



УДК 598.112:591.5

ДИНАМИКА ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ *LACERTA SAXICOLA* (REPTILIA, SAURIA) В ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСАХ ХРЕБТА НАВАГИР

© 2001 г. А. Ю. Целлариус, Е. Ю. Целлариус

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 117071

Поступила в редакцию 14.03.2000 г.

В районе исследований скальная ящерица *Lacerta saxicola* Eversmann 1834 заселяет все пространство лесов на склонах долин. На дне долин постоянное население существует лишь в местах разрыва лесного полога. Группировки ящериц в разрывах представляют собой стабильные замкнутые поселения территориальных взрослых животных. Ювенильные особи вытесняются из окон на склоны долин. Обилие корма и убежищ на дне долин существенно выше чем на склонах, однако под пологом леса условия для обитания ящериц большую часть года неблагоприятны в силу низких температур. При наступлении жары ящерицы со склонов мигрируют на дно долины. В период массовой миграции поселения на дне долины сохраняют замкнутость и постоянство состава. Оседлые самцы этих поселений спариваются как с местными самками, так и с самками со склонов. Самцы со склонов имеют возможность спариваться только с самками из этого же биотопа.

Большинство природных популяций представляет собой совокупность поселений, субпопуляций, в той или иной степени изолированных одна от другой, с разной плотностью населения, социальной и демографической структурой. Эти поселения обычно занимают площади разного размера, с разными экологическими условиями. Пространственная структура популяции и внутривидовые процессы тесно взаимосвязаны и в значительной степени определяются способностью особей к расселению и особенностями их перемещения в пространстве (Soule, 1987; Clobert et al., 1994). Принято считать, что в тех, весьма типичных, случаях, когда ареал популяции представлен сочетанием достаточно обширных, сплошь заселенных территорий и в большей или меньшей степени изолированных от них островных поселений, состояние популяции как целого определяется, главным образом, той ее частью, которая заселяет обширные сплошные пространства (Diamond, Gilpin, 1983; Soule, 1987; Clobert et al., 1994), при этом явно или неявно предполагается, что именно области сплошного заселения являются для данного вида наиболее благоприятными. Принято считать также, что основным фактором расселения особей и возникновения островных поселений является конкурентное вытеснение из заселенных районов молодых, преимущественно неполовозрелых животных (Davis, Howe, 1992; Clobert et al., 1994). Большинство работ, посвященных динамике пространственной структуры и расселению, выполнено на грызунах, по пресмыкающимся данных такого рода немного. Нами, в ходе изучения социальных отношений у скальной ящерицы, были получены данные о простран-

ственном размещении и использовании пространства особями этого вида. Наши возможности, к сожалению, были весьма ограничены, что определило известную фрагментарность собранного материала. Тем не менее полученные результаты кажутся нам любопытными и заслуживающими опубликования.

Работы проводились в 1997 и 1998 гг., с начала апреля по середину августа, на черноморском побережье в районе между Анапой и Новороссийском на южном макросклоне хребта Навагир. Макросклон расчленен узкими долинами, сложен легко разрушающимися известняками, обширные скальные участки и обрывы отсутствуют. Верхняя часть макросклона покрыта широколиственными лесами, в которых скальная ящерица представлена подвидом *L. s. darevskii*. Место проведения наблюдений представляет типичный участок верхней части южного макросклона и включает гребни двух соседствующих параллельных отрогов хребта Навагир и долину между ними. Размер участка приблизительно 1.5 на 2.0 км.

В течение всего периода работ производились учеты ящериц на постоянных и случайных маршрутах. Постоянных маршрутов было три: на склонах долины в щебнистой дубраве (1500 м) и в разнотравной дубраве (1000 м), на дне долины в грабово-буковом лесу (2000 м). Общая протяженность учетов составила более 850 км, всего зарегистрировано более 900 особей. Плотность населения рассчитывали по средней дальности обнаружения (Kendeigh, 1944) для каждого стометрового отрезка маршрута отдельно. Полученная таким образом величина обычно ниже реальной плотности (Семенов, Шенброт, 1985), однако вполне

пригодна для сравнения обилия ящериц в разных биотопах.

