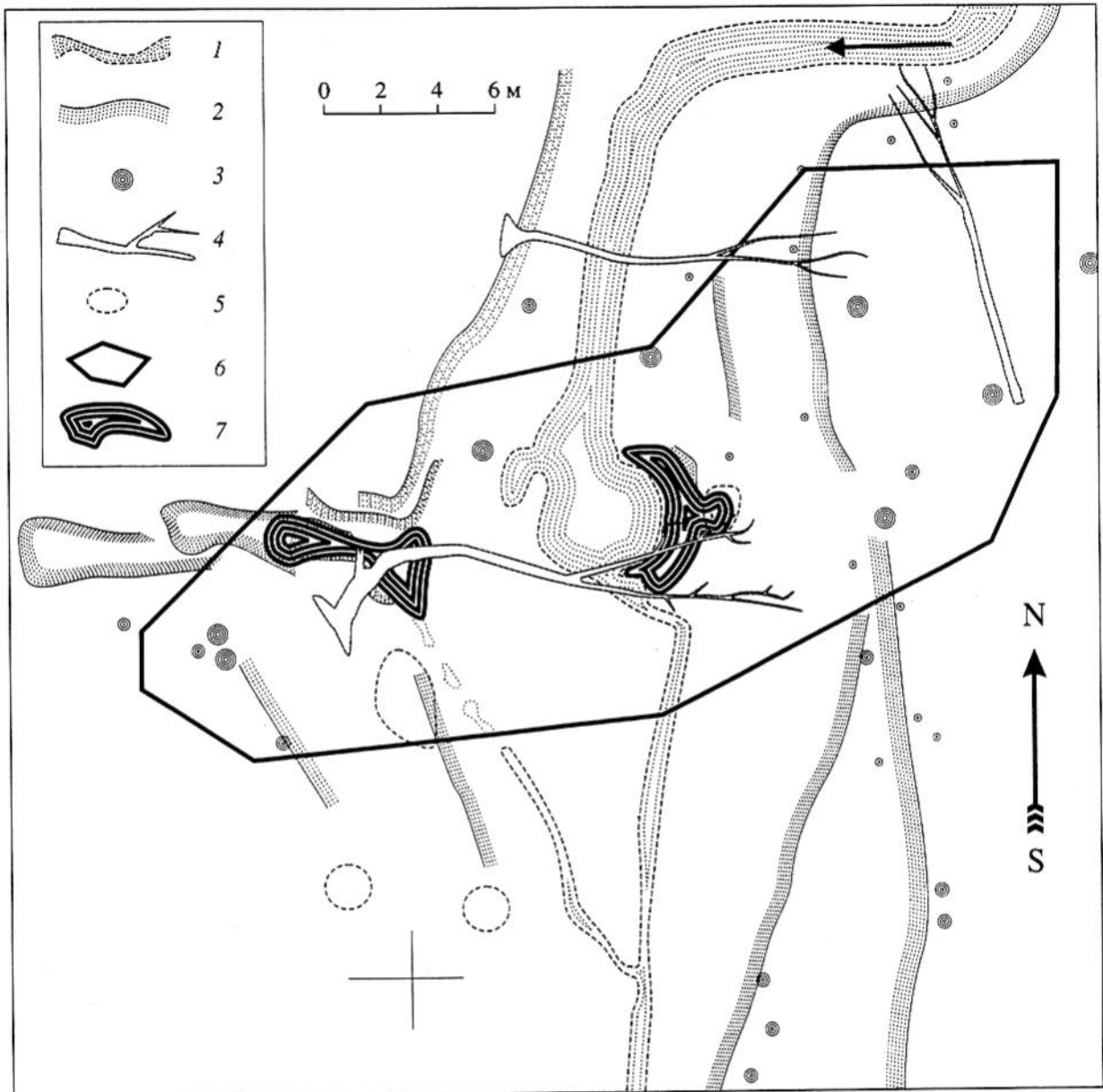


Рис. 1. Карта-схема полигона: 1 – ручей; 2 – обрывы; 3 – стоящие деревья; 4 – поваленные деревья; 5 – кустарник; 6 – границы области суточного движения (слева направо) пятен солнечного света, проникающего в "окно"; 7 – область повышенной численности беспозвоночных.

являются достаточно выраженными К-стратегами (Bauwens, Diaz-Uriarte, 1997). Продолжительность жизни многих видов мелких ящериц и их плодовитость вполне сопоставимы с таковыми копытных и хищных, и, как и эти последние, они относятся к "медленным" видам и должны обладать сходными способами реагирования на внешние воздействия (Виленкин, 1978; Pianka, 1986).

РАЙОН И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Работы проводились на южном макросклоне хребта Навагир, в районе между Анапой и Ново-

российском, в 1997–2004 гг. Исследования велись в период с начала апреля по начало сентября. Основные наблюдения проводились в высокоствольном сомкнутом грабовом лесу с участием бука и ясеня на дне одного из ущелий – типичном биотопе скальной ящерицы (Даревский, 1967), – где она населяет преимущественно "окна", образовавшиеся в месте падения 1–2 деревьев. По кормовым, защитным и температурным условиям "окна" являются самым благоприятным биотопом скальной ящерицы в районе исследований (Целлариус, Целлариус, 2001). Материал для настоящей статьи собран преимущественно на од-

ном участке площадью около 1500 м², включающем одно из таких "окон", который в дальнейшем мы будем называть полигоном (рис. 1).

Весной 1997 г. все взрослые ящерицы в пределах полигона были отловлены и помечены, в том числе цветовой меткой (бусины диаметром 2 мм). Отлов регулярно производился и в дальнейшем, при появлении немеченых особей. Пожизненный идентификационный номер закреплялся путем ампутации дистальных фаланг 1–3 пальцев по определенной схеме. Показано, что мечение отрезанием фаланг и "пришивание" цветных бусин не оказывают влияния на поведение и выживаемость ящериц (Rodda et al., 1988; Dodd, 1993). Самцам присваивали индекс М, самкам – F. Ампутированные фаланги использовали для определения возраста животных скелетохронологическим методом. Подробно техника мечения и определения возраста описана нами ранее (Целлариус, Целлариус, 2002). Основой для данной статьи послужили, в основном, материалы наблюдений за 13 оседлыми самцами в возрасте от 2 до 12 лет на протяжении 2–8 лет (таблица). Пространство полигона почти во все дни, когда погода допускала активность ящериц, находилось под наблюдением 1–2 человек не менее часа, обычно же в течение 4–6 ч. В ходе наблюдений описывались и наносились на карту-схему траектории перемещения ящериц, их контакты с сородичами, особенности поведения. В 2001–2003 гг. вели видеосъемку. Общая продолжительность наблюдений составила более 550 ч. При обработке материалов наблюдений мы накладывали на карту-схему полигона сетку с размером квадрата (ячейки) 0.5 × 0.5 м в масштабе схемы. Каждые два пересечения границ квадрата траекторией ящерицы считались одним посещением этого квадрата (точкой регистрации). Если ящерица некоторое время сохраняла неподвижность, то каждую минуту пребывания животного в каком-либо квадрате также считали одной точкой регистрации.

