

УДК 591.551;598.112.23

СОЦИАЛЬНЫЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ САМЦАМИ И САМКАМИ У СКАЛЬНОЙ ЯЩЕРИЦЫ БРАУНЕРА (*DAREVSKIA BRAUNERI*, LACERTIDAE).

1. ДРУЖЕСТВЕННАЯ МОНОГИНИЯ САМЦОВ И ПОЛИАНДРИЯ САМОК

© 2016 г. А. Ю. Целлариус¹, Е. Ю. Целлариус¹, Э. А. Галоян²

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва 119071, Россия

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Москва 199991, Россия

e-mail: ale5386@yandex.ru

e-mail: edsmail@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.08.2015 г.

В течение 1997–2006 гг. на южном макросклоне хребта Навагир (Краснодарский край) мы вели наблюдения за естественным поселением ящериц Браунера. Поселение включало в разные годы от 18 до 28 взрослых особей. Анализ двух показателей – частоты аффилиативного поведения в ходе интерсексуальных контактов и частоты посещения самцом зон комфорта самки – позволил выявить три типа диадных взаимоотношений: дружественные, или *A*-отношения (максимальная величина обоих показателей, наибольшая продолжительность существования отношений, единственная причина прекращения взаимоотношений – гибель одного из партнеров); *R*-отношения (минимальные значения, непродолжительное существование, преобладающая причина прекращения – откочевка самки); *N*-отношения (промежуточные значения, преобладающая причина прекращения – переход к другому типу отношений). У самцов и самок *R*- и *N*-отношения были множественными, *A*-отношения у самца складывались всегда только с одной самкой, у самки могли складываться одновременно с двумя самцами. Около трети групп, связанных дружественными интерсексуальными отношениями, являются полиандрическими триадами (самка и два самца), остальные группы моногамные (самец и самка). По-видимому, у данного вида существует общая тенденция к социальной полиандрии, которая сдерживается некими социальными и/или экологическими факторами.

Ключевые слова: дружественные связи, аффилиативное поведение, социальная моногамия, социальная полиандрия, ящерицы, *Darevskia brauneri*

DOI: 10.7868/S0044513416070126

Формирование социальных взаимоотношений полов – одна из самых актуальных проблем поведенческой экологии, а наиболее интригующим аспектом этих взаимоотношений являются, по нашему мнению, интерсексуальные отношения, не имеющие отчетливо выраженного утилитарного значения, в том числе репродуктивного, которые обозначаются как “личная привязанность” (Баскин, 1976), “неформальные отношения” (Панов, 1983) или “эмоциональная связь” (Sun et al., 2014). По сути, речь идет о так называемых альянсах (sensu, Плюснин, 1990) – одном из вариантов социальной организации, известном для многих видов высших позвоночных (Power, 1967; Баскин, 1976; Панов, 1983; Гольцман, 1984;

и др.). Наиболее точным словом для обозначения таких взаимоотношений является слово “дружественные”. Альянсы могут быть как гомо-, так и гетеросексуальными, для членов альянса характерны: игнорирование индивидуальной дистанции и пространственная ассоциация; специфические коммуникационные взаимодействия, протекающие с телесным соприкосновением вне сексуального, агонистического, ориентировочного или иерархического контекста (аффилиативное поведение); взаимная поддержка при социальных конфликтах; та или иная форма совместной деятельности (кормодобывание, забота о потомстве, защита от хищника и т.п.). Эти признаки в той или иной степени свойственны также

социальной моногамии¹ (Wickler, Seibt, 1983; Gillette et al., 2000; Ulrich, Christophe, 2003), каковая является, по сути, частным случаем гетеросексуального альянса, распространена гораздо шире классических гомосексуальных альянсов и, как правило, гораздо лучше изучена.

Социальная моногамия (*sensu* Wickler, Seibt, 1983) отмечена во многих неродственных таксонах (Mathews, 2002). Большинство гипотез связывают ее возникновение с попытками монополизации сексуального партнера (*mate guarding*) и/или с выгодами упомянутой совместной деятельности (Emlen, Oring, 1977; Carter et al., 1995; Gowaty, 1996; Mathews, 2002; Chapple, 2003; и др.). Однако существуют виды, у которых социальная моногамия не сопровождается какой-либо совместной деятельностью, ее характеристики ограничиваются пространственной ассоциацией и взаимным аффилиативным поведением (Gillette et al., 2000). Среди высших позвоночных к таким видам относятся некоторые ящерицы (Bull, 2000; O'Connor, Shine, 2004). При этом социальная моногамия у ящериц плохо поддается объяснению с точки зрения любых общепринятых гипотез происхождения этого феномена, в лучшем случае объяснение требует введения дополнительных гипотез *post hoc* (How, Bull, 2002; Chapple, 2003; Leu et al., 2010). Все это делает ящериц крайне интересным объектом изучения с точки зрения теории эволюции интересексуальной социальности (O'Connor, Shine, 2004).

Персонализация отношений и довольно высокая сложность социальной организации у ящериц известны давно (Evans, 1937; 1951). Для ряда видов описана устойчивая пространственная ассоциация гетеросексуальных групп (Auffenberg, 1978; Bull, 1994; Schmidt, 1997; Mouton et al., 1999; Panov, Zyкова, 1999; Chapple, 2003; и др.) и взаимное аффилиативное поведение пространственно ассоциированных самцов и самок (Panov, Zyкова, 1999; Целлариус Е., Целлариус А., 2005).

Объектом наших исследований был бисексуальный вид скальных ящериц — *Darevskia brauneri* (Mehely 1909)². Для этого вида характерна полигиноандрическая в целом система взаимоотношений, но уровень пространственной ассоциации особей с разными членами их “гаремов” не

одинаков, так же как и уровень взаимной аффилиативности (Целлариус А., Целлариус Е., 2005; Целлариус Е., Целлариус А., 2005, 2006), т.е. мы имеем дело с разной степенью привлекательности партнеров и, так сказать, с разной “степенью моногамности”. Данное словосочетание кажется парадоксальным, однако такого положения вещей следует ожидать, поскольку и степень пространственной ассоциации, и частота аффилиативного поведения являются признаками количественными, и теоретически их величины могут изменяться в интервале от 0 до 1. Изучение такого рода “неравномерной” социальной полигиноандрии представляет несомненный интерес для понимания путей происхождения моногамных отношений.

Для того чтобы понять, как возникает тот или иной социальный феномен, недостаточно выявить сравнительную итоговую приспособленность членов социума с разными социальными стратегиями. Не менее важно знать, каковы непосредственные пути и механизмы формирования социальных отношений с сородичами в онтогенезе конкретных особей. Строго говоря, без знания и учета проксимальных механизмов формирования того или иного типа отношений отсылка к ультимативным факторам будет чистой воды спекуляцией. Целью нашей работы было описание системы дружественных интересексуальных взаимоотношений у ящерицы Браунера и сценариев формирования этих отношений, изучение поиска и критериев выбора социального партнера у особей разного пола, выявление социальных факторов, регламентирующих возникновение дружественных отношений. Поскольку устойчивые социальные связи у самок этого вида возникают только с территориальными самцами (Целлариус А., Целлариус Е., 2006), то взаимоотношения самок с нетерриториальными самцами мы в данной работе не рассматриваем. В задачу настоящего сообщения входят: описание различных типов социальных отношений между самцами и самками ящерицы Браунера; выявление особенностей и частоты разных типов связи с партнерами у особей разного пола.

