

УДК 596.112:591.5

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

2. ТЕРРИТОРИЯ И ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЕ ОТНОШЕНИЯ

© 2006 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.

Территория самца формировалась вокруг центров активности оседлых самок. Доступ к этим центрам нетерриториальный самец получал после гибели одного из территориальных резидентов или в результате формирования новых центров на его индивидуальном участке. Прямая агрессия в адрес других самцов впервые проявлялась после того, как самец получал доступ к регулярному общению с самкой. Такой доступ может быть неограниченным – когда все или большинство центров активности определенных самок находятся в пределах территории самца (α -самцы) или частично ограниченным – когда на территории расположена меньшая часть таких центров (β -самцы). У α -самца облигатную агрессию максимальной интенсивности вызывают неадекватное статусу поведение пришельца и попытки изнасилования любой самки. Ухаживание за самками вызывает агрессию лишь в 80% случаев. Максимальную агрессию β -самца вызывают попытки ухаживания за предпочитаемой самкой и проникновение пришельца в центры ее активности. Показано, что территории самцов разных категорий различаются как по мотивации формирующего их поведения, так и по месту в системе регламентации социальных отношений и использования ресурсов.

Территориальность – поведенческий феномен, включенный в том или ином виде в очень многие формы социальной организации. Данному феномену посвящена обширная литература, однако в большинстве современных работ обсуждаются только последствия монополизации особью определенной части индивидуального пространства, и именно эти последствия рассматриваются как факторы, определяющие формирование территориальных стратегий (см., например, Baird et al., 2003). Намного реже в литературе, по крайней мере герпетологической, встречаются попытки выявить проксимальные механизмы пространственного разобщения особей (Stamps, Krishnan, 1997). Практически вне поля зрения исследователей остается вопрос, почему в одной и той же точке индивидуального пространства территориальное поведение может проявляться в разных формах, а в отдельных случаях не проявляться вообще. Реакции территориального животного на вторженица очень часто рассматриваются вне контекста истории взаимоотношений контактантов и почти всегда без учета обстоятельств контакта. Хотя именно анализ избирательности территориальных актов может пролить свет на движущие силы территориального поведения и, следовательно, на механизмы формирования и

биологическое значение территориальных поведенческих стратегий.

В настоящей статье обобщены результаты многолетних наблюдений за самцами скальной ящерицы (*Lacerta saxicola* Eversmann 1834). Статья является вторым и последним сообщением серии, посвященной формированию индивидуального пространственного паттерна самцов этого вида ящериц. В данном сообщении мы рассматриваем пространственную локализацию различных типов агонистического поведения самцов и делаем попытку выявить обстоятельства, с которыми сопряжены те или иные формы проявления агрессии.

РАЙОН И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Работы проводились на южном макросклоне хребта Навагир, в районе между Анапой и Новороссийском, в 1997–2004 гг. в период с начала апреля по начало сентября. Наблюдалось и регистрировалось поведение ящериц в пределах участка площадью около 1500 м² в высокоствольном широколиственном лесу, включавшего “окно” в лесном пологе. Здесь было локализовано компактное поселение скальной ящерицы. Оседлые члены поселения и часть “визитеров” были помечены индивидуальной цветовой меткой. Общая продолжительность наблюдений составила более 550 ч,

проанализировано 486 контактов самцов. Подробно район работ и методы исследования описаны в сообщении 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Агонистическое поведение

Тип агрессивного поведения. Агрессивное поведение самца скальной ящерицы может включать экзотические позы и движения (демонстрации), в общем, вполне типичные для лацертид (Carpenter, Ferguson, 1977), но может быть и лишено таковых. Поведение первого типа мы условно называем оверсивной агрессией, второго – инструментальной агрессией (Попов и др., 2003).

Инструментальная агрессия. Инструментальная агрессия всегда была прямой, в качестве ответной не зарегистрирована. Полная поведенческая последовательность выглядит следующим образом: 1. Ориентировочная реакция (поза “сидящей собаки”). 2. Подкрадывание. 3. Остановка (короткая пауза, ящерица извивает хвост в горизонтальной плоскости и переступает лапами). 4. Бросок (иногда серия бросков). 5. Схватывание оппонента “мертвой хваткой” или энергичная погоня за ним. В схватке, завершающей инструментальную последовательность, объект агрессии отвечает не мертвой хваткой, а короткими укусами. По сути он просто пытается вырваться и, когда ему это удается, всегда обращается в бегство. Весьма часто наблюдалась ситуация, когда инструментальные угрозы или нападение инвертировались в оверсивные. Обычно это происходит в том случае, когда объект агрессии не прекращает рутинной активности или проявляет агрессию ответную.

Оверсивная агрессия. Может быть как прямой, так и ответной. Фактически, оверсивная последовательность отличается от инструментальной добавлением некоторых выразительных элементов. Прежде всего, это раздувание горла, более или менее выраженное на всех пяти этапах. На втором-четвертом этапах самец, кроме того, слегка сплющивает тело в латеральном направлении и приподнимает переднюю часть тела, опуская голову (ящерица “горбится”). На третьем этапе, вместо переступания лапами и извивания хвоста, “сгорбленная” ящерица поворачивается боком к противнику и, как правило, приоткрывает пасть. На четвертом этапе самец, сохраняя латеральную ориентацию, делает короткие броски в направлении оппонента, которые могут сопровождаться короткими укусами и отскакиванием и/или ударами хвоста. На пятом этапе самец бросается на противника и берет его “мертвой хваткой”.

Поединок. Поединком мы называем контакт, в ходе которого проявлялась взаимная сильная оверсивная агрессия. В случае, если поединок завершается броском и “мертвой хваткой” одного

из соперников, схваченный самец, в свою очередь, отвечает “мертвой хваткой” (драка). После драки взаимная демонстрация угрозы всегда возобновлялась, после чего самцы могли как разойтись, так и продолжить поединок.