Сравнивая участки обитания самцов, мы использовали, в частности, такие характеристики, как разнообразие самок и давление на участок других самцов. Разные самки с точки зрения самца качественно неравноценны (см. далее). Кроме того, разные самки проводят на участке самца разное время, т.е. они неравноценны и "количественно". Таким образом, прямое сопоставление как числа самок, так и общего времени, проводимого ими на участке, малоинформативно. Поэтому показателем "насыщенности" участка самками мы считали индекс полидоминантности – обратную величину меры концентрации Симпсона (Песенко, 1982:89), а в качестве характеристики встречаемости самки (необходимой для расчета индекса) мы использовали суммарное время, проведенное самкой на каком-либо участке, отнесен-

Возраст, время регистрации на полигоне и изменения территориального статуса некоторых оседлых самцов скальной ящерицы в период 1997–2004 гг.

| № | Год рождения | Год появления на полигоне | Последний год пребывания на полигоне | Время появления территориального поведения |
|---------|--------------|---------------------------|--------------------------------------|--|
| М-4 | 1991 | ДН | 1998 | ДН |
| М-13/7 | 1992 | ДН | * | ДН |
| М-27 | 1992 | ДН | 1998 | ДН |
| М-16 | 1993 | ДН | 2000 | ДН |
| М-11/20 | 1993 | ДН | * | ДН |
| М-2/6 | 1993 | ДН | * | ДН |
| М-32 | 1993 | ДН | 1998 | ДН |
| М-22/7 | 1993 | ДН | * | 2000 |
| М-9/2 | 1995 | ДН | * | 2001 |
| М-17 | 1995 | 1997 | 2003 | 2000 |
| М-90/40 | 1995 | 1997 | * | 2000 |
| М-33 | 1995 | 1997 | 2003 | 2001 |

ДН – до начала наблюдений весной 1997 г.

* Самец присутствовал на полигоне в течение последнего года наблюдений.

ное к общему времени наблюдений за этим участком. Давление самцов на участок мы оценивали как среднее число его посещений пришельцами за суточный цикл активности.

В данной статье мы называем индивидуальным участком пространство, оконтуренное методом выпуклого многоугольника и содержащее все точки регистрации данной особи (Schoener, 1981). С этими границами практически совпадают границы пространства, где ящерицы легко ориентируются и способны при необходимости перемещаться по прямой между двумя любыми точками участка. Оконтуренный участок отвечает, таким образом, представлениям об индивидуальном участке, как о пространстве, топография которого животному хорошо знакома и в пределах которого протекает его рутинная активность (Burt, 1943; Jewell, 1966).

От индивидуального участка мы отличаем район активности животного. Это совокупность всех квадратов, в пределах которых животное было зарегистрировано в течение некоторого периода. Если индивидуальный участок – это пространство, освоенное животным, то район активности – точно измеренная площадь, использовавшаяся животным за определенный период наблюдений. В пределах района активности мы выделяем зону интенсивного использования. Данный термин был предложен для обозначения "центральной зоны" (core area) (Samuel et al., 1985), оконтуренной в результате определенной статистической

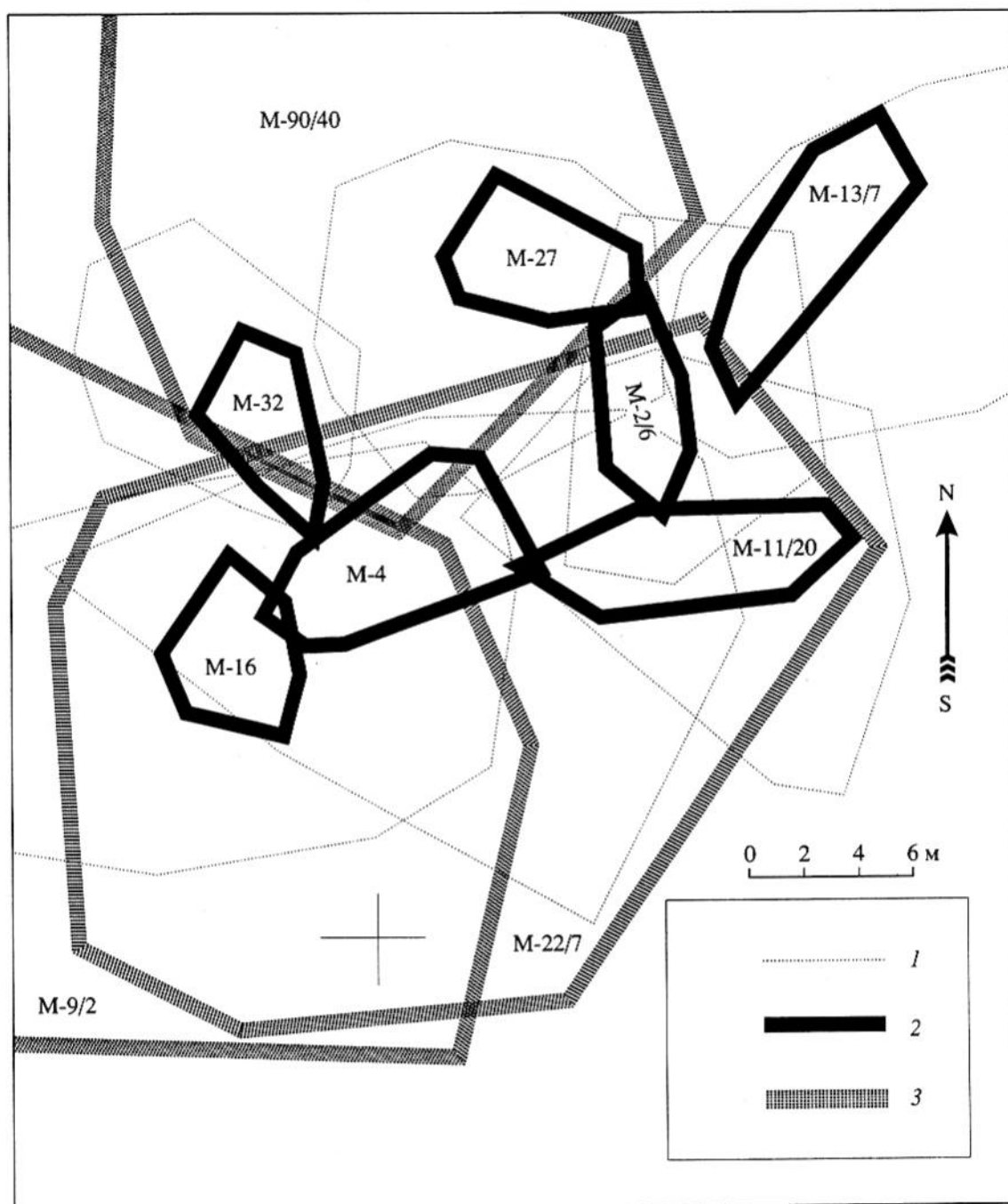


Рис. 2. Границы индивидуальных участков в 1997 г.: 1 – участки территориальных самцов; 2 – их же зоны интенсивного использования; 3 – участки нетерриториальных самцов (показаны не все особи).

процедуры. Технически это совокупность квадратов, где частота регистрации особи достоверно больше, чем должна быть при равномерном распределении точек регистрации в пределах района активности (Samuel et al., 1985). На рисунках зона интенсивного использования для наглядности околнурена методом выпуклого многоугольника. Центром индивидуального участка мы называем точку, сумма расстояний от которой до всех точек

регистрации данного животного минимальна (Dixon, Chapman, 1980). Термин “центр участка” не совпадает с понятием “центр активности”.

В 1997–1998 гг. на полигоне проводился беглый учет беспозвоночных путем подсчета животных на случайно расположенных площадках 25×25 см. Всего было заложено 45 площадок в 1997 и 35 в 1998 г. Учитывали животных с длиной тела от 5 мм. Выяснилось, что микробиотопы

распадаются на две группы, достоверно различающиеся по обилию беспозвоночных: увлажненные берега ручья (18.9 ± 6.29 экз. на площадку, $n = 27$) и все прочие микробиотопы (3.3 ± 3.37 экз., $n = 53$). Здесь, как и всюду в дальнейшем, средние величины приводятся с указанием на стандартное отклонение.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Индивидуальный участок

Участки территориальных резидентов разобщены лишь частично, перекрывание в отдельных случаях достигает 50%, но зоны интенсивного использования во всех случаях разобщены (рис. 2). Границы участков год от года менялись незначительно, а центры участков смещались, как правило, в пределах круга с диаметром 1.5–2 м. Эти изменения, учитывая общие размеры участков, следует признать несущественными. Границы зон интенсивного использования могли изменяться несколько сильнее, что всегда было связано с изменением числа и местоположения центров активности (см. далее).