РАЙОН И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводились в районе между Анапой и Новороссийском, на южном макросклоне хребта Навагир (высоты от 475 до 504 м над ур. м.), на дне одной из узких долин, пересекающих макросклон. Дно долин покрыто высокоствольным сомкнутым лесом из граба (*Carpinus betulus*) с участием бука (*Fagus orientalis*), ясеня (*Fraxinus excelsior*) и липы (*Tilia* sp.). Мощность подстилки достигает здесь 30 см, подлесок и травянистая растительность крайне разрежены, присутствуют крупные валуны и обнажения корен-

¹ Традиционные термины моногамия, полигамия и полиандрия (полигамия самок) недостаточны для описания взаимоотношений полов, поскольку не отражают половых различий социо-сексуальных стратегий. Полигамия, например, в классическом варианте подразумевает сочетание полигамии самца и моногамии входящих в его “гарем” самок. Мы употребляем названные термины в традиционном значении для обозначения системы отношений в целом, а говоря о половых стратегиях, употребляем термины моно(поли)гиния для самцов и моно(поли)андрия для самок.

² В наших ранних работах по 2006 г. включительно мы называли этот вид *Lacerta saxicola*.

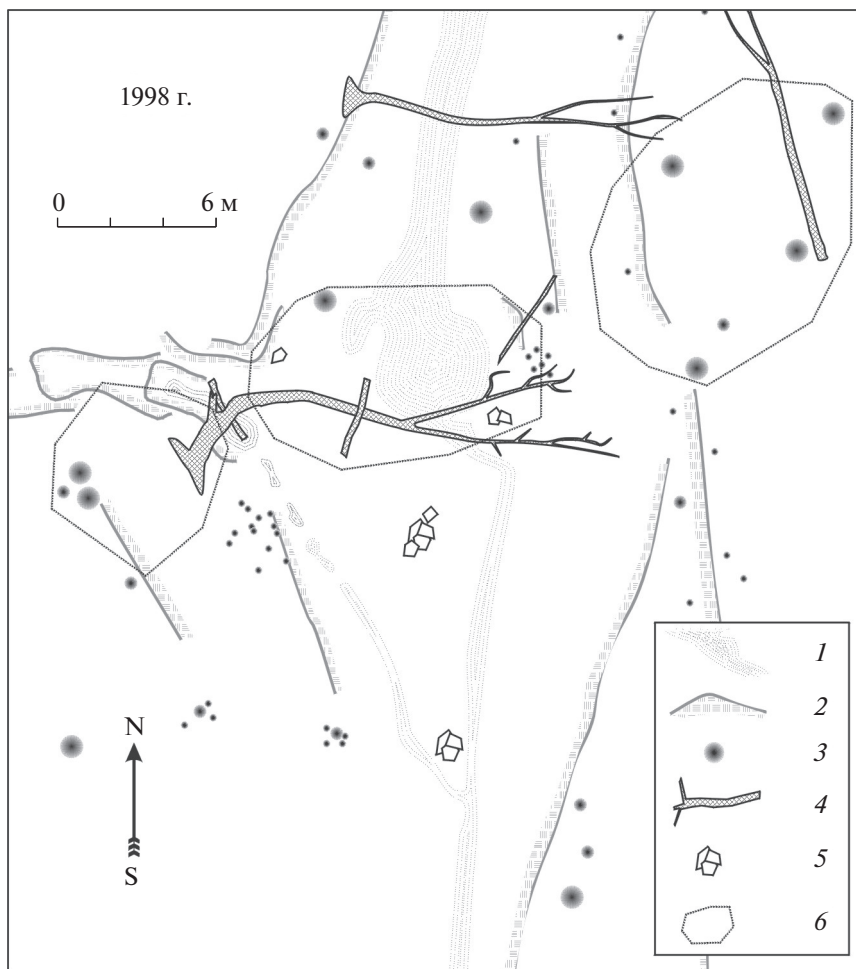


Рис. 1. Карта-схема участка, на котором проводились основные наблюдения, по состоянию на 1998 г.: 1 – ручей, 2 – выходы коренных пород, 3 – деревья, 4 – валежник, 5 – крупные камни, 6 – пятно солнечного света в 10:00, 14:00 и 18:00 (слева направо).

ных пород. В этом биотопе температуры воздуха и субстрата большую часть времени недостаточны для нормальной активности и ящерицы нуждаются в регулярном прогревании на солнце (Целлариус А., Целлариус Е., 2001). Вероятно поэтому постоянное население встречается здесь преимущественно в “окнах”, образовавшихся в месте падения 1–2 крупных деревьев, где плотность населения в несколько раз выше, чем в любом другом биотопе (Целлариус А., Целлариус Е., 2001).

Материалы, легшие в основу данной статьи, были получены в результате наблюдений в одном из “окон” на дне долины (рис. 1). Общая площадь участка наблюдений около 2000 м². Индивидуальные участки большинства оседлых особей ящерицы Браунера располагались полностью или хотя бы частично в пределах пространства, по которому в течение дня перемещалось пятно солнечного света, проникавшего в разрыв лесного полога. Площадь этого пространства составляла

около 300 м². Здесь в разные годы обитало от 18 до 28 оседлых и временно оседлых особей, т.е. плотность оседлого населения составляла около 5–9 особей на 100 м². Далее мы будем называть это скопление ящериц поселением.

Работы проводились в течение 10 лет, с 1997 по 2006 год. В 1997–1998 и в 2000–2001 постоянные наблюдения начинались в конце апреля и завершались в сентябре, в остальные годы велись в июне–июле в течение 1–2 месяца каждый год. Все количественные данные по поведению ящериц, использованные в данной статье, относятся к периоду между серединой мая и концом августа. В мае 1997 г. нами было отловлено, измерено и помечено большинство населявших “окно” взрослых оседлых ящериц. В дальнейшем производили отлов и мечение вновь появляющихся особей и особей, потерявших метку. Мечение производили одновременно двумя способами. Пожизненный идентификационный номер закреп-

лялся путем ампутации дистальных фаланг 1–3 пальцев по определенной схеме. Кроме того, на спине ящерицы в области холки закрепляли 1–2 цветные бусины диаметром 2 мм в разных сочетаниях. Показано, что отрезание фаланг и “пришивание” бусин не оказывают влияния на поведение и выживаемость ящериц (Rodda et al., 1988; Dodd, 1993), о чем свидетельствуют и наши наблюдения за мечеными особями (Целлариус А., Целлариус Е., 2009). В статье при упоминании конкретных особей указывается их номер, при этом самцам присваивается индекс М, самкам – F. Всего за период наблюдений помечено 211 особей.