В наиболее характерных биотопах были выбраны и закартированы четыре участка, от 20 до 50 м в поперечнике: в щебнистой дубраве на склоне (№ 1), в разнотравной дубраве (№ 2), в грабово-буковом лесу на дне долины, под пологом леса (№ 3), в месте разрыва этого полога (№ 4). Расстояние между участками составляло 200–300 м. В дальнейшем мы будем называть эти участки полигонами. На этих полигонах ящериц регулярно отлавливали и метили: каждая особь получала постоянный номер, закрепленный путем ампутации последней фаланги одного–трех пальцев, и индивидуальную цветную метку. Всего было помечено 127 особей. За мечеными ящерицами вели продолжительные визуальные наблюдения, в ходе которых регистрировали и наносили на карту-схему перемещения ящериц, их контакты с сородичами, особенности терморегуляционного и пищевого поведения. На дне долины, в месте разрыва полога (полигон 4) наблюдения велись ежедневно, на остальных участках – эпизодически. Общая продолжительность наблюдений составила более 300 ч. У части ящериц сразу после поимки измеряли ректально температуру тела. Для 36 особей, в основном для тех, которые находились под наблюдением в течение длительного времени, определен возраст по препаратам из срезов фаланг пальцев, ампутированных при мечении (Смирина, 1974).

Ежедневно, в полдень, снимали показания термометров, стационарно установленных вблизи границ “окна” (полигон 4). Ежегодно в первой половине лета во всех биотопах проводили беглый учет беспозвоночных путем подсчета находящихся на поверхности животных на случайно расположенных площадках 25 на 25 см. Подсчет на каждой площадке производили в течение 5 мин, всего было заложено 145 площадок. Учитывали животных с длиной тела от 5 мм.

Говоря об участках обитания или индивидуальных участках ящериц, мы подразумеваем пространство, оконтуренное методом выпуклого многоугольника (Schoener, 1981), с учетом всех точек встреч данной особи в период ее рутинной активности. Места зимовок и откладки яиц в индивидуальный участок не включаются. Внутри индивидуального участка мы выделяли зону интенсивного использования (Samuel et al., 1985), которую, в свою очередь, снова оконтуривали методом выпуклого многоугольника. Поскольку в основном именно в пределах этого пространства ящерицы проявляют агрессивность по отношению к сородичам, то в тексте мы называем эту зону индивидуальной территорией. Приводя средние величины, мы указываем также величину стандартного отклонения.

Основные черты биологии скальной ящерицы в районе исследований

Размножение и рост. Спаривание в районе исследований начинается в середине июня. Аналогично другим видам рода *Lacerta* (Bauwens, Verheijen, 1985), сначала приступают к спариванию самки старших возрастов, затем молодые самки. За сезон каждая самка делает только одну кладку. Откладка яиц во второй половине июля. Сеголетки появляются в конце августа–начале сентября. По данным Даревского (1967), количество яиц в кладке 2–6, чаще 5. Характерное “самочье” поведение при контактах с самцами самки в районе исследований начинают проявлять в возрасте двух лет, но спариваются не раньше, чем в трехлетнем возрасте. Самцы предпринимают попытки спаривания с двухлетнего возраста. По размерам тела довольно четко различаются две возрастные категории: молодые особи в возрасте до полутора лет и особи в возрасте старше двух лет.

Питание. По нашим данным (визуальные наблюдения), добычей ящериц являются в основном беспозвоночные с длиной тела 5–20 мм, которых ящерицы добывают на поверхности почвы и растений, иногда ловят в воздухе. Состав рациона обычен для мелких насекомоядных ящериц и отражает состав и обилие беспозвоночных в данном биотопе.

Отношение к температуре. Возможность нагреться до нужной температуры – важнейший экологический фактор, определяющий поведение и пространственное размещение ящериц. Температура тела активных скальных ящериц составляет в среднем 32.8 ± 2.2 C ($n = 62$). Температура среды в большинстве биотопов широколиственного леса на протяжении значительной части сезона (а в отдельные годы и всего сезона) недостаточна для поддержания температуры тела ящериц на высоком уровне (рис. 1, табл. 1). Основной источник тепла для ящериц в районе исследований – прямое солнечное излучение, а основной способ терморегуляции – баскинг.

Убежища. В качестве долговременных убежищ взрослые ящерицы используют трещины в обнажениях коренной породы, пустоты между камнями, дупла в поваленных и живых деревьях, норы грызунов. Там, где все перечисленные типы убежищ представлены в изобилии, ящерицы используют в основном трещины в породе и пустоты между камнями. Значительно реже используются дупла в поваленных деревьях (табл. 2). Дупла в стоящих деревьях и норы грызунов используются в качестве долговременных убежищ только там, где отсутствуют толстомерный валежник и выходы коренных пород. Сеголетки и неполовозрелые особи после первой зимовки, в отличие от взрослых, очень часто укрываются под отставшей корой, под лежащими на земле ветками и просто в толще листового опада.