Привязанность самцов к участку весьма высока: вероятно, большая часть особей сохраняет верность одному участку всю жизнь, т.е. на протяжении 5–12 лет. Из первоначального состава резидентов, зарегистрированного в 1997 г. (7 особей, рис. 2), к 2003 г. выбыло 4 самца, при этом три резидента, вероятно, погибли на зимовке (М-4 и М-27 зимой 1998–1999 гг., М-16 зимой 2000–2001). Данные особи ушли в конце сезона в зимовочные убежища, а следующей весной не вышли на поверхность. Не установлены причины исчезновения только одного самца (М-32, исчез в конце лета 1998 г.) и только в этом случае мы можем допустить отказ от участка и откочевку за пределы полигона. Остальные “старые” резиденты (М-11/20, М-2/6, М-13/7) благополучно живут на своих участках до сих пор. Четыре самца, пришедшие на смену выбывшим территориальным резидентам (М-22/7, М-9/2, М-90/40, М-17), отмечались на полигоне с 1997 г. в качестве оседлых нетерриториальных особей.

Площадь зоны интенсивного использования у территориальных резидентов варьировала незначительно и составляла от 16.0 до 24.25 м², в среднем 20.25 ± 3.06 м² ($n = 8$). Еще в меньшей степени отличались площади индивидуальных участков (средняя по выборке около 180 м²). Что касается площади района активности, то здесь различия весьма существенны – от 37.5 м² (М-2/6 в 1997–1998 гг.) до 187.5 м² (М-22/7 в 2001 г.), средняя 109.4 ± 42.58 м² ($n = 14$). Иными словами, у разных территориальных резидентов сильно различались частота и продолжительность выходов за пределы зоны интенсивного использования. Существует отчетливо выраженная обратная связь

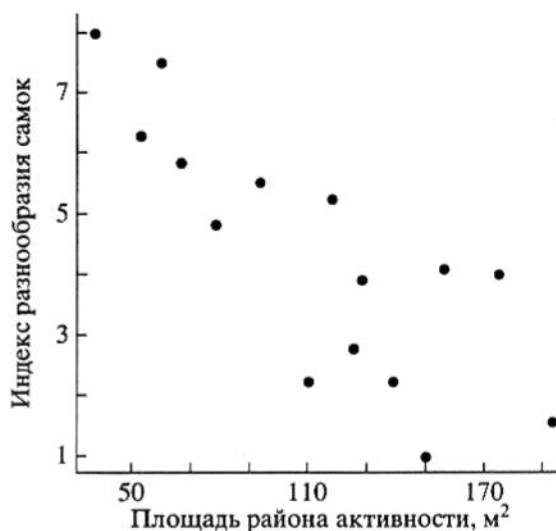


Рис. 3. Зависимость размера района активности территориальных самцов от разнообразия самок в зоне интенсивного использования.

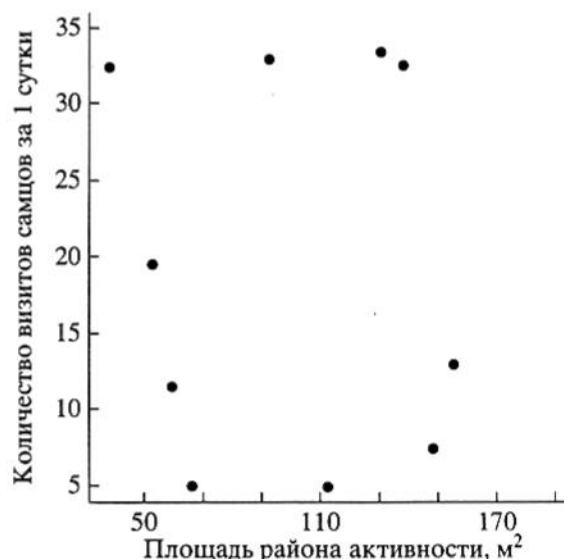


Рис. 4. Соотношение размера района активности территориальных самцов и “давления” других самцов на участок.

площади района активности с разнообразием самок в зоне интенсивного использования самца (рис. 3), тогда как связи характеристик участка с давлением на него других самцов (рис. 4) обнаружить не удается.

Отметим также, что некоторые соседствующие территориальные самцы могут устойчиво различаться по уровню агрессивности, и в таком случае один из них существенно чаще побеждает в пограничных столкновениях (см. сообщение 2). Расширения зон интенсивного использования доминантов за счет субординантов, однако, никогда