Величина или уровень агонистической реакции. Данную величину, которой мы характеризуем конкретные взаимодействия, рассчитывали следующим образом: каждому из пяти этапов агрессивной последовательности действий присвоена балльная оценка от 1 (начальный этап) до 5 (завершающий этап), со знаком плюс. В случае, если самец отступает, энергичность его отступления также оценивается по пятибалльной системе (самое медленное отступление оценивается в 1 балл, стремительное бегство – 5 баллов), но со знаком минус. Безразличие оценивается в 0 баллов. Каждое взаимодействие рассматривается как последовательность поведенческих актов, имеющих конкретную балльную оценку, например +1, +2, -1, -2, -5 (самец начинает со слабой угрозы, но затем обращается в бегство). Оценкой агонистической реакции самца служит максимальный по абсолютной величине балл, в приведенном примере реакция оценивается в -5. Если положительные и отрицательные величины совпадали, то оценкой реакции служил балл более позднего поведенческого акта.

Территория и ее границы

У всех наблюдавшихся самцов скальной ящерицы, у которых более или менее регулярно регистрировались агрессивные инициативы (прямая агрессия) с уровнем +3 и выше, неважно, инструментальные или оверсивные, эти инициативы всегда были локализованы в пределах сравнительно небольшого, сплошного (без лакун) района (рис. 1), границы которого в общих чертах совпадали с границами зоны интенсивного использования. Напомним, что зоны интенсивного использования, в отличие от индивидуальных участков, могут соприкасаться, но не перекрываются (сообщение 1). Частота агрессивного реагирования на визитеров не различается достоверно в центре зоны интенсивного использования и вблизи ее границ, и составляет около 80%. Расстояние от области, где другой самец вызывал агрессию в большинстве случаев, до области, где он не вызывал ее никогда, различно на разных участках границы. В области соприкосновения зон интенсивного использования ширина “пограничной полосы” обычно не превышает 10–20 см, вдали от нее может достигать 1.5 м.

Таким образом, зона интенсивного использования является одновременно зоной проявления сильной прямой агрессии и вполне удовлетворяет как большинству современных определений территории (Maher, Lott, 1995), так и классическому

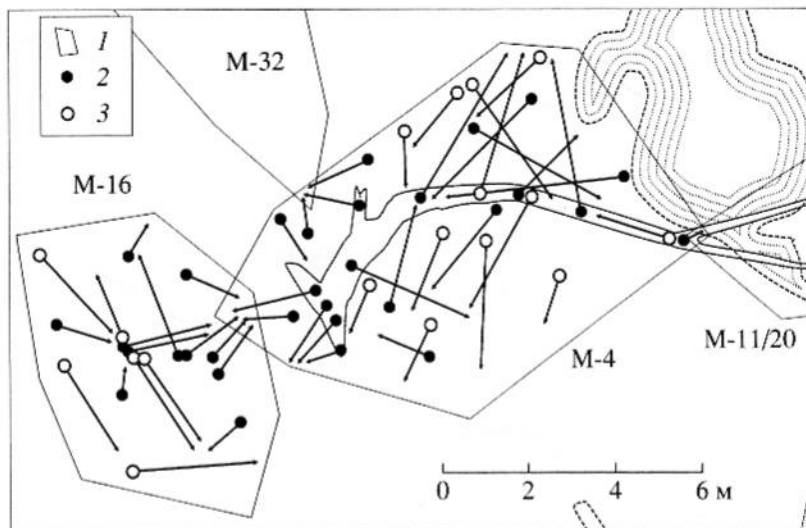


Рис. 1. Места проявления агрессивных инициатив М-4 (α -резидент) и М-16 (β -резидент) в 1997 г. (обозначена только часть наблюдавшихся случаев): 1 – границы территорий, 2 – место проявления агрессивной реакции в адрес территориального соседа с уровнем +3 и выше, 3 – то же в адрес γ -резидента или мигранта. Стрелками указаны места нахождения животных, вызвавших агрессию.

представлению о территории, как о защищаемом пространстве (Burt, 1943). В дальнейшем, говоря о территории, мы будем подразумевать именно зону проявления прямой агрессии с уровнем +3 и выше, а территориальными называть тех самцов, которым проявления такой агрессии свойственны.

Зоны конфликта

Зоны проявления прямой агрессии разных самцов могли отстоять друг от друга на довольно значительное расстояние, могли соприкасаться (рис. 2), но никогда не перекрывались существенно. Таким образом, территориальный самец в пределах собственной территории мог подвергаться прямой агрессии только в небольшой области соприкосновения территорий. Эту область мы будем называть зоной конфликта. В зоне конфликта частота инверсии инструментальной агрессии в оверсивную и частота проявления ответной агрессии были наиболее высоки, а у α -резидентов (см. далее) инверсия вообще только здесь и регистрировалась. В зоне конфликта, соответственно, наблюдалось подавляющее большинство поединков, и только здесь поединки включали драку. Таким образом, территория самца представляет собой область, в центральной части которой он не только агрессивен сам, но и не подвергается прямой агрессии со стороны сородичей. В дальнейшем мы будем называть эту центральную часть зоной доминирования. По периферии зона доминирования окаймлена зонами конфликта, которые как бы “нанизаны” на границу территории (рис. 2).

Площадь зоны конфликта во всех случаях не превышала 1.5 кв. м. Особых черт, сравнительно с окружающей местностью, зоны конфликта не имели, они не выделялись по условиям освещенности, обилию корма и другим экологическим условиям. Ни в одном случае зона конфликта не содержала центров активности самок. В то же время сам факт соприкосновения территорий сопряжен с определенными обстоятельствами. В 21 случае соприкосновения территорий из 25 имевших место (4 в 1997 г., 6 в 1998, 4 в 2000, 3 в 2001, 4 в 2002 и 4 в 2003 г.), соприкасающиеся территории имели, как минимум, двух общих оседлых самок, центры баскинга этих самок располагались одновременно на обеих территориях. Несоприкасающиеся территории (23 случая, учитывались только территории перекрывающихся индивидуальных участков) ни в одном случае общих самок не имели.