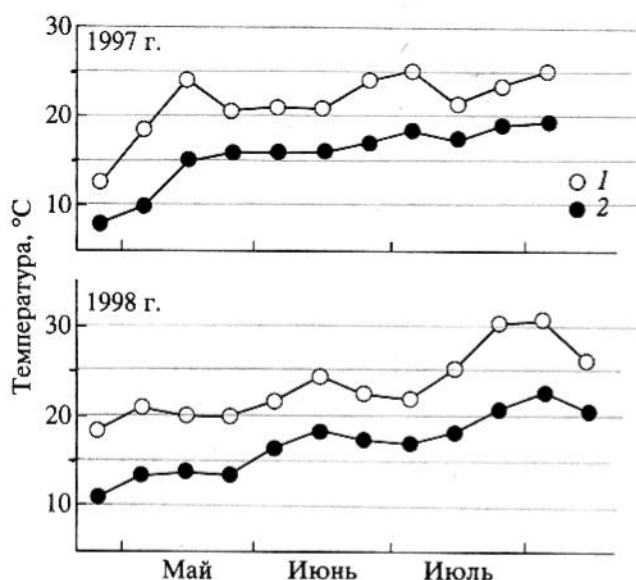


Рис. 1. Сезонные изменения температуры (средняя по декадам) на дне долины под пологом леса в 1997 и 1998 гг.: 1 – температура приземного слоя воздуха в 12 час дня; 2 – температура почвы на глубине 30 см.

Характеристика биотопов и размещение ресурсов

На участке, где проводились учеты и наблюдения, достаточно четко выделяются четыре основных биотопа, приуроченных к определенным элементам рельефа: уплощенные гребни отрогов; крутые верхние части склонов; более пологая середина склонов; крутое, иногда обрывистое, основание склонов и дно долины с протекающим по нему небольшим ручьем.

Гребни отрогов покрыты сомкнутым густым вторичным лесом из грабинника. Прямой солнечный свет до земли практически не проникает, окон

Таблица 1. Температура в различных биотопах широколиственного леса в 12 час 10 июня 1997 г.

Биотоп	Воздух на высоте 5 см	Поверхность почвы	Почва на глубине 40 см
Лес из граба на гребне отрога	22.0	20.0	17.6
Щебнистая дубрава	24.6	30.0	20.2
Разнотравная дубрава	24.6	28.8	19.8
Дно долины под пологом леса	21.4	21.0	16.2
Окно в пологе леса на дне долины	22.0	28.4	–

в пологе леса нет. Почва укрыта слоем листового опада, травяной покров почти отсутствует, валежника очень мало, выходов коренных пород нет.

Верхняя часть склонов покрыта низкорослой дубравой с участием сосны. Листовой опад сносится вниз по крутому склону, травяная растительность разрежена или отсутствует. Кроны разрежены, и солнечный свет свободно проникает к обнаженной щебнистой поверхности почвы. Валежника мало, он преимущественно тонкомерный, выходов коренных пород нет.

Средняя часть склонов покрыта разнотравной дубравой. Кроны деревьев неплотные, солнце достаточно свободно проникает до поверхности земли. Лесная подстилка хорошо выражена, травостой развит. Много валежника большого и среднего диаметра, с обильными дуплами и трещинами. Поскольку биотоп в целом светлый, разрывы в пологе не контрастируют с подкroновыми пространствами. Выходы коренных пород отсутствуют, встречаются россыпи крупных камней, покрытые мхом и опадом.

Нижняя часть склонов и дно долины покрыты высокоствольным лесом из граба и бука, с участием ясеня. Кроны полностью сомкнуты, в том числе и над протекающим по дну долины узким ручьем, очень плотные. Подстилка достигает мощности 30 см, однако встречаются оголенные участки почвы. Травяной покров отсутствует. Валежник представлен толстыми стволами, обычно дуплистыми. “Окна” в пологе имеют диаметр до 20–25 м и занимают до 5–6% площади биотопа. Выходы коренных пород приурочены к подножию склонов, обычно имеют вид невысоких обрывов, затянутых негустой сеткой вечнозеленого плюща. Обычны груды и россыпи крупных камней.

Наихудшим набором условий обладают гребни хребтов, где крайне ограниченные возможности для баскинга сочетаются с жестким дефици-

Таблица 2. Частота использования (%) для ночлега убежищ различного типа в разных биотопах

Тип убежища	Дно долины	Разнотравная дубрава	Щебнистая дубрава
Щели в выходах коренных пород	51.6	*	*
Скопления крупных камней под слоем мха и опада	32.3	48.5	*
Дупла и щели в поваленных стволах	16.1	36.4	21.9
Дупла и щели в стоящих стволах	**	15.2	48.8
Норы грызунов	**	**	29.3
Всего наблюдений	93	33	41

* Убежища данного типа в биотопе отсутствуют.