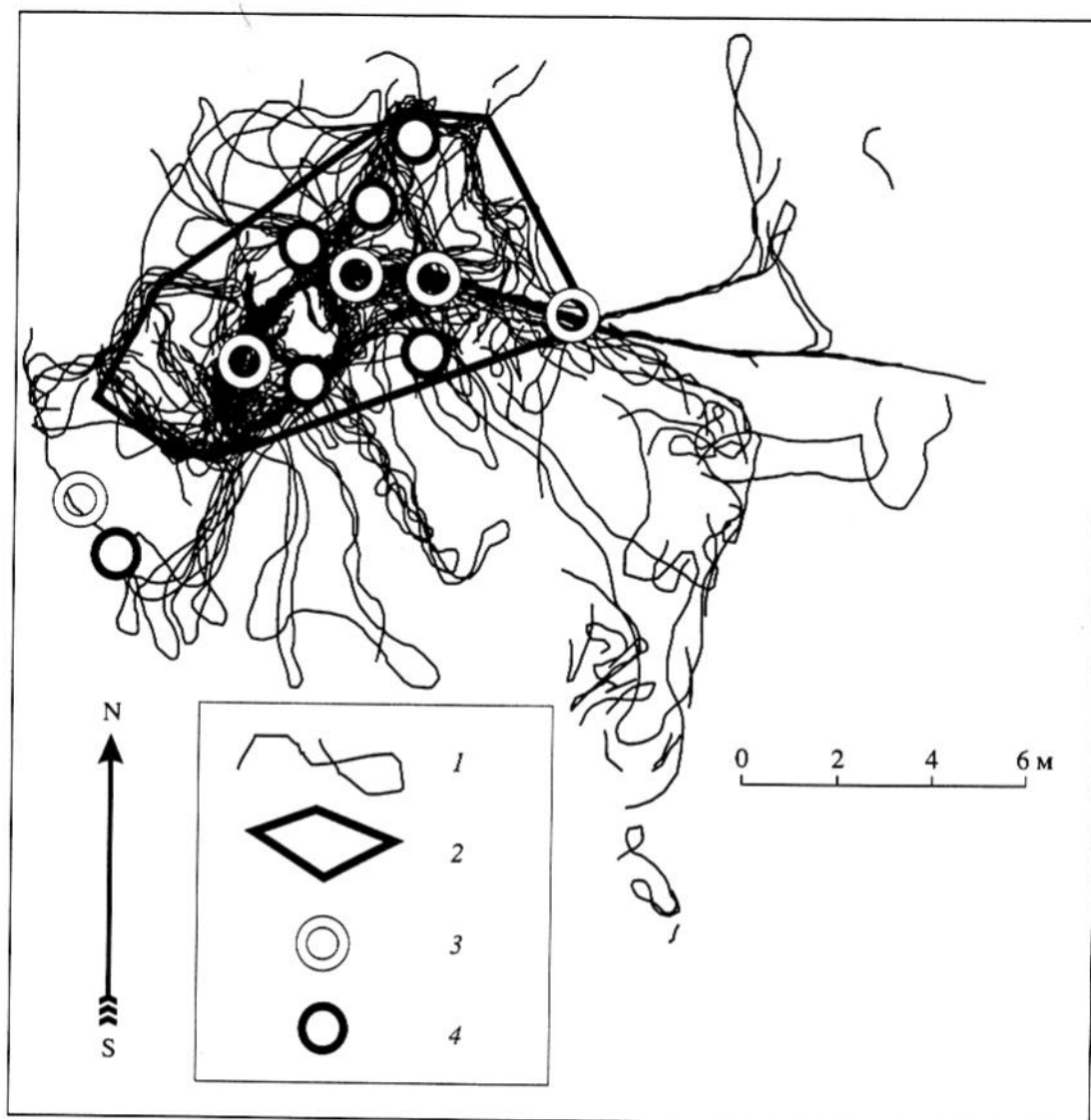


Рис. 5. Перемещения по участку территориального самца М-4 в 1997 г.: 1 – траектории движения; 2 – зона интенсивного использования; 3 – центры активности “предпочитаемой” самки; 4 – то же прочих самок.

не происходило. В то же время после гибели доминанта таковые зоны субординантов временно расширяются за счет территории покойного (сообщение 2). Складывается впечатление, что экспансия субординантов сдерживается доминантами, тогда как конфигурация участка доминирующего самца определяется какими-то иными, нежели агрессия соседей, причинами.

Центры активности

Плотность траекторий движения самца в целом уменьшается от центра участка к его периферии (рис. 5). Совершенно иную картину дает анализ размещения точек, в которых самец пребывает в неподвижности (рис. 6а, 6б). Даже без статистической обработки видно, что у каждого

территориального резидента выделяются единичные квадраты, суммарное время пребывания в которых измеряется часами, тогда как в остальных местах это время измеряется минутами. Далее мы будем называть такие квадраты центрами активности. Специальный хронометраж показал, что в движении, то есть за пределами центров активности, резиденты проводят всего около трети времени, в среднем $36 \pm 12.1\%$. Таким образом, центры активности – это места, в которых самцы проводят большую часть периода активности и которые служат исходным или конечным пунктом большинства перемещений.

Число центров активности составляло от 2 до 5 у разных особей. Во всех случаях центры активности резидентов совпадали с центрами активно-

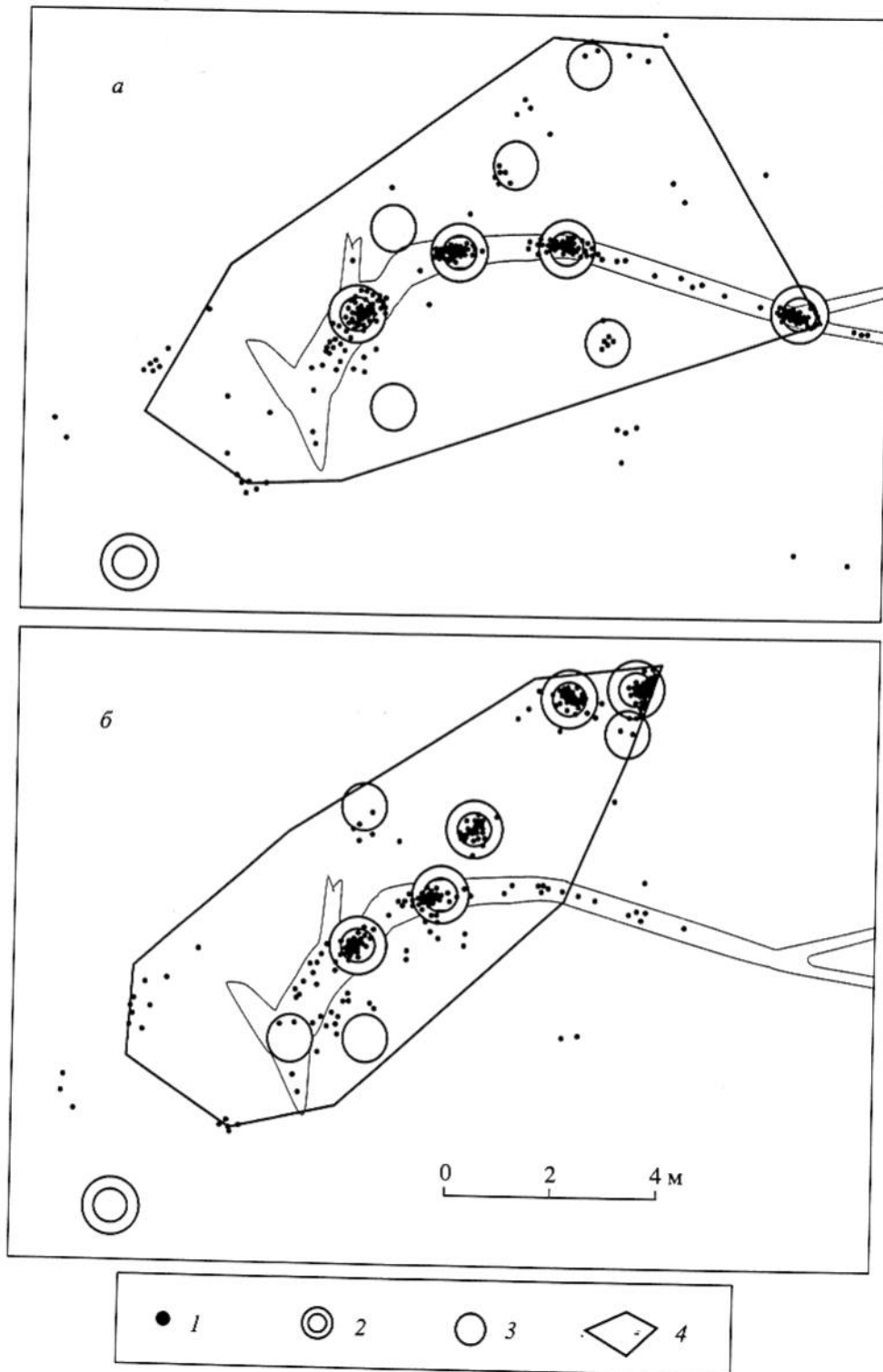


Рис. 6. Точки регистрации самца М-4 в периоды неподвижности (одна точка – минута): а – в 1997 г., б – в 1998 г.; 1 – точки регистрации; 2 – центры активности “предпочитаемых” самок; 3 – то же прочих самок; 4 – зона интенсивного использования.

сти самок. В случае смещения центра активности самки или ее исчезновении смещался или исчезал и соответствующий центр активности самца

(рис. 6а, 6б). Связь с центрами активности самок удерживалась в течение всего сезона активности, а не только в брачный период.