Нетерриториальный этап онтогенетической траектории

На первом году жизни все особи скальной ящерицы ведут кочевой образ жизни, переход к оседлости начинается обычно на второй, третий год (Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю., 2001), вслед за наступлением половой зрелости. “Бродяги” никогда не проявляют агрессии в адрес оседлых самцов. После перехода к оседлости самцы остаются практически неагрессивными (отмечаются лишь единичные случаи слабой ответной угрозы) и, следовательно, нетерриториальными в течение как минимум года, а чаще трех-четырех лет (Целлариус, Целлариус, 2002). В дальнейшем мы бу-

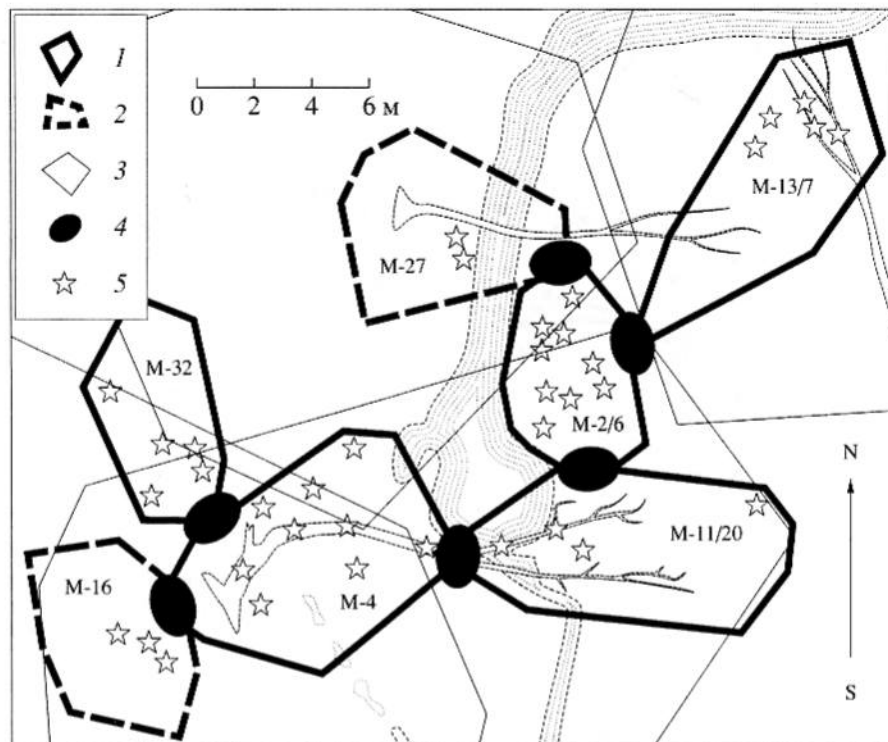


Рис. 2. Взаиморасположение территорий самцов и центры активности самок в 1997 г.: 1 – границы территорий α -резидентов, 2 – то же β -резидентов, 3 – границы участков γ -резидентов, 4 – зоны конфликта, 5 – центры активности самок.

дем называть оседлых нетерриториальных самцов γ -резидентами.

По отношению к территориальным самцам γ -резиденты занимают подчиненное положение. Хотя агрессивность первых и энергичность отступления вторых различаются в пределах и за

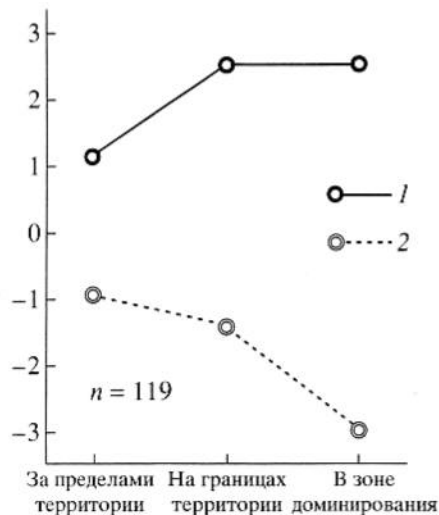


Рис. 3. Величина агонистической реакции (по оси ординат) при взаимодействиях территориальных самцов и γ -резидентов: 1 – территориальные особи, 2 – γ -резиденты (пояснения в тексте).

пределами территории, но в целом взаимоотношения агонистичны, устойчиво асимметричны и комплементарны (рис. 3), что является свойством иерархических отношений (Гольцман, 1983). Индивидуальные участки γ -резидентов широко перекрываются как друг с другом, так и с участками территориальных самцов (рис. 2), при этом γ -резиденты обнаруживают хорошее знакомство с расположением и структурой существующих на их участке территорий. Обычно γ -резидент в пределах чьей-либо территории передвигается под прикрытием неровностей рельефа, стараясь не попасть в поле зрения хозяина территории, и избегает его центров активности. Такое поведение позволяет γ -резидентам использовать основные экологические ресурсы участков территориальных самцов почти без ограничений.

Единственный "ресурс", доступ к которому у γ -резидентов действительно ограничен, это возможность общения с самками, поскольку центры активности самок активно патрулируются и здесь располагаются центры активности владельцев территорий (сообщение 1). Следует иметь в виду, что реально блокирован именно доступ к регулярным продолжительным контактам. Частота кратковременных контактов с самками за пределами их центров активности у γ -резидентов довольно высока, а возможность спаривания определяется в

первую очередь не интрасексуальными отношениями, а выбором самки (Целлариус, 2005).

Формирование территории

Все γ -резиденты, которых удалось наблюдать в течение достаточно длительного времени, рано или поздно перешли в категорию территориальных особей. Мы проследили в деталях процесс изменения поведения у двух самцов – М-22/7 и М-90/40. К началу наблюдений в 1997 г. оба самца имели γ -статус, который сохраняли до конца 1999 г. В 1999 г., в возрасте 6 и 4 лет соответственно, эти самцы получили возможность регулярных продолжительных контактов с самками. В случае М-90/40 это произошло в результате гибели одного из территориальных самцов (М-4) и появления доступа к центрам активности самок на его территории. В случае М-22/7 одна из оседлых самок, F-93/6, изменила конфигурацию своего участка таким образом, что два центра ее баскинга оказались на участке этого самца вне пределов существующих на тот момент территорий.

Весной 2000 г. стало очевидным, что размер индивидуальных участков у обоих самцов сократился, а вокруг доступных центров активности самок сформировалась поначалу небольшая, но отчетливо выраженная зона интенсивного использования. Вскоре после этого в зоне интенсивного использования и вблизи ее границ самцы начали проявлять сильную ответную агрессию (возникла “зона обороны”). К середине лета оба самца начали проявлять агрессивные инициативы, поначалу только оверсивные, а затем и инструментальные, т.е. у них сформировалась настоящая территория.