** Убежища присутствуют, но ящерицами не используются.

Таблица 3. Численность беспозвоночных размера 5–20 мм в различных биотопах широколиственного леса

Биотоп	Количество беспозвоночных (особей на 1/16 кв. м)	Число проб
Лес из грабняка на гребне отрога	1.28 ± 0.79	25
Щебнистая дубрава	0.36 ± 0.45	25
Разнотравная дубрава	1.36 ± 1.08	25
Дно долины под пологом леса	4.92 ± 1.41	25
Окно в пологе леса на дне долины	5.49 ± 2.56	45

том убежищ и посредственными кормовыми условиями (табл. 3). В щебнистой дубраве проблем с баскингом не возникает, однако здесь мало корма и явно ощущается недостаток убежищ. Это единственный биотоп, где ящерицы регулярно используют дупла живых деревьев и норы грызунов (табл. 2). В разнотравной дубраве также нет проблем с баскингом, при этом здесь довольно много убежищ и достаточно много корма (табл. 2, 3). В грабово-буковом лесу на дне долины большая часть пространства, при избытке корма и разнообразных убежищ, для обитания ящериц практически непригодны в силу низких температур и отсутствия возможностей для баскинга. Однако в "окнах", где появляются возможности для прогрева, складывается наиболее благоприятное сочетание условий (табл. 1–3).

Пространственная конфигурация популяции

Скальная ящерица заселяет сплошь массивы щебнистых и разнотравных дубрав и образует островные поселения в "окнах" в грабово-буковом лесу. На гребнях хребтов постоянное население

отсутствует. Область сплошного заселения тянется по каждому склону практически непрерывной полосой шириной 200–1000 м. Полоса буковых лесов на дне долины, разделяющая области сплошного заселения, имеет ширину от 100 до 500 м. Площадь окон, в которых локализованы постоянные поселения ящериц на дне долины, составляет около 600–700 кв. м, количество таких окон – в среднем одно на 2–3 га.

В пределах сплошного поселения на склонах ящерица размещена в каждом биотопе относительно равномерно (табл. 4, 5), но при этом плотность населения в разнотравной дубраве вдвое выше, чем в щебнистой ($t = 4.14$).

На дне долины, в местах разрыва лесного полога плотность населения ящериц достигает максимальных для района величин (табл. 4). В пространствах между окнами ящерицы редки, в целом размещение весьма неравномерно (рис. 2). За счет высокой численности в окнах средняя по биотопу численность оказывается довольно высокой (табл. 4) и не отличается от численности в прилегающем биотопе – разнотравной дубраве.

Такая картина сохранялась в течение 1997 и в первой половине 1998 г. В конце июля 1998 г. установилась весьма жаркая погода и температура на дне долины достигла уровня, допускающего нормальную активность ящериц без баскинга (рис. 1). Маршрутные учеты ящериц в этот период не проводились, однако мы столкнулись с почти полным исчезновением взрослых ящериц на склонах. В то же время резко повысилось обилие ящериц на дне долины под пологом леса. Мы предприняли маршрутное обследование района и выяснили, что на большей части склонов взрослые ящерицы стали крайне редки. В то же время на дне долины средняя численность ящериц (табл. 4) оказалась достоверно выше, чем в предыдущие периоды ($t = 3.39$). Ящерицы в большом количестве регистрировались в затененных местах, в которых ранее они почти не встречались

Таблица 4. Численность взрослых особей скальной ящерицы (особей/га) на постоянных маршрутах в различных биотопах

Биотоп	Плотность		CV, %	λ	Число встреченных особей
	Пределы	Среднее, $x \pm SD$			
Дубрава, май–июнь 1997–1998					
щебнистая	0.4–6.0	2.83 ± 1.71	60 ± 11	1.81	114
разнотравная	2.4–12.9	7.47 ± 3.24	43 ± 10	1.60	186
Дно долины,					
май–июнь 1997–1998	0–17.3	5.30 ± 6.05	114 ± 18	2.95	360
июль–август 1998	6.1–22.8	12.71 ± 5.03	48 ± 8	1.74	267

Примечание. Плотность населения рассчитывалась для каждого 100-метрового отрезка маршрута отдельно. λ – показатель различия реального и равномерного размещения.

Таблица 5. Численность ювенильных особей скальной ящерицы (особей/га) на постоянных маршрутах в различных биотопах в мае–июне

Биотоп	Плотность		CV, %	λ	Число встреченных особей
	Пределы	Среднее, $x \pm SD$			
Дубрава щебнистая	0–2.2	1.00 ± 0.74	74 ± 12	1.81	40
разнотравная	0.4–7.2	3.48 ± 2.25	65 ± 14	1.56	87
Дно долины	0–1.8	0.57 ± 0.54	95 ± 16	0.95	36

Примечание. Плотность населения рассчитывали для каждого 100-метрового отрезка маршрута отдельно. λ – как в табл. 4.