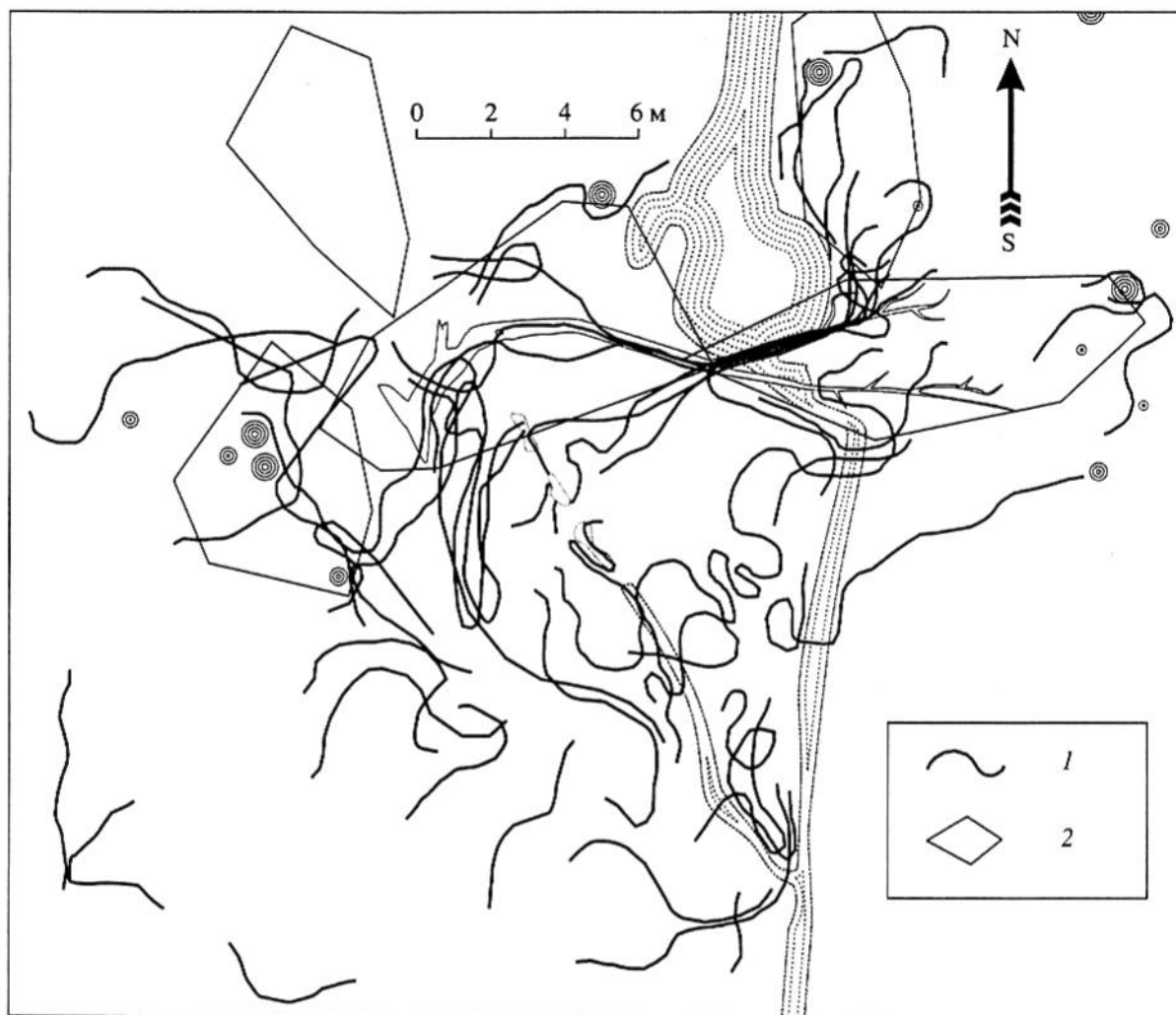


Рис. 7. Перемещения по участку нетерриториального самца М-22/7 в 1997–1998 гг.: 1 – траектории движения; 2 – зоны интенсивного использования территориальных самцов.

Центры активности самца формируются в центрах активности не всех самок, но лишь некоторых. Так, в 1997 г. у М-4 центры активности (всего 4, рис. 6а) формировались только в центрах активности самки F-12. Центры активности других самок (F-10, F-23, F-18/3, F-26) он регулярно посещал (см. раздел о патрулировании участка), но только “проходом”, задерживаясь в них лишь изредка. В 1998 г. у этого же самца сформировалось 5 центров активности, 3 центра совпадали с таковыми F-12 (число центров у этой самки в пределах участка М-4 сократилось с 4 до 3), 2 – с центрами F-18/3, центры активности прочих самок посещались лишь от случая к случаю (рис. 6б). Аналогичная картина наблюдалась и у других резидентов.

Как правило, “привлекательными” оказываются оседлые самки, но не обязательно. Так, в 2001 г. на участке М-90/40 (бывший участок погибшего М-4) постоянно обитала только одна

самка – F-18/3. Два центра активности самца в течение мая, июня и большей части июля совпадали с центрами активности данной самки. Но во второй половине июля на его участке в течение девяти дней обитала самка F-52/4. Эта самка регистрируется на полигоне с 1998 г. и ведет кочевой образ жизни – район ее активности в течение сезона медленно перемещается по замкнутой траектории, охватывающей площадь около 5 га, в том числе западную часть полигона с участком М-90/40. В отдельных местах самка может задерживаться на срок до двух недель. В 1998–2000 гг. М-90/40 активно контактировал с этой самкой во время ее посещений его участка, однако самка здесь долго не задерживалась, и центров ее активности на участке М-90/40 не существовало. В июле 2001 г. в первый же день появления этой самки на участке М-90/40 (впервые в этом году) у нее сформировался центр активности приблизительно в 4 м от центров активности F-18/3. В этот же день

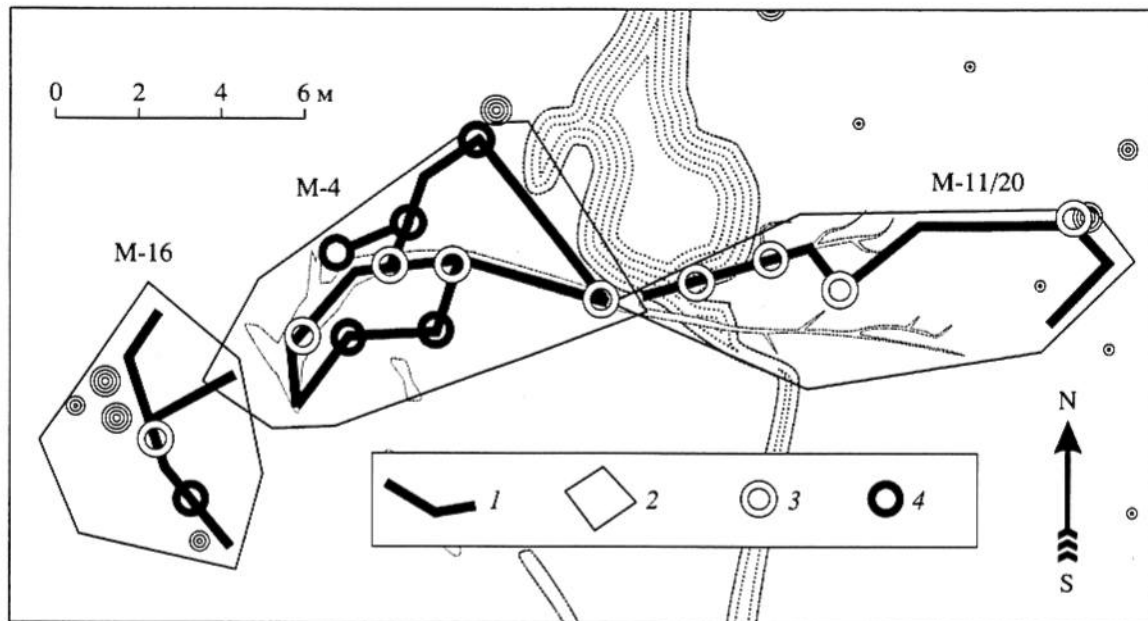


Рис. 8. Патрульные маршруты некоторых территориальных самцов в 1997 г.: 1 – патрульный маршрут; 2 – зона интенсивного использования; 3 – центры активности “предпочитаемых самок”; 4 – то же прочих самок.

М-90/40 покинул центры активности F-18/3 и все время проводил в центре активности F-52/4 (дело происходило почти через полтора месяца после окончания периода спаривания, и самец не делал попыток ухаживания ни за той, ни за другой самкой). Этот центр активности самца сохранялся в течение шести календарных дней после исчезновения F-52/4, затем в течение нескольких дней центр активности “вернулся” в один из центров F-18/3, а во втором центре этой самки вновь так и не сформировался до конца сезона.