Все γ -резиденты основывали свои территории или на не занятых до того территориальными самцами пространствах (М-22/7, М-9/2, М-33), или на территориях исчезнувших “старых” резидентов (М-90/40 и М-17). У двух последних самцов, в бытность их γ -резидентами, участки располагались на северной границе полигона. В его центр, где размещались территории исчезнувших резидентов, они заходили редко. Существенно, что освободившееся пространство не было занято ни соседними территориальными самцами (М-16, М-11/20), ни “местными” γ -резидентами (М-22/7, М-9/2). Представляется вероятным, что основным фактором, позволившим М-90/40 и М-17 закрепиться на освободившихся участках, как раз и являлось незнакомство с обстановкой (Целлариус, Целлариус, 2001). Местные самцы продолжали еще долгое время чувствовать себя на чужой территории неуверенно и явно уступали новопоселенцам.

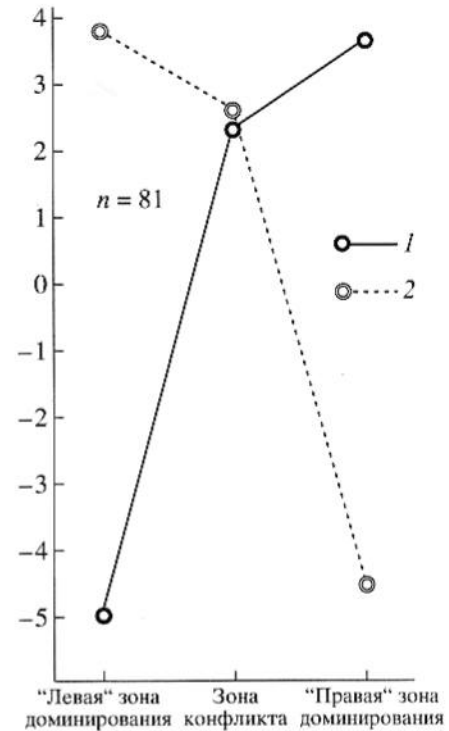


Рис. 4. Величина агонистической реакции (по оси ординат) при взаимодействиях α -резидентов: 1 – “левый” контактант, 2 – “правый” контактант (пояснения в тексте).

Особенности взаимоотношений территориальных самцов

Территориальных самцов можно разделить на две категории. Самцы одной из них проявляли в своей зоне доминирования только инструментальную агрессию и практически никогда не подвергались здесь агрессии ответной. Самцы другой проявляли в зоне доминирования оверсивную агрессию чаще, чем инструментальную, и могли подвергаться здесь ответной агрессии. Первых мы будем называть α -резидентами, вторых – β -резидентами.

Взаимоотношения самцов α -статуса сравнительно просты и относятся к категории зеркально симметричных (рис. 4¹), что считается одной из основных характеристик территориальных отношений (Stamps, Krishnan, 1997). В зоне доминирования α -резидент по отношению к оппоненту одноименного статуса всегда проявляет инструментальную агрессию, а тот безоговорочно отступает, даже если агрессия была слабой. В зоне конфликта инициатива агрессии (всегда оверсивной) может принадлежать в равной степени обоим

¹ Для построения диаграммы взаимоотношений мы условно разделили α -самцов просто на “правых” и “левых” по относительному положению их индивидуальных участков, различия между “правыми” и “левыми” статистически недостоверны.

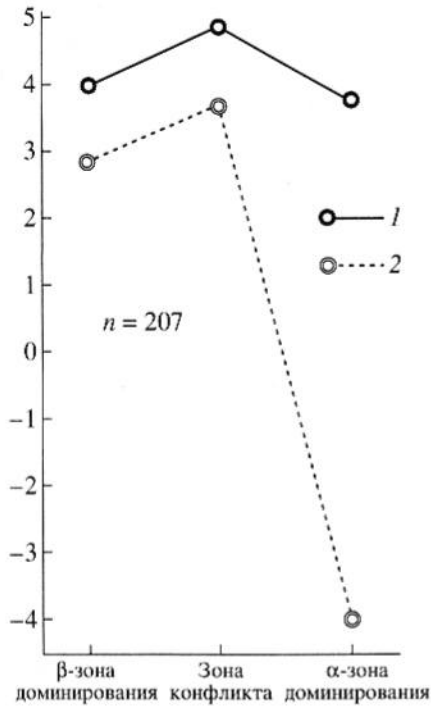


Рис. 5. Величина агонистической реакции (по оси ординат) при взаимодействиях α - и β -резидентов: 1 – α -резидент, 2 – β -резидент (пояснения в тексте).

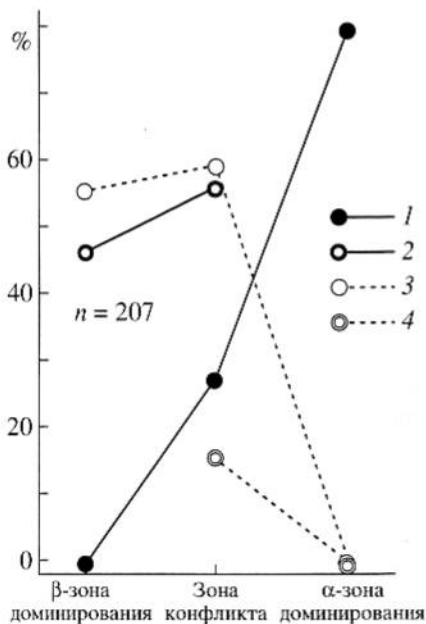


Рис. 6. Частота прямой и ответной агрессии (по оси ординат) при контактах α - и β -резидентов: 1 – прямая агрессия α -резидента, 2 – ответная агрессия α -резидента, 3 – прямая агрессия β -резидента, 4 – ответная агрессия β -резидента.

сторонам, инициатор агрессии всегда сталкивается с агрессивной ответной, но средний уровень агонистической реакции невелик (2.7 ± 1.29 , $n = 26$), поединки и драки регистрировались исключительно редко. Уровень терпимости в зоне конфликта очень высок, более чем в половине случаев ($63 \pm 4.7\%$ контактов, $n = 71$) самцы вообще не проявляют агрессии друг к другу.