или встречались в небольшом числе (рис. 2). Размещение ящериц на дне долины в этот период было довольно равномерным (рис. 2, табл. 4) и достоверно отличалось от размещения в предыду-

щий период ($\lambda = 2.21$). Очевидно, что ящерицы со склонов мигрировали в биотоп с высоким обилием корма и убежищ, как только в этом биотопе сложились благоприятные температурные условия. Сезонные миграции у скальной ящерицы отмечены Даревским (1967), суточные миграции от убежищ к местам охоты отмечены у партеногенетической формы скальной ящерицы в окрестностях оз. Севан Е.Н. Пановым и Л.Ю. Зыковой (личное сообщение).

Индивидуальное использование пространства

На дне долины значительная часть половозрелых особей строго оседла. Животные из года в год обитают в пределах некоего ограниченного участка, поперечник которого на два, три порядка меньше протяженности суточного маршрута его владельца. Размер индивидуального участка взрослых особей (возраст старше 4 лет) составляет 54.5 ± 13.1 кв. м ($n = 11$), различия площади участков самцов и самок незначительны. Площадь участков молодых особей (возраст 2–3 года) в среднем больше – 77.9 ± 23.9 кв. м ($n = 11, t = 2.85$). Все участки полностью или частично расположены в пределах разрыва лесного полога, в окнах. Состав поселений в окнах весьма стабилен. На полигоне 4 все самцы (7 особей) и взрослые самки (3 особи), отмеченные здесь в качестве постоянных обитателей весной 1997 г., оставались на своих участках и в течение всего сезона 1998 г., при этом не было и вселения новых особей. Из 13 молодых самок, помеченных в 1997 г., до конца 1998 г. оставались на своих участках 8, в начале 1998 г. в состав поселения вошли 4 новые самки.

За пределами окон численность ящериц низка и постоянное население здесь отсутствует. Под пологом леса нами было помечено 49 особей. В 1997 и первой половине 1998 г. ни одна из помеченных здесь ящериц не отмечалась в месте первоначальной поимки более 2 дней. Хотя отдельные особи встречались нами неоднократно, однако следующие точки встреч отстояли одна от другой на несколько десятков метров, а между встречами проходило обычно не менее нескольких дней, чаще недель, иногда – месяцев. Индиви-

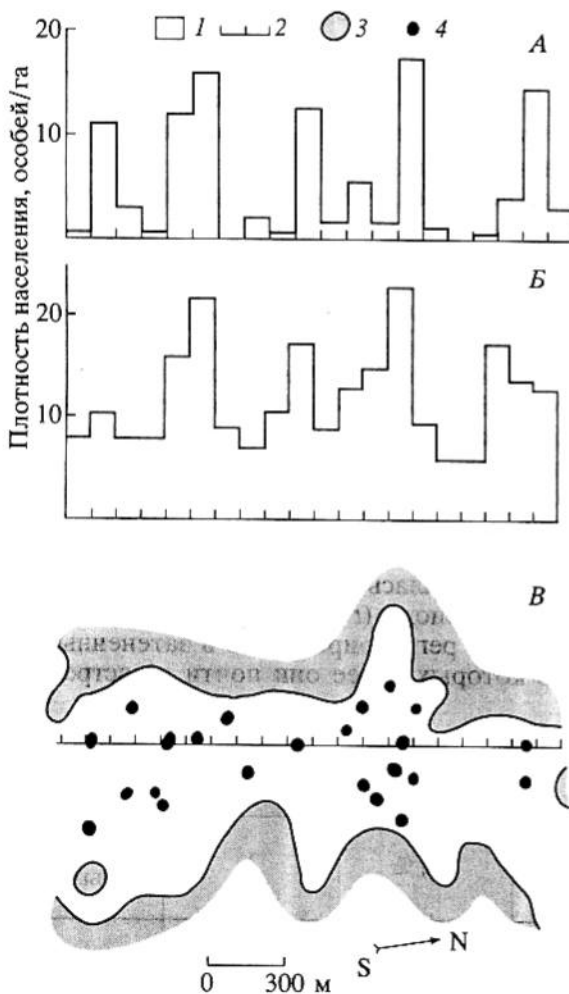


Рис. 2. Размещение скальной ящерицы на постоянном учетном маршруте на дне долины: А – в мае–июле 1997 и мае–июне 1998 г., Б – в июле–августе 1998 г., В – схема заложения маршрута; 1 – плотность населения ящериц (рассчитана для каждого стометрового отрезка маршрута отдельно), 2 – линия маршрута, 3 – область сплошного распространения ящериц на склонах, 4 – островные поселения на дне долины.

дуальные наблюдения за девятью такими особями показали, что они кочуют на весьма обширном пространстве, при этом основной район их обитания расположен на склонах, а дно долины посещается эпизодически и, так сказать, проходом.