Пространство поселения 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. Для наблюдений использовали бинокли 8 × 30 и 10 × 50. Общая продолжительность визуальных наблюдений за весь период работ составила 1124 человек·часа, видеосъемки 28 ч. В статье использованы описания 1126 интерсексуальных контактов. Контакт в рамках данной статьи мы называем две ситуации. Во-первых, все случаи, когда хотя бы одна из особей заметным образом реагировала на присутствие другой. Во-вторых, если реакции не наблюдалось, контактом считалось сближение особей на дистанцию менее 0.5 м.

В каждый конкретный отрезок времени наблюдение велось только за одной особью. В ходе наблюдения наносили на карту-схему траекторию перемещения особи, места и продолжительность остановок, характер активности, места контактов с сородичами, наличие в ходе контакта тех или иных поведенческих комплексов (см. раздел “Интерсексуальное поведение и пространственная ассоциация”). В ряде случаев фиксировали последовательность действий контактантов. Для большей точности и емкости записи широко использовалась пиктография. Видеосъемка использовалась в ограниченном объеме, в основном для уточнения некоторых деталей моторики социального поведения.

При выявлении конфигурации индивидуального пространства животного основным понятием является “точка регистрации особи” (Jennrich, Turner, 1969; Rose, 1982). Под точкой регистрации в рамках данной работы мы подразумеваем место нахождения ящерицы в неподвижности вне убежища в течение приблизительно 1 мин. Остановки менее минуты не рассматривались. На практике точность фиксации начала и конца времени неподвижности составляет ± 20 –30 с, однако в рамках данного исследования эта ошибка не оказывает принципиального влияния на результат. Короткие перерывы неподвижности (бросок за мухой, переползание на несколько сантиметров,

ориентировочная реакция, изменение позы и т.п.) не учитывались.

Под индивидуальным участком мы подразумеваем область размещения всех точек регистрации особи, оконтуренную методом выпуклого многоугольника (Rose, 1982). В расчет не принимались остановки в ходе экскурсий (sensu, Madison, 1985), каковые экскурсии хорошо отличаются по поведению от локальных перемещений. В пределах индивидуального участка существуют области концентрации точек регистрации, далее эти области мы будем называть зонами комфорта (ЗК). Для выявления ЗК мы накладывали на карту-схему индивидуального участка сетку с размером квадрата (ячейки) 0.25×0.25 м в масштабе схемы, после чего рассматривали распределение по квадратам точек регистрации. Входящими в зону комфорта мы считали квадраты, в которых частота регистрации особи больше, чем должна быть при равномерном распределении точек регистрации, с уровнем доверительной вероятности ≥ 0.99 (Samuel, Green, 1988). При выделении охраняемой территории особи, в качестве “точки регистрации” мы принимали место нахождения конспецифика того же пола в момент, когда в его адрес регистрировалась прямая (не ответная) неитеруализованная агрессия данной особи.

Нас интересовали в первую очередь диадные взаимоотношения. Говоря о диаде, мы имеем в виду территориального самца и самку, которая имела хотя бы одну зону комфорта на территории этого самца. В статье использованы данные по диадам, существовавшим от полутора месяцев до 9 лет, всего 34 диады. В состав диад, находившихся под наблюдением, входило 9 самцов и 22 самки.

Расчеты проводились в программе Excel, для вычисления статистических критериев и определения уровня доверительной вероятности использовались общепринятые формулы и таблицы (Лакин, 1973; Сидоренко, 2001). Поскольку выборки как правило невелики и тип распределения неизвестен, мы использовали в первую очередь непараметрические критерии и, соответственно, для характеристики выборок в большинстве случаев приводится медиана с указанием на *lim* (в скобках). В тексте и таблицах мы использовали следующие обозначения: *U* – критерий Манна-Уитни, *H* – критерий Крускала-Уоллиса, ϕ^* – ϕ -критерий Фишера, r_{sp} – коэффициент ранговой корреляции Спирмена, *P* – уровень доверительной вероятности, *Me* – медиана. При ранжировании вариант их значения округлялись до целых. Количественные показатели, характеризующие поведение или взаимоотношения особей, рассчитывались для каждого года наблюдений отдельно. Соответственно, объем выборки – это в большинстве случаев не число реальных диад или особей, а число “диада · сезонов” или “особь · сезонов”.

Таблица 1. Индексы для оценки интерсексуальных взаимоотношений

| Название индекса | Числитель (<i>n</i>) | Знаменатель (<i>N</i>) |
|--|---|---|
| Аффилиативность самца, самки (<i>Am</i> , <i>Af</i>), режестность самки (РЖ), частота сексуально-ориентировочного поведения самца (СО) | Число контактов, в ходе которых наблюдалось соответствующее поведение особи | Все наблюдавшиеся контакты |
| Длительность лежания в обнимку (ЛО) | Число точек регистрации самца в обнимку с самкой | Число точек регистрации самца в зонах комфорта самки в ее присутствии |
| Сексуальная активность самца (СП) | Число контактов, в ходе которых наблюдалась ПК-стимуляция | Все контакты, наблюдавшиеся в брачный период |
| Жесткость ПК-стимуляции (ЖС) | Число случаев жесткой ПК-стимуляции | Все случаи ПК-стимуляции |
| Сексуальный успех самца (СУ) | Число случаев копуляции | Все случаи ПК-стимуляции |
| Посещаемость зон комфорта самки (ПЗ) | Число точек регистрации самца в зонах комфорта самки | Общее число точек регистрации самца |

Примечание. Формула для расчета индекса: $(n/N) \times 100$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Интерсексуальное поведение и пространственная ассоциация

Анализируя взаимоотношения самцов и самок, мы учитывали наиболее обычные в интерсексуальных взаимодействиях поведенческие комплексы (sensu, Панов, 2005), разделенные на четыре функциональные группы. Ниже мы описываем комплексы в их типичной интенсивности (sensu, Mottis, 1957), однако в большинстве взаимодействий комплексы наблюдались в редуцированном виде.

Режестное поведение (R-поведение). В интерсексуальных контактах с участием территориальных самцов R-поведение регистрируется только у самок. Включает два поведенческих комплекса. *Циркумдукция* – задираание головы в сочетании с энергичным друмингом (вращение передними конечностями), уплощением тела в дорзо-вентральной плоскости, извиванием хвоста в горизонтальной плоскости. *Бегство* – отступление за пределы дистанции контакта. Циркумдукция и бегство в большинстве случаев сочетаются. Судя по контексту, эти комплексы являются поведением отказа от взаимодействия с самцом.