Иначе выглядят отношения α - и β -резидентов. В зоне доминирования α -резидента поведение самцов устойчиво комплементарно, β -резидент в ответ на агрессию хозяина участка всегда отступает (инициирует прекращение контакта), ответной агрессии не зарегистрировано. При столкновениях в зоне доминирования β -резидента поведение самцов столь же устойчиво некомплементарно (рис. 5). Хотя инициатива агонистического взаимодействия всегда принадлежит хозяину участка, но он же в большинстве случаев ($85.7 \pm 7.64\%$) инициирует и прекращение контакта. Альфа-резидент в зоне доминирования β -самца старательно избегает контактов с хозяином участка (см. далее), но в то же время, если контакт произошел, он в большинстве случаев отвечает здесь на агрессию агрессией (рис. 6), причем высокого уровня (рис. 5).

В зоне конфликта агонистическая реакция β -резидента (рис. 5) в целом ниже, чем его оппонента ($t = 2.26$, $n = 101$), но агрессивные инициативы (рис. 6) он проявляет достоверно чаще ($t = 2.03$), а ответную агрессию – реже ($t = 2.61$). Инициатива прекращения агонистического контакта, независимо от того, кто был инициатором столкновения, и здесь принадлежит чаще β -резиденту ($80.2 \pm 3.97\%$ случаев). Иными словами, в зоне конфликта β -резидент значительно более “задирист”, но гораздо менее упорен, как в нападении, так и в обороне.

Различается поведение самцов и в том случае, когда хозяин территории не проявляет агрессии. В такой ситуации β -резидент в чужой зоне доминирования отступает тем чаще и энергичней, чем меньше дистанция до оппонента (рис. 7), при этом контактов на совсем короткой дистанции не зарегистрировано, просто потому, что β -резидент не подпускает оппонента вплотную. Средняя дистанция отступления β -резидента (0.97 ± 0.27 м, $n = 18$) приблизительно равна средней дистанции агрессивного реагирования территориальных самцов (1.2 ± 0.67 м, $n = 33$). По сути, β -резидент ведет себя именно так, как должно вести себя животное, желающее избежать агрессии сородича.

Совершенно иначе ведет себя в зоне доминирования β -самца α -резидент (рис. 7). Его дистанция отступления (2.29 ± 0.51 м, $n = 24$) достоверно больше, чем у β -резидента ($t = 10.79$). Она также достоверно больше дистанции агрессивного реагирования ($t = 10.96$). При этом α -резидент никогда

да не отступает на короткой дистанции, он начинает отступление или когда оппонент еще не приблизился, или тогда, когда он уже удалился на расстояние, превышающее среднюю дистанцию агрессивных инициатив. Иными словами, α -резидент за пределами своей территории избегает контакта с β -резидентом, если же контакт состоялся (животные сошлись на “дистанцию агрессии”), он может не проявлять агрессии, но отступить отказывается.

Доступ к самкам и мотивация визитов на чужую территорию

Возможности доступа к оседлым самкам у самцов разного статуса отличаются. Зоны доминирования α -самцов во всех без исключения случаях содержали или подавляющее большинство (М-4, М-32, М-2/6, М-13/7), или все (М-11/20, М-90/40, М-17) центры активности “предпочитаемых” (см. сообщение 1) самок. Зоны доминирования β -резидентов либо вообще не содержали центров активности самок (М-9/2), хотя и посещались ими регулярно, либо содержали несколько таких центров (М-16, М-27, М-11/20 в 2003–2004 гг.), но это были “утренние” центры баскинга, и самки проводили на территориях β -резидентов не более часа в начале периода активности. Все остальные центры располагались в зонах доминирования α -резидентов, и здесь самки проводили почти все свое время.

Различалась и мотивация визитов на чужую территорию. У α -самцов визиты в зону доминирования соседа одноименного статуса были крайне редки, и большая их часть отмечалась в течение тех нескольких дней, когда “предпочитаемая” самка данного резидента исчезала из пределов полигона для откладки яиц. В зону доминирования β -резидентов α -самцы проникали чаще, чем в зону доминирования соседних α -резидентов, но гораздо реже, чем β -самцы на α -территорию (например, в паре М-16 \times М-4 в 1997 г. зарегистрировано 29 визитов М-16 и только 8 “ответных” визитов М-4). В подавляющем большинстве случаев целью визита α -самца был баскинг. При встречах с самками в чужой зоне доминирования α -самцы вступали с ними в контакт редко.

Посещения β -самцами территорий особей одноименного статуса не зарегистрированы. Все случаи проникновения β -резидента в глубину территории α -резидента имели несомненной целью центры активности самок. При встречах с самкой в зоне доминирования α -самца, β -резидент всегда пытался вступить с ней в контакт. Часто β -самец проникал на α -территорию, сопровождая уходящую туда “предпочитаемую” самку.

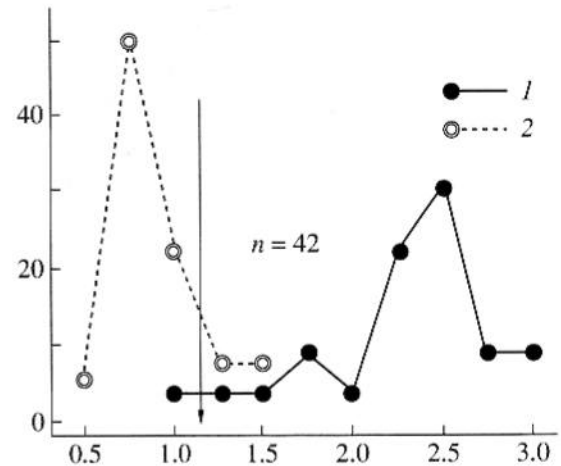


Рис. 7. Частота отступления (по оси ординат, %) на разной дистанции (по оси абсцисс, м) при неагрессивных контактах α - и β -резидентов: 1 – α -резиденты, 2 – β -резиденты. Стрелкой указана средняя дистанция проявления агрессивных инициатив.