Из 18 особей, помеченных на склоне, 5 наблюдались на одних и тех же местах в течение 1–2.5 мес., однако все они периодически исчезали на срок от 5 до 16 дней. Остальные особи после отлова и мечения оставались на месте всего несколько дней, затем исчезали и более не регистрировались. Из семи особей, помеченных на склоне в 1997 г., только одна была повторно поймана в 1998 г. Складывается впечатление, что на склонах участок обитания взрослых ящериц очень велик, значительно больше площади полигона, и ящерицы кочуют по нему, не придерживаясь правильной схемы. Очень вероятно, что все обитатели склонов регулярно посещают дно долины. Если это так, то становится понятным, каким образом “запускается” миграция на дно долины. В противном случае остается загадкой, как ящерицы узнают о том, что в этом биотопе сложились благоприятные температурные условия.

Молодые особи в возрасте до полутора–двух лет во всех биотопах ведут кочевой образ жизни. Всего было помечено 28 особей в возрасте до полутора лет. Все они отмечались в месте поймы-выпуска не более четырех дней. По истечении этого срока были встречены 5 особей, на расстоянии от 50 до 200 м от места первой встречи. Только одна особь из 19, отловленных в 1997 г. (в июле), была встречена вторично в месте первой поймы в 1998 г. (начало июня). По-видимому, оседание особей на сравнительно небольшом участке происходит только по достижении животным половой зрелости. Об этом косвенно свидетельствуют и различия в размерах участков молодых и взрослых ящериц.

Весьма интересно, что в 1998 г. островные поселения на дне долины отнюдь не растворились в массе мигрантов. Во второй половине 1998 г., когда численность ящериц под пологом леса резко увеличилась, все без исключения наблюдавшиеся обитатели окна оставались в пределах своих участков. Логично было бы предположить, что в период массовой миграции индивидуальные участки постоянных жителей окна будут подвергаться усиленному давлению со стороны “дачников”. Однако число вторжений “чужаков” на территорию полигона 4 не увеличилось, во все периоды эта величина составляла 0.48–0.68 визитера в день для самцов и 1.56–2.18 для самок. Не увеличилось и время пребывания визитеров на территории окна, составлявшее 3.4 ± 2.3 мин для самцов и 72.0 ± 51.4 мин для самок. Увеличение в 1998 г. численности ящериц на участках маршрута, пересекающих окна (рис. 2), вызвано не увеличением числа животных в окне, а увели-

чением их числа на прилегающей территории (расчет численности велся для стометровых отрезков маршрута, поперечник же окна не превышает 25 м). Напрашивается предположение, что жители склонов знают расположение постоянных поселений и мигрируют именно в свободные пространства, избегая мест, где они столкнутся с агрессией постоянных жителей (см. ниже).

Взаимоотношения особей

Наблюдавшееся островное поселение на дне долины (полигон 4) представляет собой мозаику соприкасающихся территорий самцов в возрасте от 5 до 11 лет, поверх которой накладываются широко перекрывающиеся участки разновозрастных самок. Молодые самцы “браконьерят” на значительном пространстве, включающем территории нескольких взрослых самцов, встреч с которыми они тщательно избегают. Взрослые самцы в пределах своей территории реагируют на пришельца своего пола однозначно агрессивно и во всех случаях изгоняют его за пределы территории. Частота агрессивных контактов между самками не ниже, чем между самцами, однако столкновения протекают “мягче”, и агрессия не приводит к формированию территорий. Между самками, участки которых перекрываются, складываются отчетливо выраженные иерархические отношения. Агрессивность самцов сохраняется в течение всего периода, когда они несут яркую “самцовую” окраску, с первой декады мая по первую декаду августа. Агрессивность же самок наблюдалась на протяжении всего периода активности. На “летних пастбищах” на дне долины, куда временно мигрируют ящерицы со склонов, наличие территорий не отмечено ни у самок, ни у самцов, ящерицы реагируют друг на друга по принципу индивидуальной дистанции. Вероятно, именно такую ситуацию наблюдал Даревский (1967), не обнаруживший у скальных ящериц индивидуальных территорий, но охраняемые маршруты и весьма нетипичную для сложившегося сообщества высокую частоту агрессивных контактов.

Молодые особи в течение первого года жизни активно избегают контактов со взрослыми, что характерно для многих видов ящериц (Полынова, 1990). При случайных встречах и самцы, и самки скальной ящерицы довольно часто проявляют агрессию по отношению к молодняку. Специфические демонстрации неполовозрелых ящериц, сходные с демонстрациями взрослых самок при контактах с самцами, далеко не всегда спасают молодняк от нападения. Из 79 наблюдавшихся случаев контакта взрослых и неполовозрелых особей, в 40 случаях (50.6%) взрослая особь совершала бросок в направлении демонстрирующей молодой, обращавший последнюю в бегство, в 17 случаях (21.5%) взрослая особь после этого

еще и преследовала убегающую молодую, и только в 22 случаях (27.8%) после демонстраций молодой особи взрослая теряла к ней интерес.