По нашим данным, формирование устойчивых персонализированных отношений между самцом и самкой требует длительного времени (от года до трех лет), при этом самки обычно избегают контактов с нетерриториальными самцами (Целлариус, Целлариус, 2002). В результате постоянные связи с самками у этих самцов отсутствуют. Показательно, что в пределах участков нетерриториальных самцов не удается выделить ни долговременных центров активности, ни зоны интенсивного использования (рис. 7).

Патрулирование участка

Поведение территориального резидента в ходе перемещения по участку имеет два основных, достаточно хорошо различающихся варианта. В одном случае траектория движения извилиста, самец передвигается сравнительно медленно, заглядывая в щели, под камни и опавшие листья. Такое перемещение мы называли фуражировкой. В других случаях самец передвигается быст-

ро, сравнительно прямолинейно, часто останавливается, приподнимает переднюю часть тела (поза напоминает позу сидящей собаки), осматривает окрестности и время от времени совершает круговые движения одной из передних лап. Движения самца в ходе передвижения несколько “скованны”. Как показала видеосъемка, самец в ходе такого передвижения часто волочит ступни задних конечностей по субстрату. Именно последний тип перемещения мы и называем патрулированием. Интенсивностью патрулирования мы будем называть отношение числа точек регистрации в ходе патрулирования к общему числу точек регистрации. Фуражировка и патрулирование могут чередоваться, но обычно разделены более или менее продолжительной паузой. У нетерриториальных самцов патрулирование не наблюдалось, у самок, обычно в ходе контакта с сородичами, кратковременно наблюдались элементы этого типа поведения (движения передних лап, волочение конечностей).

У территориальных резидентов патрулирование наблюдалось только в пределах зоны интенсивного использования или в непосредственной близости от ее границ. Исходным пунктом патрулирования в большинстве случаев являлся один из центров активности, при этом патрулирование обычно предшествовал более или менее продолжительный период неподвижности. Большая часть патрульных траекторий пролегла по одним и тем же местам, так что формировалась своего рода сеть постоянных патрульных маршрутов (рис. 8). Вероятно, именно это имел в виду Дарев-

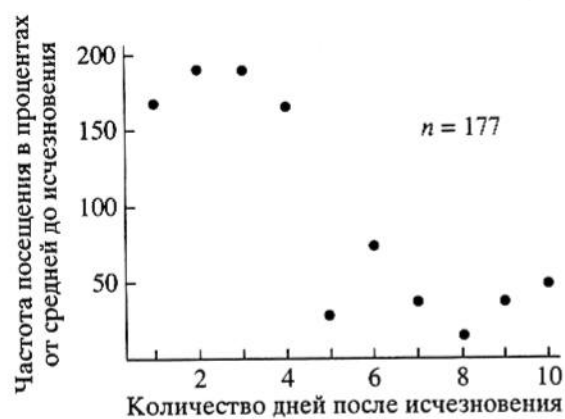


Рис. 9. Изменение посещаемости центра активности исчезнувшей самки (объединены данные по нескольким особям).

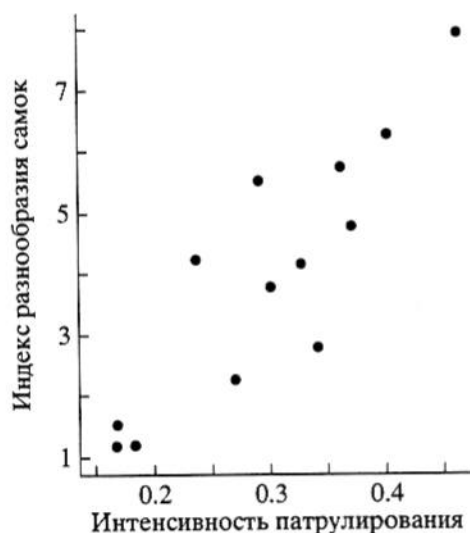


Рис. 10. Зависимость интенсивности патрулирования самца от разнообразия самок в его зоне интенсивного использования.

ский (1967), когда писал, что у скальной ящерицы нет сплошной охраняемой территории, а есть охраняемые маршруты. Сеть патрульных маршрутов у всех резидентов охватывает все центры активности всех "предпочитаемых" самок в пределах зоны интенсивного использования и часть центров самок "пренебрегаемых" (рис. 8). В случае исчезновения самки частота посещения центров ее активности поначалу повышается, а затем снижается до фонового уровня (рис. 9).

Интенсивность патрулирования в целом, как и площадь района активности, отчетливо связана с разнообразием самок на участке, только связь в данном случае прямая — чем выше разнообразие, тем выше интенсивность патрулирования (рис. 10). С другой стороны, исчезновение самки (и, соот-

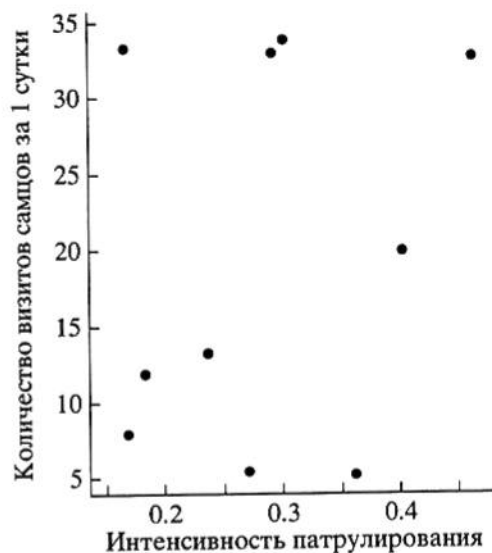


Рис. 11. Соотношение интенсивности патрулирования и "давления" на участок других самцов.

ветственно, снижение индекса разнообразия) всегда ведет к кратковременному увеличению общей интенсивности патрулирования. Особенно резко, в некоторых случаях в три раза, интенсивность патрулирования увеличивалась в случае исчезновения "предпочитаемой" самки. Увеличение подвижности самца и частоты посещения им излюбленных мест пребывания самки в случае ее исчезновения наблюдалось также у сцинка *Tiliqua rugosa*, что интерпретируется как поиск самки (Bull, 1994). У скальной ящерицы, однако патрулирование в норме отнюдь не является поиском самки. Очень часто самец начинает патрулирование из позиции, когда он лежит непосредственно рядом с самкой, часто в прямом телесном контакте с ней.

Контакты территориального резидента с другими самцами в ходе патрулирования мы наблюдали редко. Дело, вероятно, в том, что патрулирующий самец бросается в глаза, и посторонние самцы при виде его просто скрываются, во всяком случае, именно так ведут себя нетерриториальные резиденты. Таким образом, патрулирование может служить так называемой "заявочной демонстрацией" (assertion display) (Stamps, 1977) и в конечном итоге быть одним из средств охраны территории. Но при этом у скальной ящерицы "охрана" территории (точнее, поиск соперника) мотивацией патрулирования не является вне всякого сомнения. Более или менее продолжительное патрулирование крайне редко следовало непосредственно за появлением в поле зрения территориального резидента "чужого" самца или вслед за контактом с ним. В целом, хотя некоторая тенденция к увеличению интенсивности патрулирования при увеличении давления на участок и может быть усмотрена (рис. 11), но достоверной зависимости нет.

Таким образом, хотя интенсивность патрулирования, в общем, связана с разнообразием самок на участке, но выявить внешние факторы, провоцирующие каждый конкретный акт патрулирования, нам не удалось.