Формирование α - β -отношений

Очевидно, что β -территория может формироваться в тех случаях, когда “зона обороны” γ -резидента закладывается вокруг отдельно лежащего центра баскинга самки и по мере роста приходит в соприкосновение с α -территорией, содержащей основной массив центров данной самки, при этом первоначальный “центр конденсации” мог впоследствии исчезать (наблюдалось неоднократно). Таковы, без сомнения, территории β -самцов М-16 и М-9/2. Но возможен и другой вариант формирования – инверсия статуса из α в β . Так, М-11/20 имел в 1997–2001 гг. α -статус. После гибели зимой 2001–2002 гг. его постоянной партнерши, F-8/2, у него начали формироваться партнерские отношения с молодой самкой F-131, большая часть центров активности которой была расположена на территории соседнего α -резидента М-2/6. В 2003–2004 гг. частота визитов М-11/20 на территорию М-2/6 была необычно высока, и поведение самцов, ранее типичное для соседей с α -статусом, приобрело характерные черты α - β отношений. Вероятно, что именно в результате такой инверсии возникла и β -территория М-27.

Возникновение α - β -отношений выглядит случайной тупиковой аберрацией, “разрядиться” ситуация может в случае, если самки изменят по каким-либо причинам конфигурацию своих участков или если β -самец вытеснит оппонента с его территории или ее части. В противном случае аберрация может существовать неопределенно долгое время. На нашем полигоне α - β отношения сохранялись в течение 2–3 лет и во всех, за одним исключением, наблюдавшихся случаях если прекращались, то в результате гибели или откочевки самки или одного из оппонентов.

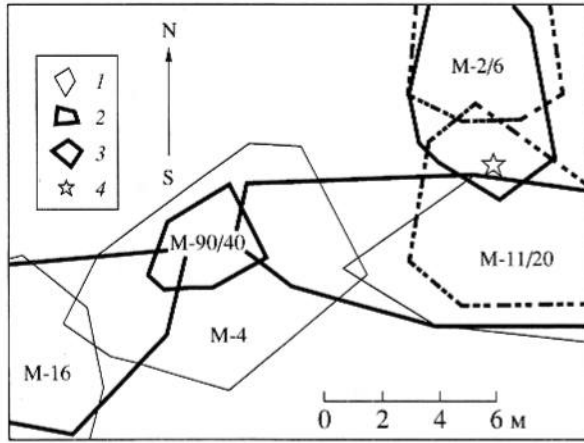


Рис. 8. Изменения локализации территориальных границ у некоторых самцов: 1 – границы в 1997–1998 гг., 2 – в 2000 г., 3 – в 2003 г., 4 – центр активности партнерши M-11/20, возникший в 2001 г. (пояснения в тексте).

Обстоятельства проявления прямой агрессии

У α -самцов в пределах собственной зоны доминирования проявления прямой агрессии в большинстве случаев не удается связать с какими-либо особыми действиями оппонента или другими внешними обстоятельствами. Самец проявляет агрессию в адрес визитера приблизительно в 80% случаев (в среднем по выборке, $n = 154$, помимо ситуаций, описанных в следующем абзаце) и может безразлично отнестись не только к его пребыванию в центре своей активности, но и к его ухаживанию за самкой. Средний уровень агрессии, частота и средняя дистанция агрессивного реагирования α -резидента в случаях ухаживания визитеров за самками не отличаются от таковых в прочих ситуациях. В зоне конфликта прямая агрессия α -резидента в адрес ухаживающего за самкой другого самца вообще не регистрировалась ни разу. В подавляющем большинстве случаев агрессия здесь проявлялась после того, как α -резидент и объект его будущей агрессии в течение 5–10 мин лежали неподалеку друг от друга, и их поведение ничем не отличалось от поведения самца, находящегося в одиночестве.

Облигатная агрессивная реакция α -самцов, причем всегда инструментальная и всегда максимальной интенсивности, которая завершалась обычно жестокой дракой с последующим преследованием оппонента, регистрировалась в двух ситуациях. Во-первых (14 случаев), когда визитер отказывался отступить и/или проявлял слабо выраженную ответную агрессию². Во-вторых (12 случаев), когда визитер предпринимал попытку насильственного спаривания (независимо от того, какая из самок подвергалась насилью). Не ис-

² Во всех упомянутых случаях визитер проявлял агрессию, будучи “загнанным в угол”.

ключено, что α -самец просто воспринимает сексуальное насилие как проявление агрессии³ визитера в пределах своей зоны доминирования.

У β -самцов в зоне конфликта инструментальная агрессия наблюдалась только в тех случаях, когда другой самец (любого статуса) предпринимал ухаживание за “предпочитаемой” β -самцом самкой, при этом она проявлялась во всех таких случаях без исключения и имела максимальную интенсивность. В таких ситуациях β -резидент сразу переходил к нападению, минуя фазу угрозы. Дистанция реагирования была очень велика (2.9 ± 1.07 м, $n = 14$). Во всех остальных случаях агрессия была оверсивной, ее мотивация, как у α -самцов, не вполне ясна, дистанция реагирования достоверно меньше ($t = 14.65$). В своей зоне доминирования β -резидент, обнаружив α -самца в центре активности предпочитаемой самки, проявлял агрессивную инициативу (чаще оверсивную, чем инструментальную) в 100% случаев. В других местах зоны доминирования β -резидент проявлял агрессивную инициативу только в половине случаев (рис. 6), и только оверсивную. Аналогично β -резидент реагировал в зоне доминирования на γ -самцов, но агрессия в этом случае всегда была инструментальной.

Перераспределение пространства

Уловить изменения территориальных границ удается только в области соприкосновения территорий. Здесь во всех случаях, пока пространственное размещение самок и состав владельцев территорий оставались неизменными, практически неизменной оставалась и локализация границы. Это касается и α - β -границы, остающейся неподвижной при условиях явной асимметрии отношений и “неравенстве сил” соседствующих самцов. Существенные изменения конфигурации территорий наблюдались только в двух случаях.

После гибели зимой 1998–1999 гг. α -резидента M-4 границы зон интенсивного использования его соседей, M-11/20 (α -резидент) и M-16 (β -резидент), распространились в пределы территории этого погибшего самца, но в соприкосновение не вошли (рис. 8). Зона интенсивного использования M-16 охватила места центров баскинга его “предпочитаемой” самки, F-12, также погибшей зимой 1998–1999 гг. Зона интенсивного использования M-11/20 расширилась в результате его следования за партнершей, F-8/2, которая начала активно посещать данный район. В пределах освоенного пространства самцы начали проявлять агрессив-

³ У скальной ящерицы в районе исследований наблюдали три сценария спаривания, два из которых включают довольно продолжительное ухаживание, а третий, насильственный, на начальном этапе включает поведение самца, которое более всего напоминает энергичное нападение.