Аффилиативное поведение (A-поведение). Наблюдается как у самцов, так и у самок. Ящерица наползает на партнера или переползает через него, как правило наползание сопровождается слабо выраженным друмингом – ящерица как бы слегка похлопывает партнера лапами. У самок наползание может предвлекаться или сопровождаться легким коротким укусом в голову или шею самца. Значительная часть контактов, в которых

наблюдалось A-поведение обоих контактантов, заканчивалось “лежанием в обнимку”. При “лежании в обнимку”, которое может продолжаться более получаса, одна ящерица лежит на другой, голова к голове, голова к хвосту или крест-накрест. Как правило, время от времени партнеры меняются местами и сверху оказывается то самка, то самец. К лежанию в обнимку мы относим и такую ситуацию, когда голова одной особи лежит на спине другой или ящерицы лежат бок о бок и одна или обе особи кладут голову или лапу на спину партнеру. Данное поведение наблюдалось только в интерсексуальных контактах, всегда вне сексуального или агонистического контекста.

Сексуально-ориентировочное поведение (СО-поведение). Наблюдается только у самцов. Самец, изогнув шею, прикасается кончиком морды к шее, спине и/или крестцу, и/или к хвосту самки, ощупывает ее языком, иногда обозначает захват спины или шеи самки челюстями. Передняя часть тела обычно явственно приподнята на лапах. Может включать наползание на партнера.

Сексуальное поведение. Это поведение самцов, связанное непосредственно со спариванием, – предкопуляционная стимуляция самки (ПК-стимуляция) и копуляция. Включает захват самки пастью, массаж челюстями крестцовой области в сочетании с царапанием основания хвоста передней лапой, перехват самки челюстями за бедро, введение гемипениса и собственно коитуса. Мы выделяем две формы сексуального поведения: жесткая и мягкая (Целлариус Е., Целлариус А., 2006). Роль самки в спаривании пассивна, какого-либо специфического поведения, направленного

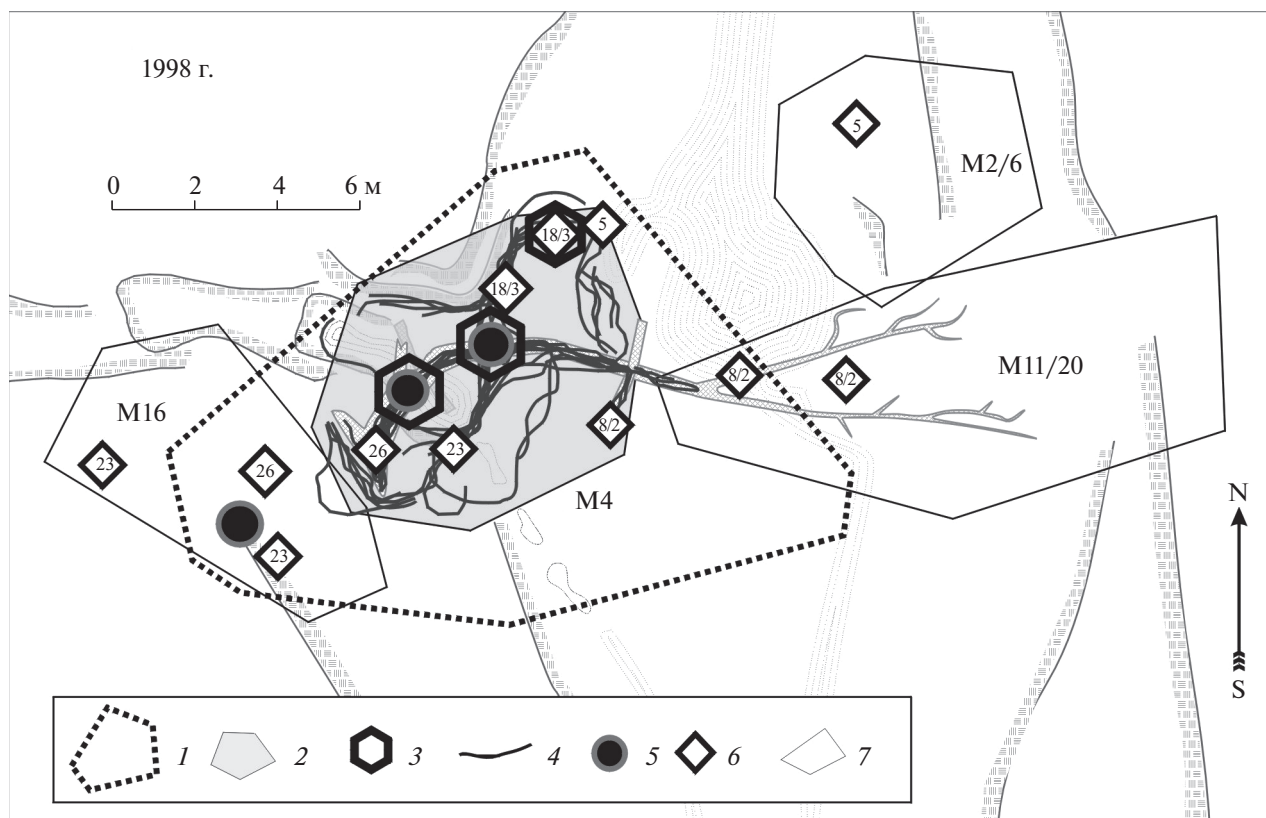


Рис. 2. Структура индивидуального участка самца М4 и взаиморасположение зон комфорта самок и данного самца в 1998 г.: 1 – границы индивидуального участка М4, 2 – территория М4, 3 – зоны комфорта М4, 4 – траектории патрулирования М4, 5 – зоны комфорта F12 (А-партнерша М4), 6 – зоны комфорта прочих самок (указаны номера особей), 7 – территории соседствующих самцов. Траектории патрулирования нанесены за период с 12 до 15 ч 19 июня.

ного на достижение коитуса, у самок не наблюдалось, за исключением выгибания основания хвоста вверх.

Пространственная ассоциация. Индивидуальный участок самки “накрывает” территории двух, трех самцов. Зоны комфорта самки обычно расположены на всех этих территориях и лишь изредка локализованы только на одной из них. При этом индивидуальные участки самок широко перекрываются и на территории каждого самца всегда располагаются ЗК нескольких самок (рис. 2). У самцов в пределах территории располагается сеть патрульных маршрутов, в которую включены все устойчивые зоны комфорта самок (Целлариус А., Целлариус Е., 2005). Зоны комфорта территориального самца всегда, без исключений, приурочены к зонам комфорта самок (рис. 2), при изменении числа и расположения каких-либо соответственно менялись число и расположение ЗК самца (Целлариус А., Целлариус Е., 2005). В большинстве случаев ЗК самцов были расположены в ЗК только одной самки (82.4%, наблюдались участки 9 самцов, $n = 51$ участок · сезон). В целом, в ЗК самок самцы проводят от 39 до 62% всего времени нахождения на поверхности. В зонах

комфорта самок или в непосредственной близости от них происходит подавляющее большинство интерсексуальных взаимодействий.

Характеризуя взаимоотношения самца и самки, мы использовали ряд простых индексов (табл. 1).