Спаривание

По-видимому, в популяции оплодотворяется подавляющее большинство самок, достигших репродуктивного возраста. Во всяком случае, и на склонах, и на дне долины все взрослые самки, которые оказывались у нас в руках в первой половине июля, были беременными. Вполне вероятно при этом, что вклад островных самок в ювенильную часть популяции относительно больше, поскольку в условиях избытка корма самки лацерт продуцируют кладки большего объема (Olsson, Shine, 1997).

На дне долины во всех без исключения наблюдавшихся случаях самки, как местные, так и пришлые, спаривались с оседлыми самцами островных поселений. Спаривание местных самок с проходными самцами вообще маловероятно, в первую очередь потому, что проходному самцу на плотно заселенном пространстве окна не удается продержаться более 5 мин, он незамедлительно изгоняется первым встреченным самцом-резидентом. Вероятно, проходной самец имеет некоторые шансы на успех под пологом леса, где постоянное население отсутствует. Но здесь он встречается, в основном, с проходными же самками, так как местные самки концентрируются в окнах. В то же время, проходные самки, в отличие от проходных самцов, посещают окна довольно часто и имеют возможность задерживаться здесь на некоторое время. За весь период наблюдений на полигоне 4, семь местных самцов спаривались 16 раз, в 12 случаях (75%) их партнерами были местные самки, в 4 случаях (25%) — проходные. Таким образом, самцы островных поселений спариваются как с местными самками, так и с самками со склонов, а самцы со склонов спариваются преимущественно со "своими" самками.

Размещение молодняка

Численность ювенильных особей в разнотравной дубраве намного выше, чем на дне долины (табл. 5). Учитывая кочевой образ жизни и очень высокую подвижность молодняка, следует предположить, что различия численности отражают не разные интенсивность воспроизводства и выживаемость молодняка в разных биотопах, а его перераспределение под влиянием экологических и социальных условий. Защитные и кормовые условия для ювенильных особей в разнотравной дубраве как минимум не хуже, чем в окнах на дне долины. В то же время плотность населения взрослых особей в окнах намного выше, чем в дубраве, и молодняк из островных поселений "выдавливается". Существенное значение может

иметь и то, что в довольно густой траве разнотравной дубравы обзор ограничен и столкновения взрослых и молодых ящериц происходят реже, чем это случается при аналогичной плотности населения в лишенных травяной растительности окнах. Известно, что в определенных условиях молодняк ящериц может вытесняться из мест обитания взрослых особей полностью (Bradshaw, 1971). Разобщение мест обитания взрослых и ювенильных особей характерно и для некоторых популяций скальной ящерицы (Даревский, 1967).

В районе исследований условия жизни взрослых особей островных поселений на дне долины значительно более благоприятны, чем условия жизни в области сплошного распространения на склонах. Плотность населения ящериц и уровень оседлости в островных поселениях в "окнах" на дне долины существенно выше, чем на заселенных сплошь пространствах склонов. Общее количество жителей островных поселений, исходя из площади и плотности заселения разных биотопов, составляет около 7–8% всей взрослой части популяции.

Условия жизни ювенильных особей (экологические и, главным образом, социальные) по-видимому более благоприятны на склонах, численность молодняка здесь на порядок выше, чем на дне долины. Доля молодняка, находящегося в окнах, составляет менее 0.4% ювенильной части популяции. Различия плотности населения в разных биотопах являются результатом активного перемещения особей, а не результатом биотопических различий интенсивности воспроизводства и смертности.

Островные поселения представляют собой стабильные группировки взрослых животных. Члены этих группировок рекрутируются из числа кочующих особей в возрасте не менее двух лет. Основным районом обитания и "станцией взросления" большинства этих кочевников являются дубравы на склонах. Выход животных за пределы зоны сплошного заселения обусловлен не столько давлением внутривидовой конкуренции, сколько независимым от конкуренции недостатком ресурсов.

Самки островных поселений спариваются с местными самцами, в то время как самки со склонов спариваются и со "своими" самцами, и с самцами островных поселений. Таким образом, в каждом последующем поколении доля "островного" генетического материала (при условии, что смертность молодняка неизбирательна по признаку его происхождения) должна быть больше, чем в родительском. Экспансия "островного" генетического материала может усиливаться еще и в результате более высокой плодовитости "островных" самок, обусловленной намного лучшими кормовыми условиями в "окнах" на дне долины.