ные инициативы, исключительно оверсивные. В “зазоре” между территориями данных резидентов, вокруг центров баскинга самки F-18/3 сформировалась территория M-90/40 (см. “Формирование территории”), которая быстро вытеснила территории M-16 и M-11/20 в их прежние границы, и между M-90/40 и обоими самцами установились типичные α - α -отношения. В ходе вытеснения одного самца другим их поведение напоминало α - α -взаимоотношения в зоне конфликта, для которых характерна слабая взаимная оверсивная агрессия; с той лишь разницей, что инициатива прекращения контакта была асимметричной – почти всегда принадлежала “старым” резидентам.

Во втором случае произошло смещение границы между территориями α -резидентов M-2/6 и M-11/20 (рис. 8). Весной 2001 г. F-8/2, партнерша M-11/20, сформировала новый центр баскинга в зоне конфликта M-11/20 \times M-2/6. В течение приблизительно 15 дней область соприкосновения территорий (и зона конфликта) сместилась (рис. 8). При этом вытеснение M-2/6 сопровождалось заметным увеличением частоты и уровня агрессивных инициатив M-11/20 в “старой” зоне конфликта, а также частыми ожесточенными поединками – отношения напоминали β - α , с той разницей, что M-11/20 проявлял совершенно нетипичные для β -резидента упорство и высокий уровень агрессии и что все проявления агрессии были оверсивными. Затем отношения снова стали типичными для соседних α -резидентов. Интересно, что взаиморасположение вновь установленных границ осталось неизменным и в 2003–2004 гг., когда после гибели F-8/2 M-11/20 начал устанавливать отношения с F-131, и его отношения с M-2/6 снова приобрели характер β - α .

ОБСУЖДЕНИЕ

Описанная пространственно-этологическая структура поселения характерна для многих видов ящериц (Stamps, 1977; Stamps, Krishnan, 1997; Baird et al., 2003) и по формальным признакам без натяжек относится к структурам территориальным (Wynne-Edwards, 1962; Maher, Lott, 1995). Хотя различие целей и форм территориальности у разных возрастных и половых групп ящериц не подвергается сомнению (Martins, 1994), тем не менее все формы этой пространственно-этологической организации рассматриваются как явления единой природы, как способ индивидуальной максимизации репродуктивного успеха путем монополизации (защиты) ресурсов (Wynne-Edwards, 1962; Ewer, 1968), причем “главным” ресурсом предполагается доступ к спариванию (Emlen, Oring, 1977; Davies, 1992). Развитие территориальных стратегий рассматривается почти исключительно с позиций репродуктивных последствий для особи (Baird et al., 2003).

Чтобы понять, каковы для особи последствия тех или иных проявлений территориального поведения, нужно ответить, в частности, на вопрос: какие изменения внешних обстоятельств непосредственно вызывают территориальную агрессивную реакцию и как эти обстоятельства в результате агрессивных действий модифицируются. С самых общих позиций, агрессия у высших позвоночных – это поведение, направленное на удаление (уничтожение) обстоятельств, препятствующих реализации сильно мотивированной активности и/или увеличивающих неопределенность ситуации. Иными словами, агрессия, это силовое изменение окружающей обстановки, направленное на восстановление “психологического комфорта” (по: Овсяников, Бадридзе, 1989). Очевидно, что различие обстоятельств, в которых проявляется агрессия у разных особей, особенно прямая агрессия, свидетельствует о различии поведенческих приоритетов. В случае скальной ящерицы прямая агрессия территориальных резидентов разного статуса направлена на различные обстоятельства и ведет к разным результатам.

У β -резидентов прямая агрессия направлена в первую очередь на удаление обстоятельств, препятствующих или могущих препятствовать контакту с самкой. Агрессивное поведение самца непосредственно и практически полностью блокирует на его территории доступ сородичей к ресурсу – к контактам с определенными самками. “Запрет” на такие контакты абсолютен и никак не связан с социальным положением и конкретным поведением визитеров. При этом реакция на агрессивных и опасных α -самцов в большинстве случаев оверсивна, что свидетельствует о конфликте мотиваций, а при контактах с “безобидными” γ -самцами – всегда инструментальна.

В случае α -резидента максимально энергичную облигатную агрессивную реакцию вызывает нарушение субординационной конвенции, в первую очередь проявления агрессии на его территории. Нарушение территориальной конвенции, как таковой, вызывает значительно менее энергичную реакцию, а приблизительно в 20% случаев не вызывает ее вообще. В случае адекватного субординационному статусу поведения, визитеры имеют хоть и ограниченный, но вполне реальный доступ ко всем ресурсам территории. Таким образом, агрессия α -резидента направлена в первую очередь на сородичей, поведение которых выходит за рамки сложившейся системы отношений и резко повышает неопределенность социальной обстановки.

В этом отношении показательно отношение α -самцов к β -резидентам. Вполне адекватное, комплементарное поведение β -резидента в ходе визитов в зону доминирования соседа вступает в противоречие с его необычно повышенной агрес-

сивностью в зоне конфликта и выборочной по локализации агрессивностью в пределах собственной территории. Кроме того, поведение β -резидента зависит от присутствия/отсутствия поблизости предпочитаемой им самки и/или ее центров баскинга, какое обстоятельство ни при каких условиях не может быть учтено другим самцом. В результате, с точки зрения α -резидента, поведение β -резидента практически не прогнозируется. Поведение α -самца – это в общем типичное поведение особи, которая регулярно попадает в положение фрустрации, что, с одной стороны, вызывает ответную агрессию весьма высокого уровня, а с другой, заставляет самца по возможности вообще избегать контактов с “неправильным” соседом. В пользу такой интерпретации говорят и результаты экспериментов по перемещению самцов ящериц (Husak, Fox, 2003).