Сезонные изменения поведения

Период с первого до последнего зарегистрированного коитуса мы называем брачным периодом. Продолжительность этого периода различалась в разные годы и составляла от 12 до 19 дней. Для пяти диад мы располагаем данными, достаточными для сравнения частот разных форм поведения в брачный и внебрачный периоды. Парное сравнение частот каждой формы поведения в брачный и внебрачный периоды показывает, что единственная характеристика с устойчивыми различиями в разные периоды – это сексуальная активность самца, которая в брачный период всегда выше. Однако в остальном различия репертуара в брачный и внебрачный периоды недостоверны (рис. 3). Только различия посещаемости зон комфорта самки (ПЗ) и/или продолжительность лежания в обнимку (ЛО)

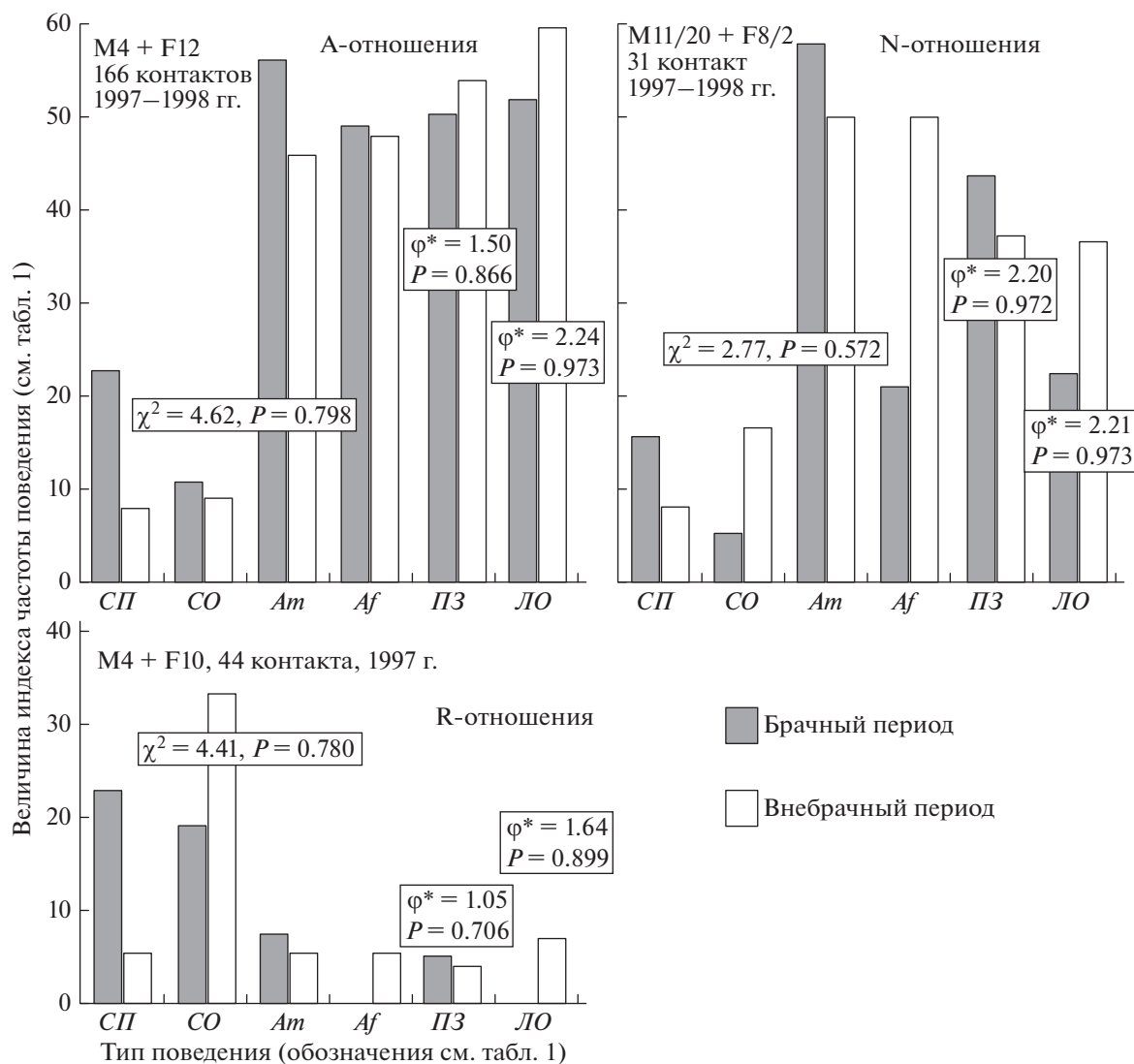


Рис. 3. Частота различных поведенческих комплексов в брачный и внебрачный периоды в некоторых диадах (тип отношений – см. рис. 4).

могут быть статистически значимы, но реальная величина этих различий невысока (рис. 3). Рассматривая взаимоотношения членов диад, мы сочли возможным пренебречь сезонными изменениями поведения.

Типы социальных взаимоотношений

Главными характеристикам социальных взаимоотношений членов диады мы считаем уровень аффилиативности ее членов и уровень пространственной ассоциации. Существует очень сильная корреляция между аффилиативностью самца (*Am*), самки (*Af*) и продолжительностью лежания в обнимку (*ЛО*), в первом случае $r_{sp} = 0.82$, во втором $r_{sp} = 0.89$ ($P > 0.99$ в обоих случаях). Таким образом, показателем аффилиативности членов диа-

ды может служить *ЛО*. В качестве показателя пространственной ассоциации может служить посещаемость самцом зон комфорта самки (*ПЗ*). Если принять в качестве координат величину *ПЗ* и *ЛО*, то оказывается, что отношения делятся по этим признакам на три хорошо разграниченные группы (рис. 4), и только отношения в диаде M11/20 + F5 в 2001–2002 гг. не вписываются ни в одну из них. Отношения, входящие в верхнюю группу, мы будем далее называть дружественными (*A*-отношения), входящие в промежуточную группу – неопределенными (*N*-отношения), в нижнюю группу – режектными (*R*-отношения). Тип отношений в диаде год от года может меняться, причем преобладает “поступательное движение”, от низких величин *ПЗ* и *ЛО* к высоким (рис. 4).