Фуражирование

Точки, в которых зарегистрирована поимка резидентами беспозвоночных, не образуют выраженных сгущений. Тем не менее, фуражирование обнаруживает определенную пространственную упорядоченность. К сожалению, достаточно большим массивом данных по фуражированию мы располагаем только для одного из территориальных резидентов – М-4, но данные эти весьма показательны. Доля точек регистрации, расположенных за пределами зоны интенсивного использования, составляет 34,9% ($n = 3480$), а доля добытых там беспозвоночных – 53,4% ($n = 118$), различия достоверны ($t = 4.12$). При этом фуражирование в периферийной зоне участка вообще регистрировалось несколько чаще, чем в зоне интенсивного использования (799 и 508 точек регистрации соответственно). Таким образом, в зоне интенсивного использования фуражировочная активность занимает подчиненное положение, а в периферийной зоне участка – доминирующее.

Баскинг

Основная форма терморегуляционного поведения скальной ящерицы в районе исследований – баскинг (Целлариус, Целлариус, 2001). Вообще активность большинства видов ящериц возможна только при условии достаточно высокой и стабильной температуры тела. “Терморегуляционная мотивация” обычно является доминирующей, в частности, в эксперименте ящерицы проявляют высокие способности к научению, когда получают в качестве подкрепления не корм, а тепло (Brattstrom, 1978). У самок на полигоне центры активности являлись, по сути, центрами баскинга. Самцы, тяготеющие к центрам активности самок, получали достаточные возможности для баскинга попутно и не нуждались в особых местах для обогрева. Напомним при этом, что совпадение центров активности самцов и самок явно не было связано с предпочтением мест с одинаковыми условиями, поскольку с исчезновением самки исчезал и связанный с ней центр активности самца, хотя условия в бывшем центре активности оставались неизменными.

ОБСУЖДЕНИЕ

Не вызывает сомнения, что не только сама самка, но и места, где контакты с ней наиболее часты и продолжительны, являются для самцов объектами высокой привлекательности. В пер-

вую очередь это касается самок, с которыми у самца существует продолжительная тесная связь. Это и есть основной фактор, “концентрирующий” активность самца в районах пребывания самок. Объяснение паттерна использования пространства, однако, требует понимания не только “концентрирующих” факторов, но и факторов, “отрывающих” самца от центров активности самок, в первую очередь мотивации патрулирования.

Говоря о патрулировании, прежде всего следует отметить, что оно относится к третьему, самому высокому уровню поведенческих конструкций (Panov, Zyкова, 1999), и включает в себя четыре различных элемента, зарегистрированных по отдельности в других формах поведения. Это: неравномерно быстрое прямолинейное перемещение; круговые движения передними лапами; поза “сидящей собаки”; волочение задних конечностей.

Неравномерно быстрое прямолинейное движение характерно в ситуациях, когда самец разыскивает исчезнувшего из поля зрения оппонента или самку. Поочередное вращение передними лапами – “кроль” – зарегистрировано у всех без исключения особей скальной ящерицы, в том числе и в отсутствие видимой внешней стимуляции. Интенсивный “кроль”, однако, наблюдался только в ходе контактов с сородичами, в ситуациях, когда животное могло ожидать нападения, но до того, как поведение потенциального агрессора становилось угрожающим. “Кроль” можно было бы считать демонстрацией, направленной на “умиротворение” сородича, однако связи интенсивности “кроля” с частотой нападения на демонстратора выявить не удалось.

Поза “сидящей собаки”, это, одновременно, начальная стадия агрессии (сообщение 2) и ориентировочная реакция, наблюдавшаяся, в частности, в первый момент появления в поле зрения резидента сородича, собаки, наблюдателя или добычи. Эта поза характерна также в случае внезапного исчезновения из поля зрения указанных объектов, а также, когда резидент наблюдает за другими самцами за пределами собственного участка. Волочение задних конечностей трудно интерпретировать. Наиболее вероятно, что оно связано с запаховым мечением. Хотя у скальной ящерицы распознавание сородичей основано, несомненно, на визуальных признаках, однако, по данным нашей видеосъемки, самцы постоянно ощупывают языком субстрат в центрах активности самок и экскременты сородичей. Тот факт, что лацертиды имеют хорошее обонятельное чувство, подтвержден экспериментально (Gomez et al., 1993). Запаховое мечение у млекопитающих рассматривается как способ уничтожения информации, увеличивающей неопределенность ситуации (Kleiman, 1966; Овсяников, Бадридзе, 1989). Аналогично значение мечения у рептилий (Tselarijus, Men'shikov, 1994).

Все четыре элемента патрулирования характерны для ситуаций неопределенности, когда отчетливо выражен дефицит прогностической информации. Вполне вероятно, таким образом, что мотивация патрулирования есть результат информационной депривации. Уровень депривации нарастает по мере пребывания самца в какой-либо одной точке участка, а накапливающиеся изменения ситуации, о чем сигнализируют появления и исчезновения сородичей в поле зрения животного, изменения температуры, освещенности и т.п., усугубляют положение. Мотивационное состояние меняется, при этом аффективный тонус, изначально положительный, поскольку самец находится в месте с высокой привлекательностью, часто в контакте с самкой, неизбежно должен снижаться, поскольку величина аффективного тонуса связана с уровнем информационной депривации обратной зависимостью (Симонов, 1970).

Интерпретация патрулирования как способа "утоления информационного голода" хорошо объясняет и противоположные тенденции в изменении его интенсивности: усиление интенсивности патрулирования при увеличении разнообразия самок и в то же время временное усиление этой интенсивности при исчезновении одной из них, т.е. при уменьшении этого разнообразия. Обе ситуации связаны с изменением обстановки на участке и требуют получения дополнительной информации. Не исключено, что информационная депривация играет одновременно и "концентрирующую" роль, "возвращая" самца с периферии участка в зону интенсивного использования и сокращая, таким образом, район активности. При этом, коль скоро интенсивность патрулирования связана с разнообразием самок и не связана с "давлением" на участок других самцов, мы можем заключить, что наиболее значимой для резидента является информация о самках, а не о возможных конкурентах.

С точки зрения потребности в информации можно объяснить и тот факт, что границы зон интенсивного использования доминирующих самцов не расширяются за счет территорий субординантов даже при явном наличии такой возможности. Участки доминантов, в отличие от участков субординантов, всегда насыщены центрами активности самок (сообщение 2), имеют более сложную структуру и более протяженную сеть патрульных маршрутов. Вполне вероятно, что самец просто физически не в состоянии расширить зону своего влияния без снижения уровня контроля за уже имеющейся территорией, что привело бы к увеличению уровня информационной депривации и снижению аффективного тонуса.

Заметим попутно, что информационная депривация может лежать в основе самых разных поведенческих актов, относимых к категории заявочных демонстраций. Особенно явно это в случае запахового мечения (Kleiman, 1966; Tsellarius,

Men'shikov, 1994), но может касаться и визуального и вокального "маркирования" пространства. Увеличивая свой информационный вклад в сигнальное поле (Наумов, 1973), животное снижает относительный вес сигналов, свидетельствующих о возможном непредсказуемом изменении обстановки. В результате, хотя реальная ситуация остается неизменной, но начинает восприниматься как более благоприятная (Kleiman, 1966; Овсяников, Бадридзе, 1989).

В заключение необходимо отметить, что выявленные закономерности относятся не к пространственному паттерну самцов, как таковому, а к движущим силам его формирования. Реальный же паттерн может сильно отличаться от описанного. Так, по нашим фрагментарным наблюдениям за пределами "окна", под пологом леса, где у самок устойчивые центры активности либо не формируются, либо разнесены на очень большое расстояние один от другого, структура и взаимное расположение индивидуальных участков самцов имеют иной характер, чем на полигоне.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарим Г.В. Польшину, Е.Н. Панова и А.Д. Пояркова за советы и замечания по рукописи, Л.Ю. Зыкову, Л.М. Мухаметова и сотрудников Утришского дельфинария РАН за помощь в организации полевых работ. Часть снаряжения и оборудования была любезно предоставлена Н.Б. Ананьевой (Зоологический институт РАН), В.А. Черлиным (АО "Биопрепарат") и Е.Н. Романовой (ТОО "Бином").