Вполне вероятно, что в ходе формирования островных поселений отбираются особи с определенными характеристиками. Известно, что поведение и физическое состояние особей, склонных к

расселению, отличается от среднепопуляционного (Clobert et al., 1994). В нашем случае речь может идти не только о более высоком уровне активности и более выраженном исследовательском поведении, но и о преобладании определенного типа социального поведения, поскольку социальная организация островных поселений отличается от таковой в зоне сплошного распространения. Если это предположение верно, то островные поселения могут служить своего рода усилителем отбора определенного комплекса признаков и способствовать сохранению этих признаков в популяции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны сотрудникам Утришского дельфинария за помощь в организации полевых работ. Часть снаряжения и оборудования была любезно предоставлена Н.Б. Ананьевой (Зоологический ин-т РАН), В.А. Черлиным (АО "Биопрепарат") и Е.Н. Романовой (ТОО "Бином"). В 1998 г. бескорыстная финансовая поддержка, без которой исследования оказались бы невозможными, была оказана нам руководством ТОО "Бином" – Е.Н. Романовой, Ю.Г. Меньшиковым и покойным Ю.И. Ивановым.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (99-04-48130).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Даревский И.С., 1967. Скальные ящерицы Кавказа. Л.: Наука. 214 с.
- Польнова Г.В., 1990. Функциональная роль иерархической системы отношений в популяциях ящериц // Журн. общ. биол. Т. 51. № 3. С. 338–352.

- Семенов Д.В., Шенброт Г.И., 1985. Оценка абсолютной плотности популяций ящериц с учетом краевого эффекта // Зоол. журн. Т. 64. Вып. 8. С. 1246–1253.
- Смирнова Э.М., 1974. Перспективы определения возраста у рептилий по слоям костей // Зоол. журн. Т. 53. Вып. 1. С. 111–117.
- Bauwens D., Verheyen R.F., 1985. The timing of reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*: differences between individual females // J. Herpetology. V. 19. № 3. P. 353–364.
- Bradshaw S.D., 1971. Growth and mortality in a field population of *Amphibolurus* lizards exposed to seasonal cold and aridity // J. Zool. V. 165. № 1. P. 1–25.
- Clobert J., Massot M., Lecomte J., Sorci G., de Fraipont M., Barbault R., 1994. Determinants of dispersal behavior: the common lizard as a case study / Eds. Vitt L.J., Pianka E.R., Lizard Ecology. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. P. 183–206 (библиография с. 335–387 общая для всего тома).
- Davis G.J., Howe R.W., 1992. Juvenile dispersal, limited breeding sites, and the dynamics of metapopulations // Theor. Pop. Biol. V. 41. № 2. P. 184–207.
- Diamond J.M., Gilpin M.E., 1983. Biogeographical umbilici and the origin of the Philippine avifauna // Oikos. V. 41. № 2. P. 307–321.
- Kendeigh S.C., 1944. Measurement of bird populations // Ecological Monographs. V. 14. № 1. P. 67–107.
- Olsson M., Shine R., 1997. The limits to reproductive output: offspring size versus number in the Sand Lizard (*Lacerta agilis*) // Amer. Nat. V. 149. № 1. P. 179–188.
- 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 // Theor. Pop. Biol. V. 20. № 3. P. 281–325.
- Soule M.E. (ed.), 1987. Viable Populations for Conservation. Cambridge: Cambridge University Press. 280 p.

DYNAMICS OF *LACERTA SAXICOLA* POPULATION (REPTILIA, SAURIA) SPATIAL STRUCTURE IN BROAD-LEAVED FORESTS OF THE NAVAGIR RIDGE

A. Yu. Tsellarius, E. Yu. Tsellarius

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow 117071, Russia

The lizard *Lacerta saxicola* inhabits all oak forests on valley slopes in the investigated area. It occurs permanently in beam-beech forests on valley bottoms only in gaps forming as a result of falling trees. The lizard population in the gaps amounted to about 8% of the total one in the forests. The population density in gaps is several times as high as on slopes. The gap populations are stable closed settlements of territorial adults. The juveniles are forced out of the gaps to valley slopes. The abundance of food and shelters on valley bottoms is much higher than on its slopes. In forests, the conditions for lizards are unfavorable due to lower temperature. They can bask only in gaps. The lizards from slopes visit periodically valley bottoms, but in gaps they do not leave their settlements. In hot periods lizards migrate from slopes to valley bottoms. This situation is repeated every year. In the period of mass migration in gaps lizard populations remain closed and permanent by their composition. Settled males from gaps mate with local settled females as well as with those from slopes coming to gaps. Males from slopes have then opportunity to mate only with females from the same biotope.