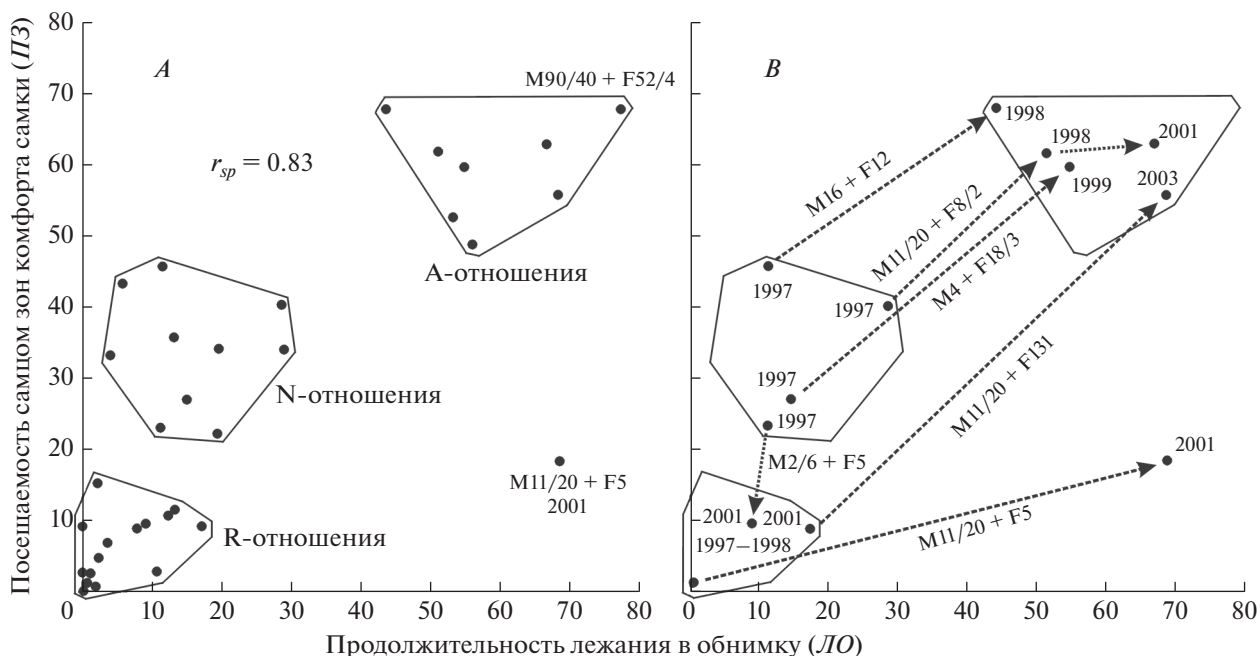


Рис. 4. Типы социальных взаимоотношений между самцами и самками, выделенные по величинам посещаемости зон комфорта самки самцом и продолжительности “лежания в обнимку” (А), и изменения взаимоотношений на протяжении существования диад (В).

Основные характеристики разных типов социальных взаимоотношений

Помимо величин ПЗ и ЛО, между группами существуют весьма четкие различия и по ряду других характеристик поведения (табл. 2). Для А-отношений характерна высокая аффилиативность самца и самки, самка охотно идет на взаимодействие с самцом (низкий уровень режестности), преобладает мягкая ПК-стимуляция. В случае R-отношений аффилиативность низка, в большинстве

случаев самка стремится уклониться от взаимодействий с самцом, самец практикует преимущественно насильственное спаривание и его сексуальный успех несколько ниже. Величина P для различий сексуального успеха самцов по всем трем группам отношений не достигает порога 0.95, но, тем не менее, достаточно высока (табл. 2). При парном сравнении А- и R-отношений, различия оказываются значимы ($U = 16.0, n_1 + n_2 = 7 + 13, P > 0.95$).

Таблица 2. Особенности поведения ящериц в диадах с отношениями разного типа и продолжительность существования этих отношений

| Длительность существования диад и характеристики поведения | Тип отношений | | | $n_1 + n_2 + n_3$ | H | P |
|--|---------------|------------|------------|-------------------|------|------|
| | A | N | R | | | |
| Длительность существования (сезонов) | 3 (2–8) | 2 (1–6) | 1 (1–4) | 8 + 13 + 16 | 11.5 | 0.99 |
| Посещаемость ЗК самки самцом (ПЗ) | 61 (49–78) | 34 (14–46) | 7 (0–15) | 8 + 10 + 17 | 28.5 | 0.99 |
| Лежание в обнимку (ЛО) | 56 (44–77) | 16 (4–29) | 2 (0–13) | 8 + 10 + 17 | 25.1 | 0.99 |
| Аффилиативность самца (Am) | 53 (48–78) | 29 (3–55) | 7 (0–33) | 8 + 10 + 17 | 19.7 | 0.99 |
| Аффилиативность самки (Af) | 51 (38–70) | 21 (0–33) | 6 (0–21) | 8 + 10 + 17 | 20.9 | 0.99 |
| Режестность самки (РЖ) | 24 (16–39) | 44 (15–78) | 50 (32–91) | 8 + 10 + 17 | 12.0 | 0.99 |
| Сексуальная активность самца (СП) | 14 (0–33) | 17 (0–27) | 14 (0–36) | 8 + 10 + 17 | 2.5 | 0.71 |
| Жесткость ПК-стимуляции (ЖС) | 14 (0–33) | 54 (0–100) | 50 (0–100) | 7 + 9 + 13 | 7.9 | 0.98 |
| Сексуальный успех самца (СУ) | 33 (20–50) | 25 (0–67) | 0 (0–50) | 7 + 9 + 13 | 3.9 | 0.89 |

Таблица 3. Частота (%) прекращения отношений разного типа по разным причинам

| Причина прекращения отношений | Тип отношений | | | χ^2 | P |
|----------------------------------|---------------|------------|------------|----------|------|
| | A (n = 5) | N (n = 13) | R (n = 16) | | |
| Гибель одного из партнеров | 100.0 | 15.4 | 18.8 | 24.0* | 0.99 |
| Откочевка самки | 0.0 | 30.8 | 75.0 | | |
| Переход к другому типу отношений | 0.0 | 53.8 | 6.3 | | |

* Рассчитано для абсолютных величин.

Помимо особенностей поведения, разные типы взаимоотношений различаются по продолжительности существования. Наиболее высока продолжительность A-отношений (табл. 2). Следует отметить, что если R- и N-отношения мы во многих случаях наблюдали с начала до конца, то что касается A-отношений, то в 4-х случаях (из наблюдавшихся 8) эти отношения сложились либо до начала наблюдений, либо сохранялись на момент их окончания и, вероятно, продолжали существовать еще некоторое время. Поэтому мы вынуждены оперировать не реальным сроком их существования, а периодом, в течение которого диады с A-отношениями наблюдались в интервале между маем 1997 и второй половиной июля 2006, т.е. продолжительность A-отношений в половине случаев оказалась заниженной. Однако даже при таких условиях продолжительность A-отношений оказалась самой высокой.

Дружественные отношения, по-видимому, в большинстве случаев сохраняются пожизненно, до гибели одного из партнеров, а N-отношения имеют высокую вероятность превратиться в отношения другого типа (в том числе в A-отношения – 46.2%, в R-отношения – 7.7%). В случае R-отношений наиболее вероятный исход – отказ самки от использования территории самца (табл. 3).

Таблица 4. Доля (%) особей разного пола, включенных в интерсексуальные социальные отношения определенного типа

| Показатели | Тип отношений | | |
|----------------|---------------|------|-------|
| | A | N | R |
| Самцы (n = 18) | 72.2 | 77.8 | 100.0 |
| Самки (n = 21) | 33.3 | 71.4 | 76.2 |
| φ^* | 2.49 | 0.89 | 1.69 |
| P | 0.99 | 0.36 | 0.99 |

Количество социальных связей у самцов и самок

В большинстве случаев особь является членом нескольких диад одновременно, т.е. обладает несколькими социальными связями с особями противоположного пола. Общее число связей у самцов обычно больше, чем у самок, $Me = 3.5(2-7)$ и $2.0(1-4)$ соответственно ($U = 79.5$, $n_1 + n_2 = 18 + 21$, $P > 0.99$). Это, очевидно, связано в первую очередь с тем, что число оседлых и временно оседлых самок в поселении превышало число территориальных самцов в разные годы в 1.8–2.4 раза.