Бескорыстная финансовая поддержка полевому отряду была оказана руководством ТОО "Бином" – Е.Н. Романовой, Ю.Г. Меньшиковым и покойным Ю.И. Ивановым. Работа выполнена при поддержке РФФИ (99-04-48130, 00-04-63052, 01-04-63064, 02-04-48230, 02-04-63048, 03-04-63100).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виленкин Б.Я., 1978. Взаимодействующие популяции // Математическое моделирование в экологии. М.: Наука. С. 5–16.
- Даревский И.С., 1967. Скальные ящерицы Кавказа. Л.: Наука. 214 с.
- Иваницкий В.В., 1989. Индивидуальное пространство у птиц: структурно-функциональные и экологические аспекты // Зоол. журн. Т. 68. Вып. 4. С. 83–93.
- Наумов Н.П., 1963. Экология животных. М.: Высшая школа. 618 с. – 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биол. Т. 34. № 6. С. 808–817.
- Овсяников Н.Г., Бадридзе Я.К., 1989. Понятие психологического комфорта в интерпретации движущих сил поведения // Докл. АН. Т. 306. № 4. С. 1015–1018.
- Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., 2003. Горные агамы Евразии. М.: Лазурь. 304 с.

- Песенко Ю.А., 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Симонов П.В., 1970. Теория отражения и психофизиология эмоций. М.: Наука. 141 с.
- Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю., 2001. Динамика пространственной структуры популяции *Lacerta saxicola* в широколиственных лесах хребта Навагир // Зоол. журн. Т. 80. Вып. 7. С. 1–8.
- Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю., 2002. Возрастные изменения и возможное значение сигнальной окраски у самцов скальной ящерицы с хребта Навагир // Зоол. журн. Т. 81. Вып. 8. С. 970–977.
- Auffenberg W., 1981. The Behavioral Ecology of the Komodo Monitor. Gainesville: A University of Florida Book. 406 p.
- Bauwens D., Diaz-Uriarte R., 1997. Covariation of life-history traits in lacertid lizards: a comparative study // American Naturalist. V. 149. № 1. P. 91–111.
- Brattstrom B.H., 1978. Learning studies in lizards / Eds. Greenberg N., MacLean P. D. Behavior and Neurology of Lizards. National Inst. Ment. Health, USA. P. 173–181.
- Bull C.M., 1994. Population dynamics and pair fidelity in sleepy lizards / Eds. Vitt L. J., Pianka E. R. Lizard ecology. Princeton University Press. P. 159–174 (библиография с. 335–387 общая для всего тома).
- Burt W.H., 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals // J. Mammology. V. 24. № 3. P. 346–352.
- Davies N.B., 1992. Mating system / Eds. Krebs J.R., Davies N.B. Behavioural ecology: An evolutionary approach. Oxford: Blackwell Scientific Publications LTD. P. 263–294.
- Dixon K.R., Chapman J.A., 1980. Harmonic mean measure of animal activity areas // Ecology. V. 61. № 5. P. 1040–1044.
- Dodd C.K., 1993. The effects of toe-clipping on sprint performance of the lizard *Cnemidophorus sexlineatus* // J. Herpetology. V. 27. № 1. P. 209–213.
- Gomez A., Font E., Desfilis E., 1993. Chemoreception in the lacertidae: exploration and conspecific discrimination in the Spanish Wall Lizard, *Podarcis hispanica* / Eds. Valakos E.D. et al. Lacertids of the Mediterranean region. Athens-Bonn-Alicante: Hellenic Zoological Society. P. 213–230.
- Hixon M.A., 1987. Territory area as a determinant of mating systems // American Zoologist. V. 27. № 2. P. 229–247.
- Jaeger R.G., Gillette J.R., Cooper R.C., 2002. Sexual coercion in a territorial salamander: males punish socially polyandrous female partners // Animal Behaviour. V. 63. № 5. P. 871–877.
- Jewell P.A., 1966. The concept of home range in mammals // Play, Exploration and Territory in Mammals (Symp. Zool. Soc. London, 18). L.–N.Y.: Academ. Press. P. 85–109.
- Kleiman D., 1966. Scent marking in the Canidae // Play, Exploration and Territory in Mammals (Symp. Zool. Soc. London, 18). L.–N. Y.: Academ. Press. P. 85–109.
- Martins E.P., 1994. Phylogenetic perspectives on the evolution of the lizard territoriality / Eds. Vitt L.J., Pianka E.R. Lizard ecology. New Jersey: Princeton University Press. P. 117–144 (библиография с. 335–387 общая для всего тома).
- Pianka E.R., 1986. Ecology and natural history of desert lizards: analysis of the ecological niche and community structure. New Jersey: Princeton University Press. 564 p.
- Rodda G.H., Bock B.C., Burghardt G.M., Rand S.A., 1988. Techniques for identifying individual lizards at a distance reveal influences of handling // Copeia. № 4. P. 904–913.
- Samuel M.D., Pierce D.J., Garton E.O., 1985. Identifying areas of concentrated use within the home range // J. Animal Ecology. V. 54. № 3. P. 711–719.
- Schoener T.W., 1981. An empirically based estimate of home range // Theoretical Population Biology. V. 20. № 3. P. 281–325.
- Stamps J.A., 1977. Social behavior and spacing patterns in lizards // Biology of the Reptilia. V. 7. N.Y.: Academ. Press. P. 265–334.
- St-Girons H., St-Girons M.C., 1959. Escape vital domaine et territoire chez les vertebres terrestres (reptiles et mammiferes) // Mammalia. V. 23. № 4. P. 448–476.
- Tsellarius A.Yu., Men'shikov Yu.G., 1994. Indirect communication and its role in the formation of social structure in *Varanus griseus* // Russian J. Herpetology. V. 1. № 2. P. 121–132.
- Tsellarius A.Yu., Tsellarius E.Yu., 1996. Courtship and mating in *Varanus griseus* of Western Kyzylkum // Russian J. Herpetology. V. 3. № 2. P. 122–129.
- Westneat D.F., Walters A., McCarthy T.M., Hatch M.I., Hein W.K., 2000. Alternative mechanisms of nonindependent mate choice // Animal Behaviour. V. 59. № 3. P. 467–476.
- Wynne-Edwards V.C., 1962. Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh–L.: Oliver and Boyd Ltd. 654 p.

FORMATION AND DEFENSE OF INDIVIDUAL SPACE IN MALES OF *LACERTA SAXICOLA* (REPTILIA, SAURIA). 1. HOME RANGE

A. Yu. Tsellarius, E. Yu. Tsellarius

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia
e-mail: tsellarius@land.ru

The majority of *Lacerta saxicola* males keeps the fidelity to their own individual home ranges over their life. The main elements of home range are the activity centers and patrol routes that are located within the area of the intense use. The activity centers of males always coincide with those in certain females. A system of patrol routes includes all the activity centers of all the females within the core area. The activity of patrolling directly depends on the saturation of the home range with females and is independent of the pressure of other males. Patrolling is the main kind of the activity of males over the whole season. The relationship between the patrolling and a search for any object or a group of objects were not found. Patrolling behavior is characterized by the features of the "vacuum activity". However, some facts attest that the motivation of patrolling is information deprivation. The probable importance of the information deprivation for the development of some behavioral peculiarities related to the use of space is discussed briefly.