Таким образом, α - и β -территории различаются как по мотивации формирующего их поведения, так и по месту в системе регламентации социальных отношений и использования ресурсов. Иными словами, биологическая сущность данных феноменов, вполне удовлетворяющих любому из существующих определений территориальности, тем не менее, принципиально различна. В целом, поведение самцов скальной ящерицы плохо поддается объяснению в рамках общепринятых взглядов на территориальность. Прямая защита ресурса, характерная для β -резидентов, формируется исключительно в обстоятельствах, когда самец в принципе не может не только монополизировать этот ресурс, но и даже получить к нему преимущественный доступ. Территориальное поведение α -самца преимущество (но не монополию) в доступе к самкам обеспечивает. Однако мотивировано данное поведение обстоятельствами, не имеющими прямого отношения к этому доступу. Кроме того, считается бесспорным, что агрессивность, лежащая в основе территориальных отношений, не только обеспечивает “охрану” уже приобретенного ресурса, но и первоначальное получение доступа к нему (Fox et al., 1981; Stamps, Krishnan, 1997; Civantos, 2000 и др.). В нашем случае не агрессивность изначально обуславливает доступ к ресурсу, а наоборот, доступ к ресурсу, полученный в результате случайного, в общем, стечения обстоятельств, индуцирует резкое повышение агрессивности. Главное же несогласие с теорией заключается в том, что территориальное поведение самцов в любом случае определяет доступ лишь к общению с самками, но не доступ к спариванию. В короткий брачный период (продолжительность рецептивности самки в районе исследований не превышает 10–12 дней) каждая самка спаривается с несколькими резидентами, территории которых расположены в пределах ее индивидуального участка, в том числе и с β -резидентами, и иногда даже с γ -резидентами, и частота

спаривания самцов α - и β -статуса практически одинакова (Целлариус, 2005).

В заключение необходимо отметить, что не все наблюдавшиеся ситуации укладываются в единую схему. Прежде всего, это касается случая вытеснения самцом М-11/20 самца М-2/6 с части его территории (см. “Перераспределение пространства”). Не вполне идентичны, при одинаковом соотношении статусов, и отношения самцов в разных диадах. Так, α - α -отношения в случаях М-11/20 \times М-2/6, М-11/20 \times М-4 и М-2/6 \times М-13/7 имели отчетливые индивидуальные особенности. Вполне вероятно, что характер отношений может в очень значительной степени зависеть от личностных характеристик самцов, особенностей конфигурации индивидуального пространства и, главным образом, от особенностей отношений с “предпочитаемыми” самками.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарим Г.В. Полинову, Е.Н. Панова, А.Д. Пояркова и второго анонимного рецензента 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

- Гольцман М.Е., 1983. Социальный контроль поведения млекопитающих: ревизия концепции доминирования // Итоги науки и техники, Зоол. позв. Т. 12. С. 71–150.
- Овсяников Н.Г., Бадридзе Я.К., 1989. Понятие психологического комфорта в интерпретации движущих сил поведения // Докл. АН. Т. 306. № 4. С. 1015–1018.
- Попов С.В., Ильченко О.Г., Воцанова И.П., 2003. Агонистические взаимодействия и социальные структуры песчанок / Териофауна России и сопредельных стран. Мат. Международного совещания, 6–7 февраля 2003, Москва. М. С. 275–276.
- 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., 2005. Формирование пространственно-этологической структуры популяции скальной ящерицы (*Lacerta saxicola darevskii* Szcserbak) под

- влиянием условий среды и возрастных изменений поведения // Автореф. дис. канд. биол. наук. С.-Петербург: Зоологический институт РАН. 21 с.
- Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю.*, 2001. Наследование территории у самцов скальной ящерицы // *Вопр. герпетол.* (Материалы первого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского). Москва–Пушино: Изд. МГУ. С. 321–323.
- 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.
- Baird T.A., Timanus D.K., Sloan C.L.*, 2003. Intra- and intersexual variation in sexual behavior: effects of ontogeny, phenotype, resources, and season / Eds. Fox S.F. et al. *Lizard social behavior*. Baltimor – L.: The Johns Hopkins University Press. P. 7–46 (библиография с. 381–434, 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.
- Carpenter C.C., Ferguson G.W.*, 1977. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles // *Biology of the Reptilia*. V. 7. N. Y.: Academ. Press. P. 335–554.
- Civantos E.*, 2000. Home range ecology, aggressive behaviour, and survival in juvenile lizards, *Psammmodromus algirus* // *Can. J. Zoology*. V. 78. № 9. P. 1681–1685.
- 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.
- Emlen S.T., Oring L.W.*, 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems // *Science*. V. 197. № 4300. P. 215–223.
- Ewer R.F.*, 1968. *Ethology of mammals*. L.: Logos Press. 491 p.
- Fox S.F., Rose E., Myers R.*, 1981. Dominance and acquisition of superior home ranges in the lizard *Uta stansburiana* // *Ecology*. V. 62. № 4. P. 888–893.
- Husak J.F., Fox S.F.*, 2003. Adult male collared lizards, *Crotaphytus collaris*, increase aggression towards displaced neighbours // *Animal Behaviour*. V. 65. № 2. P. 391–396.
- Maher C.R., Lott D.F.*, 1995. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems // *Animal Behaviour*. V. 49. № 6. P. 1581–1597.
- 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 Univ. Press. P. 117–144 (библиография с. 335–387 общая для всего тома).
- Stamps J.A.*, 1977. Social behavior and spacing patterns in lizards // *Biology of the Reptilia*. V. 7. L. – N. Y.: Academic Press. P. 265–334.
- Stamps J.A., Krishnan V.V.*, 1997. Functions of fights in territory establishment // *American Naturalist*. V. 150. № 3. P. 393–405.
- 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). 2. TERRITORY AND TERRITORIAL RELATIONS

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 territory of male was formed around centers of the activity of settled females. A young male obtained an access to these centers only in the case when the territorial male died and new centers had been formed within his home range. A direct aggression towards other males appeared when the male obtained an access to regular contacts with females. This access might be unlimited when all or the majority of the centers of female activity were within the male territory (α -males). The access might be partly limited when the territory contained only one or few such centers (β -males). In α -males, the obligatory aggression of high intensity was provoked by the behavior of an intruder, which as improper for its status, or by the attempts to rape any female. The intruder's courting to female provoked aggression only in 80% of instances. The most intense aggression of β -male was caused by the intruders' attempts to court the female that was preferable for him or by his invasion into the her activity center. The territories of males with different status proved to differ in both the motivation of their behavior and their position in a system of social relationships and use of resources.