Доля особей, имевших A-связь, среди самцов выше, чем среди самок (табл. 4). При этом самцы обычно поддерживали одновременно несколько N- и R-связей, но A-связь, если имелась, то всегда только одна. У самок связи любого типа могли быть множественными (табл. 5). Из наблюдавшихся 11 групп с дружественными связями самцов и самок, 8 групп (72.7%) были парными (самец и самка), 3 группы (27.3%) – триадными (самка и два самца).

ОБСУЖДЕНИЕ

Аффилиативное поведение у ящериц Браунера – это специфический поведенческий комплекс, весьма сходный с “церемонией приветствия” у самцов и самок горных агам *Laudakia caucasica* (Panov, Zyкова, 1999). Данное поведение включает телесное соприкосновение, реализуется только в ходе интерсексуальных взаимодействий, причем вне сексуального, агонистического, ориентировоч-

Таблица 5. Доля (%) особей разного пола, включенных во множественные отношения определенного типа

| Пол особей | Тип отношений | | | $n_1 + n_2 + n_3$ | H | P |
|------------|---------------|------|------|-------------------|-------|------|
| | A | N | R | | | |
| Самцы | 0.0 | 28.6 | 72.2 | 13 + 14 + 18 | 13.27 | 0.99 |
| Самки | 42.9 | 40.0 | 25.0 | 7 + 15 + 16 | 0.49 | 0.22 |

ного или иерархического контекста. Взаимная аффилиативность и лежание в обнимку — единственная у ящерицы Браунера несексуальная совместная активность. Если оценивать силу связи в диаде одновременно по относительной продолжительности лежания в обнимку и по частоте посещения самцом мест наиболее вероятного нахождения самки, то оказывается, что и у самцов, и у самок в составе их “гаремов” были партнеры, которым отдавалось явное предпочтение. При этом выделяется группа диадных связей, в которых уровень пространственно-этологической интеграции превышает прочие со значительным “отрывом” (дружественные взаимоотношения), и группа, в которых уровень интеграции близок к нулю (режектные отношения). Наличие промежуточной группы (неопределенные отношения) позволяет предполагать, что наблюдаемая дискретность типов отношений в данном поселении ящериц случайна. Вероятно, может существовать вся гамма переходов между режектными и дружественными отношениями, что, однако, не делает эти крайние типы взаимоотношений менее реальными.

Помимо высоких уровней взаимной аффилиативности и пространственной ассоциации, для дружественных отношений характерна еще одна особенность — при исчезновении партнерши у самца резко повышались интенсивность патрулирования территории и посещаемость зон комфорта пропавшей самки (Целлариус А., Целлариус Е., 2005). Подобное поведение отмечено также для моногамных пар у сцинков рода *Tiliqua* (Bull, 1994). Показательны также попытки самцов следовать за “избранной” самкой на чужую территорию (Целлариус А., Целлариус Е., 2006). Подобные изменения поведения при исчезновении партнера позволяют предполагать наличие между партнерами положительной эмоциональной связи (Kleimann, 1977; Sun et al., 2014).

В наблюдавшемся поселении ящериц дружественная связь у самцов всегда была только одна. В то же время, часть самок поддерживала дружественные отношения одновременно с двумя самцами. Возможно, в определенных обстоятельствах число таких связей у самок может быть еще больше. Иными словами, самцам свойственна дружественная моногиния, тогда как самки склонны к полиандрии. Наличие дружественной связи не исключает существование у каждого из партнеров нескольких социальных связей с более низким уровнем аффилиативности и пространственной ассоциации. Образно говоря, мы имеем облако точек (особей), соединенных неустойчивыми множественными связями R- или N-типа. В этой подвижной полигиноандрической сети выделяются сравнительно немногочисленные, но очень устойчивые группы точек, соединенных дружественными связями. Около трети этих

групп — полиандрические (самка и два самца), остальные — моногамные (самец и самка). В целом складывается впечатление, что система стремится к полиандрическому состоянию, но существуют некие факторы, препятствующие развитию дружественных связей, в результате большинство групп остаются моногамными, а часть животных вообще не имеет дружественных связей с особями противоположного пола.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарим А.В. Чабовского и А.С. Опаева за советы и замечания по рукописи. Также мы глубоко признательны Б.Д. Васильеву, И.С. Даревскому, Е.Н. Панову, Г.В. Польшовой и В.А. Черлину за участие в обсуждении результатов обработки материала на разных стадиях исследования, Н.Б. Ананьевой, Л.Ю. Зыковой, Л.М. Мухаметову, Ю.Г. Меньшикову и сотрудникам Утришской биостанции 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”). Спонсорская помощь полевому отряду была оказана руководителем ТОО “Бином” покойным Ю.И. Ивановым.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (01-04-63064, 05-04-49468 и 15-04-03987) и, частично, РНФ (14-50-00029, тема АААА-А16-116021660077-3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баскин Л.М., 1976. Поведение копытных животных. М.: Наука. 296 с.
- Гольцман М.Е., 1984. Социальное доминирование и социальная стимуляция: частные проблемы и общие подходы // Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций. Пушкино: Наука. С. 108–143.
- Лакин Г.Ф., 1973. Биометрия. М.: Высшая Школа. 343 с.
- Панов Е.Н., 1983. Поведение животных и экологическая структура популяций. М.: Наука. 423 с.
- Панов Е.Н., 2005. Судьбы сравнительной этологии // Зоологический журнал. Т. 84. Вып. 1. С. 104–123.
- Плюснин Ю.М., 1990. Проблема биосоциальной эволюции. Новосибирск: Наука. 239 с.
- Сидоренко Е.В., 2001. Методы математической обработки в психологии. СПб.: Речь. 350 с.
- Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю., 2001. Динамика пространственной структуры популяции *Lacerta saxicola* в широколиственных лесах хребта Навагир // Зоологический журнал. Т. 80. Вып. 7. С. 1–8.
- Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю., 2005. Формирование и защита индивидуального пространства у самцов скальной ящерицы. 1. Индивидуальный участок // Зоологический журнал. Т. 84. Вып. 9. С. 1123–1135.

- Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю., 2006. Формирование и защита индивидуального пространства у самцов скальной ящерицы. 2. Территория и территориальные отношения // Зоологический журнал. Т. 85. № 1. С. 73–83.
- Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю., 2009. Продолжительность жизни и факторы смертности у скальной ящерицы *Darevskia braueri* по данным многолетних наблюдений на хребте Навагир // Зоологический журнал. Т. 88. Вып. 10. С. 1276–1280.
- Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю., 2005. Использование пространства и социо-сексуальные отношения у скальной ящерицы // Современная герпетология. Вып 3/4. С. 99–110.
- Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю., 2006. Изменение поведенческого репертуара при реагировании на особей противоположного пола у скальной ящерицы с хребта Навагир // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 308–316.
- Auffenberg W., 1978. Social and feeding behavior in *Varanus komodensis* // Behavior and Neurology of Lizards (Greenberg N., McLean P. D., eds.). National Inst. Mental Health, USA. P. 301–331.
- Bull C.M., 1994. Population dynamics and pair fidelity in sleepy lizards // Lizard ecology (Vitt L.J., Pianka E.R., eds.). Princeton University Press. P. 159–174.
- Bull C.M., 2000. Monogamy in lizards // Behavioral Processes. V. 51. № 1–3. P. 7–20.
- Carter C.S., DeVries A.C., Getz L.L., 1995. Physiological substrates of mammalian monogamy: the Prairie Vole model // Neuroscience & Biobehavioral Reviews. V. 19. № 2. P. 303–314.
- Chapple D.G., 2003. Ecology, life-history, and behavior in the Australian scincid genus *Egernia*, with comments on the evolution of complex sociality in lizards // Herpetological Monographs. V. 17. P. 145–180.
- Dodd C.K., 1993. The effects of toe-clipping on sprint performance of the lizard *Cnemidophorus sexlineatus* // Journal of Herpetology. V. 27. № 2. P. 209–213.
- Emlen S.T., Oring L.W., 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems // Science. V. 197. № 4300. P. 215–223.
- Evans L.T., 1937. Cuban field studies on territoriality of the lizard, *Anolis sagrei* // Comparative Psychology. V. 25. № 1. P. 97–125.
- Evans L.T., 1951. Field study of the social behavior of the black lizard, *Ctenosaura pectinata* // American museum novitates. № 1493. P. 1–26.
- Gillette J.R., Jaeger R.G., Peterson M.G., 2000. Social monogamy in a territorial salamander // Animal Behaviour. V. 59. № 6. P. 1241–1250.
- Gowaty P.A., 1996. Battles of the sexes and origins of monogamy // Partnerships in Birds. Oxford University Press. P. 21–52.
- How T.L., Bull M.C., 2002. Reunion vigour: an experimental test of the mate guarding hypothesis in the monogamous sleepy lizard (*Tiliqua rugosa*) // Journal of Zoology. V. 257 (part 3). P. 333–338.
- Jennrich R.J., Turner F.B., 1969. Measurement of non-circular home ranges // Journal of Theoretical Biology. V. 22. № 2. P. 227–236.
- Kleiman D., 1977. Monogamy in Mammals // The Quarterly Review of Biology. V. 52. P. 39–69.
- Leu S.T., Bashford J., Kappeler P.M., Bull C.M., 2010. Association networks reveal social organization in the sleepy lizard // Animal Behaviour. V. 79. № 1. P. 217–225.
- Madison D.M., 1985. Activity rhythms and spacing // Spec. Publ. Amer. Soc. Mammal. V. 8. P. 373–419.
- Mathews L.M., 2002. Territorial cooperation and social monogamy: factors affecting intersexual behaviours in pair-living snapping shrimp // Animal Behaviour. V. 63. № 4. P. 767–777.
- Morris D., 1957. “Typical Intensity” and its Relation to the Problem of Ritualisation // Behaviour. V. 11. № 1. P. 1–12.
- Mouton P. le F.N., Flemming A.F., Kanga E.M., 1999. Grouping behaviour, tail-biting behaviour and sexual dimorphism in the armadillo lizard (*Cordylus cataphractus*) from South Africa // Journal of Zoology. V. 249. № 1. P. 1–10.
- O’Connor D.E., Shine R., 2004. Parental care protects against infanticide in the lizard *Egernia saxatilis* (Scincidae) // Animal Behaviour. V. 68. № 6. P. 1361–1369.
- Panov E.N., Zykova L.Yu., 1999. Social behavior and communication in Rock Agama *Laudakia caucasica* // Russian Journal of Herpetology. V. 6. № 3. P. 215–230.
- Power D.M., 1967. Epigamic and reproductive behaviour of orange-chinned parakeets in captivity // Condor. V. 67. № 1. P. 28–41.
- 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.
- Rose B., 1982. Lizard home ranges: methodology and functions // Journal of Herpetology. V. 16. № 2. P. 353–269.
- Samuel M.D., Green R.E., 1988. A revised test procedure for identifying core areas within the home range // Journal of Animal Ecology. V. 57. № 3. P. 1067–1068.
- Schmidt A.D., 1997. Zur Verbreitung, Biologie und Ökologie von *Heliobolus lugubris* (Sauria, Lacertidae) im Südlichen Afrika // Salamandra. B. 33. H. 4. S. 269–288.
- Sun P., Smith A.S., Lei K., Liu Y., Wang Z., 2014. Breaking bonds in male prairie vole: Long-term effects on emotional and social behavior, physiology, and neurochemistry // Behavioural Brain Research. V. 265. P. 22–31.
- Ulrich H.R., Christophe B., 2003. Monogamy: Mating Strategies and Partnerships in Birds, Humans and Other Mammals. Cambridge University Press. 267 p.
- Wickler W., Seibt U., 1983. Monogamy: an ambiguous concept // Mate Choice. Cambridge University Press. P. 33–50.

SOCIAL RELATIONSHIPS BETWEEN MALES AND FEMALES IN ROCK LIZARD (*DAREVSKIA BRAUNERI*, LACERTIDAE). 1. FRIENDLY MONOGYNY IN MALES AND POLYANDRY IN FEMALES

A. Yu. Tsellarius¹, E. Yu. Tsellarius¹, E. A. Galoyan²

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia*

e-mail: ale5386@yandex.ru

²*Lomonosov Moscow State University, Moscow 199991, Russia*

e-mail: edsmail@yandex.ru

A natural settlement of rock lizard was observed on the Navagir Ridge (Krasnodar Territory) in 1997–2006. In different years, the settlement included from 18 to 28 adult individuals. The frequency of affiliative behavior in the course of intersexual contacts and the frequency of attendance of comfort female areas by male allowed us to reveal three types of intersexual dyad relationships. They are as follows: (1) the friendly, or *A*-interrelations (maximal values of both indices; maximal duration of interrelation; and the only reason for the termination of interrelations – death of one of the partners); (2) the *R*-interrelations (minimal values of all the indices and the main reason for the termination of interrelations – female resettlement); and (3) the *N*-interrelations (intermediate values of indices and the main reason for the termination of interrelations – transition to another type of interrelation). Both males and females could simultaneously have several *R*- and *N*-interrelations. In males, the *A*-attitude towards only single female was always observed. In females, the *A*-attitude may be formed simultaneously towards two males. Approximately one third of the friendly connected groups were polyandrous triads (female and two males), the rest were monogamous (male and female). Apparently, in this species there is a general tendency towards social polyandry, which is restrained by certain social and/or environmental factors.

Keywords: friendly interrelations, affiliative behavior, spatial association, social monogamy, social polyandry, lizards, *Darevskia brauneri*